

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades an der
Philosophischen Fakultät der Universität Passau
Fach: Didaktik der Biologie

Thema:

Entwicklung eines mediendidaktischen Konzepts zur Erstellung eines internetgestützten Lernprogramms über Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza – Fachwissenschaftliche Analyse, didaktische Aufbereitung und mediale Umsetzung.

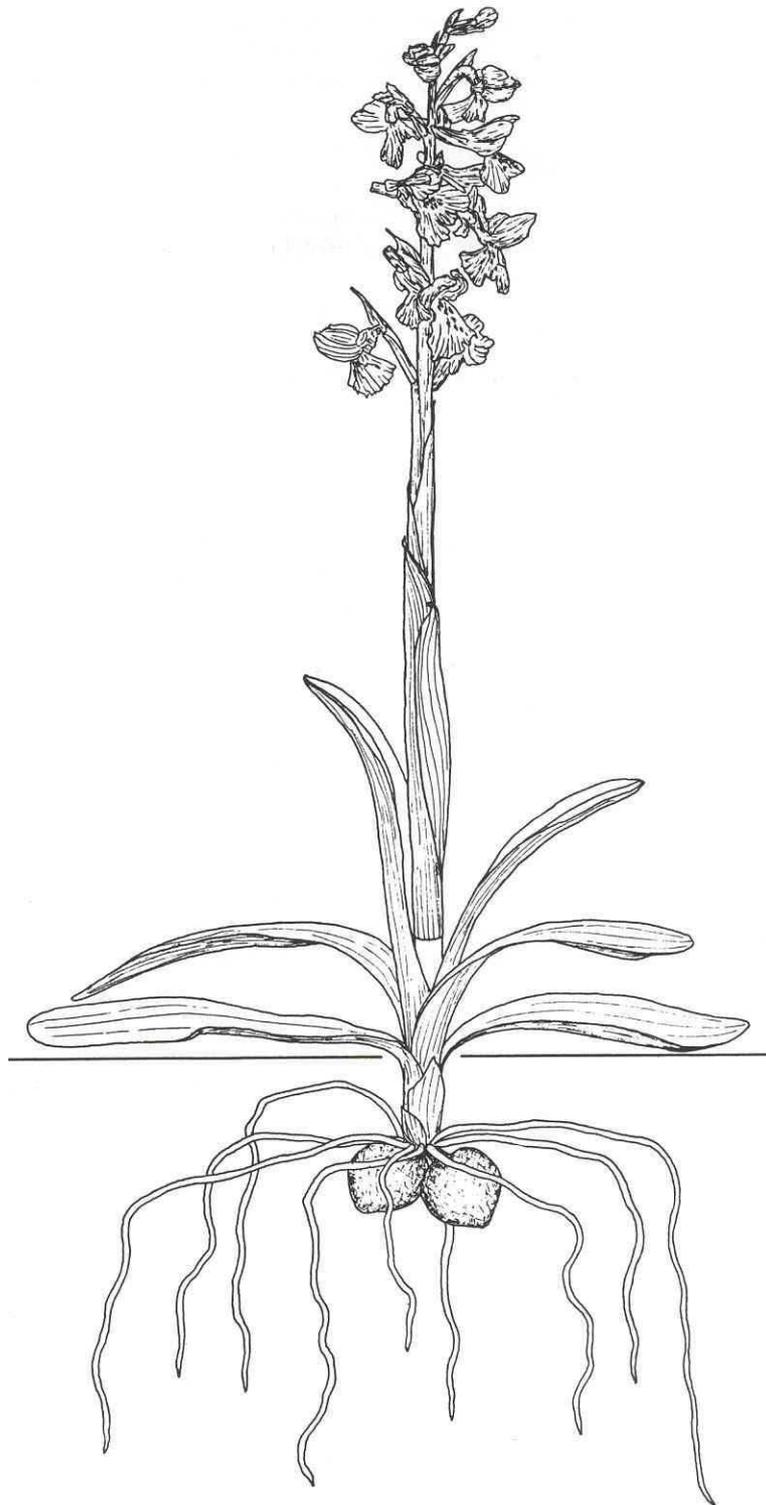
Betreuender Dozent:

Univ.-Professor Dr. Peter Hiering

Verfasser:

Philipp Kasper

Anton-Bruckner-Ring 23
94094 Rothalmünster
Tel. 08533/640
0170/8755122



Inhaltsverzeichnis

1	Problemstellung und Zielsetzung.....	10
2	Fachwissenschaftliche Analyse der Orchideenmykorrhiza.....	14
2.1	Definition - Mykorrhiza.....	14
2.2	Unterschiedliche Mykorrhizaformen.....	16
2.2.1	Ektotrophe Mykorrhiza (Ektomykorrhiza)	18
2.2.1.1	Pilzsymbionten	18
2.2.1.2	Morphologische Besonderheiten	19
2.2.1.3	Vorteile einer Mykorrhizierung.....	21
2.2.2	Endotrophe Mykorrhiza (Endomykorrhiza)	23
2.2.2.1	Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VAM).....	23
2.2.2.2	Mykorrhiza der Ericales	26
2.2.2.2.1	Ericoide Mykorrhiza	26
2.2.2.2.2	Arbutoide Mykorrhiza.....	27
2.2.2.2.3	Monotropoide Mykorrhiza	28
2.2.2.3	Orchideoide Mykorrhiza.....	29
2.3	Morphologie und Physiologie der Orchideenmykorrhiza	31
2.3.1	Aus der Geschichte der Orchideenmykorrhiza	31
2.3.2	Orchideen als Wirtsorganismus - Morphologische Strukturen.....	36
2.3.2.1	Wirtsspektrum und Mykotrophie.....	36
2.3.2.1.1	Typische Merkmale der Familie der Orchideen.....	36
2.3.2.1.2	Mykotrophie (Pilzabhängigkeit)	41
2.3.2.2	Histologie des pilzinfizierten Gewebes	46
2.3.2.2.1	Adulte Pflanzen	46
2.3.2.2.2	Protokorme	52
2.3.2.3	Feinstruktur der Orchideenmykorrhiza.....	55
2.3.2.3.1	Charakteristische Merkmale der Feinstruktur	56
2.3.2.3.2	Reaktionen der Wirtszellen auf die Pilzinfektion	59
2.3.2.3.3	Hyphendegeneration – Stadien der Phagozytose	61
2.3.3	Pilze als Symbionten der Orchideenmykorrhiza.....	63
2.3.3.1	Taxonomie der Orchideenpilze.....	63
2.3.3.2	Physiologische Eigenschaften der Mykorrhizapilze.....	69

2.3.3.3	Spezifität zwischen Wirtspflanze und Symbiont.....	74
2.3.4	Orchideen-Pilz-Beziehungen.....	79
2.3.4.1	Samenkeimung und Keimlingsentwicklung.....	80
2.3.4.1.1	Mykotropie der Orchideenkeimlinge.....	80
2.3.4.1.2	Funktion der Pilze bei der Samenkeimung.....	87
2.3.4.1.3	Primärinfektion und Auswirkungen auf die Orchideenkeimlinge.....	91
2.3.4.1.4	Kontrollmechanismus Phytoalexine.....	99
2.3.4.2	Ernährungsphysiologische Interaktionen zwischen Orchidee und Pilz.....	101
2.3.4.2.1	Translokation von Kohlenhydraten vom Pilz zur Orchidee.....	101
2.3.4.2.2	Mineralstofftransport vom Pilz zum Wirt.....	107
2.3.4.2.3	Stofftransfer von der Orchidee zum Pilz.....	109
2.3.4.2.4	Die Orchideenmykorrhiza – eine Symbiose?.....	113
2.3.5	Zusammenfassende Betrachtung der Orchideenmykorrhiza.....	116
3	Mediendidaktische Analyse.....	118
3.1	Didaktischer Stellenwert - Exemplarität der Orchideenmykorrhiza.....	119
3.1.1	Das Elementare.....	119
3.1.2	Das Genetische.....	123
3.1.3	Begegnung mit Phänomenen.....	124
3.1.4	Das Fundamentale.....	125
3.2	Wahl des Mediums zur Präsentation der Orchideenmykorrhiza.....	128
3.2.1	Vergleich von traditionellen Medien und Multimedia-Systemen.....	128
3.2.1.1	Traditionelle Medien.....	129
3.2.1.2	Multimedia-Systeme - Neue Medien.....	131
3.2.1.2.1	Digitale Technik.....	132
3.2.1.2.2	Kommunikationsmöglichkeiten.....	132
3.2.1.2.3	Interaktivität.....	134
3.2.1.2.4	Multicodierung und Multimodalität.....	135
3.2.1.2.5	Anpassungsfähigkeit.....	137
3.2.2	CD-ROM versus World Wide Web.....	139
3.2.2.1	Gemeinsamkeiten.....	139
3.2.2.2	Das Bandbreitenproblem als zentraler Nachteil des WWW.....	140

3.2.2.3	Die Eigenart des WWW	141
3.2.2.4	Vorteile des WWW.....	143
3.3	Darstellungs- und Interaktionsformen des World Wide Web	147
3.3.1	Darstellungsformen multimedialer Lernangebote	147
3.3.1.1	Textgestaltung am Bildschirm.....	149
3.3.1.1.1	Formale Aspekte	151
3.3.1.1.2	Typographische Aspekte.....	155
3.3.1.1.3	Farbgestaltung.....	157
3.3.1.2	Bilder in Multimedia-Anwendungen.....	159
3.3.1.2.1	Bildtypen.....	160
3.3.1.2.2	Vorteile von Abbildungen - Anschaulichkeit.....	163
3.3.1.2.3	Gestaltung von Standbildern.....	165
3.3.1.2.4	Gestaltung bewegter Abbilder.....	174
3.3.1.3	Einsatz auditiver Elemente - Audiogestaltung	179
3.3.1.3.1	Geräusche - Navigationssounds	179
3.3.1.3.2	Musikuntermalung	180
3.3.1.3.3	Gesprochene Texte.....	181
3.3.2	Realisierung von Interaktivität - Interaktionsformen im WWW	184
3.3.2.1	Gestaltung der Lernerfläche	187
3.3.2.1.1	Graphische Bedienelemente.....	187
3.3.2.1.2	Aufteilung des Bildschirms.....	192
3.3.2.2	Hypertext und Hypermedia.....	197
3.3.2.2.1	Prinzip von Hypertext - Grundlagen.....	197
3.3.2.2.2	Didaktische Vorzüge.....	199
3.3.2.2.3	Navigation in Hypermedia-Systemen	201
3.3.2.2.4	Orientierungsprobleme.....	202
3.3.2.2.5	Hypertextspezifische Orientierungs- und Navigationshilfen.....	203
3.3.2.2.6	Navigation im Internet	205
3.3.2.3	Interaktive Simulation	210
3.3.2.3.1	Vorteile von Simulationen	212
3.3.2.3.2	Nachteile von Simulationen	214
3.3.2.4	Lernerfolgskontrolle in computergestützten Lernprogrammen...	215
3.3.2.4.1	Aufgaben mit gebundener Antwortmöglichkeit.....	216

3.3.2.4.2	Aufgaben mit freier Antwortmöglichkeit.....	221
3.3.2.4.3	Rückmeldungen und Lernerprotokoll	224
3.3.2.4.4	Probleme in internetbasierten Lernumgebungen.....	226
4	Konzeption und Realisierung des internetgestützten Lernprogramms	
	"Orchideenmykorrhiza-Online"	228
4.1	Planungsphase - Grobkonzept des Lernprogramms	229
4.1.1	Definition und Merkmale der Zielgruppe	229
4.1.1.1	Primäre Zielgruppe - Studenten.....	229
4.1.1.2	Sekundäre Zielgruppe - Interessierte Laien.....	231
4.1.1.3	Konsequenzen der Zielgruppenanalyse	232
4.1.1.4	Einsatzbereiche des Lernprogramms	234
4.1.2	Inhaltsbestimmung von "Orchideenmykorrhiza-Online"	235
4.1.2.1	Festlegung relevanter Inhalte der Orchideenmykorrhiza.....	235
4.1.2.1.1	Endotrophe Mykorrhiza	236
4.1.2.1.2	Eigenschaften der Symbiosepartner Orchidee und Pilz	237
4.1.2.1.3	Keimlingsmykotrophie infolge der Samenstruktur.....	238
4.1.2.1.4	Samenkeimung und Protokorbildung.....	238
4.1.2.1.5	Pilzinfektion und physiologisches Gleichgewicht	239
4.1.2.1.6	Dauer der Pilzabhängigkeit (Mykotrophie).....	240
4.1.2.1.7	Typische Strukturen der Orchideenmykorrhiza	241
4.1.2.1.8	Pilzverdauung (Phagozytose).....	242
4.1.2.1.9	Pilz als Energiequelle	243
4.1.2.1.10	Einseitiger Stoffaustausch - Pilzparasitismus	244
4.1.2.2	Didaktische Vereinfachung	245
4.1.2.3	Lernziele	246
4.1.2.3.1	Lernziele - Ort der Orchideenmykorrhiza (Kapitel 1)	247
4.1.2.3.2	Lernziele - Symbiosepartner (Kapitel 2).....	248
4.1.2.3.3	Lernziele - Keimlingsentwicklung (Kapitel 3).....	249
4.1.2.3.4	Lernziele - Struktur und Funktion (Kapitel 4)	253
4.1.2.4	Präsentationsformen der einzelnen Inhalte.....	257
4.1.2.4.1	Darstellungsformen - Ort der Orchideenmykorrhiza (Kapitel 1).....	258
4.1.2.4.2	Darstellungsformen - Symbiosepartner (Kapitel 2)	259

4.1.2.4.3	Darstellungsformen - Keimlingsentwicklung (Kapitel 3).....	260
4.1.2.4.4	Darstellungsformen - Struktur und Funktion (Kapitel 4).....	263
4.2	Umsetzung und Realisierung des Online-Lernprogramms.....	269
4.2.1	Aufbau und Struktur des Lernprogramms	269
4.2.1.1	Bildschirmseiten von "Orchideenmykorrhiza-Online"	269
4.2.1.2	Standardbildschirmmaske.....	271
4.2.2	Benutzerführung und Navigation.....	273
4.2.2.1	Einsatz von Hypertext - Kommentierte Linkstruktur	273
4.2.2.2	Farbiger Hintergrund als Orientierungshilfe	274
4.2.2.3	Wegweiser als Sitemap.....	275
4.2.3	Hilfsfunktionen und Lernhilfen	277
4.2.3.1	Komponenten der Funktionsleiste	277
4.2.3.1.1	Funktion - Home	277
4.2.3.1.2	Funktion - Lexikon.....	278
4.2.3.1.3	Funktion - Literatur.....	279
4.2.3.1.4	Funktion - Links	279
4.2.3.1.5	Funktion - Autor.....	281
4.2.3.2	Lernkontrolle - Testfragen mit Rückmeldungen	282
4.2.3.2.1	Multiple-Choice	282
4.2.3.2.2	Zuordnungsaufgaben.....	283
4.2.3.3	Sonstige Hilfen	284
4.2.3.3.1	Abbildungsverzeichnis.....	284
4.2.3.3.2	Ersatztext-Technik	286
4.2.3.3.3	Informations-Symbol	287
4.2.3.3.4	Bedienungsanleitung.....	287
4.2.4	Gestaltung der einzelnen Bildschirmseiten.....	289
4.2.4.1	Startseite - Homepage.....	289
4.2.4.2	Kapitel 1: Ort der Orchideenmykorrhiza.....	290
4.2.4.2.1	Ort der Orchideenmykorrhiza	290
4.2.4.2.2	Steckbrief von <i>Orchis morio</i> L.....	292
4.2.4.2.3	Wurzelknollen einer Orchidee	293

4.2.4.2.4	Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchideenwurzel.....	294
4.2.4.3	Kapitel 2: Partner der Orchideenmykorrhiza.....	295
4.2.4.3.1	Partner der Orchideenmykorrhiza - Orchideen.....	295
4.2.4.3.2	Partner der Orchideenmykorrhiza - Mykorrhizapilze.....	297
4.2.4.4	Kapitel 3: Keimlingsentwicklung - Ohne Pilz läuft nichts.....	299
4.2.4.4.1	Struktur der Orchideensamen.....	299
4.2.4.4.2	Bau der Orchideensamen.....	301
4.2.4.4.3	Samenkeimung bei Orchideen.....	302
4.2.4.4.4	Pilzinfektion des Orchideenkeimlings.....	303
4.2.4.4.5	Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling.....	305
4.2.4.4.6	Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotrophie.....	306
4.2.4.4.7	Mykotrophiegrade und typische Vertreter.....	307
4.2.4.5	Kapitel 4: Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza.....	310
4.2.4.5.1	Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln.....	310
4.2.4.5.2	Pilzinfektion - Animation.....	312
4.2.4.5.3	Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone.....	313
4.2.4.5.4	Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz.....	314
4.2.4.5.5	Grenzfläche - Animation.....	316
4.2.4.5.6	Pilzverdauung - Phagozytose.....	318
4.2.4.5.7	Der Pilz als Nährstoff-Pipeline.....	320
4.2.4.5.8	Nährstoffaufnahme aus dem Boden.....	321
4.2.4.5.9	Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen.....	323
4.2.4.5.10	Stoffaustausch zwischen den Partnern.....	324
4.2.4.5.11	Stoffaustausch im Normalfall.....	326
4.2.4.5.12	Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee.....	327
4.3	Beurteilung von Software - Evaluation des Lernprogramms.....	329
4.3.1	Gestaltung des Fragebogens - Qualitätskriterien.....	330
4.3.1.1	Fragen zu den Probanden.....	330
4.3.1.2	Darstellungsformen (Text, Stand- und Bewegtbilder - Audio) ...	331
4.3.1.3	Interaktionsformen - Aspekte der HCI (Human Computer Interaction).....	333
4.3.1.4	Didaktik und lernpsychologische Aspekte.....	336
4.3.1.5	Freitext-Antworten.....	337

4.3.2	Organisation der Testphase - Testpersonen	338
4.3.3	Evaluation der Qualitätskriterien	341
4.3.3.1	Beurteilung der Darstellungsformen.....	341
4.3.3.2	Beurteilung der Interaktionsformen.....	348
4.3.3.3	Beurteilung der Didaktik und lernpsychologischer Aspekte	357
4.3.4	Auswertung der Freitext-Antworten	361
4.3.4.1	Erhebung positiver Aussagen der Probanden	361
4.3.4.1.1	Auswertung positiver Aussagen nach Qualitätskriterien	362
4.3.4.1.2	Positive Aussagen der Testpersonen.....	365
4.3.4.2	Erhebung negativer Aussagen der Probanden	368
4.3.4.2.1	Auswertung negativer Aussagen nach Qualitätskriterien	369
4.3.4.2.2	Negative Aussagen der Testpersonen	373
4.3.5	Zusammenfassende Betrachtung der Evaluation	377
5	Ausblick.....	381
	Literaturverzeichnis.....	383
	Eidesstattliche Erklärung.....	395

1 Problemstellung und Zielsetzung

Online-Lernen gewinnt zunehmend an Bedeutung und hat bereits Eingang in alle Bildungssektoren gefunden. Der Erfolg dieser innovativen Lehrmethode hängt sicherlich auch damit zusammen, dass die emotionale Hemmschwelle überwunden ist, und Multimedia sowie Internetdienste für immer mehr Menschen zum alltäglichen „Handwerkszeug“ im Berufs- und Privatleben gehören. Laut Studien nutzt fast jeder zweite Deutsche das Internet - Tendenz steigend (vgl. GfK 2001). Gerade im *Hochschulwesen* werden vielfältige und funktionstüchtige Online-Lernangebote unerlässlich, da die Anzahl Virtueller Universitäten (z. B. FernUniversität Hagen oder Virtuelle Hochschule Bayern) deutlich zunimmt und erwartet wird, dass im Jahre 2005 mehr als 50 % aller Studierenden virtuelle Studienangebote nutzen werden (vgl. ENCARNÇÃO, LEIDHOLD & REUTER 2000).

Netzgestütztes Lernen ist jedoch *keineswegs* automatisch selbstgesteuert, besonders anschaulich und effizient, wie oftmals behauptet wird, sondern es kann auch sehr unbefriedigend und frustrierend sein. Bereits ein Blick in die schier unendlich erscheinende Welt des Internets zeigt zahlreiche Anwendungen, die Lernprozesse nur unzureichend unterstützen, da sie meistens stark textbasiert sind und somit lediglich ein „elektronisches“ Schulbuch wiedergeben. Diese Tatsache impliziert, dass bei der Erstellung von Online-Lernangeboten die zur Verfügung stehenden multimedialen Visualisierungsmöglichkeiten sowie Interaktionsformen oftmals nicht optimal genutzt werden. Die didaktischen Vorteile des Online-Lernens liegen vor allem in der gleichzeitigen Verfügbarkeit und Verknüpfbarkeit verschiedener *Darstellungsformen* wie Text, Graphiken, Bewegtbild- und Audiosequenzen sowie in der *Aktivierung* des Lernenden durch die Bereitstellung verschiedener Eingriffs- und Steuerungsmöglichkeiten. Sollen lernwirksame Anwendungen im Internet realisiert und das vorhandene Veranschaulichungspotential entsprechend genutzt werden, so benötigt man ein geschlossenes **didaktisches Konzept**, das wichtige Aspekte für die Gestaltung von Darstellungs- und Interaktionsformen im Internet aufzeigt und erläutert. In der vorliegenden Arbeit wird daher versucht, ein webgestütztes Lernprogramm für den universitären Einsatz als „Instrumentarium“ zu entwickeln, um zu überprüfen, ob durch die Berücksichtigung *mediendidaktischer* und *softwareergonomischer* Gestaltungskriterien Lernprozesse via Internet optimiert werden können.

Besonders im Bereich der *Biologie* ist der Bedarf an Online-Lernangeboten sehr groß, da bisher nur wenige akzeptable Anwendungen für Lehr- und Lernprozesse existieren. Dies ist vermutlich auch darauf zurückzuführen, dass eine Darstellung und Visualisierung komplexer Sachverhalte stets mit enormen Aufwand verbunden ist. Aufgrund dieses Defizits soll anhand eines konkreten biologischen Beispiels ein mediendidaktisches Konzept für ein netzbasiertes Lernprogramm erstellt werden, das als Modellfall auch auf andere Themenbereiche übertragbar ist. Zu diesem Zweck wurde die Thematik der *Mykorrhiza*, also das symbiotische Zusammenleben von Pilzen und Wurzeln höherer Pflanzen, gewählt, da es sich hierbei um ein häufiges und oftmals stark unterschätztes Naturphänomen handelt, das bei 80 % aller Pflanzen in Erscheinung tritt. Eine Thematisierung der **Orchideenmykorrhiza** als Forschungsgegenstand eignet sich besonders, da die bekannte und faszinierende Pflanzenfamilie der Orchideen ein großes Motivationspotential besitzt und Interesse an der vielschichtigen Thematik wecken kann. Als exemplarischer Vertreter des endotrophen Mykorrhizatyps können anhand der Orchideen-Pilz-Assoziation nicht nur typische Strukturen, sondern auch das starke Abhängigkeitsverhältnis der Orchideen von ihrem Mykorrhizapilz während der Samenkeimung und der heterotrophen Keimlingsentwicklung veranschaulicht werden. Der Sonderstatus der Orchideenmykorrhiza als parasitische Pilzsymbiose ermöglicht neben der Darstellung der komplexen Wechselbeziehungen zwischen Orchidee und Pilz zudem auch eine vergleichende Betrachtungsweise mit mutualistischen Mykorrhizaformen. Die gewählte Thematik der Orchideenmykorrhiza, die sich generell für die Vermittlung affektiv-emotionaler Ziele (z.B. Sensibilisierung für die Erhaltung und Schutz der Orchideenflora) eignet, kann sich schließlich auch positiv auf die primär kognitiv geprägten Lernprozesse eines Online-Lernangebotes auswirken und dadurch eine gesteigerte Lernwirksamkeit erzielen.

Die wissenschaftliche Abhandlung ist dreigeteilt und in die Abschnitte *Fachwissenschaftliche Analyse der Orchideenmykorrhiza*, *Mediendidaktische Analyse* sowie *Konzeption und Realisierung des internetgestützten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“* gegliedert. In einem ersten Schritt wird versucht, neben einer kurzen Darstellung der geläufigen Formen wie ektotropher Mykorrhiza, vesikulär-arbuskulärer sowie ericoider und arbutoider Mykorrhiza, vor allem einen präzise aufgearbeiteten Überblick über den aktuellen wissenschaftlichen Forschungsstand der Orchideenmykorrhiza zu erstellen. Hierbei werden zunächst die morphologische Strukturen, vor allem Histologie und Feinstruktur der Pilzsymbiose ausführlich charakterisiert. Nach einer Darlegung taxonomischer und physiologischer Eigenschaften sowie Besonderheiten der Orchideenpilze folgt schließlich eine Erläuterung der Wechselbeziehungen

zwischen Orchideen und Pilzen, wobei besonders auf die Keimlingsentwicklung und die ernährungsphysiologischen Interaktionen Bezug genommen wird. Diese detailliert gestaltete Sachanalyse ist als Grundvoraussetzung für eine didaktische Aufbereitung unerlässlich und zeigte sich besonders in der Planungsphase als sehr hilfreich. In einem weiteren Abschnitt, der mediendidaktischen Analyse, wird zuerst der didaktische Stellenwert der Orchideenmykorrhiza ausführlich dokumentiert und eine aufwändige Didaktisierung dieser Thematik dadurch begründet. Eine vergleichende Charakterisierung von traditionellen Medien und Multimedia-Systemen zeigt neben typischen Merkmalen vor allem den didaktischen Mehrwert neuer Medien und macht deutlich, dass sich Internet-Ressourcen (*World Wide Web*) für eine Veranschaulichung der Orchideenmykorrhiza hervorragend eignen. Ein relativ umfangreicher Abschnitt befasst sich mit der Gestaltung von Darstellungs- und Interaktionsformen. Hierbei wird eruiert, welche Gestaltungskriterien zu berücksichtigen sind, um mit Hilfe dieser „Werkzeuge“ anschauliche und effiziente Lernprozesse im Internet realisieren zu können. Die in der mediendidaktischen Analyse gewonnenen Erkenntnisse werden für eine Umsetzung des internetgestützten Lernprogramms mit dem Namen „**Orchideenmykorrhiza-Online**“ angewendet. In der Planungsphase wird zunächst die Zielgruppe (Studenten biologischer und ökologischer Fachrichtungen) definiert sowie die relevanten Inhalte der Pilzsymbiose für das Online-Lernangebot festgelegt. Neben einem präzise gestalteten Lernzielkatalog werden auch die für die einzelnen Inhalte angemessenen Darstellungsformen aufgeführt und beschrieben. Im Rahmen der Umsetzung und Realisierung des Lernprogramms finden sich nicht nur Erläuterungen zu Aufbau und Struktur sowie zu programmspezifischen Navigations- und Funktionskomponenten, sondern auch eine ausführliche Beschreibung der einzelnen Bildschirmseiten. Außer einer eingehenden Charakterisierung finden sich in dieser Passage zudem auch Abbildungen der einzelnen Webseiten, um einen ersten Eindruck vom Lernprogramm gewinnen zu können. Der letzte Abschnitt befasst sich schließlich mit der Evaluation von „Orchideenmykorrhiza-Online“. Mit Hilfe eines Online-Fragebogens, der von insgesamt einundsiebzig Studenten verschiedener Fachrichtungen ausgefüllt wurde, konnte die didaktische Qualität des netzbasierten Lernangebotes beurteilt werden. Die Auswertungsergebnisse sollen mittels verschiedener Diagramme dargestellt werden und den Erfolg oder Misserfolg des durchgeführten Projekts verdeutlichen.

An dieser Stelle möchte ich noch die Gelegenheit nutzen, um mich herzlich bei meinem „Doktorvater“ Herrn Univ.-Professor Dr. Peter Hiering (Didaktik der Biologie an der Universität Passau) zu bedanken, der mir dieses Forschungsthema nahe legte und mich während der gesamten Arbeitszeit tatkräftig unterstützte und stets ermutigte. Ein besonderer Dank gilt auch Rudolf Christl, Mitarbeiter der naturwissenschaftlichen Fachdidaktiken an der Universität Passau, für seine unermüdliche Hilfe und computertechnische Unterstützung.

Sie erreichen das internetgestützte Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ unter:

http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Passau, im April 2003

Philipp Kasper

2 Fachwissenschaftliche Analyse der Orchideenmykorrhiza

Voraussetzung für eine verständliche didaktische Realisierung der Thematik ist eine ausführliche Darlegung über die Morphologie und Physiologie der orchideoiden Mykorrhiza. Erst der Einblick in die Strukturen und Funktionsweise dieser Pilzsymbiose verdeutlicht die ihr zugrunde liegenden ökologischen Zusammenhänge und Abhängigkeiten. Da es sich bei dem Phänomen der Mykorrhiza um den bei weitem häufigsten Symbiosetypus im gesamten Pflanzenreich (vgl. SCHÖNBECK 1987, S. 9) handelt, sollen zunächst der Begriff der Mykorrhiza allgemein definiert und seine unterschiedlichen Erscheinungsformen grundlegend skizziert werden, bevor eine detaillierte Auseinandersetzung mit der Orchideenmykorrhiza folgt.

2.1 Definition - Mykorrhiza

Bereits 1885 erkannte der deutsche Botaniker A. B. FRANK, „(...) dass gewisse Baumarten, vor allem die Cupuliferen ganz regelmässig sich im Boden nicht selbständig ernähren, sondern überall in ihrem gesamten Wurzelsystem mit einem Pilzmycelium in Symbiose stehen, welches ihnen Ammendienste leistet und die ganze Ernährung des Baumes aus dem Boden übernimmt. (...) Dieser Pilzmantel hüllt die Wurzel vollständig ein (...) und verhält sich in jeder Beziehung wie ein zur Wurzel gehöriges mit dieser organisch verbundenes peripherisches Gewebe. Der ganze Körper ist also weder Baumwurzel noch Pilz allein, sondern ähnlich wie der Thallus der Flechten, eine Vereinigung zweier verschiedener Wesen zu einem einheitlichen morphologischen Organ, welches vielleicht passend als Pilzwurzel, Mycorrhiza bezeichnet werden kann“ (FRANK 1885, S. 128f). Mit dieser an Buchen und Kiefern entdeckten Erstbeschreibung prägte FRANK den aus zwei griechischen Begriffen - "mykes" (Pilz) und "rhiza" (Wurzel) - abgeleiteten Namen **Mykorrhiza (Pilzwurzel)** für die Erscheinung eines Hyphenmantels um die Wurzeln von Wirtspflanzen und wurde dadurch zum Begründer der heute sehr aktuellen Mykorrhizaforschung. Mehr als 100 Jahre später definieren SMITH & READ (1997, S. 2) den Begriff Mykorrhiza als „(...) associations, which are involved in the absorption of nutrients from soil, are found between hyphal fungi and the underground organs of gametophytes of many bryophytes and pteridophytes, as well as the roots of seed plants and sporophytes of most pteridophytes. Indeed, mycorrhizas, not roots, are the chief organs of nutrient uptake by land plants (...)“.

Generell versteht man unter Mykorrhiza das unmittelbare **symbiotische Zusammenleben** von bodenbewohnenden Pilzen und Wurzeln höherer Pflanzen (vgl. ZIEGLER 1983, S. 377; vgl. SCHUBERT & WAGNER 1993, S. 336). Hierbei besiedeln Pilze unterirdische Absorptionsorgane der Wirtspflanze wie Wurzeln, Rhizome, Rhizoide oder Prothallien. Durch den daraus resultierenden engen morphologischen Kontakt kann ein Stoffaustausch zwischen den beiden Komponenten (durch lebende Zellen) stattfinden. Die wechselseitig nutzbringende Assoziation (Symbiose) zwischen den unterschiedlichen Organismen im Sinne mutualistischer Beziehungen zeigt sich insofern, dass der Symbiont (Pilz) die Wirtspflanze (Autobiont) mit Wasser und anorganischen Nährstoffen versorgt, während die höhere Pflanze im photosynthetisch aktiven Zustand, den heterotrophen Pilz mit Assimilaten (v.a. Kohlenhydraten) beliefert. Der gegenseitige Stoffaustausch wird zusätzlich durch das feine und weitverzweigte Hyphensystem der Wurzelpilze, das oftmals auch die Funktion der Wurzelhaare ersetzt, begünstigt. Die winzigen Pilzfäden sind nämlich in der Lage, die Kapillarräume des Bodens besser als die kurzen Saugwurzeln der Pflanze zu durchdringen und effektiver zu erschließen. Darüber hinaus wird durch das intensiv verzweigte Myzel die absorbierende Wurzeloberfläche um ein Vielfaches vergrößert. Somit wird die Mykorrhiza bei den meisten Landpflanzen zum Hauptorgan einer effektiveren Nährstoffaufnahme (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 4f; vgl. SCHWANTES 1996, S. 124f).

Die ökologische Bedeutsamkeit dieser bereits an fossilen Pflanzen aus der Karbonzeit (vor 280-345 Mio. Jahren) nachgewiesenen Pilzsymbiose wird verständlich, wenn man bedenkt, dass heute ca. **80 %** aller Pflanzengattungen (SCHWANTES 1996, S. 124) mit Pilzen vergesellschaftet sind und daraus enorme Vorteile in bezug auf ihre Ernährungsphysiologie ziehen. So besitzen nicht nur die meisten unserer Kulturpflanzen (z.B. Gerste, Mais, Kartoffeln, etc.) eine Mykorrhiza, sondern sie ist auch bei Pflanzen unterschiedlicher Lebensformen zu finden: bei Bäumen, Sträuchern, Zwerg-, Halbsträuchern, einjährigen und ausdauernden krautigen Pflanzen und selbst bei Moosen. Im Gegensatz dazu fehlt die Ausbildung einer Mykorrhiza nur bei wenigen Familien. Zu den sogenannten „Nichtwirtspflanzen“ (WERNER 1987, S. 189) gehören vor allem *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae* und *Cyperaceae*. Bei den *Papaveraceae*, *Amaranthaceae*, *Urticaceae*, *Juncaceae*, *Potamogetonaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Sparganiaceae* und den *Typhaceae* ist eine Mykorrhizierung nur sehr schwach ausgeprägt. Sie fehlt außerdem bei Insektivoren (vgl. RABOTNOV 1995, S. 21).

Während Mykorrhizapflanzen primär auf Böden vorkommen, die reich an organischer Substanz, aber arm an verfügbaren Mineralstoffen (v.a. Phosphor und Stickstoff) sind, fehlen solche Pflanzen meist an nährstoffreichen Standorten. In dieser Arbeit werden unter dem Begriff Mineralstoffe vor allem anorganische Stoffe des Bodensubstrats zusammengefasst. Im Gegensatz dazu soll unter dem Begriff Nährstoffe organische Substanzen wie Kohlenhydrate, Fette, etc. verstanden werden. Die „Mykosymbiotrophie“ (RABOTNOV 1995, S. 20), also die symbiotischen Beziehungen zwischen Pflanzen und heterotrophen Organismen, wird ebenfalls durch Wasserüberschuss oder -mangel und durch tiefe Temperaturen beeinträchtigt, wohingegen pH-Werte von 2,9 bis 8,0 toleriert werden (vgl. RABOTNOV 1995, S. 21f). Durch die Ausbildung einer Mykorrhiza, die als **morphologische Funktionseinheit** aufzufassen ist, da jeder Partner für sich allein nicht oder nur unvollkommen entwicklungsfähig ist, und den dadurch verbesserten ernährungsphysiologischen Bedingungen werden beiden Partnern bzw. Komponenten neue Dimensionen eröffnet (z. B. Besiedlung nährstoffarmer und trockener Standorte).

2.2 Unterschiedliche Mykorrhizaformen

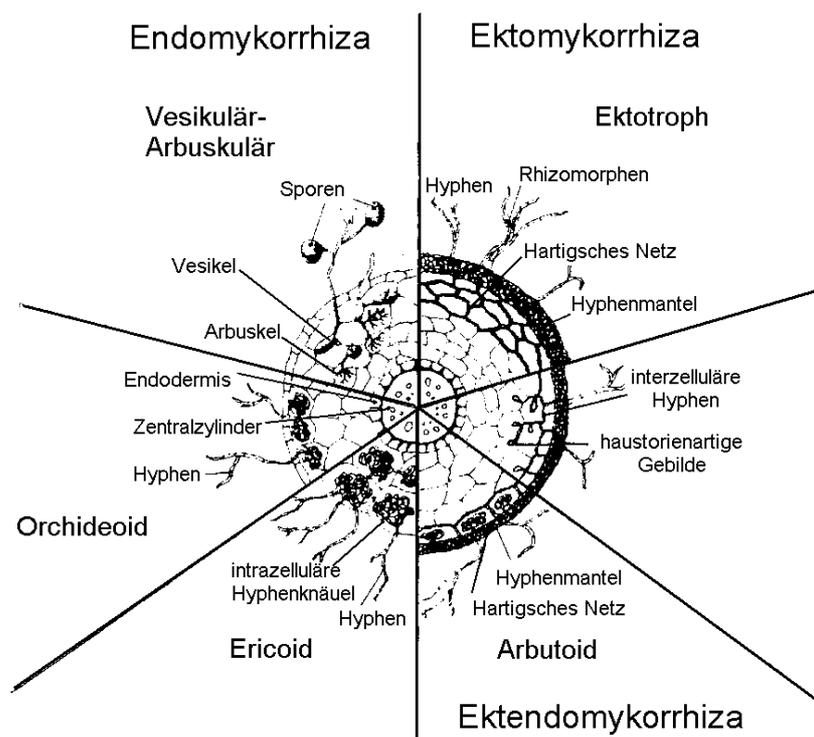
Je nachdem welche Pilze und Wirtspflanzen an der Wurzelsymbiose beteiligt sind (interagieren), unterscheidet man zwischen mehreren **Mykorrhizaformen**, die die Art der Kontaktstellen zwischen Wurzeln und Hyphen, die Anordnung der Hyphen sowie die Art und Weise des Stoffaustausches berücksichtigen. Obwohl nach der Auffassung führender Wissenschaftler (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 6f) die Einteilung der verschiedenen Mykorrhizaformen nach spezifischen Aspekten (mit oder ohne Septenbildung) vorgenommen werden sollte, bin ich aufgrund didaktischer Überlegung der Meinung, dass die bisher praktizierte Differenzierung nach ektotrophen und endotrophen Mykorrhizen am geeignetsten erscheint.

Nach der Erstbeschreibung der Mykorrhiza folgte bereits 1887 durch FRANK aufgrund deutlicher morphologischer Unterschiede eine Einteilung in „*ectotrophische*“ und „*endotrophische*“ Kategorien (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 104f). Der grundlegende Unterschied zwischen diesen beiden Hauptgruppen liegt primär darin, dass bei der heute als **Ektomykorrhiza** (ektotrophen Mykorrhiza) bezeichneten Form ein mantelartiges Gebilde aus Pilzhyphen um die Wurzeln entsteht und die Pilzhyphen nicht in das Zellinnere eindringen, sondern sich interzellulär ausbreiten und so das charakteristische „Hartigische Netz“ ausbilden.

Im Gegensatz dazu formt die **Endomykorrhiza** (endotrophe Mykorrhiza) weder einen Pilzmantel um die Wurzelmasse, noch ein Hartigsches Netz aus. Bei diesem Typus, dessen Wachstum auf parenchymatische Rindenzellen begrenzt ist, dringen Hyphen in das Wurzelgewebe ein und breiten sich sowohl inter-, als auch intrazellulär aus. Die Endomykorrhiza kann nach unterschiedlichen Wirtspflanzen noch weiter in die vesikulär-arbuskuläre, ericoide und orchideoide Mykorrhiza unterteilt werden. Neben diesen beiden Haupttypen existiert darüber hinaus noch eine Übergangsform, die die Merkmale der Ektomykorrhiza (Hyphenmantel und Hartigsches Netz) sowie die der Endomykorrhiza (intrazelluläre Hyphen) besitzt, die sogenannte **Ektendomykorrhiza** (vgl. SCHWANTES 1996, S. 124ff; vgl. RITTER 1985, S. 25ff).

Vergleicht man die drei verschiedenen Mykorrhizaformen, so kann man feststellen, dass sie alle ein **externes** Myzel besitzen, aus dem Hyphen in den Boden ausstrahlen (vgl. BURGEFF 1936, S. 16f). Daraus folgt, dass sich die morphologische Funktionseinheit der Pilzsymbiose aus den drei Bestandteilen bodenbewohnendes Myzel, Pilzmyzel im Wirtsgewebe und Wirtsgewebe selbst zusammensetzt. Das Symbiosesystem ist keineswegs statisch zu betrachten, sondern es unterliegt einer Entwicklungs-, Reife- und Seneszenzphase (vgl. SCHWANTES 1996, S. 124 f; vgl. SMITH & READ 1997, S. 2ff).

Abb. 2-1 **Mykorrhizaformen**. Eine Ektomykorrhiza zeichnet sich durch einen äußeren Hyphenmantel und ein Hartigsches Netz aus. Zu der endotrophen Form, die intrazelluläre Hyphenknäuel ausbildet, zählen die ericoide, orchideoide und vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza. Die Ektendomykorrhiza weist die Merkmale beider Formen auf (verändert nach SCHWANTES 1996).



2.2.1 Ektotrophe Mykorrhiza (Ektomykorrhiza)

Bei der Ektomykorrhiza handelt es sich um eine Form der Pilzsymbiose, die vorwiegend bei Nadel- und Laubbäumen oder auch Sträuchern in der gemäßigten Zone zu beobachten ist. Zum **Wirtsspektrum** zählen mehr als 140 Gattungen von Samenpflanzen, besonders aber Vertreter der *Pinaceae*, *Fagaceae*, *Rosaceae* und *Caesalpinaceae*. Im Gegensatz dazu findet sich eine ektotrophe Mykorrhiza, die erst seit Mitte des Mesozoikums (vor ca. 150 Mio. Jahren) bekannt ist, nur bei wenigen krautigen Pflanzen: z.B. bei *Polygonum viviparum* oder der Gattung *Kobresia*. Insgesamt bilden aber nur etwa 3 % aller Samenpflanzen eine Ektomykorrhiza aus (vgl. WERNER 1987, S. 207; vgl. RABOTNOV 1995, S. 22).

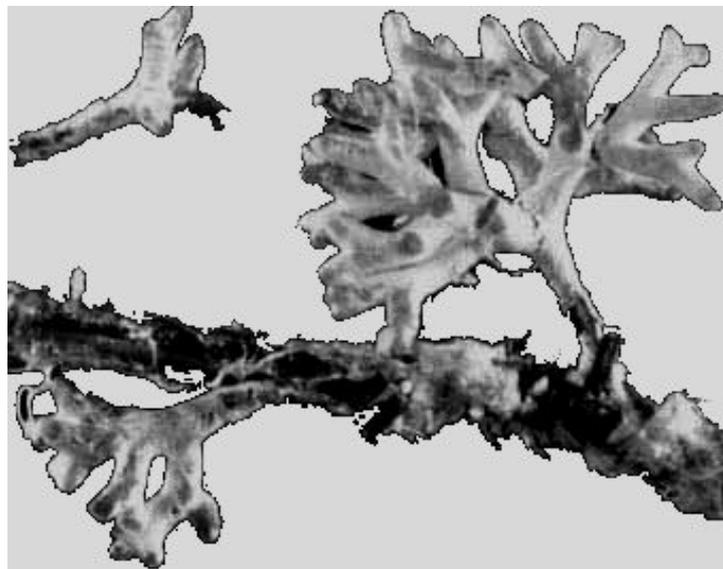


Abb. 2-2 **Ektomykorrhiza** zwischen *Pinus radiata* und *Amanita muscaria*. Besonders auffällig sind die keulig verdickten Kurzwurzeln, die mit dem typischen Hyphenmantel umgeben sind (verändert nach MALAJCZUK, MOLINA & TRAPPE in: BRUNDRETT 1999).

2.2.1.1 Pilzsymbionten

Die **Symbiosepilze** der Ektomykorrhiza gehören hauptsächlich zu den Asco- und Basidiomyceten. Es existieren aber auch Vergesellschaftungen mit verschiedenen Arten aus der Gattung *Endogone* (Zygomyceten). Zu den typischen Symbionten zählen besonders bekannte Speisepilze wie der Steinpilz (*Boletus edulis*), der Pfifferling (*Cantharellus cibarius*) oder auch Täublinge (*Russula* sp.) sowie Giftpilze, wie Fliegenpilz und Knollenblätterpilz (*Amanita*-Arten), die in Sterilkultur nur schlecht wachsen und ohne ihren Wirt nicht zur Fruktifikation befähigt sind. Neben 65 Gattungen von Pilzen, die als potentielle Symbionten bestätigt sind,

sind noch zahlreiche „*Fungi imperfecti*“ beschrieben, die eine effiziente Mykorrhiza ausbilden, jedoch aufgrund fehlender Fruchtkörperbildung (kein Teleomorph) nicht identifiziert werden können. Obwohl die Fruchtkörper vieler Pilzarten nur unter bestimmten Bäumen anzutreffen sind, ist die Spezifität zwischen den Symbiosepartnern im allgemeinen nur als gering einzuschätzen. Dieses Faktum zeigt sich besonders gut, wenn man bedenkt, dass einerseits mehr als 25 Pilzarten mit *Pinus sylvestris* eine Mykorrhiza ausbilden, andererseits *Amanita muscaria* (Fliegenpilz) mit so verschiedenartigen Bäumen wie Fichten, Douglasien, aber auch Birken und Eukalyptus assoziiert ist. Trotzdem kann das Symbioseverhältnis auch so spezialisiert sein, dass sich die Mykorrhizapilze zweinadeliger Kiefernarten wie der Schwarzkiefer (*Pinus nigra*) und der Bergkiefer (*P. mugo*) von denen fünfnadeliger Exemplare wie der Weymouthskiefer (*Pinus strobus*) und der Zierbelkiefer (*P. cembra*) unterscheiden (vgl. SCHWANTES 1996, S. 125-130; vgl. WERNER 1987, S. 207).

2.2.1.2 Morphologische Besonderheiten

Die Ektomykorrhiza ist gekennzeichnet durch einen engen Mantel von Pilzhyphen, der die Wurzelspitzen der Wirtspflanze umgibt, und von dem Hyphen in den anliegenden Bodenbereich ausstrahlen. Dieser auch als „Mykochlaena“ (RITTER 1985, S. 11) bezeichnete **Hyphenmantel** ist zwischen 20-60 µm dick und besitzt je nach daran beteiligter Pilzart eine charakteristische Form (z.B. glatt, stachelig, flauschig). Durch diese morphologische Besonderheit, die als Ersatz für die fehlenden Wurzelhaare dient, wird die physiologisch aktive Wurzeloberfläche um ein Vielfaches vergrößert und dadurch die Erschließung des Bodens wesentlich verbessert. Außerdem kann durch dieses Hyphengeflecht auch eine Vernetzung zwischen Pflanzen der gleichen Art, aber auch verschiedener Arten entstehen, die einen Stoffaustausch zwischen den Organismen ermöglicht. Ein weiteres Merkmal der Ektomykorrhiza ist, dass die vermutlich mit Hilfe von Pektinasen in das Wurzelgewebe penetrierenden Pilze nicht in das Zell-Lumen eindringen, sondern sich zwischen den Wurzelrindenzellen **interzellulär** ausbreiten und dabei ein netzartiges Gebilde formen, das nach dem Forstbotaniker T. HARTIG (1851) auch als **Hartigsches Netz** (vgl. WERNER 1987, S. 207) bezeichnet wird. Es kann auf die äußeren Zellschichten der Wurzelrinde begrenzt sein oder bis zur Endodermis vordringen. Diese innerste Rindenschicht der Wurzel (Endodermis) bildet jedoch eine natürliche Barriere für die eindringenden Mykorrhizapilz, so dass der Zentralzylinder stets pilzfrei bleibt. Die Pilzinfektion der Wurzel bewirkt zudem, dass die Bildung von Wurzelhaaren unterbleibt. Deren Funktion wird von ausstrahlenden Pilzhyphen übernommen. Wegen des um

die Wurzeln befindlichen Pilzmantels wird das Längenwachstum der Pflanzenwurzeln womöglich infolge erhöhter Auxinausschüttung (Hormone) durch das Myzel gehemmt. Dies bewirkt die Umgestaltung der für diese Mykorrhizaform so typischen, keulig verdickten **Kurzwurzeln**. Während unverpilzte Kurzwurzeln bereits nach wenigen Wochen ihre Wurzelhaare verlieren und verkorken, kann die Lebensdauer der Mykorrhiza-Wurzeln zwischen 9 und 14 Monaten betragen (vgl. WERNER 1987, S. 207ff; vgl. SCHWANTES 1996, S. 125ff).

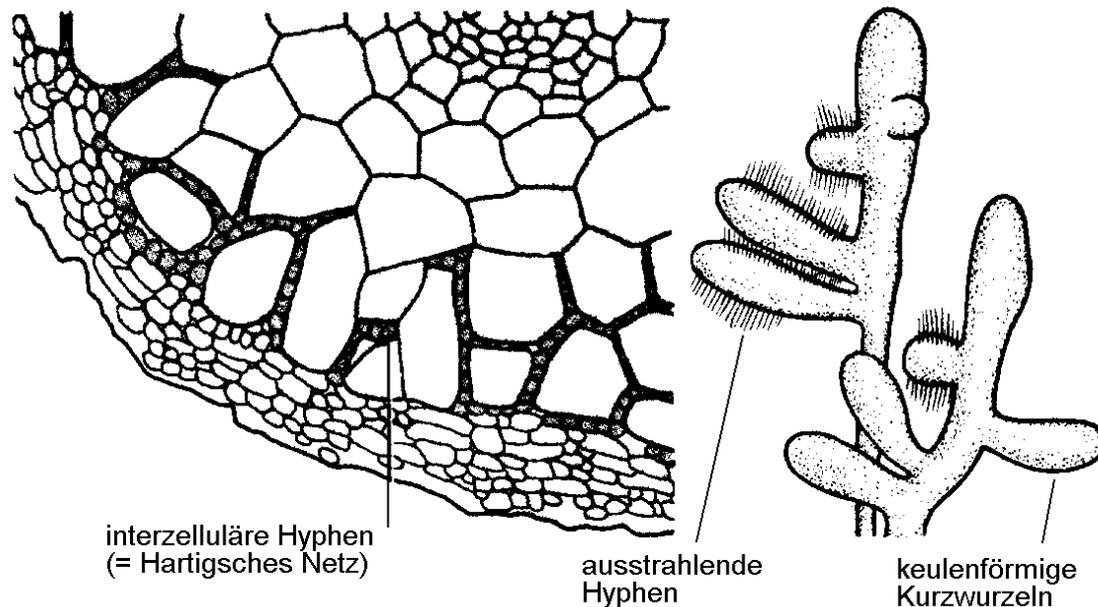


Abb. 2-3 **Ektomykorrhiza** von *Fagus sylvatica* - schematisch dargestellt. Links: Wurzelquerschnitt mit Hyphen, die sich interzellulär ausbreiten und das Hartigsche Netz ausbilden. Rechts: Keulenförmige Kurzwurzeln mit ausstrahlenden Hyphen (verändert nach WERNER 1987).

Die Intensität der Verpilzung der Wurzeln (Mykorrhizafrequenz) ist nicht an allen Stellen gleich groß, sondern ist enormen Schwankungen unterworfen. So entwickeln sich die Pilzsymbionten besonders in den oberen, humusreichen Bodenschichten enorm, während in tieferen Bereichen zahlreiche unverpilzte Wurzelteile zu finden sind. Diese Mykorrhizafrequenz ist zudem nicht nur von Einflüssen des Wirts, sondern vor allem auch von äußeren Umweltbedingungen abhängig. Abiotische Faktoren wie Bodentemperatur, Wassergehalt, Sauerstoffkonzentration, aber auch der Grad der Eutrophierung zeigen Auswirkungen auf die Mykorrhizabildung. Nach WERNER (1987, S. 220) ist „die günstigste Humusform für die Ektomykorrhiza (...) ein schwach saurer Mull mit einem relativ niedrigen P- und N-Gehalt, mit guter Durchlüftung und ausreichender Wasserversorgung.“ Eine künstliche Walddüngung mit Phosphor und Stickstoff wirkt sich daher nicht positiv, sondern ungünstig aus, da dies oftmals zum Rückzug der Mykorrhizapilze führt. Der Grad der Abhängigkeit des Wirts von den Sym-

bionten ist ebenfalls unterschiedlich ausgeprägt und reicht von schwach bzw. **fakultativ** ektomykotropen Arten in den Gattungen *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Cupressus*, *Eucalyptus*, *Juniperus*, *Salix* und *Ulmus* bis zu stark oder **obligat** von einer Ektomykorrhiza abhängigen Arten in den Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Quercus*, *Fagus* und *Carpinus* (vgl. WERNER 1987, S. 219; vgl. SCHWANTES 1996, S. 128f).

2.2.1.3 Vorteile einer Mykorrhizierung

Der grundlegende Vorteil, den vor allem Bäume aus der Mykorrhizierung ziehen, ist eine verbesserte **Wasserversorgung** und vermehrte **Nährstoffzufuhr**, die zusammen zu einer Förderung der Photosynthese-Aktivität und damit zu besserem Wachstum führen. Der heterotrophe Pilz hingegen profitiert besonders von den aus der Assimilation gewonnen Kohlenhydraten und anderen organischen Stoffen des Wirts (z.B. Enzyme und Vitamine; vgl. BARON & RÖDER, 1992: 22f). Labor- und Freilandversuche hinsichtlich der Bedeutung der Ektomykorrhiza für das Baumwachstum haben ergeben, dass sowohl die Substanzproduktion als auch der Mineralstoffgehalt wesentlich höher liegen als bei unverpilzten Kontrollpflanzen. So haben Forscher festgestellt, dass die Sämlinge von Kiefern mit Mykorrhiza 86 % mehr Stickstoff, 234 % mehr Phosphor und 75 % mehr Kalium enthalten als mykorrhizafreie Vergleichspflanzen. Mykorrhizapflanzen können viel mehr Nähr- und Mineralstoffe im Gegensatz zu unverpilzten Individuen aufnehmen, da durch die in den Boden ausstrahlenden Hyphen die resorbierende Wurzeloberfläche entscheidend vergrößert wird. Die Werte der Nährstoffaufnahme variieren je nach dem, welcher Symbiosepilz sich an der Mykorrhizierung beteiligt. Daraus kann geschlossen werden, dass *in natura* mit Sicherheit optimale Partnerkombinationen existieren (vgl. RITTER 1985, S. 31).

Für die Interaktion zwischen den beiden Symbiosepartnern ist von besonderer Bedeutung, dass ektotrophe Mykorrhizapilze fähig sind, **Pflanzenhormone** (Auxine) zu sezernieren. Wie bereits oben erwähnt, wird das Wurzelwachstum infolge einer durch den Pilz verursachten Auxinausschüttung beeinflusst, so dass es zu einer Umgestaltung der Feinwurzeln zu geschwollenen Kurzwurzeln kommt. Diese erhöhte Auxinkonzentration (Indolessigsäure: Hormon des Streckenwachstums) sowie die vom Pilz synthetisierten Cytokinine (Hormone der Zellteilung) führen ebenfalls zu einer Anreicherung von Kohlehydraten und anderen organischen Verbindungen im Wurzelgewebe, die dem „kohlenstoff-heterotrophen“ Organismus (SCHWANTES 1996, S. 10) wiederum als Lebensgrundlage dienen. Das heißt, dass der Pilz

seinen Wirt erheblich beeinflusst und dadurch für sich selbst günstige Bedingungen für seine Bau- und Energiestoffversorgung schafft (vgl. RITTER 1985, S. 32).

Neben diesen ernährungsphysiologischen Wechselwirkungen besitzt die Ektomykorrhiza auch eine besonders ausgeprägte **Schutzfunktion** gegenüber Wurzelpathogenen. So besteht infolge des engmaschigen Hyphenmantels um den Wurzelbereich einerseits ein effektiver struktureller Schutz gegen Bodenmikroorganismen in der Rhizosphäre. Andererseits sind Mykorrhizapilze auch in der Lage, antibiotisch wirksame Substanzen (Antimykotika, -bakteriotika) freizusetzen und damit den Befall mit Krankheitserregern (z.B. *Rhizoctonia solani*, *Fusarium oxysporum*, etc.) zu hemmen. So produziert *Leucopaxillus (Clitocybe) cerealis* nachweislich Diatetryn-Nitril (ein Polyacetylen), das sowohl das Wachstum von Bakterien- als auch von Pilzstämmen verringert (vgl. WERNER 1987, S. 217). Ein anderer Mechanismus ektotropher Mykorrhizapilze, die Infektion durch Pathogene zu reduzieren, ist der Verbrauch von C-Quellen an der Wurzeloberfläche (Rhizoplane) zu so niedrigen Konzentrationen, so dass Erreger nicht mehr überleben können. Eine weitere Möglichkeit besteht in der Bildung von spezifischen Siderophoren, welche die Eisenversorgung der Konkurrenten begrenzen und dadurch deren Wachstum hemmen. Neben diesen genannten Abwehrmethoden stellt ein intakter und geschlossener **Pilzmantel** um die Wurzeln den effektivsten Schutz dar (vgl. WERNER 1987, S. 223; vgl. SCHWANTES 1996, S. 129).

Baum und Pilz ziehen gegenseitig großen Nutzen aus der Ektomykorrhiza und sind als Organismenkomplex den Umweltbedingungen besser angepasst als jeder Partner für sich allein. Der Konkurrenzvorteil der ektotrophen Baumarten ermöglichte ihre Verbreitung daher auch auf ungünstigen trockenen und kalten Standorten. Da eigentlich alle Waldbäume mykotroph sind, kommt der Betrachtung und Untersuchung dieser Symbioseform nicht zuletzt auch erhebliche wirtschaftliche Bedeutung zu.

2.2.2 Endotrophe Mykorrhiza (Endomykorrhiza)

Die endotrophe Mykorrhiza unterscheidet sich von der Ektomykorrhiza im wesentlichen dadurch, dass die mit der Wirtspflanze kompatiblen Mykorrhizapilze zwar ebenfalls in die Wurzelrinde eindringen, sich jedoch **intrazellulär** ausbreiten und das Zellinnere der Wirtszellen besiedeln. Bei diesem Mykorrhizotyp kommt es auch zu interzellulärem Wachstum zwischen den Rindenzellen, die Ausbildung eines Hartigschen Netzes kann im Normalfall aber nicht beobachtet werden. Darüber hinaus fehlt bei der typischen Endomykorrhiza ein geschlossener Pilzmantel um den Wurzelbereich. Rein makroskopisch sind Wurzeln mit Endomykorrhiza nur wenig von unverpilzten Exemplaren zu unterscheiden (vgl. SCHWANTES 1996, S. 131f). Ein wichtiger physiologischer Unterschied im Vergleich zur Ektomykorrhiza liegt darin, dass die in das Rindenparenchym eindringenden Pilzhyphen zu einem bestimmten Zeitpunkt aufgelöst und vom Wirtsorganismus resorbiert bzw. **verdaut** werden. Das heißt, dass der Wirt bei der Endomykorrhiza über den Pilz nicht nur anorganische Stoffe aus dem Bodenbereich, sondern auch pilzeigene organische Nährstoffe, die in den Hyphen synthetisiert werden, bezieht. Aus diesem Grund vermutet man bei Endomykorrhizen generell eine stärkere Abhängigkeit der Wirtspflanzen von ihren Symbionten (vgl. SCHWANTES 1996, S. 132). Die Endomykorrhiza wird je nach Beteiligung der Wirtspflanzen und seiner morphologischen Strukturen noch unterteilt in vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza, ericoide und orchideoide Mykorrhiza (vgl. SCHWANTES 1996, S. 125).

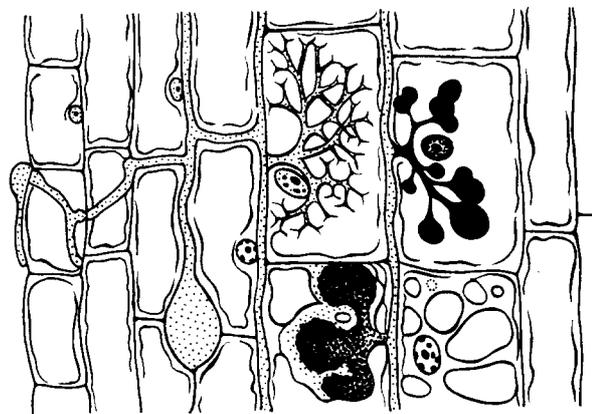
2.2.2.1 Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza (VAM)

Die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza oder VA-Mykorrhiza (VAM), ein Vertreter der endotrophen Mykorrhizen, ist der am weitesten verbreitete Symbiosetyp, da er bei fast allen Familien der Angiospermen und selbst bei Moosen, Farnen und Schachtelhalmgewächsen vorkommt. Nach RABOTNOV (1995, S. 22) besitzen vermutlich mehr als 200 000 Pflanzenarten eine derartige Pilzwurzel. Zu den Nichtwirtspflanzen zählen besonders die *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae* und die *Brassicaceae* (vgl. WERNER 1987, S. 189). Die VAM-Pilze sind in erster Linie mit **Kulturpflanzen** wie Gerste, Mais, Kartoffeln, Tomaten, Zwiebeln, etc., allen Obstbäumen und -sträuchern der gemäßigten Zone, aber auch mit Zitrusgewächsen, Kaffee- und Teestrauch assoziiert. Die meisten Bäume tropischer Klimate kommen ebenso als Wirt für die VA-Mykorrhiza in Frage. In der gemäßigten Zone ist die VAM zusammen mit einer

Ektomykorrhiza bei Bäumen aus der Gattung *Ginkgo*, *Taxus*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Acer*, *Ulmus*, *Sorbus*, *Juniperus*, *Corylus* und *Malus* gefunden worden. Bei manchen Arten entwickelt sich aus einer vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza im Juvenilstadium eine Ektomykorrhiza im adulten Zustand (vgl. RABOTNOV 1995, S. 22; vgl. BARON & RÖDER 1992, S. 20; vgl. WERNER 1987, S. 189).

Die Wurzelsymbiose der VAM gehört phylogenetisch zu den ältesten Symbiosen, da sie bereits an Pflanzen des Devons (vor ca. 370 Mio. Jahren) entdeckt worden ist. Sie wird zusammen mit bodenbewohnenden **Pilzen** aus der Familie *Endogonaceae* (Zygomycetes) gebildet: „Als Pilzpartner sind bis jetzt im wesentlichen fünf Gattungen Niederer Pilze nachgewiesen worden, (...) nämlich *Acaulospora*, *Entrophospora*, *Glomus*, *Sclerocystis* und *Gigaspora*“ (SCHWANTES 1996, S. 134). Am häufigsten jedoch ist die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza mit Vertretern aus der Gattung *Glomus*, der mehr als 25 Arten angehören, vergesellschaftet. Die Wirtsspezifität der *Glomus*-Arten ist als gering anzusehen ist, da bereits verschiedene Pilzarten von nur einem Wirtsorganismus isoliert wurden. So sind *Glomus claroideum*, *G. etunicatum*, *G. margarita* und auch *Glomus macrocarpum* in *Zea mays* nachzuweisen (vgl. WERNER 1987, S. 187). Dahingegen bevorzugen andere Endophyten nur bestimmte Wirte. Eine endgültige Aussage darüber kann vor allem auch wegen der schwierigen Taxonomie der Gattung *Glomus* noch nicht getroffen werden. (vgl. WERNER 1987, S. 186f). Bei diesen Mykorrhizapilzen handelt es sich ferner um **obligate** Symbionten, da sie hinsichtlich ihres Wachstums und ihrer Fortpflanzung gänzlich auf ihre Wirtspflanzen angewiesen sind. Aufgrund dieser Abhängigkeit können VAM-Pilze auch nicht künstlich gezüchtet werden. Der Wirt hingegen ist zwar nicht direkt abhängig vom Endophyten, wird aber deutlich von ihm gefördert (vgl. BARON & RÖDER 1992, S. 20).

Abb. 2-4 **Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza.** Längsschnitt durch eine Wurzel von *Allium sphaerocephalum*. Von links nach rechts: Eindringen einer Pilzhyphe in Epidermis und Subepidermis. 3. und 4. Schicht: Übertritt des Myzels in die Interzellularen und Vesikelbildung. 5. und 6. Schicht: Bildung von Arbuskeln und ihr Abbau zu Exkretklumpen (aus BURGEFF 1943).



Der von dem Franzosen I. GALLAUD geprägte Begriff der vesikulären-arbuskulären Mykorrhiza (um 1906; vgl. SCHWANTES 1996, S. 134) verdankt den typischen morphologischen Strukturen im Zellinneren seinen Namen. Die Pilze dringen direkt oder durch die Wurzelhaare in die mittleren und inneren Schichten der Wurzelrindenzellen (Cortex) ein und bilden dort intrazellulär bäumchenartige Verzweigungen (**Arbuskel**) und interzellulär bläschenförmige Strukturen (**Vesikel**) infolge terminaler Anschwellung der Hyphen aus. Die in die Zelle penetrierenden und sich stark verzweigenden arbuskulären Hyphen werden vom Plasmalemma der Cortezellen und einer zwischen dem Wirtsplasmalemma und den Hyphenzellwänden befindlichen Grenzflächen-Matrix oder „*interfacial matrix*“ (HARLEY & SMITH 1983, S. 32) umgeben, so dass schließlich ein vergrößerter und komplexer Grenzflächenbereich zwischen dem Wirts- und Pilzzytoplasma (Wirtsplasmalemma - Matrix - Pilzzellwand - Pilzplasmalemma) entsteht, durch den der Nährstofftransfer erfolgen kann (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 32f; vgl. WERNER 1987, S. 191ff). Somit dienen dem Pilz die Arbuskeln zunächst der Nährstoffaufnahme aus dem Wirtszytosol und als Ernährungsorgan für das Bodenmyzel. Zu einem späteren Zeitpunkt werden die Arbuskeln aufgelöst und von ihren Wirtszellen verdaut. Die Lebensdauer von Arbuskeln beträgt nach HARLEY & SMITH (1983) zwischen 4 und 15 Tagen. Nach dieser Zeit kollabieren die Pilzhyphenzweige langsam und ihre Zellinhalte verschwinden. WERNER (1987, S. 193) vergleicht den Abbau der Hyphen weniger mit einer Verdauung als vielmehr mit einer altersbedingten Degeneration. Die interzellulären Vesikel hingegen enthalten große Mengen an Lipiden und werden daher als Speicherzellen der Endophyten genutzt. Die nicht nur in der Wurzel, sondern auch im Boden gebildeten Vesikel dienen ebenfalls als Überdauerungs- und Verbreitungsorgane. Auch in diesem Fall bildet sich ein externes Myzel, das mehrere Zentimeter in den Boden ausstrahlt. Die Pilzinfektion der Wurzel ist bei der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza jedoch mit bloßem Auge meist nicht erkennbar (vgl. RITTER 1985, S. 34f; vgl. BARON & RÖDER 1992, S. 20f; vgl. WERNER 1987, S. 191f).

Ähnlich der Ektomykorrhiza profitiert die Pflanze hier von einer verbesserten Versorgung mit schwer löslichen Nähr- und Mineralstoffen wie Zink, Kupfer und insbesondere **Phosphor**. So steigert eine 90%ige VAM-Infektion bei *Stylosanthes guyanensis* den Gesamt-P-Gehalt pro Pflanze in einem nicht gedüngten Boden von 24 µg auf 360 µg P pro Pflanze (vgl. WERNER 1987, S. 199). Neben einer erhöhten Phosphatversorgung führt die Infektion mit VAM-Pilzen auch zu **Wachstumsförderung** und **Ertragssteigerung** auf armen Böden. Nach Beimpfung mit *Glomus fasciculatum* sind bei Apfelsinen Steigerungen um das 4-fache festzustellen, bei Kaffee kann der Ertrag infolge der Vergesellschaftung mit *Gigaspora margarita* sogar den

10-fachen Wert erreichen (vgl. WERNER 1987, S. 203). Der Austausch von Kohlenhydraten und mineralischen Substanzen findet nicht nur zwischen Pflanze und Pilz statt. So kann nämlich ein Stoffaustausch auch über die Pilze von einer Pflanze zur einer anderen erfolgen. Bei hoher Wurzeldichte in einer Wiese können verschiedene Individuen derselben oder auch verschiedener Arten über ein gemeinsames Pilzmyzel miteinander verbunden sein und zu einer physiologischen Einheit verschmelzen. Insgesamt kommt der VA-Mykorrhiza aufgrund ihres häufigen Auftretens bei Kulturpflanzen große wirtschaftliche Bedeutung zu, da mit Hilfe optimaler Pilz-Wirt-Kombinationen auch für die Zukunft positive Mykorrhiza-Effekte wie erhöhte Trockenresistenz und verbesserte Nährstoffaufnahme genutzt und auf vermehrte und umweltbelastende Düngung verzichtet werden können (vgl. BARON & RÖDER 1992, S. 21).

2.2.2.2 Mykorrhiza der *Ericales*

Die Mykorrhiza bei Pflanzen der Ordnung *Ericales* ist für die weite Verbreitung von Ericaceen (auch anderer Familien) verantwortlich und ermöglicht durch ihre hochspezialisierte Mykotrophie die Besiedlung von borealen Wäldern, Heidegebieten, Torfmooren, Tundren, Hochgebirgen sowie ein Wachsen auf saurem und mineralstoffarmen Böden. HARLEY (1969, S. 171) unterteilte diese Symbiosegruppe, die als Ekto-, Ektendo- oder auch als reiner Endo-Typus ausgeprägt sein kann, aufgrund morphologischer Unterschiede des Wurzelsystems noch in zwei untergeordnete Mykorrhizotypen, die er nach ihrem Hauptvorkommen (bei der Familie *Ericaceae* sowie im Tribus *Arbuteae*) als **ericoide** und **arbutoide** Typen bezeichnete.

2.2.2.2.1 Ericoide Mykorrhiza

Dieser endotrophe Symbiosetyp ist hauptsächlich bei Zwergsträuchern aus den Gattungen *Vaccinium*, *Calluna*, *Erica*, *Ledum*, *Cassiope*, *Rhododendron* und *Empetrum* vorzufinden (vgl. RABOTNOV 1995, S. 24). Die meisten Vertreter der Ericaceen sind mit einem aus *Calluna vulgaris* isolierten *Ascomyceten* vergesellschaftet, den READ (1974) als *Pezizella ericae* sp. nov. erstmals beschrieb (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 247).

Die **ericoide** Mykorrhiza zeichnet sich primär durch ein fein verzweigtes Wurzelsystem aus, deren sogenannte Haarwurzeln nur einen Durchmesser von 40-100 µm aufweisen. Die auf der Rhizoplane entlang wachsenden Pilzhypen dringen in die Zellen der Wurzelrinde ein und verzweigen sich intrazellulär zu dichten Knäueln. Außer bei der Gattung *Vaccinium* fehlt ein dichter Pilzmantel um den Wurzelbereich; trotzdem ist ein gut entwickeltes System von Außenhyphen existent. Beim Eindringen der Hyphen in das Zell-Lumen wird das Wirtspasmalemma nicht durchbohrt, sondern die Hyphen werden ähnlich der VA-Mykorrhiza von Matrixmaterial umgeben und bleiben vom Plasmalemma und Zytoplasma der Wirtszellen umschlossen. Während sich **intrazelluläre Hyphenknäuel** bilden, kommt es zu einer Vergrößerung des Zellkerns und anderer Zellaktivitäten, die auf einen regen Stoffaustausch zwischen den beiden Partnern schließen lassen (vgl. WERNER 1987, S. 224f).

Obwohl Ericaceen auch ohne Mykorrhiza lebensfähig sind (fakultativ mykotroph), bringt die Vergesellschaftung mit Symbiosepilzen enorme Vorteile für die Zwergsträucher. Der Pilz besitzt nämlich die Fähigkeit, Zellulose und Pektinstoffe abzubauen und Ammonium (NH_4^+) und Phosphate in schwer zugänglichen Bodenregionen zu erschließen und der Pflanze zuzuführen. Die verbesserte mineralische Versorgung mykorrhizierter Pflanzen hat eine deutliche **Wachstumssteigerung** zur Folge. Bei *Vaccinium macrocarpum* und *Calluna vulgaris* liegt der Stickstoffgehalt infolge der Mykorrhiza um 50-100 % höher als der von unverpilzten Kontrollpflanzen; die Unterschiede beim Phosphatgehalt liegen jedoch niedriger. Die Pflanze beliefert den Pilz mit energiereichen Assimilaten, die in Form von Trehalose und Mannit umgewandelt und als Reservestoffe im Pilz gespeichert werden. Dieser Konkurrenzvorteil ermöglicht den Ericaceen daher die Besiedlung großflächiger Bereiche mit N- und P-armen Böden (vgl. RABOTNOV 1995, S. 24f; vgl. WERNER 1987, S. 224f).

2.2.2.2 Arbutoide Mykorrhiza

Der zweite Typus in der Ordnung der *Ericales* wird als arbutoide Mykorrhiza bezeichnet, da sie 1924 erstmals von RIVETT in *Arbutus unedo* beschrieben wurde (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 238). Zum **Wirtsspektrum** dieser Mykorrhizaform zählen ebenfalls noch andere Arten aus der Gattung *Arbutus*, die Gattung *Arctostaphylos* sowie viele *Pyrolaceae* (z. B. *Pyrola*) und auch die Familie der *Monotropaceae*.

Das Wurzelsystem der arbutoiden Mykorrhiza, das in erster Linie mit Basidiomyceten wie z.B. *Cortinarius zakii*, *Cenococcum graniforme* (*geophilum*), *Theleophora terrestris*, etc. - also mit typischen Ekto-Mykorrhizapilzen - assoziiert ist, ist durch das gleichzeitige Auftreten von langen und kurzen Wurzelzweigen gekennzeichnet (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 258f). Ebenso wie bei der Ektomykorrhiza sind die Kurzwurzeln der arbutoiden Symbioseform mit einem 20 bis 80 µm dicken, pseudoparenchymatischen **Hyphenmantel** umgeben. In diesem Fall entwickelt sich auch zwischen den Epidermis- und Cortexzellen des Wirts ein Hartigsches Netz. Im Gegensatz zum Ektotroph dringen jedoch von dort aus Pilzhypen in die Rhizodermiszellen ein und bilden dichte **Hyphenknäuel** im Zell-Lumen aus. Die arbutoide Mykorrhiza besitzt somit gleichzeitig die Merkmale einer ekto- sowie einer endotrophen Mykorrhiza (vgl. HARLEY 1969, S. 171; 185; vgl. WERNER 1987, S. 226). Andere Autoren wie SCHWANTES (1996, S. 131f) zählen aus diesem Grund sowohl die arbutoide als auch die monotropoide Mykorrhiza, die sich nicht wesentlich davon unterscheidet, zu **ektendotrophen** Mykorrhizaformen.

2.2.2.3 Monotropoide Mykorrhiza

Zu der arbutoiden Mykorrhizaform wird auch die Pilzsymbiose der Familie der Fichtenspargelgewächse (*Monotropaceae*) gerechnet, die aufgrund unterschiedlicher Struktur als untergeordnete Sonderform gilt und daher nach DUDDRIDGE (1980) auch als **monotropoider** Typ bezeichnet wurde (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 238; 261). Bei den *Monotropaceae* handelt es sich um chlorophylllose holosaprophytische Pflanzen, die zu einer autotrophen Lebensweise durch Photosynthese nicht befähigt sind, sondern auf energiereiche Stoffe anderer Organismen angewiesen sind. Die Vertreter dieser Familie (z. B. *Monotropa hypopitys*) beziehen über eine obligate Mykorrhiza nicht nur mineralische Nährstoffe aus dem Boden, sondern sie partizipieren auch an den Kohlenstoff- und Energiequellen benachbarter Baumwurzeln von Koniferen oder Fagaceen, mit denen sie über die Hyphen der Mykorrhizapilze miteinander verbunden bzw. vernetzt sind. Der Pilz dient somit als Transportbahn für energiereiche Kohlenhydrate zwischen autotrophem Baum und vollmykotropher Pflanze. Der Stofftransfer wird dadurch ermöglicht, dass die Pilzsymbionten der Fichtenspargelgewächse neben Pilzmantel und Hartigschen Netz zusätzlich auch **Haustorien** ausbilden, die in die äußeren Wurzelzellen eindringen. Diese Haustorien platzen während der Blüte und Samenreife, entleeren ihren Inhalt in das Wirtszytosplasma und sichern damit die Lebensgrundlage der Holosaprophyten

(vgl. WERNER 1987, S. 226). Das bedeutet, dass *Monotropa* indirekt über den Pilz auf Bäumen **parasitiert**. Aus diesem Grund wird der Fichtenspargel auch als „Hyperparasit“ bezeichnet (vgl. RITTER 1985, S. 36). Welchen Nutzen der Pilz aus dieser Lebensgemeinschaft zieht, ist bisher noch nicht eindeutig geklärt. Es ist aber möglich, dass die Pflanze den Pilz mit Vitaminen oder bestimmten Wuchsstoffen versorgt. Eine Mykorrhizierung ist generell für **alle** chlorophylllosen Kormophyten kennzeichnend (vgl. RABOTNOV 1995, S. 25; vgl. SCHWANTES 1996, S. 130f).

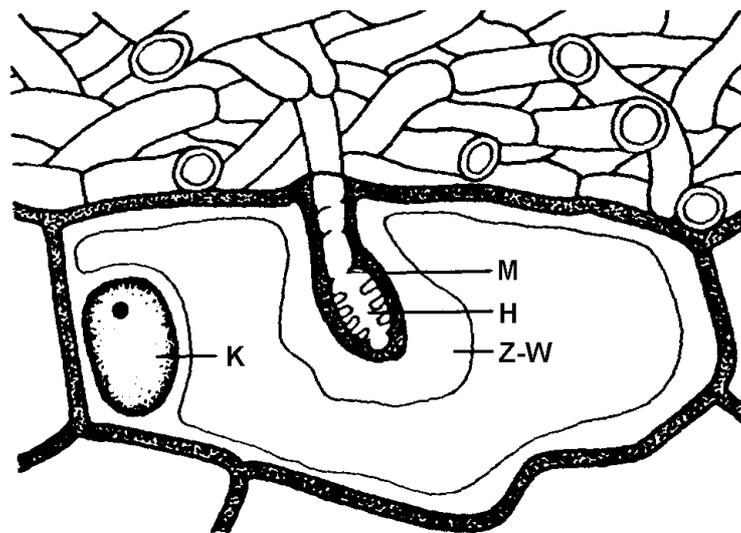


Abb. 2-5 **Monotrope Mykorrhiza** in *Monotropa hypopitys*. K: Zellkern des Wirts. M: Matrix oder Grenzschicht zwischen Pilz und Wirt. H: Geschwollenes Pilz-Haustorium im Zell-Lumen der Pflanze. Diese Haustorien platzen, entleeren ihren Inhalt in das Wirtszytoplasma und sichern damit die Lebensgrundlage dieser Holosaprophyten. Z-W: Zytoplasma des Wirts. Im oberen Bereich wird der Hyphenmantel angedeutet (in Anlehnung an FRANCKE 1934, in: WERNER 1992).

2.2.2.3 Orchideoide Mykorrhiza

Die Orchideenmykorrhiza zählt ebenso wie VAM und ericoide Mykorrhiza zu den *endotrophen* Formen der Pilzsymbiose. Sie kann aber aufgrund ihrer morphologisch und funktionellen Unterschiede sowie Besonderheiten als **Sondertypus** betrachtet werden. Da Morphologie und Physiologie der Orchideen-Pilz-Assoziation den zentralen Schwerpunkt der fachwissenschaftlichen Analyse bilden, wird sie in einem eigenen Kapitel ausführlich dargestellt.

	Ektotrophe Mykorrhiza		Ektendotrophe Mykorrhiza				Endotrophe Mykorrhiza		
	Ekto-	Ekto-	Ekto-	Arbutoid	Monotropoid	Ericoid	Orchideoid	Vesikulär-arbuskulär	
Bodenhypnen	++	+	++	++	++	+	+	+	
Hypnenmantel	+	+	+	+	+	-	-	-	
Hartigisches Netz	++	++	+	+	+	-	-	-	
interzellulär	++	+	+	+	+	(+)	(+)	+	
intrazellulär	-	+	+	+	+	++	++	++	
weitere morpholog. Merkmale	auch Rhizomorphen	Appressorien	Knäuel in den Rhizoiden	Knäuel in den Rhizoiden	Haustorien; Rhizomorphen	Knäuel in der Rinde	Pilzwirt- und Verdauungsschicht	Vesikel und Arbuskel	
Mikrosymbiont	<i>Basidiomycet</i>	<i>Ascomycet</i>	<i>Basidiomycet</i>	<i>Basidiomycet</i>	<i>Basidiomycet</i>	<i>Basidiomycet</i>	<i>Basidiomycet</i>	<i>Zygomycet</i>	
Makrosymbiont	<i>Pinaceae; Fagaceae</i>	<i>Pinaceae; Betulaceae</i>	<i>Pyrolaceae</i>	<i>Monotropaceae</i>	<i>Ericaceae</i>	<i>Orchidaceae</i>		krautige <i>Angiospermae</i>	

Tab. 2-1 **Übersicht** über unterschiedliche Mykorrhizaformen und charakteristische Merkmale (selbsterstellt in Anlehnung an THROM 1997)

Legende:

- ++ = sehr viele vorhanden bzw. sehr dicht
- + = vorhanden
- (+) = teilweise vorhanden bzw. fehlend
- = nicht vorhanden

2.3 Morphologie und Physiologie der Orchideenmykorrhiza

Der Sonderstatus und die damit verbundenen morphologischen und physiologischen Besonderheiten der Orchideenmykorrhiza, die den zentralen Gegenstand der fachwissenschaftlichen Analyse bilden, bedürfen näherer Erläuterungen und Erklärungen. Diese sollen im Folgenden detailliert dargestellt werden. Nach einem kurzen Überblick über die Erforschungsgeschichte der Orchideenmykorrhiza soll eine allgemeine Charakterisierung der Familie der Orchideen typische Merkmale der Wirtsorganismen aufzeigen. In einem weiteren Kapitel werden die Besonderheiten der Pilzsymbionten thematisiert. Den Abschluss der fachwissenschaftlichen Analyse bildet schließlich eine elaborierte Darstellung der komplexen Wechselbeziehungen zwischen Orchidee und Symbiosepilz.

2.3.1 Aus der Geschichte der Orchideenmykorrhiza

Heute ist eindeutig erwiesen, dass spezielle Pilze die unterirdischen Organe von Orchideen besiedeln und mit diesen eine morphologische Funktionseinheit eingehen. Diese Orchideen-Pilz-Beziehung ist eine der vielen bekannten Mykorrhizaformen und zeichnet sich durch verschiedene Besonderheiten aus. Die Orchideenmykorrhiza kommt ausschließlich bei den *Orchidaceae* vor und spielt für die Ernährungsphysiologie dieser Pflanzenfamilie eine wesentliche Rolle. Es dauerte mehr als 100 Jahre bis der heutige Wissensstand über die Natur der Orchideenmykorrhiza durch zahlreiche Untersuchungen und Experimente erreicht war. Trotzdem sind noch viele Fragen vor allem hinsichtlich des Stoffaustausches zwischen den beiden Komponenten ungeklärt.

Bereits im frühen 19. Jahrhundert wurden mehrmals gelbliche Massen in den Wurzelrindenzellen von Orchideen beobachtet. So entdeckte Heinrich Friedrich **LINK** 1840 Pilzhyphen in Keimlingen von *Goodyera procera*, die er jedoch zu diesem Zeitpunkt noch nicht als solche erkannte. Nach zahlreichen Untersuchungen an vielen europäischen und auch exotischen Orchideen stellte **REISSEK** 1846 schließlich als erster die Gegenwart von Pilzen (Überreste, aber auch lebende Hyphen) in den Wurzeln von Orchideen wie *Neottia nidus-avis*, *Gymnadenia viridis*, *Orchis morio* und *Platanthera bifolia* fest (vgl. **ARDITTI** 1967, S. 7). Es gelang ihm damals aber noch nicht, Pilze aus den Cortezellen zu isolieren (vgl. **HADLEY** 1982, S. 85). 1886 fand **WAHRLICH**, nachdem er mehr als 500 Orchideenarten aus allen Erdteilen unter-

suchte, in jeder Pflanze die charakteristische Pilzinfektion und schloss daraus, dass der Pilzbefall eine universale Erscheinung bei allen Orchidaceen darstellt. Albert Bernhard **FRANK**, der 1885 den Begriff der Mykorrhiza für das Zusammenleben zwischen Pilzen und Pflanzenwurzeln prägte, stellte aufgrund seiner Beobachtungen in infiziertem Gewebe fest, dass die in die Cortezellen eindringenden Pilzhyphen aufgelöst werden. Außerdem war er überzeugt, dass die Zellkernveränderung in den infizierten Zellen auf eine aktive Teilnahme des Wirtsorganismus hinweise. Einige Jahre später (1900) erkannte Werner **MAGNUS** durch die Arbeit mit den damals modernen Methoden der Zellpathologie, dass in den Orchideenwurzeln neben den Verdauungszellen auch sogenannte Pilzwirtzellen existieren, die lebende Pilzhyphen beherbergen (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 142).

Zu den eigentlichen Pionieren der Mykorrhizaforschung zählt vor allem aber der Franzose Noël **BERNARD**, der 1899 als erster die wirkliche Bedeutung der Pilzsymbionten für die Samenkeimung der Orchideen feststellte. Er fand nämlich anhand von *Neottia*-Keimlingen heraus, dass Orchideensamen generell nur keimen, wenn sie von geeigneten Pilzen infiziert werden. Da Versuche, die Samen ohne den Pilz zur Keimung zu bringen, vorher stets misslungen waren, erhob **BERNARD** die Pilzinfektion der Orchideensamen als eine *Art conditio sine qua non* für die Samenkeimung (vgl. BURGEFF 1909, S. 53). Trotz dieser für Orchideen typischen Besonderheit, wird auch von Ausnahmefällen berichtet, in denen Orchideen auch ohne die Hilfe des Pilzes keim- und entwicklungsfähig sind (vgl. ARDITTI 1967, S. 8). **BERNARD** führte zahlreiche und verschiedenste Untersuchungen an Orchideen durch, entwickelte Verfahren zur Isolierung von Pilzen und auch praktische Methoden für die bis dahin noch unmöglich erscheinende Samenkeimung der Orchideen. Es entstanden sehr viele Veröffentlichungen über seine Ergebnisse und Errungenschaften auf dem Gebiet der Pilzsymbiose (**BERNARD**, 1899, 1900, 1903, 1904a, b, 1905, 1906a, b, 1911). Seine Arbeit aus dem Jahre 1909 „*L'évolution dans la symbiose*“ wurde später sogar als klassische Mykorrhizastudie eingestuft. Der frühe und unerwartete Tod Noël **BERNARD**s 1911 hinderte ihn jedoch, seine fundierte wissenschaftliche Arbeit fortzusetzen (vgl. ARDITTI 1967, S. 11).

Etwa gleichzeitig, aber unabhängig von **BERNARD** beschäftigte sich auch der Deutsche Hans **BURGEFF** mit derselben Thematik, um die Bedeutung der Pilzsymbiose der höheren Pflanzen noch weiter zu ergründen. Die Orchideenmykorrhiza erschien ihm geeignet, da sie zu der Zeit zur am besten untersuchten Mykorrhizagruppe zählte (vgl. BURGEFF 1909, S. 1). **BURGEFF** beschäftigte sich mit dem zytologischen Bau und der Funktion der Mykorrhiza sowie mit der

Samenbiologie und -keimung der Orchideen. Darüber hinaus isolierte und benannte er zahlreiche Mykorrhizapilze aus verschiedensten Orchideenarten, studierte diese in Kultur und entwickelte das noch heute aktuelle Konzept der Pilzverdauung (Tolypophagie - Ptyophagie) als Grundprinzip für die Ernährungsweise der Orchideen. Während BURGEFF auch Forschungen mit einheimischen Erdorchideen (z.B. *Neottia nidus-avis*, *Platanthera chlorantha*, etc.) unternahm, gehörten insbesondere tropische Vertreter der Epiphyten und Saprophyten (vgl. BURGEFF 1932) zu seinen Studienobjekten. Neben seinen publizierten Werken von 1911, 1932, 1938, 1943, 1954 und 1959 gelten vor allem die Arbeit von 1909 „*Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze*“ und diejenige aus dem Jahre 1936 „*Die Samenkeimung der Orchideen*“ als Hauptwerke seiner Schaffenszeit.



Albert Bernhard Frank
(1839-1900)



Noël Bernard
(1874-1911)



Hans Burgeff
(1885-1976)

Abb. 2-6 **Mykorrhiza-Pioniere**. FRANK definierte 1885 den Begriff der Mykorrhiza. BERNARD und BURGEFF beschäftigten sich eingehend mit der Orchideenmykorrhiza und trugen enorm zum heutigen Wissensstand bei (verändert nach ARDITTI 1992).

Die beiden Pioniere BERNARD und BURGEFF, denen beide die symbiotische Orchideenkeimung „*in vitro*“ und die Beobachtung des Infektionsprozesses in Embryos und in Keimlingen gelang, hatten dennoch unterschiedliche Auffassungen über das Wesen der Symbiosebeziehungen. Bei seinen Untersuchungen stellte BERNARD intrazelluläre Hyphenknäuel in den Wurzelrindenzellen von Orchideen fest, die (Hyphen) nach einer bestimmten Zeit aufgelöst wurden. Diesen intrazellulären Abbauprozess bezeichnete Bernard als **Phagozytose** (vgl. BERNARD 1909, S. 149). Nach der Meinung BERNARDS spielte die Phagozytose jedoch keine wesentliche Rolle bei der Ernährung der Pflanze, sondern er betrachtete sie als **Abwehrmechanismus** gegen zu starken Pilzbefall: „*Les divers Rhizoctones hébergé par les Orchidées (...) n'ont pas plus de rôle essentiel pour la nutrition de ces plantes (...). La phagozytose peut*

donc être un moyen de défense efficace, capable à lui seul d'assurer l'immunité quand les cellules de passage ont laissé pénétrer le mycélium“ (BERNARD 1909, S. 154f).

Im Gegensatz dazu interpretierte BURGEFF die intrazellulären Vorgänge in den Wurzelzellen der Orchideen als **Verdauung** der eingedrungenen Pilzhyphen. Er glaubte, dass die Ausbreitung des Pilzes durch die Phagozytose (Verdauung) zwar eingeschränkt wird, aber er betonte primär den ernährungsphysiologischen Stoffgewinn (Kohlenhydrate, Stickstoff und Salze) für die Pflanze infolge der Pilzverdauung: *„Wir postulieren also einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Aufnahme der Kohlenstoffverbindungen und der Verpilzung*“ (BURGEFF 1909, S. 185). Die Verdauung von Myzelknäuel in den Verdauungszellen des Wirtes bezeichnete er schließlich als *„Tolypophagie*“ (BURGEFF 1936, S. 7). Die Sichtweise BURGEFFS wurde damals allgemein vertreten und man glaubte, dass sich Orchideen dadurch ernähren, dass sie ihre Endophyten verdauen. Die Tatsache, dass Keimlinge sterben, wenn man ihre Hyphenverbindungen vom Nährsubstrat entfernt, führte zu dem Schluss, dass die Entwicklung des Keimlings nicht einzig und allein auf den Nährstoffreserven des Samens beruhen kann. Als einzig plausible Erklärung erschien nur, dass das Pilzmyzel Nährstoffe aus der Umgebung bezieht und diese zum Keimling transportiert, wo sie vom Wirt durch die Auflösung der internen Pilzhyphen aufgenommen werden können (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 143).

Diese allgemein akzeptierte Meinung herrschte solange vor, bis 1922 Lewis **KNUDSON** schließlich eine **asymbiotische** Methode für die Samenkeimung der Orchideen entwickelte. Durch dieses neue Verfahren gelang es ihm, Orchideensamen ohne Mykorrhizapilz zur Keimung zu bringen und sie bis zur Blütenentwicklung zu kultivieren; dies zeigte er erstmals an *Cattleya*, *Laelia* und *Epidendrum* auf einem speziellen Agar-Nährboden. **KNUDSON** war überzeugt, dass die Keimung und Entwicklung der Jungpflanzen nicht von einer Pilzinfektion abhängig ist und dass der Symbiosepilz durch den Zusatz bestimmter Kohlenhydrate und Mineralstoffe ersetzt werden kann. Nach seiner Auffassung dienten die Pilze lediglich dazu, komplexe Nährstoffverbindungen aufzuschließen und sie dadurch für die Pflanze besser zugänglich zu machen. Obwohl die asymbiotische Samenkeimung nach **KNUDSON** zu kontroversen Diskussionen führte und auf heftige Kritik stieß, da sie die Bedeutung der Mykotrophie in der Entwicklung der Orchideen in Frage stellte, wurde diese Technik von **KNUDSON** selbst und auch von anderen Forschern verbessert und noch lange Zeit praktiziert (vgl. ARDITTI 1967, S. 11f; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 143f).

Zu den vielleicht wichtigsten und überzeugendsten Entdeckungen zählen die von S. E. SMITH durchgeführten Experimente aus den Jahren 1966 und 1967. Mit Hilfe von radioaktiv markierten Kohlenstoff- und Phosphorverbindungen (^{14}C ; ^{32}P), die sie durch eine spezielle Versuchsanordnung zunächst dem externen Myzel infizierter Orchideenkeimlinge zuführte und später dann im infiziertem Gewebe des Keimlings wieder feststellte, konnte sie nachweisen, dass bestimmte Mykorrhizapilze von Orchideen (z.B. *Rhizoctonia repens*) in der Lage sind, Nährstoffe durch ihre Hyphen in die infizierten Keimlinge zu translokieren (vgl. SMITH 1966, S. 488; 1967, S. 371). Durch den Nachweis der **Translokationsfähigkeit** der Pilze kann man offensichtlich davon ausgehen, dass das Orchideengewebe des Keimlings durch vom Pilz gelieferte Substanzen aufgebaut wird. Der Transfer von Assimilaten der Orchidee in Richtung Pilz, die den für eine Symbiose typischen gegenseitigen Stoffaustausch vervollständigen würde, konnte trotz verschiedener Experimente jedoch noch nicht aufgezeigt werden (vgl. HADLEY & PURVES 1974, S. 475; vgl. PURVES & HADLEY 1975, S. 175).

Heute wird die Orchideenmykorrhiza als **Energiequelle** betrachtet, die sich mit der phototropen Ernährung ergänzt, sie ersetzt oder mit ihr abwechselt (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 145). Obwohl in den letzten Jahrzehnten sehr viele Erkenntnisse über die Orchideen-Pilz-Assoziation hinzugewonnen wurden, bleiben dennoch viele Fragen offen. So bereitet einerseits die Taxonomie und Frage nach der Spezifität sowie die Physiologie der Orchideenpilze noch sehr große Probleme. Andererseits ist noch zu klären, ob die für die Pilzverdauung verantwortlichen Enzyme vom Wirtsorganismus oder aber vom Endophyten selbst synthetisiert werden. Zudem ist auch die fundamentale Frage, ob es sich bei der Orchideenmykorrhiza um eine Form des Parasitismus oder doch um eine mutualistische Wechselbeziehung handelt, bisher noch nicht gelöst. Es bleibt zu hoffen, dass neue Forschungs- und Untersuchungsmethoden Antworten auf diese Fragen finden werden.

2.3.2 Orchideen als Wirtsorganismus - Morphologische Strukturen

Nachdem die wichtigsten geschichtlichen Entwicklungen und Ereignisse in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza geschildert worden sind, sollen hier nicht nur typische Kennzeichen der Wirtspflanzen, sondern in erster Linie charakteristische Strukturen wie die Beschaffenheit des infizierten Gewebes sowie Feinstrukturen im Zell-Lumen der Orchideen dargestellt werden.

2.3.2.1 Wirtsspektrum und Mykotrophie

Zunächst erfolgt eine kurze Charakterisierung der Familie der **Orchideen**. Hierbei wird besonders auf ihre Artenvielfalt, Verbreitung, Lebensweise sowie ihren einheitlichen Blütenbau eingegangen. Eine gründliche Darstellung der Mykotrophie (Pilzabhängigkeit) soll schließlich klären, weshalb ein starkes Abhängigkeitsverhältnis zwischen Orchidee und Pilz besteht.

2.3.2.1.1 Typische Merkmale der Familie der Orchideen

Die Familie der *Orchidaceae* zählt zu der Klasse der Einkeimblättrigen Blütenpflanzen, den *Monocotyledoneae*. Das Merkmal der Einkeimblättrigkeit, welchem diese Einheit den Namen verdankt, ist bei den Orchideen jedoch nicht ausgeprägt, da ihre Samenkeimung und Embryoentwicklung **ohne** die Ausbildung von Keimblättern (Kotyledonen) erfolgt. Die typischen parallelen Blattnerven sind dagegen sehr deutlich bei den einzelnen Orchideenarten zu erkennen, wenngleich auch Ausnahmen wie z. B. *Goodyera repens* existieren (vgl. BRIEGER 1992, S. 1; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 2).

Die Orchideen sind die bei weitem artenreichste und vielfältigste Familie der monokotylen Blütenpflanzen. Die Angaben bezüglich der Artenanzahl der *Orchidaceae* variieren jedoch beträchtlich. Da bisher noch nicht alle Orchideengruppen untersucht worden sind und immer wieder neue Arten, vor allem in tropischen Gebieten, gefunden werden, reichen die Schätzungen der verschiedenen Autoren von 12 000 bis hin zu 35 000 verschiedenen Orchideenarten (vgl. DRESSLER 1996, S. 18f). Nach BRIEGER (1992, S.120; 662) umfassen sie rund **25 000** verschiedene Arten, die sich auf ca. 750 Gattungen verteilen. Damit besitzt die Familie der Orchideen allein einen Anteil von etwa 7 % aller Blütenpflanzen überhaupt. Einen ähnlichen

Artenreichtum haben nur noch die Asteraceen (*Compositae*; zwischen 13 000 und 22 000 Arten), die die größte Familie der *Dicotyledoneae* bilden, entwickelt (vgl. BURR 1995, S. 11).

Ihr Vorkommen in der nördlich-gemäßigten Zone beschränkt sich auf ungefähr 900 Arten (4,5 %) und etwa 75 Genera (10 %). In der südlich-gemäßigten Zone sinkt ihre Häufigkeit auf etwa 40 Gattungen (5 %) und 500 Arten (2,5 %). Die meisten Orchideenarten, 90 % aller Arten, sind jedoch in den Tropen verbreitet und kommen dort häufig als **Epiphyten** vor. Diese leben als „Aufsitzerpflanzen“ ohne Kontakt zum Erdboden in Baumkronen und sind in bezug auf ihre Wasser- und Mineralstoffversorgung allein auf atmosphärische Feuchtigkeit und Regenwasser angewiesen (z.B. in tropischen Bergregenwäldern). In den gemäßigten und subtropischen Gebieten hingegen finden sich vor allem **Geophyten** mit unterirdischen Speicherorganen. Diese terrestrisch lebenden Orchideen machen nach DRESSLER (1996, S. 19) etwa 25 % aller Orchideenarten aus. In Mitteleuropa kommen etwa 80 verschiedene Erdorchideen vor, die hauptsächlich zu den Gattungen *Orchis*, *Dactylorhiza* und *Epipactis* zählen (vgl. WERNER 1987, S. 227). Neben Erdorchideen und Epiphyten haben Orchideen auch noch andere Lebensformen hervorgebracht, die bei krautigen und ausdauernden Pflanzen denkbar sind. So sind auch Lianen mit meterlangen Ranken (z.B. *Vanilla*) sowie stamm- und blattsukkulente Arten, die an extrem trockene Standorte angepasst sind, entwickelt worden. Einige Orchideen wie *Spiranthes cernua* var. *odorata* und *Habenaria repens* sind sogar befähigt, im oder auf dem Wasser zu leben. Zu den Orchideen zählen auch viele sogenannte **Saprophyten** wie *Neottia nidus-avis* oder *Epipogium aphyllum*. Hierbei handelt es sich um Orchideen, die nur wenig oder kein Chlorophyll enthalten und hinsichtlich ihrer Ernährung vollständig auf ihre Mykorrhiza angewiesen sind und daher eine heterotrophe Lebensweise führen. Bei manchen tropischen Arten sind Sprosse und Blätter stark reduziert, so dass Luftwurzeln für die Assimilation zuständig sind (vgl. BURR 1995, S. 12f).

Die Orchideen werden als eine phylogenetisch **junge** und hochspezialisierte Pflanzenfamilie betrachtet, deren Entwicklungsprozess noch nicht abgeschlossen ist. Der älteste Fossilfund, der mit großer Wahrscheinlichkeit eine Orchidee zeigt, nämlich *Eoorchis miocaenica* MEHL, stammt aus dem Miozän und ist etwa 15 Millionen Jahre alt (Fundort: Öhningen-Wangen am Bodensee). Das relativ geringe Alter wird deutlich, wenn man bedenkt, dass die meisten der heute lebenden Samenpflanzen aus Tertiär und Kreide fossil belegt und damit etwa 60 bis 100 Millionen Jahre alt sind (vgl. BUTTLER 1986, S. 258f; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 16).

Die monokotylen Orchideen gehören zu der Unterklasse der *Liliidae* und werden dort als eigene Ordnung der *Orchidales* geführt. Innerhalb der Orchideen existieren drei Haupt-Evolutionslinien, die sich im wesentlichen durch die Anzahl fertiler Staubblätter pro Blüte unterscheiden. Die erste Verwandtschaftsgruppe der *Apostasioideae* besitzt noch drei Staubgefäße und beschränkt sich mit zwei Gattungen und nur wenigen Arten auf die asiatischen Tropen. Dagegen sind bei den Frauenschuh-Orchideen, den *Cypripedioideae*, nur zwei fruchtbare Staubblätter (*diandrische* Orchideen) vorzufinden. Diese Gruppe mit vier Gattungen und ungefähr hundert Arten ist auf der nördlichen Hemisphäre und in den asiatischen und amerikanischen Tropen verbreitet. Zu der formen- und artenreichsten Gruppierung zählen die *Orchidoideae*. Sie sind mit über 20 000 Arten weltweit verbreitet und gehören zu den *monandrischen* Orchideen, da bei ihnen nur noch ein fertiles Staubblatt existent ist. Diese drei Hauptgruppen werden entweder wie hier als Unterfamilien der Familie der *Orchidaceae* (*sensu lato*) zusammengefasst oder als eigene Familien (*Apostasiaceae* - *Cypripediaceae* - *Orchidaceae*) im engeren Sinne abgetrennt. Die jeweilige Auffassung hängt dabei von der taxonomischen Betrachtungsweise ab (vgl. BURR 1995, S. 11; REINHARD et al. 1991, S. 2).

Verwandtschaftsgruppe	Anzahl fertiler Staubblätter	Verbreitungsschwerpunkt
<i>Apostasioideae</i>	3	asiatische Tropen
<i>Cypripedioideae</i>	2	asiatische und amerikanische Tropen
<i>Orchidoideae</i>	1	weltweit verbreitet

Tab. 2-2 **Haupt-Evolutionslinien** der Orchideen (selbsterstellt; in Anlehnung an REINHARD et al. 1991).

Mit Ausnahme der hocharktischen Regionen und der ariden Wüstengebiete kommen Orchideen in einer ungeheuren Artenvielfalt **weltweit** vor. Ihre nördliche Verbreitungsgrenze erstreckt sich in Schweden und Alaska bis über den Polarkreis hinaus und reicht im Süden bis Feuerland. Diese Verbreitungsintensität ist vor allem auf die Anpassungsfähigkeit der *Orchidaceae* zurückzuführen. Mit Hilfe extremer Anpassungen ist es den Orchideen auch gelungen, unterschiedlichste Lebensräume zu erschließen. So findet man verschiedene Vertreter dieser Pflanzenfamilie auf sehr trockenen bis sehr feuchten Standorten sowie in leicht saurem bis basischem Milieu. Einige heterotrophe Orchideen (Saprophyten) haben es sogar geschafft, selbst extrem schattige Habitate zu erobern, da sie aufgrund ihrer vollmykotrophen Lebensweise auf Sonnenlicht zur Assimilation verzichten können (vgl. REINHARD et al. 1991, S. 25ff; vgl. BUTTLER 1986, S. 267).

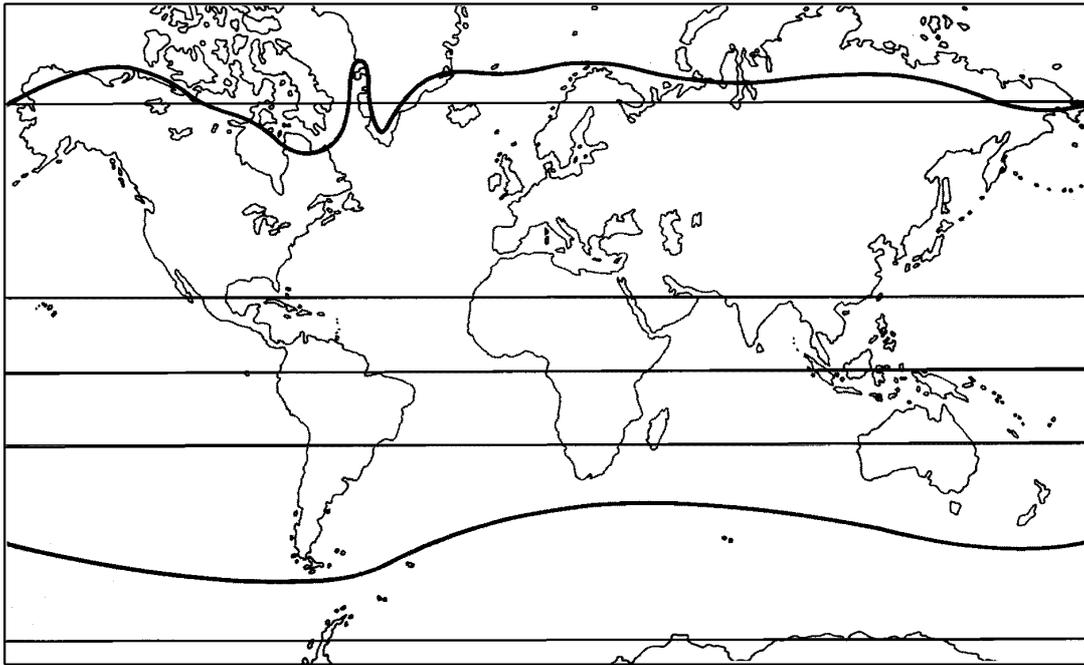


Abb. 2-7 Nördliche und südliche **Verbreitungsgrenzen** der Orchideen (aus DRESSLER 1996)

Die Familie der Orchideen ist nicht nur eine der größten Pflanzenfamilien, sondern sie besitzt auch viele morphologische und anatomische **Besonderheiten**. Faszinierend ist die Tatsache, dass die entwicklungsgeschichtlich sehr junge Familie eine erstaunliche Formen- und Farbenvielfalt ihrer Orchideenblüten entwickelt hat. Es existieren nur wenige Millimeter große Individuen von moosartiger Struktur und mit etwa 1 mm großen Blüten, wie z. B. bei der vermutlich kleinsten und aus Mittelamerika stammenden *Platystele jungermannioides*. Im Gegensatz dazu erreicht *Grammatophyllum speciosum* mit seinem stammartigen Spross eine Höhe bis zu 5 m und zählt somit zu einer der größten Orchideen überhaupt. Selbst unterirdisch lebende Arten wie die in Westaustralien beheimatete *Rhizanthella gardneri* zählen zu dem breiten Spektrum der Orchideen (vgl. DRESSLER 1996, S. 20; vgl. WARCUP 1985, S. 273). Trotz dieser immensen Unterschiede hinsichtlich der Gestalt und der Größe besitzen alle Orchideenblüten einen **einheitlichen Grundbauplan**. So ist jede zygomorphe Orchideenblüte in fünf dreizählige Kreise eingeteilt. Diese Organisationsstruktur umfasst zwei Blütenblattkreise (Sepalen - Petalen), zwei staminale (Staubblatt-) Kreise sowie einen Fruchtblattkreis (Karpellkreis). Es bestehen nicht nur Form- und Größenunterschiede zwischen Sepalen und Petalen, sondern auch innerhalb des inneren Blütenblattkreises. Das mittlere Petalum, das als Lippe (Labellum) bezeichnet wird, unterscheidet sich durch ihre Gestalt und Farbe deutlich von den anderen Blütenblättern und dient vor allem als Schauapparat und als „Landeplatz“ für Insekten (vgl. BRIEGER 1992, S. 1). Da fast alle Orchideen von Tieren bestäubt werden, haben sich

innerhalb dieser Familie viele blütenbiologische Spezialisierungen entwickelt. Diese führen oftmals soweit, dass bestimmte Orchideenarten nur von einer einzigen Insektenart bestäubt werden können (z.B. *Ophrys*). Ein typischer Bestandteil der Orchideenblüte ist die **Griffelsäule** (Gynostemium), die durch die Verwachsung des einen fertilen Staubblattes (zwei bei *Cypripedioideae*) mit dem Griffel und den drei Narbenlappen entstanden ist. Der Bau dieser Säule dient oftmals auch als Unterscheidungskriterium. Als weitere Besonderheit der Familie der Orchideen ist die Ausbildung von verklebten Pollenmassen, sogenannte **Pollinien**, zu nennen. Bei der Bestäubung werden nicht einzelne Pollenkörner übertragen, sondern ganze Pollenpakete, die dem Bestäuber durch eine spezielle Klebevorrichtung an den Körper geheftet werden. So kann ein einziges Insekt tausende von Pollenkörner auf die klebrige Narbe einer anderen Pflanze überbringen und dadurch eine entsprechend große Zahl von Samenanlagen befruchten. Dies erklärt auch die extrem hohe Samenanzahl (bis zu 4 Mio.), die in einer einzigen Samenkapsel gebildet werden. Die enorme Samenproduktion ist notwendig, um die hohen Verluste bei der Keimung und den oftmals seltenen Blütenbesuch zu kompensieren. Diese aufgeführten Kennzeichen und noch weitere, nicht genannte charakteristische Eigenschaften sind auch bei anderen Pflanzenfamilien vorzufinden. Nur die Orchideen besitzen diesen Merkmalskomplex in seiner Gesamtheit (vgl. BRIEGER 1992, S. 1ff; vgl. BURR 1995, S. 11ff; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 2; 62).

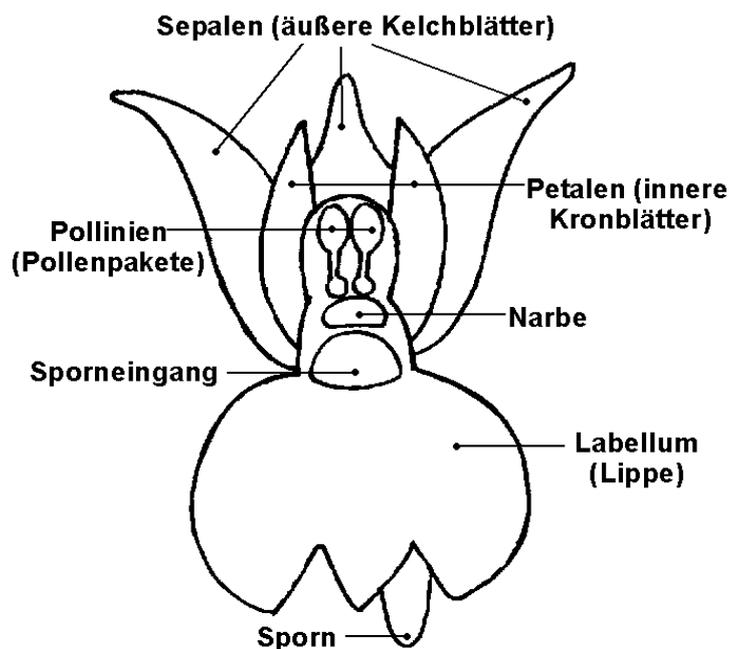


Abb. 2-8 **Bau der Orchideenblüte** (verändert nach LAUX & KELLER 1984)

2.3.2.1.2 Mykotrophie (Pilzabhängigkeit)

Neben den morphologischen und anatomischen Gemeinsamkeiten gibt es innerhalb der Familie der Orchideen auch eine sehr entscheidende physiologische Übereinstimmung. Alle Orchideen sind unter natürlichen Bedingungen, vor allem aber während ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung, mit bodenbewohnenden Pilzen vergesellschaftet. Die Pilze besiedeln („infizieren“) je nach Entwicklungsstadium der Orchidee entweder das Keimlingsgewebe oder aber die Wurzelrindenzellen adulter Orchideen und bilden dadurch die Lebensgemeinschaft der **Orchideenmykorrhiza**. Die Intensität der Pilzinfektion ist vom Entwicklungsstadium, aber auch von der Ernährungsweise der jeweiligen Orchideenart abhängig. Die Physiologie der Samenkeimung ist in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza von besonderer Bedeutung, da die Struktur der Orchideensamen letztendlich bei **allen** Orchideen mindestens in der Keimungs- und Wachstumsphase eine obligate Pilzsymbiose bewirkt (vgl. DIJK 1988a, S. 38; vgl. HARLEY 1969, S. 191).

Die Orchideen bilden extrem **kleine Samen** aus, die nur 0,25-1,2 mm lang und 0,09-0,27 mm breit sind (vgl. ARDITTI 1967, S. 3) und ein äußerst geringes Gewicht von 0,3-14 µg (BURGEFF 1936, S. 31) aufweisen. Diese staubfeinen Samen werden in riesiger Anzahl produziert und erreichen 1 300 bis etwa 4 Millionen Samen pro Kapsel. In jedem Samen ist nur ein sehr primitiver und unterentwickelter Embryo (vgl. 2.3.4.1.1) und nur wenig oder kein Nährgewebe (Endosperm) enthalten. Unter natürlichen Bedingungen können diese winzigen Samen zwar meist keimen, aber sie sind zu diesem Zeitpunkt aufgrund der begrenzten Reservestoffe und der noch nicht einsetzenden Photosyntheseaktivität nur bis zu einer bestimmten Entwicklungsphase (Protokorm-Stadium) lebensfähig. Für eine Weiterentwicklung des Embryos nach der Keimung sind daher alle Orchideen auf die Hilfe bzw. **Infektion** mit einem geeigneten Mykorrhizapilz angewiesen, der die heterotrophen Keimlinge mit energiereichen Kohlenhydraten versorgt und dadurch ihre Ernährung gewährleistet. Der Pilz wiederum bezieht diese lebensnotwendigen Stoffe als echter Saprophyt aus dem Abbau von totem organischem Material im Boden. Somit sind die von der Pilzinfektion abhängigen Orchideenkeimlinge bis zum Erreichen der autotrophen Lebensweise obligat mykotroph. Unter dem Begriff **Mykotrophie** (Pilznahrung) versteht man demnach die besondere Form der Ernährung von Pflanzen mit Hilfe der Mykorrhiza. Die hier beschriebene und für Orchideen spezifische Erscheinung kann man als Mykotrophie der Keimpflanzen bezeichnen (vgl. BRIEGER 1992, S. 3; 97f; vgl. BURGEFF 1936, S. 52; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 268f; vgl. SCHUBERT & WAGNER 1993, S. 337; 438).

Bis die ersten grünen Blätter gebildet werden, sind alle Orchideenarten ohne Ausnahme relativ stark infiziert. Der Zeitraum bis dieses Stadium erreicht wird, ist in erster Linie von der Orchideenart abhängig. Während tropische Epiphyten nur ein relativ kurzes Protokorm-Stadium besitzen, dauert diese Entwicklungsphase bei der einheimischen *Orchis morio* etwa ein Jahr. Die Gattung *Dactylorhiza* benötigt ungefähr zwei Jahre und *Orchis simia* bis zu vier Jahren. Es existieren auch Angaben, wonach *Orchis ustulata* sieben bis zehn Jahre in dieser Phase verweilt; dieser Zeitraum scheint jedoch etwas zu hoch zu sein. Nach dem Protokorm-Stadium treten erhebliche Unterschiede hinsichtlich der **Infektionsintensität** auf; in der Regel sind jedoch Erdorchideen wesentlich stärker infiziert als tropische Epiphyten. Nicht nur chlorophyllose Orchideen, sondern auch einige Arten mit grünen Blättern wie z. B. aus der Gattung *Ophrys* und *Orchis* sind oft stark infiziert. Auch *Goodyera repens*, das oftmals zu Versuchszwecken verwendet wurde, zeigt enorme Pilzinfektion. Im Gegensatz dazu sind Vertreter der Gattung *Dactylorhiza* und *Gymnadenia conopsea* generell nur schwach infiziert. Es gibt auch Orchideen, die nach dem Übergang vom heterotrophen Jugendstadium zur adulten, grünen Pflanze den Pilz ganz aus ihrem Wurzelgewebe verlieren; zu diesen Pflanzen zählt vor allem *Cypripedium calceolus*. Selbst innerhalb einer Gattung können Unterschiede hinsichtlich der Infektionsintensität vorkommen. So ist *Listera ovata* als erwachsene Pflanze pilzfrei, während *Listera cordata* in dieser Phase noch stark infiziert ist. Ebenso ist *Cephalanthera damasonium* nicht, *C. rubra* jedoch stark infiziert (vgl. DIJK 1988a, S. 40).

Das bedeutet, dass **adulte** Orchideen - ob mit oder ohne Chlorophyll- gewöhnlich ihre Pilzinfektion, also ihre Endomykorrhiza, beibehalten. Normalerweise sind grüne Orchideen in dieser Phase autotroph und können ihren Kohlenhydratbedarf durch eigene Photosyntheseaktivität selbst decken. Es existieren jedoch indirekte Hinweise, die darauf deuten, dass einige erwachsene Erdorchideen auch zwischen auto- und heterotropher Lebensweise wechseln können. Von *Spiranthes spiralis* ist bekannt, dass sie in der Lage ist, zwischen zwei Vegetationsperioden ein oder mehrere Jahre unterirdisch zu verbringen, um später wieder blühende Individuen aus ihren rübenförmigen Wurzeln zu entwickeln (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 271; vgl. ARDITTI 1992, S. 448). Diese Erscheinung spricht für eine Kohlenstoff-/C-Versorgung mit Hilfe des Mykorrhiza-Apparates. Nach SUMMERHAYES (1951, S. 15) können *Cephalanthera rubra* und auch *Goodyera repens* bis zu zwanzig Jahre unter der Erde vegetieren, wenn ihr natürlicher Standort zu stark beschattet wird. Auch noch andere Beispiele weisen darauf hin, dass manche grüne Orchideen auch im adulten Stadium noch von ihren Pilzkomponenten profitieren. Der Grad der Abhängigkeit erwachsener und chlorophyllhaltiger

Orchideen von ihrer Mykorrhiza variiert vermutlich sehr stark. Wie bereits erwähnt, reicht die Intensität der Pilzinfektion adulter Erdorchideen von sehr stark über schwach bis hin zu pilzfreien Exemplaren wie z.B. *Cypripedium calceolus*. Auch wenn die Masse der erwachsenen Orchideen meist autotroph lebt, ist es nicht ausgeschlossen, dass manche unter ihnen selbst dann noch in nicht näher bekannter Weise vom Pilz abhängig bleiben. Solche Pflanzen könnte man dann auch als **partiell mykotroph** bezeichnen (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 271; vgl. BRIEGER 1992, S. 21ff).

Die Abhängigkeit der Orchideen von der Pilzsymbiose steht nicht nur mit dem Entwicklungsstadium (Keimlingsmykotrophie), sondern vor allem auch mit der **Ernährungsweise** der Orchideen in Zusammenhang. Generell unterscheidet man zwischen autotropher und heterotropher Ernährung. Alle Pflanzen mit Chlorophyll zählen zu den autotrophen Organismen, da sie zum Aufbau energiereicher organischer Stoffe mittels Photosynthese befähigt sind. Im Gegensatz dazu benötigen heterotrophe Pflanzen, deren assimilatorische Tätigkeit eingeschränkt ist oder fehlt, vorgebildete organische Stoffe aus dem Substrat. Da fast sämtliche Orchideen Chlorophyll ausbilden und spätestens mit der Ausbildung der grünen Laubblätter zu autotrophen Pflanzen werden (Normalfall), soll im folgenden Abschnitt der Gruppierung von blattgrünlosen oder heterotrophen Orchideen nähere Betrachtung geschenkt werden.

Heterotrophe Orchideen besitzen nur wenig oder kein Chlorophyll und können sich aufgrund beschränkter oder fehlender Photosyntheseleistung nicht selbständig ernähren. Diese Pflanzen sind im Vergleich zu autotrophen Orchideen nicht nur im Keimlings- und Wachstumsstadium, sondern lebenslang auf die Versorgung mit organischen Verbindungen durch den Pilz angewiesen (obligat mykotroph). Da bei den meisten heterotrophen Orchideen keine Assimilation mehr nachzuweisen ist (z.B. bei *Neottia nidus-avis*) sind die Laubblätter meist zu schuppenförmigen Gebilden verkümmert. Im Gegensatz zu den grünen Orchideen, besitzen heterotrophe Arten in den meisten Fällen Rhizome und weisen stark vermehrtes pilzführendes Gewebe auf (z.B. *Limodorum abortivum*, *Neottia nidus-avis*, etc.). Bei *Corallorhiza*-Arten handelt es sich nicht um korallenartig verzweigte Wurzeln, sondern um unterirdische Sprosse. Neben der korallenartigen Verzweigung findet sich bei *Epipogium aphyllum* zusätzlich noch die Ausbildung von langen dünnen Stolonen. Fast die Hälfte aller Blütenpflanzengattungen ohne Chlorophyll gehört zur Familie der Orchideen. Ganze Triben wie *Epipogieae* oder *Gastroidieae* können blattgrünlos sein. Insgesamt überwiegt jedoch die Anzahl der autotrophen Orchideen, die nur vorübergehend heterotrophe Stadien durchlaufen, im Vergleich

zu derjenigen der holomykotrophen Arten (vgl. ARDITTI 1992, S. 448). Die heterotrophen Orchideen werden oftmals fälschlicherweise auch als **Saprophyten** bezeichnet. Unter Saprophyten versteht man jedoch Organismen, die als Fäulnisbewohner auf totem organischen Material leben und durch fermentativen Abbau des Substrates organische Zersetzungsprodukte aufnehmen (vgl. SCHUBERT & WAGNER 1993, S. 438). Während Blütenpflanzen dazu nicht in der Lage sind, handelt es sich bei Pilzen hingegen um echte Saprophyten. Daraus folgt, dass heterotrophe Orchideen unter natürlichen Bedingungen nur überleben können, wenn sich ihre unterirdischen Organe mit einem geeigneten Mykorrhizapilz vergesellschaften, der ihnen sozusagen „vorverdaute“ Nahrung aus dem Abbau der von ihm aufgeschlossenen organischen Masse liefert. Die Orchidee ernährt sich von lebenden Teilen des Pilzes, also mykotroph. In diesem Fall entwickelt sich die Mykorrhiza-Assoziation zum **Parasitismus**, da sich die Orchidee vollständig auf Kosten des Pilzes ernährt, ohne eine sichtbare Gegenleistung für den Pilz zu erbringen. Auch im Protokorm-Stadium befindliche Erdorchideen parasitieren auf ihrem Pilz. Diese schmarotzen jedoch meist nur in ihrer Juvenilphase und sind später völlig autotroph (vgl. DIJK 1988a, S. 40f; vgl. PENNINGSFELD 1990a). Aufgrund der starken Abhängigkeit zwischen mykotropher Orchidee und Mykorrhizapilz, ist es fast unmöglich, heterotrophe Orchideen zu kultivieren (vgl. BURR 1995, S. 44; vgl. BRIEGER 1992, S. 21ff).

Mykotrophiegrad	Orchideenarten – Beispiele
1) streng mykotroph	<i>Neottia nidus-avis</i> , <i>Epipogium aphyllum</i> , <i>Corallo-rhiza trifida</i> , <i>Limodorum abortivum</i> , <i>Cephalanthe-ra rubra</i> , <i>Epipactis microphylla</i>
2) mäßig mykotroph	<i>Platanthera bifolia</i> , <i>Dactylorhiza majalis</i> , <i>Orchis morio</i> , <i>O. militaris</i> , <i>Epipactis helleborine</i>
3) wenig oder nur zeitweilig mykotroph	<i>Cypripedium calceolus</i> , <i>Listera ovata</i>

Tab. 2-3 **Pilzabhängigkeit** (Mykotrophie) einzelner europäischer Erdorchideen (verändert nach PENNINGSFELD 1990a).

In diesem Abschnitt wird deutlich, dass **alle** Orchideen - einheimische Erdorchideen, tropische Epiphyten oder auch vollmykotrophe Saprophyten - wenigstens in bestimmten Lebensphasen auf eine Pilzinfektion oder genauer gesagt auf das Zusammenleben mit einem geeigneten Mykorrhizapilz angewiesen sind. Der grundlegende Vorteil ihrer mykotrophen Lebensweise liegt in einer dadurch bewirkten geringeren Abhängigkeit von den an ihrem natürlichen Standort vorherrschenden Umweltfaktoren. Ungefähr 25 000 verschiedene Orchideenarten zählen zu den Wirtsorganismen, die durch die Assoziation mit einem Pilzsymbionten die Sonderform der Orchideenmykorrhiza ausbilden. Dieser Mykorrhizatyp beschränkt sich auf die Familie der *Orchidaceae* und ist bei keiner anderen Pflanzenfamilie zu beobachten. Eine der Primärfunktionen der Pilzinfektion ist die Versorgung der endospermlosen Keimlinge mit organischen Nährstoffen (Kohlenhydrate) und Mineralien während ihrer Entwicklungsphase, die je nach Art sehr stark variiert und sich über einen Zeitraum von mehreren Jahren erstrecken kann. Erst nach der Blattbildung und einsetzender Photosynthese werden die Jungpflanzen fähig, sich auch unabhängig von der Mykorrhiza selbständig zu ernähren. Trotzdem behalten jedoch viele Orchideen auch im adulten Stadium ihre Endomykorrhiza bei. Da der Zeitraum der heterotrophen Entwicklungsphase (Protokorm-Stadium) sehr variabel ist, ist bis heute unklar, ob Orchideen auch nach der Blattbildung noch Kohlenstoff-/C-Verbindungen von ihren Pilzpartnern beziehen können oder müssen. Grundsätzlich unterscheidet sich die Orchideenmykorrhiza von anderen Pflanzen-Pilz-Assoziationen in bezug auf ihren Stoffaustausch. Während bei typischen Mykorrhizaformen wie ektotropher Mykorrhiza oder VAM der autotrophe Wirt den Pilz mit Assimilaten versorgt, repräsentiert im Fall der Orchideenmykorrhiza der Pilz die **Energiequelle** für die Pflanze, da dieser die lebenswichtigen Stoffe für die Orchidee zugänglich macht (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 271; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 1).

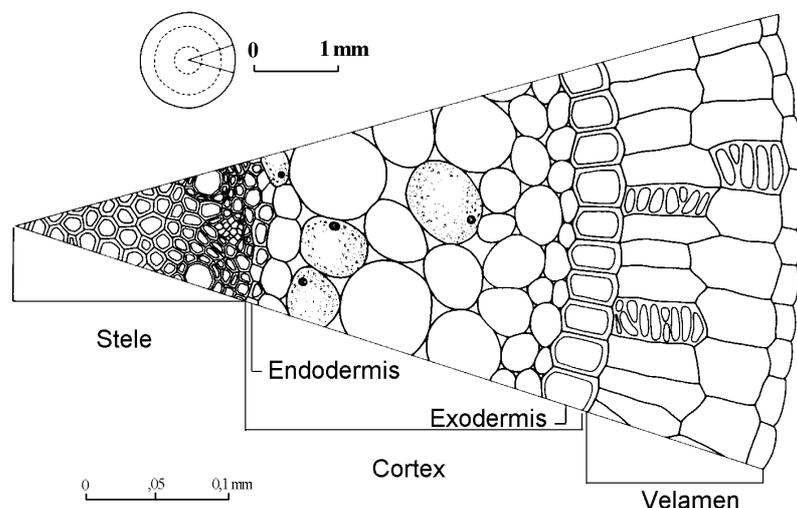
2.3.2.2 Histologie des pilzinfierten Gewebes

Generell unterscheidet man zwischen der Pilzinfektion bei *Keimlingen* und *adulten* Orchideen. Während bei Keimlingen das Protokormgewebe infiziert wird, findet sich die Mykorrhiza älterer Orchideen in der Wurzelrinde oder in den Rhizomen heterotropher Orchideen. Die infolge der Infektion gebildeten Strukturen im Orchideengewebe sind jedoch in Wurzeln und Protokormen sehr ähnlich (vgl. HADLEY 1975, S. 336).

2.3.2.2.1 Adulte Pflanzen

Die endotrophe Form der Orchideenmykorrhiza ist gekennzeichnet durch eine Infektion der unterirdischen Absorptionsorgane der Orchideen mit bestimmten bodenbewohnenden Pilzen. Die Pilze penetrieren in diesem Fall mit ihren Hyphen das Wurzelrindengewebe (**Cortex**) der Orchidee und dringen in das Zellinnere der Wurzelzellen ein (vgl. HADLEY 1982, S. 86ff). Die Infektion erfolgt in der Regel durch Wurzelhaare (**Rhizoide**) und die unter ihnen liegenden „Durchlasszellen“. Die Hyphen durchbrechen dabei die Membran der Haarzelle unter Bildung einer Hyphenerweiterung (Appressorium). Die Zelle reagiert auf die Penetration meist nur wenig; sie kann jedoch auch mit starken Zelluloseablagerungen in Zusammenhang stehen, welche die Hyphenwände fest mit der Zellwand verbinden. Bei tropischen Erdorchideen kommt es oftmals neben der Durchbruchsstelle der Infektionshyphne auch zur Ausbildung von nach innen gerichteten, röhrenförmigen Tüpfel, den sogenannten „Röhrentüpfel“, die durch eindringende Reizstoffe der Pilze entstehen können (vgl. BURGEFF 1936, S. 5ff).

Abb. 2-9 **Wurzelquerschnitt** durch *Restrepiella ophioccephala*. Der infizierende Pilz dringt in das Wurzelgewebe der Orchideen ein und besiedelt dort meist den Cortex, der durch die Endodermis und Exodermis begrenzt ist. Eine weiße, schwammartige Umhüllung der Luftwurzeln, die man als *Velamen radicum* bezeichnet, weisen in der Regel nur tropische Epiphyten auf (verändert nach PRIDGEON 1987, in: ARDITTI 1992)



Bei einheimischen Erdorchideen, deren Mykorrhiza durch jährliche Neuinfizierung regeneriert werden muss, da alte Wurzeln im Winter absterben, sind **fast alle** Cortexzellen (z. B. bei *Dactylorhiza purpurella*) pilzinfiziert. Im Gegensatz dazu beschränkt sich die Mykorrhiza bei vielen tropischen Orchideen nur auf die äußeren Zellschichten der Wurzelrinde. Mykotrophes Gewebe befindet sich demnach im wesentlichen in der Cortex von Wurzeln und Rhizomen und auch Protokormen. Andere Organe wie Speicherwurzeln (z. B. Wurzelknollen) sowie photosynthetisch aktives Gewebe wie oberirdische Sprosse und Blätter sind an der Mykorrhizenbildung nicht beteiligt und daher **nicht** infiziert. Auch der Zentralzylinder, in dem sich neben Festigungsgewebe auch das Leitbündel befindet, ist von der Pilzinfektion ausgeschlossen (vgl. DIJK 1988a, S. 40). Ebenso sind Epidermiszellen, außer an den Stellen, an denen Hyphen eindringen oder ausstrahlen, generell pilzfrei. Zudem meiden Pilzhyphen auch Zellen, die Tannine, Raphiden, Kristalle oder Schleim enthalten (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 147). Nach HADLEY & WILLIAMSON (1972) ist jedoch auch eine Infektion chlorophyllhaltiger Wurzelzellen einiger Malaysischer Epiphyten und Geophyten vorübergehend möglich. Die Wurzeln der Epiphyten werden nur an denjenigen Stellen, die mit dem Substrat in Kontakt kommen, infiziert. Aus diesem Grund sind die für die Epiphyten typischen Luftwurzeln z. B. bei *Vanda*, *Phalenopsis*, *Cattleya* oder *Dendrobium* (vgl. BURGEFF 1936, S. 7) nicht mykorrhiziert (vgl. BURR 1995, S. 41f; vgl. HADLEY 1982, S. 87).

Die spezifische Organisation der **intrazellulären Pilzhyphen** stellt eine besonders charakteristische Struktur der Orchideenmykorrhiza dar. Aus einer bereits infizierten Wurzelrindenzelle dringt eine Einzelhyphe in eine noch pilzfreie Nachbarzelle ein, in der sie sich mehrere Male spiralartig aufwindet, bevor sie eine weitere Zelle infiziert. Nachdem sich die Hyphen innerhalb der Zelle vielfach verzweigt haben und deren Seitenäste an den Berührungspunkten miteinander verschmolzen sind (Anastomosen), bildet sich ein typisches intrazelluläres Hyphenknäuel, das auch als **Peloton** bezeichnet wird. Die Pelotonbildung kann bei allen Orchideen beobachtet werden und erscheint als eine Anpassung an die Wirtszelle, da sich alle anderen Strukturen, die vom Pilz außerhalb seines Wirtes gebildet werden, stark vom Peloton unterscheiden (vgl. HADLEY 1982, S. 87). HADLEY & WILLIAMSON (1971, S. 451) differenzieren drei morphologisch verschiedene Typen unverdauter Pelotone. In den subepidermalen Parenchymzellen befinden sich relativ kleine und sehr lockere Hyphenknäuel mit einem Durchmesser von 5-7 μm . Neben dicht zusammengedrängten Pelotonen existiert auch noch eine dritte Art sehr großer und heterogener Pelotone, die mit einem Durchmesser von 3-17 μm vermutlich als Speicherhyphen fungieren und bereits von BURGEFF (1909, S. 64) als „Eiweißhyphen“

beschrieben wurden. Hierbei muss festgestellt werden, dass der Pilz beim Eindringen in die Wurzelzelle nicht mit dem Wirtszytosplasma in direkten Kontakt tritt. Das Plasmalemma der Orchideenzelle stülpt sich nämlich an der Eintrittsstelle des Wurzelpilzes nach innen und umkleidet die Hyphe wie einen Handschuh, ohne dabei vom Pilz durchstoßen zu werden. Somit ist das Zellplasma der Wirtspflanze sowie des Mykorrhizapilzes immer durch eine **Grenzschicht** (*interface*) bestehend aus Hyphenplasmalemma, Hyphenzellwand, Grenzflächen-Matrix und Wirtsplasmalemma voneinander getrennt. Nach der Pilzinfektion bleiben die Wirtszellen physiologisch aktiv und enthalten viele Mitochondrien, gut entwickelte endoplasmatische Reticula, Dictyosome, verschieden große Vakuolen und wenige oder auch keine Stärkekörner in ihren Plastiden (vgl. BURR 1995, S. 42; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 275).

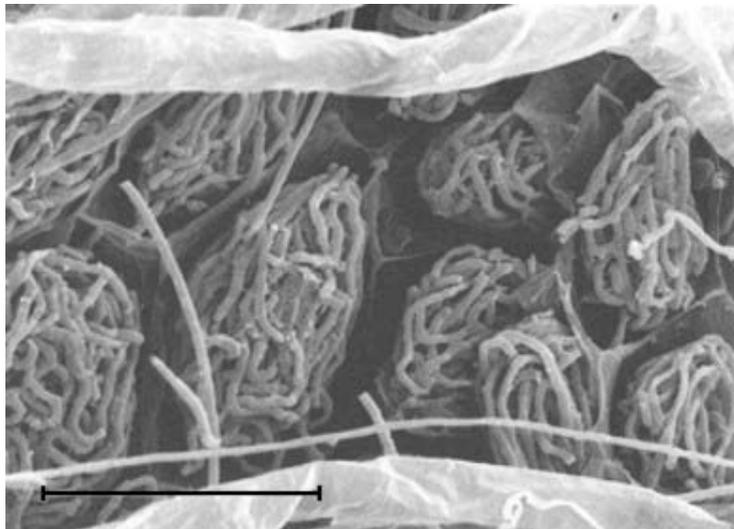


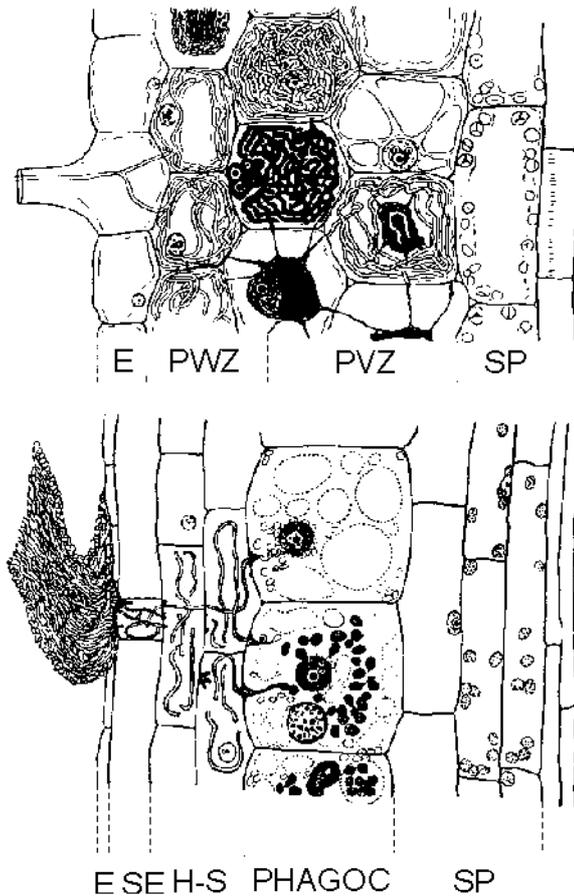
Abb. 2-10 **Hyphenknäuel** oder **Pelotone** (Elektronenmikroskop-Aufnahme) eines *Rhizoctonia*-Stamms in einem Protokorm von *Orchis morio*. Scale: 100 μm (verändert nach BEYRLE et. al. 1995, in: SMITH & READ 1997).

Nach der Infektion, die bei terrestrischen Orchideen gewöhnlich bald nach der Wurzelbildung im Frühjahr stattfindet, sind **physiologische Veränderungen** der infizierten Zellen zu beobachten. So kommt es nach Hypheneintritt zu einem Abbau von gespeicherten Reservestoffen wie Stärke (vgl. BURGEFF 1936, S. 8). Es sind aber auch eine Vergrößerung des Wirtszellkerns (Hypertrophie), eine Erhöhung des DNA-Gehaltes sowie eine Wucherung der Epidermishaare festzustellen. Eine genauere Beschreibung dieser Zellreaktionen folgt erst im Abschnitt über die Feinstruktur (vgl. HADLEY 1982, S. 87; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 275). Die Besonderheit der mykotrophen Lebensweise der Orchideen besteht darin, dass sie die intrazellulären Hyphenknäuel nach einer gewissen Zeit der Infektion abbauen bzw. verdauen und auf diese Weise ernährungsphysiologisch nutzen. Die **Pilzverdauung**, die nach HADLEY

& WILLIAMSON (1971) bereits 30 bis 40 Stunden nach der Infektion erfolgen kann, kann bei manchen Orchideen in jeder Wirtszelle stattfinden. Bei anderen Arten, vor allem chlorophylllosen Gattungen wie *Neottia*, *Corallorhiza* oder auch *Gastrodia*, beschränkt sich der intrazelluläre Abbauprozess auf eine spezielle Verdauungsschicht (HADLEY 1982, S. 87), die sich im innersten Bereich des pilzinfizierten Cortextgewebes befindet. Bei der Familie der *Orchidaceae* finden sich hauptsächlich nur **zwei histologische Typen** der Orchideenmykorrhiza, die von BURGEFF in mehreren Veröffentlichungen (vgl. BURGEFF 1909, 1932, 1936, 1943, 1959) detailliert beschrieben wurden.

Die Pilzverdauung erfolgt bei den meisten Orchideen auf dem Wege der sogenannte **Tolypophagie** und ist durch eine sukzessive Aufeinanderfolge von Peloton-Bildung, Auflösung (Lyse) und Reinfektion charakterisiert. Hierbei ist das Cortextgewebe, in dem die Phagozytose erfolgt, in eine weiter außen liegende Pilzwirtschaft und in eine tiefer in der Wurzelrinde befindliche Verdauungsschicht gegliedert. Somit bilden nach BURGEFF (1936, S. 7) „*Pilzwirtzellen und Verdauungszellen, Trophozyten und Phagozyten (...) den wirksamen Apparat der Mykorrhiza*“ aus. In der subepidermalen Pilzwirtschaft bleibt das Myzel, das sich dort locker und gleichmäßig ausbreitet, lange am Leben, während in der weiter innen liegenden Verdauungsschicht, deren Zellen mit dichten Hyphenknäueln (Pelotone) gefüllt sind, die Abtötung bzw. der Abbauprozess der Pilzhyphen erfolgt. Bei diesem Verdauungsvorgang werden die Zellbestandteile der Pilzfäden freigesetzt, von der Orchideenzelle aufgenommen und für den eigenen Stoffwechsel genutzt. Zu den gewonnenen Stoffen gehören verschiedene Zucker (z. B. Glykogen), Eiweiße, Phosphate und Vitamine (vgl. BURGEFF 1943, S. 559; vgl. BURR 1995, S. 42). Nicht verwertbare Reste bleiben als Klumpen in der früheren Wirtszelle übrig. Bis jetzt besteht noch kein Konsens, ob diese unverdaulichen Reste von einer Cellulose-Scheide oder aber durch das Plasmalemma und eine zusätzliche Callose-Schicht vom Plasma der Orchideenzelle getrennt werden. Infektion und Verdauung können zuweilen auch stufenweise ablaufen, so dass neben den Restklumpen auch Zellen mit frisch infizierten Hyphenknäuel vorkommen. Nach dem Verdauungsprozess oder bereits vorher können andere Hyphen in die Wirtszelle eindringen und diese erneut infizieren. Unter Tolypophagie versteht man demnach die Verdauung von intrazellulären Hyphenknäueln in den Verdauungszellen oder Phagozyten (vgl. BURR 1995, S. 42f; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 146f).

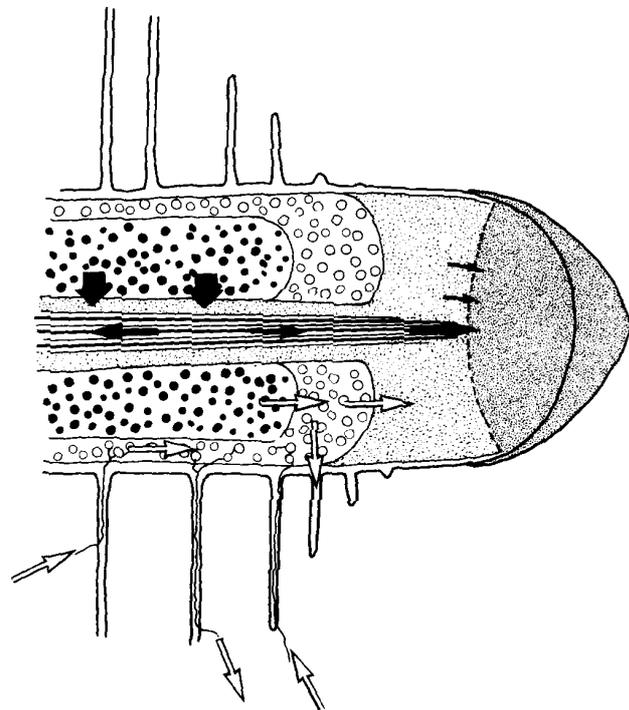
Abb. 2-11 **Histologische Typen** der Orchideenmykorrhiza. Oben: *Tolypophagie* in einer Wurzel von *Platanthera chlorantha*. Die Zahl der Rindenschichten ist reduziert dargestellt. E: Rhizodermis mit einer Basis einer Wurzelhaarzelle. PWZ: Pilzwirtschaft mit lebenden Pelotonen. PVZ: Pilzverdauungsschichten, in denen Hyphen phagozytiert werden. SP: Speicherschicht für Reservestoffe. Daran grenzt die Endodermis. Unten: *Ptyophagie* in einer Wurzel von *Gastrodia callosa*. E: kollabierte Rhizodermis. SE: subepidermale Schicht mit Durchlasszellen. H-S: Hyphenschicht. PHAGOC: Phagozytose-Schicht mit großen Zellen, in denen das austretende Zytoplasma der Pilzhyphen resorbiert wird. Ptyosome sind als schwarze Klümpchen erkennbar. SP: Speicherschichten mit Stärkekörnern; rechts außen: Endodermis (verändert nach BURGEFF 1959).



Die zweite Möglichkeit der Pilzverdauung, die **Ptyophagie** (oder Ptypophagie), ist selten und auf wenige stark mykotrophe Orchideen, z. B. in den Gattungen *Gastrodia* und *Galeola*, beschränkt. Ebenso wie bei der Tolypophagie ist das ptyophage Mykorrhizagewebe in Pilzwirtzellen und Verdauungszellen differenziert. Die Pilzwirtschaft befindet sich auch hier in den äußeren Wurzel- oder Rhizomschichten. Im Gegensatz dazu besteht die Verdauungszone aber nur aus einer einzigen Schicht sehr großer Zellen, in welche die Pilzfäden aus den Pilzwirtzellen einwandern und Plasmoptyse erleiden. Beim Eindringen des Pilzes in die Verdauungszellen platzen die Hyphenspitzen und ergießen ihren Zellinhalt, bestehend aus Glykogen, Eiweiß und Zellsaft, in die Orchideenzelle, die diese Stoffe wiederum resorbiert. Bei diesem Vorgang bleiben schließlich Reste der ausgetretenen Plasmaballen, sog. Ptyosomen, als Exkrete in der Form kleiner Klumpen zurück. Dadurch scheint eine fortwährende Versorgung der Orchidee mit Nährstoffen gewährleistet zu sein. Es kommt also nicht wie bei der Tolypophagie zu einer Zusammenballung und Verklumpung des Pilzes, sondern es werden an den Hyphenenden Plasma vom Pilz freigesetzt, ohne dass dieser dabei abstirbt. Bei der Ptyophagie handelt es sich folglich nicht um einen in mehreren Abständen wiederholten, sondern um einen kontinuierlichen Verdauungsprozess, der dem Wirt ständig neue Nährstoffe zugänglich macht (vgl. BURGEFF 1932, S. 166ff; vgl. BURGEFF 1936, S. 21f).

Die in der Wurzelrinde (Cortex) stattfindende Pilzverdauung, die der Franzose BERNARD als erster als Phagozytose bezeichnete, bedeutet für die Orchidee - ob auf dem Wege der Tolyphagie oder der Ptyophagie - nicht nur eine Hemmung der Ausbreitung des Pilzes im Wurzelgewebe, sondern in erster Linie einen für ihre Ernährung bedeutsamen **Materialgewinn**: „Hier wird der Pilz in seiner Ausbreitung durch die Phagozytose eingeschränkt, gleichzeitig - und das ist wichtiger - gewinnt die Pflanze bei der Phagozytose Kohlenhydrate, Stickstoff und Salze, die dem verdaulichem Pilzmaterial entstammen“ (BURGEFF 1936, S. 7). Während BURGEFF in seiner Arbeit immer wieder die ernährungsphysiologischen Vorteile der Pilzverdauung betonte, glaubte BERNARD, dass es sich bei der Phagozytose um einen Verteidigungsmechanismus der Wirtspflanze handelt, der die Ausbreitung des Pilzes kontrolliert. Auch heute gibt es in bezug auf die Zerstörung der Pilzhyphen widerstreitende Hypothesen. Es ist bis jetzt nämlich noch nicht eindeutig geklärt, ob die Orchidee die entscheidenden Enzyme herstellt oder der Pilz seine Auflösung durch autolytische Prozesse selbst einleitet, was möglicherweise mit der beobachteten Plasma- und Formveränderung in Zusammenhang stehen könnte (vgl. BURR 1995, 42; vgl. HADLEY 1982, S. 90; vgl. WILLIAMSON 1973).

Abb. 2-12 Längsschnitt durch eine im Wachstum befindliche, **mykotrophe Wurzelspitze**. Hinter dem teilungsfähigen Meristem (*dunkel* schattiert) befinden sich stärkehaltige Zellen (*hell* schattiert). Während die subepidermalen Wirtszellen lebende Pilzknäuel (*weiße* Kreise) enthalten, sind in den tieferen Cortexzellen, der Verdauungsschicht, verdaute Pelotone (*schwarze* Kreise) erkennbar. Der Zentralzylinder bleibt pilzfrei. Ebenso zeigt die Epidermis keine Infektion; außer an den Ein- und Ausgangsstellen der Pilzhyphen. Die *dunklen* Pfeile deuten auf die vermutliche Bewegungsrichtung der aus der Pilzverdauung gelösten Kohlenhydrate. Diese bewegen sich offensichtlich von der Stele aus in Richtung Meristem oder zu den übrigen Pflanzenteilen. Die *weißen* Pfeile zeigen den Verlauf der Infektion auf. Aus dem Substrat dringen Einzelhyphen durch Rhizoide und Epidermis in das Wurzelrindengewebe ein und befallen noch uninfiizierte Bereiche des Cortex. Ausstrahlende Pilzhyphen wachsen durch Rhizoide wieder nach außen in das umgebende Substrat (verändert nach RASMUSSEN 1995).



Aus dem Substrat dringen Einzelhyphen durch Rhizoide und Epidermis in das Wurzelrindengewebe ein und befallen noch uninfiizierte Bereiche des Cortex. Ausstrahlende Pilzhyphen wachsen durch Rhizoide wieder nach außen in das umgebende Substrat (verändert nach RASMUSSEN 1995).

2.3.2.2.2 Protokorme

Die Struktur der Orchideenkeimlinge und die Entwicklung ihrer Infektion mit einem Mykorrhizapilz sind für das Verständnis der Orchideen-Pilz-Beziehungen von besonderer Relevanz. Während der Ablauf der Infektion und die dadurch ausgelösten Interaktionen der daran beteiligten Symbiosepartner erst im letzten Kapitel der Orchideenmykorrhiza Berücksichtigung finden, soll an dieser Stelle die Entwicklung der Keimpflanze bis zur Pilzinfektion geschildert werden.

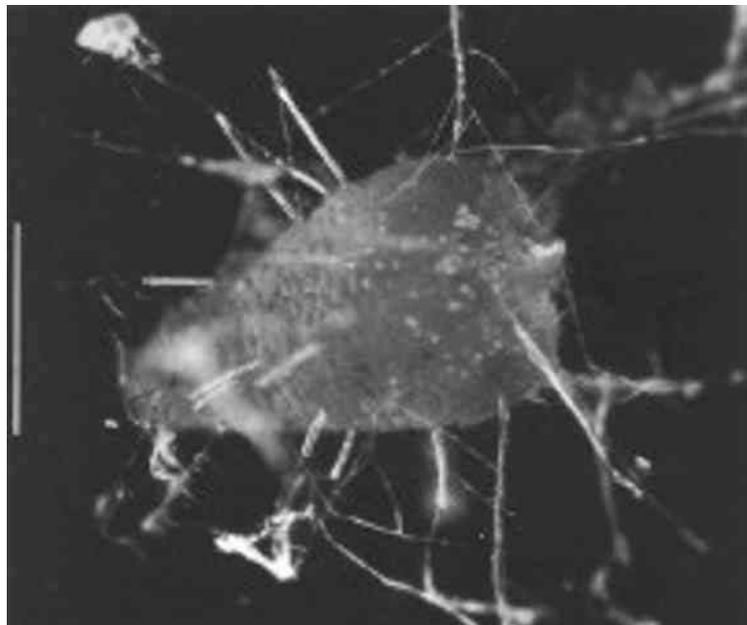
Das Auskeimen der Samen von Erdorchideen wird oftmals durch ihre wasserabweisende Oberfläche relativ lange gehemmt, bis mit der Quellung der Samen eine der ersten Phasen der Keimung beginnt. Der im Samen enthaltene Embryo vergrößert durch Zellvermehrung sein Volumen und sprengt die vorher durch Wasseraufnahme gequollenen Samenschalen (Testa und Carapace). Nach wenigen Zellteilungen entwickelt sich aus dem Embryo ein noch weitgehend undifferenzierter und birnenförmiger Keimkörper, das sogenannte **Protokorm** (vgl. BURR 1995, S. 38; vgl. HADLEY 1982, S. 90; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 113; 120; vgl. REINHARD et al. 1991, 68). Nach MÖLLER darf dieser zum Zweck der Ernährung des Embryos entwickelte „*Keimungs(Nähr-)körper*“ (MÖLLER 1998, S. 86) jedoch nicht als Protokorm angesprochen werden, da dieser Pflanzenkörper vergeht und nie in den Gesamtorganismus der Orchidee integriert wird. Nachdem aber alle namhaften Autoren diesen Begriff benutzen, soll er auch in dieser Arbeit Verwendung finden. **Problematisch** erscheint auch der Zeitpunkt, ab dem man von einem Protokorm sprechen kann. Während viele den Begriff Protokorm synonym mit dem des Keimlings benutzen und damit das Entwicklungsstadium zwischen Samenkeimung und Produktion von Wurzel und Blättern meinen (vgl. ALEXANDER & HADLEY 1985), spricht CLEMENTS (1988) erst nach einer Pilzinfektion von einem Protokorm.

Der Orchideenembryo, der sich nicht in, sondern losgelöst von der Mutterpflanze an seinem neuen Standort entwickelt, besteht aus nur wenigen (8-734), jedoch relativ gleichförmigen Zellen und besitzt einen unteren Suspensor- und einen apikalen Chalaza-Pol (vgl. BURGEFF 1936, S. 32; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 22; 113). Das basale **Suspensor**-Ende des Embryos wird im Laufe der Entwicklung zu mykotrophem Gewebe umgewandelt und dient bei manchen Orchideen als Infektionsort für die Symbiosepilze (vgl. BURGEFF 1909, S. 74). Im Gegensatz zu anderen angiospermen Keimlingen fehlt den Orchideen eine Keimwurzel. Nur bei wenigen Arten (z. B. *Bletilla hyacinthina* und *Sobralia macrantha*) wird eine Keimblattanlage ausgebildet. Am oberen **Chalaza**-Pol befindet sich das funktionelle Meristem, das allein für

Wachstum und Differenzierung des Keimlings verantwortlich ist. Von diesem Ende aus entwickelt sich ein sogenanntes Mykorrhizom mit Sprossspitze und Primärblatt. Da sich die mitotische Aktivität auf dieses apikale Meristem beschränkt und an dieser Stelle zunächst hauptsächlich das Breitenwachstum gefördert wird, kann das Protokorm, das sich aus dem keimenden Embryo entwickelt hat, eine birnenförmige Gestalt mit einem flachen, aber breiten Meristem-Ende und einem schmalen Mykorrhiza-Pol annehmen (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 113; 120f; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 68).

Die Oberfläche der runden bis ovalen (bei *Orchis* und *Ophrys*) oder auch rübenförmigen Protokorme (bei *Dactylorhiza*) sind gewöhnlich mit feinen Wurzelhaaren (**Rhizoiden**) bedeckt. Diese sitzen oftmals als Haarbüschel vor allem am wurzelähnlichen Ende des Protokorms. Es existieren aber auch nur sehr spärlich behaarte oder sogar kahle Protokorme. Mit Hilfe dieser aus Epidermiszellen geformten Rhizoiden verankert sich der Keimling im Untergrund. Bei manchen Orchideen, wie z. B. bei *Dactylorhiza purpurella*, erfolgt die Pilzinfektion nicht durch den Suspensor, sondern durch diese Wurzelhaare (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 110; 121; vgl. WILLIAMSON & HADLEY 1970, S. 1093).

Abb. 2-13 **Protokorm** von *Dactylorhiza majalis*, infiziert mit dem Endophyten *Tulasnella calospora* (D47-7). Die typischen Rhizoide auf der Protokorm-Oberfläche sind gut erkennbar. Das mykotrophe Gewebe wird am schmalen Suspensor-Ende des Keimlings ausgebildet. Vom breiten Ende aus entwickelt sich hingegen der Spross. Die winzigen Pilzhyphen wachsen durch die Rhizoide in das Zell-Lumen der Orchidee hinein; andere strahlen durch die feinen Wurzelhärchen in das Bodensubstrat aus. Maßstab-Balken: 1 mm (verändert nach RASMUSSEN 1995).



Im Protokorm ist generell nur wenig Leitgewebe vorhanden, wobei aber der Anteil an Phloem (Assimilate-Leitung) deutlich überwiegt. Nach FUCHS & ZIEGENSPECK (1925) umgibt eine gut entwickelte Endodermis mit Casparyschen Streifen die kleine im Protokorm befindliche Stele. In den sich erst später entwickelnden Orchideenwurzeln variiert das Verhältnis zwischen Xylem und Phloem innerhalb der Stele ebenfalls beträchtlich. So ist oftmals in den Wurzeln

adulter Pflanzen, wie in *Listera cordata* oder *Neottia nidus-avis* ein Überwiegen des Phloemanteils festzustellen. FUCHS & ZIEGENSPECK (1925) vermuteten daher, dass der hohe Anteil an Phloem insbesondere für den Transport von aus der Hyphenverdauung resultierenden Abbauprodukten benötigt werde (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 121; 127).

Nach RASMUSSEN (1995, S. 121) definiert sich das **Protokorm-Stadium** als die Phase von der Keimung (Aufreißen der Testa) bis zur Bildung einer Sprossspitze mit Primärblättern. Es tritt jedoch noch keine Wurzelbildung auf. Dagegen wird das Mykorrhizom-Stadium mit der Streckung des apikalen Meristems und der Entwicklung erster Wurzeln eingeleitet. Die genaue Dauer dieser beiden Keimlingsphasen unter natürlichen Bedingungen ist noch nicht für sämtliche Orchideenarten geklärt. Nach Feldversuchen mit *Goodyera pubescens* kann man jedoch davon ausgehen, dass das Protokorm- und Mykorrhizom-Stadium mindestens noch sechs Monate nach der Samenkeimung andauert (vgl. RASMUSSEN & WHIGHAM 1993, S. 1376). Andere Autoren wie BURR (1995, S. 38ff) betonen, dass sich Orchideenkeimlinge bis zu zwei Jahre und wesentlich länger in dieser Entwicklungsphase befinden. Die Keimung und Frühentwicklung findet in der Regel, besonders aber bei Arten der nördlich gemäßigten Zone unterirdisch und damit in völliger **Dunkelheit** statt (vgl. HADLEY 1982, S. 90). Obwohl epiphytische und auch einige terrestrische Arten in diesem Stadium bereits Chlorophyll ausbilden, sind die Protokorme heterotroph und zu einer selbständigen Ernährung durch eigene Photosyntheseleistung noch nicht befähigt (vgl. ARDITTI & ERNST 1982, S. 266; vgl. BURR 1995, S. 38f). Da bei den Orchideen darüber hinaus ein Endosperm als Nährgewebe fehlt und auch nur wenig Reservestoffe (Lipide und Proteine) im Embryo gespeichert sind, können sich die Protokorme nur bis zu einem bestimmten Punkt entwickeln: „*Although the seedlings can remain alive for a shorter or longer time in a state of starvation they do not develop beyond a certain point without a external source of nutrients*“ (RASMUSSEN 1995, S. 118). Eine weitere **Differenzierung** nach dieser ersten Keimphase ist in freier Natur daher nur möglich, wenn der Keimling mit den Hyphen eines geeigneten Mykorrhizapilzes infiziert und dadurch mit den notwendigen Nährstoffen von außen (Kohlenhydrate) versorgt wird (vgl. BURR 1995, S. 39; vgl. RASMUSSEN & WHIGHAM 1993, S. 1374). Eine Infektion erfolgt entweder durch Rhizoide oder durch den nur im Embryo vorhandenen Suspensor. Nach der Penetration besiedelt der Mykorrhizapilz die basalen Zellen des jungen Protokorms. Besonders bei Protokormen, die bereits sehr frühzeitig ergrünen, finden sich im basalen Bereich die typischen Hyphenknäuel, während im apikalen Teil vor allem chlorophyllhaltige Zellen festzustellen sind. In einer späteren Phase, wenn sich das Gefäßsystem und der Spross entwickeln, wird das Infek-

tionsmuster des Keimlings demjenigen in den Wurzeln adulter Pflanzen (auf Parenchymzellen des Cortexgewebes beschränkt) immer ähnlicher. HADLEY (1975, S. 336) stellt fest, „*the characteristic features of infection, and subsequent digestion of intracellular hyphae, are similar in roots and protocorms, whatever the strain of fungus involved*“. Er betont auch, dass die Infektion des entsprechenden Pflanzengewebes (Protokorm oder Cortex) der Orchideen mit einem adäquaten Wurzelpilz immer von außen, also durch Bodenorganismen oder ein Kulturmedium, erfolgt. Das bedeutet, dass sich das infizierte Gewebe des Protokorms nicht in die Primärwurzeln der Jungpflanze ausdehnt (vgl. HADLEY 1982, S. 91).

2.3.2.3 Feinstruktur der Orchideenmykorrhiza

Wie auch bei anderen Mykorrhiza-Systemen, repräsentiert der Stoffaustausch zwischen den beiden Symbiosepartnern einen elementaren Faktor hinsichtlich der Orchideen-Pilz-Beziehung. Diese Interaktion findet an der Kontaktfläche bzw. **Grenzschicht** zwischen intrazellulären Pilzhyphen (Endophyten) und den Cortexzellen der Orchidee statt. HADLEY et al. (1971, S. 191) bezeichnen diesen Kontaktbereich zwischen Pilz und Wirt auch als „*interface*“.

Besonders zwischen 1969 und 1975 wurden von verschiedenen Autoren zahlreiche Untersuchungen dieser im Zell-Lumen befindlichen Feinstruktur mit dem Elektronenmikroskop durchgeführt, um neben den bereits bekannten morphologischen Strukturen auch die Physiologie der Orchideenmykorrhiza zu erforschen. Man untersuchte hauptsächlich europäische Erdorchideen (z. B. *Dactylorhiza purpurella*, *Goodyera repens*, *Neottia nidus-avis*, etc.), aber auch tropische Vertreter wie zum Beispiel *Habenaria dentata*. Hierbei stellte man fest, dass das tolypophage Infektionsmuster in heterotrophen und grünen Orchideen sehr ähnlich ist (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 149). Während das meiste Untersuchungsmaterial aus adulten Pflanzen stammte, basieren die Ergebnisse von HADLEY (1971, 1975) auf Arbeiten mit Protokormen von *Dactylorhiza purpurella*. Obwohl zahlreiche Untersuchungen durchgeführt wurden, ist bis heute im wesentlichen nur die Struktur und Organisation der Grenzflächen-Matrix bekannt. Im Gegensatz dazu sind die physiologischen Abläufe und Wechselwirkungen zwischen den beiden Organismen noch zu wenig erforscht, so dass noch viele Fragen offen bleiben. Es konnte zwar beschrieben werden, wie intrazelluläre Hyphen degenerieren, jedoch nicht, wie die Abbauprodukte zum Leitgewebe transportiert werden.

2.3.2.3.1 Charakteristische Merkmale der Feinstruktur

Die Hyphen der Mykorrhizapilze dringen in das Innere der Orchideenwurzelzelle ein, aber sie stehen **niemals** mit dem Wirtszytosplasma in direktem Kontakt (vgl. HADLEY et al. 1971, S. 197; vgl. NIEUWDORP 1972, S. 133). Denn sobald der Pilz die Wirtszelle penetriert, stülpt sich das Plasmalemma der Orchidee an der Eintrittsstelle nach innen und umhüllt den eindringenden Endophyten zusätzlich mit einer dünnen Schicht Zytoplasma, so dass das Plasma von Wirtspflanze und Wurzelpilz durch das Plasmalemma des Wirts und die Zellmembran der Pilzhyphe voneinander getrennt sind (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 275ff). Da sämtliche intrazellulären Hyphen sich bei der Pelotonbildung sehr stark verzweigen und anastomosieren und diese zusätzlich auch noch mit Wirtszytosplasma umgeben werden, entwickelt sich eine vergrößerte Kontaktfläche bzw. **Grenzflächen-Matrix** (interface) zwischen den beiden Symbiosepartnern, durch die Stoffe ausgetauscht werden können (vgl. HADLEY 1975, S. 339f; vgl. HADLEY 1982, S. 92; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 150f; vgl. STRULLU & GOURRET 1974, S. 289).

NIEUWDORP (1972, S. 133f) berichtet, dass das eingestülpte Wirtsplasmalemma die Zellwand-Komponenten Pektin und Zellulose weiter synthetisiert. Eine Schleimschicht aus diesen beiden Stoffen finden sich jedoch nur um ältere Hyphen, da junge Hyphen mit aktivem Protoplast nämlich noch befähigt sind, die Enzyme Zellulase und Pektinase zu bilden und somit die Produkte des Wirtsplasmalemmas abzubauen bzw. zu verdauen. Nach STRULLU & GOURRET (1974, S. 286f) besteht die Wand der intrazellulären Pilzhypen, die bei typischen Basidiomyceten hauptsächlich aus Polysacchariden aufgebaut ist, aus zwei unterschiedlichen Schichten. Die **innere** Schicht (C_1) ist dünn und elektronendicht. Die **äußere** Schicht (C_2) ist weniger dicht, von granulärem oder flockenartigem Aufbau und mit dem Wirtsplasmalemma verbunden. Auch HADLEY et al. (1971, S. 197) berichten von dieser zweischichtigen Wandstruktur des Endophyten. Sie vermuten jedoch, dass zu diesem Zeitpunkt die äußere Schicht vom Pilz allein gebildet wird. Nach weiteren Untersuchungen stellte HADLEY aber fest, dass auf künstlichen Nährböden gezüchtete Hyphen keine granuläre äußere Wandschicht besitzen. Daraus folgerte er, dass diese granuläre und 100-200 nm dicke Schicht einen Teil der Grenzflächen-Matrix darstellt und als eine Art Hüllschicht (**encasement layer**) vom Wirt gebildet wird. In der Regel steht das Wirtsplasmalemma mit dieser Hüllschicht in Verbindung (vgl. HADLEY 1975, S. 339f). Trotzdem bleibt die wirkliche Herkunft dieser äußeren Schicht unbekannt, da man noch nicht feststellen konnte, ob sie eine äußere Endophytenwand oder aber

einen Teil der Grenzfläche repräsentiert. Aus neueren Untersuchungen (vgl. BARROSO 1988; vgl. PETERSON & CURRAH, 1990) geht hervor, dass die Hyphenwände (innen und außen) der Endophyten zwischen 0,06 bis 0,66 μm an Breite aufweisen, während allein die innere Schicht nur 0,015 bis 0,05 μm dick ist. Im Gegensatz dazu zeigt die innere Schicht von auf Kulturböden gezüchteten Hyphen einen Wert von 0,06-0,1 μm , der jedoch auch bis 0,32 μm ansteigen kann. Das bedeutet, dass die Breite der Pilzwand mit Eindringen in die Pflanzenzelle reduziert wird oder aber die äußere Schicht um die intrazellulären Hyphen vom Pilz selbst gebildet werden. Verschiedene Färbungsmethoden schließen jedoch auch die Produktion im Wirt nicht aus (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 155).

Das **Pilzzytoplasma** innerhalb der Wirtszellen enthält Zellkerne, Vakuolen, Mitochondrien, Ribosome, Lipide, ein schwach entwickeltes endoplasmatisches Reticulum und vor allem reichlich Glykogen (vgl. BORRISS et al. 1971, S. 177; vgl. BURGEFF 1932, S. 163; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 277; vgl. STRULLU & GOURRET 1974, S. 287). Nach dem Eindringen des Endophyten in die Wurzelzelle sind auch Polyphenol-Oxidasen zunächst im Zytoplasma der Hyphen, später auch im Grenzflächenbereich festzustellen. Es konnte jedoch nicht geklärt werden, ob diese Enzyme von der Pflanze oder vom Endophyten stammen (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 156). Das Pilzplasmalemma hingegen erscheint oftmals als einheitliche Membran, die manchmal aber auch eingestülpt sein kann und Vesikel oder Röhren ins Zytoplasma ausbildet. Diese Strukturen sowie die weiter unten aufgeführten Protuberanzen könnten möglicherweise mit dem Stofftransfer zwischen den Symbionten in Zusammenhang stehen. Darüber hinaus lassen sich junge intrazelluläre Hyphen gut von alten Pilzfäden unterscheiden, da ihre Zellinhalte besser mit Toluidinblau färbbar sind und einen runden bis elliptischen Querschnitt aufweisen. Ältere Hyphen sind vakuolisiert und von kantiger Gestalt (vgl. HADLEY et al. 1971, S. 194; vgl. HADLEY 1975, S. 338f; vgl. HADLEY 1982, S. 92). Bereits 1971 entdeckten HADLEY und Mitarbeiter zahlreiche halbkugelförmige Anschwellungen, sog. **Protuberanzen**, an der Außenwand intrazellulärer Hyphen. Auch diese Protuberanzen der Hüllschicht werden vom Plasmalemma der Wirtszelle eng umgeben und vergrößern nach Schätzungen der Forscher den Kontaktbereich um etwa 15 %. Im Gegensatz dazu konnten solche Strukturen bei Hyphen, die auf Agar gezüchtet wurden, niemals beobachtet werden. Nach heutiger Auffassung stammen wahrscheinlich nicht nur die Hüllschicht, sondern auch die Protuberanzen vom Wirtsorganismus. Außer den Protuberanzen und einigen Vesikeln oder Röhren, die das Pilzplasmalemma einstülpen, konnten keine anderen Strukturen, die mit einem Stofftransfer durch eine lebende Grenzfläche in Zusammenhang stehen, festgestellt

werden (vgl. HADLEY et al. 1971, S. 197; vgl. HADLEY 1975, S. 341). Nach einer gewissen Zeit setzt in den Verdauungszellen der Orchidee die Phagozytose ein, die Pilzhypen verlieren ihre Struktur und kollabieren. Das Pilzzytoplasma wird von der Wirtszelle absorbiert und die unverdaulichen Zellwandreste der Endophyten, die wiederum von einer Schicht Wirtszytoplasma umgeben werden, verbleiben als **Exkretklumpen** im Inneren der Verdauungszellen. Nach der Pilzverdauung kann eine erneute Sekundärinfektion erfolgen (vgl. BORRIS et al. 1971, S. 177; vgl. HADLEY 1982, S. 95).

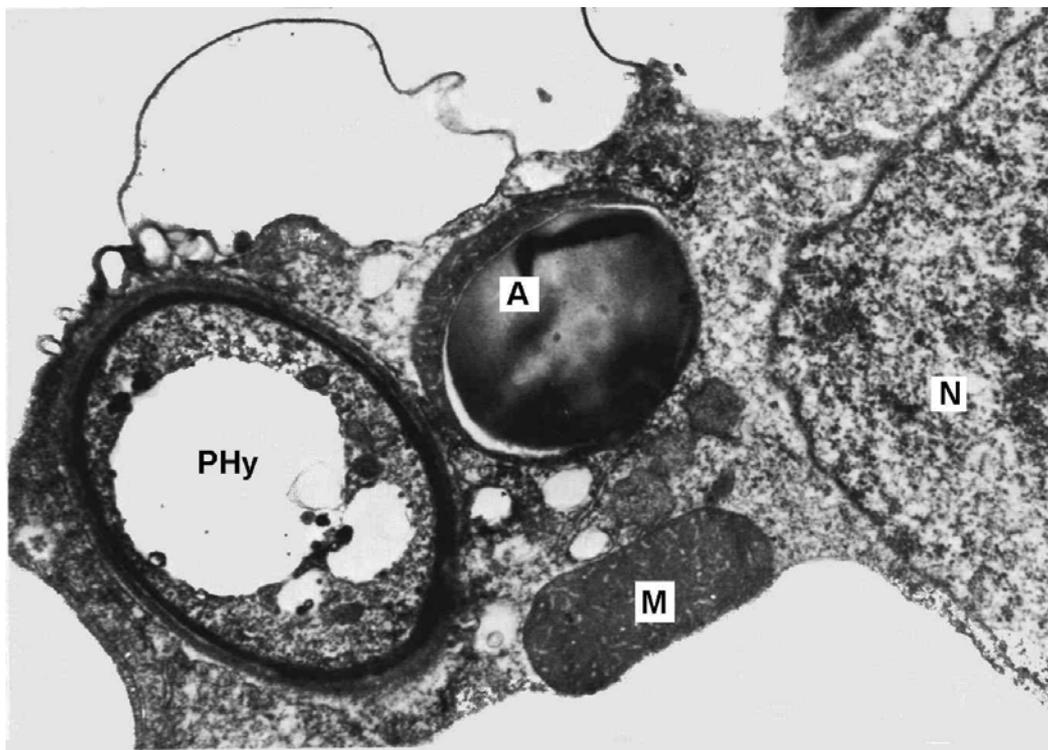


Abb. 2-14 **Intrazelluläre Strukturen (I)** der Orchideenmykorrhiza. Elektronenmikroskop-Aufnahme von einem Schnitt durch eine Pilzhyphe (PHy), die von Wirtszellenzytoplasma umgeben wird. Darin enthalten: M: Mitochondrium; A: Amyloplast; N: Teil des Zellkerns; 17 000-fache Vergrößerung (verändert nach HADLEY 1982).

2.3.2.3.2 Reaktionen der Wirtszellen auf die Pilzinfektion

Nach dem Pilzbefall der Wurzelrinde (Wirts- und Verdauungszellen) der Wirtspflanze bleiben die Zellen **physiologisch aktiv**. Es zeigen sich jedoch auch signifikante Veränderungen im Zell-Lumen des pilzinfizierten Wirts.

Eine der auffälligsten Modifikationen infizierter Zellen ist eine deutliche Vergrößerung des Zellkerns der Wirtszellen, die auch als **Hypertrophie** bezeichnet wird. Diese kann bereits kurz vor der Infektion eintreten und als ein Zeichen für starke Stoffwechsel-Aktivitäten betrachtet werden (vgl. HADLEY 1982, S. 95). Bei dieser schon von BURGEFF (1909, S. 97) festgestellten Zellreaktion lässt sich auch eine starke Färbbarkeit des Zellkerns feststellen, die selbst nach der Verdauung der intrazellulären Hyphenknäuel noch zu beobachten und als charakteristisches Merkmal aller mykorrhizierter Gewebe anzusehen ist. In den Wurzeln mancher Orchideen wie zum Beispiel bei *Spathoglottis plicata* können auch pilzfreie Nachbarzellen eine solche Hypertrophie aufweisen, während dies in Zellen mit einer größeren Distanz zu den Wirtszellen nicht der Fall ist (vgl. HADLEY 1982, S. 95). Darüber hinaus berichtet BURGEFF (1932, S. 163), dass der Zellkern sich nicht nur vergrößert, sondern durch die dichte intrazelluläre Hyphenmasse zur Seite oder in abnorme amöboide Formen gedrängt wird. Nach der Infektion zeigen sich bis zu vier Nukleoli, die oftmals vakuolisiert sind, und Kernkörper erscheinen, während vor der Infektion gewöhnlich nur ein Nucleolus und keine Kernkörper festzustellen waren (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 154). Die Hypertrophie geht gleichzeitig auch mit einer **Erhöhung des DNA-Gehalts** im Zellkern der Wirtszellen einher. Mit Hilfe von Versuchen an *Dactylorhiza purpurella* und *Spathoglottis plicata* in Assoziation mit dem Mykorrhizapilz *Tulasnella calospora* konnte WILLIAMSON (1970) zeigen, dass die Zellkerne beider pilzinfizierter Orchideenarten einen wesentlich höheren DNA-Gehalt aufweisen als pilzfreie Protokorme (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 275). Obwohl die eigentliche Auswirkung der Zellkern-Hypertrophie auf den Wirts-Metabolismus unbekannt ist, vermutet WILLIAMSON (1970) aufgrund der Präsenz zahlreicher Ribosome im infizierten Zellplasma einen Zusammenhang mit einer gesteigerten Protein-Synthese (vgl. HADLEY 1982, S. 95). Zudem treten vor allem auch Modifikationen im Zytoplasma der Wirtspflanze auf. Eine typische Veränderung ist das **Fehlen von Stärkekörnern** in den Plastiden infizierter Cortexzellen. Während die Wurzelrindenzellen vor dem Pilzbefall viel Stärke enthalten, verschwindet dieser Reservestoff mit der Infektion und er kann danach nur noch in pilzfreien Cortexzellen nahe der Endodermis vorgefunden werden (vgl. NIEUWDORP 1972, S. 132; vgl. STRULLU & GOURRET 1974,

S. 290; vgl. BURGEFF 1932, S. 162). Bei elektronenmikroskopischen Untersuchungen zur Ultrastruktur der Orchideenmykorrhiza stellten BORRISS et al. (1971, S. 177) im Wirtsplasma eine auffallende **Vakuolisierung** in Form von leeren Vesikeln oder Mikrovakuolen fest, die in nicht infizierten Zellen der Wurzelrinde fehlt. Hierbei enthalten die Zellen nicht nur eine einheitliche große Vakuole, sondern mehrere Vakuolen von unterschiedlicher Größe; die größten Exemplare werden bei der Pelotonbildung durch die Ausdehnung der Hyphen an den Zellenrand gedrängt (vgl. STRULLU & GOURRET 1974, S. 290).

Im Zytoplasma der infizierten Pflanzenzellen finden sich neben schlecht entwickelten Plastiden und nur wenigen Dictyosomen auch viele Mitochondrien und Ribosomen. Ferner sind mehrere in Microbodies liegende Proteinkristalle mit regelmäßigen Gitterstrukturen zu erkennen. Da diese Proteinkristalle häufig in nicht infizierten Zellen vorkommen, kann man daraus schließen, dass diese Zellbestandteile nicht infolge der Pilzinfektion gebildet werden (vgl. BORRISS et al. 1971, S. 177). Das endoplasmatische Reticulum (ER) ist gut entwickelt und zeigt eine raue Oberfläche. Dieses Membransystem besteht aus verschiedenen Schichten und besitzt an manchen Stellen vergrößerte intrazisternale Räume (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 151ff; vgl. DÖRR & KOLLMANN 1969, S. 375). Das ER steht in Zusammenhang mit der Produktion von hydrolytischen **Enzymen** wie z.B. Säure-Phosphatasen, deren Konzentration besonders während der Infektion ansteigen. Säure-Phosphatasen kommen im Lumen des rauen ERs vor und zeigen eine hohe Konzentration außerhalb des Wirtsplasmalemmas und im Grenzflächenbereich. Bei einsetzender Hyphendegeneration sind diese Enzyme auch innerhalb der Hyphenwände feststellbar. Das Vorkommen von Säure-Phosphatasen innerhalb der Endophyten könnte als Hinweis auf autolytische Prozesse bei der Pilzverdauung gedeutet werden. Doch konnte noch nicht geklärt werden, ob diese Enzyme vom Pilz oder vom Wirtorganismus synthetisiert werden. Es ist möglich, dass exogene Enzyme in die Hyphen eindringen, nachdem der Hyphenabbau bereits vorangeschritten ist (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 153; vgl. WILLIAMSON 1973).

2.3.2.3.3 Hyphendegeneration – Stadien der Phagozytose

Die intrazellulären Hyphenknäuel (Pelotone) besitzen auch in stabilen Mykorrhiza-Assoziationen nur eine begrenzte Lebensdauer. Nach HADLEY & WILLIAMSON (1971, S. 451) können die Pilzfäden des Endophyten in *Dactylorhiza purpurella* bereits 30-40 Stunden nach der Pelotonbildung kollabieren, und die Hyphendegeneration kann einsetzen. Je nach Autor sind verschiedene Stadien der Pilzverdauung beschrieben worden (vgl. HADLEY 1975, S. 342ff). Besonders detailliert wurde die **Phagozytose** von den beiden französischen Forschern STRULLU & GOURRET (1974), die diesen Prozess in vier verschiedene Stadien eingeteilt haben, beschrieben.

Das erste Stadium ist gekennzeichnet von der Entwicklung der Hyphenknäuel im Inneren der Pflanzenzelle, wobei die eindringenden Einzelhyphen von Plasmalemma und Zytoplasma des Wirts umgeben werden. In dieser Phase, die den Ausgangspunkt der Phagozytose darstellt, bleiben die Hyphen lebendig und weisen ein glykogenreiches Zytoplasma auf. Die Auflösung oder der Abbau des Pilzzytoplasmas leitet das zweite Stadium ein. Die zuerst noch zylindrischen oder elliptischen Hyphen verlieren ihren Turgor, kollabieren und werden abgeflacht, die äußere Schicht ihrer Wandung jedoch bleibt sehr dick. Die löslichen Zellinhalte des Endophyten werden mit Ausnahme von einigen Klümpchen und Membranresten, die erst später verschwinden, nach und nach aufgelöst. Im dritten Stadium gruppieren sich die kollabierten Hyphen, deren Zellwandschichten noch erkennbar sind, und sie werden zusammen als Ganzes vom Wirtsplasmalemma umgeben. Erst im vierten und letzten Stadium der Phagozytose werden schließlich die unterschiedlichen Wandschichten aufgelöst, die Hyphen verlieren endgültig ihre individuelle Gestalt und es bleiben nur noch unverdaubare Restklumpen im Zellinneren übrig (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 277f; vgl. STRULLU & GOURRET 1974, S. 288).

Bereits BURGEFF (1936) beschrieb, dass während des Abbauprozesses der Hyphen eine **Reinfektion** der Wurzelrindenzellen stattfinden kann. Ebenso betonen STRULLU & GOURRET (1974, S. 288), dass eine Zelle gleichzeitig Verdauungs- oder Wirtszelle sein kann, und dass alle beschriebenen Stadien in ein und derselben Zelle ablaufen können. Der wiederholte Pilzbefall von Wirtszellen - eine Cortexzelle kann mehrmals eine Infektion tolerieren - kann somit als ein Hinweis gedeutet werden, dass die Hyphendegeneration vom Wirtsorganismus hervorgerufen oder ausgelöst wird. Obwohl die eigentlichen Ursachen des Hyphenkollaps noch nicht bekannt sind, könnte es sich hierbei entweder um eine Abwehrreaktion der Orchideenzel-

len gegen den Pilzbefall oder aber um eine Strategie der Pflanze handeln, mit der sie den Pilz zur Freisetzung von Nährstoffen zu bewegen versucht. Neben erhöhten Säure-Phosphatase-Aktivitäten, die auf autolytische Prozesse deuten, könnten auch fungitoxische Phenanthrene wie das von den Orchideen synthetisierte **Orchinol** letztendlich für die Auflösung bzw. die Pilzverdauung verantwortlich sein (vgl. HADLEY 1975, S. 348; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 278; vgl. SMITH & READ 1997, S. 360f).

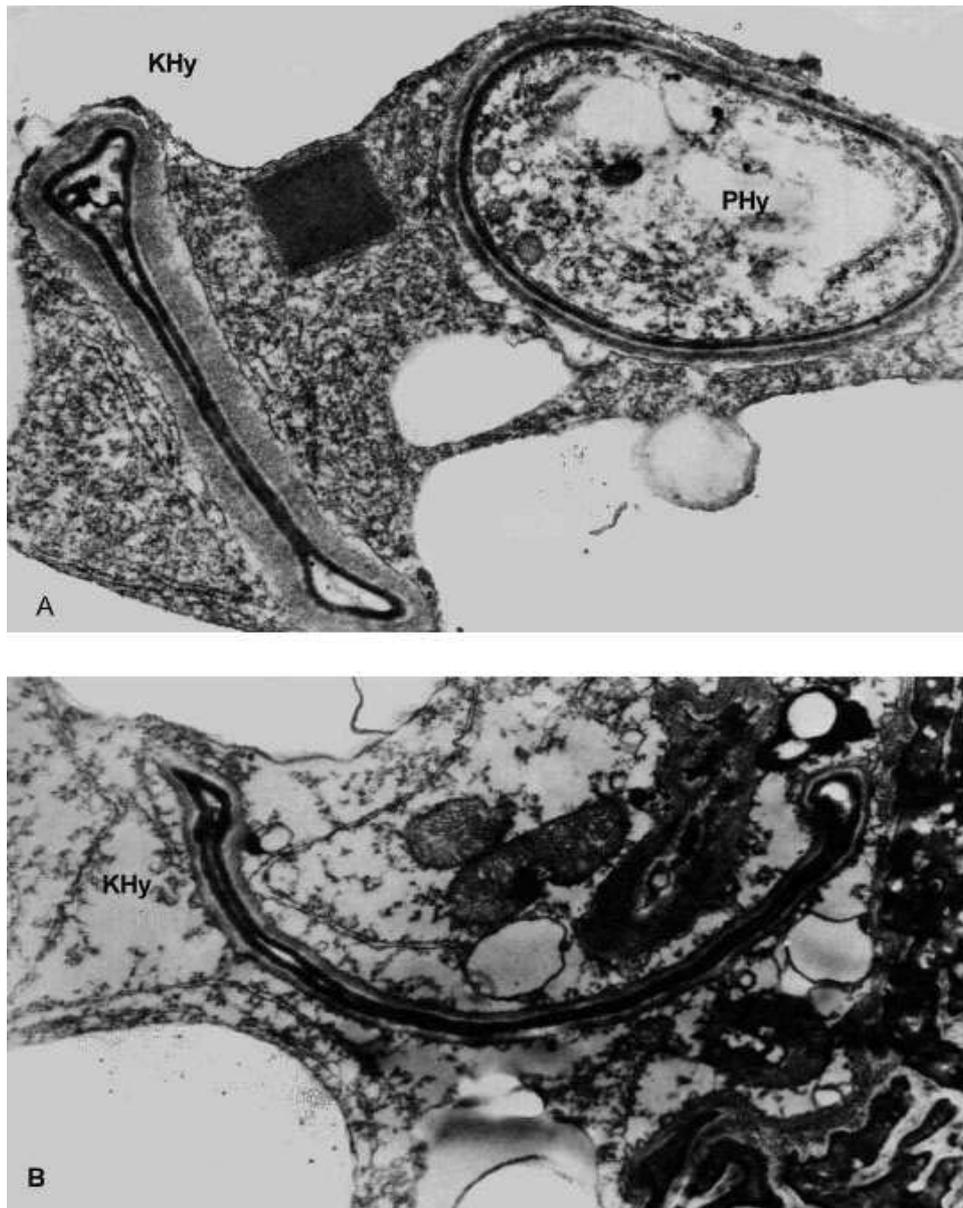


Abb. 2-15 **Intrazelluläre Strukturen (II)** der Orchideenmykorrhiza (Elektronenmikroskop-Aufnahmen). A: Aktive (PHy) und kollabierte Pilzhyphen (KHy) im Wirtszellenzytoplasma. Die granuläre Hüllschicht um die degenerierte Hyphe ist wesentlich dicker als um die normale und gesunde Pilzhyphe (PHy). 19 000-fache Vergrößerung. B: Sichelförmige, kollabierte Hyphe (KHy) im Zytoplasma des Wirts. 17 000-fache Vergrößerung (verändert nach HADLEY 1982).

2.3.3 Pilze als Symbionten der Orchideenmykorrhiza

Unter natürlichen Bedingungen keimen und entwickeln sich Orchideen nur in Gegenwart eines geeigneten Pilzsymbionten, der zunächst das Protokorm infiziert, zu einem späteren Zeitpunkt das Cortexgewebe des Wirts besiedelt und die Pflanze wenigstens für eine bestimmte Dauer mit lebensnotwendigen Nährstoffen versorgt. Solche mit den Wurzelrindenzellen der Orchideen assoziierten Pilze werden auch als **Endophyten** bezeichnet (vgl. HADLEY 1975, S. 338; vgl. CURRAH et al. 1997, S. 126). Pilzendophyten werden kultiviert und hauptsächlich aus den Wurzeln adulter Orchideen isoliert. Um zu bestätigen, dass es sich bei den gewonnenen Isolaten auch wirklich um symbiotische Orchideenpilze handelt, werden diese in Keimungsversuchen mit sterilen Orchideensamen geprüft (vgl. WARCUP 1975, S. 87). Eine funktionierende Orchideen-Pilz-Assoziation besteht immer aus einem externen Myzel und aus inter- und intrazellulären Hyphen. Als echte Mykorrhizapilze werden nach WARCUP & TALBOT (1967, S. 632) jedoch nur diejenigen Endophyten betrachtet, die **intrazelluläre** Hyphenknäuel (Pelotone) ausbilden.

2.3.3.1 Taxonomie der Orchideenpilze

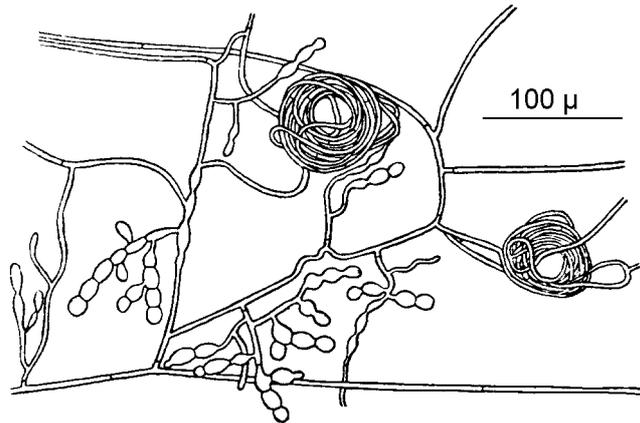
Nach CURRAH et al. (1997, S. 117) zählen die Pilze, die mit Orchideen effektive Mykorrhizen ausbilden, zu der Unterabteilung der *Basidiomycotina*. Diese ursprünglich unter dem alten Klassennamen „*Basidiomycetes*“ (Ständerpilze) bekannten Pilze bilden Pelotone im Cortexgewebe der absorbierenden Organe der Orchideen aus. Darüber hinaus sind eine Reihe von Arten aus der Unterabteilung *Ascomycotina* (*Ascomycetes*) und auch einige Vertreter der „*Fungi Imperfecti*“ mit Orchideenwurzeln vergesellschaftet. Unter den *Fungi imperfecti* („unvollständige“ Pilze) versteht man eine eigene Gruppierung von Pilzen, der alle Individuen, von denen die sexuelle Form nicht oder noch nicht bekannt ist, zugeordnet werden. Bei den Ascomyceten handelt es sich jedoch oftmals nicht um Orchideenpilze. Obwohl ihre biologische Bedeutung bis jetzt noch nicht bekannt ist und diese Organismen auch keine Pelotone ausbilden, können sie hinsichtlich der Ernährungsphysiologie ebenfalls eine bedeutsame Rolle für die Wirtspflanzen spielen. Grundsätzlich unterscheiden sich die Pilze der grünen, chlorophyllhaltigen Orchideen (Ausnahme: *Neottia nidus-avis*) wesentlich von den Symbionten der Heterotrophen (vgl. BURGEFF 1936, S. 125; vgl. SCHUBERT & WAGNER 1993, S. 209).

Die meisten mit Orchideen vergesellschafteten Pilze werden der Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet. Diese sehr heterogene Gattung stellt jedoch keine phylogenetisch begründete Verwandtschaftsgruppe dar, da die als *Rhizoctonia* beschriebenen Pilzarten nicht alle eng miteinander verwandt sind (vgl. BURR 1995, S. 40). Systematische **Probleme** ergaben sich, da erste Forscher wie BERNARD und BURGEFF zu Beginn des 20. Jahrhunderts die isolierten Orchideenpilze, von denen noch kein perfektes (sexuelles) Stadium bekannt war, nur aufgrund vegetativer bzw. morphologischer Merkmale in diese Formgattung einordneten (vgl. DIJK 1988b, S. 116f). Eine Einteilung solcher anamorphen Myzelien (asexuelle Pilzform) in die Gattung *Rhizoctonia* konnte folglich nur nach dem Myzelcharakter bzw. nach der Beschaffenheit der Hyphen wie Besitz von Sklerotien, Verzweigungsart der Hyphen, Bildung von Monilien, mit oder ohne Septenbildung, Farbe, etc. vorgenommen werden. Nachteile dieser Methode liegen hauptsächlich darin, dass die Einteilungskriterien oftmals sehr stark variieren (zum Teil im selben Myzel). Zudem ist die Myzelstruktur, die sich mit zunehmendem Alter erheblich verändert, von der Zusammensetzung des Substrates abhängig (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 90). Nachdem eine eindeutige mykologische Klassifizierung nur mit Hilfe der bekannten Pilzfruchtkörper durchgeführt werden kann, wurde diese Gattung daher zunächst bei den „*Fungi Imperfecti*“ eingereiht (vgl. BURGEFF 1936, S. 124f; vgl. DIJK 1988b, S.116f; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 80ff).

Bereits 1903 gelang es dem Franzosen BERNARD als erstem, Wurzelpilze aus Orchideen zu isolieren und die Identität des isolierten Pilzes mit einem Orchideensymbionten durch die gelungene Synthese der Symbionten im Keimungsversuch zu beweisen. Aufgrund der Ähnlichkeit mit *Rhizoctonia solani* und der Unkenntnis der Pilzfruchtkörper ordnete Bernard die Orchideen-Mykorrhizapilze der imperfekten Gattung *Rhizoctonia* zu und beschrieb 1909 die drei ersten Orchideenendophyten als *R. repens*, *R. mucoroides* und *R. lanuginosa* (vgl. ARDITTI 1992, S. 421; vgl. BURGEFF 1932, S. 147; vgl. HADLEY 1982, S. 96). Nach BURGEFF (1909, S. 16) stellten die Endophyten eine morphologisch und physiologisch einheitliche Gruppe dar. Aus diesem Grund bezeichnete er die Orchideenpilze auch als „*Orcheomyces*“, einen Begriff, den er bereits 1911 wieder verwarf. 1932 ging er dazu über, die nicht als *Rhizoctonia* erkennbaren Pilze nach den Wirtspflanzen zu benennen und sie mit einem vorgesetzten M.R. für „*Mycelium radiceis*“ zu kennzeichnen; z.B. M.R. (O.) *apiferae* für ein isoliertes Myzel aus *Ophrys apifera*. Die Fragwürdigkeit dieser frühen Einteilung der Orchideenendophyten war BURGEFF jedoch von Anfang an bewusst (vgl. BURGEFF 1932, S. 147; vgl. BURGEFF 1936, S. 125).

Zu dieser Zeit sind viele aus Orchideen isolierte *Rhizoctonia*-Arten, die nur anhand ihrer vegetativen Merkmale bestimmt worden sind, in der Literatur beschrieben worden. Zu den **häufigsten** Orchideen-Mykorrhizapilzen zählen jedoch vor allem *Rhizoctonia repens*, *R. solani* und der feste Symbiont von *Goodyera repens*, nämlich *R. goodyerae-repentis* (vgl. DIJK 1988b, S. 117; vgl. HADLEY 1982, S. 97).

Abb. 2-16 ***Rhizoctonia repens***. Ein häufiger Orchideenpilz, dessen Hyphen einerseits die typischen Hyphenknäuel oder Pelotone aufweist, andererseits perlschnurartige Monilien zeigt. Dieser Endophyt ist heute als *Tulasnella calospora* bekannt (aus BERNARD 1909).



Wie bereits erwähnt, ist es sehr **schwierig**, wenn nicht sogar unmöglich, sterile Myzelien von Orchideenpilzen taxonomisch richtig einzuordnen. Daher wurde versucht, reproduktive Organe *in vitro* zu züchten und damit eine Klassifizierung bzw. Identifikation als teleomorphe Taxa zu ermöglichen. Besonders den beiden Forschern WARCUP & TALBOT (1967, 1971, 1980) ist es gelungen, verschiedene *Rhizoctonia*-Isolate aus Erdorchideen von Süd-Australien und Großbritannien in Reinkultur zur Fruchtkörperbildung zu bringen und dadurch die zur Einordnung notwendigen **perfekten Stadien** zu erhalten. Nachdem nun auch das geschlechtliche Stadium eingehend untersucht worden war, stellte sich heraus, dass die Pilze, die vegetativ alle zur Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet wurden, tatsächlich in sehr verschiedene taxonomische Gruppen eingeteilt werden mussten. So wurden die perfekten *Rhizoctonia*-Pilze (Basidiomyceten) zu verschiedenen Familien gerechnet und neu benannt, so dass viele **Synonyme** daraus resultierten. *Rhizoctonia repens* erwies sich nach Bekanntwerden der Fruchtkörper als *Tulasnella calospora*, *R. solani* als *Thanatephorus cucumeris*, *R. globularis* als *Sebacina vermifera* und *R. goodyerae-repentis* entpuppte sich im perfekten Stadium schließlich als *Ceratobasidium cornigerum* (vgl. BURR 1995, S. 40; vgl. DIJK 1988b, S. 117).

Imperfektes Stadium	Perfektes Stadium
<i>Rhizoctonia goodyerae-repentis</i> Constantin	<i>Ceratobasidium cornigerum</i> (Bourdot) Rogers
<i>Rhizoctonia repens</i> Bernard	<i>Tulasnella calospora</i> (Boudier) Juel
<i>Rhizoctonia solani</i> Kühn	<i>Thanatephorus cucumeris</i> (Frank) Donk

Tab. 2-4 **Übersicht** über die taxonomische Zugehörigkeit häufig isolierter *Rhizoctonia*-Arten nach Bekanntwerden der perfekten bzw. teleomorphen (Fruchtkörper-) Stadien (selbsterstellt).

Tulasnella calospora (Boudier) Juel ist der häufigste und gemeinste Wurzel- und Keimlingsendophyt mit perfektem Stadium und gilt generell als universeller Orchideensymbiont. Dieser Pilz wurde aus *Dactylorhiza purpurella* und aus einer Reihe von australischen Erdorchideen und Epiphyten isoliert (vgl. WARCUP & TALBOT 1967). Zu der Gattung *Tulasnella* zählen außerdem *T. allantospora*, *T. asymmetrica*, *T. cruciata*, *T. irregularis* und *T. violea* (vgl. WARCUP & TALBOT 1971, 1980; vgl. CURRAH et al. 1997, S. 151). Ein weiterer häufiger Orchideenendophyt ist *Ceratobasidium cornigerum* (Bourdot) Rogers, der aus *Goodyera repens*, *D. purpurella*, *Orchis laxiflora* und anderen australischen Orchideen isoliert worden ist. *C. obscurum*, isoliert aus *Amerorchis rotundifolia*, zeigt in Keimungstests mit *Platanthera chlorantha* und *Dactylorhiza majalis* gute Ergebnisse, die anschließende Keimlingsentwicklung fällt jedoch sehr spärlich aus. Seltener und nur in australischen Orchideen vorgefundene Vertreter sind *C. angustisporum*, *C. globisporum*, *C. papillatum* und *C. sphaerosporum* (vgl. WARCUP & TALBOT 1967, 1971, 1980; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 83). *Thanatephorus cucumeris* (Frank) Donk, dessen anamorphe Form *Rhizoctonia solani* ein bekannter Phytopathogen ist, bildet Mykorrhizen mit *Coeloglossum viride*, *Dactylorhiza purpurella* und *Goodyera repens* u.a. aus (vgl. WARCUP & TALBOT 1967; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 87). Ferner zählen zu dieser Gattung auch *T. gardneri*, *T. orchidicola* (vgl. WARCUP & TALBOT 1967), *T. pennatus* und *T. sterigmaticus* (vgl. CURRAH et al. 1997, S. 148ff).

Trotz der Erfolge von WARCUP & TALBOT und vieler anderer, existieren noch zahlreiche weitere sterile Pilzmyzele ohne Schnallenbildung, die ebenso dem heterogenen *Rhizoctonia*-Komplex (bestehend aus Basidiomyceten, Ascomyceten und *Fungi Imperfecti*) zugeordnet werden. Nachdem auch alle pelotonbildenden Basidiomyceten dieser Systemeinheit keine Schnallenbildung aufweisen, ist es sehr schwierig, sie von sterilen Isolaten der *Ascomycotina* und *Fungi Imperfecti* zu unterscheiden. Um diese Pilze voneinander abzugrenzen, ermittelt man die Anzahl der Zellkerne in den Zellspitzen der vordringenden Hyphen und untersucht die Fein- bzw. Ultrastruktur der Septa, also der Scheidewände zwischen den benachbarten Hyphenzellen. Alle Basidiomyceten besitzen eine tonnenförmige Öffnung (Doliporus), die durch das Zentrum jedes Septums verläuft und auf beiden Seiten von Porenkappen, sog. Parenthosomen, umgeben wird. Hierbei unterscheidet man perforierte und nicht perforierte Parenthosome. Da diese Doliporen bei *Ascomycotina* und den meisten *Fungi Imperfecti* fehlen, müssen eigentlich nur *Basidiomycotina* einer genaueren Differenzierung unterzogen werden (vgl. CURRAH et al. 1997, S. 130). Mit Hilfe dieser Merkmale erstellte MOORE (1987) fünf neue Pilzgruppierungen, um den morphologischen Unterschieden dieser sterilen Pilze, die früher der großen Formgattung *Rhizoctonia* zugeordnet wurden, gerecht zu werden. Die an den großen Einfachporen erkennbaren Ascomyceten benannte er als *Ascorhizoctonia*. Zu dieser Gruppe zählt z.B. *R. versicolor*, der ursprünglich aus *Himantoglossum hircinum* isoliert wurde. Während sich die Pilze aus der Gattung *Rhizoctonia* (*sensu stricto*) ebenfalls durch den Besitz von Einfachporen auszeichnen (z.B. *R. crocorum*), sind bei *Epulorhiza*, *Ceratorhiza* und *Moniliopsis* Doliporen festzustellen. Diese drei Gattungen, zu denen die meisten Orchideen-Isolate zählen, werden anhand der Anzahl der Zellkerne und der Parenthosomstruktur noch genauer differenziert (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 89f; vgl. CURRAH et al. 1997, S. 130ff). Diese neue taxonomische Einteilung umfasst u.a. einige sterile oder anamorphe Formen der bereits bekannten teleomorphen (perfekten) Gattungen *Ceratobasidium*, *Thanatephorus* und *Tulasnella*. So handelt es sich bei *Epulorhiza* um die anamorphe Form von *Tulasnella* oder *Sebacina* (anamorph: *Epulorhiza repens* (Bernard) Moore = teleomorph: *Tulasnella calospora*). Ebenso entspricht die teleomorphe Form von *Ceratobasidium cornigerum* (früher: *Rhizoctonia goodyerae-repentis*) der anamorphen Form von *Ceratorhiza goodyerae-repentis* (Constantin & Dufour) Moore. Das anamorphe Stadium von *Thanatephorus cucumeris* wird heute als *Moniliopsis solani* (Kühn) Moore (früher: *Rhizoctonia solani*) bezeichnet. Die drei Gattungen *Ceratorhiza*, *Epulorhiza* und *Moniliopsis* beinhalten neben den anamorph/teleomorphen Entsprechungen auch noch andere, oft erst kürzlich beschriebene Arten (vgl. CURRAH et al. 1997, S. 130ff). An dieser Stelle erscheint es aber unangemessen,

die verschiedenen Erkennungs- und Unterscheidungsmerkmale der einzelnen Pilzendophyten darzulegen. Eine präzise taxonomische Beschreibung der einzelnen Pilzgattungen findet sich in der Veröffentlichung „*Fungi from orchid mycorrhizas*“ von CURRAH et al. (1997). Der darin enthaltene Bestimmungsschlüssel differenziert die Orchideenpilze generell nach *Basidiomycotina* oder *Ascomycotina* bzw. *Fungi Imperfecti*.

Die chlorophylllosen oder **heterotrophen Orchideen** sind im Gegensatz zu den autotrophen Arten meist mit einem anderen Pilztypus, der nicht zum *Rhizoctonia*-Komplex gerechnet werden kann, vergesellschaftet. Die Endophyten der blattgrünlosen Orchideen scheinen mit echten Hutpilzen eng verwandt zu sein, da auf deren Myzel sog. **Schnallen** (bei Isolat von *Epipogium aphyllum*) gebildet werden. Unter „Schnallen“ versteht man kurze, bogige Hyphenstücke bei Basidiomyceten, die oft neben den Septen zu erkennen sind und deren Entstehung mit der Zellteilung in Zusammenhang steht (vgl. SCHUBERT & WAGNER 1993, S. 444). Bei der asiatischen Orchidee *Galeola septentrionalis* wurde z. B. der Pilz *Armillaria mellea* als Symbiont festgestellt. *Hymenochaete crocicreas*, die mit *Galeola altissima* eine Mykorrhiza ausbildet, und mindestens eine *Fomes*-Art (symbiotisch mit *Galeola hydra* und mit *Gastrodia sesamoides*) zählen ebenfalls zu den mit blattgrünlosen Orchideen assoziierten Mykorrhizapilzen (vgl. HADLEY 1982, S. 96). Die auch als Saprophyten bezeichneten Orchideen weisen oftmals auch eine komplexe Infektion mit mehr als einer Endophyten-Art auf. So wurden sowohl schnallenbildende als auch *Rhizoctonia* ähnliche Wurzelpilze aus *Neottia nidus-avis* und *Corallorhiza* spp. isoliert. *Limodorum abortivum* beherbergte in denselben Wirtszellen sogar zwei verschiedene Arten von schnallenlosen Hyphen. Obwohl die heterotrophen Orchideen hauptsächlich mit Wurzelpilzen, die nicht zur *Rhizoctonia*-Gruppe gehören, assoziiert sind, ist ihre Bedeutung für das Keimlingsstadium noch nicht zufriedenstellend gesichert. Es ist bisher nur selten gelungen, eine Keimlingsmykorrhiza von chlorophylllosen Orchideen *in vitro* zu induzieren. *Armillaria mellea* scheint jedoch, die Entwicklung der Keimlinge von *Galeola septentrionalis* zu unterstützen. Ebenso stellte DOWNIE (1943) eine Keimlingsförderung von *Corallorhiza trifida* durch ein schnallenbildendes Myzel fest. Das bedeutet, dass auch Endophyten außerhalb des *Rhizoctonia*-Komplexes in der Lage sind, die Ernährung von Orchideenkeimlingen zu verbessern bzw. zu gewährleisten (vgl. DIJK 1988b, S. 116; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 91f).

2.3.3.2 Physiologische Eigenschaften der Mykorrhizapilze

Die Wurzelpilze der Orchideen sind **nicht** auf eine Symbiose mit ihren eigentlichen Wirtspflanzen angewiesen, da sie als Saprophyten oder Pflanzenpathogene völlig selbständig leben können. Aus diesem Grund können sie relativ einfach *in vitro* kultiviert und isoliert werden. Obwohl die heterotrophen Orchideenpilze verschiedene Stoffe wie Enzyme, Wachstumsregulatoren und auch teilweise Vitamine synthetisieren können, sind sie dennoch auch von gewissen Substanzen stark abhängig.

Manche Orchideenpilze verursachen Pflanzenkrankheiten. *Rhizoctonia solani* (*Thanatephorus cucumeris*) ist einerseits ein Symbiont von *Dactylorhiza purpurella*, andererseits aber auch ein schwerer Krankheitserreger auf verschiedenen Kulturgewächsen wie Kartoffeln, Tomaten, Baumwolle und Reis. Ebenso wirkt *Ceratobasidium cereale*, der bei verschiedenen Orchideen die Keimlingsentwicklung fördert, auf Getreide pathogen. Während die Mehrheit der **Phytopathogene** innerhalb der *Rhizoctonia*-Arten im perfekten Stadium zu den Gattungen *Thanatephorus* und *Ceratobasidium* zu rechnen sind, existieren mehrere Vertreter der Gattung *Tulasnella*, die kaum oder nur wenig parasitär leben. Bestimmte Endophyten tropischer Epiphyten sind auch in der Lage, potentielle Schäden an ihren Trägerbäumen zu verursachen (vgl. DIJK 1988b, S. 117f; vgl. BURR 1995, S. 40f).

Andere Mykorrhizapilze leben als **Saprophyten** ohne Verbindung zu einer Orchidee im Boden oder sie wachsen auf abgestorbenen Pflanzenresten. Als saprophytische Organismen sind sie in der Lage, totes organisches Material für ihre eigene Energiegewinnung und ihren Stoffwechsel zu nutzen. In Untersuchungen wurde festgestellt, dass die Pilzsymbionten ein breites Spektrum an **Kohlenhydraten** wie Saccharose, Glucose, Fructose, Maltose, Mannose, Arabinose, Galactose, Raffinose, Xylose und auch Zellulose verwerten können. Einige holzabbauende Vertreter, vor allem aber heterotrophe Arten z. B. aus den Gattungen *Galeola* und *Gastrodia*, sind sogar fähig, Lignin abzubauen (vgl. HADLEY 1969, S. 934; vgl. ARDITTI 1992, S. 421; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 93). Viele Orchideenpilze produzieren hydrolytische Enzyme wie Cellulase und Pectinase (vgl. NIEUWDORP 1972, S. 133), um Polysaccharide wie Stärke, Zellulose und Pektin aufzuschließen und zu nutzen. Bereits BURGEFF (1909, S. 34) stellte auch die Produktion von proteolytischen Enzymen bei Orchideenendophyten zur

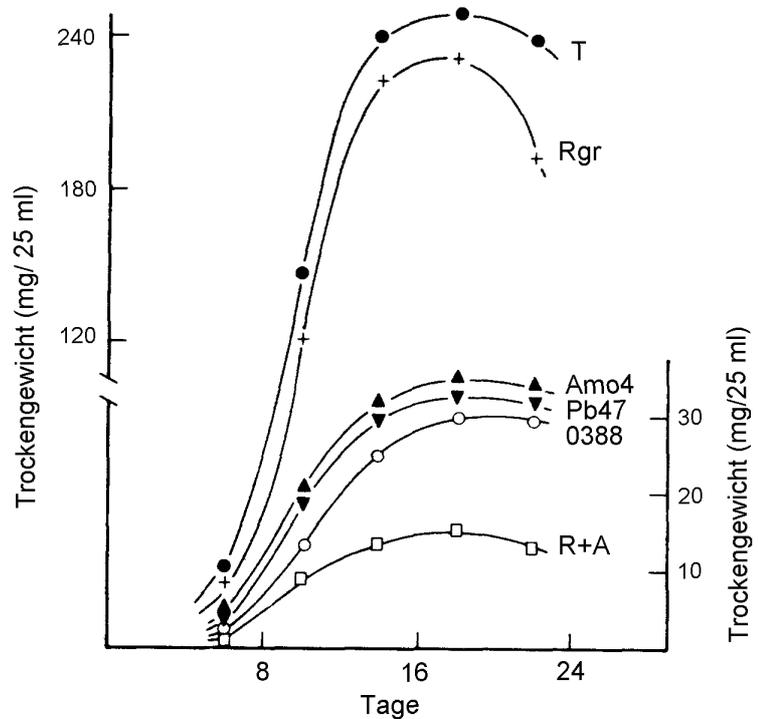
Nutzung von Stickstoff aus komplexen organischen Verbindungen fest. Erst die Fähigkeit zur Enzymproduktion ermöglicht den Mykorrhizapilzen eine Existenz als Saprophyten.

Neben Kohlenhydraten benötigen Mykorrhizapilze auch **Stickstoffquellen** für ihre Stoffwechselprozesse. Hierbei gibt es wiederum Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. Nachdem man erkannte, dass Pilze keinen atmosphärischen Stickstoff assimilieren können (vgl. BURGEFF 1936, S. 149), zeigte sich, dass mehrere Orchideenpilze die anorganischen N-Quellen **Ammonium** (NH_4^+) oder/und **Nitrat** (NO_3^-) nutzen können. Andere Pilzisolat dagegen benötigen organisch gebundenen Stickstoff, wie er z.B. in Form von **Aminosäuren** beim Abbau von toten Pflanzenteilen freigesetzt wird. Ebenso eignen sich auch organische N-Verbindungen wie Harnstoff und Peptone (vgl. ARDITTI 1992, S. 422; vgl. BURR 1995, S. 41). HADLEY & ONG (1978, S. 561ff) untersuchten verschiedene Orchideenendophyten bezüglich ihrer ernährungsphysiologischen Ansprüche. Hierbei verwendeten sie vier Isolate von *Tulasnella calospora* (aus verschiedenen Orchideenarten u.a. aus *Dactylorhiza purpurella* und *Platanthera bifolia*), *Ceratobasidium cornigerum* aus den Wurzeln von *Goodyera repens* und eine nicht näher bestimmte *Rhizoctonia*-Art (Isolat T). Dabei stellten sie fest, dass alle vier *Tulasnella*-Isolate nur begrenzt auf einem Medium mit Ammoniumionen wachsen. Im Gegensatz dazu konnten Asparagin, Glycokoll und Harnstoff sehr gut als N-Quelle genutzt werden. Weniger anspruchsvoll zeigte sich *Ceratobasidium cornigerum*, das selbst auf Nitrat und auch auf anderen N-Quellen gutes Wachstum zeigte. ARDITTI (1992, S. 422) berichtet, dass der in Asparaginsäure, Serin und Glutaminsäure gebundene Stickstoff von verschiedenen Orchideenpilzen verwertet werden kann. Pilze, die mit stark mykotrophen Orchideen assoziiert sind, scheinen anorganischen Stickstoff nicht so gut nutzen zu können als mit grünen Orchideen vergesellschaftete Endophyten. Sie bevorzugen Stickstoff hauptsächlich in der Form von Albumin, Pepton und Nukleinsäuren (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 95).

Orchideenpilze benötigen nicht nur verschiedene **Vitamine**, die sie unmittelbar aus der Umgebung aufnehmen, sondern manche Arten können einige dieser lebensnotwendigen Stoffe auch selbst synthetisieren. HARVAIS & PEKKALA (1975, S. 162) konstatierten nach verschiedenen Experimenten mit dem Symbionten von *Dactylorhiza purpurella*, dass der Endophyt die Vitamine Thiamin (Aneurin; Vitamin B₁) und Niacin nicht nur produziert, sondern sie auch in das Nährmedium freisetzt und sie somit der Orchidee zur Verfügung stellt. Nach ihrer Auffassung könnte das bedeuten, dass die Wirtspflanze aus dem stoffwechselaktiven Endophyten einen größeren Vorteil als aus seiner eigentlichen Phagozytose zieht. Ebenso stell-

ten HIJNER & ARDITTI (1973, S. 831) die Produktion von Niacin durch eine aus *Cymbidium* isolierte *Rhizoctonia*-Art fest. Bei Niacin handelt es sich um ein Vitamin, das nachweislich die Samenkeimung und die Keimlingsentwicklung von Orchideen steigert.

Abb. 2-17 **Wachstum** von *Rhizoctonia* sp. (Isolat T aus *Dactyloporhiza purpurella*) und *R. goodyerae-repentis* (Rgr) auf einem Glucose-Nitrat-Medium, sowie von vier Stämmen bzw. Isolaten von *Tulasnella calospora* (Amo4; Pb47; 0388; R+A) auf selbigem Medium; ergänzt mit 0,1 % Hefe-Extrakt. Isolat T und Rgr zeigen wesentlich bessere Verwertung der Nitrat-Quelle und dadurch größeres Wachstum (verändert nach HADLEY & ONG 1978).



Es existieren aber auch Vitamin-heterotrophe Mykorrhizapilze, die auf die Zufuhr bestimmter Vitamine angewiesen sind. So konnten HADLEY & ONG (1978, S. 566) experimentell zeigen, dass das Hyphenwachstum von *Tulasnella calospora* (Isolat Pb 47) *in vitro* durch eine Mischung aus Biotin, Thiamin und p-Aminobenzoensäure (PABA) wesentlich erhöht werden kann. Die besten Resultate für diese Pilzart wurden durch eine Kombination aus Thiamin und PABA erzielt, das nachweislich von keimenden Orchideensamen (*Epidendrum obrienianum*) produziert und freigesetzt werden kann (vgl. HIJNER & ARDITTI 1973, S. 832). Untersuchungen von HIJNER & ARDITTI (1973) zeigten auch, dass das in einem Nährmedium enthaltene Thiamin für eine erfolgreiche Kultivierung eines *Rhizoctonia*-Isolates auch durch ihre Thiazol-Komponente (Thiamin: bestehend aus einem Pyrimidin-Ring, der über eine Methylengruppe mit einem Thiazol-Ring verbunden ist) ersetzt werden kann. Dieser Bestandteil wird vermutlich von keimenden Orchideen synthetisiert und dem Pilz zugeführt. Offensichtlich produziert und versorgt der Pilz die Orchidee mit dem anderen Anteil von Thiamin, nämlich mit Pyrimidin. Diese möglichen Zusammenhänge könnten darauf deuten, dass sich Orchideen und ihre Pilze hinsichtlich des Vitaminbedarfs gemeinsam entwickelt (Koevolution) haben. Der Austausch von Vitaminen (und ihren Komponenten) zwischen Orchideen und

ihren Endophyten könnte somit als möglicher Aspekt symbiotischer Wechselbeziehungen aufgefasst werden. HADLEY & ONG (1978, S. 568) weisen jedoch darauf hin, dass der Vitaminbedarf der Endophyten sehr wahrscheinlich nicht von den Orchideen gedeckt wird, da Pilze solche Verbindungen aus organischen Abfällen in ihrem natürlichen Substrat beziehen können (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 97).

Wie viele andere Mykorrhizapilze sind auch Orchideenendophyten in der Lage, das **Auxin** (Pflanzenhormon) Indolyessigsäure zu produzieren. Untersuchungen an *Rhizoctonia*-Isolaten aus *Ophrys lutea* zeigten, dass Indolyessigsäure und Indol-Ethanol synthetisiert und an das Substrat abgegeben werden (vgl. BARROSO et al. 1986). Darüber hinaus wurde festgestellt, dass pilzinfizierte Protokorme von *Dactylorhiza incarnata* nach 10 Tagen in Kultur 10 mal mehr Auxine und Cytokinine als asymbiotische Protokorme enthalten. Das von BURGEFF (1936) beschriebene Sinken des pH-Wertes im Kulturmedium aufgrund von Pilzaktivitäten konnte bisher nicht bestätigt werden. Die Kultur von Orchideenpilzen über längere Zeiträume zeigt, dass bestimmte charakteristische Eigenschaften und auch die Fähigkeit, stabile Mykorrhizen auszubilden, nach zwei bis drei Jahren eingeschränkt bzw. eingestellt werden können (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 96f).

Enzym-Produktion

Cellulase (BURGEFF 1909; SMITH 1966; NIEUWDORP 1972)

Amylase („Diastase“ BURGEFF 1909)

b-Fructofuranosidase („Invertase“ BURGEFF 1909)

a-D-Glucosidase („Maltase“ BURGEFF 1909)

Pectinase (NIEUWDORP 1972)

Polyphenoloxidase (HOLLÄNDER 1932)

Proteolytische Enzyme (BURGEFF 1909)

Produktion von Wachstumsregulatoren und Vitaminen

Indolyessigsäure und Indol-Ethanol (BARROSO et al. 1986)

Niacin oder Nicotinsäureamid (HARVAIS & PEKKALA 1975)

Thiamin (HARVAIS & PEKKALA 1975)

Translokation

Phosphor und Kohlenhydrate durch das Myzel in die Orchideenkeimlinge (SMITH, 1966; PURVES & HADLEY 1975)

Tab. 2-5 **Physiologische Eigenschaften** der Orchideenpilze (verändert nach RASMUSSEN 1995)

Über die **Ökologie** und besonders über die Verbreitung der Orchideenpilze an ihrem natürlichen Standort ist relativ wenig bekannt. Nachdem aber *Ceratobasidium cornigerum* (*Rhizoctonia goodyerae-repentis*) und *Tulasnella calospora* (*R. repens*) aus Böden isoliert worden sind (vgl. WARCUP & TALBOT 1967, S. 634; 637), auf denen keine Orchideen wachsen, wird angenommen, dass diese beiden Endophyten **weltweit** verbreitet sind. Nach HADLEY (1982, S. 101) scheint dies auch für viele andere Orchideenpilze zuzutreffen. Für die Richtigkeit dieser Vermutungen spricht auch die Tatsache, dass bekannte Wurzelpilze von Orchideen auch mit anderen Pflanzen effektive Mykorrhizen ausbilden. WARCUP (1988) stellte in einer Reihe von Experimenten fest, dass ein Stamm von *Sebacina vermifera* sowohl eine Endomykorrhiza mit der Orchidee *Microtis uniflora* als auch eine Ektomykorrhiza mit *Melaleuca uncinata*, einer Myrtacee, ausbilden kann. Ein anderer Stamm dieses Pilzes ist in der Lage, mit dem Wolfsmilchgewächs *Phyllanthus calycinus* eine VA-Mykorrhiza zu formen. Die unterirdisch lebende und in Australien beheimatete Orchidee *Rhizanthella gardneri* ist mit dem Pilz *Thanatephorus gardneri* assoziiert, der mit *Melaleuca uncinata* eine Ektomykorrhiza bildet. Durch den gemeinsamen Pilzpartner entsteht auch hier eine enge Gemeinschaft (vgl. WARCUP 1985; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 99).

Das seltene Vorkommen von Orchideen in der gemäßigten Zone wird gelegentlich mit der **Seltenheit** der zur Mykorrhizabildung notwendigen Wurzelpilze in Zusammenhang gebracht. Es gibt jedoch kaum Gründe, die für eine solche Annahme sprechen würden. Im Gegensatz dazu postuliert HADLEY (1982, S. 101) eine offensichtlich ubiquitäre Verbreitung dieser wichtigen Symbiosepartner. Diese Vermutung wird auch dadurch gestützt, dass der bekannte und häufig mit Orchideen assoziierte Pilz *Tulasnella calospora* bereits bei Orchideenarten gefunden wurde, die völlig unterschiedliche Umweltbedingungen beanspruchen. Einerseits konnte dieser Endophyt aus tropischen Epiphyten sowie aus Individuen der Gattung *Paphiopedilum*, andererseits aber auch von typischen Trockenrasenarten wie z.B. *Ophrys lutea* oder *Orchis militaris* isoliert werden. Selbst in hydrophilen Moor-Arten wie *Liparis loeselii* und *Hammarbya paludosa* konnte der früher noch als *Rhizoctonia repens* bezeichnete Pilz gefunden werden. Allein dieses Beispiel verdeutlicht die ökologische Potenz und die damit mögliche Verbreitung einiger Orchideenpilze. Andere Pilze sind jedoch in ihrem Vorkommen stärker beschränkt, da nicht alle Mykobionten eine derartige ökologische Toleranzbreite besitzen. Die relative Seltenheit der Orchideen lässt sich demnach nur unbefriedigend mit der fehlenden Präsenz der geeigneten Mykorrhizapilze erklären. Vielmehr ist der Grund für das seltene Vorkommen von Orchideen auf einen **Faktorenkomplex** (Ansprüche der Orchidee an ihren

Standort bzw. biotische und abiotische Faktoren wie Boden, Klima, Konkurrenz, Mykorrhizapilze, etc.) zurückzuführen (vgl. DIJK, 1988b: 118).

2.3.3.3 Spezifität zwischen Wirtspflanze und Symbiont

Die Abhängigkeit der Orchideensamen bei der Samenkeimung von einem geeigneten Mykorrhizapilz impliziert die Frage nach einer spezifischen Beziehung zwischen den beiden Organismenarten. Beherbergen verschiedene Orchideen derselben Spezies oder derselben Gattung immer ein und denselben Endophyten? Kann eine spezielle Orchideenart nur mit einer ganz bestimmten Pilzart in Symbiose treten und eine effektive Mykorrhiza ausbilden? Die Frage nach der **Spezifität** ist beinahe so alt als die eigentliche Mykorrhizaforschung (seit FRANK 1885) und zog im Laufe der Zeit oftmals Probleme und widersprüchliche Meinungen der verschiedenen Wissenschaftler nach sich. Auch heute ist die Frage nach der Orchideen-Pilz-Spezifität noch nicht komplett gelöst und kann daher auch nicht allgemein beantwortet werden.

Zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurde vor allem von den beiden Pionieren BERNARD und BURGEFF angenommen, dass die Symbiose zwischen Orchidee und ihrem Wurzelpilz spezifisch sei, und jede Orchideenart ihren eigenen Endophyten besitze: **eine Orchidee - ein Pilz** (vgl. ARDITTI 1992, S. 427; vgl. DIJK 1988b, S. 118; vgl. HADLEY 1982, S. 96). Um die Hypothese der spezifischen Orchideen-Pilz-Beziehung zu verifizieren, isolierte CURTIS (1939) verschiedene Mykorrhizapilze aus 23 Orchideenarten unterschiedlicher Habitate in den USA und Mexiko. Hierbei stellte er fest, dass einerseits die meisten isolierten Pilze in mehr als einer Orchideenart (z.B. *Rhizoctonia repens* in 7 verschiedenen Arten) vorkommen und andererseits eine bestimmte Art mehr als einen *Rhizoctonia*-Pilz beherbergen kann (z.B. *Habenaria leucophaea* und *Spiranthes cernua* mit jeweils 4 verschiedenen Endophyten). Somit zeigte CURTIS, dass zwischen Orchideen und ihren Wurzelpilzen keine spezifische Beziehung vorliegt. Seine Untersuchungsergebnisse fasste er folgendermaßen zusammen: „*No evidence of specificity could be found, as one orchid species could harbor as many as four distinct fungus species, and one fungus species could attack at least seven different orchids of four distinct tribes*“ (CURTIS 1939, S. 398). Da er in symbiotischen Keimungstests überdies herausfand, dass aus Orchideen isolierte Wurzelpilze in vielen Fällen auch nicht in der Lage waren,

die Samen ihrer eigenen Wirtspflanze zur Keimung zu bringen, war er von seinen Forschungsergebnissen - keine Spezifität - überzeugt (vgl. CURTIS 1939, S. 396ff). Ebenso untersuchten HARVAIS & HADLEY (1967, S. 208) die Orchideenmykorrhiza hinsichtlich der Beziehung zwischen Wirt und Endophyt. Auch sie konnten bestätigen, dass keine absolute Spezifität zwischen Orchideen und Pilzen besteht, da ihre umfangreichen Isolierungsarbeiten (420 Isolate; 244 davon zur Gattung *Rhizoctonia*) an verschiedenen britischen Erdorchideen ergaben, dass vor allem *Dactylorhiza purpurella*, aber auch *Coeloglossum viride*, *Listera ovata*, *Platanthera bifolia* und *P. chlorantha* zum Teil mit mehr als einer Endophytenart vergesellschaftet waren. Zudem zeigten ihre Experimente, dass nicht alle Pilzisolat von adulten Orchideen gleichzeitig auch mit den Samen ihres Wirtes symbiotisch sind und deren Keimung und Wachstum stimulieren. Dagegen sind manche Mykorrhizapilze jedoch in der Lage, die Keimlingsentwicklung anderer (wirtsfremder) Orchideen zu stimulieren (vgl. HARVAIS & HADLEY 1967, S. 212). Da Pilzisolat aus erwachsenen Pflanzen häufig bei der Keimung versagen, und dieses Phänomen auch von anderen Forschern festgestellt wurde (z. B. HADLEY 1970), ist es möglich, dass junge und adulte Orchideen mit unterschiedlichen Pilzgruppen vergesellschaftet sind, wie es von MÖLLER (1998, S 89) vermutet wird.

Orchideenpilz	Pflanzenwirt	Nachweis u.a. durch
<i>Tulasnella calospora</i> (<i>Rhizoctonia repens</i>)	<i>Dactylorhiza maculata</i> , <i>D. purpurella</i> , <i>Gymnadenia conopsea</i> , <i>Platanthera bifolia</i> , <i>Spathoglottis plicata</i>	HARVAIS & HADLEY (1967) HADLEY (1970) HARVAIS & HADLEY (1967) HADLEY (1970) HADLEY & WILLIAMSON (1972)
<i>Thanatephorus cucumeris</i> (<i>Rhizoctonia solani</i>)	<i>Coeloglossum viride</i> , <i>Dactylorhiza purpurella</i>	HARVAIS & HADLEY (1967) DOWNIE (1959)
<i>Ceratobasidium cornigerum</i> (<i>Rhizoctonia goodyerae-repentis</i>)	<i>Goodyera repens</i> , <i>Thrixperum amplexicaule</i>	DOWNIE (1940) HADLEY & WILLIAMSON (1972)

Tab. 2-6 **Orchideenarten**, aus denen die drei bekanntesten Orchideenpilze isoliert wurden. Da ein und derselbe Pilz in mehreren Orchideen gefunden wurde und eine bestimmte Wirtspflanze mit mehr als einer Endophytenart vergesellschaftet sein kann, wird allgemein vermutet, dass keine Spezifität zwischen den beiden Symbionten besteht (selbsterstellt).

Es besteht also offensichtlich **keine Spezifität** zwischen Wirt und Symbiont innerhalb der Orchideenmykorrhiza, da derselbe Pilz (z.B. *Tulasnella calospora*) in mehreren Orchideen oder mehrere Pilze in derselben Orchideenart (z.B. *Dactylorhiza purpurella*) gefunden werden können (vgl. HADLEY 1970). Um eine Ausnahme handelt es sich bei der europäischen Erdorchidee *Goodyera repens*, die *in natura* gewöhnlich immer mit demselben Endophyten

Ceratobasidium cornigerum, synonym mit *Rhizoctonia goodyerae-repentis*, infiziert ist (vgl. HADLEY 1982, S. 99). Auch in diesem Fall kann man aber nicht von einer echten „Eins-zu-Eins-Beziehung“ (DIJK 1988b, S. 119) sprechen, da dieser Pilz einerseits auch in anderen Orchideen (z.B. in australischen Arten der Gattung *Prasophyllum* und *Pterostylis*) zu finden ist, andererseits in Samenkeimungs-Experimenten gezeigt wurde, dass *Goodyera repens* auch fähig ist, mit anderen Pilzisolaten (z.B. *Thanatephorus cucumeris*) symbiotische Assoziationen einzugehen. HADLEY (1970, S. 1022) vermutete, dass die scheinbare Spezifität von *Goodyera repens* in seinem natürlichen Habitat auf die Abwesenheit anderer potentieller Endophyten infolge der extremen Umweltbedingungen (Moos- und Nadelstreu mit pH-Wert von 3,8) zurückzuführen ist (vgl. HADLEY 1982, S. 97ff).

Die wissenschaftliche Klärung der Frage nach der Spezifität ist von sehr komplexer Natur und wirft verschiedene **Probleme** auf. So existieren bisher nur wenige Feldstudien oder Freilandversuche hinsichtlich spezifischer Beziehungen, da sämtliche Untersuchungen meist im Rahmen von Keimungstests „*in vitro*“ durchgeführt werden. Daher besteht die Gefahr, dass die unter künstlichen Bedingungen gewonnenen Schlussfolgerungen und Erkenntnisse oftmals nicht mit den in der Natur ablaufenden Prozessen übereinstimmen und nur wenig über die tatsächlichen Verhältnisse aussagen (vgl. ARDITTI 1992, S. 424). Eine weitere Schwierigkeit zeigt sich in den verschiedenen Isolierungstechniken, die verwendet werden, um die unterschiedlichen Mykorrhizapilze aus dem Wurzelbereich der Orchideen heraus zu präparieren. Da die mit Orchideen assoziierten Pilze als externes Myzel, aber auch als inter- und intrazelluläre Hyphen vorkommen können, werden teilweise Pilzisolat gewonnen, die auf oder in der Wurzel leben, aber keine intrazellulären Strukturen (Pelotone) formen. Nach WARCUP & TALBOT (1967: 631f) werden jedoch nur diejenigen Pilze, die dichte Hyphenknäuel im Zelllumen der Wirtspflanze ausbilden, als echte Orchideenendophyten betrachtet, während Pilze anderer Herkunft unberücksichtigt bleiben. Darüber hinaus ist noch unbekannt, ob Spezifität (wenn überhaupt) nur bei der Samenkeimung der Orchideen oder/und bei heranwachsenden bzw. adulten Pflanzen vorliegt. Hinsichtlich der Spezifität muss man besonders zwischen Samenkeimung und Keimlingsentwicklung unterscheiden, da eine erfolgreiche Keimung noch lange nicht auf eine positive Entwicklung der Protokorme schließen lässt. So zeigten Untersuchungen mit *Platanthera chlorantha* und *Dactylorhiza majalis*, dass eine optimale Wachstumsförderung von Keimlingen nicht gleichzeitig auch von denjenigen Pilzstämmen erreicht wird, die zuvor die Keimung der meisten Samen stimulierten. Generell ist der Grad der Spezifität zum Zeitpunkt der Keimung geringer als während der Keimlingsentwicklung (*in vitro*)

und scheint wieder abzunehmen, wenn die Pflanze das autotrophe Stadium erlangt (vgl. ARDITTI 1992, S. 426; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 104f). Die große Anzahl unterschiedlichster Pilzarten und -stämme und deren komplizierte Identifizierung und Taxonomie aufgrund von Ähnlichkeiten und fehlender Fruchtkörperbildung erschweren zusätzlich die Frage nach der Orchideen-Pilz-Spezifität zu beantworten. Abweichende Forschungsergebnisse verschiedener Forscher tragen ebenfalls zur Problematik im Hinblick auf Spezifität bei. Nachdem HADLEY (1970) Symbiosetests zwischen Orchideenarten (Erdorchideen und Epiphyten) und mehreren *Rhizoctonia*-Isolaten (aus Orchideen, Nicht-Orchideen und Boden) durchgeführt hatte, fand er keine Hinweise für Spezifität zwischen den jeweiligen Symbiosepartnern. Er postulierte **keine Spezifität** zwischen Pilz und Orchidee, da *Dactylorhiza purpurella* (auch andere Orchideen) mit verschiedenen Mykorrhizapilzen eine Symbiose einging, und sich andererseits *Tulasnella calospora* als universaler Orchideensymbiont erwies: „*There is no evidence of specificity between one host and a single species or strain of fungus*“ (HADLEY 1970, S. 1022). Er untermauerte seine Ergebnisse noch zusätzlich mit der Feststellung, dass nicht alle aus adulten Pflanzen isolierten Endophyten die Keimung und das Wachstum ihrer Wirtsporkorme stimulierten (vgl. HADLEY 1970, S. 1015ff; vgl. HARVAIS & HADLEY 1967).

Neuere Untersuchungen über das Keimungsverhalten von Orchideensamen wurden auch von SMRECIU & CURRAH (1989) durchgeführt. In dieser Studie verwendete man 20 verschiedene Arten von Erdorchideen (aus Nordamerika und Europa) und brachte sie zu Vergleichszwecken unter symbiotischen und asymbiotischen Bedingungen zur Keimung. Die Ergebnisse ihrer Experimente stützten verschiedene Thesen, die im Laufe der Mykorrhizaforschung der Orchideen aufgestellt worden waren. So zeigten sie ebenso wie HARVAIS & HADLEY (1967), dass ein Pilzisolat einer Orchideenart nicht unbedingt auch die Samenkeimung und die Protokorm-Entwicklung der gleichen Species stimulieren muss. Darüber hinaus stellten sie auch die Fähigkeit bestimmter Pilzstämme (*Ceratobasidium*), die Keimung und Entwicklung mehrerer unterschiedlicher Orchideenwirte zu fördern, fest; ein Faktum, das bereits HADLEY (1970) für *Tulasnella calospora* nachweisen konnte. Zudem stellte sich heraus, dass nicht alle Orchideen die gleiche ökologische Potenz besitzen, sondern manche Arten spezifischere Ansprüche als andere stellen (vgl. ARDITTI 1992, S. 428f; vgl. SMRECIU & CURRAH 1989). Im Gegensatz dazu stellte WARCUP (1971) **spezifische Beziehungen** bei verschiedenen australischen Orchideen fest. Er konnte nachweisen, dass 94 % aller untersuchten und zum Teil endemischer *Caladenia*-Arten mit demselben Pilz *Sebacina vermifera* assoziiert waren. Ein hoher Grad an Spezifität zeigte sich insbesondere bei fünf verschiedenen Arten der Gattung *Di-*

uris, da es sich bei sämtlichen Pilzisolaten ausschließlich um *Tulasnella calospora* handelte. Bei Keimungstests mit *Sebacina vermifera* und den Samen verschiedener *Caladenia*-Arten stellte sich heraus, dass der Pilz die Keimlingsentwicklung nur einer Art dieser Gattung (*C. carnea*) erfolgreich unterstützen kann. Der Samen von *Diuris maculata* wurde in Kombination mit *S. vermifera* und verschiedenen *Tulasnella*-Arten getestet. Die beste Protokorm-Entwicklung bewirkte hierbei eine Inokulation mit dem eigentlichen Endophyten *Tulasnella calospora*. Ähnliche Ergebnisse wurden mit den Samen von *D. longifolia* erzielt. Trotz der konstatierten Spezifität bei einigen Orchideen-Pilz-Assoziationen relativierte WARCUP seine Ergebnisse jedoch bereits in seinem Bericht: „*While these results suggest that in some cases the orchid-fungus association is highly specific, it must be emphasized that is not necessarily the case with all orchids*“ (WARCUP 1971, S. 45). In einem weiteren Artikel über Mykorrhiza-Beziehungen in australischen Orchideen bestätigt WARCUP (1981) seine vorhergehenden Ergebnisse und konkretisiert seine Sichtweise in bezug auf die Orchideen-Pilz-Spezifität. Nach seiner Auffassung gibt es keine absolute Spezifität, sondern verschiedene **Abstufungen**. Er unterscheidet dabei zwischen engen Assoziationen mit nur einem Pilz (z. B. bei *Caladenia* und *S. vermifera* oder *Diuris* und *T. calospora*) und Assoziationen mit mehreren Pilzsymbionten wie z.B. *Lyperanthus nigricans*, die mit unterschiedlichen Endophyten vergesellschaftet sind (vgl. WARCUP 1981, S. 380).

Nach diesen kontroversen Ergebnissen und Meinungen wird deutlich, dass ein endgültiges Urteil hinsichtlich der Spezifität nur schwer zu fällen ist. Betrachtet man nur die Pilz-Wirt-Beziehung, so zeigt sich keine Spezifität, da die drei bekanntesten und häufigsten Orchideenpilze *Tulasnella calospora*, *Thanatephorus cucumeris* und *Ceratobasidium cornigerum* jeweils mit mehreren Orchideen assoziiert sind. Andererseits unterstützen Keimungsversuche mit verschiedenen Pilzen scheinbar die Spezifität, da oftmals keine Stimulierung der Samen der Wirtspflanze erfolgt. Zusammenfassend kann man sagen, dass generell **keine echten Eins-zu-Eins-Beziehungen** bei Orchideenmykorrhizen zu finden sind. Nicht jede Orchidee besitzt ihren eigenen Endophyten. In vielen Fällen sind zwar Orchideen nicht an bestimmte Mykorrhizapilze gebunden, aber manche Arten scheinen, relativ streng gekoppelt zu sein (z.B. auch *Spathoglottis plicata* und eine *Laeliocattleya*-Art; vgl. HADLEY 1970, S. 1019). Somit erscheint die Auffassung von WARCUP (1981) über eine Existenz verschiedener Spezifitäts-Abstufungen am aufschlussreichsten.

2.3.4 Orchideen-Pilz-Beziehungen

Anders als in den letzten beiden Kapiteln, in denen die morphologischen Strukturen der an der Orchideenmykorrhiza beteiligten Organismenarten beschrieben wurden, sollen im folgenden Abschnitt vor allem die **physiologischen** Aspekte dieser Pilzsymbiose aufgezeigt werden. Bei der Orchideenmykorrhiza handelt es sich um ein äußerst komplexes Ernährungssystem, das sich von anderen Mykorrhizatypen (Ektomykorrhiza oder VAM) wesentlich unterscheidet. Während bei den bekannteren und auch besser untersuchten Mykorrhiza-Assoziationen beide Symbiosepartner vom gegenseitigen Stoffaustausch profitieren und der Pilz vom Pflanzenwirt mit energiereichen Kohlenhydraten aus der Photosynthese versorgt wird, stellt bei der Orchideenmykorrhiza der Pilz die **Energiequelle** für die Pflanze dar.

In diesem zweiteiligen Kapitel werden zunächst die Samenkeimung sowie Zusammenhänge und Wechselwirkungen zwischen Infektion und Keimlingsentwicklung dargelegt. Andererseits soll aber auch ein Überblick vermittelt werden, welche Stoffe in der Orchideen-Pilz-Assoziation ausgetauscht werden. Darüber hinaus soll erörtert werden, ob es sich bei der Orchideenmykorrhiza aufgrund der Unterschiede zu anderen Pflanzen-Pilz-Gesellschaften wirklich um eine Symbiose *sensu stricto* oder um eine andere Form des Zusammenlebens handelt.

An dieser Stelle kann natürlich kein vollständiger Bericht über die Physiologie der Orchideenmykorrhiza folgen, da noch lange nicht alle Fragen auf diesem Gebiet geklärt sind. Zudem sind die meisten ernährungsphysiologischen Studien nur mit Jungstadien der Orchideen durchgeführt worden, so dass besonders die symbiotischen Beziehungen adulter Pflanzen noch genauer erforscht werden müssen, um ein komplettes Bild der vielfach vernetzten Ernährungsbeziehungen innerhalb dieser Lebensgemeinschaft zwischen Orchidee und Wurzelpilz zu gewinnen.

2.3.4.1 Samenkeimung und Keimlingsentwicklung

Die starke Abhängigkeit der Orchideen von Mykorrhizapilzen zeigt sich besonders während der *Samenkeimung* und der *Keimlingsentwicklung*. Neben Ursachen dieser Keimlingsmykotropie finden sich im folgenden Abschnitt Erläuterungen zur Funktion der Symbiosepilze bei der Samenkeimung sowie eine Charakterisierung der Primärinfektion. Den Abschluss bildet eine Darstellung der Abwehrstrategie der Orchideen, welche sie vor zu starkem Pilzbefall schützt. Das Spannungsverhältnis zwischen Abhängigkeit und Abwehr deutet bereits hier auf die komplexen Wechselbeziehungen zwischen den Symbiosepartnern hin.

2.3.4.1.1 Mykotropie der Orchideenkeimlinge

Alle Orchideenarten (Erdorchideen, Heterotrophe und Epiphyten) sind mykotroph und wenigstens für eine kurze Zeit ihres Lebens auf eine Infektion mit einem geeigneten Wurzelpilz und damit auf eine externe Ernährungsunterstützung angewiesen. Wie bereits angesprochen, können sich Orchideensamen nach der Keimung, die auch ohne Pilzbefall stattfinden kann, nur bis zum Protokorm-Stadium entwickeln. Eine weitere Differenzierung und Wachstum des Keimlings, der noch zu keiner oder keiner ausreichenden, eigenen Photosyntheseleistung imstande ist, kann unter natürlichen Bedingungen nur mit Hilfe eines Symbiosepilzes gewährleistet werden: „*All members of the Orchidaceae at some phase in their life cycle are infected with fungi under natural conditions, and penetration of the mycorrhizal fungus into the imbibed seed is necessary for continued germination*“ (MANNING & VAN STADEN 1987, S. 343). **Gründe** für eine derartige Pilzabhängigkeit oder Mykotropie der Orchideen sollen in diesem Abschnitt dargelegt werden.

Eine der Hauptursachen für die Keimlingsmykotropie der Orchideen liegt in der **Struktur** und **Organisation** der Orchideensamen begründet. Die Orchideen produzieren in ihren Samenkapseln eine riesige Anzahl extrem kleiner Samen, welche nur zwischen 0,25-1,2 mm lang und 0,09-0,27 mm breit sind (vgl. ARDITTI 1967, S. 3). *Cypripedium calceolus* enthält pro Frucht ungefähr 40 000 dieser winzigen Orchideensamen, die generell zu den kleinsten und leichtesten aller Blütenpflanzen zählen. Nach BURGEFF (1936, S. 31) können bis zu 4 Millionen Samen pro Fruchtkapsel gebildet werden. Das geringe Gewicht der Samen, das

bei *Goodyera repens* und *Cephalanthera damasonium* etwa 2 µg beträgt (500 000 Samen = 1 g), ist primär auf deren einfache Bauweise zurückzuführen (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 8). Der oft nur aus wenigen Zellen bestehende **Embryo** ist von kugeliger bis ellipsoider Gestalt und besitzt keinen typischen Spross- oder Wurzelpol. Während der Embryo von *Epipogium aphyllum* aus nur 8 Zellen besteht, sind die meisten Arten stärker differenziert. Die Anzahl der embryonalen Zellen reicht von 29 bei *Calypso bulbosa* bis etwa 200 bei *Dactylorhiza majalis*. Der Embryo von *Bletilla striata* umfasst sogar 734 Zellen und zählt daher zu einem der am besten entwickelten Orchideenembryos überhaupt (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 22). Bei reifen Samen ist der Embryo von einer aus abgestorbenen Zellen bestehenden und einer extrem leicht gebauten äußeren Samenschale, der sogenannten **Testa**, umgeben. Ihre meist nur mikroskopisch erkennbare netzförmige Oberflächenstruktur weist neben geringem Gewicht und guter Flugfähigkeit vor allem auch wasserabweisenden Charakter („Unbenetzbarkeit“) auf, da die wabenförmigen Vertiefungen des Testa-Netzes mit Luft gefüllt sind (vgl. BURGEFF 1936, S. 41; vgl. BURR 1995, S. 36ff; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 65f). Eine zweite, innere Samenhülle, die vom inneren Integument der Samenanlage gebildet wird, umschließt den Embryo ganz dicht und wird als **Carapace** bezeichnet. Diese innere Schale, die bei den meisten tropischen Orchideen jedoch fehlt, wird auch als Hemmbarriere für die Keimung angesehen, da sie durch ihre hydrophobe Eigenart den Zugang von Wasser und Nährstoffen behindert. Die Wandstärke des Carapace variiert je nach Art und beeinflusst dementsprechend das Keimungsverhalten der einzelnen Orchideenarten (vgl. LUCKE 1981, S. 184; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 24; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 65f).

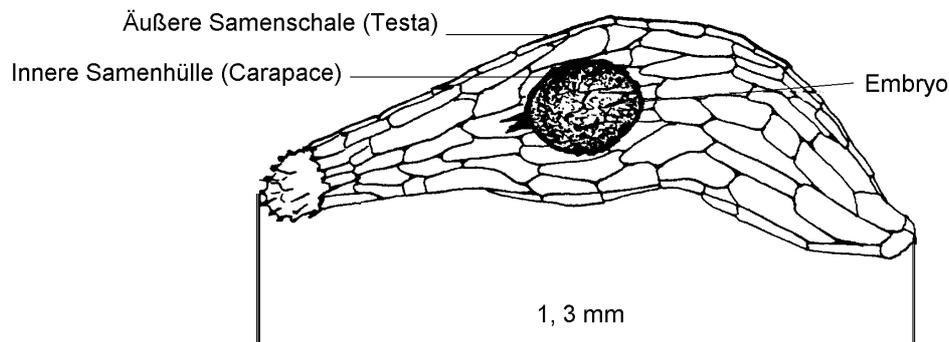


Abb. 2-18 **Struktur** des endospermlosen Samens von *Cyripedium calceolus*. Der Embryo des winzigen Samens ist nur von Carapace und Testa umgeben. Der Embryo entwickelt sich zum Protokorm (aus REINHARD et al. 1991).

Der eigentliche Grund dafür, dass die Entwicklung der Keimpflanze beziehungsweise des Protokorms bei der Familie der *Orchidaceae* ganz anders als bei allen übrigen Angiospermen abläuft, liegt primär daran, dass **kein Nährgewebe** (Endosperm) im reifen Orchideensamen vorhanden ist. Nachdem der Keimling in diesem Stadium noch nicht in der Lage ist, unlösliche Kohlenhydrate aufzuschließen, wird er bald von einer Ernährung von außen, also von einer effektiven Pilzsymbiose abhängig (vgl. ARDITTI & ERNST 1981, S. 263; vgl. BURGEFF 1936, S. 32; vgl. BURR 1995, S. 38; vgl. HARRISON 1977, S. 41; vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 343; vgl. REINHARD et al. 1991, S. 66).

Die defizitäre Endospermbildung steht mit dem **Befruchtungsvorgang** der Orchideen in unmittelbarem Zusammenhang. Bei der Bestäubung der Orchideenblüten, die in aller Regel durch Tiere (meist Insekten) erfolgt, gelangen meist ganze Pollenpakete oder Pollinien, auf die klebrige Narbe und beginnen auszukeimen. Jedes Pollenkorn bildet einen Pollenschlauch, der innerhalb weniger Tage bis in die Fruchtknotenöhhlung vordringt und dort zunächst aufhört zu wachsen. Die Pollenschläuche scheiden hierbei Substanzen aus, die die Weiterentwicklung der noch weitgehend undifferenzierten Plazenten stimulieren. Nachdem die Samenanlagen fertiggestellt sind, sondern diese ihrerseits wiederum Wachstumsstoffe ab, die das Wachstum der im Ruhezustand befindlichen Pollenschlauchspitzen erneut anregen und diese chemotropisch zu den winzigen Öffnungen der Samenanlagen, den Mikropylen, dirigieren. Jeweils ein Pollenschlauch dringt durch die Mikropyle in das Innere der Samenanlage ein und setzt dort zwei generative Kerne frei. Während einer dieser Kerne die Eizelle befruchtet, verschmilzt der andere generative Kern des Pollenschlauches mit dem sekundären Embryosack-Kern der Samenanlage. Aus diesem zweiten Befruchtungsvorgang geht bei den meisten anderen Blütenpflanzen das Endosperm als Nährgewebe für den Keimling hervor. Bei Orchideensamen hingegen wird **kein Endosperm** gebildet, da eine Verschmelzung entweder erst gar nicht stattfindet, oder das Verschmelzungsprodukt bereits nach wenigen Zellteilungen abstirbt und aufgelöst wird (vgl. BRIEGER 1992, S. 90ff; vgl. BURR 1995, S. 36). Nur wenige Orchideenarten besitzen Samen, bei denen ein Keimblatt oder Kotyledon als Nährgewebe ausgebildet ist. BURGEFF (1936, S. 59ff) zählt vor allem *Bletilla hyacinthina* und *Sobralia macrantha* zu denjenigen Orchideen, die dadurch auch ohne Kontakt mit einem Mykorrhizapilz zu einer weiteren Differenzierung nach dem Protokorm-Stadium befähigt sind. Bei diesen Individuen wachsen jedoch infizierte Keimlinge deutlich schneller als solche ohne Symbiosepilz. Nach RASMUSSEN (1995, S. 17ff) findet die Befruchtung, deren Dauer insbesondere von den vorherrschenden Umweltfaktoren abhängig ist, bei den meisten holarktischen Arten ein

bis zwei Wochen nach der Bestäubung statt. Bei der Gattung *Cypripedium* können aber auch 13 Wochen bis zur endgültigen Befruchtung vergehen.

Orchideensamen enthalten zwar kein Nährgewebe, aber es befinden sich verschiedene **Reservestoffe** (jedoch in begrenztem Umfang) in den Embryozellen reifer Samen. HARRISON (1977, S. 42) konnte bei Untersuchungen über ultrastrukturelle und histochemische Veränderungen während der Keimung reifer Orchideensamen feststellen, dass der Embryo von *Cattleya aurantiaca* relativ viele Nahrungsreserven in Form von **Protein-** und **Lipidkörpern** enthält: „*Such high concentrations of reserve materials are generally located in the cotyledons and/or endosperm of most plants. Since these structures are lacking in Cattleya aurantiaca (as they are in all but a few orchids), the embryo apparently functions as a nutrient reservoir*“ (HARRISON 1977, S. 42). Stärke oder andere Kohlenhydrat-Reserven konnte er in den Zellen jedoch nicht entdecken. Reife Samen von Orchideen können neben den hauptsächlich vorkommenden Lipiden und Proteinen auch geringe Mengen löslicher Zucker wie Saccharose oder Maltose beinhalten, wie es für einige südafrikanischen Arten, Gattung *Disperis* und *Huttonaea*, bereits nachgewiesen wurde (vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 348). Ein bis zwei Wochen nach der Befruchtung können gelegentlich Stärkekörner in jungen Samen festgestellt werden. Das **Fehlen von Stärke** im Embryo reifer Samen ist jedoch generell als typisches Merkmal für die meisten Orchideen anzusehen: „*Mature seeds of all species contain substantial reserves of lipid and protein in the cells of embryo but starch is absent*“ (MANNING & VAN STADEN 1987, S. 348). Darüber hinaus existieren Ausnahmen wie *Calypso bulbosa*, *Bletilla striata* und *Cymbidium ensifolium*, die relativ hohe Mengen an Stärke in den Zellen der Embryos enthalten (vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 351; vgl. RASMUSSEN 1990, S. 139; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 116). Trotz der Präsenz von Lipiden und Proteinen in den Embryozellen sind die meisten Orchideensamen zu einer selbständigen Keimung und Wachstum im Jugendstadium nicht befähigt. Es ist daher anzunehmen, dass der im Samen befindliche Embryo nicht in der Lage ist, seine eigenen Reservestoffe zu metabolisieren und für sich selbst zu nutzen (vgl. DIJK 1988c, S. 196; vgl. HARRISON 1977, S. 44; vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 352; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 13). Die Ursache der Unfähigkeit zur Mobilisierung der eigenen Nahrungsreserven scheint in einem anfänglichen **Enzymdefizit** zu liegen: „*The food reserves of orchid seeds (starch grains and oil droplets) are found within the cells of their embryos, but the enzymatic machinery to utilize these reserves may be meagre or lacking. This may well be the reason why orchid seeds require mycorrhizal infection for germination*“ (ARDITTI & ERNST 1982, S. 263).

Während der Quellung der Orchideensamen kann die **Hydrolyse der Proteinkörper**, die dem Abbau der energiereichen Lipide vorangeht, als erste Veränderung der Nahrungsreserven beobachtet werden (vgl. MANNIG & VAN STADEN 1987, S. 349). Die Proteine lösen sich innerhalb weniger Tage (5-10) auf und es kommt zu einer Vergrößerung der basalen Zellen des Embryos. Es tritt eine Vakuolisierung der Zellen ein, und eine Akkumulation von Stärke in den Zellen, in denen sich zuvor die Proteinkörper aufgelöst haben, ist zu beobachten. Bei der Mobilisierung der Proteine im Orchideensamen handelt es sich demnach um einen wasserabhängigen Prozess, der ohne Infektion und ohne Zufuhr externer Energie bei quellenden Samen ablaufen kann (vgl. HARRISON 1977, S. 42; vgl. RASMUSSEN 1990, S. 139; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 116f).

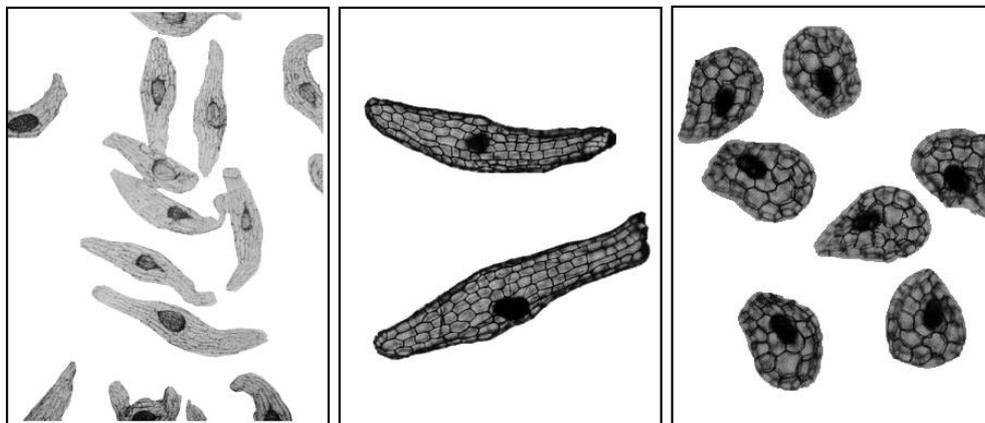


Abb. 2-19 **Mikroskop-Aufnahmen** von Orchideensamen. Links: *Cypripedium calceolus* (Maßstab 20 : 1). Mitte: *Listera cordata* (Maßstab 65 : 1). Rechts: *Epipogium aphyllum* (Maßstab 65 : 1). Testa und Embryo der Orchideensamen sind gut erkennbar (aus REINHARD et al. 1991).

Der **Abbau der Lipidreserven** kann hingegen als kritischer Punkt bei der Samenkeimung betrachtet werden. MANNING & VAN STADEN (1987) konnten bei ihren Untersuchungen nämlich feststellen, dass der Embryo externe Energie in Form von Saccharose benötigt, um die Lipolyse einleiten zu können. Vier Tage nach der Zufuhr von Saccharose konnten die für den Fettabbau so typischen Glyoxysome direkt neben Lipidkörpern, und Mitochondrien in den Zellen konstatiert werden. Da nach der selben Zeit sehr viele Stärkekörner in den zahlreichen Amyloplasten präsent waren, ist eine aktive Umwandlung von Lipiden in Stärke nicht ausgeschlossen. Wird keine externe Saccharose zur Verfügung gestellt, vereinigen sich die Lipidtröpfchen und das Protein löst sich bei geringer Vakuolisierung sehr langsam auf; nur wenig Stärke wird gebildet. Die Versorgung mit Energie in Form von Kohlenhydraten zur **Mobilisierung** der im Embryo enthaltenen Reservestoffe könnte demnach eine primäre Aufgabe der Pilzinfektion darstellen (vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 348ff; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 117).

Das Fehlen dieser Glyoxysome und der sehr langsame Abbau der Lipidreserven führten dazu, dass HARRISON bereits 1977 die Unfähigkeit der Keimlinge zur Nutzung der eigenen Reservestoffe vermutete. Seiner Meinung war der Embryo nicht imstande, seine Fettreserven während der Keimung in Kohlenhydrate umzuwandeln (vgl. HARRISON 1977, S. 44). Im Gegensatz zu den Versuchen von MANNING & VAN STADEN (1987) verlief nach HARRISON die Lipolyse während der asymbiotischen Keimung von *Cattleya aurantiaca* auf Medien (Knudson C) mit oder ohne Saccharose-Zusatz aber in etwa gleich; ohne verfügbare Saccharose dauerte der Fettabbau jedoch wesentlich länger. So waren die Lipidreserven auf einem Medium mit Saccharose nach 27 Tagen fast erschöpft, der Fettabbau ohne Zuckerzusatz dauerte hingegen 87 Tage. Nach der Beschreibung von HARRISON (1977, S. 42) könnte die große Anzahl von Mitochondrien, die bereits nach wenigen Tagen zu beobachten waren, und deren Membran teilweise die Lipidkörper umgaben, mit dem Abbau der Fette in Zusammenhang stehen. Die Präsenz der Mitochondrien lässt jedoch darauf schließen, dass die aus der Lipolyse freigesetzten Stoffe vielmehr für oxidative Prozesse als für die Synthese von Kohlenhydraten verwendet werden (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 117).

Die **Akkumulation von Stärke** nach der Keimung ist ein typisches Merkmal der Orchideen und kann insbesondere bei asymbiotischen Keimlingen nach Zufuhr von externer Energie festgestellt werden (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 117f). Bereits 1909 beschreibt BURGEFF diesen Stoffwechselprozess im Samen einer *Laelio-Cattleya*-Hybride mit folgendem Wortlaut: „Die Reservestoffe des Samens sind bald vollständig gelöst, die aus dem Öle entstandene Stärke ist den großen Zellen der Suspensorseite eingelagert, die als künftige Verdauungszellen die Ankunft des Pilzes erwarten“ (BURGEFF 1909, S. 73). Auch bei *Cattleya aurantiaca* konnte nur bei Zusatz von Saccharose (Knudson C) eine beträchtliche Ausbildung von Stärke beobachtet werden. Die Chloroplasten der auf zuckerfreiem Medium kultivierten Keimlinge enthielten nur sehr wenig Stärke und waren oftmals stark vakuolisiert (vgl. HARRISON 1977, S. 42). Trotz dieser Forschungsergebnisse ist bis jetzt jedoch noch nicht eindeutig geklärt, ob die Bildung von Stärke auf die Hydrolyse von Proteinen (vgl. RASMUSSEN 1990, S. 139; 146) oder auf den Abbau der in den Embryozellen vorherrschenden Lipide zurückgeführt werden kann, wie es von MANNING & VAN STADEN (1987, S. 350) vermutet wird. Obwohl auch HADLEY & WILLIAMSON (1971, S. 453) von einer Umwandlung der Speicherlipide während der Keimung in Stärke berichten, konnte RASMUSSEN (1990, S. 137ff) feststellen, dass Stärke-Akkumulation (neun Tage nach der Aussaat) in den Zellen stattfindet, in denen zuvor die Pro-

teinkörper aufgelöst wurden, während die Lipidreserven bis zum Beobachtungs-Ende, am 35. Tag, noch unverändert entdeckt werden konnten.

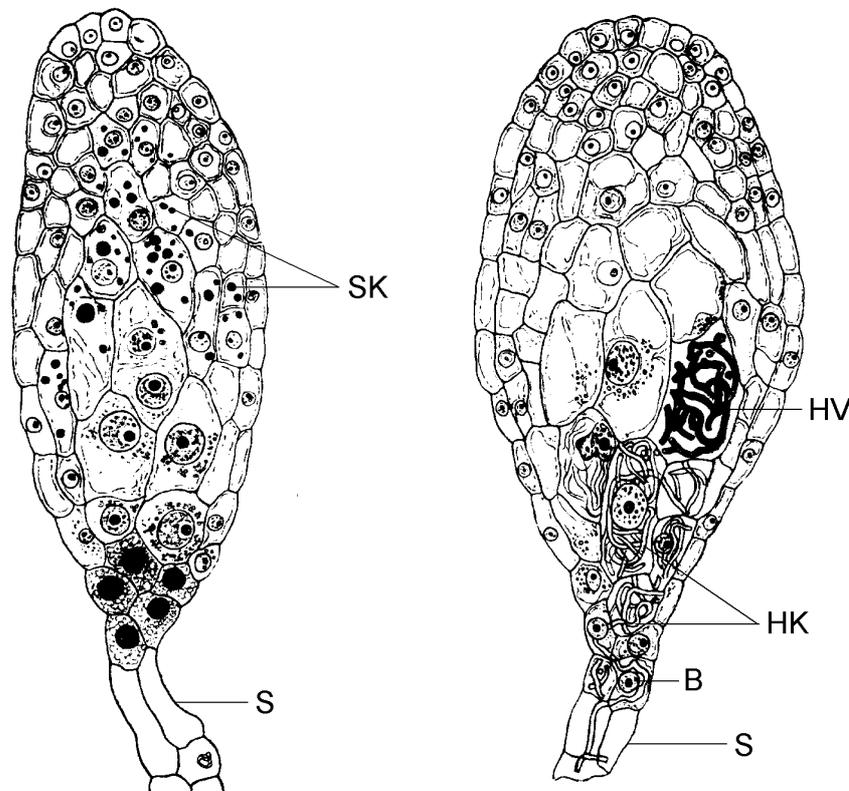


Abb. 2-20 **Keimlinge** einer *Laelia-Cattleya*-Hybride **vor** und **nach** einer Pilzinfektion. Links: Der Längsschnitt durch einen gequollenen Samen zeigt vor der Pilzinfektion in den Zellen der Mitte mehrere schwarze Stärkekörner (SK). Rechts: Längsschnitt durch einen frisch infizierten Keimling. Die Pilzinfektion fand durch die abgestorbenen Suspensorzellen (S) statt, die Bildung von Hyphenknäuel (HK) hat bereits eingesetzt. Die vor der Infektion noch vorhandenen Stärkekörner sind verschwunden. Die Basalzellen (B) enthalten tetra- und oktoploide Zellkerne. Erste verdaute Hyphen (HV) zeigen den Beginn der Phagozytose auf. Im oberen Teil des Embryos finden noch keine Zellteilungen statt; Maßstab 260 : 1 (verändert nach BURGEFF 1909).

Der Ernährungsstatus der Orchideenkeimlinge unmittelbar nach der Keimung unterscheidet sich demnach von Art zu Art und hängt offensichtlich enorm von der jeweiligen Lebensweise der einzelnen Orchidee ab. **Stark mykotrophe** Arten benötigen eine externe Energiequelle bevor sie ihre eigenen Nahrungsreserven mobilisieren können. Ohne ein solche Energiezufuhr kann daher auch keine Keimung stattfinden. **Weniger spezialisierte** Arten, z. B. Spezies aus den Gattungen *Dactylorhiza* oder *Orchis*, beanspruchen hingegen keine Energie von außen. Diese können asymbiotisch keimen und wenigstens einen Teil ihrer Reservestoffe verwerten. Dadurch überstehen sie die Periode nach der Keimung bis zur Infektion mit einem kompatiblen Symbiosepilz, der durch seine Ernährungsfunktion eine Weiterentwicklung des Protokorms ermöglicht (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 13f; 118).

Die heterotrophen Keimlinge sind zwar imstande, einen bestimmten Zeitraum mit Hilfe ihrer Reservestoffe oder auch im Hungerzustand zu überleben, aber sie können sich ohne Nahrungshilfe von außen (Pilzinfektion) nur bis zu einem gewissen Punkt entwickeln. Dieser Bedarf an externen Nährstoffen kann unter natürlichen Bedingungen offensichtlich nur durch eine **direkte Absorption** aus dem Boden oder aber aus dem **Abbau intrazellulärer Pilzhyphen** gedeckt werden. Nachdem aber lösliche Kohlenhydrate und Stickstoffverbindungen nur in geringem Maße im Boden präsent sind und sehr leicht von anderen Bodenorganismen aufgenommen werden können (Konkurrenz), erscheint als einzig denkbare Möglichkeit, dass dem Embryo sämtliche für die Keimung und frühe Keimlingsentwicklung notwendigen Stoffe *in natura* vom Pilz zugeführt werden. Somit repräsentiert der Pilz mit großer Wahrscheinlichkeit die **Hauptnahrungsquelle** für den Orchideenkeimling während seiner Frühentwicklung (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 14; 118f; 144).

2.3.4.1.2 Funktion der Pilze bei der Samenkeimung

Es existieren zahlreiche Veröffentlichungen über die Samenkeimung verschiedener Orchideenarten. Darin werden oftmals die Auswirkungen verschiedener Substanzen (Kohlenhydrate, Vitamine, Hormone, etc.) auf die Stimulation der Keimung und das Wachstum asymbiotischer Keimlinge geschildert. Obwohl die meisten Forschungen mit nicht symbiotischen Systemen durchgeführt wurden, soll in diesem Abschnitt als eine der ersten Orchideen-Pilz-Beziehungen die Beteiligung der Mykorrhizapilze im Zusammenhang mit der Keimung der Orchideensamen, also die **symbiotische Samenkeimung**, beleuchtet werden. Es ist problematisch, in dieser Hinsicht die Funktion der Symbiosepilze am natürlichen Standort zu untersuchen, da keimende Samen *in natura* bis *dato* nur selten beobachtet wurden. Außerdem stammt das meiste Wissen darüber nur aus Experimenten „*in vitro*“ und kann folglich nicht gänzlich auf die in freier Natur ablaufenden Prozesse übertragen werden.

An dieser Stelle ist darauf hinzuweisen, dass zwischen **Samenkeimung** und **Keimlingsentwicklung** differenziert werden muss, da es sich um zwei verschiedene Stadien mit unterschiedlichem Anforderungscharakter handelt. Obwohl manche Forscher diese beiden Phasen nicht berücksichtigen und es sich oftmals als schwierig erweist, die beiden Prozesse auseinander zu halten, verwendet HADLEY die beiden Begriffe „*germination*“ (nicht symbiotisch-

symbiotisch) und „*post-germination growth*“ (HADLEY 1982, S. 104), um diesem grundlegenden Unterschied Rechnung zu tragen.

Die **Definition** der eigentlichen Keimung wird zum Teil nicht übereinstimmend gebraucht. BURGEFF (1936, S. 58) unterscheidet zwischen einer morphologischen und einer physiologischen Samenkeimung bei den Orchideen. Von einer morphologischen Keimung spricht man, wenn eine sichtbare Veränderung durch Wachstum oder Zellneubildung zu beobachten ist. Die physiologische Keimung, die der morphologischen vorausgeht, findet statt, wenn die Reservestoffe des Embryos mobilisiert werden und sich Stärke in den Amyloplasten anreichert. Ferner weist er darauf hin, dass bei bestimmten Arten die physiologische Keimung erst mit einer Pilzinfektion erfolgen kann (vgl. MANNING & VAN STADEN 1987). Nach der Auffassung von WARCUP (1975, S. 88) erstrecken sich die Stadien der Keimung zwischen der Quellung des Embryos und der Entwicklung des ersten Blattes. Ähnlich wie der deutsche Mykorrhiza-Pionier BURGEFF ist auch der englische Forscher HADLEY (1982, S.103f) überzeugt, dass die Initialphasen der Keimung, die die Aufnahme von Wasser, das Quellen des Embryos und Stoffwechselaktivität in den Embryozellen umfassen, bei vielen Arten ohne Pilz durchlaufen werden. Somit geht nach HADLEY die Keimung im Sinne von Stoffwechselprozessen, welche in erster Linie durch die Auflösung von Lipidreserven und die Bildung von Stärke gekennzeichnet sind, einer Infektion voraus. RASMUSSEN (1990, S. 139) beschäftigte sich eingehend mit den strukturellen Veränderungen von *Dactylorhiza majalis* während der symbiotischen Keimung. Nach ihrer Auffassung erfolgt die Keimung definitionsgemäß mit dem **Aufreißen der Testa** und der Ausformung erster Wurzelhärchen oder **Rhizoide**. Die Entwicklung dieser Rhizoide und damit das Eintreten der Keimung konnte bei *D. majalis in vitro* bereits am elften Tag nach der Aussaat festgestellt werden. Im folgenden soll stets die nach RASMUSSEN (1990) gebräuchliche Definition Verwendung finden.

In freier Natur beginnt die Samenkeimung vieler holarktischer Orchideen (z. B. *Neottia nidus-avis*, *Goodyera pubescens*) meistens im **Frühjahr** zwischen Anfang Mai und Juni. Es sind aber auch Ausnahmen wie *Orchis militaris* oder *Himantoglossum hircinum* bekannt, deren Keimung erst im Herbst erfolgt (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 30f). Die Akkumulation von Biomasse durch abgestorbene organische Bestandteile pflanzlicher und tierischer Herkunft im Herbst und frühen Winter fördert die Pilzaktivität im Boden und bietet optimale Voraussetzungen für mykotrophe Keimlinge. Eine Keimung im Frühjahr impliziert darüber hinaus auch einen gewissen Ruhezustand der Samen (Dormanz), der eine unmittelbare Keimung

nach dem Samenausfall im Spätsommer oder Herbst verhindert und ein Überleben im Boden für einen längeren Zeitraum ermöglicht. Diese Keimruhe wird bei bestimmten Temperaturen, nach längerer Quellung, durch den chemischen Abbau der Testa und durch Einflüsse der Mykorrhizapilze wieder aufgehoben (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 28f).

Um festzustellen, ob die im Boden als Saprophyten oder Parasiten lebenden Pilze überhaupt an der Samenkeimung beteiligt sind, muss zunächst geklärt werden, ob eine Infektion **vor oder nach** der eigentlichen Keimung erfolgt. RASMUSSEN & WHIGHAM (1993, S. 1374ff) entwickelten eine Freiland-Methode, um Samen von verschiedenen nordamerikanischen Erdorchideen unter fast natürlichen Bedingungen zu säen und deren Keimung im Boden zu beobachten. Diese Studie zeigte, dass die Keimung einige Wochen **vor** der Pilzinfektion erfolgen kann, und die Pilzabhängigkeit bei der Keimung je nach Art variiert. *Goodyera pubescens* und *Galearis spectabilis* können ohne die Hilfe eines Pilzes ungefähr 24 Wochen nach dem Säen keimen. Etwa 12 Wochen nach Einsetzen der Keimung bildete sich bei den Keimlingen von *G. pubescens* schließlich eine Mykorrhiza aus. *G. spectabilis* benötigte dazu sogar 21 Wochen nach der Keimung (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 100). Für eine Weiterentwicklung des Protokorms nach der Samenkeimung waren jedoch beide Arten auf einen kompatiblen Mykorrhizapilz angewiesen. Im Gegensatz dazu werden die Samen von *Corallorhiza odontorhiza* scheinbar bereits zum Zeitpunkt der Keimung oder unmittelbar nachher infiziert, da keine pilzfreien Keimlinge beobachtet werden konnten. Aus diesem Feldversuch geht eindeutig hervor, dass die Samenkeimung *per se* bei vielen Orchideenarten ohne Pilzinfektion stattfinden kann, während andere bereits zum Zeitpunkt der Keimung auf die „Ammendienste“ eines Symbiosepilzes angewiesen sind (vgl. RASMUSSEN & WHIGHAM 1993, S. 1378). Die Samenkeimung kann demzufolge auch ohne die Hilfe eines Pilzes erfolgen: „*The actual process of germination therefore takes place without infection*“ (RASMUSSEN 1995, S. 14). Trotzdem wusste man zunächst jedoch noch nicht, ob die Mykorrhizapilze den Prozess der Keimung auf irgendeine Weise beeinflussen oder sogar einen **Stimulationseffekt** auf die Samenkeimung ausüben können.

Die bedeutsame **Rolle** des Pilzes bei der Samenkeimung wird erst offensichtlich, wenn Keimungsversuche auf nährstoffarmen Medien oder auf Wasser-Agar durchgeführt werden. Bereits DOWNIE (1940) konnte infolge ihrer Experimente mit der immergrünen *G. repens* zeigen, dass nur infizierte Samen befähigt sind, auf Wasser zu keimen; asymbiotische Kontrollpflanzen wiesen hingegen nur eine geringe oder keine Keimung auf. Mit Hilfe ihrer Untersu-

chungen konnte sie die Hypothese von KNUDSON (1922, 1924) widerlegen und verdeutlichen, dass bei einer entsprechenden Pilzinfektion eine Versorgung mit exogenen Kohlenhydraten für eine Stimulierung der Keimung nicht notwendig ist: „*In the presence of the endophytic fungus and water, no outside source of carbohydrate is necessary to stimulate germination, i. e. the symbiotic germination of the seeds of *Goodyera repens* has been accomplished*“ (DOWNIE 1940, S. 49). Auch PURVES & HADLEY (1976, S. 690ff) dokumentierten bei ihren Vergleichsanalysen (symbiotisch-asympiotisch) auf unterschiedlichen Medien, dass die Keimungsrate von *G. repens* in der Gegenwart von Pilzen höher war, besonders wenn keine zusätzlichen Kohlenhydrate im Substrat enthalten waren. Nachdem es BORRISS & VOIGT (1986, S. 222f) nicht gelang, die Samen von *Orchis mascula* auf normalen asymbiotischen Nährböden zur Keimung zu veranlassen, wurde auch in diesem Fall eine durch einen Pilzsymbionten (aus der Wirtspflanze isoliert) bewirkte Stimulierung der Keimung und Weiterentwicklung des Protokorms festgestellt. RASMUSSEN (1995, S. 101) beobachtete bei *Liparis lilifolia* ebenfalls keine asymbiotische Keimung auf Einfachmedien. Nur nach einer Inokulation (Pilzbeimpfung) der Samen, waren einige in der Lage, auf allen Substraten, selbst auf Wasser-Agar zu keimen. Darüber hinaus konnte sie bei Keimungstests mit den beiden leicht keimenden Arten *Dactylorhiza majalis* und *Platanthera chlorantha* demonstrieren, dass die Keimungsrate pilzinfizierter Samen einen Wert von bis zu **80 %** erreichen kann, während nur ungefähr **15,5 %** der Samen asymbiotischer Kontrollpflanzen zur Keimung gebracht werden konnten. Im Rahmen dieser Experimente stellte sie jedoch fest, dass manche Pilzstämme (z. B. *Ceratobasidium cornigerum*), die zu einer Stimulierung der Samenkeimung befähigt sind, noch lange kein Garant für eine optimale Unterstützung der Orchidee während ihrer späteren Keimlingsentwicklung sind. So waren zwar einerseits relativ hohe Keimungsraten in der Gegenwart verschiedener Orchideenpilze nachzuweisen, andererseits zeigte das spätere Wachstum der Keimlinge mit denselben Endophyten aber nur eine geringe Intensität auf (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 86ff; 104).

Diese Beispiele implizieren, dass Orchideenpilze **stimulierende Auswirkungen** auf die Samenkeimung der Orchideen haben können. Es bestehen aber Unterschiede hinsichtlich der Pilzabhängigkeit der Orchideensamen während der Keimung. Diese Divergenzen sind einerseits von der jeweiligen Spezies, andererseits aber auch vom Substrat beziehungsweise vom natürlichen Standort und dessen Umweltbedingungen abhängig. Innerhalb des riesigen Wirtsspektrums der Orchideen existieren daher sowohl Arten, welche auf eine symbiotische Samenkeimung angewiesen sind, als auch solche, die nur wenig Ansprüche stellen und selbst

auf Wasser-Agar hohe Keimungsraten mit oder ohne Pilz erzielen, wie von *Goodyera pubescens* berichtet wird. HADLEY (1982, S. 105) weist darauf hin, dass eine Förderung der Keimung infolge der Gegenwart von Mykorrhizapilzen vor allem bei **tropischen** Orchideen nur wenig auffällt, da diese Arten wesentlich leichter und schneller keimen als ihre Vertreter der gemäßigten Zone. Obwohl RASMUSSEN (1990, S. 146) betont, dass die Stimulierung der Keimung durch den Pilz noch vor dem Kontakt zwischen Hyphenwand und Wirtsplasmalemma erfolgt, ist noch viel Forschungsarbeit auf diesem Gebiet notwendig, da bis jetzt noch nicht geklärt ist, auf welche Weise die Symbionten in freier Natur die Stimulation der Samenkeimung einleiten (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 101).

Orchideenpilze	stimulierte Orchideenarten	Nachweis u. a. durch
<i>Tulasnella calospora</i> (<i>Rhizoctonia repens</i>)	<i>Coeloglossum viride</i> <i>Dactylorhiza purpurella</i> <i>Spathoglottis plicata</i>	HADLEY (1970) HADLEY (1970) HADLEY (1970)
<i>Thanatephorus cucumeris</i> (<i>R. solani</i>)	<i>Dactylorhiza maculata</i> <i>Gymnadenia conopsea</i>	DOWNIE (1959) DOWNIE (1959)
<i>Ceratobasidium cornigerum</i> (<i>R. goodyerae-repentis</i>)	<i>Goodyera repens</i>	DOWNIE (1940) und PURVES & HADLEY (1976)

Tab. 2-7 **Stimulierung** der Keimung und des Protokormwachstums einiger Orchideenarten durch drei typische Orchideenpilze (selbsterstellt).

2.3.4.1.3 Primärinfektion und Auswirkungen auf die Orchideenkeimlinge

Die bisherigen Ausführungen zeigen, dass neben dem Fehlen von Endosperm vor allem die „Stoffwechsel-Tragödien“ der Orchideensamen (vgl. ARDITTI & ERNST 1982, S. 266), also die Unfähigkeit zur Photosynthese und zur Nutzung der eigenen Reservestoffe, als Ursachen für die Notwendigkeit einer Pilzinfektion für eine Weiterentwicklung der Keimlinge angesehen werden können. Generell unterscheidet man zwischen zwei verschiedenen Stadien der Infektion im Lebenszyklus einer Orchidee, nämlich zwischen der **Primärinfektion** von Keimlingen und der **Reinfektion** neu gebildeter Adsorptionsorgane adulter Pflanzen (vgl. HARLEY & SMITH 1983: 274). Da nur wenig Informationen über die Entwicklung der Infektion und physiologische Bedeutung der Endophyten für erwachsene Orchideen existieren, soll im folgenden Abschnitt der Prozess der Primärinfektion und die Auswirkungen auf den Orchideenkeimling aufgezeigt werden.

Bei den meisten Orchideenarten erfolgt die Primärinfektion erst **nach** der Samenkeimung, die mit dem Aufreißen der Testa infolge der Quellung sowie mit der Ausbildung erster Rhizoide und der Akkumulation von Stärke einhergeht (vgl. BURGEFF 1909, S. 74; vgl. RASMUSSEN 1990, S. 139). Die Orchideensamen beziehungsweise die sich während der Keimung aus dem Embryo entwickelnden Protokorme werden entweder durch die abgestorbenen Suspensorzellen am unteren Ende des Embryos oder aber durch einzellige Epidermishaare, die Rhizoide infiziert (vgl. RASMUSSEN 1990, S. 137). BORRISS & VOIGT (1986, S. 224) stellten im Rahmen von keimungsphysiologischen Untersuchungen mit Samen von *Orchis mascula* eindeutig fest, dass der Symbiosepilz bereits vor der Keimung in die Protokormzellen eindringt und so die Fortentwicklung der jungen Keimlinge ermöglicht. Da zu diesem Zeitpunkt noch keine Rhizoide ausgebildet waren, vermuteten sie in diesem Fall die **Suspensorzellen** als Eintrittsstelle des Pilzes. Bei mehreren australischen *Pterostylis*-Arten konnte ebenfalls eine Penetration von Pilzhyphen durch den Suspensor-Bereich des Embryos beobachtet werden (vgl. CLEMENTS 1988, S. 74f). Während dieser Studien konnte CLEMENTS zudem nachweisen, dass der erste Kontakt zwischen Mykorrhizapilz und Samen auf Zufall basiert und nicht durch spezifische Stoffe der Samen, die auf den Pilz chemotropisch wirken, verursacht wird, wie zunächst von BURGEFF (1909, S. 57) angenommen wurde. Im Verlauf von Keimungsexperimenten mit *Dactylorhiza majalis* drangen in einigen Fällen Hyphen zunächst durch den Suspensor in das Zell-Lumen des Embryos ein; diese entwickelten jedoch keine typischen Pelotone. Unter der Infektionszone bildeten sich hingegen nach kurzer Zeit Rhizoide, die in der Folgezeit von den Pilzfäden als Durchgangsstelle genutzt wurden. Es wird daher vermutet, dass unter günstigen Bedingungen, z. B. bei asymbiotischer Keimung *in vitro*, eine Infektion durch Rhizoide bevorzugt wird (vgl. RASMUSSEN 1990, S. 145).

Während eine Pilzinfektion durch die Suspensorzellen bereits in gequollenen Samen stattfinden kann, ist das Eindringen der Hyphen durch die Epidermishaare nicht vor der Bildung der Rhizoide, das heißt nicht vor der Keimung *sensu stricto* möglich (vgl. RASMUSSEN 1990, S. 137). Nach eingehender Forschungsarbeit mit vorgekeimten Protokormen von *Dactylorhiza purpurella* stellten WILLIAMSON & HADLEY (1970, S. 1093) eine kompatible Penetration der Pilzhyphen durch **Rhizoide** 4 Tage nach der Inokulation der Keimlinge fest. Bei Keimungsversuchen mit *D. majalis* erfolgte schon 11 Tage nach der Aussaat der Samen (nicht Protokorme!) *in vitro* die Ausbildung von Rhizoiden als Voraussetzung für eine Infektion. Einen Tag später konnten nicht nur die Pilzinfektion, sondern bereits kollabierte Pelotone im Zellinneren beobachtet werden (vgl. RASMUSSEN 1990, S. 137). Neben den Suspensorzellen und

Rhizoiden kann auch die **Epidermis** (bei *Listera ovata*, *Liparis lilifolia*, etc.) als Infektionsort genutzt werden. Man vermutet, dass insbesondere bei Protokormen, die nur wenige oder keine Rhizoide (z. B. *Cypripedium reginae*, *Epipactis microphylla*) ausbilden, eine Infektion durch die Epidermis erfolgt (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 107ff). Da der Pilz nur an diesen bestimmten Stellen des Keimlings eindringen kann, wird vermutet, dass die Infektion durch den **Wirt** kontrolliert wird (vgl. HADLEY 1982, S. 110).

Nachdem WILLIAMSON & HADLEY (1970) Penetration und Infektion der Protokorme von *Dactylorhiza purpurella* mit verschiedenen *Rhizoctonia*-Isolaten untersucht hatten, zeigte sich, dass der **Infektionsprozess** oder die Pilzbesiedlung der Orchidee, unabhängig vom verwendeten Pilzstamm, nach exakt dem gleichen Muster abläuft (vgl. HADLEY 1982, S. 110). Die Einzelhyphen verschiedener Pilze, z. B. typischer Orchideenpilze wie *Ceratobasidium cornigerum*, *Thanatephorus cucumeris* oder *Tulasnella calospora* treffen ohne Anzeichen einer Chemotaxis auf die Orchideen-Keimlinge und dringen nach Perforation der Wirtszellwand durch die lebenden Epidermishaare ins Protokormgewebe ein. Die Zytoplasmaströmung in den Rhizoiden bleibt während der Pilzinvasion und auch später bestehen. Für die Penetration der Wurzelhärchen benötigen die Pilzhyphen nach HADLEY & WILLIAMSON (1971, S. 450f) durchschnittlich etwa **14,5** Stunden. Nach dem Durchwachsen der Epidermishaare verzweigen sich die Pilzfäden im Zellinneren der Wirtspflanze. Während sich in den subepidermalen Zellen (Pilzwirtszellen) relativ lockere und lebendig bleibende Hyphenknäuel bilden, entwickeln sich in den inneren Cortexzellen (Verdauungszellen) sehr dichte Pelotone. Die Entstehung solcher Hyphen-Aggregate dauert je nach Eintrittsstelle und Länge der Rhizoide weitere 10 bis 20 Stunden, so dass ungefähr **29** Stunden nach dem ersten Hyphenkontakt mit **Pelotonbildung** gerechnet werden kann. Die Auflösung der intrazellulären Hyphenknäuel, also die **Pilzverdauung** im engeren Sinne, konnte **30-40** Stunden nach der Inokulation der Protokorme von *D. purpurella* beobachtet werden. Nach diesem Zeitraum stieg die Anzahl der gebildeten Pelotone bis etwa 10 Tage nach dem ersten Hyphenkontakt linear an. Der Verdauungsprozess in der physiologisch aktiv bleibenden Wirtszelle endet mit der Bildung eines amorphen Klumpen aus unverdaubaren Hyphenresten und benötigt nach den genannten Angaben weniger als 24 Stunden. Eine Wirtszelle kann mehrmals aus Nachbarzellen reinfiziert werden. Erneute Hyphendegeneration führt schließlich zu einem geschichteten Restklumpen (vgl. HADLEY & WILLIAMSON 1971, S. 447). Im Rahmen einer Analyse über die Auswirkungen der Infektion auf die Protokorm-Entwicklung von *Goodyera repens* konnten PURVES & HADLEY (1976) bereits 10 Stunden nach Kontakt mit den Pilzhyphen die Ausbil-

dung von intrazellulären Pelotonen feststellen. Auch in diesem Fall wurde eine erste Verdauung der Hyphenknäuel innerhalb der ersten 48 Stunden konstatiert. Diese Feststellungen stimmen im wesentlichen mit aktuelleren Forschungsergebnissen überein, da RASMUSSEN (1990) ebenfalls einen Tag nach der Keimung bzw. Infektion kollabierte Pelotone in den infizierten Zellen von *Dactylorhiza majalis* entdecken konnte. Aus diesen Experimenten geht somit hervor, dass der **gesamte Infektionsprozess** mit Penetration, Pelotonbildung und Hyphendegeneration innerhalb von ein bis zwei Tagen durchlaufen werden kann.

In ihrem Bericht „*Analysis of the post-infection growth stimulus in orchid mycorrhiza*“ stellen HADLEY & WILLIAMSON (1971) neben dem zeitlichen Ablauf der Primärinfektion vor allem einige der wichtigsten **Auswirkungen** der Pilzinfektion auf die Keimlinge von *D. purpurella* umfassend dar. Nach ihren Beobachtungen bewirkt die Infektion der Keimlinge mit einem kompatiblen Mykorrhizapilz in erster Linie eine starke **Stimulierung** des **Protokormwachstums**. So stellten die beiden Forscher während ihrer Untersuchungen mit Protokormen von *D. purpurella* etwa 10 Tage nach der Infektion mit einem *Rhizoctonia*-Pilz (Isolat Rs10) eine beträchtliche Steigerung des Längenwachstums der Keimlinge fest, die während des gesamten Beobachtungszeitraums (18 Tage) anhielt und linear zunahm. Im Gegensatz dazu war bei nicht infizierten Protokormen kein nennenswerter Größenzuwachs erkennbar: „*Uninfected protocorms made virtually no growth but infected protocorms had increased significantly in length (...) after 10 days (...) and continued to increase linearly over the duration of the experiment*“ (HADLEY & WILLIAMSON 1971, S. 448). Um festzustellen, ob der wachstumsfördernde Effekt der Symbiosepilze bereits durch deren intrazelluläre Präsenz oder aber erst nach der eigentlichen Pilzverdauung erfolgt, wurden weitere Versuche durchgeführt. Obwohl die Anzahl der gebildeten Pelotone mit zunehmender Zeit nach der Infektion anstieg, konnten HADLEY & WILLIAMSON (1971) keine Wechselbeziehung oder direkte Proportionalität zwischen der Größe der Protokorme und der Anzahl intrazellulärer Hyphenknäuel bzw. verdauter Pelotone feststellen. Aus diesem Grund wurde angenommen, dass eine erste Stimulierung des Wachstums der Keimlinge bereits **vor** der Hyphendegeneration erfolgen kann und der Nährstofftransport folglich auf **biotrophe** Art und Weise durch die lebende Grenzschicht-Matrix zwischen Pilz und Wirtspflanze stattfindet (vgl. HADLEY 1982, S. 111). Nach der Auffassung der beiden Forscher handelt es sich daher bei der Auflösung oder Lyse des Endophyten weniger um eine Voraussetzung für den Wachstumsstimulus als vielmehr um eine **Verteidigungsreaktion** gegen den Pilzbefall (vgl. BERNARD 1909). Trotz dieser Interpretation besteht bis

jetzt noch kein klarer Beweis für einen derartigen biotrophen Transfer zwischen den beiden Komponenten der Orchideenmykorrhiza (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 159).

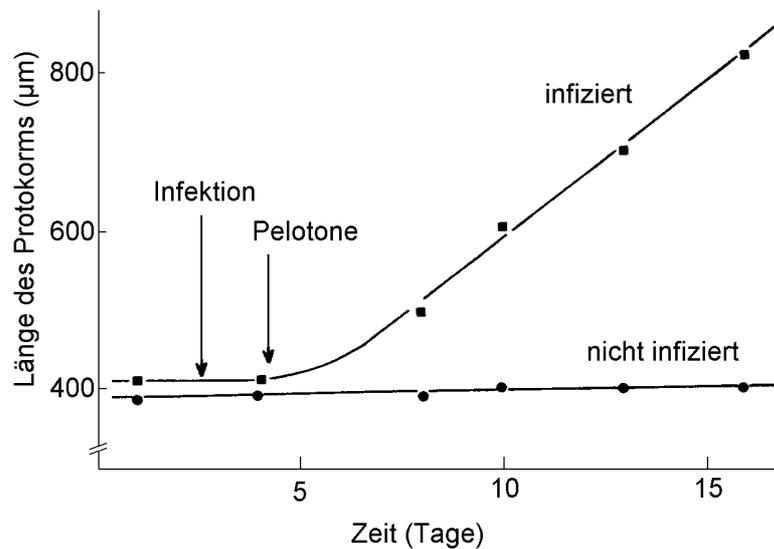
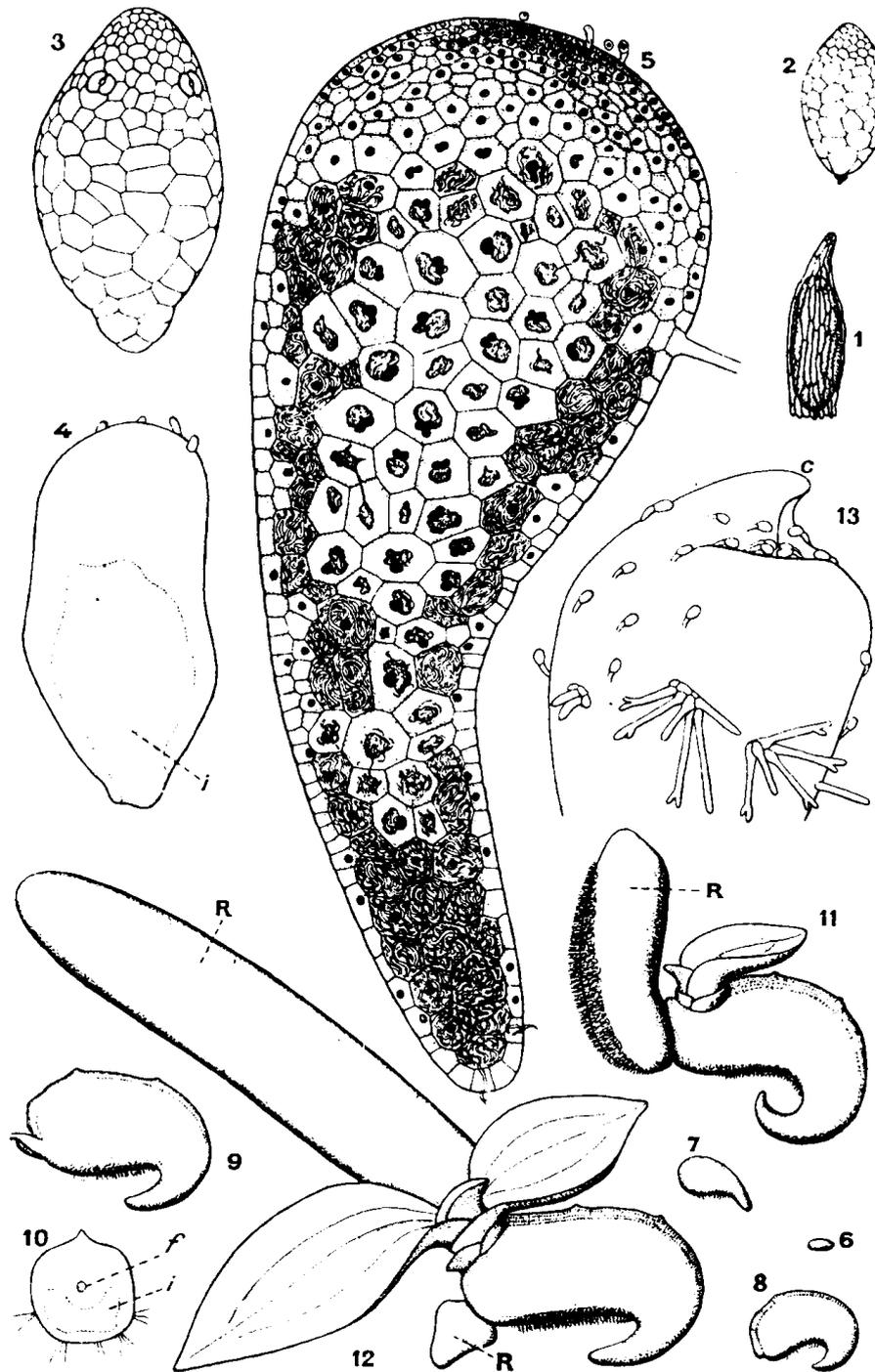


Abb. 2-21 **Stimulierung** des Protokormwachstums von *Dactylorhiza purpurella* infolge einer Pilzinfektion mit dem *Rhizoctonia*-Isolat Rs 10. Während die Pilzinfektion einen enormen Größenzuwachs des Protokorms bewirkt, zeigt die nicht infizierte Kontrollpflanze keine auffälligen Veränderungen (verändert nach HADLEY & PEGG 1989).

Vorhergehende Experimente (vgl. DOWNIE 1940) zeigten, dass die Wachstumsförderung der Protokorme nicht unbedingt von einer externen Kohlenhydrat-Versorgung abhängig ist. Um diese Hypothese zu verifizieren, wurde das Wachstum infizierter Protokorme von *Dactylorhiza purpurella* auf deionisiertem Wasser-Agar, auf einem Medium mit 0,1 % Dextrose und demselben Medium mit hinzugefügter Zellulose kontrolliert. Während die nicht infizierte Kontrollpflanze keinerlei Wachstum aufwies, konnte bei den symbiotischen Protokormen auf allen Nährböden eine Wachstumssteigerung festgestellt werden, die etwa nach 4 Wochen stagnierte. Eine zusätzliche Zufuhr von Zellulose (nach 4 Wochen) führte zu einer unmittelbaren Fortsetzung des Protokormwachstums. Da das Wachstum der infizierten Keimlinge auf Wasser-Agar auf Kohlenstoffverunreinigungen im Medium zurückgeführt wurde, kam es zu einem weiteren Experiment, dessen Ergebnis eindeutig zeigte: „*There was no stimulation of growth except where carbohydrate was supplied to the system*“ (HADLEY & WILLIAMSON 1971, S. 453).



N. Bernard, del.

Phalænopsis.

Abb. 2-22 **Entwicklungsstadien** von *Phalaenopsis*. Diese Abbildung macht deutlich, dass sich infizierte Orchideenkeimlinge wesentlich besser und schneller entwickeln als pilzfreie Protokorme. 1: winziger Samen. 2: Wenigzellstadium. 3: Embryo nach dreimonatiger Keimung ohne Pilz (x 57). 4: Embryo 10 Tage nach der Infektion mit *Rhizoctonia mucoroides*. 5: Embryo 50 Tage nach der Infektion (x 57). Die infizierten Zellen zeigen intakte Pelotone bzw. verdaute Hyphenreste (Mitte). i: infizierter Bereich. f: Prokambium. R: Wurzeln. 6-12: Entwicklungsstadien des infizierten Keimlings. Einige Tage (6), 1 Monat (7), 2 Monate (8), 3 Monate (9, 10), 5 Monate (11, 12) nach der Infektion. 13: Protokorm 2 Monate nach der Infektion (x 40). Chalaza-Pol (c) des Protokorms mit Meristem und Rhizoide sind bereits gut erkennbar (verändert nach BERNARD 1909).

HADLEY & WILLIAMSON (1971, S. 447; 453) stellten außerdem fest, dass unmittelbar nach der Pilzinfektion des Protokorms von *D. purpurella* die **Hydrolyse** der sich während der Keimung akkumulierten **Stärke** eingeleitet wird. Bereits BURGEFF (1909, S. 74) beschrieb ebenfalls eine Auflösung von Stärke nach erfolgter Infektion bei einer *Laelio-Cattleya*-Hybride. Ferner zeigte er, dass in manchen Fällen wie z. B. bei *Platanthera chlorantha* das Verschwinden der Stärke noch vor dem Eindringen der ersten Hyphen auftreten kann (vgl. BURGEFF 1909, S. 107f). Die dänische Forscherin RASMUSSEN (1990) konnte bei ihren Untersuchungen mit *D. majalis* den Abbau von Stärke nach der Infektion bestätigen: „*Starch disappeared from rhizoids and central cells shortly after infection*“ (RASMUSSEN 1990, S. 145).

Aufgrund der durch die Pilzinfektion verursachten Folgeerscheinungen wird vermutet, dass der Endophyt eine Reihe von **Stoffwechselprozessen** auslöst, die zur Mobilisierung der Nahrungsreserven sowie zur Anregung meristematischer Aktivität und damit zur Differenzierung des Protokorms führt. Da der Abbau von Stärke nach erfolgter Infektion nachzuweisen ist und bekannt ist, dass Pilze niemals stärkehaltige Zellen penetrieren, erscheint es unwahrscheinlich, dass die Orchidee nur auf die aus der Pilzverdauung (nekrotroph) gewonnenen Nährstoffe angewiesen ist (vgl. HADLEY 1982, S. 111; vgl. HADLEY & WILLIAMSON 1971, S. 453f; vgl. MANNING & VAN STADEN 1987, S. 352; vgl. SMITH & READ 1997, S. 355).

Nicht jede Infektion, abgesehen von einer gewissen Spezifität, führt zu einer erfolgreichen Mykorrhiza-Assoziation, sondern es bestehen mehrere Möglichkeiten der Interaktion zwischen Orchidee und Pilz (vgl. HADLEY 1970a, S. 1020). Eine stabile Symbiose, die sich insbesondere durch ein **physiologisches Gleichgewicht** zwischen Endophyt und Wirt auszeichnet (vgl. REINHARD et al. 1991, S. 67; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 106), stellt sich definitionsgemäß erst mit der Ausbildung intrazellulärer Hyphenknäuel (Pelotone) ein: „*The presence of pelotons in an embryo was the first indication of a compatible orchid/fungus match and that germination had commenced*“ (CLEMETS 1988, S. 75). Wird dieses ausgeglichene Verhältnis, das das Überleben und die Konkurrenzfähigkeit der Pflanzen-Pilz-Assoziation erst ermöglicht, gestört, so kommt es zu einem Überwiegen des einen und meist zum Absterben des anderen Symbionten. So kann einerseits der Pilz für die keimende Pflanze zum todbringenden Parasiten werden, andererseits das intrazelluläre Pilzgewebe vom Wirt fast restlos verdaut werden. Selbst nach einer längeren Phase der Kompatibilität oder Symbiose kann sich noch eine parasitäre Beziehung zwischen den beiden Komponenten entwickeln (vgl. WILLIAMSON & HADLEY 1970; vgl. BURR 1995, S. 43f).

Die möglichen **Infektionswege** oder Wechselbeziehungen zwischen Endophyt und Wirt, die von keiner Infektion über einen starken Orchideenembryo mit schwachem Pilz bis zu einem sehr schwachen Embryo mit einem extrem virulenten Pilz reichen können, sind nach Experimenten mit 32 Pilzisolaten unterschiedlicher Herkunft und 10 verschiedenen Orchideenarten von HADLEY (1970a) in einem aussagekräftigen Schema, das keinerlei zusätzliche Erläuterung benötigt, zusammengefasst worden. Diese Untersuchungsergebnisse stimmen im wesentlichen mit denjenigen von BURGEFF (1909, S. 88ff) und DOWNIE (1959, S. 279ff) überein.

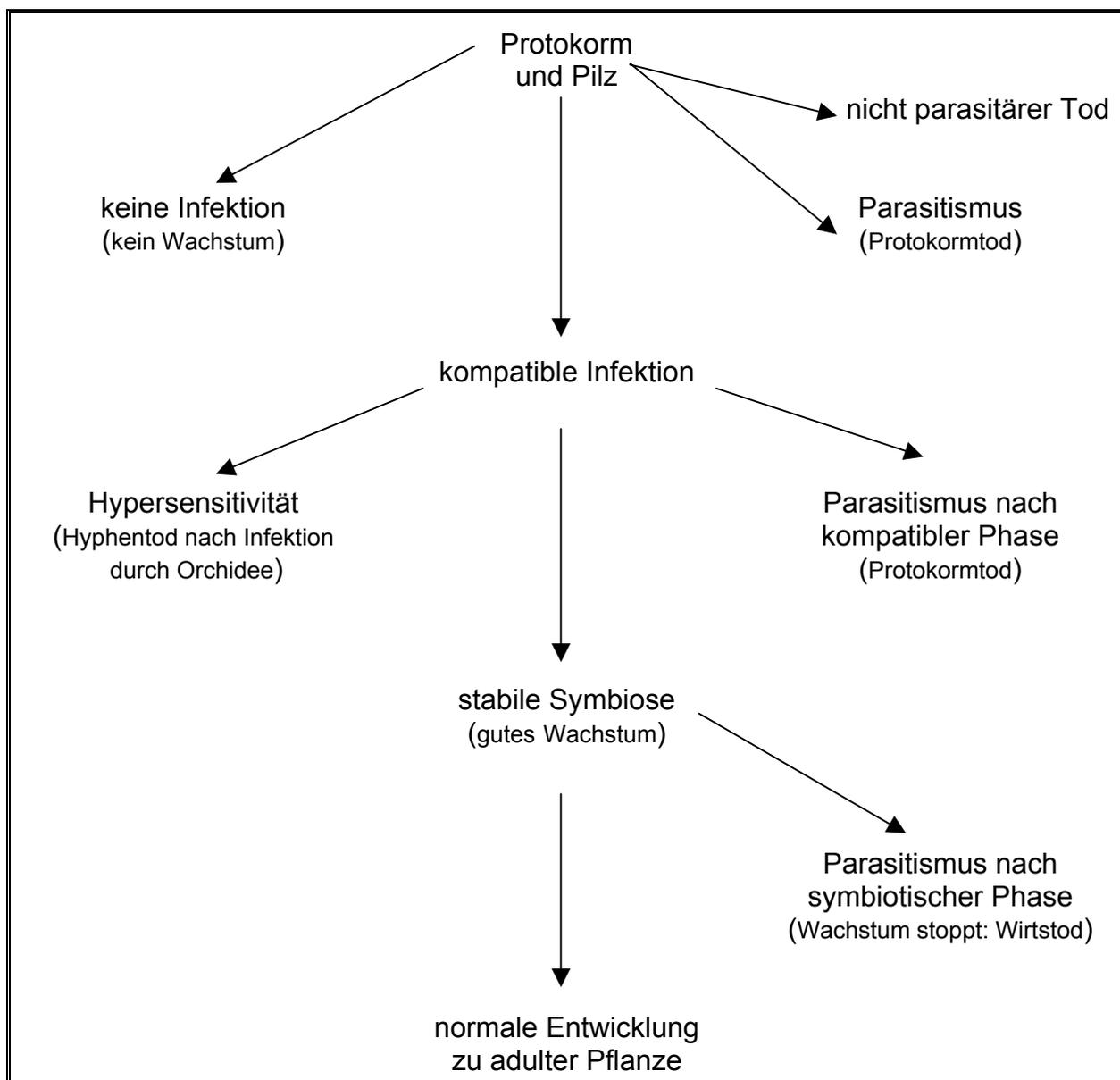


Abb. 2-23 **Interaktionsmöglichkeiten** zwischen Orchideen und Pilzendophyten. Das Schaubild verdeutlicht, dass auch nach der Infektion des Protokorms mit einem kompatiblen Mykorrhizapilz noch viele Probleme bis zum Erreichen des adulten Entwicklungsstadiums bewältigt werden müssen (verändert nach HADLEY 1970).

2.3.4.1.4 Kontrollmechanismus Phytoalexine

Während seiner Studien über die Orchideenmykorrhiza entdeckte der französische Botaniker Noël BERNARD keinerlei Anzeichen einer Pilzinfektion in den Knollen verschiedener Orchideenarten. Nach diversen Experimenten konnte er schließlich zeigen, dass die Knollen von *Loroglossum (Himantoglossum) hircinum* **fungistatische** oder **toxische Substanzen** enthalten, die das Eindringen von Mykorrhizapilzen wie *Rhizoctonia repens (Tulasnella calospora)* in den intrazellulären Bereich verhindern oder hemmen (vgl. BERNARD 1911; vgl. HADLEY 1982, S. 113). NOBÉCOURT (1923) führte die Forschungsarbeit auf diesem Sektor weiter und untersuchte, ob diese pilzhemmenden Stoffe im Knollengewebe der Orchideen stets präsent sind oder aber erst infolge einer Pilzinfektion als Abwehrreaktion synthetisiert werden. Da er im abgetöteten Gewebe keine Spuren toxischer Stoffe feststellen konnte, folgerte er daraus, dass die Fungizide erst nach dem Eindringen des Endophyten von den lebenden Zellen des Knollengewebes der Orchidee produziert werden (vgl. NOBÉCOURT, 1923: 1055-1057).

Die hypothetischen Mutmaßungen der beiden Franzosen konnten unter anderem auch durch die Untersuchungsergebnisse von GÄUMANN & KERN (1959) verifiziert werden. Dem schweizerischen Forschungsteam gelang es nämlich erstmals, den chemischen Pflanzenabwehrstoff **Orchinol** mit der Bruttoformel $C_{16}H_{16}O_3$ aus den Knollen von *Orchis militaris* zu isolieren. Das wegen seiner fungistatischen Wirkung auch als **Phytoalexin** bezeichnete Orchinol, ein Dihydroxyphenanthren, ist in den gesunden Knollen von *Orchis militaris* von Natur aus nicht enthalten, sondern es wird „regelmäßig als Antwort auf eine Infektion mit *Rhizoctonia repens* neu gebildet“ (GÄUMANN & KERN 1959, S. 9f). Die Orchinol-Synthese beginnt etwa 36 Stunden nach der Pilzinfektion und erreicht ungefähr am 8. Tag mit einer Konzentration von 0,92 g/kg ihren Höhepunkt (vgl. GÄUMANN & HOHL 1960, S. 94ff). Da der induzierte Abwehrstoff monatelang im Knollengewebe persistiert, und dessen Wirkung nicht nur auf die unmittelbar bedrohten Gewebebereiche beschränkt ist, wird die Orchideenknolle als Ganzes vor erneutem Pilzbefall geschützt. Außer den Knollen sind auch Stängel und Wurzeln befähigt, das Phytoalexin Orchinol zu synthetisieren. Jedoch ist der Orchinol-Gehalt in diesen Pflanzenteilen wesentlich geringer und beträgt nur weniger als 1 % der Konzentration infizierter Knollengewebe. Die durch *Rhizoctonia repens* induzierte Neubildung von Orchinol ist nicht artspezifisch auf *Orchis militaris* beschränkt. Diese Verbindung kann nach GÄUMANN & KERN (1959) nämlich auch von *Aceras anthropophorum*, *Anacamptis pyramidalis*, *Loroglossum longibracteatum*, *Orchis morio* und *Serapis neglecta* produziert werden. In *L. hircinum* und *Orchis ustulata* war hingegen keine Orchinol-Synthese nachweisbar. Obwohl viele andere europäi-

sche Erdorchideen ebenfalls Orchinol synthetisieren, sind auch noch andere Phytoalexine in Orchideen festgestellt worden. So zählen neben Orchinol zudem **Loroglossol** und **Hircinol**, ebenso Dihydroxyphenanthrene, zu den drei bekanntesten Abwehrstoffen der *Orchidaceae*. Beide Verbindungen wurden aus den mit *Rhizoctonia versicolor* infizierten Knollen von *Loroglossum hircinum* gewonnen (vgl. STOESSL & ARDITTI 1984, S. 156).

Die **Wirkung** der Orchideen-Phytoalexine, vor allem von Orchinol und Hircinol, ist wenig spezifisch, da sie sowohl verschiedene Endophyten und Bodenpilze als auch einige Bakterien wie *Bacillus subtilis* Cohn und *Staphylococcus aureus* Rosenb. in ihrem Wachstum hemmen können. Die durch eine Infektion ausgelöste chemische Abwehrreaktion verleiht den Orchideen somit einen **polyvalenten Schutz** gegen eine ganze Reihe von pathogenen Pilzen und anderen Parasiten (vgl. GÄUMANN & KERN 1959, S. 17). Die Ausbildung postinfektionaler Phytoalexine erfüllt jedoch nicht nur eine wichtige Schutzfunktion gegen pathogene Mikroorganismen, sondern sie dient offensichtlich auch zur **Regulierung** der Mykorrhiza-Assoziation: „*It seems certain that these substances (Phytoalexine) play a part, as early workers believed, in controlling or restricting fungal invasion of orchid tissues*“ (HARLEY & SMITH 1983, S. 291). Ohne Abwehrstoffe könnten sich die ins Wurzelinnere eindringenden Mykorrhizapilze ungehindert ausbreiten und das Pflanzengewebe stark schädigen oder abtöten. Durch die Präsenz von Phytoalexinen kann jedoch die Ausbreitung des Endophyten soweit gehemmt werden, dass sich ein ausgeglichenes Kräfteverhältnis zwischen den beiden Komponenten einstellt, und somit eine stabile symbiotische Koexistenz ermöglicht wird (vgl. STOESSL & ARDITTI, 1984: 169). Da die Knollen der Orchideen höhere Phytoalexin-Konzentrationen enthalten, sind dort keinerlei Anzeichen einer Pilzinfektion nachweisbar. Im Gegensatz dazu scheint der niedrige Gehalt an pilzhemmenden Stoffen in den Wurzeln, die Infektion und Penetration zu kontrollieren und zu begrenzen, ohne den lebenswichtigen Pilz dabei zu schädigen (vgl. GÄUMANN & KERN 1959; HADLEY 1982, S. 113; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 291). Sowohl zu hohe Phytoalexin-Konzentrationen im Orchideengewebe als auch aggressive Pilzstämme wie *Rhizoctonia solani* (*Thanatephorus cucumeris*), die eine hohe Toleranzbreite gegenüber Orchinol besitzen, können das regulierte Gleichgewicht zwischen Pilz und Orchidee stören und dadurch die symbiotischen Beziehungen stark gefährden.

2.3.4.2 Ernährungsphysiologische Interaktionen zwischen Orchidee und Pilz

Die vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza und die häufig bei unseren einheimischen Nadelhölzern auftretende ektotrophe Mykorrhiza werden als mutualistische Symbiosen betrachtet, da ein Stoffaustausch zum gegenseitigen Nutzen erfolgt. Während der autotrophe Wirt den Endophyten mit energiereichen Kohlenstoffverbindungen aus der Photosynthese versorgt, profitiert die Pflanze von einer verbesserten Phosphor- und Stickstoffaufnahme, die durch den Wurzelpilz gewährleistet wird. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei der Orchideenmykorrhiza um eine Assoziation mit einem fundamentalen Unterschied. Die *in natura* mit den Orchideen zusammenlebenden **Mykorrhizapilze** übernehmen nämlich während der heterotrophen Keimungs- und frühen Entwicklungsphase der Orchideen die **Ernährungsfunktion** und versorgen die Pflanzen mit lebenswichtigen Kohlenhydraten, die sie als echte Saprophyten im Substrat für ihren Wirt verfügbar machen können: „*Die Bedeutung des Pilzes für die Pflanze liegt sonach auf dem Gebiete der Ernährung, insofern er ihr Nährsalze und auch vorgebildete organische Nahrung zugänglich macht*“ (BURGEFF 1936, S. 3). Die morphologische Struktur der Orchideenmykorrhiza, die durch ein externes Hyphensystem und durch ein aus Wirts- und Verdauungszellen bestehendes internes Myzel gekennzeichnet ist, ermöglicht erst eine derartige Energieversorgung von außen, die bei chlorophyllhaltigen Orchideen mindestens bis zum autotrophen Entwicklungsstadium beibehalten werden muss. Der Transport von Wirts-Assimilaten zum Pilz konnte bis jetzt jedoch noch nicht nachgewiesen werden (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 271; vgl. PURVES & HADLEY 1975, S. 175f).

2.3.4.2.1 Translokation von Kohlenhydraten vom Pilz zur Orchidee

Bereits der deutsche Mykorrhiza-Pionier BURGEFF und seine Mitarbeiter waren von einer ernährungsphysiologischen Wechselbeziehung zwischen Orchideen und ihren Symbionten überzeugt: „*Wir postulieren also einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Aufnahme der Kohlenstoffverbindungen und der Verpilzung*“ (BURGEFF 1909, S. 185). Ein empirischer Nachweis für eine derartige Interaktion konnte jedoch zu dieser Zeit noch nicht erbracht werden. Eine externe Nährstoffzufuhr der Orchidee durch Endophyten kann nur erfolgen, wenn Orchideenpilze dazu befähigt sind, komplexe Kohlenhydrate im Substrat aufzuschließen, die

löslichen Kohlenstoffverbindungen zu absorbieren und sie durch ihre Hyphen in das Orchideengewebe zu transportieren; ein Vorgang, der als **Translokation** bezeichnet wird.

Der englischen Forscherin SMITH (1966) gelang es, mit Hilfe verschiedener Experimente erste Beweise für die Translokationsfähigkeit der mit Orchideen assoziierten Mykorrhizapilze zu erbringen. Nachdem sie Filterpapier aus Zellulose mit verschiedenen Pilzen inkubierte, konnte sie anhand des Trockengewichtsverlustes des Papiers zunächst nachweisen, dass *Rhizoctonia*-Stämme wie *R. repens* und *R. solani*, die hauptsächlich aus *Dactylorhiza purpurella* isoliert wurden, **Zellulose** abbauen und nutzen können: „*Although the results for the different species cannot be directly compared, it is clear that all isolates broke down cellulose to some content*“ (SMITH 1966, S. 491). In einer speziellen Versuchsanordnung („Schütte-Methode“) streute sie Protokorme von *D. purpurella* und *D. praetermissa* auf ein Medium ohne Kohlenstoffquelle. Diese Keimlinge zeigten verstärktes Wachstum erst nachdem sie mit *Rhizoctonia repens*, dem Zellulose zur Verfügung stand, infiziert wurden und so mit dem Pilz in Verbindung kamen. Die Stimulierung des Wachstums der infizierten Keimlinge bei Zufuhr von Zellulose zeigte eindeutig, dass der Pilz diese für die Orchidee unlöslichen Kohlenhydrate für den Keimling erst verfügbar macht. Während das Wachstum der Keimlinge von *D. praetermissa* in der Gegenwart von Zellulose noch nach sieben Wochen andauerte, konnte bei symbiotischen Protokormen ohne Zufuhr von Zellulose zwischen der 7. und 14. Woche kein Wachstum mehr festgestellt werden (vgl. SMITH 1966, S. 495f). Im Rahmen eines weiteren Experiments, in der sie eine modifizierte Art der „Lucas-Methode“ anwendete, verabreichte SMITH (1966) dem Pilz *R. repens* ¹⁴C-markierte Glucose und ³²P-markiertes Orthophosphat, ohne dass die mit diesem Endophyten assoziierten Protokorme von *D. purpurella* die radioaktiven Verbindungen erreichen konnten. Da nach kurzer Zeit die Radioaktivität der beiden Tracer (¹⁴C und ³²P) im infizierten Keimling feststellbar waren, konnte letztendlich die Translokationsfähigkeit der Mykorrhizapilze nachgewiesen werden: „*This fungus (R. repens) is capable of breaking down cellulose and also of translocating ³²P and ¹⁴C labelled compounds through the hyphae*“ (SMITH 1966, S. 497). Demnach sind Pilze in der Lage, Kohlenstoffverbindungen aus komplexen Kohlenhydraten wie Zellulose im umgebenden Substrat zu hydrolysieren, diese Stoffe zu absorbieren und durch ihre Hyphen in ein bereits bestehendes Myzel im Orchideengewebe zu translozieren und dadurch das Wachstum des Keimlings zu fördern (vgl. HARLEY 1969, S. 209ff; vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 280ff). Die Ergebnisse von SMITH (1966) konnten durch ähnlichen Experimente mit *Goodyera repens* auch von PURVES & HADLEY (1975, S. 177) bestätigt werden. Die beiden Forscher stellten auch erhebliche

Schwankungen der Translokationswerte fest, für die sie jedoch die unterschiedliche Aktivität der einzelnen Pilzstämme verantwortlich machten.

HADLEY (1969) untersuchte die Auswirkungen von Zellulose und Glucose (Dextrose) auf das Wachstum sowie die Entwicklung von Protokormen aus *Goodyera repens* und *D. purpurella* und konnte dadurch ebenfalls die Ergebnisse von SMITH (1966) bestätigen. Er stellte zudem fest, dass die durch den Symbiosepilz zugänglich gemachte Zellulose das Protokorm-Wachstum erheblich steigert und folgerte daraus, dass in freier Natur Zellulose die **Hauptkohlenstoffquelle** für Orchideenprotokorme sei. Selbst bei tropischen Orchideenarten (wie *Spathoglottis plicata*), die generell leicht keimen und sehr schnell ergrünen, war eine enorme Wachstumsverbesserung und Entwicklung auf einem Zellulose-Medium zu beobachten. Der Vergleich der beiden Kohlenstoffquellen zeigte schließlich auch, dass die Zufuhr von Zellulose zu kontrolliertem Wachstum des Endophyten führt und dadurch die Tendenz in Richtung Parasitismus und Protokormtod deutlich herabgesetzt wird (vgl. HADLEY 1969).

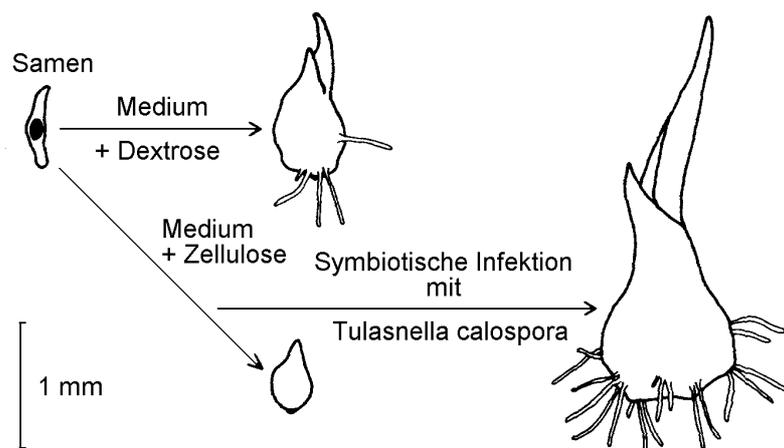


Abb. 2-24 **Entwicklung** von *Spathoglottis plicata* nach 5-wöchigem Wachstum auf zwei unterschiedlichen Kohlenstoffquellen (Dextrose und Zellulose) und nach einer Infektion mit dem Orchideenpilz *Tulasnella calospora*. Die Pilzinfektion bewirkt eindeutig die beste Entwicklung des Protokorms (verändert nach HADLEY 1969).

In der Veröffentlichung „*Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas*“ setzte sich S.E. SMITH (1967) noch intensiver mit der Thematik der Translokation auseinander und beschäftigte sich mit der Frage, in welcher **Form** die Kohlenhydrate in die Orchideen transportiert werden. In nicht infiziertem Orchideengewebe wie Blätter und Knollen von *Dactylorhiza purpurella* konnten als lösliche Zucker Saccharose, Glucose und Fructose festgestellt werden. Im Gegensatz dazu sind in den Endophyten dieser Pflanze (*Rhizoctonia repens*, *R. solani* Da, *R. solani* Rs 10) Glucose, Trehalose und teilweise Mannit enthalten. In mykorrhizierten

Keimlingen von *D. purpurella* konnten schließlich die Kohlenhydrate von **beiden** Symbiosepartnern nachgewiesen werden. Nachdem SMITH (1967) mit Hilfe der „Lucas-Methode“ ^{14}C -markierte Glucose allein den Infektionshyphen in einiger Entfernung von den Keimlingen zugeführt hatte, konnte sie den radioaktiven Markierungsstoff in allen Zuckern (von Pilz und Orchidee) feststellen. Dadurch zeigte sich, dass ein Transfer von ^{14}C -Verbindungen zwischen dem Pilz und den Orchideenzellen stattgefunden hatte. Nach kurzer Zeit konnte sie das radioaktive Label im Protokorm hauptsächlich als **Trehalose**, einen typischen Pilzzucker, zu dessen Synthese Orchideen nicht befähigt sind und der in uninferiertem Gewebe nicht enthalten ist, wiederentdecken. Die Radioaktivität der Trehalose im Keimling nahm jedoch nach wenigen Tagen ab, während gleichzeitig die nur in Pflanzen vorkommende Saccharose mehr und mehr radioaktiv wurde. Durch die Forschungsergebnisse von SMITH (1967) konnte also nachgewiesen werden, dass Mykorrhizapilze Kohlenhydrate, die sie entweder direkt aus dem Substrat aufnehmen oder durch den Abbau komplexer Polysaccharide wie Zellulose bereitstellen, offensichtlich als Trehalose dem Orchideenkeimling übertragen. Trehalose kann somit als **Translokations-Kohlenhydrat** auf dem Weg in die Pflanze angesehen werden: „*The extremely high proportion of label found in trehalose after 5 hours feeding suggests that this may be the carbohydrate translocated by fungi*“ (SMITH 1967, S. 377). Die durch die Pilzhyphen translozierte Trehalose wird vom Keimling schließlich in Saccharose umgewandelt und für das eigene Wachstum genutzt (vgl. DIJK 1988c, S. 197). In einer vergleichenden Untersuchung über die Aufnahme von ^{14}C -Glucose in symbiotischen und asymbiotischen Protokormen von *Goodyera repens* und *Dactylorhiza purpurella*, konnte HADLEY (1984) auch zeigen, dass infizierte Keimlinge wesentlich mehr radioaktiv markierten Zucker aufnehmen als asymbiotisch wachsende. Auch hier wurde das radioaktive Isotop innerhalb der ersten Tage hauptsächlich in Trehalose gefunden (vgl. HADLEY 1984, S. 263). Da in asymbiotischer Kultur einige Orchideenarten Trehalose als adäquate Kohlenhydratquelle nutzen können, ist es auch möglich, dass Trehalose direkt vom Pilz absorbiert wird. Ob das Disaccharid vorher durch Trehalase gespalten oder direkt aufgenommen wird, ist jedoch noch nicht geklärt (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 283). Experimente mit *Goodyera repens* zeigten, dass Trehalose von den Orchideen verwertet werden kann. Wachstum ist demnach nicht nur auf Glucose, Fructose und Saccharose, sondern auch auf Trehalose möglich ist. Lediglich auf Mannit war keine Keimung und kein Wachstum zu konstatieren (vgl. PURVES & HADLEY 1975, S. 180). Das nur in *Rhizoctonia solani* Rs 10 vorkommende **Mannit** spielt nach Meinung von SMITH (1967) für die Translokation und die Assimilation von Kohlenhydraten nur eine untergeordnete Rolle.

Da zunächst sämtliche Translokations-Experimente nur mit heterotrophen Orchideenkeimlingen (Protokormen) durchgeführt wurden, konnte lange Zeit nicht festgestellt werden, ob Kohlenstoffverbindungen durch Pilzhyphen auch in photosynthetisch aktives Gewebe oder **adulte** Orchideen transloziert werden. Aus diesem Grund wurde von ALEXANDER & HADLEY (1985) der Kohlenhydrat-Transfer zwischen Pilz und Wirt während unterschiedlicher Entwicklungsstadien geprüft. Durch die Zufuhr von ^{14}C -markierten Kohlenhydraten, die nur dem externen Myzel zur Verfügung standen, konnte gezeigt werden, dass Translokation von ^{14}C in Protokorme und Jungpflanzen stattfindet. Da nur wenig Radioaktivität in adulten Pflanzen von *Goodyera repens* nachzuweisen war, ist anzunehmen, dass Orchideen in diesem fortgeschrittenen Entwicklungsstadium bereits vollständig **autotroph** sind und daher keine Kohlenstoffverbindungen *via* Endophyt mehr erhalten: „*With respect to carbon, mature green plants of G. repens appear to be independent of their mycorrhizal association*“ (ALEXANDER & HADLEY 1985, S. 657). Diese Untersuchungsergebnisse implizieren, dass ein physiologischer Wechsel, der den Transfer von Kohlenhydraten von Pilz zur Orchidee stoppt, in der Orchideenmykorrhiza stattfindet. Der Übergang vom heterotrophen zum autotrophen Entwicklungsstadium variiert vermutlich bei den unterschiedlichen Orchideenarten und findet wahrscheinlich erst nach der Ausbildung des ersten Laubblattes statt. Während sich grüne Orchideen nach ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung selbständig ernähren können, bleiben **chlorophyllose** Individuen wie *Epipogium aphyllum* und *Neottia nidus-avis* zeitlebens von der Kohlenhydratversorgung durch ihrem Symbiosepilz abhängig, da sie selbst zu keiner eigenen Photosyntheseleistung befähigt sind. Durch die Koexistenz mit Mykorrhizapilzen wird den auch als Saprophyten bezeichneten Orchideen jedoch ein Überleben selbst an stark schattigen Standorten ermöglicht (vgl. DIJK 1988c, S. 197).

Seit den Experimenten von SMITH (1966, 1967) ist bekannt, dass Mykorrhizapilze Kohlenhydrate hauptsächlich in der Form von Trehalose durch ihre Hyphen in heterotrophe Orchideenkeimlinge transportieren. Bisher konnte jedoch noch nicht geklärt werden, **auf welche Weise** diese Kohlenstoffverbindungen in den Wirtsorganismus gelangen. Nachdem die Möglichkeit einer direkten Nährstoffaufnahme aus dem Substrat aufgrund der enormen Konkurrenz durch Bodenmikroorganismen ausscheidet, kann der Stofftransfer vom Pilz zur Orchidee entweder durch die Verdauung von intrazellulären Pilzhyphen (nekrotroph), die ihre Nährstoffe über das externe Myzel aus dem Substrat beziehen, oder durch die lebende Matrixschicht (biotroph) zwischen Pilz und dem Plasmalemma der Wirtspflanze erfolgen. Als Beweis für eine **biotrophe** Ernährungsweise durch eine intakte Grenzschicht zwischen Pilz und Wirt, müsste

nachgewiesen werden, dass ein Nährstofftransfer und eine damit in Zusammenhang stehende Wachstumssteigerung der symbiotischen Protokorme bereits vor der Verdauung oder Auflösung der Pilzhyphen stattfindet. Dieser Nachweis könnte durch die Beobachtung von radioaktiv markierter Saccharose in infizierten Keimlingen noch vor der eigentlichen Phagozytose erbracht werden (vgl. HADLEY 1984, S. 270). HADLEY & WILLIAMSON (1971) postulierten aufgrund ihrer Untersuchungsergebnisse, dass eine Stimulierung des Wachstums in *Dactyloporhiza purpurella* zumindest in frühen Infektionsstadien einer Pilzverdauung vorangeht: „*Nevertheless evidence presented here (...) suggests that the first growth stimulus can occur before lysis commences. This supports the hypothesis that transfer of nutrients occurs across a living fungus-host interface, regardless of the energy source involved*“ (HADLEY & WILLIAMSON 1971, S. 453f). Diese Hypothese konnte von PURVES & HADLEY (1976) nicht bestätigt werden, da die bereits nach 48 Stunden einsetzende Verdauung der Pelotone in den Protokormen von *Goodyera repens* so rasch erfolgte, dass deutliche Auswirkungen auf das Wachstum in dieser kurzen Zeit noch nicht festzustellen waren. Die *Orchidaceae* ernähren sich auf **nekrotrophe** Art und Weise, wenn sie Nährstoffe ausschließlich aus dem Abbau oder der Verdauung ihrer intrazellulären Pilzsymbionten beziehen. Obwohl in diesem Abschnitt der Begriff „Verdauung“ benutzt wird, ist jedoch noch nicht geklärt, ob der Hyphentod durch den Wirt oder einen autolytischen Abbauprozess der Pilze verursacht wird (vgl. WILLIAMSON 1973). Bei der endotrophen Orchideenmykorrhiza wird der Pilz, der die höhere Pflanze wenigstens in der frühen Entwicklungsphase mit Energie in Form von Kohlenhydraten versorgt, letztendlich aufgelöst oder verdaut. Aus diesem Grund wird die **Pilzverdauung** auch als primäre Methode des Nährstofftransfers vom Pilz zur Orchidee angesehen (vgl. HADLEY 1982, S. 109). LEWIS (1973) geht sogar soweit und behauptet, dass die Ernährungsweise der Orchideen „*is necrotrophic parasitism by the orchid and cannot be regarded as a mutualistic symbiosis*“ (LEWIS 1973, S. 272). Obwohl auch viele andere Autoren wie DIJK (1988a) oder PENNINGSFELD (1990a) der Meinung sind, dass Orchideen auf den mit ihnen vergesellschafteten Pilzsymbionten **parasitieren**, könnte es sich bei der Orchideenmykorrhiza aber auch um ein komplexes Ernährungssystem handeln, in dem der Stoffaustausch sowohl durch biotrophe als auch nekrotrophe Aktivität stattfindet (vgl. PURVES & HADLEY 1975, S. 184).

2.3.4.2.2 Mineralstofftransport vom Pilz zum Wirt

ALEXANDER & HADLEY (1985) untersuchten die Kohlenhydratversorgung der Orchideen *via* Endophyt während verschiedener Entwicklungsstadien und stellten dabei fest, dass Mykorrhizapilze energiereiche Kohlenstoffverbindungen der Orchidee nur während der heterotrophen Protokorm-Phase zuführen. Der Transfer zum Wirt endet offensichtlich, wenn dieser durch die Aufnahme der Photosynthese-Aktivität autotroph wird. Grüne Orchideen wie *Goodyera repens* scheinen demnach, hinsichtlich der Kohlenstoffzufuhr, von der Koexistenz mit ihren Symbiosepilzen unabhängig zu sein. Dennoch behalten viele Orchideen ihre Mykorrhiza auch noch im adulten Stadium bei. Es stellt sich daher die Frage, welche **Funktion** die Orchideen-Pilz-Assoziation für erwachsene, autotrophe Orchideen besitzt.

Da bereits SMITH (1966) zeigte, dass der Endophyt von *Dactylorhiza purpurella* radioaktives ^{32}P in infizierte Protokorme transloziert, vermutete man, dass Mykorrhizapilze auch in der Lage sind, die **Mineralstoffaufnahme** der oftmals nur mit einem unzureichenden Wurzelapparat ausgestatteten Orchideen erheblich zu verbessern (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 284). Um festzustellen, ob Pilzhyphen in eine Adsorption und Translokation von Mineralstoffen involviert sind, wurden infizierte Orchideen (*G. repens*) und Mykorrhizapflanzen, deren externes Myzel durch die Behandlung mit dem Fungizid Thiabendazol beseitigt wurde, hinsichtlich der Wuchsgeschwindigkeit und des Gehalts an Phosphor (P) und Stickstoff (N) miteinander verglichen. Hierbei konnte beobachtet werden, dass die mit Fungizid behandelten Pflanzen nicht nur geringere Konzentrationen von P und N in ihrem Gewebe, sondern auch wesentlich niedrigere Wachstumsraten als die mykorrhizierten Kontrollpflanzen aufzeigten. Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass der Mykorrhizapilz die Nährstoffaufnahme in die erwachsene Pflanze erhöht und dadurch das Wachstum der Orchidee entscheidend verbessert (vgl. ALEXANDER & HADLEY 1984, S. 391). In einer weiteren Versuchsreihe wurde einerseits die Phosphor-Aufnahme und andererseits die Translokation von radioaktiv markiertem ^{32}P durch den Endophyten zum Wirt bei mykorrhizierten und nicht mykorrhizierten (Fungizid behandelt) *Goodyera repens* Orchideen getestet. ALEXANDER et al. (1984) konnten dadurch nachweisen, dass eine Translokation von ^{32}P *via* externes Myzel des Endophyten über eine Distanz von bis zu 9 cm in *G. repens* erfolgen kann und die P-Aufnahme adulter Mykorrhizapflanzen bis zu **100 mal größer** war als in Orchideen ohne externem Hyphenmyzel: „*The rate of ^{32}P uptake, and the mean inflow rate of P over the 4-week period, were of the order of 100 times greater in mycorrhizal plants*“ (ALEXANDER et al. 1984, S. 404).

Hinsichtlich der Nährstoffe benötigen Orchideen vor allem **Stickstoff** (N), den sie hauptsächlich für den Aufbau von Aminosäuren und deren Polymere, die lebenswichtigen Proteine, gebrauchen. Für die eigenständige Synthese von Aminosäuren (z. B. Glutaminsäure) muss Stickstoff entweder als Nitrat (NO_3^-) oder aber als Ammonium (NH_4^+) von der Pflanze aufgenommen werden. Als weitere wichtige Stickstoffquelle können Orchideen aber auch die in der Regel durch eine NH_2 -Gruppe gekennzeichneten Aminosäuren nutzen (vgl. DIJK 1988c, S. 197; vgl. RASMUSSEN 1995, S. 67). Je nach Art und Entwicklungsstadium der Orchidee bestehen jedoch sehr große Unterschiede hinsichtlich der Nutzung der unterschiedlichen N-Quellen. Da für keimende Orchideensamen Ammonium- und vor allem Nitrat-Ionen toxisch wirken können, beanspruchen viele europäische Erdorchideen wie *Orchis laxiflora* und *Ophrys sphegodes* für die Keimung und die weitere Entwicklung vor allem organischen Amino-Stickstoff. Andere Arten wie *Orchis morio* zeigen auch bei einer relativ hohen Konzentration an mineralischem Stickstoff, der generell keimungshemmend wirkt, noch zufriedenstellende Keimungsraten (vgl. DIJK 1988c, S. 197ff). DIJK (1988c) und RASMUSSEN (1995) konnten beobachten, dass bei einer zunehmenden Konzentration von Nitrat die Keimungsrate von *Dactylorhiza majalis* sinkt. Die dänische Forscherin führt die generell negative Nutzbarkeit von Nitrat (NO_3^-) primär darauf zurück, dass Orchideenkeimlinge zunächst noch nicht über die für den Stickstoff-Metabolismus entscheidenden Enzyme verfügen (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 70). Europäische Orchideen bevorzugen im Vergleich dazu eher Ammonium (NH_4^+) und vor allem **organischen Stickstoff**. Hierbei handelt es sich jedoch um zwei N-Quellen, die am natürlichen Standort nur schwer verfügbar sind, da einerseits freie Aminosäuren wesentlich leichter von konkurrierenden Bodenorganismen aufgenommen werden, andererseits das Ammonium-Ion verhältnismäßig stark an Bodenteilchen gebunden ist und dadurch immobil wird. Da das zugänglichere Nitrat für viele Orchideen als Stickstoffquelle ungeeignet ist und für viele Keimlinge eine toxische Wirkung besitzt, ist es sehr wahrscheinlich, dass die mit den Orchideen assoziierten Mykorrhizapilze auch an der **Stickstoffversorgung** der Wirtspflanzen beteiligt sind. Somit besteht die Möglichkeit, dass Pilze - ebenso wie bei der ericoiden Mykorrhiza - Aminosäuren als N-Quelle zu den Orchideen transportieren (vgl. DIJK 1988c, S. 199). Diese organischen Verbindungen können von den Pilzen beim Abbau von totem Pflanzenmaterial freigesetzt und aus dem Substrat aufgenommen werden. Es ist aber möglich, dass bestimmte Mykorrhizapilze solche Stoffe selbst synthetisieren und der Orchidee zuführen. Diese Vermutung kann durch die Untersuchungsergebnisse von HARVAIS & RAITSAKAS (1975) untermauert werden. Die beiden Forscher konnten nachweisen, dass der mit *Dactylorhiza purpurella* assoziierte Pilz *Rhizoctonia solani* (Isolat Rs 10) verschiedene Aminosäu-

ren wie Glutamin, Glutaminsäure und Asparaginsäure u. a. in seinem Myzel produziert. Nachdem sich zeigte, dass *D. purpurella* offensichtlich nicht genügend Glutaminsäure synthetisieren kann, folgerten HARVAIS & RAITSAKAS (1975, S. 153), dass Orchideen *in natura* von der Zufuhr solcher Stoffe durch den Pilz abhängig sind.

Vitamine wie Thiamin und Niacin und **Wachstumsfaktoren** wie das Pflanzenhormon Indolyllessigsäure, die nachweislich von Mykorrhizapilzen synthetisiert werden (vgl. BARROSO et al. 1986; vgl. HARVAIS & PEKKALA, 1975; vgl. HIJNER & ARDITTI, 1973), können für die Keimung und die Entwicklung der Orchideen ebenso von essentieller Bedeutung sein. Ein direkter Beweis für einen Transfer solcher Substanzen vom Pilz zur Orchidee in natürlichen Mykorrhiza-Assoziationen konnte jedoch bisher noch nicht erbracht werden (vgl. HARLEY & SMITH 1983, S. 284). Insgesamt gesehen bewirkt die Orchideenmykorrhiza eine **effektivere Mineralstoffaufnahme** (Phosphor und Stickstoff) der Pflanze und kann somit als entscheidender Wettbewerbsvorteil besonders auf nährstoffarmen Böden, die für Orchideenhabitate typisch sind, angesehen werden (vgl. RASMUSSEN 1995, S. 164).

2.3.4.2.3 Stofftransfer von der Orchidee zum Pilz

Da der Pilzendophyt die Orchidee in ihrer heterotrophen Entwicklungsphase mit energiereichen Kohlenhydraten versorgt, liegt die Vermutung nahe, dass die adulte und photosynthetisch aktive Wirtspflanze ihrem Pilzpartner Stoffwechselprodukte wie Assimilate als eine Art **Gegenleistung** zukommen lässt (vgl. BURGEFF 1959). Bisher sind jedoch keine Hinweise für einen derartigen Kohlenstoff-Transfer von der Orchidee zum Pilz existent: „*With regard to transfer from host to endophyte, there is no direct evidence that photosynthetically fixed carbon moves from orchid to fungus (...)*“ (HADLEY & PURVES 1974, S. 475).

Während ihrer Translokations-Studien vermutete SMITH (1967), dass ein Stofftransfer von der Orchidee zum Endophyten erfolgen kann, da der Pilz in der Lage war, aus dem infizierten Protokorm von *Dactylorhiza purpurella* durch eine Diffusionsbarriere auf ein zuckerfreies Medium hinüber zu wachsen: „*It seems likely that the living hyphae of the fungus within the orchid tissue may be able to obtain carbohydrates from the orchid, since the fungus can spread from the seedling on to a carbohydrate-free medium and cross the diffusion barrier in split-plates*“ (SMITH 1967, S. 377). Ein unveröffentlichtes Experiment, in dem SMITH radioak-

tiv markiertes $^{14}\text{CO}_2$ grünen Pflanzen von *D. purpurella* zuführte, zeigte jedoch nur wenig Radioaktivität in den Pilz-Kohlenhydraten **Trehalose** und **Mannit**. Aufgrund dieser Ergebnisse wurde ein reziproker Stofftransport vom Wirt zum Pilz bezweifelt und die Pilzverdauung als grundlegender Mechanismus des Kohlenhydrat-Transportes innerhalb der Orchideenmykorrhiza betrachtet (vgl. HARLEY 1969, S. 224).

Insbesondere HADLEY & PURVES (1974) versuchten, hinsichtlich eines Transfers vom Wirt zum Endophyten, einen Nachweis dafür zu erbringen, dass photosynthetisch fixierter Kohlenstoff von der Orchidee zum Pilz transportiert wird. Hierfür müsste radioaktives CO_2 , das über grüne Pflanzenorgane appliziert und im Laufe der Photosynthese in Zucker festgelegt wird, im **externen** Myzel der Mykorrhiza-Assoziation wiederzufinden sein. Nachdem die beiden Forscher pilzf freien und mit dem natürlichen Endophyten *Ceratobasidium cornigerum* infizierten, grünen Jungpflanzen von *Goodyera repens* ebenso wie SMITH (unveröffentlicht) radioaktiv markiertes $^{14}\text{CO}_2$ zugeführt hatten, konnten sie Radioaktivität in Spross und Rhizom feststellen. Nach 24 Stunden war eine größere ^{14}C -Fixierung in den infizierten Pflanzen zu beobachten, was letztendlich aber auf den besseren Entwicklungsgrad und den dadurch verhältnismäßig größeren Anteil an chlorophyllhaltigem Gewebe der Mykorrhizapflanzen zurückgeführt werden kann. Auffallend war hierbei eine sehr geringe Menge an fixierten Kohlenstoff in den Rhizomen nach zwei Tagen. In einem weiteren Experiment zeigten HADLEY & PURVES (1974), dass nur niedrige Radioaktivitätswerte in den aus der infizierten Orchidee (in ein nährstoffloses Medium) ausstrahlenden Hyphen des externen Myzels zu finden sind. Im Gegensatz dazu waren die Pilze im Stande, markierten Kohlenstoff von toten Protokormen zu übernehmen. Als sie zudem festgestellt hatten, dass auch der Pilz zu einer Dunkelfixierung von $^{14}\text{CO}_2$ befähigt ist, was zu Fehlschlüssen führen kann, modifizierten sie den Versuchsaufbau und applizierten $^{14}\text{CO}_2$ nicht mehr der gesamten Pflanze, sondern nur noch über den Spross und die Blätter. Da auch dieses Experiment **keine signifikante Markierung** von externen Hyphen aufwies, konnte kein Beweis für einen umgekehrten Transportweg von der Orchidee zum Endophyten erbracht werden: „*The failure of the endophyte to translocate ^{14}C from top-fed plantlets to its emerging mycelium on agar may be due to inability to obtain host metabolites*“ (HADLEY & PURVES 1974, S. 481).

Nachdem auch PURVES & HADLEY (1975, S. 189) keinen Kohlenstoff-Transfer von der Orchidee *Goodyera repens* zu ihrem assoziierten Pilz feststellen konnten, versuchten ALEXANDER & HADLEY (1985) dennoch, einen Nachweis für einen umgekehrten Transportfluss in

Richtung Pilz zu finden. Während ihres Experiments wurde radioaktiv markiertes $^{14}\text{CO}_2$ einerseits den oberirdischen Organen von adulten Mykorrhizapflanzen, andererseits einigen mit dem Fungizid Thiabendazol behandelten Individuen derselben Orchideenart (*G. repens*) verabreicht. Durch die Behandlung mit diesem Fungizid, das keinerlei phytotoxische Auswirkungen besitzt, wird das Wachstum des externen Hyphenmyzels gestoppt. Da in diesem Fall keine nennenswerten Unterschiede zwischen den mykorrhizierten und den mit Thiabendazol behandelten Pflanzen hinsichtlich der Menge an aufgenommener und ins Substrat abgegebener Radioaktivität (^{14}C) festgestellt wurde, konnte auch durch dieses Experiment **kein Hinweis** für einen Transport von ^{14}C in den Pilz gefunden werden: „*We found no detectable movement of carbon from the autotrophic adult plant to the fungus*“ (ALEXANDER & HADLEY 1985, S. 664).

Auch HADLEY (1982) kommt in seinem umfassenden Artikel über die Orchideenmykorrhiza zu dem Schluss, dass unter experimentellen Bedingungen bisher kein Beweis für eine Nährstoffversorgung des Pilzes durch seinen Wirt existiert. Da jedoch die Experimente nur mit *Ceratobasidium cornigerum* durchgeführt wurden, vermutet er, dass andere Symbionten wie *Tulasnella calospora* dennoch bestimmte Nährstoffe von der mit ihm assoziierten Orchidee erhalten kann: „*Indeed, it would be surprising if an endophytic fungus such as T. calospora was not receiving at least some nutrients from its host*“ (HADLEY 1982, S. 110).

Nachdem kein Kohlenhydrat-Transfer von der Orchidee zum Pilz nachweisbar ist, könnten möglicherweise andere **spezifische Anforderungen** des Endophyten durch die Orchidee befriedigt werden. HIJNER & ARDITTI (1973) zeigten, dass keimende Samen von *Epidendrum obrienianum* Para-Aminobenzoesäure (PABA) synthetisieren und ins Substrat freisetzen können. Aus diesem Grund vermuteten sie, dass auch der Pilz von der Orchidee profitiert: „*(...) some of our findings provide specific evidence that the fungus benefits from, even if it is not dependent on, its orchid symbionts*“ (HIJNER & ARDITTI 1973, S. 833). Da Aminosäuren wie PABA zusammen mit Vitaminen wie Thiamin nachweislich das Wachstum von Pilzen wie *Tulasnella calospora* steigern, wäre ein Transport dieser Substanzen von der Orchidee zum Pilz als symbiotische Gegenleistung vorstellbar. Die Bedürfnisse des Symbiosepilzes werden jedoch vermutlich **nicht vom Wirt** gedeckt, da Pilze als echte Saprophyten Verbindungen dieser Art auch aus in ihrem natürlichen Substrat beziehen können (vgl. HADLEY & ONG 1978). Demzufolge kann weder ein Kohlenstoff-Transfer, noch ein anderer Stofffluss von der Orchidee in Richtung Pilz konstatiert werden.

Stoffaustausch (Bewegungsrichtung)			
Stoffe	Orchidee	Pilz	Nachweis durch:
<u>Kohlenhydrate</u>			
¹⁴ C aus Glucose	←		SMITH (1966)
¹⁴ CO ₂ (Assimilate)		→	unwahrscheinlich HADLEY & PURVES (1974) ALEXANDER & HADLEY (1985)
Trehalose	←		SMITH (1967)
<u>Mineralien</u>			
³² P	←		SMITH (1966) ALEXANDER et al. (1984)
<u>Aminosäuren</u>			
Glutamin	←		möglich
Glutaminsäure	←		HARVAIS & RAITSAKAS (1975)
Asparaginsäure	←		HARVAIS & RAITSAKAS (1975)
<u>Vitamine und ihre Komponenten</u>			
Para-Aminobenzoessäure		→	möglich HIJNER & ARDITTI (1973)
Niacin	←		HARVAIS & PEKKALA (1975)
Thiamin	←	→	möglich HARVAIS & PEKKALA (1975)
Pyrimidin-Anteil	←		HIJNER & ARDITTI (1973)
Thiazol-Anteil		→	HIJNER & ARDITTI (1973)

Tab. 2-8 **Stoffaustausch** zwischen Orchideen und ihren assoziierten Pilzendophyten. Aus dieser zusammenfassenden Darstellung wird erkenntlich, dass der Stoffaustausch primär zugunsten der Orchidee einseitig ausgelegt ist. Trotzdem ist es möglich, wenn auch noch nicht erwiesen, dass ebenso der Pilz aus der Vergesellschaftung mit der Orchidee Nutzen ziehen kann (verändert nach ARDITTI 1992).

2.3.4.2.4 Die Orchideenmykorrhiza – eine Symbiose?

Bereits 1879 prägte der deutsche Arzt und Botaniker Heinrich Anton DE BARY den Begriff der **Symbiose** für jegliches Zusammenleben artverschiedener Organismen. Diese sehr weit gefasste Definition beinhaltet verschiedenartige Wechselwirkungen. Um das Abhängigkeitsverhältnis zwischen den beteiligten Komponenten genauer voneinander abgrenzen zu können, unterscheidet man heutzutage allgemein zwischen Kommensalismus, Parasitismus und Mutualismus (Symbiose). Unter *Kommensalismus* versteht man eine Lebensgemeinschaft von Organismen, in der ein Partner Nutzen aus der Vergesellschaftung zieht, eine Schädigung des anderen jedoch nicht feststellbar ist. Im Gegensatz dazu ist der *Parasitismus* durch den Vorteil des einen und die Ausnutzung sowie Schädigung des anderen Partners gekennzeichnet. Eine Symbiose im *mutualistischen* Sinne schließlich zeichnet sich einerseits durch einen engen morphologischen Kontakt, andererseits durch einen gegenseitigen Stoffaustausch, von dem beide Partner profitieren, aus (vgl. SCHWANTES 1996, S. 123; vgl. WERNER 1987, S. 1). Mykorrhizen sind generell exemplarisch für derartig mutualistische Beziehungen.

Bei nahezu allen Mykorrhizatypen verbessert der Pilz durch sein oberflächenvergrößerndes Myzel im Boden die Nährstoffaufnahme der Wirtspflanze. Als Gegenleistung versorgt die photosynthetisch aktive Pflanze ihren Symbionten mit energiereichen Assimilaten. Es findet also ein Austausch der Dienste statt (vgl. DIJK 1988a, S. 40). Bei der **Orchideenmykorrhiza** handelt es sich hingegen um eine Ausnahme. Einerseits hilft auch hier der Pilz der Orchidee bei der Aufnahme von Mineralstoffen wie Phosphat (vgl. ALEXANDER et al. 1984), andererseits versorgt aber der Endophyt den Orchideenkeimling während seiner heterotrophen Entwicklungsphase mit Kohlenstoffverbindungen wie Trehalose (vgl. SMITH 1966, 1967). Eine konkrete Gegenleistung der Orchidee in der Form eines Kohlenhydrat-Transfers zum Pilz konnte bisher jedoch nicht festgestellt werden (vgl. HADLEY & PURVES 1974). Die ernährungsphysiologischen Interaktionen zwischen Orchidee und Pilz beschränken sich somit auf einen **einseitigen** Stoffaustausch zugunsten der Wirtspflanze. Obwohl ein enger morphologischer Kontakt zwischen Pilz und Wirt besteht, weisen die Fakten darauf hin, dass es sich bei der Orchideenmykorrhiza nicht um eine Symbiose im mutualistischen Sinne handelt. Da die mit der Orchidee assoziierten Endophyten letztendlich aufgelöst und verdaut werden, scheidet eine kommensalische Beziehung zwischen den Komponenten ebenso aus (vgl. DIJK 1988a, S. 41; vgl. LEWIS 1973, S. 272).

Nicht zuletzt wegen der fehlenden Hinweise für einen biotrophen Stofftransfer durch die lebende Grenzschicht zwischen Pilz und Wirtsplasmalemma, wird die nekrotrophe Pilzverdauung oder Phagozytose als Haupternährungsweg der Orchidee angesehen. Aus diesem Grund vertreten die meisten Forscher (vgl. DIJK 1988a; vgl. LEWIS 1973; vgl. PENNINGSFELD 1990a) den Standpunkt, dass Orchideen auf ihren Mykorrhizapilzen **parasitieren** und die Ernährungs- und Schutzfunktion der Pilze für ihre Entwicklung und Existenz ausnutzen. Während alle Orchideen wenigstens eine bestimmte Zeit zum Pilz-Parasiten werden, schmarotzen chlorophyllose Arten ihr ganzes Leben lang auf ihren Symbionten. Auch SADOVSKY (1984) betrachtet die Orchideen als Pilzfäden (Hyphen) verdauende Parasiten und bezeichnet sie aus diesem Grund als „*aggressive Hyphivoren*“ (SADOVSKY 1984, S. 127). Bei der defensiven Hyphivorie ist hingegen der Pilz der aggressive Partner, der von der Pflanze durch Stoffwechsellaktivität gehemmt werden muss, um ein physiologisches Gleichgewicht herzustellen.

An dieser Stelle sollte nochmals darauf hingewiesen werden, dass durch das Zusammenleben mit den Orchideen auch **Vorteile für die Pilzendophyten** entstehen können, die jedoch vermutlich aufgrund der technischen Untersuchungsmöglichkeiten noch nicht feststellbar sind. Andererseits ist bisher noch unklar, ob es sich bei der Pilzverdauung um einen von der Orchidee ausgelösten oder einen autolytischen Prozess des Pilzes handelt (vgl. WILLIAMSON 1973). Wenn nachgewiesen werden könnte, dass die für den Abbau der Hyphen verantwortlichen Enzyme vom Pilz selbst synthetisiert werden, müsste die Auffassung über die Orchidee als Parasit sicherlich revidiert werden. Darüber hinaus besteht auch die Möglichkeit, dass ein Nutzen für den Pilz weniger ernährungsphysiologischer als vielmehr ökologischer Natur ist. Da sich ein Pilz als echter Saprophyt durch den Abbau von toter organischer Substanz mehr oder weniger selbständig ernähren kann, ist es wahrscheinlicher, dass der Pilz eine noch freie ökologische Nische besetzt und die Orchidee als Lebensraum nutzt, um die Fortpflanzung und Erhaltung der eigenen Art auch unter widrigen Bedingungen (z. B. Wassermangel, periodischer Klimawechsel, etc.) gewährleisten zu können. Diese Sichtweise wurde bereits von BURGEFF (1909, S. 180ff) vertreten. Dieser betrachtete die Orchideenmykorrhiza als mutualistische Symbiose, da nicht nur die Orchidee, sondern jede der beiden Komponenten durch die symbiotische Koexistenz zu einer gesteigerten Reproduktionskraft gelangt: „*Das Leben in der Pflanze sichert ihm (Pilz) einen uneinnehmbaren Standort mit der Gelegenheit regelmäßiger Reproduktion*“ (BURGEFF 1909, S. 184).

Aufgrund der vielen offenen Fragen ist noch weitere Forschungsarbeit auf dem Gebiet der Orchideenmykorrhiza notwendig, um ein komplettes Bild der vielfach vernetzten Wechselwirkungen zwischen Orchideen und Pilze zu gewinnen.

2.3.5 Zusammenfassende Betrachtung der Orchideenmykorrhiza

Die endotrophe Orchideenmykorrhiza ist ein symbiotisches Zusammenleben zwischen Orchideen und bodenbewohnenden Pilzarten, die primär der Formgattung *Rhizoctonia* angehören. Da die winzigen Samen der *Orchidaceae* in der Regel kein Endosperm und nur begrenzte Reservestoffe enthalten, ist jede Orchidee mykotroph und am natürlichen Standort wenigstens für eine kurze Zeit auf eine externe Ernährungshilfe, die durch eine Infektion mit einem geeigneten Mykorrhizapilz gewährleistet ist, angewiesen. Bei der Orchideen-Pilz-Assoziation handelt es sich demnach um ein spezielles Ernährungssystem, das sich von anderen Mykorrhizatypen vor allem dadurch unterscheidet, dass der Pilz die **Energiequelle** für die Orchidee bildet. Hierbei werden vom Pilz Nährstoffe aus dem Substrat aufgenommen und durch dessen Hyphen zur Wirtspflanze transportiert. Dort werden diese lebenswichtigen Stoffe letztendlich durch Auflösung oder Verdauung der Hyphen freigesetzt und für die Orchidee verfügbar. Erst die eigentümliche Struktur der Orchideenmykorrhiza ermöglicht eine Fremdernährung der Orchideen durch ihre Symbiosepartner. Der Pilz dringt meist durch Rhizoide ins Cortexgewebe (von Protokormen, Wurzeln oder Rhizomen) der Orchidee ein und bildet ein zweiteiliges Innenmyzel, bestehend aus Pilzwirt- und Verdauungszellen. In der subepidermalen Wirtsschicht bleiben die Pilzhypen lebendig, verzweigen sich zu einem dichtmaschigem Netzwerk und bilden intrazelluläre Hyphenknäuel, die sogenannten Pelotone, aus. Der in das Innere der Orchideezelle penetrierende Endophyt tritt hierbei jedoch niemals mit dem Wirtszytosplasma in direkten Kontakt, da sich das Plasmalemma der Orchidee nach innen stülpt und die Pilzhyphe wie einen Handschuh umkleidet. Orchidee und Pilz sind durch eine ausgedehnte Grenzsicht-Matrix voneinander getrennt. In den inneren Rindenschichten werden diese Pelotone meist auf dem Weg der Toypophagie abgetötet und verdaut. Die bei der Pilzverdauung freigesetzten Zellbestandteile wie Fett, Glykogen und Eiweißstoffe können von der Orchideenzelle für den eigenen Stoffwechsel genutzt werden. Nicht verwertbare Reste bleiben als Exkretklumpen in der ehemaligen Wirtszelle zurück. Aufgrund dieser Auflösung und Abtötung der intrazellulären Pelotone wird diese Ernährungsweise auch als nekrotropher **Pilzparasitismus** durch die Orchidee angesehen. Nach Beendigung der Verdauung oder schon vorher können andere Hyphen die Orchideenzelle reinfizieren. Von der infizierten Zelle aus wachsen aber auch Pilzhypen durch die absorbierenden Wurzelhaare wieder nach außen („Ausstrahlung des Pilzes“) und bilden ein externes Hyphenmyzel, das mit dem Substrat in Verbindung steht und zur Nährstoffaufnahme befähigt ist. Voraussetzung für das Funktionieren der Orchideenmykorrhiza ist ein physiologisches **Gleichgewicht** zwischen Pilz und Orchidee, das entweder durch Phagozytose oder aber die Bildung von pilzhemmenden Phytoalexinen wie Or-

chinol reguliert werden kann. Nach dem Übergang in den photosynthetisch aktiven Zustand werden die meisten grünen Orchideen autotroph und daher vom Pilzsymbionten unabhängig, viele Individuen behalten dennoch ihre Mykorrhiza im adulten Stadium bei. Orchideen wie *Neottia nidus-avis* und *Epipogium aphyllum* besitzen nur wenig oder kein Chlorophyll und sind daher zeitlebens auf die Unterstützung durch ihren Pilzpartner angewiesen. Bei der Orchideenmykorrhiza handelt es sich demzufolge um eine Energiequelle der Wirtspflanze, die die phototrophe Ernährungsweise der Orchidee ersetzt oder ergänzt.

Das mykotrophe Ernährungssystem der Orchideen ermöglicht nicht nur deren Existenz und Entwicklung, sondern es bietet dieser Pflanzenfamilie auch eine ganze Reihe an **ökologischen Vorteilen**. Durch die Ausbildung eines externen Myzels wird die Aufnahmeoberfläche beträchtlich vergrößert und dadurch ein effektiverer Zugang zu den Bodenressourcen möglich. Die Mykorrhizapilze steigern nachweislich die Mineralstoffaufnahme der Orchideen und verschaffen diesen Pflanzen somit einen wesentlichen Konkurrenzvorteil auf nährstoffarmen Böden oder solchen, wo Mineralien nur schwer verfügbar sind (extreme pH-Werte). Da das Wurzelsystem der Orchideen generell ein geringes Oberflächen-Volumen-Verhältnis aufweist, ist zudem anzunehmen, dass der Symbiont auch zu einer verbesserten Wasseraufnahme in die Wirtspflanze beiträgt. Viele Orchideen werden noch nach ihrer heterotrophen Entwicklungsphase von ihren Endophyten unterstützt. Aus diesem Grund gedeihen einige Arten (chlorophylllose und auch grüne Individuen) selbst an stark beschatteten Standorten, die von anderen Pflanzen ohne Mykorrhiza nicht besiedelt werden können. Manche Orchideen sind aufgrund ihrer mykotrophen Lebensweise sogar befähigt, mehrere Jahre unterirdisch zu verbringen und auf diese Weise ungünstige Perioden zu überdauern. Die Orchideen profitieren letztendlich von einer längeren Wachstumsperiode, da sie ihre von der Jahreszeit abhängige Photosyntheseleistung mit der mykotrophen Ernährung effektiv ergänzen können. Die Ausbildung einer Mykorrhiza steigert demnach die Toleranzgrenze der Orchideen gegenüber Feuchtigkeit, Nährstoff- und Lichtmangel und kann daher als eine wesentliche Ursache für die weltweite Verbreitung der Familie der Orchideen angesehen werden.

In den letzten 50 Jahren sind sehr viele neue Erkenntnisse über die Morphologie und Physiologie der Orchideenmykorrhiza gewonnen worden. Nachdem die experimentelle Arbeit jedoch meist mit den Jungstadien (Protokormen) der Orchideen durchgeführt wurden, bestehen noch viele **ungeklärte Fragen**. Vielleicht wird es durch die ständig zunehmende Technologie eines Tages auch möglich, die Vorteile der Mykorrhiza-Assoziation für den Pilzendophyten zu ergründen.

3 Mediendidaktische Analyse

Nach einer detaillierten Darlegung der Struktur und Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza soll nun eine **didaktische Aufbereitung** und Realisierung dieser Thematik erfolgen. Hierbei wird zunächst durch die Klärung des didaktischen Stellenwerts die Möglichkeit und Notwendigkeit einer methodisch-didaktischen Konzeption der orchideoiden Pilzsymbiose begründet. Bei einer Auseinandersetzung mit der Frage, welches Medium sich zur Visualisierung komplexer Wechselbeziehungen eignet, zeigt eine vergleichende Charakterisierung von traditionellen Medien und Multimedia-Systemen den Mehrwert sogenannter „Neuer“ Medien für die Unterstützung von effektiven Lehr- und Lernprozessen. Nicht nur Multimedialität, Interaktivität sowie Möglichkeiten interpersoneller Kommunikation als Schlüsselqualitäten moderner Medien, sondern vor allem auch die zunehmende Bedeutung netzbasierter Lernangebote („Virtuelle Universität“) sind Gründe für die Wahl von **Internet-Ressourcen** (*World Wide Web*) zur Veranschaulichung der Morphologie und Physiologie der Orchideenmykorrhiza.

Ein Blick in die fast unendlich erscheinende Welt des Internets zeigt neben einer grenzenlosen Informationsvielfalt auch die Präsenz zahlreicher multimedialer Lernanwendungen. Bei genauerer Betrachtung solcher Online-Lehrgänge kann man jedoch auch feststellen, dass es sich meist um stark textbasierte Informationsseiten mit zusätzlicher Illustrierung handelt, aus denen letztendlich ein „elektronisches Buch“ resultiert. Dieses Faktum verdeutlicht, dass die dem Internet zur Verfügung stehenden Visualisierungsmöglichkeiten oftmals nicht optimal genutzt werden. Durch die Beachtung *didaktischer* und *softwareergonomischer* Grundprinzipien bei der Gestaltung internetbasierter Lernangebote könnte unterdessen die Effizienz von Lernprozessen noch gesteigert werden. Im Folgenden sollen daher zunächst allgemeine Richtlinien für die Gestaltung von **Darstellungsformen** (Text, Stand- und Bewegtbilder, Audio) und **Interaktionsformen** (Benutzungsoberflächen, Hypertext, Simulation und Lernfortschrittskontrolle) erarbeitet und didaktisch analysiert werden. In einem weiteren Arbeitsschritt wird versucht, einige der gewonnenen Erkenntnisse anzuwenden und ein mediendidaktisches Konzepts zur Realisierung eines internetgestützten Lernangebotes über die Orchideenmykorrhiza zu entwickeln und zu präsentieren.

3.1 Didaktischer Stellenwert - Exemplarität der Orchideenmykorrhiza

Bei der Entwicklung einer didaktischen Konzeption, sollte zunächst überlegt werden, warum man es für wert hält, ein spezielles Thema wie das der Orchideenmykorrhiza didaktisch aufzubereiten, um es anderen Menschen anschaulich zu vermitteln und nahe zu bringen. Es gilt folglich zu klären, welche Gründe existieren, die eine aufwändige Didaktisierung rechtfertigen. Eine methodisch-didaktische Konzeption ist generell nur dann sinnvoll, wenn mit einer bestimmten Thematik verschiedene allgemeingültige Aspekte und Zusammenhänge beleuchtet werden können. In der Unterrichtspraxis hat sich aufgrund der zunehmenden Stofffülle das auf WAGENSCHN (1955) zurückgehende **Prinzip des Exemplarischen** etabliert. Darunter ist ein zeitgemäßes und eigenständiges Verfahren zu verstehen, das eine sinnvolle Stoffbeschränkung durch gezielte Stoffauswahl ermöglicht. Anhand konkreter Beispiele, die sich auf Wesentliches konzentrieren, werden Gesetzmäßigkeiten, Begriffe und Methoden von allgemeiner Bedeutung erarbeitet und erschlossen. Man kann dieses didaktische Hilfsmittel zur Stoffauswahl auch als Lehren an ausgewählten Beispielen, die Allgemeingültiges stellvertretend für zahlreiche andere Sachverhalte zum Ausdruck bringen, definieren (vgl. KILLERMANN 1991, S. 55f). Eine Besonderheit des Exemplarischen Prinzips ist vor allem darin zu sehen, dass es die vier Komponenten des *Elementaren, Genetischen, Fundamentalen* sowie der *Begegnung mit Phänomenen* gleichzeitig berücksichtigt (vgl. BERCK 1999, S. 55). Diese von WAGENSCHN implizierten Parameter sollen auf die Orchideenmykorrhiza bezogen werden, um deren exemplarischen Charakter darzulegen und eine didaktische Aufbereitung zu rechtfertigen. Es stellt sich somit die Frage, welche allgemeingültigen Aspekte am Exemplum der Orchideenmykorrhiza aufgezeigt werden können.

3.1.1 Das Elementare

Beispielhafte Themen, die nach dem Exemplarischen Prinzip vermittelt werden, sollten in erster Linie **elementar** sein. Dies ist immer der Fall, wenn die zu behandelnden Sachverhalte eine wissenschaftliche Relevanz aufweisen und sich auf grundlegende Begriffe, Aussagen und Erkenntnisse eines Wissenschaftsbereiches beziehen. Das Kriterium des Elementaren wird im Bezug auf die Orchideenmykorrhiza in mehrfacher Hinsicht erfüllt, da wesentliche Begriffe und Aussagen *mehrerer* wissenschaftlicher Disziplinen angesprochen werden können. Aufgrund der Natur der Orchideen-Pilz-Assoziation als symbiotisches Zusammenleben

zwischen Orchideenwurzeln und bodenbewohnenden Pilzen, werden fachliche Inhalte sowohl aus den Bereichen der Botanik (Orchideen) und Mykologie (Wurzepilze) als auch aus dem Gebiet der Ökologie (Mykorrhiza, Symbiose, Stoffaustausch) vermittelt. Die Thematik der Orchideenmykorrhiza kann somit als „exemplarisches Konglomerat“ betrachtet werden.

Im Rahmen einer Auseinandersetzung mit der Orchideenmykorrhiza können zunächst exemplarische Grundaussagen und typische Merkmale der Familie der **Orchideen** angesprochen werden. Hierbei sollte vor allem erwähnt werden, dass die *Orchidaceae* neben den *Compositae* zu der wahrscheinlich größten Pflanzenfamilie der Erde zählen. Obwohl die Artenanzahl je nach Autor teilweise erheblich variieren kann, nimmt man an, dass diese monokotyle Familie rund 25 000 Arten umfasst und damit einen Anteil von etwa 7 % aller Blütenpflanzen ausmacht. Die meisten Arten sind hauptsächlich in den Subtropen und Tropen beheimatet, aber diese faszinierende Pflanzenfamilie besiedelt außer dem ewigen Eis, Wüstengebieten und dem offenen Meer die gesamte Erde und zeigt somit eine nahezu weltweite Verbreitung. Nicht nur die Artenvielfalt und Schönheit der Orchideen, sondern vor allem auch deren Präsenz in der heimischen Flora mit rund 60 Arten lassen bei den Rezipienten einen gewissen Bekanntheitsgrad sowie Interesse und Neugier erwarten. Diese motivierte Grundeinstellung zeigt sich nicht zuletzt auch in der großen Anzahl an Orchideengesellschaften und Züchtervereinen, die unter anderen als Zielgruppe des Lernangebotes angesehen werden dürfen. Neben Hinweisen auf die Lebensweise der Orchideen als Geophyten, Epiphyten oder Saprophyten, kann bereits an dieser Stelle durch die Darstellung der winzigen und endospermlosen Samenstruktur aller Orchideen (nur wenige Ausnahmen) auf die Notwendigkeit einer externen Nahrungsversorgung durch eine Pilzinfektion und damit auf die Grundproblematik der Keimlingsmykotrophie hingewiesen werden.

Da die Orchideenmykorrhiza als Lebensgemeinschaft von Pflanzenwurzeln und Pilzen zu verstehen ist, können in diesem Zusammenhang auch exemplarische Aspekte der **Mykologie** in Betracht gezogen werden. Anhand der Wurzepilze der Orchideen, die primär zu den *Basidiomycetes* (Ständerpilze) zählen, kann generell auf Schwierigkeiten der Identifizierung sowie der taxonomischen Einteilung und Nomenklatur von Pilzen eingegangen werden. Durch eine Darlegung der Lebensweise von Pilzen als Pathogene oder als Symbionten kann darüber hinaus der ambivalente Charakter dieser heterotrophen Mikroorganismen hervorgehoben und dadurch eine positive Einstellung und Einsicht in deren Bedeutsamkeit erzeugt werden. Eine Vermittlung der physiologischen Eigenschaften der Mykorrhizapilze, vor allem aber die Fä-

higkeit der Enzymproduktion zum Abbau abgestorbener organischer Substanz (z. B. Zellulose und Lignin), zeigt nicht nur die eigentliche Unabhängigkeit der Pilze von den Orchideen aufgrund ihrer saprophytären Lebensweise, sondern auch deren allgemeine Bedeutung für den Stoffkreislauf der Natur. Eine Thematisierung der Orchideenpilze weist zudem auf die in der Regel vorherrschende ubiquitäre Verbreitung dieser Organismen hin. Da trotz dieser Omnipräsenz der Pilzendophyten einheimische Orchideenarten aber relativ selten und allesamt unter Schutz gestellt sind, kann generell auf die Komplexität ökologischer Wechselbeziehungen aufmerksam gemacht werden. Eine Diskussion über die Existenz einer Spezifität zwischen Orchideen und Mykorrhizapilzen kann die Einsicht in derartige Interaktionsmechanismen noch deutlich vertiefen.

Der didaktische Stellenwert der Orchideenmykorrhiza (OM) zeichnet sich insbesondere auch dadurch aus, dass an diesem Beispiel verschiedene Gesichtspunkte der **Ökologie** vermittelt werden können. Grundlegende Begrifflichkeiten wie Mykorrhiza, Symbiose, etc. sowie untereinander bestehende Zusammenhänge können im Rahmen einer Auseinandersetzung mit der Orchideenmykorrhiza geklärt und veranschaulicht werden. Exemplarischen Charakter zeigt diese Pilzsymbiose hauptsächlich aber als Vertreter einer *endotrophen Mykorrhizaform*. An diesem Beispiel kann exemplarisch auch für andere endotrophe Symbiosetypen wie ericoide und vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza gezeigt werden, dass Pilze in das Zellinnere des Wurzelrindegewebe (Cortex) eindringen und je nach Typus besondere intrazelluläre Strukturen (bei OM: Pelotone; bei VAM: Arbuskel und Vesikel) ausbilden. Neben den morphologischen Merkmalen muss in bezug auf die Orchideen-Pilz-Assoziation vor allem aber die spezifische Funktionsweise, also die Ernährung der Orchidee mittels der Pilzverdauung (Phagozytose), dargestellt werden. Ein Vergleich mit verbreiteten Formen wie der ektotrophen Mykorrhiza kann einerseits den Sonderstatus der Lebensgemeinschaft zwischen Pilzendophyten und Orchideen (der im wesentlichen durch einen einseitigen Stofftransport zwischen den beiden Partnern gekennzeichnet ist) hervorheben, andererseits aber eine Problemstellung hervorgerufen, die sich mit der Frage beschäftigt, ob es sich bei der Orchideenmykorrhiza auch wirklich um eine Symbiose und nicht um nekrotrophen Parasitismus handelt. Eine Auseinandersetzung mit der Orchideen-Pilz-Assoziation ermöglicht auch eine allgemeine Darstellung *mykotropher Lebensweise* bei Pflanzen, die bei mehr als 80 % aller Gefäßpflanzen vorliegen soll. Gerade die Orchideen eignen sich hervorragend, ökologische Abhängigkeiten zwischen unterschiedlichen Organismen aufzuzeigen und zu veranschaulichen, da alle Orchideenarten bis auf wenige Ausnahmen auf eine Pilzinfektion angewiesen sind. Durch den Umstand, dass Arten e-

xistieren, die zeitlebens von einer Infektion abhängig sind, wohingegen die Masse der anderen Spezies eine Fremdernährung durch Pilze nur während des Protokorm-Stadiums benötigt, kann anschaulich zwischen obligater und fakultativer Mykotrophie differenziert werden. Zudem kann man die entwicklungsbedingte Begrenzung solcher Abhängigkeitsverhältnisse verdeutlichen, da die meisten Orchideen nach Übergang in den photosynthetisch aktiven Zustand gänzlich autotroph werden und keine externen Kohlenstoffverbindungen durch ihre Symbionten mehr benötigen. Auch der Begriff des *biologischen Gleichgewichts* kann anhand der Orchideenmykorrhiza angesprochen werden. Besonders in der empfindlichen Phase der Keimlingsentwicklung ist ein ausgeglichenes Kräfteverhältnis zwischen Pilz und Orchidee von entscheidender Bedeutung. Findet keine Infektion des gequollenen Samens statt, erschöpfen sich nach nur kurzer Zeit die geringen Nahrungsreserven, und der Embryo geht zugrunde. Breitet sich jedoch der Pilz im Cortexgewebe des Protokorms zu stark aus, bedeutet dies ebenfalls den Orchideentod. Auf der anderen Seite kann es auch zu einer zu massiven Pilzverdauung oder Konzentration von Phytoalexinen kommen und der Pilz dabei dezimiert werden. Eine Tatsache, die nicht nur für den Pilz, sondern letztendlich wieder für den Keimling von Nachteil ist. Somit gewährleistet erst ein physiologisches Gleichgewicht zwischen beiden Partnern eine optimale Koexistenz. Hierbei bleibt zu beachten, dass bereits geringfügige Veränderungen der äußeren Umweltbedingungen (z. B. erhöhter Nährstoffeintrag durch Düngung, Trockenlegung, etc.) das empfindliche Gleichgewicht der Pilzsymbiose leicht stören können.

Durch Darstellung dieser Wechselbeziehungen kann schließlich auch Verständnis und Einsicht in die starke Gefährdung des Fortbestandes der Orchideenwelt und damit eine generelle Sensibilisierung für den Schutz von Pflanzen vermittelt werden. Das Beispiel der Orchideenmykorrhiza eignet sich aber auch dafür, um auf *Anpassungserscheinungen* von Pflanzen aufmerksam zu machen. Ein Blick in die Welt unserer einheimischen Orchideenflora zeigt ein ungewöhnlich breit gefächertes Spektrum an unterschiedlichen Lebensräumen und ökologischen Ansprüchen. So existieren Arten sowohl auf leicht sauren als auch auf basischen Böden. Manche Orchideen bevorzugen feuchte Standorte, während andere Individuen überwiegend auf trockenen und nährstoffarmen Magerrasen anzutreffen sind. Obwohl die meisten unserer Orchideen sonnige Habitate besiedeln, sind auch viele Vertreter in der Lage, sehr schattige Standorte in Wäldern als Lebensraum zu nutzen. Die Fähigkeit, sich an so vielfältige und oftmals als ungünstig zu betrachtende Standortfaktoren anzupassen, ist mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit nicht zuletzt auf die Ausbildung der Orchideenmykorrhiza zu-

rückzuführen. Die Entwicklung winziger und endospermloser Samen kann unter Umständen auch als eine Anpassung an eine mykotrophe Lebensweise gedeutet werden. Aufgrund einer externen Ernährung durch die Pilzinfektion wurde eine Speicherung von Reservestoffen in Form von Nährgewebe für die Keimlingsentwicklung unnötig und wahrscheinlich zurückgebildet.

3.1.2 Das Genetische

Neben wissenschaftlichen Grundaussagen zählt zum Exemplarischen Prinzip nach WAGENSCHN (1955) auch die Komponente des **Genetischen**. Bei der Themenauswahl sollte man nach Möglichkeit berücksichtigen, den Rezipienten nicht nur vorgefertigtes Wissen zu präsentieren. Vielmehr sollen, um der Bezeichnung „genetisch“ gerecht zu werden, biologische Einsichten und Erkenntnisse zur jeweiligen Thematik beim Lernenden selbst „entstehen“ bzw. von ihm selbst gewonnen werden. Dem Lernenden soll folglich anhand des konkreten Beispiels auch vermittelt werden können, wie man zu diesem Wissen gekommen ist. Die seit etwa 1990 vorherrschende Lerntheorie des *Konstruktivismus* unterstützt ebenfalls die Umsetzung des genetischen Aspekts. Zudem postuliert diese Lerntheorie, die Lernen als Prozess des Aufbaus von Erfahrungen versteht, eine Einbettung der jeweiligen Thematik in authentische Lernsituationen, da Wissen vom Lernenden aktiv in realen Lebenssituationen konstruiert wird (vgl. STEINMETZ 2000, S. 820). Es stellt sich nun die Frage: Kann am Beispiel der Orchideenmykorrhiza auch die Dimension des Genetischen verwirklicht werden?

Nachdem man die Mykorrhizaforschung (seit FRANK 1885) als eine noch relativ junge biologische Fachdisziplin bezeichnen darf, kann der genetische Aspekt beispielsweise durch eine anschauliche Vermittlung der *Geschichte der Erforschung* der Orchideenmykorrhiza erfüllt werden. Durch eine bildhafte Schilderung der wichtigsten Entdeckungen und Entwicklungsschritte der einzelnen Forscher lässt sich der langsame, aber sukzessive Wissenszuwachs über die orchideoide Mykorrhiza verdeutlichen. Dadurch kann auch zum Ausdruck gebracht werden, dass sich die heutige Wissenschaft noch mit vielen ungelösten Fragen und Problemen beschäftigen muss. Es besteht aber auch die Möglichkeit, Wissen beim Lernenden entstehen zu lassen, indem für den wissenschaftlichen Forschungsstand bedeutsame *Experimente* detailliert beschrieben werden. So kann zum Beispiel der von SMITH (1966) durchgeführte Versuch zur Feststellung der Translokationsfähigkeit von Orchideenpilzen als grundlegende Voraus-

setzung für den Kohlenstofftransport vom Pilz zur Orchidee dargelegt werden. Durch eine anschauliche Beschreibung von Aufbau, Durchführung und Beobachtung des Experiments (radioaktive Isotopen-Markierung) kann das Zustandekommen dieses Faktums eindringlich aufgezeigt werden. Somit lassen sich mit Sicherheit tiefgreifendere Einsichten vermitteln als mit der bloßen Feststellung, dass Mykorrhizapilze befähigt sind, Kohlenstoffverbindungen durch ihre Hyphen zu transportieren. Obwohl empirische Befunde zum genetischen Lernen kaum vorliegen (vgl. BERCK 1999, S. 58), kann angenommen werden, dass diese Methode nicht nur Motivation und Interesse am Forschungsgegenstand wecken, sondern vielmehr das Behalten von Wissen und die Problemlösefähigkeit bei den Rezipienten deutlich verbessern kann.

3.1.3 Begegnung mit Phänomenen

Eng verbunden mit dem Aspekt des Genetischen ist auch die von WAGENSCHNEIDER postulierte **Begegnung mit Phänomenen**. Bereits Johann Amos COMENIUS (1592-1670), der als Wegbereiter des neuzeitlichen Naturkundeunterrichts betrachtet werden darf, betonte in seinem Werk *Didactica magna* (1632) die Bedeutsamkeit der originalen Begegnung mit dem Naturobjekt (vgl. KILLERMANN 1991, S. 24). Dieses heute noch sehr aktuelle und gebräuchliche Prinzip bedeutet vor allem für den Biologieunterricht, dass nach Möglichkeit abstrakten Vermittlungstechniken stets das Realobjekt zu Lehr- und Lernprozessen vorzuziehen ist. Gerade in einer durch Reizüberflutung geprägten Informationsgesellschaft ist es wichtig, sensomotorische Primärerfahrungen durch unmittelbaren Bezug zum Naturobjekt zu vermitteln und dadurch zu Anschaulichkeit und wirklichkeitsgetreuer Vorstellung zu verhelfen. Erfüllt die Beschäftigung mit der Orchideenmykorrhiza auch diesen Parameter des Exemplarischen Prinzips?

Einerseits handelt es sich bei der Pilzsymbiose der Orchideen um ein grundlegendes Naturphänomen, da nicht nur die Familie der *Orchidaceae*, sondern mehr als 80 % aller Landpflanzen - Samenpflanzen, Farne, Bärlappe und Schachtelhalme - (vgl. RABOTNOV 1995, S. 26; vgl. RITTER 1985, S. 25) mit Pilzen vergesellschaftet sind und Mykorrhizabildung als eine Art „Nahrungsbeschaffungssystem“ aufweisen. Andererseits entziehen sich jedoch die ernährungsphysiologischen Prozesse und Wechselwirkungen zwischen Orchideen und Pilzen einer unmittelbaren Beobachtung und machen somit eine originale Begegnung *sensu stricto* un-

möglich, da sie sich im intrazellularen Bereich des Wurzelrindengewebes der Orchidee abspielen. Um die Struktur und Funktionsweise der orchideoiden Mykorrhiza einer breitgefächerteren Zielgruppe anschaulich näher bringen zu können, benötigt man daher ein geeignetes Medium, das diese komplexen Abläufe didaktisch reduziert und leicht verständlich zur Darstellung bringt. Eine Begegnung mit Phänomenen wird im Rahmen der Orchideenmykorrhiza somit erst durch den Einsatz angemessener und didaktisch aufbereiteter Medien möglich.

3.1.4 Das Fundamentale

Als abschließender aber zentraler Aspekt des Exemplarischen Prinzips ist die Komponente des **Fundamentalen** anzusehen. Themen mit exemplarischem Charakter sollten demnach beim Rezipienten grundlegende, existentielle Einsichten und Erkenntnisse bewirken, „*die unser Selbstverständnis in Frage stellen, entscheidend verändern oder erweitern*“ (BERCK 1999, S. 59). Welche fundamentalen Erfahrungen oder Orientierungshilfen für unser Verhalten können bei einer Beschäftigung mit der Orchideenmykorrhiza vermittelt werden, so dass letztendlich ein sogenanntes „Aha-Erlebnis“ beim Lernenden ausgelöst wird?

Bei einer Betrachtung der Familie der Orchideen fallen bereits verschiedene fundamentale Aspekte auf. So handelt es sich hierbei nicht nur um die vermutlich größte Pflanzenfamilie der Erde mit weltweiter Verbreitung, sondern um Pflanzen, die durch ihre einzigartige Vielgestaltigkeit und enormen Formenreichtum, insbesondere aber durch ihre atemberaubende Schönheit auffallen. Aus diesem Grund beschäftigen sich nicht nur Biologen und Botaniker, sondern hauptsächlich interessierte Laien wie Orchideenfreunde, Hobbygärtner sowie Züchter mit dieser Thematik, was die Anzahl an Orchideengesellschaften und -vereinen sowie Arbeitsgemeinschaften weltweit beweist. Als fundamental anzusehen ist die Tatsache, dass viele „Orchideen-Novizen“ sehr erstaunt sind zu hören, dass auch in unserer heimischen Flora mehrere Orchideenarten (v. a. *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Orchis*) beheimatet und aufzufinden sind. Durch solche grundlegenden biologischen Einsichten kann nicht nur der Sinn für das Schöne in der Natur gefördert, sondern auch zur Achtung vor dem Lebendigen und schließlich zu verantwortungsbewusstem Verhalten gegenüber der Natur und Umwelt geführt werden. Ein fundamentaler Gesichtspunkt kann zudem darin gesehen werden, dass mehr als 80 % aller Gefäßpflanzen mykorrhiziert sind und die Vorteile einer Koexistenz mit Pilzen, nämlich eine erhöhte Nährstoff- und Wasserzufuhr, nutzen. RABOTNOV (1995) nennt verschiedene

Gründe für Pflanzengruppen, die keine Mykorrhiza ausbilden (z. B. Insektivoren erhalten Mineralstoffe aus der Verdauung von Beutetieren). Obwohl ich vor meiner Auseinandersetzung mit der Orchideenmykorrhiza bereits einige Kenntnisse zum Thema Mykorrhiza hatte, war ich über den hohen Anteil mykorrhizierter Pflanzen sehr erstaunt. Außerdem verwunderte mich, dass ein solch bedeutsames Naturphänomen, das in Form der ektotrophen Mykorrhiza hauptsächlich bei Waldbäumen und als VAM (häufigster Mykorrhizatypus) neben fast allen *Angiospermae* auch bei unseren Kulturpflanzen anzutreffen ist, keine wichtigere Rolle im schulischen Biologieunterricht einnimmt. Insofern kann ich hier von meinem persönlichen „Aha-Erlebnis“ sprechen.

Die Struktur der winzigen Orchideensamen vermittelt zunächst fundamentale Einsichten in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza. Da im Embryo kein Endosperm ausgebildet wird und die begrenzten Reservestoffe (Proteine und Lipide) noch nicht mobilisiert werden können, ist der Orchideenkeimling bald von der Infektion eines geeigneten Wurzelpilzes abhängig. Dieser versorgt das Protokorm mit lebenswichtigen Nährstoffen, die der Endophyt im Substrat aufnimmt und durch seine Hyphen in das Orchideengewebe transportiert (Keimlingsmykorrhizie als Grundproblem). Ohne eine solche externe Nahrungshilfe wäre nicht nur die Existenz einiger Vertreter, sondern die der gesamten Familie der Orchideen nicht möglich und die weltweite Artenvielfalt (Diversität) wäre um einen Anteil von 7 % aller Blütenpflanzen ärmer. Das ökologische Gleichgewicht, das hauptsächlich von der Vielzahl verschiedener Arten stabil gehalten wird, könnte durch das Fehlen dieser Pflanzenfamilie somit empfindlich gestört werden. Die möglichen Folgen des Fehlens einer solchen Masse an verschiedenen Arten für die weltweite Biosphäre kann an dieser Stelle nicht einmal erahnt werden. Im Vergleich zu anderen Formen der Pilzsymbiose zeichnet sich die Orchideenmykorrhiza hinsichtlich der Ernährungsphysiologie durch einen einseitigen Stoffaustausch zugunsten der Orchidee aus. Während der Pilz die Orchidee mit energiereichen Kohlenhydraten (z. B. Trehalose) versorgt, konnte bisher noch kein empirischer Nachweis für eine ernährungstechnische Gegenleistung der Orchidee erbracht werden. Zudem wird der in das Cortexgewebe eindringende Endophyt nach einer gewissen Zeit von der Orchidee phagozytiert und abgetötet. Aus diesem Grund sprechen viele Autoren (z. B. LEWIS 1973) in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza auch von nekrotrophen Parasitismus. Es stellt sich nun folgende Frage: **Warum** wählt ein durch seine saprophytäre Lebensweise von der Orchidee eigentlich unabhängiger Organismus ein symbiotisches Zusammenleben mit Orchideenwurzeln, wenn einerseits kein Vorteil für den Pilz ersichtlich ist und andererseits der Symbiont am Ende abgetötet und verdaut wird?

Hat sich die Phylogenese der Orchideenmykorrhiza irrtümlicherweise zu ihrer heutigen Ausprägung entwickelt? Diese Grundsatzdiskussion impliziert einen bisher unerforschten Vorteil für den Pilz, der vielleicht weniger ernährungsphysiologischer als vielmehr ökologischer Natur (Orchidee als ökologische Nische?) sein könnte. Auch wenn eine solche Grundsatzfrage nicht direkt beantwortet werden kann, führt sie dennoch zu einem tiefergreifenden Verständnis dieser komplexen Wechselbeziehungen zwischen Orchideen und Pilzen.

Nach dieser ausführlichen Analyse hinsichtlich des didaktischen Stellenwerts der Orchideenmykorrhiza kann festgestellt werden, dass die vier Komponenten des Exemplarischen Prinzips nach WAGENSCHNEIDER (1955) gleichzeitig erfüllt werden. Insofern ist die **Relevanz** einer didaktischen Aufbereitung dieser komplexen Thematik zu rechtfertigen. Die Konzeption WAGENSCHNEIDERS beinhaltet, obwohl nicht explizit angesprochen, neben den vier Kriterien des Elementaren, Genetischen, Fundamentalen und der Begegnung mit Phänomenen auch Methoden der Selbsttätigkeit. Somit zeigt sich der exemplarische Charakter vor allem auch durch die Möglichkeit, sich selbständig mit der betreffenden Materie auseinander zu setzen. Diese Forderung kann in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza nur durch den Einsatz **interaktiver Medien** verwirklicht werden.

3.2 Wahl des Mediums zur Präsentation der Orchideenmykorrhiza

Nach einer Auseinandersetzung mit dem didaktischen Stellenwert, der mögliche Gründe für die Notwendigkeit einer methodisch-didaktischen Konzeption der Orchideenmykorrhiza eindeutig aufzeigt, soll nun dargelegt werden, auf welche Art und Weise eine Visualisierung der vorliegenden Thematik realisiert werden kann. Da die Struktur und Funktionsweise der Orchideen-Pilz-Assoziation von sehr komplexer Natur und zudem einer unmittelbaren Beobachtung nicht zugänglich ist, eignen sich für eine anschauliche und verständliche Darstellung nur ganz bestimmte **Medien**. Im folgenden Abschnitt soll durch einen Vergleich traditioneller Medien und moderner Multimedia-Systeme der Mehrwert dieser auch als „Neue Medien“ bezeichneten Hilfsmittel aufgezeigt werden. Die didaktische Qualität moderner Medien führt letztendlich zu der Entscheidung, eine *multimediale Anwendung* zur Veranschaulichung der Orchideenmykorrhiza einzusetzen und zu nutzen.

3.2.1 Vergleich von traditionellen Medien und Multimedia-Systemen

„Lehren ist zwar ohne Hilfsmittel, aber nicht ohne Medien möglich“ (KERRES 2001, S. 12). Obwohl in unserer heutigen Informationsgesellschaft überall der Begriff der Medien auftaucht, bestehen diesbezüglich unterschiedliche Auffassungen und Bedeutungsdimensionen. Generell bezeichnet man als **Medium** aber ein Mittel zur Verbreitung und Darstellung von Informationen. Beispiele von Medien sind Text, Graphik, Bild, Sprache, Geräusche und Musik. Nach STEINMETZ (2000, S. 8f) lassen sich verschiedene Arten von Medien wie Perzeptions-, Repräsentations-, Präsentations-, Speicher-, Übertragungs- sowie Informationsaustauschmedien unterscheiden. Dies zeigt, dass ein weites Verständnis von Medien existiert und daraus das Problem einer Begriffsbestimmung erwächst. In der Mediendidaktik wird grundsätzlich zwischen Bildungsmittel und Bildungsmedien unterschieden. Unter Bildungsmittel sind Gegenstände und Gerätschaften in didaktischen Kontexten zu verstehen, die zur Veranschaulichung oder Übungszwecken eingesetzt werden. Hierzu zählen generische Hilfsmittel, Medien die Sachverhalte schrittweise vor den Augen der Rezipienten entstehen lassen können, wie Tafel, Overheadprojektor, aber auch Rechner, Modem oder der Internet-Anschluss. Als eigentliches Bildungsmedium werden aber didaktisch aufbereitete Medieninhalte wie Folien für den Tageslichtprojektor oder aber Computer-Lernprogramme angesehen. Diese Differenzierung zeigt die von KERRES (2001) betonte Doppeldeutigkeit des Medienbegriffs. Somit

sind unter dem Begriff Medium einerseits eine medientechnische Apparatur (*delivery system*) zur Speicherung, Wiedergabe, Transport, Austausch und Abruf von Informationen sowie ein medialer Inhalt (*media content*) in Form didaktisch aufbereiteter Information zu verstehen (vgl. KERRES 2001, S. 19f; vgl. WEIDENMANN 1997, S. 66). Welches Medium erscheint nun angemessen, um die Orchideenmykorrhiza zu präsentieren und einem breiten Publikum zugänglich zu machen? Eine Gegenüberstellung traditioneller Unterrichtsmittel und moderner Multimedien soll die Wahl eines speziellen Darstellungsmittels erleichtern.

3.2.1.1 Traditionelle Medien

Traditionelle Medien des Unterrichts wie Tafel, Hefte, Bücher, Karten, Schaubilder, Photos, Diapositive, Schallplatten, Tonkassetten, CDs, Videos und Filme liefern als Ersatz der Wirklichkeit Sekundärerfahrungen und enthalten ebenso wie moderne Multimedien visuelle und auditive Informationen, die unter Umständen auch miteinander kombiniert werden können. Der methodische und didaktische Einsatz solcher Medien erfolgt meist zur Darstellung kognitiver Inhalte, zur Veranschaulichung sowie zu Motivationszwecken. Für Wiederholungen, Vertiefungen und Zusammenfassungen finden diese Hilfsmittel weitaus seltener Verwendung. Somit wird in erster Linie eine sogenannte „Enrichment-Funktion“ erfüllt (vgl. BAUER 1997, S. 379). Nach Forderungen der Biologiedidaktik werden traditionelle Medien hauptsächlich eingesetzt, wenn eine unmittelbare Begegnung mit der Wirklichkeit nicht möglich ist oder aber sehr abstrakte biologische Vorgänge aufgezeigt werden sollen, die mit freiem Auge nicht erfasst werden können. Nicht selten greift man auf didaktisch aufbereitete Veranschaulichungsmittel wie Stopfpräparate, Diapositive oder Videofilme zurück, die sich auf Wesentliches beschränken und Idealtypisches zum Ausdruck bringen. Vorteile solcher Medien zeigen sich beispielsweise in der Realitätsnähe sowie in der raschen Einsetzbarkeit und steten Wiederholbarkeit (z. B. bei Dias). Mit Hilfe leicht bedienbarer Videofilme lassen sich morphologische und physiologische Bewegungsabläufe in Tier- und Pflanzenreich demonstrieren. Darüber hinaus dienen auch Zeitlupe, Zeitraffer, Röntgenaufnahmen sowie der Einsatz von Trickfilm der Visualisierung vieler Vorgänge, die ansonsten nur schwer zu verdeutlichen wären (vgl. KILLERMANN 1991, S. 173ff). Trotz vieler weiterer Gunstfaktoren, zeigen traditionelle Unterrichtsmittel im Vergleich mit modernen Multimedien auch Nachteile. Die Informationen traditioneller Medien werden auf unterschiedlichen Datenträgern wie Papier, Karton oder

Kunststoff (z. B. Modelle, Filmmaterial, Ton- oder Videobänder) gespeichert. Für eine Präsentation solcher Datentypen benötigt man daher entsprechende Abspielgeräte wie Dia-, Overhead- oder Filmprojektoren, Kassetten- oder Videorecorder. Aufgrund der hohen Anschaffungskosten stehen solche Geräte oftmals nur in geringer Anzahl zur Verfügung oder sie sind nur mit Aufwand (z. B. Kreisbildstelle) zu besorgen. Ein wesentlicher Nachteil traditioneller Medien liegt jedoch primär an der Technik der Informationsspeicherung. Anders als bei Multimedien sind sämtliche visuellen und auditiven Inhalte traditioneller Medien (meist) nicht digitalisiert, sondern in analoger Form auf externen Datenträgern wie Ton- oder Videoband gespeichert. Dadurch wird einerseits ein unmittelbarer Zugriff auf bestimmte Inhalte und Sequenzen enorm erschwert. Andererseits ist eine Kombination unterschiedlicher Datenträger oder Medien meist sehr aufwendig (z. B. synchrone Verbindung von Tonband und Dias), wenn nicht sogar unmöglich (vgl. BAUER 1997, S. 379; vgl. KERRES 2001, S. 13ff).

Traditionelle Medien erscheinen für heutige Lernzwecke oftmals als unzureichend, da ihre Möglichkeiten zur interaktiven Nutzung weitgehend fehlen oder aber auf ein Mindestmaß wie z. B. das Vor-, Zurückspulen oder Anhalten von Videokassetten beschränkt sind. Obwohl die Aktivität der Rezipienten durch Beobachtungsaufträge oder auch eingebaute Lernfortschrittskontrollen angeregt werden kann, wird eine Realisierung von Interaktionsmöglichkeiten im Sinne multimedialer Anwendungen mit Hilfe traditioneller Medien nicht gewährleistet. Gerade auf dem Gebiet moderner Fachdisziplinen wie Biotechnologie und Gentechnik ist der Faktor „Aktualität“ von besonderer Bedeutsamkeit. Traditionelle Medien wie Bücher, Filme, etc. zeigen jedoch auch die Problematik der Aktualisierbarkeit. Aufgrund des rasanten Wissenszuwachs in einer modernen Informationsgesellschaft und der langen Planungs- und Gestaltungsphase didaktischer Anschauungsmittel kann zum Zeitpunkt der Veröffentlichung ein solches Medium bereits „veraltet“ bzw. ergänzungsbedürftig sein. Somit sind derartige Medien oftmals bereits kurz nach dem Erwerb nicht mehr auf dem aktuellsten Informationsstand und daher für Lehr- und Lernprozesse nur bedingt geeignet.

3.2.1.2 Multimedia-Systeme - Neue Medien

Der relativ neue Begriff **Multimedia** wurde erst zu Beginn der neunziger Jahre mit der Verbreitung leistungsfähiger Computer publik und wird ebenfalls nicht einheitlich gebraucht. Aus diesem Grund existieren wiederum sehr mannigfaltige Definitionen dieses heutzutage geradezu inflationär gebrauchten Begriffes. In erster Linie kann Multimedia als Oberbegriff für eine Vielzahl technischer Systeme aus dem Medien-, Computer- und Kommunikationssektor betrachtet werden, die einerseits auf digitaler Technologie basieren, interaktive Nutzung ermöglichen, sowie dazu befähigt sind, verschiedene Medien- bzw. Informationstypen wie Texte, Grafiken, Audio und Bewegtbild miteinander zu integrieren. Diese drei gemeinsamen Merkmale kennzeichnen im wesentlichen Multimedia-Systeme (vgl. BAUER 1997, S. 378; vgl. KERRES 2001, S. 13ff). STEINMETZ (2000) bevorzugt eine technische Definitionsweise und betont als Merkmal von Multimedia vor allem die Kombination statisch-zeitunabhängiger (diskreter) Informationen wie Text und Graphik mit dynamisch-zeitabhängigen Audio- oder Bewegtbildinformationen. Er weist auch darauf hin, dass nicht jede beliebige Kombination von Medien den Begriff Multimedia rechtfertigt. *“Von Multimedia in unserem Sinn sollte man jedoch erst reden, wenn sowohl diskrete als auch kontinuierliche Medien betrachtet werden. Ein Textverarbeitungsprogramm mit eingebundenen Bildern ist in diesem Sinn keine Multimedia-Anwendung“* (STEINMETZ 2000, S. 12). Ein Multimedialium muss demnach sowohl zeitunabhängige (Text, Graphik) als auch zeitabhängige Informationen (Audio, Video) enthalten. Als Beispiel für eine multimediale Anwendung kann ein interaktives Lernprogramm am Computer betrachtet werden, unabhängig davon, ob es „offline“ als CD-ROM-Version oder „online“ im Internet bereitgestellt wird. In der Literatur wird oftmals die Abkürzung CBT (*computer based training*) als Oberbegriff für verschiedenartige Formen der Computernutzung zu Lernzwecken verwendet. Die didaktische Nutzung des *World Wide Web* (WWW) als Internet-Dienst wird hingegen als WBT (*web based training*) bezeichnet. Der Begriff „*Elearning*“ umfasst schließlich sämtliche internetbasierten Lehr- und Lernangebote (vgl. KERRES 2001, S. 14).

3.2.1.2.1 Digitale Technik

Im Gegensatz zu den traditionellen Unterrichtsmitteln zeigen moderne Multimedien den grundlegenden Vorteil der **digitalen Technologie**. Alle visuellen und auditiven Informationen werden digitalisiert und können dadurch auf einem einzigen System, meist mit großen Speicherkapazitäten in Form von Festplatte oder CD-ROM, verarbeitet werden. Dadurch entfallen auf der einen Seite die hohen Anschaffungskosten für unterschiedlichste Abspielgeräte, andererseits ermöglicht eine Digitalisierung eine sogenannte Medienintegration. Dies bedeutet, dass verschiedene Informationstypen wie Text, Graphik, Audio und Bewegtbilder auf einem einheitlichen Datenträger wie z. B. dem Computer miteinander kombiniert werden können. Diese **Medienintegration** ermöglicht es, anders als bei einem herkömmlichen Ton- oder Videoband, gezielt auf einzelne Textpassagen, Bilder oder Videosequenzen unmittelbar und ohne lange Spulzeiten zuzugreifen. Somit stehen multimedialen Anwendungen für Präsentations- und Anschauungszwecke gleichzeitig sämtliche „Werkzeuge“ traditioneller Medien zur Verfügung und erlauben neuartige didaktische Einsatzmöglichkeiten und Zugangsweisen zu Inhalten, die mit herkömmlichen Methoden nur unzureichend visualisiert werden konnten. Zudem besteht aufgrund dieser Technologie auch die Möglichkeit, virtuelle Gegenstände oder künstliche Welten (*Virtual Reality*) zu schaffen und für Lernzwecke zu nutzen. Multimediale Präsentationen können außerdem kostengünstig von jedermann selbständig gestaltet, auf einfache Weise vervielfältigt und über CD-ROM oder Online-Systeme verbreitet werden. Die digitale Technik gewährleistet darüber hinaus eine rasche Austauschbarkeit der Daten und ermöglicht dadurch jederzeit eine Aktualisierung der Inhalte (vgl. BAUER 1997, S. 380).

3.2.1.2.2 Kommunikationsmöglichkeiten

Digitale Multimedien verfügen im Gegensatz zu traditionellen Unterrichtsmitteln über eine unwahrscheinliche Vielfalt an interpersonellen **Kommunikationsvarianten**, die besonders heute durch die Verwendung von Internet-Ressourcen effektiv genutzt werden können. Zu Beginn der neunziger Jahre (1993) wurde mit der Einführung des Internets das wahrscheinlich erfolgreichste Informationssystem der Menschheit geschaffen. Aus technischer Sicht ist das Internet als ein weltumspannendes Netzwerk von Computern zu verstehen, das über ein charakteristisches Transportprotokoll (TCP/IP) einen weltweiten sowie multimedialen Informationsaustausch ermöglicht. Das Internet bietet eine Reihe von Diensten wie E-Mail und Mai-

linglisten, Newsgroups, Talk, Internet Relay Chat (IRC), Multi User Dungeon/Dimension (MUD), File Transfer Protokol (FTP), Telnet, Gopher sowie das *World Wide Web* (WWW; W3; Web) an, mit denen verschiedene Formen der Kommunikation möglich werden (vgl. DÖRING 1997, S. 305ff; vgl. HOLZINGER 2000, S. 205ff). So können über das Internet auditive oder visuelle Informationen bei zeitgleicher Anwesenheit von Personen (synchrone Kommunikation) oder aber für den zeitversetzten Abruf (asynchrone Kommunikation) zwischen einzelnen Personen oder Gruppen übertragen und für kooperative Arbeits- und Lernprozesse genutzt werden. Obwohl man den Kritikpunkt der sozialen Isolation infolge computergestützter Lernangebote anführen könnte, müssen Internet-Ressourcen als Kommunikationsmedien verstanden werden, die gemeinschaftsbildendes-soziales, methodisch vielfältiges, autonomes und selbstbestimmtes sowie individualisiertes Lernen fördern (vgl. GERTSCH 1999, S. 9). Dieses breite Spektrum an Kommunikationsmöglichkeiten war letztendlich auch ausschlaggebend für eine zukünftige Realisierung „Virtueller Universitäten“, die durch den orts- und zeitunabhängigen Zugang ein weltweites Vorlesungs- und Seminarangebot für jedermann möglich machen könnten (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 207; vgl. KERRES 2001, S. 13).

	zeitversetzte Kommunikation	zeitgleiche Kommunikation
2 Personen	Email	privater Chat, Talk
begrenzte Gruppe	Mailingliste	IRC-Kanal, MUD
Masse	Newsgroup, WWW	

Tab. 3-1 **Kommunikationsmöglichkeiten** im Internet. Ein großer Vorteil liegt besonders darin, dass man differenziert nach Teilnehmerzahl und Zeitdimension zwischen zeitgleicher und zeitversetzter Kommunikation wählen kann (aus DÖRING 1997: S. 310).

3.2.1.2.3 Interaktivität

Der Einsatz moderner Multimedien für Lernprozesse erlaubt insbesondere vielfältige Möglichkeiten der **interaktiven Nutzung**. Gerade durch diese Eigenschaft grenzen sich moderne Multimedien von den traditionellen, meist linearen AV-Medien, ab. Der Begriff der Interaktivität wird häufig im Computer- und Kommunikationsbereich verwendet und kann als wesentliches Kennzeichen von Multimedia und Hypermedia angesehen werden (vgl. HAACK 1997). Der aus dem Lateinischen abgeleitete Begriff (lat.: *inter*: zwischen; *agere*: handeln, tun) bezeichnet seit den achtziger Jahren in erster Linie das „Miteinander-in-Verbindung-treten“ von Mensch und Maschine, so dass sich auch die Bezeichnung „Mensch-Computer Interaktion“ (HCI: *Human-computer-interaktion*) etabliert hat. Die Interaktivität bezieht sich somit vornehmlich auf Computersysteme und beschreibt deren Software-Eigenschaften, die dem Benutzer eine Reihe von Steuerungs- und Eingriffsmöglichkeiten innerhalb eines Computerprogramms bieten. Der Anwender interaktiver Lernprogramme kann neben verschiedenen Auswahlmöglichkeiten (z. B. über Darstellungs- oder Interaktionsform präsentierter Inhalte, assoziativer oder sequentiell-linearer Lernweg, individuelles Lerntempo, etc.) auf bestimmte Informationen zugreifen („Zurück“; „Weiter“) ohne das gesamte Programm absolvieren zu müssen. Darüber hinaus kann er Rückmeldungen über systeminterne Bewegungen oder den persönlichen Lernfortschritt einholen sowie Hilfen eines integrierten Tutors in Anspruch nehmen. Die aktive Rolle des Nutzers und die Freiheitsgrade der Auswahl stehen im Vordergrund interaktiver Programme und können daher als konstituierend für die Interaktivität angesehen werden. Somit wird der Anwender interaktiver Lernangebote nicht nur Empfänger von präsentierten Informationen, sondern er kann selbständig durch Verwendung entsprechender und benutzerfreundlicher Bedienelemente Aktionen auslösen und damit gezielt auf den Lernprozess einwirken. Durch die Realisierung von Interaktivität können pädagogisch-didaktische Grundsätze erfüllt werden, da durch die aktive Einbeziehung des Anwenders in konkrete Lernsituationen und die Berücksichtigung individueller Bedürfnisse nicht nur das Prinzip der Motivierung, sondern vor allem entdeckendes, assoziatives, handlungsorientiertes sowie individualisiertes Lernen ermöglicht wird. Die Notwendigkeit und Überlegenheit des Einsatzes interaktiver Medien zu Lehr- und Lernzwecken ist somit auch aus pädagogischer und didaktischer Sicht offensichtlich (vgl. BAUER 1997, S. 381; vgl. HAACK 1997, S. 152f).

3.2.1.2.4 Multicodierung und Multimodalität

WEIDENMANN (1997a) kritisiert die häufig in der Literatur dargestellten Definitionen des Begriffes Multimedia, da sie in erster Linie nur die Integration von Text, Graphik, Pixelbilder, Video und Audio betonen und wesentliche psychologische und medienwissenschaftliche Aspekte außer acht lassen. Nach seiner Auffassung sind für die Forschungstätigkeit im Informations- und Lernbereich differenziertere Begrifflichkeiten notwendig, die neben den allgemeinen Kennzeichen von Multimedia insbesondere auch die Kategorien der **Codierung** und der **Modalität** berücksichtigen. Unter Codierung versteht man die Präsentation von Informationen wie Text oder Bild in sprachlicher oder symbolhafter Form. Generell lassen sich hierbei das verbale, pikturale sowie das Zahlensystem als häufig verwendete Codes nennen. Die Sinnesmodalität betrifft die Sinnesorgane (auditiv, visuell, haptisch, etc.), mit denen mediale Angebote wahrgenommen werden. Bezieht man diese beiden Kategorien auf die bereits oben erwähnte Definition von Multimedia, so wird deutlich, dass es sich um eine sehr unsystematische Beschreibung handelt, da zwei inhaltliche (Text, Graphik) und eine technische Codierung (Pixelbilder), ein Medium (Video-Technologie) sowie eine Sinnesmodalität (Audio) vermischt werden.

Medium	<u>monomedial:</u> <ul style="list-style-type: none"> • Buch • Videoanlage • PC und Bildschirm 	<u>multimedial:</u> <ul style="list-style-type: none"> • PC+CD-ROM-Player • PC+Videorecorder
Codierung	<u>monocodal:</u> <ul style="list-style-type: none"> • nur Text • nur Bilder • nur Zahlen 	<u>multicodal:</u> <ul style="list-style-type: none"> • Text mit Bildern • Graphik mit Beschriftung
Sinnesmodalität	<u>monomodal:</u> <ul style="list-style-type: none"> • nur visuell (Text, Bilder) • nur auditiv (Rede, Musik) 	<u>multimodal:</u> <ul style="list-style-type: none"> • audiovisuell (Video, CBT-Programme mit Ton)

Tab. 3-2 **Differenzierung** medialer Angebote. Diese Unterscheidung zeigt, dass häufig gebrauchte Multimedia-Definitionen oftmals wichtige Aspekte nicht berücksichtigen (aus WEIDENMANN 1997a).

Aus diesem Grund sollten nach WEIDENMANN (1997a) die Kriterien *Multimedialität*, *Multicodalität* und *Multimodalität* für eine exakte und eindeutige Beschreibung multimedialer Angebote Verwendung finden. Von multimedialen Angeboten ist die Rede, wenn Informationen einerseits auf unterschiedlichen Speicher- und Präsentationstechnologien verteilt sind, jedoch gleichzeitig auch auf einer Benutzerplattform integriert präsentiert werden können. Multicodalität wird erfüllt, wenn die Informationen mit verschiedenen Symbolsystemen wie Sprache, Zeichnungen oder Zahlen codiert werden. Multimodale Angebote liegen schließlich vor, wenn unterschiedliche Sinne oder Modalitäten angesprochen werden.

Die differenzierte Betrachtungsweise WEIDENMANNs zeigt deutlich, dass es sich bei Multicodierung und Multimodalität nicht nur um Kennzeichen, sondern insbesondere um wesentliche **Vorteile** multimedialer Angebote handelt. Diese werden jedoch von vielen Seiten nicht beachtet bzw. gering geschätzt. WEIDENMANN (1997a) wendet diese beiden Kategorien auf häufig gebrauchte Aussagen („naive Annahmen“) über die Wirkung von Multimedien auf Lehr- und Lernprozesse an und relativiert diese mit Hilfe seiner Erkenntnisse. In vielen Publikationen wird folgendes Argument für den Einsatz von Multimedien oftmals gebraucht: „*Multimedia spricht mehrere Sinneskanäle an; das verbessert das Behalten.*“ Zur Veranschaulichung begegnet man dabei einer Variante der Abb. 1, die auf einer einfachen Summierungstheorie der Beteiligung unterschiedlicher Sinnesmodalitäten beruht (Hören 20 %, Sehen 30 %, Hören und Sehen 20 % + 30 % = 50 %). Auf der Suche nach einer wissenschaftlichen Quelle dieser Abbildung wird man sich jedoch vergeblich bemühen.

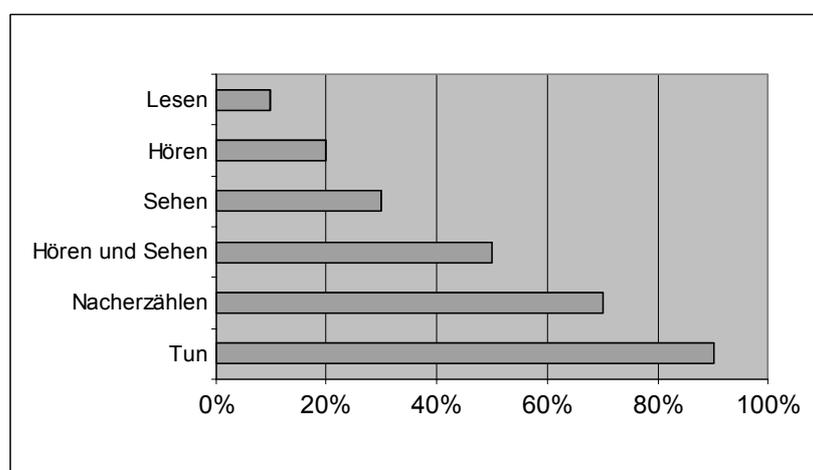


Abb. 3-1 **Naive Annahmen** über die Wirkung von Sinnesmodalitäten und Lernaktivitäten auf das Behalten, basierend auf einer einfachen Summierungstheorie. Obwohl man dieser Statistik oft begegnet, fehlt eine wissenschaftliche Fundierung (aus WEIDENMANN 1997a).

Bei genauerer Betrachtung dieser Tabelle kann man feststellen, dass auch in diesem Fall die beiden Begriffe der Sinnesmodalität und der Codierung nicht unterschieden werden. Während es sich bei Sehen und Hören um modalitätsspezifische (visuell, auditiv) Aktivitäten handelt, repräsentieren Lesen und Nacherzählen codespezifische Tätigkeiten (verbales Symbolsystem). Aus diesem Grund modifiziert Weidenmann das häufig benutzte Argument und relativiert es folgendermaßen: *„Multicodierte und multimodale Präsentation kann in besonderer Weise eine mentale Multicodierung des Lerngegenstandes durch den Lerner stimulieren. Dies verbessert die Verfügbarkeit des Wissens“* (WEIDENMANN 1997a, S. 80). Zwei weitere naive Annahmen, nämlich *„Multimedia ist abwechslungsreich. Das motiviert die Lerner“* und *„Multimedia aktiviert die Lerner“* werden von ihm aus der Sicht seiner Befunde und Analysen für Multimedia, Multicodierung und Multimodalität ebenfalls relativiert und korrigiert.

3.2.1.2.5 Anpassungsfähigkeit

Interaktive Medien besitzen neben den bereits aufgeführten Vorteilen zudem die wichtige Eigenschaft der **Anpassungsfähigkeit** (Adaption). Anders als bei herkömmlichen Medien besteht nämlich die Möglichkeit, computergestützte Anwendungen so zu programmieren, dass ihre Funktionalität an die individuellen Bedürfnisse und Voraussetzungen der Benutzer angepasst wird. Dies ist von besonderer Bedeutsamkeit, da sich Benutzer multimedialer Informationssysteme hinsichtlich des Ausmaßes an Unterstützung stark unterscheiden. So gibt es einerseits Anwender, die mit dem Umgang des Informationssystems vertraut sind und gezielt nach bestimmten Inhalten suchen (*„Experten“*), während *„Novizen“* sich weder im Umgang mit Informationssystemen, noch mit dem eigentlichen Gegenstandsbereich auskennen. Der Lernpsychologe LEUTNER (1997) differenziert die Anpassungsfähigkeit von Computersystemen an den Benutzer mit den beiden Begriffen der Adaptierbarkeit und Adaptivität. Diese beschreibt er wie folgt: *„Ein System ist dann adaptierbar, wenn es durch externe Eingriffe an veränderte Bedingungen angepasst werden kann. (...) Ein System ist dann adaptiv, wenn es sich selbständig an veränderte Bedingungen anzupassen vermag“* (LEUTNER 1997, S. 142f). Eine Anpassung des Computersystems an individuelle Voraussetzungen des Benutzers kann auf unterschiedliche Art und Weise geschehen. Eine Adaption der Aufgabenschwierigkeit kann zum Beispiel realisiert werden, indem - ausgehend von Aufgaben in verschiedenen Schwierigkeitsstufen - die lernende Person bei einer richtigen Antwort unmittelbar zu einer nächsthöheren Stufe geleitet wird, während eine falsche Antwort den Anwender wieder zur

nächstniedrigen Kategorie zurückverweist. Empirische Untersuchungen belegen, dass durch solche Methoden, die mit traditionellen Medien undenkbar wären, effektive Lernergebnisse erzielt werden können. Obwohl adaptive Systeme einen deutlichen Lernerfolg erwarten lassen, stellt LEUTNER die adaptive Gestaltung multimedialer Lehr- und Informationssysteme aufgrund der aufwendigen Diagnostik, z. B. implementierter Fehleranalysen, in Frage (vgl. LEUTNER 1997, S. 146).

Der Vergleich zwischen traditionellen und modernen Medien zeigt eindeutig den **Mehrwert** multimedialer Anwendungen zu Lehr- und Lernzwecken. Moderne Multimedien weisen spezifische Eigenschaften wie Interaktivität, Multicodalität und Multimodalität sowie Adaptierbarkeit und Adaptivität auf. Zudem bieten sie neben der bedeutsamen Medienintegration zahlreiche Kommunikationsmöglichkeiten zu Informationszwecken. Zusammenfassend kann somit festgestellt werden, dass gerade diese Art von Medien für eine Visualisierung der Orchideenmykorrhiza geeignet ist. Trotzdem muss aber darauf hingewiesen werden, dass es sich bei Multimedien nicht um ein „Allheilmittel“, sondern vielmehr um eine Bereicherung und Ergänzung konventioneller Medien für methodisch-didaktische Zwecke handelt.

3.2.2 CD-ROM *versus* World Wide Web

Die Gegenüberstellung im vorhergehenden Abschnitt verdeutlicht, dass sich der Einsatz eines multimedialen Lernangebotes zur Vermittlung der Struktur und Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza nicht zuletzt wegen der Integration verschiedener bislang in getrennten Medien gespeicherter Informationen (wie Text, Bilder, Bewegtbilder) hervorragend eignet. Da die meisten Multimedia-Anwendungen zu Lehr- und Lernzwecken auf **CD-ROM** gespeichert oder aber über den populärsten Internet-Dienst, nämlich das *World Wide Web* (WWW), bereitgestellt werden, soll an dieser Stelle diskutiert werden, welches dieser beiden computergestützten Multimedia-Systeme (*sensu lato*) eine anschauliche didaktische Konzeption der Orchideenmykorrhiza ermöglicht. Da das Medium Internet grundsätzlich über die selben Eigenschaften und Darstellungsmöglichkeiten wie eine CD-ROM-Version verfügt, zudem aber noch zusätzliche Qualifikationen aufweist, soll der Einsatz des *World Wide Web* für ein didaktisch konzipiertes Lernprogramm bevorzugt werden.

3.2.2.1 Gemeinsamkeiten

Wenn man die beiden Speicher- oder Distributionsmedien CD-ROM (*compact disk - read only memory*) und Internet gegenüberstellt, kann man feststellen, dass diese beiden Arten von Medien einige Gemeinsamkeiten aufzeigen. Beide basieren auf digitaler Technologie und ermöglichen dadurch eine parallele Verfügbarkeit verschiedener Darstellungsformen. Somit können sowohl mit einer auf CD-ROM gespeicherten, als auch über das WWW bereitgestellten Multimedia-Anwendung beliebige Informationseinheiten und Prozesse nicht nur durch den Einsatz von Text und Bild, sondern vielmehr durch Animationen, Simulationen, Video- und Audiosequenzen veranschaulicht werden. Zudem sind mit beiden *delivery systems* verschiedene Formen der Interaktivität (z. B. Auswahl von Lernstrategien, der Navigationsart oder der bevorzugten Präsentationsform) zu realisieren. Kurzum beide Systeme ermöglichen und erfüllen die grundlegenden Eigenschaften von Multimedien (vgl. BAUER 1997, S. 378).

3.2.2.2 Das Bandbreitenproblem als zentraler Nachteil des WWW

Gegenüber dem WWW bieten auf CD-ROM gespeicherte Lernprogramme bei der Anwendung vor allem den Vorteil kürzerer Ladezeiten. Während von einer CD-ROM unterschiedlich große Mengen an Daten ohne große Wartezeiten abgerufen werden können, wird die Datenübertragung multimedialer Programme im Internet vor allem durch das **Bandbreitenproblem** behindert. Unter Bandbreite (*bandwidth*) versteht man hierbei die maximale Datenmenge, die pro Zeiteinheit über eine Übertragungsstrecke gesendet werden kann und in bps, kBit/s oder MBit/s angegeben wird (vgl. HOLZINGER 2000, S. 228). Somit sind multimediale Anwendungen via Internet sowohl von der Kapazität der Übertragungswege zwischen *Server* (Anbieter) und *Client* (Anwender) als auch von der jeweiligen Dateigröße der abgerufenen Informationen abhängig.

Medien-Typ	Datenmenge	Übertragungsdauer (bei 56,6 kBit/s)
1 Seite Text (3000 ASCII-Zeichen)	3 KB	0,5 s
1 Farbbild (640 x 480 px)	75 - 900 KB	10 - 40 s
1 min Sprache	600 KB	1,35 min
1 min Musik (CD)	10 MB	25 min
1 min Video (320 x 240 px)	15 - 400 MB	23 min - 0,8 h

Tab. 3-3 **Datenmengen** und **Übertragungsdauer** verschiedener Medientypen im Internet mit Standardmodem. Informationspräsentation und Kommunikation im Internet sind aufgrund von Engpässen in der Datenübertragung bislang primär textbasiert (verändert nach HOLZINGER 2000).

Die Dateigröße ist wiederum vom Medientyp abhängig. Eine Seite Text mit 3000 ASCII Zeichen benötigt 3 KB und eine Übertragungszeit von weniger als einer Sekunde (bei Verwendung eines Standardmodems mit 56,6 KBit/s). Im Gegensatz dazu wird für eine Minute Video (15 - 400 MB) je nach Größe und Qualität bis zu einer Stunde für eine Übertragung notwendig. Auch eine Verwendung von ISDN (*Integrated Services Digital Network*) mit 64 KBit/s oder Double-ISDN mit 128 KBit/s verkürzen die Übertragungszeiten großer Datenmengen oft nicht auf ein zumutbares Maß. Die begrenzten Datenübertragungskapazitäten im Internet

schränkten bisher die Nutzung speicherintensiver Informationstypen (Animationen, Videos, etc.) ein, so dass viele WWW-Dokumente nur aus einfachen Text- und Bildblöcken zusammengesetzt wurden. Obwohl eine Datenreduktion durch verschiedene Verfahren der Komprimierung (z. B. durch die Bildformate JPEG und GIF) möglich sind, werden erst neue Breitbandtechnologien wie ASDL (*Asymmetric Digital Subscriber Line*) sowie der mögliche Einsatz von Nachrichtensatelliten ISDN ablösen und Multimedia sowie VoD (*Video-On-Demand*) im Internet ermöglichen (vgl. HOLZINGER 2000, S. 228ff).

3.2.2.3 Die Eigenart des WWW

Die Idee des *World Wide Web* (WWW) wurde 1989 am europäischen Kernforschungszentrum in Genf (CERN: *Centre Européen de la Recherche Nucléaire*) vom Physiker Tim Berners-Lee entwickelt, um ein Netzwerk miteinander verknüpfter Dokumente zu realisieren. Bereits im Dezember 1991 wurde ein Prototyp auf der Konferenz „Hypertext ‘91“ in San Antonio (Texas) vorgestellt. Die erste Version eines graphischen WWW-Browsers mit dem Namen „*Mosaic*“ folgte dann im Februar 1993 (vgl. HOLZINGER 2000, S. 208f; vgl. DÖRING 1997, S. 307).

Das WWW darf nicht mit dem Internet gleichgesetzt werden. Das Internet ist aus technischer Sicht als ein weltumspannendes Netzwerk von Computern zu verstehen. Hierbei kommunizieren die vernetzten Rechner miteinander über das Protokoll TCP/IP (*Transmission Computer Protocol/Internet Protocol*). Beim Datenaustausch im Internet wird eine Datei mittels TCP in mehrere Teile zerlegt, die getrennt zum Zielrechner geschickt und wieder zusammengesetzt werden. Das IP ist zuständig, dass alle Daten auch am Rechner ankommen. Im Gegensatz dazu stellt das WWW einen **Dienst** im Internet dar. Die Popularität des *World Wide Web* nimmt ständig zu, da dieser Internet-Dienst mittels einer leicht bedienbaren Benutzungsoberfläche (*WWW-Browser*) inzwischen alle wichtigen Dienstleistungen des Internets integriert. Zu den wichtigen Diensten im Internet zählen (vgl. DÖRING 1997):

- Graphische Benutzeroberfläche (WWW)
- elektronische Post (*E-Mail*)
- Nachrichtengruppen (*Newsgroups*)

- Plaudern im Internet (IRC, *Chat*)
- Dateienübertragung (FTP)
- Steuerung entfernter Rechner (Telnet)

Mit einem WWW-Browser (Software-Programme wie *Netscape Navigator* oder *Internet Explorer*) kann man auf alle Internet-Dienste zugreifen und das Internet als Informations-, Kommunikations- sowie Publikationsmedium nutzen. Ein Zugriff auf sämtliche Internet-Dienste wird durch eine standardisierte Form von weltweit eindeutigen Internet-Adressen mit Hilfe des sog. *Uniform Resource Locator* (URL) ermöglicht. Solche URLs dienen auch zum Einbinden von Graphiken oder anderen multimedialen Objekten. Die meisten Internet-Anwendungen basieren auf dem *Client-Server*-Prinzip. Unter einem Server ist ein Computer (genauer: ein Software-Programm) im Internet zu verstehen, der Informationen in Form von Web-Seiten (z. B. Textdokumente, Bilder) gespeichert hat. Derartige Informationen können mit Hilfe eines Client-Programms (Browser) über das Internet abgerufen werden. Im einfachsten Fall kommunizieren zwei Computer miteinander, wobei auf dem einen der Clientprozess (mit der Benutzeroberfläche) und auf dem anderen der Serverprozess abläuft. Da Server auf leistungsstarken Rechnern installiert sind und meist keine anderen Funktionen übernehmen, werden solche Computer (Hardware) etwas ungenau auch als Server bezeichnet. Ein WWW-Dokument unterscheidet sich von allen anderen Dokumenten im Internet durch seine Hypertextfähigkeit. Jede beliebige Textstelle oder jedes graphische Element kann als Verknüpfungsstelle (*Hyperlink*) markiert werden und zu anderen Dokumenten auf dem gleichen Server oder zu beliebigen Servern weltweit verzweigen. Ebenso wie im WWW können Informationen auch innerhalb von CD-ROM-Dokumenten mit Hilfe der Hyperlinktechnik erschlossen werden; jedoch mit dem Unterschied, dass die Menge der im WWW erhältlichen Informationen jedes Vorstellungsvermögen zu sprengen vermag. Darüber hinaus können WWW-Nutzer nicht nur vorhandene Seiten durchsuchen, sondern selbst Seiten auf relativ einfache und kostengünstige Weise erstellen und publizieren. Ein WWW-Dokument kann Text, Icons und Bilder enthalten. Es ist aber auch möglich, Audio- und Video-Tracks sowie bewegte Bilder und Animationen in eine Web-Seite zu integrieren. WWW-Seiten sind im Grunde nichts anderes als einfache Textdateien, in die Steuerkommandos (*Tags*) eingefügt und mit der *Hyper Text Markup Language* (HTML) beschrieben werden. Die Webseiten können mit jeder beliebigen Textverarbeitung oder aber mittels spezieller HTML-Editoren erstellt werden. HTML-Dokumente werden im Internet mit dem Protokoll HTTP (*Hyper Text Transfer Protocol*) übertragen. Dieses einfache Protokoll erlaubt den Austausch von Hypertext-

Dokumenten zwischen einem Browser (Client), der Informationen abrufen und einem Web-Server, der die gewünschten Dokumente bereitstellt. Im Vergleich zur CD-ROM weist das WWW als Informationsbeschaffungs-System und Publikationsmedium zudem noch weitere Vorteile auf (vgl. DÖRING 1997, S. 305ff; vgl. GERTSCH 1999, S. 7ff; vgl. HOLZINGER 2000, S. 208ff; vgl. STEINMETZ 2000, S. 723ff).

3.2.2.4 Vorteile des WWW

Ebenso wie traditionelle Lehrbücher, die sich seit Jahrzehnten als unentbehrliches Hilfsmittel für Lehr- und Lernprozesse bewährt haben, sind Lernangebote auf CD-ROM als geschlossene Systeme anzusehen. Derartige Informationssysteme zeigen den Nachteil, dass sie nie vollständig und vor allem nicht auf dem neuesten Stand sind. Die Erstellung eines elektronischen Buches auf CD-ROM ist immer mit einem großen Organisations- und Arbeitsaufwand verbunden, der sich letztendlich auf die Herstellungskosten niederschlägt. Ab dem Moment, an dem die CD in Produktion geht, sind keine Änderungen und Verbesserungsvorschläge mehr möglich, es sei denn, es wird wieder eine neue Version produziert. Aufgrund des erforderlichen Arbeitseinsatzes und der dabei entstehenden Kosten lohnt sich dies aber erst wieder nach einer gewissen Zeit. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei netzbasierten Lern- oder Informationsangeboten um *offene* Systeme, die Verbesserungen oder Ergänzungen zu jeder Zeit auf sehr einfache und kostengünstige Art und Weise ermöglichen. Der wesentliche Vorteil dieser **Aktualisierbarkeit** von Web-Versionen ist vor allem in Bereichen wie Wirtschaft, Wissenschaft und Politik von enormer Bedeutung, da auf neueste Umstandsänderungen sofort und zielgerecht reagiert werden kann. Während eine CD-ROM oftmals für private Nutzer konzipiert ist, eignen sich internetgestützte Anwendungen nicht zuletzt auch für den professionellen Einsatz wie z. B. im Universitätsbetrieb („Virtuelle Universität“). Gerade in Hinblick auf die Orchideenmykorrhiza ist der Faktor der Aktualisierbarkeit von besonders großer Bedeutung, da auf diesem speziellen Forschungsgebiet noch zahlreiche Fragestellungen offen stehen. Sobald neue wissenschaftliche Erkenntnisse zu diesem Thema publik werden, können diese ohne großen Arbeitsaufwand in ein bereits bestehendes, internetbasiertes Informationssystem hinzugefügt werden (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 203; vgl. http://www.rz.uni-hamburg.de/biologie/b_online/d00/konzept.htm).

Multimedia-Anwendungen via Internet profitieren im Gegensatz zu Lernangeboten auf CD-ROM in erster Linie von unterschiedlichen **Kommunikationstechniken**. Durch den Einsatz von E-Mail, netzbasierten Chats, Diskussionsforen, Tele- und Videokonferenzen, etc. wird die räumliche Distanz zwischen Lernenden sowie zwischen Lehrenden und Lernenden reduziert und eine leichte und schnelle Kontaktaufnahme zu anderen Menschen oder Institutionen ermöglicht. Die Mensch-Maschine-Interaktion wird somit durch die Komponente der interpersonellen Kommunikation, die zudem zeitgleich (synchron) oder zeitversetzt (asynchron) erfolgen kann, ergänzt und erweitert. Durch diese kommunikativen Möglichkeiten eröffnen sich neuartige Lern- und Arbeitsszenarien, die vor allem eine interdisziplinäre Kooperation zwischen verschiedenen Bereichen (Wirtschaft, Wissenschaft, Politik) unterstützen können. Die Entwicklung des sog. *Web based Training* (WBT) kann als eine Fortsetzung des früher forcierten, jedoch auch behavioristisch angehauchten *Computer-based-Trainig* (CBT) angesehen werden. Der Unterschied liegt primär darin, dass beim WBT das Internet verwendet wird. WBT wird heute als Telelernen (*Telelearning*) oder auch als Online-Lernen bezeichnet. Hierbei werden wiederum die drei Grundformen des *Open Distance Learning*, *Teletutoring* und *Teleteaching* unterschieden. Das *Open Distance Learning* stellt generell den klassischen Fernlehrcurs dar. Hierbei stellen die Lehrenden Material über das Web zur Verfügung, helfen bei Problemen und beantworten konkrete Fragen einzelner Rezipienten. Als Kommunikationsmittel dienen vor allem E-Mail, Chat und Newsgroups. Beim *Teletutoring* übernimmt der Lehrende die Rolle eines Moderators und betreut eine Gruppe von Lernenden über Videokonferenzen oder Online-Seminare, die im virtuellen Klassenzimmer zu festgelegten Zeiten stattfinden. *Teleteaching* ist eine „Neuaufgabe“ des klassischen Telelernens in Form von Fernsehkursen, wobei eine direkte Kommunikation in diesem Fall nicht vorgesehen ist. *Teleteaching* kann mittels einer Übertragung einer wirklichen Vorlesung via Videokonferenz in entfernte Seminarräume realisiert werden. Es besteht aber auch die Möglichkeit, multimedial aufbereitete Vorlesungen ins WWW zu stellen und von Lernenden bearbeiten zu lassen (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 205f; vgl. STEINMETZ, S. 832).

Diese multimedialen und kommunikativen Möglichkeiten des Internets bieten daher die Chance, nicht nur einzelne Kurse, sondern ein ganzes Lehrveranstaltungsangebot wie Vorlesungen und Seminare im Sinne einer „**Virtuellen Universität**“ über das *World Wide Web* zu übertragen. Dies würde nicht nur Einsparungen universitärer Einrichtungen, sondern auch viele Vorteile für Studenten nach sich ziehen. Durch ein zeit- und ortsunabhängiges Studium wäre eine freie Auswahl zwischen den verschiedensten Universitäten der Welt möglich und zudem das Problem überfüllter Hörsäle endgültig zu lösen. Durch das Teilnehmen am universitären Betrieb über den Computer könnten Studenten internationale Erfahrungen sammeln, ohne die dafür notwendigen teuren Auslandsaufenthalte zu finanzieren. Universitäts-Dozenten könnten nicht nur von den Vorteilen von Multimediasystemen zur Planung und Realisierung von Lehrveranstaltungen profitieren, sondern auch ihre Lehrangebote für eine unbegrenzte Teilnehmerzahl zur Verfügung stellen. Im Schulwesen schafft der Einsatz des Internets ebenfalls neue kommunikative und kooperative Möglichkeiten. So kann das Internet nicht nur als Werkzeug zur Erarbeitung, Beschaffung und Aufbereitung kognitiver Informationen, sondern auch als Werkzeug für kooperative Lernaktivitäten genutzt werden. Anders als eine Bearbeitung computergestützter Trainingsprogramme kann das Internet soziales Lernen über räumliche Distanzen hinweg ermöglichen, indem z.B. im Rahmen von Projekten mit anderen Schulen (auch im Ausland) kommuniziert und interagiert wird. Das Internet schafft somit die Grundlage für internationale Kommunikation und den Umgang mit anderen Kulturen (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 203ff, KERRES 2001, S. 29; 97).

Die Möglichkeiten der interpersonellen Kommunikation sind gerade für Themen mit **interdisziplinarem** Charakter von besonderer Bedeutung. Bei der Orchideenmykorrhiza handelt es sich um einen äußerst komplexen, wissenschaftlichen Gegenstandsbereich, da er nicht nur botanische Erkenntnisse, sondern auch mykologische und ökologische Fakten, Fragen und Probleme impliziert. Um Expertenwissen in Bezug auf die Orchideenmykorrhiza aufzubauen, müsste man demnach Fachmann in sämtlichen Fachdisziplinen sein. Dies ist jedoch aufgrund der Bandbreite jedes einzelnen Bereiches nicht möglich. Mit Hilfe der dem Internet zur Verfügung stehenden Kommunikationsmittel wie E-Mail, Newsgroup oder Diskussionsforen besteht heute jedoch die Möglichkeit, entstehende Fragen sofort an die zuständige Experten-Gruppe (z. B. Universitäten, Institute, etc.) weltweit weiterzuleiten und so weit als möglich beantworten zu lassen. Bei Fragen zum Thema Mykorrhiza sei an dieser Stelle die Adresse <http://mycorrhiza.ag.utk.edu/> erwähnt, die zur englischsprachigen Informationsbörse „*Mycorrhiza information exchange*“ führt. Dort sind sämtliche Informationen zum Thema Mykor-

rhiza, Hinweise zur Literatur, Bilder zum Herunterladen, Foren, etc. vor allem aber eine umfassende Liste internationaler Wissenschaftler („*International Directory of Mycorrhizologists*“), die auf dem Gebiet der Pilzsymbiose tätig sind, zu finden. Um persönlichen Kontakt mit bestimmten Experten (z. B. Sally SMITH, die 1966/67 die Translokationsfähigkeit der Orchideenpilze nachweisen konnte) herzustellen, kann man diese alphabetisch geordnete Liste heranziehen und Namen, Universität, Abteilung, Adresse, Telefon, Fax, E-Mail sowie Verweise auf eine *Website* gesuchter Wissenschaftler oder Expertengruppen in Erfahrung bringen. Diese nur dem Internet verfügbaren Kommunikationstechniken ermöglichen somit einen zeit- und ortsunabhängigen Informationsaustausch. Aus diesem Grund kann das Internet nicht nur als „*kognitives Werkzeug*“, sondern auch als „*Kollaborationsmedium*“ kommunikativer und interaktiver Szenarien betrachtet werden (vgl. DÖRING 1997, S. 321).

Als Zusammenfassung der Vorteile eines Einsatzes des Internets (WWW) zu Lehr- und Lernzwecken sollen an dieser Stelle die fünf **Qualitäten** des **Internets** dargestellt werden, die nach DÖRING (1997, S. 321ff) besonders gut didaktisch und pädagogisch genutzt werden können:

- Breites und vielfältiges Informationsangebot (Umfang, Inhalt, Struktur)
- Kritischer Umgang mit Informationen (kritisches Informationsmanagement)
- Eigene Informationsproduktion (Entwicklung und Erstellung eigener WWW-Seiten)
- Neue Formen der sozialen Interaktion (globale Lern- und Diskursgemeinschaften)
- Subjektiv bedeutungsvolles Handeln (Einflüsse auf Info- und Kommunikationsraum)

Der Einsatz des *World Wide Web* eignet sich für eine Umsetzung einer methodisch-didaktischen Konzeption der Orchideenmykorrhiza hervorragend, da diese Internet-Ressource nicht nur eine Integration verschiedener Informationstypen wie Hypertext, Photos, Graphiken, Animationen, Video, etc. erlaubt, sondern auch einen vereinfachten Zugriff auf unterschiedliche Internet-Dienste (z. B. E-Mail, News, FTP, Telnet) mittels einer leicht bedienbaren Benutzungsoberfläche (WWW-Browser) liefert. Dadurch werden Informations- und Kommunikationsmöglichkeiten eröffnet, die mit einem geschlossenen System wie der CD-ROM nicht gewährleistet werden können. Darüber hinaus kann das WWW auch als Publikationsmedium eingesetzt werden. Netznutzer können nicht nur Informationen über das Internet beziehen, sondern auch Informationen produzieren, publizieren und ständig aktualisieren.

3.3 Darstellungs- und Interaktionsformen des *World Wide Web*

Die bisherigen Ausführungen zeigen, dass sich der Internet-Dienst des *World Wide Web* (WWW) generell als Informations-, Kommunikations- sowie Publikationsmedium eignet. Aus diesem Grund nimmt die Bedeutung von netzbasiertem Lernen weltweit zu. Wesentliche Vorteile des WWW liegen hierbei in erster Linie in der gleichzeitigen Verfügbarkeit und vielfältigen Verknüpfbarkeit verschiedener Informationstypen wie Hypertext, Photos, Graphiken, Bewegtbild- und Audiosequenzen (Medienintegration) sowie in den verschiedenen Möglichkeiten der interaktiven Nutzung. Die neuartigen Einsatzmöglichkeiten von Multimedia via Internet (z. B. Animation und Simulation) erlauben eine völlig neue Qualität der didaktischen Konzeption und Präsentation, die für effektive Lehr- und Lernprozesse jedoch entsprechend gestaltet werden muss. Bei genauerer Betrachtung vieler internetbasierter Lernangebote (z. B. Online-Lehrgänge) fällt jedoch oftmals auf, dass es sich meist nicht um multimediale, sondern vielmehr um stark textbasierte Anwendungen handelt. Dies verdeutlicht, dass in vielen Fällen die Möglichkeiten und Chancen des WWW für die Konzeption und zur Gestaltung effektiver Lernprozesse nicht optimal genutzt werden. Im folgenden Kapitel sollen daher die „Werkzeuge“ des Internets zur Wissensvermittlung untersucht werden und verschiedene **Darstellungsformen** wie Text, Standbild und Bewegtbild sowie mögliche **Interaktionsformen** (z. B. Benutzeroberfläche, Navigation, Hypertext, Lernfortschrittskontrolle) didaktisch bewertet und wichtige Aspekte für die Gestaltung internetbasierter Lernangebote herausgearbeitet werden.

3.3.1 Darstellungsformen multimedialer Lernangebote

Menschliches Wissen existiert in den Gehirnen einzelner Personen in verschiedenen Wissensformen oder mentalen Repräsentationen, die je nach Aufgabe und Anforderung unterschiedlich genutzt werden. In der Literatur vor allem aber in verschiedenen Fachdisziplinen wie *Mediendidaktik* oder *Kognitionspsychologie* wird dieses Wissen jedoch nicht einheitlich differenziert. In der Kognitionspsychologie kann das Wissen grundsätzlich in drei verschiedene Wissensformen eingeteilt werden. Das Wissen über einzelne Fakten (z. B. Namen, Gegenstände, Ereignisse oder auch Formeln und Definitionen) bezeichnet ANDERSON (2001, S. 238) als *deklaratives* Wissen. Dieses Faktenwissen ist explizit im Gedächtnis vorhanden und kann abgerufen werden. Als *konzeptuelles* Wissen versteht ANDERSON (2001, S. 153ff) allgemein ein durch Abstraktion hierarchisch organisiertes und miteinander vernetztes Faktenwissen,

also Wissen über die Bedeutung von Begriffen, deren Merkmale und Beziehungen untereinander. Das konzeptuelle Wissen kann in semantischen Netzwerken, Schemata oder Kategorien repräsentiert werden; dies soll jedoch nicht näher erläutert werden. Als *prozedurales* Wissen bezeichnet ANDERSON (2001, S. 241ff) schließlich das Wissen darüber, wie kognitive Aktivitäten und Operationen, insbesondere Prozesse zum Lösen von Problemen, ausgeführt werden. Diese auch als Handlungsanweisungen zu verstehenden Prozeduren legen fest, wie deklaratives und konzeptuelles Wissen über einen bestimmten Gegenstandsbereich zur Problemlösung eingesetzt werden kann (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 61ff). Für das **didaktische Design** eignet sich die folgende Unterscheidung von Wissenstypen (vgl. KERRES 2001, S. 162ff):

- *Deklaratives* Wissen oder allgemeines Faktenwissen.
- *Prozedurales* Wissen betrifft spezifische Fertigkeiten (Handlungswissen) in einem Fachgebiet. Das Wissen besteht aus Produktionsregeln, die im Sinne von Wenn-Dann-Regeln eine kognitive Fertigkeit beschreiben.
- *Kontextuelles* Wissen (nach TENNYSON & RASCH 1988) umfasst Problemlösestrategien für bestimmte Kontexte, Einschätzungen der Angemessenheit bestimmter Prozeduren sowie die Entscheidung, wann und wo welches Wissen anzuwenden ist. Dieser Wissenstyp bezieht sich auf nicht verbal-kodiertes, „analog“ repräsentiertes Wissen. Analoge Repräsentationen (*mentale Modelle* als Repräsentation von Strukturen komplexer Realitätsbereiche z. B. Maschinen- oder Softwarebedienung) zeichnen sich dadurch aus, dass sie Erlebtes unmittelbar abspeichern.

Dieses mentale Wissen wird für den geistigen Besitzer im Denken erlebbar und im Handeln nutzbar. Für Außenstehende bleibt dieses Wissen jedoch in neuronalen Netzen verborgen. Erst mit Hilfe von **Darstellungsformen** kann Wissen veräußerlicht bzw. externalisiert werden. Die repräsentierten Informationen können sprachlich-symbolischer Art (Text) ebenso wie bildlich-statischer Art (Photographien, Graphiken) und bildlich-bewegter Art (Video, Animation) sein. Als Vorteil multimedialer Präsentationen erweist sich die Kombination verschiedener Varianten oder aber der Wechsel der Art der dargebotenen Information. Generell erfüllen Darstellungsformen eine Doppelfunktion als Mittel des *Denkens* und als Mittel der *Kommunikation*. Einerseits kann das Denken und die Vorstellung durch derartige Werkzeuge gesteuert und stabilisiert, andererseits können Erfahrungen und Wissen unabhängig von Raum und Zeit überliefert werden. Demnach steht die Aufgabe für den **Wissenserwerb** bei allen Darstellungsformen im Vordergrund. Eine sorgfältige Gestaltung von kombinierten und integ-

rierten Darstellungsformen innerhalb netzbasierter Lernangebote muss daher diese relevanten Wissensbereiche möglichst umfassend berücksichtigen, um eine optimale Wissensvermittlung mittels dieser Werkzeuge gewährleisten zu können. Im Rahmen des *Didaktisches Design* sollen daher einige **Richtlinien** für die Gestaltung von Text, Stand- und Bewegtbildern sowie Audioinformationen auf der Basis der Kognitionswissenschaft aufgeführt werden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 1-19; vgl. HOLZINGER 2001a, S. 61ff; vgl. KERRES 2001, S. 159-171).

3.3.1.1 Textgestaltung am Bildschirm

Für die Gestaltung von Bildmaterial, Video und Simulation wird oftmals ein hoher Aufwand betrieben. Im Gegensatz dazu wird der Umsetzung von Schrift am Bildschirm nur wenig Beachtung geschenkt. Da im Internet aber hauptsächlich textgestützte Web-Seiten vorherrschen und die Benutzer generell mit optischen Reizen überflutet werden, ist eine gut lesbare und schnell erfassbare Schrift gerade für den Computerbildschirm unerlässlich. Aus diesem Grund sollen einige **formale** und **typographische** Aspekte der Textgestaltung angesprochen werden.

„Text ist eine Informationsart in Form einer festgelegten und inhaltlich zusammenhängenden Abfolge von Buchstaben, die zu Wörtern und Sätzen zusammengefasst werden“ (HOLZINGER 2001b, S. 108). Folglich kann man Text als die sichtbare Wiedergabe gesprochener Worte betrachten. Nach BALLSTAEDT (1997) lassen sich hierbei folgende **Textsorten** unterscheiden:

- *Expositorische* Texte, die Sachverhalte beschreiben und Zusammenhänge erklären.
- *Narrative* Texte, die über den Ablauf von Handlungen und Ereignissen berichten.
- *Anleitende* Texte, die Informationen für das Handeln liefern.
- *Didaktische Zusatztexte*, die den Basistext ergänzen, um gezielt auf bestimmte Lernprozesse einzuwirken (z. B. Lernziele, Zusammenfassung, Glossar, Kontrollaufgaben).

Ein mündlich oder schriftlicher Text stellt eine Veräußerlichung von *konzeptuellen* Wissen dar. Der wesentliche **Vorteil** von Texten, die prinzipiell in alle Wissensformen übertragen werden können, liegt in der Vermittlung abstrakter Begriffe (Konzepte) und komplizierter Zusammenhänge über zeitliche und räumliche Grenzen hinweg. Die Beziehungen zwischen den einzelnen Konzepten werden durch eine verbindliche Syntax (Satzbau) unmissverständlich festgelegt. Im Gegensatz zu anderen Darstellungsformen können mit Hilfe von Text Informationen, die keinen unmittelbaren Bezug zur Realität aufweisen, dargestellt sowie eindringlich und anschaulich aufgezeigt werden. In diesem Zusammenhang sind andere Präsentationsformen deutlich unterlegen. In der Kognitionswissenschaft geht man davon aus, dass Information aus Texten in mehreren bzw. *multiplen* Repräsentationen vorliegt. So kann man Text auswendig lernen und wörtlich reproduzieren (sprachliche Repräsentation) oder aber Konzepte und Verbindungen zwischen ihnen aufbauen (konzeptuelle Repräsentation). Das Wissen aus Texten wird vermutlich aber nicht nur konzeptuell verarbeitet. Man nimmt an, dass sich der Rezipient aus den Textinhalten und seinem Vorwissen ein *mentales Modell* (nach JOHNSON-LAIRD 1983) konstruiert. Dieses Gedankenkonstrukt setzt sich aus sprachlichen, begrifflichen und anschaulichen Elementen zusammen und wird auch als „Situationsmodell“ bezeichnet. Wird beim Lesen eines Textes ein solches mentales Modell ausgebildet, kann ein tieferes Verstehen und Anschaulichkeit des Textes gewährleistet werden. Gerade in wissenschaftlichen Abhandlungen werden viele Begriffe wie Fachausdrücke und Fremdwörter eingeführt und gebraucht sowie äußerst komplexe Vorgänge beschrieben. Eine logische und verständliche Erläuterung diverser Gegenstände und Prozesse wäre daher ohne die sprachliche Symbolform Text undenkbar (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 5f; 21; 40; vgl. KERRES 2001, S. 169).

Die Bedeutsamkeit der Gestaltung von Text wird besonders ersichtlich, wenn man die Tatsache bedenkt, dass Texte auf dem Bildschirm **20-30 %** langsamer als auf Papier gelesen werden und den Betrachter auch unter ergonomisch günstigen Bedingungen relativ schnell ermüden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 87). Aus diesem Grund werden lange Texte selten am Bildschirm gelesen, sondern ausgedruckt und vom Papier gelesen. Viele Untersuchungen zeigten zudem, dass sich auch die Lernleistung (Performanz) bei der Nutzung des Bildschirms wesentlich ungünstiger auswirkt als beim Lesen von gedrucktem Text auf Papier. Die simple Übertragung von Text auf den Bildschirm kann zudem auch nicht erfolgen, da je nach Funktion verschiedene **Lesarten** existieren und unterschieden werden, die bei der Textgestaltung unbedingt Berücksichtigung finden sollen (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 111f):

- *Lineares* Lesen erfolgt, wenn Satz für Satz aufgenommen und verarbeitet wird (z. B. Lernen aus Buchtexten).
- *Informierendes* Lesen geschieht, wenn Texte während einer Informationssuche nicht kontinuierlich gelesen, sondern nur „überflogen“ (*scanning*) werden.
- *Differenzierendes* Lesen findet hauptsächlich im Bereich der Wissenschaften statt. Experten überfliegen Fachtexte und lesen nur bestimmte Stellen ganz genau.
- *Konsultierendes* Lesen wird praktiziert, wenn Nachschlagewerke, Lexika oder Glossare für einen gezielten Informationszweck (*seeking*) zu Rate gezogen werden.
- *Selektierendes* Lesen kann ermöglicht werden, wenn Anleitungen, Hinweise, Regeln, etc. durch farbige oder typographische Kennzeichen hervorgehoben werden.

Da das Lesen von Text auf dem Bildschirm wesentlich anstrengender und weniger lernwirksam ist und zudem verschiedene Lesarten zu beachten sind, muss Text für den Bildschirm neu konzipiert werden. Eine funktionale **Textgestaltung** kann nicht nur den Lesefluss erleichtern, sondern vor allem auch die kognitive Verarbeitung von Texten gezielt verbessern und dadurch das Behalten von Inhalten steigern. Ein lerneffektiver Sachtext wird ermöglicht, indem inhaltlich-organisatorische und sprachlich-stilistische Merkmale sowie stimulierend-motivierende und vor allem auch mikro- und makrotypographische Aspekte beim Text-Design realisiert werden. Hierbei müssen jedoch nicht sämtliche Maßnahmen gleichzeitig erfüllt werden, sondern es können auch einzelne Schritte entfallen (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 41f; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 109ff).

3.3.1.1.1 Formale Aspekte

Die Bedeutsamkeit **formaler Aspekte** bei der Gestaltung von Text auf dem Bildschirm wird durch ein eindrucksvolles Experiment ersichtlich, das von NIELSEN (1999) durchgeführt wurde. Einer Kontrollgruppe wurde ein Web-Standardtext einer Tourismuseite zum Lesen vorgelegt. Nach dem Lesen sollten die Teilnehmer wiedergeben, welche Inhalte sie von diesem Text behalten haben. Der Output dieser Gruppe wurde mit 0 % als Kontrollbedingung festgelegt. Die Verwendung einfacher und kurzer Sätze führte bereits zu einer Verbesserung um 27 % gegenüber der Kontrollgruppe. Eine Strukturierung des Textes mit einzelnen Gliederungszeichen hatte eine verbesserte Behaltensleistung um 47 % zur Folge. Mit Hilfe einer

Zusammenfassung, die jedoch auch mit einer Kürzung des Informationsgehaltes verbunden war, erzielte man eine Verbesserung von 58 %. Durch eine gleichzeitige Strukturierung und Zusammenfassung des Ausgangstextes konnte letztendlich eine enorme Behaltensleistung von mehr als 124 % gegenüber der Kontrollbedingungen erreicht werden. Aus diesen Ergebnissen kann man schließen, dass Texte auf dem Bildschirm in erster Linie **kurz, einfach und prägnant** sowie **gegliedert** aufbereitet werden müssen, um ein leichtes und schnelles Erfassen zu ermöglichen sowie optimales Behalten gewährleisten zu können (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 87; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 109f; 173f).

Ein gut strukturierter Text kann durch das Formulieren prägnanter **Überschriften** erreicht werden. In diesem Fall sollte man auf formale Überschriften (z. B. Einleitung, Schluss, etc.) verzichten und thematische Überschriften bevorzugen, da sie mit zentralen Begriffen bereits auf die Kernaussage verweisen. Neben perspektivischen Überschriften, die die Meinung oder Sichtweise des Autors wiedergeben, eignen sich auch Fragen als Überschrift. Fragen können einen Impuls-Effekt erzielen und zu einer Auseinandersetzung mit dem Inhalt stimulieren. Der Einsatz solcher Fragen sollte jedoch nicht zu oft erfolgen, da dann seine Wirkung verpufft. Bei längeren Texten ist ein Inhaltsverzeichnis als Zusammenfassung sämtlicher Überschriften für eine bessere Orientierung unbedingt notwendig. Im WWW oder auch auf CD-ROM-Anwendungen trifft man hierbei oftmals auf eine sog. *sitemap*, die auf einen Blick alle Inhalte übersichtlich aufzeigt. Zur Strukturierung und Gliederung von Texten am Bildschirm kann auch das Setzen von **Orientierungsmarken** von großem Nutzen sein. Gerade bei umfangreichem Material ist eine Kennzeichnung der inhaltlichen Organisation durch sprachliche und typographische Markierungen sehr bedeutsam. Auch in diesem Fall ist jedoch von einem Gebrauch zu vieler verschiedener Orientierungsmarken abzuraten. Als *sprachliche* Markierungen eignen sich die Verwendung von Kopf- oder Fußzeile (Kolumnentitel) mit Anmerkungen zum Inhalt der betreffenden Seite oder aber Marginalien, die sich am Rand des Fließtextes befinden und den Inhalt eines Abschnitts zusammenfassen oder Hinweise zur Literatur angeben. Außerdem können auch Spitzmarken, typographisch gekennzeichnete Wörter an der Spitze eines Absatzes, als Ersatz für hierarchieniedrige Überschriften eingesetzt werden. *Typographische* Markierungen für Textteile visualisieren die inhaltliche Struktur des Textes. Zu diesem Zweck eignet sich die Einrahmung eines Textteils durch einen Kasten. Ein deutlicher Abstand zwischen Schrift und Umrandung sollte stets beachtet werden. Bei einer Unterlegung wird die Schrift einer Textpassage vor einem farbigen Hintergrund hervorgehoben. Die unterlegte Fläche sollte nicht zu dunkel und gut lesbar sein sowie deutlich über den Schriftblock

hinausreichen. Um wiederkehrende Textbausteine vom Basistext abzuheben, kann eine Auszeichnungsschrift verwendet werden. Als Auszeichnungsschrift kann eine andere Schriftform (Fett, Kursiv, Petit = Kleinschrift) oder aber eine andere Schriftfamilie benutzt werden. Spiegelstriche bzw. Großpunkte markieren einleitende Abschnitte und sind für Aufzählungen sehr geeignet. Bei einer Aneinanderreihung von kurzen Textteilen ist jedoch darauf zu achten, drei Zeilen nicht zu überschreiten. Der Einsatz von **Zusammenfassungen** eignet sich ebenfalls für eine strukturierte Gestaltung von Text auf dem Bildschirm. Zusammenfassungen bündeln zentrale Begriffe und Aussagen in einem Kurztext. Diese eignet sich besonders, da sowohl die formale als auch die inhaltliche Struktur des Textes erhalten bleibt. Die förderliche Wirkung von Zusammenfassungen auf die Behaltensleistung ist daher auch empirisch belegt. Eine Zusammenfassung kann als Überblick (*Abstract*) dem Basistext vorangestellt oder aber als Rückblick zur Wiederholung nachgestellt sein. Zu weiteren Arten von Zusammenfassungen zählen Epitom (enthält zentrale Aussage und praktische Konsequenz), Synthesizer (Verknüpfung weit auseinander liegender Aussagen) und Outline Chart. Hierbei handelt es sich um eine räumliche Anordnung von Begriffen und deren Verknüpfungen untereinander, so dass Begriffsnetze (*concept maps*) entstehen. Es gibt sicherlich noch weitere Möglichkeiten, da der Textstrukturierung generell keine Grenzen gesetzt sind (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 48ff).

Um den Forderungen nach Kürze und Einfachheit der Bildschirmtexte zu entsprechen, sollten in erster Linie **unübersichtliche Satzkonstruktionen** wie Schachtelsätze, Einschübe, etc. vermieden werden. Je kürzer und einfacher ein Satz ist, desto verständlicher wird er, da seine inhaltlichen Beziehungen leichter zu erkennen sind. Somit ist die Satzlänge als grober Indikator für schwer verständliche Sätze anzusehen. Nach Möglichkeit sollte auch auf ungeläufige oder **schwierige Wörter** (*hard words*) wie Fachausdrücke oder Fremdwörter verzichtet werden. Sind jedoch solche zentralen Schlüsselbegriffe für die Klärung und Erläuterung unterschiedlicher Zusammenhänge unumgänglich, müssen sie stets durch bekannte Wörter eingeführt bzw. definiert werden. Bei der Verwendung vieler Fachausdrücke wird daher ein Glossar notwendig. Ein *Glossar* enthält sämtliche ungeläufigen Begriffe sowie deren entsprechenden Definitionen in alphabetischer Reihenfolge. Es dient als Nachschlagewerk und Einprägungshilfe. Bevor man die häufig üblichen Abkürzungen von Fachausdrücken verwendet, müssen diese beim ersten Gebrauch ausgeschrieben werden (z. B. Vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza: VAM). Die Angabe der sprachlichen Herkunft der Wörter (Etymologie) kann für das Behalten von großem Vorteil sein (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 59-66).

Sollen große Wissensbereiche am Bildschirm dargestellt werden, die viel textgestützte Information erfordern, sollte eine Aufteilung der Inhalte in einzelne Bildschirm-Seiten erfolgen. Die Methode des *Structured writing* von HORN (1982, 1985) wurde ursprünglich für die Textgestaltung von Printmaterial entwickelt, es kann jedoch auch auf bildschirmgerechtes Text-Design übertragen werden. Das als *Information mapping* bezeichnete Verfahren läuft in folgenden Schritten ab (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 87ff):

1. Der Stoff wird in inhaltliche Abschnitte eingeteilt und nach taxonomischen Textbausteinen (Definition, Vorgang, Merksatz, Zusammenfassung, etc.) geordnet.
2. Für jede Komponente wird mit Hilfe einfacher Sprache ein Text aus drei bis maximal sieben Sätzen formuliert.
3. Wenn möglich, werden inhaltliche Beziehungen durch Tabellen, Diagramme oder Charts visualisiert.
4. Die entstandenen Informationsblöcke bekommen eine formale oder inhaltliche Überschrift.
5. Die Blöcke werden durch Balken deutlich voneinander getrennt. Die Überschrift kommt als Marginalie fett auf den linken Rand (*labeled block design*).
6. Je drei bis maximal sieben Blöcke werden mit einer Hauptüberschrift zusammengefasst.

Bei der Betrachtung der Arbeitsschritte fällt zunächst der Zahlenbereich drei bis sieben auf, der weder unter- noch überschritten werden sollte. Das liegt daran, dass unser Kurzzeitgedächtnis (*short term memory*) nicht mehr als **7 ± 2 Informationseinheiten** (*chunks*) gleichzeitig verarbeiten kann. Die Aufnahmefähigkeit der einzelnen Elemente kann jedoch von Individuum zu Individuum beträchtlich variieren. Größere Mengen an Einzelfaktoren können nur über eine Gruppierung (z. B. durch Farben oder Leerräume) kognitiv verarbeitet werden (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 40; 2001b, S. 110; 125).

3.3.1.1.2 Typographische Aspekte

Neben formalen Designrichtlinien sind vor allem auch typographische Entscheidungen für eine Gestaltung von Text am Bildschirm von besonderer Bedeutung. Unter **Typographie**, die bereits seit JOHANNES GUTENBERG (1452) besteht, versteht man die Gestaltung von gedruckten Texten. Während sich die Mikrotypographie mit der Gestaltung von Schriften befasst, geht es der Makrotypographie um die Anordnung von Schriftblöcken. Beide Kategorien zusammen wirken sich letztendlich auf die Lesbarkeit von Text aus (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 83f). Die *Makrotypographie* beschäftigt sich mit der Gestaltung des Seiten-Layouts. Als Format der zu gestaltenden Textfläche kann die zu erwartende Monitorbreite (z. B. 17“-Monitor 1024 Pixel Breite) zugrunde gelegt werden. Bei makrotypographischen Überlegungen stellt sich die zentrale Frage, wie viel Text auf einer Bildschirmseite (*screen density*) präsentiert werden darf. Da keine eindeutigen Design-Richtlinien für Bildschirmtext vorliegen, bleibt die Lösung des Problems im Ermessen des jeweiligen Designers. Es ist dennoch zu berücksichtigen, die Aufteilung der Seite übersichtlich zu gestalten, um dadurch eine schnelle Orientierung des Benutzers zu ermöglichen. Einerseits sollen Bildschirmseiten nicht überladen (z. B. mit Fließtext, interaktiven Elementen, Bildern, etc.) werden, sondern Leerflächen als kognitiven Entfaltungsraum anbieten. Andererseits ist auch auf einen konsistenten Gebrauch der eingesetzten Mittel zu achten. Hinsichtlich der Zeilenlänge von Bildschirmtexten werden aufgrund von Untersuchungen zwischen acht und zehn Wörter pro Zeile empfohlen (60 bis 80 Buchstaben). Um auf dem Bildschirm ein müheloses Durchmustern der Zeilen gewährleisten zu können, sollte man einen 1,5 bis 2-zeiligen Abstand für die einzelnen Textbausteine verwenden. In bezug auf die Zeilenausrichtung eignet sich für kleine Textmengen besonders ein linksbündiger Flattersatz, der nicht zuletzt auch wegen unserer Lesegewohnheiten (lateinischer Sprachraum) von Vorteil ist. Obwohl für lange Textpassagen am Bildschirm der Blocksatz möglich wäre, ist diese Zeilenausrichtung im Grunde unnötig, da sie zu Trennungen und unterschiedlichen Wortzwischenräumen führen kann. Es hat sich auch gezeigt, dass Leser von Bildschirmtexten von Zeilen profitieren, die eine sinnvolle Einheit darstellen. Aus diesem Grund sollte eine neue Zeile mit einem syntaktischen Einschnitt (z. B. wie beim Blocksatz) übereinstimmen, und syntaktisch zusammengehörige Wortgruppen nicht auseinander gerissen werden. Kurze Zeilen können ebenfalls als Sinneinheit aufgefasst werden. Grundsätzlich sollte der Text am Bildschirm so präsentiert werden, dass die inhaltliche Gliederung im Erscheinungsbild des Textes sichtbar wird (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 86f; 89f; HOLZINGER 2001b, S. 119).

Anders als bei gedrucktem Text besteht bei elektronischen Texten am Bildschirm die Möglichkeit des **Scrollen**. Hierbei kann mit Hilfe eines Balkens am Fensterrand der Text nach oben oder unten gerollt werden, um den nicht sichtbaren Text zu lesen. Mit dieser Technik kann somit mehr Text auf einer Seite untergebracht werden als die sichtbare Bildschirmfläche zulässt. Am häufigsten findet sich das vertikale Scrollen, wobei der Text Zeile für Zeile von unten nach oben bewegt (*smooth mode*) oder gleich eine ganze Bildschirm-Seite weitergesprungen (*jump mode*) wird. Da gescrollter Text generell langsamer gelesen wird und Probleme bei der inhaltlichen Organisation bereitet, sollte diese Rollfunktion nur begrenzt eingesetzt werden. Scrollen eignet sich hauptsächlich zur Suche bestimmter Informationen am Bildschirm. Deshalb sollte es nur für selektives oder konsultierendes Lesen verwendet werden. Im Gegensatz dazu findet sich das horizontale Scrollen, bei dem der Text in einer Zeile von rechts nach links rückt, weitaus seltener (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 91; vgl. KERRES 2001, S. 180).

Wie bereits erwähnt ist das Lesen von Bildschirmen wesentlich anstrengender und weniger lernwirksam als das Lesen von Papier. Darüber hinaus ist der Bildschirm keine reflektierende, sondern eine emittierende Fläche, mit einem bestimmten Auflösungsgrad (DPI: *dots per Inch*). Aus diesem Grund ist es besonders wichtig, auch *mikrotypographische* Gestaltungskriterien zu beachten und die geeigneten Schriftfamilien, -formen und -grade für den Bildschirm zu verwenden. Hierbei ist anzumerken, dass es die optimal leserliche Schrift für den Bildschirm nicht gibt, da zahlreiche Faktoren wie Vertrautheit mit der Schrift, Buchstabengröße, Zeilenlänge, -abstand, Leseabstand, Beleuchtung, Kontrast zwischen Hintergrund und Schrift, Auflösungsgrad oder aber auch die jeweilige Browser-Einstellung sich auf die Informationsaufnahme durch das Lesen auswirken. Man kann deshalb nur einige **Faustregeln** aufstellen. Während auf Papier Serifenschriften wie Times New Roman für lange Textpassagen besser lesbar sind, eignen sich für den Bildschirm vor allem *serifenlose Schriften* wie Helvetica, Geneva oder Verdana. Als Serifenschrift für den Bildschirm eignet sich z. B. New York. Als Serifen werden kleine, abschließende Querstriche oder Häkchen am oberen und unteren Ende von Buchstaben bezeichnet. Sie verstärken im Normalfall die Textzeile und unterstützen die Augenführung; für Bildschirmtexte trifft dies jedoch nicht zu. Für eine gut lesbare Schrift am Bildschirm ist auch ein größerer Schriftgrad als für Print-Material notwendig. Eine Lesegröße von 12 Punkt (DTP-Punkt: 0,352 mm) oder besser noch *14 Punkt* ist zu bevorzugen. Da Großbuchstaben (Versalien) vermutlich langsamer gelesen werden als übliche Schriften, eignen sie sich gut für Hervorhebungen auf dem Bildschirm. Gleiches gilt auch für kursive

Schriften (Schriftlage). Bei der Verwendung mehrerer Schriften sollten nie ähnliche Schriften derselben Schriftart oder gar -familie gemischt werden. Für eine Schriftmischung eignen sich daher beispielsweise eine Serifenschrift und eine serifenlose Schrift (z. B. Times New Roman und Arial). Generell sollten nicht zu viele Schriftarten verwendet werden. Obwohl bewegten oder auch interaktiven Elementen im WWW besonderes Interesse geschenkt wird, sollen *blinkende Begriffe* vor allem in Sachtexten nur sehr sparsam angewendet werden, da sie einen starken Ablenkungs-Charakter aufweisen. Als Faustregel sollten sich daher niemals zwei blinkende Wörter gleichzeitig auf einer Bildschirmseite befinden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 83-93).

Makrotypographische Merkmale	Mikrotypographische Merkmale
<ul style="list-style-type: none"> keine überladenen Seiten, sondern übersichtliche Seitenaufteilung 	<ul style="list-style-type: none"> serifenlose Schriftarten (z. B. Arial, Verdana, Helvetica, etc.)
<ul style="list-style-type: none"> konsistenter Gebrauch der Hilfsmittel 	<ul style="list-style-type: none"> nicht zu viele Schriftarten
<ul style="list-style-type: none"> 8-10 Wörter pro Zeile 	<ul style="list-style-type: none"> Schriftgrad: 14 pt
<ul style="list-style-type: none"> 1,5-2-zeiliger Zeilenabstand 	<ul style="list-style-type: none"> Versalien als Hervorhebung
<ul style="list-style-type: none"> linksbündige Zeilenausrichtung 	<ul style="list-style-type: none"> blinkende Schrift sparsam verwenden

Tab. 3-4 **Übersicht** über makro- und mikrotypographische Merkmale der Textgestaltung am Bildschirm (selbsterstellt).

3.3.1.1.3 Farbgestaltung

Gerade im Internet bietet sich die Möglichkeit, **Farben** bei der Textgestaltung mit zu verwenden. So können zur Hervorhebung einzelne wichtige Wörter (*key words*) farbig markiert oder zusammengehörige Textbausteine mit Farbe hinterlegt werden. In diesem Fall sollte man sich jedoch auf eine Auszeichnungsfarbe beschränken. Beim Design von Web-Seiten ist vor allem die Wahl der Hintergrund-Farbe von besonderer Wichtigkeit, da der erste Eindruck über das Verbleiben bzw. das Verlassen der WWW-Seite entscheiden kann (Ästhetik). Zudem können Farben auch als Werkzeug für eine effizientere Wissensvermittlung eingesetzt werden, da sie die visuelle Information beleben und bestimmte Details betonen. Die psychologische Wirkung von Farben kann schließlich auch das Verhalten der Menschen bedingt steuern. Trotz zahlreicher Untersuchungen hinsichtlich der besten Farbkombinationen existieren nur sehr uneinheitliche Meinungen, so dass wiederum nur allgemeine Richtlinien formuliert werden

können. Während extreme Komplementär-Kontraste (gelb auf lila, orange auf blau, rot auf grün) besonders von Jugendlichen bevorzugt werden, sollten für sachliche Informationsangebote im WWW vielmehr *mittlere Kontraste* gewählt werden, da sie eine sehr angenehme und beruhigende Wirkung ausstrahlen. Großflächige Hintergründe sollten in *gedämpften Farben* (z. B. Pastellfarben) gehalten werden, da zu gesättigte Farben zu visueller Ermüdung führen. Als Hintergrund eignen sich kalte Farben (z. B. blau). Diese vermitteln Distanz, wohingegen warme Farben Nähe signalisieren und daher zu Hervorhebungszwecken geeignet sind (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 92f). Darüber hinaus sind folgende Grundregeln beim Farbdesign unbedingt zu beachten. Generell sollte ein sparsamer Einsatz von Farben erfolgen. So sollte eine Bildschirm-Maske nicht mehr als vier Farben bzw. das ganze Dialogsystem nicht mehr als sieben verschiedene Farben enthalten (*chunking*), da dadurch die Aufnahmefähigkeit des menschlichen Auges überfordert wird. Aufgrund der Adaptionfähigkeit des menschlichen Auges ist dunkle Schrift auf hellem Hintergrund am Bildschirm insgesamt besser lesbar als helle Schrift auf dunklem Hintergrund. Das Auge hat Probleme, bei Farben mit unterschiedlicher Wellenlängen beide Farben (Text und Hintergrund) zu fokussieren und scharf zu sehen. Aus diesem Grund sollten einige Farbkombinationen vermieden werden (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 127):

- roter Text auf grünem Hintergrund
- blauer Text auf grünem Hintergrund
- roter Text auf blauem Hintergrund
- grüner Text auf blauem Hintergrund
- blauer Text auf rotem Hintergrund
- grüner Text auf rotem Hintergrund

Grundsätzlich muss sich der Text deutlich von seinem Hintergrund abheben, um vom Benutzer mühelos gelesen werden zu können. Aus diesem Grund sollte man gelbe Schrift auf weißem Hintergrund (zu geringer Kontrast) sowie die Verwendung von Hintergrundbildern (z. B. „Kachel-Effekt“), die ebenfalls die Lesbarkeit von Text erschwert, vermeiden (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 127).

3.3.1.2 Bilder in Multimedia-Anwendungen

Bilder werden seit Jahrhunderten (COMENIUS 1657) zur Unterstützung von Lehr- und Lernprozessen erfolgreich eingesetzt und dienen als Mittel des Wissenserwerbs sowie der Veranschaulichung. Mit Hilfe dieser Darstellungsform können besonders gut die didaktischen Grundprinzipien der Anschaulichkeit und Veranschaulichung verwirklicht werden. Im Internet sind neben der Dominanz der sprachlich-symbolischen Darstellungsform (Text) besonders viele Informationen in Form von unterschiedlichen Bildern gespeichert. Wie in den Printmedien ist ein Trend zu immer mehr Bildern zu beobachten. Dies liegt einerseits an den technischen Möglichkeiten der elektronischen Bildspeicherung, andererseits an der Attraktivität der Bilder für den Benutzer. Der Bildanteil in multimedialen Anwendungen wird auch in Zukunft weiter zunehmen, da sich der Bildschirm nur wenig für das Lesen langer Texte eignet. Aus diesem Grund sollen verschiedene Arten von Abbildungen und deren Funktionen erläutert sowie einige Richtlinien für ihre Gestaltung am Bildschirm gegeben werden.

ISSING (1983, S. 9) versteht unter dem Begriff **Bilder** „*alle Arten von Darstellungen auf einer Fläche, unabhängig vom Grad der Abstraktion - angefangen von einer Zeichnung, einem Gemälde, einer Grafik über fotografische Stand- und Bewegtbilder bis zur elektronischen Darstellung auf einem Bildschirm*“. Zweidimensionale Bilder fungieren als Ersatz der Wirklichkeit und repräsentieren einen Realitätsausschnitt in wahrnehmungsähnlicher aber reduzierter Form. Es bleiben zwar wichtige visuelle Merkmale in der Abbildung erhalten, aber gegenüber der natürlichen Wahrnehmung liefern Bilder nur Sekundärerfahrungen, da bestimmte Dimensionen wie Farben, Oberflächentextur, Tiefenhinweise, etc. fehlen. Ein Abbild ist somit ein reduzierter optischer Realitätsersatz, der einerseits ohne sprachliche Begleitung mehrdeutig oder missverständlich sein kann, andererseits aber Informationen schneller und eindeutiger vermitteln kann als umständliche sprachliche Formulierungen. Eine Eigenschaft, die sich in dem häufig gebrauchten Sprichwort „*Ein Bild sagt mehr als tausend Worte*“ widerspiegelt (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 6f; 199ff). Eine Einteilung von Bildern kann nach der technischen Gestaltung, nach der psychologisch-didaktischen Funktion oder aber auch nach der bildlichen **Darstellungsform** erfolgen. ISSING (1983) unterscheidet hierbei zwischen *Abbildungen*, *Analogiebildern* und *logischen Bildern*.

3.3.1.2.1 Bildtypen

Darstellungen von Gegenständen der physikalischen Welt werden als **Abbildungen** oder auch als realistische Bilder bezeichnet. Hierzu zählen einfache Strich- und Umrisszeichnungen, naturalistische Gemälde und Farbphotographien. Abbildungen weisen demzufolge eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit mit dem dargestellten Gegenstand auf. Hierbei muss bemerkt werden, dass hohe Realitätsnähe der Abbildung nicht gleichzeitig auch mit hoher Lernwirksamkeit in Zusammenhang stehen muss. So konnte durch Untersuchungen (vgl. DWYER 1978) belegt werden, dass bei vorgegebenen Lerntempo abstraktere Darstellungen für den Wissenserwerb effizienter sind, da Lernende dann durch unwesentliche Bildelemente weniger vom konkreten Inhalt abgelenkt werden. Die Funktion von Abbildern besteht hauptsächlich in der Vermittlung von Anschauung und Realitätserfahrung, vor allem wenn eine direkte Begegnung oder Wahrnehmung mit dem Referenzobjekt nicht gegeben ist. Der Einsatz von Abbildungen wird oftmals für die didaktische Hervorhebung schwer beobachtbarer Prozesse (z. B. Detailaufnahme durch Zoom-Effekt) oder aber auch für die Betonung wesentlicher Elemente und Beziehungen genutzt (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 202ff; vgl. ISSING 1983, S. 12f; vgl. SCHNOTZ 1997, S. 85).

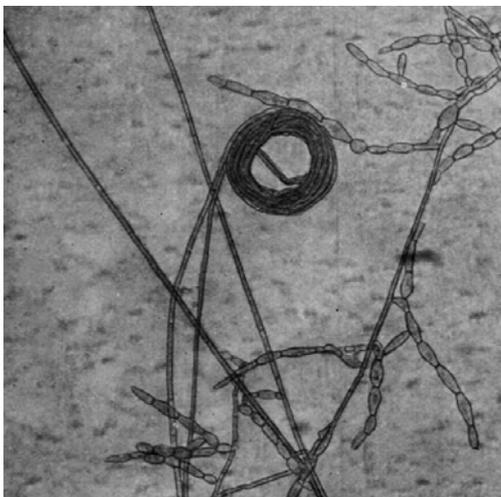


Abb. 3-2 **Mikroskop-Aufnahme** des Orchideenpilzes *Rhizoctonia asclerotica* (aus BURGEFF 1909). Trotz der realistischen Darstellung kann sich der Betrachter nur schwer eine konkrete Vorstellung von diesen Mikroorganismen machen.

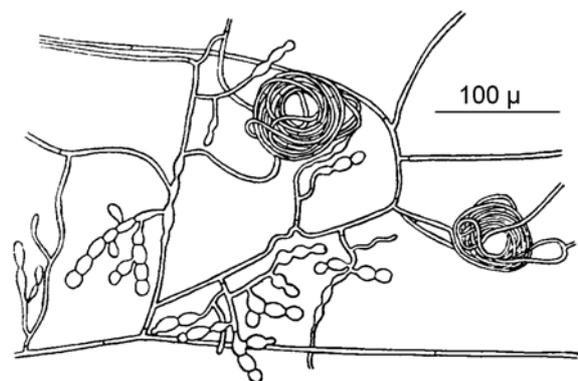


Abb. 3-3 **Strukturzeichnung** des Orchideenpilzes *Rhizoctonia repens* (aus BERNARD 1909). Diese abstrakte und vereinfachte Abbildung zeigt nur wesentliche Merkmale auf und kann daher für die Wissensvermittlung effizienter sein.

Analoge Bilder sind hinsichtlich der äußeren Gestaltung Abbildungen sehr ähnlich, da in ihnen häufig realistische Gegenstände dargestellt sind. Unter bildlichen Analogien (gr.-lat.: Ähnlichkeit, Entsprechung) sind „visuelle Eselsbrücken“ zur Einprägung abstrakter Zusammenhänge zu verstehen. Analogiebilder repräsentieren Wissen in übertragener Form. Der Betrachter soll hierbei einen Zusammenhang aus dem Analogiebild auf einen anderen Wissensbereich übertragen. ISSING (1994, S. 153) beschreibt die Funktion analoger Bilder folgendermaßen: *„Der Betrachter soll aus realitätsnahen Bildern Bedeutungszusammenhänge entnehmen und diese auf nicht direkt dargestellte, aber intendierte Sachverhalte übertragen. Bildliche Analogie bedienen sich also der Analogiebrücke, der Metapher, der Gleichnishaftigkeit, der Hervorhebung von Ähnlichkeitsrelationen sowie der Beispiel- und Vergleichsfunktion. Sie helfen dem Lernenden, neue Informationen dadurch zu verstehen, dass er auf vorhandene Erfahrungsstrukturen zurückgreift und diese auf neue Sachverhalte überträgt“*. In vielen Wissenschaftsbereichen (z. B. Sprachwissenschaft, Biologie, Physik, etc.) werden bildliche Analogien als Mittel der Erkenntnisgewinnung und zur Wissensvermittlung komplexer Sachverhalte eingesetzt. Hierbei unterscheidet man zwischen strukturellen Analogien (z. B. Atommodell als Analogie für den Aufbau des Planetensystem oder DNA-Struktur als Reißverschluss) und funktionalen Analogien (z. B. Knochengelenk als Schrankcharnier oder Bakterien als Teufelchen, die eine Zelle attackieren). Obwohl solche Analogien für den Betrachter sehr interessant und aufschlussreich sind, ist auch eine Vermittlung unerwünschter Informationen, die das Gesamtverständnis des Sachverhalts beeinträchtigen können, möglich (vgl. ISSING 1983, S. 13; 1994).

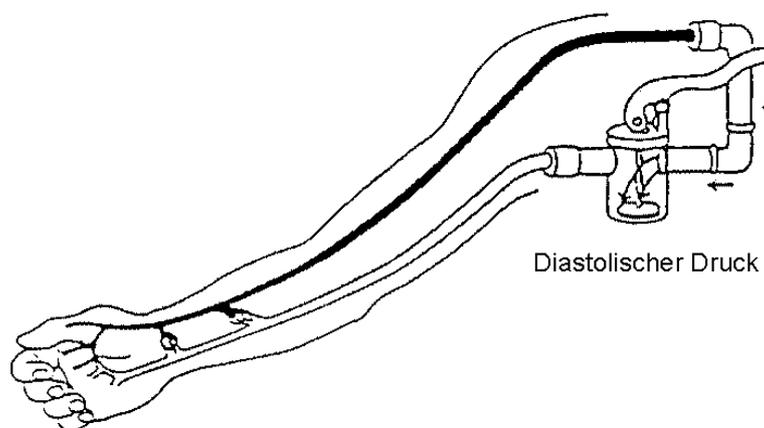


Abb. 3-4 **Analogiebild** als Verständnishilfe der Pumpfunktion des Herzens (aus Weidenmann 2002).

Im Gegensatz zu Abbildungen handelt es sich bei **logischen Bildern** um graphische Darstellungen, die keine Ähnlichkeit mit dem dargestellten Gegenstand besitzen und zum Teil nicht wahrnehmbare Sachverhalte visualisieren. Logische Bilder wie Struktur- und Flussdiagramme, Kreis-, Säulen-, Säulen- und Liniendiagramme, etc. sind gekennzeichnet durch eine hochgradige Schematisierung und eine Weglassung von Nebensächlichkeiten und dienen einer vereinfachten Darstellung von Zahlen, Daten, Strukturen und Zusammenhängen der realen Welt, von Konzepten, von Theorien und Ideen. Da logische Bilder wie Diagramme ihren repräsentierten Realobjekten nicht ähneln, ist es oftmals sehr schwierig aus dieser Darstellungsform die Vielzahl der implizierten Informationen (Einzelwerte, Relationen, etc.) zu entnehmen. Die Fähigkeit zum Verstehen von Diagrammen muss daher durch den Erwerb kognitiver „*Graphik-Schemata*“ erlernt werden. Die Berücksichtigung syntaktischer, semantischer und pragmatischer Aspekte bei der Diagrammgestaltung wie eindeutige Unterscheidbarkeit der einzelnen Komponenten sowie Hervorhebung zusammengehöriger Elemente erleichtert das Verstehen und Interpretieren von Diagrammen (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 147ff; vgl. ISSING 1983, S. 13f; vgl. SCHNOTZ 1994; 1997).

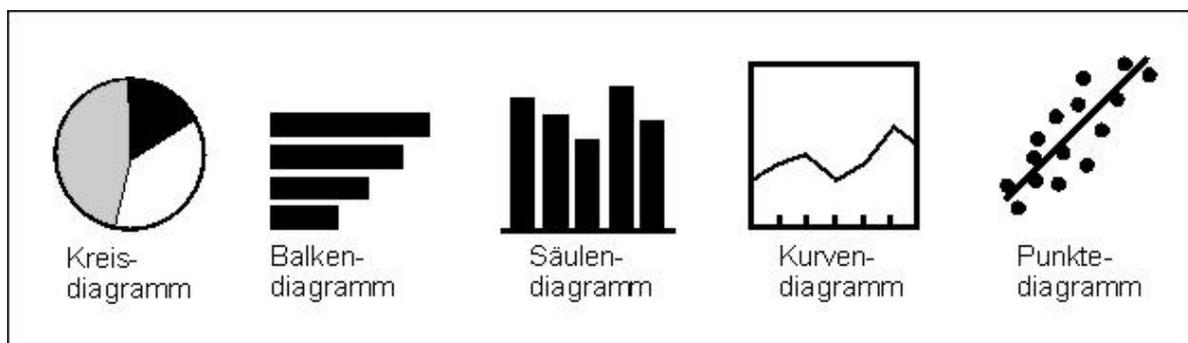


Abb. 3-5 **Übersicht** über verschiedene Diagramme als Beispiele für logische Bilder (verändert nach SCHNOTZ 2002).

Da Piktogramme in der nichtsprachlichen Kommunikation eine wichtige Rolle spielen und verschiedene Funktionen auf dem Bildschirm erfüllen, soll diese Darstellungsform kurz erläutert werden. Unter einem Piktogramm (lat.: *pictus* = Bild; gr.: *gramm* = Geschriebenes) versteht man ein visuelles Zeichen (einfaches Bild), das auf einen Blick ohne sprachliche Ergänzung einen Begriff aktiviert oder eine Handlung auslöst. Sie repräsentieren handlungsrelevantes Wissen in komprimierter Form. Sie werden besonders dann nützlich, wenn eine sprachliche Verständigung nur sehr umständlich und langwierig zu bewerkstelligen ist. In öffentlichen Räumen (z. B. auf Flughäfen oder Bahnhöfen, in Museen, als Verkehrszeichen im Straßenverkehr, etc.) dienen sie der Orientierung und der Regelung des Verhaltens. Seit der Ein-

führung von graphischen Benutzeroberflächen werden Piktogramme vor allem auch in Form von Icons (Bildzeichen) auf dem Bildschirm eingesetzt. Hier dienen sie nicht nur einer schnellen Orientierung auf dem Monitor, sondern auch als interaktive Bedienelemente. Piktogramme müssen schnell wahrnehmbar, einprägsam, sprachunabhängig (international verständlich) und selbsterklärend bzw. „selbstverständlich“ sein. Bei der Gestaltung von mehreren Icons auf dem Bildschirm sollte ein einheitliches graphisches Gestaltungsmuster verwendet werden. Icons sollten demnach in Stil und Ausführung ähnlich sein. Da Piktogramme auf einen Blick erkennbar sein sollen, muss man sich bei der Gestaltung auf das Notwendigste beschränken und einfache und eindeutige Formen wählen, die sich deutlich vom Hintergrund abheben (z. B. durch Kontrastfarben). Blinkende Icons sollten nur in Ausnahmesituationen eingesetzt werden. Piktogramme sollten auf der linken Bildschirmhälfte platziert werden, da dieser Seite spontan mehr Aufmerksamkeit geschenkt wird (vgl. BALLSTAEDT 1997, 271ff; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 132f).



Abb. 3-6 **Piktogramme** sind Bildzeichen, die eine bestimmte Information oder Orientierungshilfe (z. B. im Straßenverkehr) vermitteln. Im Computerwesen werden sie heute oft in Form von **Icons** genutzt (verändert nach URL <http://www.decadry.com/de/pictos/concept.htm?201-205>).

3.3.1.2.2 Vorteile von Abbildungen - Anschaulichkeit

Bilder sind generell attraktiv und ziehen die Aufmerksamkeit und das Interesse des Betrachters auf sich. Da sie emotionale und ästhetische Erlebnisse vermitteln, besitzen Bilder einen gewissen Motivations- und Anreizcharakter, der in einem unanschaulichen Text nicht vorhanden ist. Lernmaterial mit Bildern wird daher grundsätzlich positiver eingeschätzt als bildloses Material (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 200). Seit langer Zeit ist auch bekannt, dass man Bilder erstaunlich gut behält. Obwohl das visuelle System des Menschen sehr gut untersucht ist, bleibt nach wie vor umstritten, wie das Gehirn visuelle Informationen speichert und seine kognitive Leistungsfähigkeit erbringt. Nach der dualen Kodierungstheorie von PAIVIO (1971; vgl. SCHNOTZ 1997, S. 90) besitzt der Mensch sowohl ein verbales System zur Verarbeitung

sprachlicher Information als auch ein imaginales System zur Verarbeitung bildhafter Informationen. Gemäß dieser Theorie werden Texte nur mit dem verbalen System enkodiert, während Bilder doppelt - also imaginal und auch verbal - enkodiert werden. Aus dieser doppelten Kodierung resultiert nach Paivio das gute Behalten von Bildern. Die heutige Kognitionspsychologie vermutet, dass beim Verstehen von Bildern - ebenso wie bei Texten - multiple mentale Repräsentationen gebildet werden. Diese werden in unterschiedlichen Wissensformen und an verschiedenen Orten im Gehirn repräsentiert. Im Gegensatz zu Texten, die konzeptuelles Wissen veräußern, liegen die Vorteile von Bildern hauptsächlich in der Vermittlung von visuellem und räumlichem Wissen (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 200). Abbilder, die innerhalb der Semiotik (Zeichenlehre) auch ikonische Zeichen genannt werden, besitzen eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit mit ihrem realen Bezugsobjekt. Folglich zeigen Bilder, wie etwas aussieht oder aussehen könnte. Anhand dieser sichtbaren Merkmale kann sich der Betrachter ein mentales Bild von dem repräsentierten Gegenstand machen und dieses anschauliche Wissen in Form von visuellen Vorstellungen erleben. Neuropsychologische Erkenntnisse belegen, dass ein visuelles Langzeitgedächtnis existiert, das visuelle Erinnerungen und Vorstellungen speichern und wieder hervorbringen kann. Die Stärke eines Abbilds liegt somit in der sinnlichen Anschauung konkreter Gegenstände, da Formen, Farben und Texturen mit Hilfe der Sprache oftmals nur unzureichend oder nur sehr umständlich beschrieben werden können. Bilder sind darüber hinaus auch gut geeignet, um räumliches Wissen darzustellen. So kann bereits ein kurzer Blick auf ein Bild (z. B. Karte) wichtige Informationen zur räumlichen Orientierung liefern. Obwohl räumliche Zusammenhänge und Beziehungen auch sprachlich eindeutig beschrieben werden können (z. B. Ortsbeschreibung), eignen sich hierfür insbesondere Bilder (z. B. einfache Lageskizze), da weniger kognitive Verarbeitungsarbeit geleistet werden muss. Da mentale Modelle als eine Art Konglomerat sowohl anschauliche und räumliche als auch konzeptuelle und prozedurale Wissensformen miteinander verknüpfen, können Abbilder durch die Vermittlung von visuellem und räumlichem Wissen letztendlich dazu beitragen, ein adäquates mentales Modell aufzubauen. Es bleibt zu bedenken, dass Abbilder anschauliche Vorstellungen über konkrete Gegenstände und Sachverhalte entwickeln können. Sie sind jedoch nicht dazu geeignet, abstrakte Begriffe und Zusammenhänge aufzuzeigen. Das ist wiederum die Aufgabe von Texten (vgl. ANDERSON 2001, S. 112; vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 1ff; S. 200-221).

3.3.1.2.3 Die Gestaltung von Standbildern

Wie bereits eingangs erwähnt, wird der Anteil an Bildern in Multimedia-Anwendungen in Zukunft noch ansteigen, da sich einerseits der Bildschirm für das Lesen langer Texte nicht eignet, andererseits die Vorteile von Bildern häufig für instruktionale Programme genutzt werden. Für informative, besonders für didaktisch konzipierte Multimedia-Lernangebote werden bevorzugt **Abbilder** oder realistische Bilder zum Wissenserwerb eingesetzt. Es stellt sich daher die Frage, wie informierende Abbilder am besten gestaltet und durch Texte so kommentiert werden, dass die Anwender die bildimmanenten Informationen entnehmen und effektiv nutzen können. Die besonderen Bedingungen von Bildern in Multimedia-Anwendungen wurden jedoch bisher kaum untersucht (vgl. WEIDENMANN 1997b, S. 107).

Für die Gestaltung von instruktionalen Bildern ist primär die Festlegung der vorgesehenen **Funktion** im Lernprozess maßgeblich. Dies ist besonders wichtig, da Bilder meist mehrere Funktionen erfüllen, und jeder Einsatz von bildhaften Darstellungsformen bestimmte Intentionen oder Absichten verfolgt. Ein Blick in die Literatur offeriert eine Vielzahl unterschiedlicher Funktionen, die beim Lernen mit Bildern erfüllt werden können (vgl. ISSING 1983, S. 14f). Diese Funktionen zeigen aber auch für eine Bildgestaltung am Bildschirm Relevanz. Die zentrale Funktion von Abbildern ist die **Veranschaulichung** oder Illustration. Bilder können nicht nur konkrete Gegenstände und Personen darstellen, sondern auch eingesetzt werden, um Texte zu strukturieren und zu visualisieren. Es können Inhalte von Texten anschaulich und übersichtlich präsentiert, die Aufmerksamkeit darauf gelenkt oder auch Textaussagen geordnet, erläutert und leichter merkbar gemacht werden. Oftmals werden Bilder nur als **Dekoration** verwendet, um den eigentlichen Inhalt zu umrahmen und einen motivierenden sowie ästhetischen Gesamteindruck zu vermitteln. Aus didaktischer Sicht sind jedoch rein dekorative Bilder ohne Bezug zum Thema für eine Wissensvermittlung nicht sinnvoll. Hierbei sind nämlich keine positiven Wirkungen auf den Wissenserwerb nachzuweisen. Anders verhält es sich mit ausschmückenden Bildern, die einen inhaltlichen Bezug zum Thema haben. Sie können zu einer aktiven Auseinandersetzung anregen und die kognitive Verarbeitung unterstützen (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 222ff; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 128).

Während die genannten Hauptfunktionen von Abbildungen generelle Relevanz aufweisen, betont WEIDENMANN (1997b, S. 108ff) drei wesentliche Funktionen von Abbildern, die besonders in informierenden und instruktionalen *Multimedia-Anwendungen* von Bedeutung sind. Die **Zeigefunktion** von Abbildern dient der Vermittlung von bildhaften oder visuellen Vorstellungen von konkreten Gegenständen oder Prozessen (z. B. Abbild eines menschlichen Ohres). Anhand dieser Vorstellungen soll der Betrachter Fragen beantworten können wie: Wie sieht das bestimmte Objekt aus? Welche typischen Kennzeichen besitzt es? Was unterscheidet das bestimmte Objekt von einem anderen? Der Betrachter soll demnach eine relativ vollständige Vorstellung von dem dargestellten Gegenstand bekommen und ihm ein mentales Identifizieren und Vergleichen ermöglichen. Eine Abbildung erfüllt eine **Situierungsfunktion**, wenn es eine Rahmenhandlung (z. B. sozialer Kontext) bereitstellt, in der die einzelnen Informationen eingebettet werden. Situierende Abbilder aktivieren beim Betrachter persönliche Erlebnisse und Alltagserfahrungen. Durch die Einbeziehung solcher eigenen Erfahrungen können Informationen und auch Emotionen erzielt bzw. geweckt werden, die weit über den Gehalt des dargestellten Bildes hinausreichen können. Das Verstehen komplexer Realitätsausschnitte (z.B. Funktionieren eines Computers oder physiologische Stoffwechselprozesse) erfordert den Aufbau mentaler Modelle. Abbilder erfüllen eine **Konstruktionsfunktion**, wenn sie so beschaffen sind, dass sie die Konstruktion eines mentalen Modells unterstützen. Mit Hilfe von Analogiebildern können solche komplexen Zusammenhänge vermittelt und anschaulich präsentiert werden (z. B. Herz als Pumpe oder Gelenk als Scharnier).

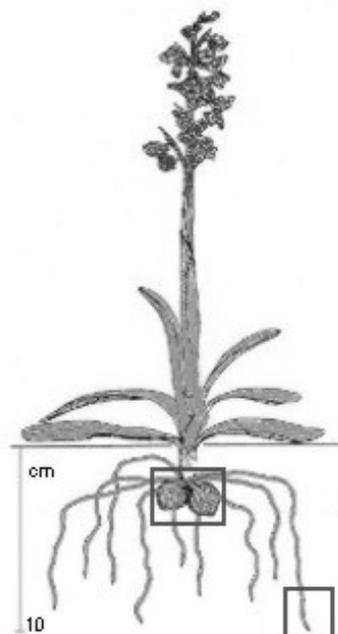
Da jedes Abbild in Informations- und Lernangeboten eine bestimmte Absicht verfolgt, sollte es als „*visualisiertes Argument*“ (WEIDENMANN 1997b, S. 112) gestaltet werden. Um dies zu bewerkstelligen, ist bei der Bildgestaltung auf die Berücksichtigung von Darstellungs- und Steuerungscode zu achten. **Darstellungscodes** wie Schattierung, Perspektive und Lokalfarbe helfen, den abgebildeten Gegenstand im Bild zu erkennen. Im Gegensatz dazu unterstützen Steuerungscode eine optimale Verarbeitung der Bildangebote. Mit **Steuerungscodes** versucht man den Blickverlauf zu lenken, bestimmte Details hervorzuheben und kognitive Operationen (z. B. Vergleichen, Zusammenhänge finden, Schlussfolgerungen ziehen, etc.) anzuregen. Als Steuerungs-Werkzeuge in Bildern dienen vor allem Pfeile, Umrandungen und Signalfarben. Aus der Analyse dieser Funktionen entwickelt WEIDENMANN (1997b) Implikationen für die Gestaltung von Abbildern in Multimedia-Anwendungen. Um die *Zeigefunktion* zu erfüllen, eignet sich nicht etwa ein realistisches Abbild wie eine Photographie, sondern vielmehr eine Abbildung (z. B. Zeichnung), die sich auf Wesentliches beschränkt und konkrete

Einzelheiten eines Gegenstand didaktisiert hervorhebt (vgl. Abb. 3-2/3). Sollen nur Ausschnitte oder Teilaspekte bei Bildern mit Zeigefunktion präsentiert werden (z. B. vergrößerte Bestandteile eines Objekts), so muss dies richtig kontextualisiert werden. Dem Betrachter muss geholfen werden, den Teilaspekt in einen Gesamtzusammenhang einzuordnen (z. B. durch eine Lupe). Der Beschriftung von Bildern mit Zeigefunktion wird oftmals zu wenig Beachtung geschenkt. Untersuchungen konnten bestätigen, dass die Beschriftung möglichst nahe an das zu benennende Bildelement platziert werden soll, solange dadurch die Wahrnehmung nicht beeinträchtigt wird. WEIDENMANN (1997b) weist zudem darauf hin, die Zeigefunktion von Abbildungen sprachlich zu verdeutlichen (Beachten Sie ..., Vergleichen Sie ..., etc.) sowie die bildimmanenten Steuerungscode (z. B. Die roten Markierungen bedeuten ...) zu erläutern. Bei Abbildern mit *Situierungsfunktion* stellt sich die Frage nach dem Realismusgrad. Sehr realistische und detailgetreue Abbildungen situieren zwar am effektivsten, sie stimmen aber oftmals nicht mit den Erfahrungen der Betrachter überein (z. B. Mode). Da sehr realistische Situationsbilder schnell veralten und manche Betrachter zu einer vorschnellen Fehlersuche verleiten, ist es besser weniger detaillierte Bilder für solche Zwecke einzusetzen. Bei der Gestaltung von Abbildern mit *Konstruktionsfunktion* stellt sich in erster Linie das Komplexitätsproblem. Bildmaterial zur Konstruktion eines mentalen Modells sollte man schrittweise einteilen, damit es der Betrachter optimal nutzen kann. Eine zu starke Einteilung verhindert jedoch die Erfassung der Makrostruktur. Aus diesem Grund eignet sich in diesem Fall eine Sequenz von nicht allzu vielen Einzelbildern. Diese Technik kann auf computergestützten Anwendungen auch durch eine Animation ersetzt werden. Abbilder zur Konstruktion mentaler Modelle erfordern zudem eine genaue sprachliche Erläuterung. Das liegt daran, dass mittels Sprache abstrakte Beziehungen zwischen Elementen eines Modells präziser geklärt werden können (vgl. WEIDENMANN 1997b, S. 112ff).

Neben *Gestaltungskriterien* für Abbilder, die wesentliche Funktionen in Multimedia-Anwendungen erfüllen, sollen an dieser Stelle auch einige *allgemeine Richtlinien* für eine lernwirksame Bildgestaltung angesprochen werden. Obwohl diese Kriterien für die Gestaltung von Printmaterial bestimmt sind, zeigen die aufgeführten Gesichtspunkte auch Relevanz für eine Erstellung von Abbildern am Bildschirm. Ein wichtiger Aspekt beim Erstellen von Abbildungen für Lernzwecke ist die **didaktische Reduktion von Komplexität**. Da vor allem realistische Bilder wegen der zahlreichen Details oftmals von den relevanten Bildbereichen ablenken, sollte man sich bei der Bildgestaltung auf Wesentliches konzentrieren und unwichtige Elemente weglassen. Trotzdem darf bei einer solchen inhaltlichen Beschränkung nicht der

räumliche Kontext verloren gehen. Dieser kann durch feine Striche oder Unterlegung angedeutet werden. Eine didaktische Reduktion wird auch erreicht, indem man wichtige Bildausschnitte mit angemessenen graphischen Mitteln visuell hervorhebt (z. B. durch Farbe, Hinweispeile, Überzeichnen, etc.). Enthält eine Abbildung dennoch mehrere Einzelheiten, auf die nicht verzichtet werden kann, sollte Zusammengehöriges z. B. mit unterschiedlichen Farben gruppiert werden. Aufgrund der menschlichen Auffassungsspanne beim Sehen (*chunk*) sollten jedoch nicht mehr als fünf bis sieben optische Gruppen in einem Bild erscheinen. Untersuchungen haben ergeben, dass Strichzeichnungen in vielen didaktischen Funktionen detailgetreuen Photos überlegen sind, da sie gezielt Inhalte hervorheben oder weglassen. Bei begrenzter Lernzeit profitieren Betrachter mehr von Strichzeichnungen. Wird jedoch die Lernzeit selbst gesteuert, so erzielen die Betrachter realistischer Bilder einen größeren Lernerfolg. Zwischen der inhaltlichen Komplexität eines Bildes und der angemessenen Bildgröße besteht ein Zusammenhang, der im Rahmen der didaktischen Reduktion berücksichtigt werden sollte: Je komplexer ein Bild ist, desto größer sollte das Format sein. Während ein Bild mit vielen Informationen ein großes Format erfordert, kann ein Abbild mit nur wenigen Details (z. B. Piktogramm) klein gehalten werden. Zu viele Kleinformate sind für den Betrachter jedoch sehr anstrengend (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 227ff).

Abb. 3-7 **Didaktisch** aufbereitete Abbildung der einheimischen Orchidee *Orchis morio*. Diese vereinfachte Zeichnung dient nicht nur der Veranschaulichung, sondern erfüllt auch verschiedene Funktionen. a) *Zeigefunktion*: Aufzeigen der unterschiedlichen Wurzelorgane. b) *Situierungsfunktion*: Darstellung der gesamten Pflanze mit Wurzelbereich betont den konkreten Ort dieser Pilzsymbiose. c) *Konstruktionsfunktion*: Gesamtbild trägt zur Bildung eines mentalen Modells bei und erleichtert das Verständnis. Der angegebene Maßstab vermittelt eine Größenvorstellung. Steuerungscode in Form farbiger Rechtecke weisen auf die Bedeutsamkeit der betreffenden Wurzelorgane hin. Die beiden Rechtecke sind im Lernprogramm aktivierbar und führen zu weiteren Informationen (verändert nach KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982).



Mit Hilfe bestimmter Methoden und Mittel kann man Bilder so gestalten, dass eine **Steuerung** der **Bildauswertung** erreicht wird. Hierbei ist zu beachten, dass beim Erfassen eines Bildes eine Blickrichtung von links nach rechts und von oben nach unten bevorzugt wird. Diese Richtungstendenz ist jedoch nicht auf unsere kulturbedingte Leserichtung zurückzuführen, da auch z. B. Japaner und Chinesen Bilder von links oben nach rechts unten betrachten (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 128). Wichtige Details müssen daher so angeordnet werden, dass sie in der gewünschten Reihenfolge aufgenommen werden. Als Steuerungscode eignet sich vor allem der Einsatz verschiedener visueller Reize wie Farbe, Größe, Orientierung, Krümmung, Geschlossenheit, Bewegung, etc.. Dadurch kann man die Wahrnehmung so beeinflussen, dass bestimmte visuelle Merkmale sofort ins Auge springen. Dies ist immer dann der Fall, wenn sich ein bestimmtes Merkmal durch Abweichung vom visuellen Gesamteindruck unterscheidet. Konkret bedeutet das, dass unter farblosen Objekten ein farbiges oder auch ein kleiner Gegenstand unter großen Gegenständen ohne langes Suchen sofort auffällt und ins Auge springt. Hierbei handelt es sich um ein Gestaltungsmittel, das als *Pop-out-Effekt* bezeichnet wird. Das visuelle Hervorheben (*cueing*) wird ebenfalls sehr häufig als graphisches Steuerungsmittel eingesetzt. Hierzu eignet sich ebenfalls eine Auszeichnung mit Farbe (z. B. Signalrot in schwarz-weißen Zeichnungen). Die Signalfarbe darf jedoch nur sparsam eingesetzt werden, da ansonsten der Steuerungseffekt verloren geht. Auch die Benutzung von Hinweisfeilen kann wichtige Bildbereiche betonen. Da sehr verschiedene Bedeutungen von Pfeilen existieren, sollte dem Betrachter ihre Hinweisfunktion klar sein. Werden unauffällige, aber wichtige Details, z. B. kleine Schalter an Maschinen, vergrößert abgebildet, so spricht man vom Überzeichnen. Damit der Kontext für den Betrachter erkennbar bleibt, wird die integrierte Vergrößerung oft durch eine Lupe visualisiert. Die Vergrößerung innerhalb eines Bildes kann bis 150 % betragen, ohne den Betrachter dabei zu irritieren. In multimedialen Anwendungen wird ebenfalls eine Lupe mit Zoom-Funktion als beliebtes interaktives Element eingesetzt. Hierbei werden Bildareale mit maussensitiven Bereichen ausgestattet, die angeklickt werden können, um ein vergrößertes Abbild zu bekommen. Eine optische Hervorhebung kann man schließlich durch Umrahmen und Einkreisen sowie durch die Darstellung bestimmter Details auf grauem oder farbigem Hintergrund (Unterlegen) gewährleisten. Grundsätzlich dürfen nicht mehrere Steuerungsmittel gleichzeitig eingesetzt sowie zu viele Einzelheiten visuell hervorgehoben werden, da sonst der beabsichtigte Visualisierungs-Effekt verloren geht (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 230ff).

Abbilder sind Repräsentanten der Wirklichkeit und enthalten aufgrund ihrer einzelnen Details viele verschiedene Informationen. Die meisten Abbilder sind jedoch mehrdeutig und daher auf eine **eindeutige Beschriftung** angewiesen. Gerade bei abstrakteren Abbildungen (z. B. mikroskopische Photographie) ist der Bildtitel von besonderer Bedeutsamkeit, da er den konkreten Inhalt eines Bildes, der oftmals auf den ersten Blick nur schwer erkennbar ist, beschreibt und dem Betrachter eine erste Orientierung ermöglicht. Da häufig sehr komplexe Bilder dargestellt werden, genügt es meist nicht, einen Titel in Form eines einzigen Begriffes oder Stichwortes zu wählen. Hier ist es günstiger einen Kurztext als Bildtitel zu verfassen. Dieser bringt wesentliche Inhalte und Strukturen des Bildes unmittelbar zum Ausdruck. Unter der eigentlichen Beschriftung sind numerische (Bezugsziffern) und sprachliche Kennzeichnungen (sprachliche Labels) für bestimmte Bildbereiche zu verstehen. Die Bezugsziffern und sprachlichen Labels werden meist dazu benützt, um bestimmte Bestandteile von Gegenständen zu benennen (z. B. bei Gebrauchsanleitungen technischer Geräte). Dabei werden sie entweder direkt auf den entsprechenden Bildteil aufgesetzt oder mit Bezugslinien zugeordnet. Erfahrungen haben gezeigt, dass in solchen Fällen sprachliche Labels den Bezugsziffern vorzuziehen sind, da sie ermüdende Augenbewegungen vermeiden. Hierbei ist auch darauf zu achten, dass sich die Bezugslinien deutlich vom Hintergrund abheben und eine eindeutige Zuordnung von Bildkomponente und Beschriftung gewährleistet wird (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 247ff). Beschriftungen und Bildbereiche werden in multimedialen Anwendungen zum Teil in *maussensitive* Bereiche eingeteilt. Bewegt man den Mauszeiger über einen bestimmten Teilbereich eines solchen interaktiven Bildes, so wird dieser farbig unterlegt und mit Hilfe von Bezugslinien benannt. Will der Benutzer weitere Informationen, so kann er oftmals durch Anklicken bestimmter Bildausschnitte oder Begriffe weitere Einzelheiten abrufen und in Erfahrung bringen. Die Zusatzinformationen können wiederum in Form von Text, akustischen Kommentaren oder mittels einer weiteren detaillierteren Abbildung erfolgen (vgl. WEIDENMANN 1997, S. 119).

Die Verwendung von **Farbe** kann auch bei der Gestaltung von Bildern positive Effekte erzielen. Farbige Lernmaterial wird generell interessanter und motivierender eingeschätzt als einfarbige Versionen. Farben dienen daher primär der Erzeugung und Erhaltung von Aufmerksamkeit und Konzentration. Eine wichtige Funktion erfüllen Farben aber als Orientierungs- und Organisationshilfe. Räumlich getrennte Informationen können durch Farben hervorragend gruppiert werden, da gleich gefärbte Elemente nach dem psychologischen Gestaltfaktor der *Ähnlichkeit* als zusammengehörig angesehen werden (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 122).

Mit Hilfe von Farben können schwer abgrenzbare Teile in komplexen Bildern auseinandergehalten und eindeutig identifiziert werden. Farben können zudem genutzt werden, um analoge Bestandteile in zwei oder mehreren Abbildungen zu vergleichen oder einander zuzuordnen. Die Verwendung von Farbe steigert schließlich auch das Behalten, da sie einfache kognitive Verarbeitungsprozesse wie Suchen, Wiedererkennen und Gruppieren unterstützt. Untersuchungen können bestätigen, dass beim Lernen mit farbigem Material bessere Behaltensleistungen als mit farblosem Material erzielt werden. Obwohl Farben bei der Bildgestaltung eine Vielzahl verschiedener Funktionen erfüllen kann, sollten hierbei nicht mehr als fünf bis sieben verschiedene Farben (*chunk*) verwendet werden, da zu viele Farben das menschliche Auffassungsvermögen überfordern (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 242ff).

Abbilder wurden bisher nur als *isolierte* Darstellungsform betrachtet. Als unverzichtbarer Bestandteil von Lernangeboten werden sie jedoch stets in einen sprachlichen Kontext eingebettet. Da Bilder aufgrund ihres Informationsgehaltes und ihrer Funktionsfülle mehrdeutig sind, benötigen sie eine sprachliche Fixierung in einem Begleittext. Im folgenden sollen daher einige Aspekte der Gestaltung solcher **Text-Bild-Kombinationen** am Beispiel von Printmaterial erläutert werden. Bei einer Verwendung von Text und Bild müssen sprachliche und bildhafte Informationen geistig miteinander verknüpft werden, um ein Gesamtverständnis zu erreichen. Nach Meinung der Kognitionspsychologie müssen beide Darstellungsformen dieselben Begriffe oder Konzeptionen in den Köpfen der Rezipienten aktivieren. „*Eine mentale Integration ist erreicht, wenn die Bildanalyse das Textverstehen und das Textverstehen die Bildanalyse beeinflusst*“ (BALLSTAEDT 1997, S. 250).

Eine mentale Integration kann nur gewährleistet werden, wenn **beide Präsentationsformen** vom Betrachter auch wahrgenommen und ausgewertet werden. Dies ist aber oftmals nicht der Fall, weil Text und Bild oftmals räumlich getrennt sind. Aus diesem Grund ist es wichtig, dass der Betrachter das Bild zum Text oder umgekehrt in unmittelbarer Nachbarschaft an vorhersehbarer Stelle findet. Diese relativ triviale Voraussetzung kann nach dem gestaltpsychologischen Gesetz der *Nähe*, das ebenso wie das Gesetz der *Ähnlichkeit* auf HELSON (1964) zurückgeht, begründet werden. Danach werden Elemente mit geringen Abständen zueinander als zusammengehörig wahrgenommen (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 121). Sobald längere Blicksprünge zwischen beiden Darstellungsformen z. B. durch Umblättern oder auch Scrollen notwendig werden, nimmt die kognitive Belastung zu. Dies sollte nach Möglichkeit vermieden werden.

Text und Bild können auf dem Papier oder aber auf dem Bildschirm unterschiedlich angeordnet (*Layout*) werden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 250f):

- Horizontalverteilung: Text und Bild liegen nebeneinander.
- Vertikalverteilung: Text und Bild liegen untereinander.
- Streuverteilung: Willkürliche Anordnung, um Fläche optimal zu nutzen.

Während für eine Horizontalverteilung unsere kulturbedingte Leserichtung von links nach rechts spricht, kann gegen eine Vertikalverteilung ein optischer Nachteil eingebracht werden. Vertikale Augenbewegungen ermüden schneller, da die für Vertikalbewegungen zuständigen Muskeln des Augapfels gegenüber denjenigen, die horizontale Bewegungen ermöglichen, schwächer ausgebildet sind. Eine Anordnung von Text und Bild sollte sich vor allem nach der Darstellungsform mit der Leitfunktion richten. Als allgemeine Richtlinie empfiehlt sich daher eine **Horizontalverteilung**, wobei die Darstellungsform mit der Leitfunktion nach links platziert werden sollte. So kann z. B. ein aussagekräftiger Text über abstrakte Zusammenhänge auf der linken Seite und ein ausschmückendes Bild mit Bezug zum Thema auf der rechten Seite angeordnet werden. Bei einer Vertikalverteilung ist die Vermittlungsform mit Leitfunktion generell nach oben zu platzieren (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 250f).

Neben der räumlichen Anordnung sind auch **inhaltliche Beziehungen** bei der Gestaltung von Text und Bild zu berücksichtigen. Bei der Erstellung von Lernmaterial unterscheidet man zwischen kongruenten und komplementären Beziehungen. *Kongruente* Beziehungen herrschen vor, wenn Informationen sowohl verbal im Text, als auch visuell im Bild angeboten werden. Informationen werden demzufolge in Bild und Text wiederholt. Untersuchungen dazu haben ergeben, dass bei einer solchen Wiederholung von den Betrachtern meist nur eine Darstellungsform wahrgenommen wird. Ein Vorteil liegt aber darin, dass jeder Adressat seine bevorzugte Informationsart wählen kann. Kongruente Beziehungen zwischen Ausdrücken im Text und einzelnen Bildelemente sollten aber durch parallele typographische oder graphische Hervorhebungen aufeinander bezogen werden. Werden für ein Gesamtverständnis beide Darstellungsformen (Text und Bild) zwingend erforderlich, so spricht man auch von *komplementären* Beziehungen. Komplementäre Gestaltung ist gegeben, wenn im Text abstrakte Begriffe durch sensorische oder räumliche Informationen im Bild veranschaulicht oder unbekannte Bestandteile im Bild durch den Text benannt und näher erläutert werden. Aus didaktischer

Sicht sollten komplementäre Beziehungen zwischen Text und Bild nach Möglichkeit eingesetzt werden, da sie eine integrative Verarbeitung unterstützen (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 251f).

Bei einer Kombination von Text und Bild lässt sich die visuelle Wahrnehmung des Betrachters **sprachlich beeinflussen**. Durch gezielte *Wortwahl* oder eine konkrete Benennung von Gegenständen kann die Behaltensleistung verbessert werden. Je spezifischer ein Objekt benannt wird, desto mehr visuelle Details bleiben im Gedächtnis haften. Wird eine Scholle abgebildet, so sollte man dieses Objekt auch als Scholle und nicht als Fisch bezeichnen. So kann z. B. auch die Gestalt und Form dieses Fisches im Gedächtnis bleiben. Ein interpretierender *Kommentar* (z. B. durch eine Bildüberschrift) kann eine bestimmte Einstellung des Bildbetrachters erzeugen, die sich letztendlich auf die Auswertung des Bildes niederschlägt. Enthält ein Begleittext *Hinweise* auf das Bild (z. B. Achten Sie besonders auf ...), so können diese sprachlichen Anweisungen die Augen des Betrachters auf bestimmte Bildausschnitte lenken oder Blickpfade nahe legen. Mit Hilfe von Wahrnehmungsaufgaben (z. B. Suchen, Vergleichen, Einschätzen) wird ebenfalls eine Auseinandersetzung und Auswertung des Bildes angeregt und gesteuert (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 254f).

Werden Bilder in **internetbasierte** Lernangebote implementiert, so sollte stets darauf geachtet werden, die Dateigröße (ein Farbbild mit 640 x 480 px benötigt je nach Komprimierungsgrad zwischen 75 und 900 KB) möglichst niedrig zu halten. Dies ist nötig, um die Übertragungsleistung zu optimieren und um lange Ladezeiten, die die Motivation der Benutzer senken können, zu vermeiden. Für das World Wide Web eignen sich in erster Linie die beiden Bildformate GIF (*Graphics Interchange Format*) und JPEG (*Joint Photographic Experts Group*). Diese beiden Bilddateiformate können nicht nur von typischen Web-Browsers problemlos dargestellt werden, sondern beide dienen auch der Komprimierung von Graphikdaten. Für eine Darstellung realistischer Abbilder wie z. B. Farbphotographien im Web eignet sich das Format JPEG, das mit Kompressionsraten von etwa 1 : 35 noch annehmbare Bildqualitäten erlaubt. Sollen dagegen Graphiken präsentiert werden, die mit wenig Farbe auskommen, so sollte das GIF-Format gewählt werden. GIF zeichnet sich durch seine verlustfreie und doch recht effiziente Kompression aus und bietet ab der Version 89 zudem die Möglichkeit, mehrere Graphiken in ein und derselben Bilddatei zusammenzufassen und die Einzelbilder nacheinander anzuzeigen. Durch den Einbau zusätzlicher Kontroll-Befehle (z. B. Verzögerungszeiten zwischen den Einzelbildern) können GIF-Dateien auch als *Dia-Show* und als einfache *Video-*

animation eingesetzt werden. Als neues Dateiformat für Bilddaten wurde Anfang 1995 PNG (*Portable Network Graphics*) speziell für das WWW entwickelt. PNG soll in Zukunft das GIF-Format ersetzen (vgl. HOLZINGER 2000, S. 156ff; 238).

3.3.1.2.4 Gestaltung bewegter Abbilder

Im Gegensatz zu Printmaterial ermöglichen multimediale Anwendungen (z. B. CD-ROM oder Internet) die Darstellung von Bewegung. Damit ergeben sich besonders für komplexe Abbilder wichtige Gestaltungsmöglichkeiten, da viele Sachverhalte (z. B. Bewegungsabläufe) mit Standbildern nur unzureichend dargestellt werden können. Bewegtbilder findet man in Multimedia-Systemen in Form von *Film-* oder *Videosequenzen* oder auch als *Animationen*. Mit Hilfe von dynamischen Abbildern können bewegte Vorgänge und Prozesse wie z. B. Handlungs- und Ereignisfolgen sowie Entwicklungen und Veränderungen dargestellt werden. Hierbei kann es sich um eine Prozedur handeln, die eine Person erlernen soll (z. B. Bedienung eines Gerätes), oder um einen abstrakten Prozess, der veranschaulicht werden soll (z. B. Stoffwechselprozesse). Bewegte Bilder eignen sich daher gut zur Vermittlung von *prozeduralem* Wissen. Werden bei der Gestaltung von Bewegtbildern verschiedene Aspekte berücksichtigt, so kann die Aufmerksamkeit des Betrachters gezielt gesteuert und eine höhere Lernwirksamkeit erreicht werden. Einige dieser Gestaltungskriterien sollen im Folgendem angeführt werden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 255; vgl. KERRES 2001, S. 181).

Zur Darstellung und Visualisierung realer Vorgänge, die eine unmittelbare und aufschlussreiche Beobachtung ermöglichen, eignen sich **Film-** oder **Videosequenzen**. Für Videoübertragungen im Web wird häufig *Streaming Video* verwendet. Hierbei werden die Videodaten nicht vollständig heruntergeladen, sondern in kleinen aufeinander folgenden Datenmengen zur Verfügung gestellt und abgespielt. Dazu benötigt der „sendende“ Server eine entsprechende Software und der empfangende Client die Installation eines sog. *Plug-in* im Browser. Zu den gängigen Videoformaten zählen nach HOLZINGER (2000, S. 240f) vor allem Real Video und MPEG 4. Videosequenzen sollten generell *kurz* konzipiert werden, da dadurch einerseits eine Überlastung der Rechnerleistung infolge der immensen Datenmenge (1 Minute Film- oder Videomaterial benötigt 10-100 MB) verhindert und andererseits auch eine kognitive Überforderung des Betrachters vermieden wird. Werden Videofiles in multimediale Lernangebote implementiert, so sollte man sie in kleinere Segmente von wenigen Minuten einteilen und diese in einer Übersicht am Bildschirm mit klaren Überschriften anordnen. Durch

Anklicken der Überschriften können je nach Interessenslage die einzelnen Inhalte des Videos abgerufen werden. Eine *inhaltliche Strukturierung* des Videos erleichtert zudem nicht nur die kognitive Verarbeitung des Betrachters, sondern reduziert auch die Gefahr, dass beim Vorspulen wichtige Informationen verloren gehen (vgl. KERRES 2001, S. 181). Da es sich bei Filmen oder Videos um zeitabhängige Informationsträger handelt sowie das Auffassungsvermögen und Lerntempo bei jedem Anwender individuell verschieden ist, sollte man dem Benutzer grundsätzlich einen *interaktiven Zugriff* in Form von eindeutigen und übersichtlich angeordneten Bedienelementen (Start, Stop/Standbild, Vor- und Rücklauf) ermöglichen. So kann der Rezipient bestimmte Einstellungen mit komplexen Bildern beliebig lange betrachten und wiederholen bis er die einzelnen Zusammenhänge verstanden und internalisiert hat. Eine visuelle Auswertung besonders schwieriger Bildpassagen kann durch den Einsatz von Standbild sowie Zeitlupe oder Zeitraffer deutlich erleichtert werden. Videos können aber auch Informationen enthalten, die für bestimmte Anwender keine Relevanz aufweisen. In einem solchen Fall ist es wichtig, dass der Betrachter jederzeit in der Lage ist, Filmausschnitte auszublenden oder zu überspringen. Müssen Videobeiträge aufgrund interner Systembedingungen bei jeder Nutzung von vorne bis hinten angesehen werden, obwohl kein Interesse daran besteht oder dasselbe Video aus einer früheren Anwendung bereits bekannt ist, so kann dadurch die Lernmotivation des Betrachters vermutlich erheblich beeinträchtigt werden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 255ff; vgl. KERRES 2001, S. 181).

Anstatt reale Abläufe auf Video aufzuzeichnen und in ein Multimedia-System zu integrieren, können Prozesse auch als computerbasierte **Animationen** veranschaulicht werden. Der Begriff Animation stammt aus der Trickfilmtechnik und bezeichnete ursprünglich das „Beleben“ unbelebter Gegenstände durch eine Abfolge einzelner Bildsequenzen. Eine Animation wird auf dem Bildschirm durch eine schnelle Aneinanderreihung mehrerer Einzelbilder erzeugt und erscheint dem menschlichen Auge aufgrund seiner Trägheit als zusammenhängende Bewegung. Bei einer Bildwechselfrequenz von 16 bis 25 Einzelbildern pro Sekunde erhält das Auge den Eindruck einer kontinuierlichen Bewegung (vgl. HOLZINGER 2000, S. 184). Um Veränderungen in Abbildungen auf dem Bildschirm zu demonstrieren, genügt jedoch bereits eine geringere Anzahl hintereinander folgender Einzelbilder. Animationen werden hauptsächlich eingesetzt, um sehr komplexe und abstrakte Abläufe und Strukturen darzustellen, die einer unmittelbaren Beobachtung nicht oder nur schwer zugänglich sind, da sie sich z. B. im mikroskopischen Bereich bewegen (vgl. Abb. 3-8). HOLZINGER (2001b, S. 135) unterscheidet vier Arten von Animationen:

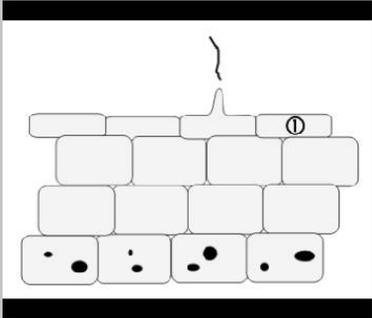
- *Pfadanimation*: Da nur das Objekt und der rechnerische Pfad benötigt werden, ist diese Animationsart sehr speichersparend. Mit Hilfe von Animationsoptionen wie Geschwindigkeit, Zeitdauer, Richtung, etc. können solche Bewegtbilder festgelegt werden.
- *Zellanimation*: Sie besteht aus einer sequentiellen Abfolge mehrerer Einzelbilder, die Bewegung simulieren. Als exemplarisches Beispiel gilt ein sich drehender Globus, der aus einzelnen Ansichten (Zellen) der Erde besteht.
- *Objektanimation*: Eigenschaften eines Objekts (z. B. Farbe, Position, Form) werden verändert.
- *Farbanimation*: Variante einer Objektanimation, die speichersparend bei Vektorgraphiken und Texten anwendbar ist.

Eine Integration von Computeranimationen in computer- oder internetbasierte Lernangebote (CBT, WBT) ist generell sehr einfach, da die Funktion zur Erstellung von Animationen in den üblichen Betriebssystemen bereits eingebaut ist. Eine interaktive Nutzung bewegter Computergraphiken wird durch Anhalten, Vor- und Zurückspulen ermöglicht. Trotzdem besitzt die Animation, ebenso wie eine Videosequenz, eine lineare Struktur, die vom Benutzer nicht verändert werden kann. Alles, was sich bewegt, zieht die Aufmerksamkeit auf sich und kann daher von wichtigen Aspekten ablenken. Der Einsatz bewegter Animationen muss daher immer bewusst eingesetzt werden. Aus didaktischer Sicht sollen sich animierte Graphiken auf Wesentliches beschränken und unwichtige Details des originalen Objektes weglassen. Durch eine derartige didaktische Reduktion wird die Aufmerksamkeit des Betrachters auf die zu visualisierenden Bildinhalte und Zusammenhänge gelenkt. Einfache Strukturzeichnungen, die bestimmte Elemente graphisch hervorheben und mit Verständnishilfen markieren, sind detaillierten Abbildern meist vorzuziehen. Bei sehr komplizierten und abstrakten Prozessen ist auch eine zusätzliche Verständnishilfe in Form eines kurzen Begleittextes empfehlenswert. Während photorealistische Computeranimationen in Farbe besonders ästhetisch und attraktiv erscheinen, sind sie für didaktische Einsatzzwecke nur wenig geeignet. Da besonders die Farbtiefe die Aufmerksamkeit auf sich zieht und dadurch von wichtigen Elementen ablenken kann, soll die Farbgestaltung von Animationen in instruktionalen Multimedia-Anwendungen nicht übertrieben werden. Kann nach Möglichkeit auf eine Farbdarstellung verzichtet werden, so eignen sich vor allem Grauschattierungen zur Gliederung und Strukturierung der Darstellung (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 134f; vgl. KERRES 2001, S. 228f; vgl. STEINMETZ 2000, S. 103ff).

Als Alternative zu der Präsentation eines Videos kann neben einer Animation auch die Darstellung einer **Abfolge** von **Einzelbildern** bzw. -graphiken eingesetzt werden. Wesentliche Abschnitte eines Vorgangs werden dann mit einzelnen Bildern oder Graphiken abgebildet. Diese können am Bildschirm hintereinander aufgerufen werden und von einem Begleittext kommentiert werden. Deren Wiedergabe kann aber auch von einem Sprechertext synchronisiert werden. Demnach existieren verschiedene Möglichkeiten, Bewegung am Bildschirm anschaulich darzustellen. Die Konzeption eines instruktionalen Multimedia-Systems setzt jedoch nicht automatisch die Implementierung aller technischen Möglichkeiten voraus. Denn die Entscheidung, welche Art der Darstellungsform (z. B. Video, Animation oder Abfolge von Einzelbildern) gewählt wird, sollte nicht vom verwendeten Mediensystem abhängen. Vielmehr ist zu prüfen, ob ein zusätzlicher Mehraufwand für eine 2D-Computeranimation gegenüber den Einzelgraphiken in bezug auf den zu erzielenden Lernerfolgs gerechtfertigt ist. Es sollte grundsätzlich bei der Gestaltung von multimedialen Lernangeboten darauf geachtet werden, dass der Aufwand immer im Verhältnis zum erzielten Resultat steht. Aus diesem Grund sollten einfache Sachverhalte möglichst einfach dargestellt werden (vgl. KERRES 2001, S. 182).

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Pilzinfektion - Animation i



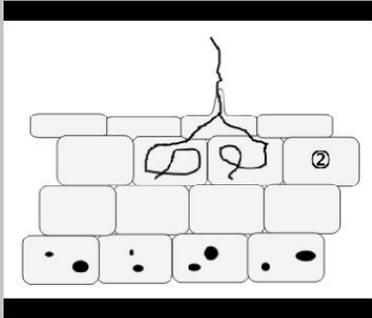
- 1) Pilzhyphe infiziert Orchideenwurzel durch ein einzelliges Wurzelhaar (Rhizoid).
- 2) Pilz verzweigt sich locker in der subepidermalen Cortexschicht.
- 3) In den tieferen Cortexzellen bildet der Pilz dichte Hyphenknäuel (Pelotone).

Diese Pelotone werden nach 1-2 Tagen aufgelöst bzw. verdaut. Unverdaubare Hyphenreste bleiben als Klumpen (vierte Zellschicht von oben) in den Cortexzellen zurück.

zurück

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Pilzinfektion - Animation i



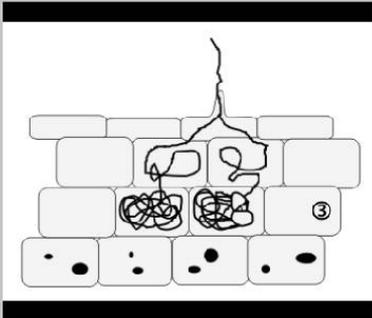
- 1) Pilzhyphe infiziert Orchideenwurzel durch ein einzelliges Wurzelhaar (Rhizoid).
- 2) Pilz verzweigt sich locker in der subepidermalen Cortexschicht.
- 3) In den tieferen Cortexzellen bildet der Pilz dichte Hyphenknäuel (Pelotone).

Diese Pelotone werden nach 1-2 Tagen aufgelöst bzw. verdaut. Unverdaubare Hyphenreste bleiben als Klumpen (vierte Zellschicht von oben) in den Cortexzellen zurück.

zurück

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Pilzinfektion - Animation i



- 1) Pilzhyphe infiziert Orchideenwurzel durch ein einzelliges Wurzelhaar (Rhizoid).
- 2) Pilz verzweigt sich locker in der subepidermalen Cortexschicht.
- 3) In den tieferen Cortexzellen bildet der Pilz dichte Hyphenknäuel (Pelotone).

Diese Pelotone werden nach 1-2 Tagen aufgelöst bzw. verdaut. Unverdaubare Hyphenreste bleiben als Klumpen (vierte Zellschicht von oben) in den Cortexzellen zurück.

zurück

Abb. 3-8 **Animation** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. In einer Abfolge von 20 Einzelbildern (die drei entscheidenden Phasen im Bild) wird der Prozess der Pilzinfektion visualisiert. Anhand einer didaktisch vereinfachten Zeichnung wird das Eindringen und die Ausbreitung des Pilzes im Wurzelgewebe der Orchidee aufgezeigt und durch einen kurzen Begleittext kommentiert. Mit Hilfe der Bedienelemente kann der Betrachter den Vorgang beliebig oft wiederholen oder an bestimmten Stellen anhalten (selbsterstellt).

3.3.1.3 Einsatz auditiver Elemente - Audiogestaltung

Internetbasierte Lernangebote kombinieren als mediale Datentypen nicht nur Text, Stand- und Bewegtbilder, sondern auch aufgezeichnete Ton- und erzeugte **Audioinformationen**. Die Einbindung von Audio ist oftmals der erste Schritt, um eine Webseite „multimedial“ zu machen, da neben statischen Komponenten nun auch dynamische oder zeitabhängige Informationsträger zur Wissensvermittlung eingesetzt werden. Als auditive Elemente für Multimedia-systeme eignen sich vor allem *Geräusche*, *Musik* und *Sprache* in Form gesprochener Texte. Obwohl die didaktischen Auswirkungen von Audio-Design noch wenig erforscht sind, kann ein zusätzlicher Einsatz von Ton in multimedialen Lernumgebungen den Informationstransfer optimieren und die Motivation der Benutzer erhöhen. Bisher werden in Multimedia-Produktionen noch relativ wenige Audiosequenzen eingesetzt. Die Bedeutung des Audio-Designs wird aber vermutlich deutlich zunehmen (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 147ff).

3.3.1.3.1 Geräusche - Navigationssounds

Geräusche (*sound effects*) werden mit Hilfe synthetischer Instrumente erzeugt oder aber aus der realen Umwelt aufgenommen. Obwohl sie verschiedene Funktionen erfüllen können (z. B. Vermittlung realistischer Eindrücke; Situierungsfunktion), dienen Geräusche in multimedialen Anwendungen hauptsächlich als *Navigationssounds*. Darunter sind Klänge zu verstehen, die unmittelbar nach einer Benutzerinteraktion erklingen. So erfolgen akustische Zeichen, wenn ein Button gedrückt wird oder aber Mausbewegungen, Mausclicks oder Tastatureingaben stattgefunden haben. Die akustische Bestätigung zeigt dem Benutzer, dass seine Eingabe vom System erkannt wurde und jetzt weiterverarbeitet wird. Durch diese Feedbackfunktion entsteht ein unmittelbarer Dialog zwischen Mensch und Maschine, der die Benutzerfreundlichkeit eines Systems erhöhen soll. Zu oft verwendete Klänge können dem Benutzer aber auch unangenehm sein und zu negativen und ablehnenden Reaktionen führen. Aus diesem Grund sollten nur an notwendigen Stellen angenehme Sounds in angemessener Lautstärke erklingen. Durch die Integrierung eines Kontrollfeldes sollte man dem Benutzer auch ermöglichen, verschiedene Einstellungen (z. B. Geräusch, Musik, Klicksounds, etc.) auszuwählen oder aber den Ton ganz abzuschalten. Geräusche, die Rückmeldungen über den Systemzustand liefern, bezeichnet man als *Earcons*. Solche auditiven Elemente können ikonischen

Charakter (z. B. Rascheln beim Seitenblättern) oder aber symbolischen Charakter (z. B. Beep beim Drücken einer falschen Taste) besitzen. Mit Hilfe derartiger Geräusche kann die Aufmerksamkeit und Konzentration der Benutzer geweckt und auch gelenkt werden. Der Klang des akustischen Signals entscheidet dabei über die Art der Aufmerksamkeit (z. B. Warntöne vor Fehlbedienungen oder unwiderruflichen Aktionen). Bei der Verwendung solcher Earcons, die auch einer Hervorhebung bestimmter Elemente am Bildschirm dienen, sollte auf einen konsistenten Gebrauch innerhalb der Software geachtet werden, um ein eindeutiges Wiedererkennen zu gewährleisten. Situierende Geräusche werden eingesetzt, um eigene Erfahrungen zu aktivieren und emotionale Wirkungen zu stimulieren. Bestimmte Situationen wirken besonders realistisch, wenn möglichst originalgetreue und authentische Signale verwendet werden (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 148ff; 153; 161ff).

3.3.1.3.2 Musikuntermalung

Musik wird in Multimediasystemen hauptsächlich dazu eingesetzt, um die Motivation der Benutzer zu erhöhen sowie eine bestimmte Stimmung oder Atmosphäre (z. B. Spannung oder Entspannung) zu vermitteln. Musiksequenzen können aber auch positive Auswirkungen auf die Konzentration haben und größere Akzeptanz durch Qualitätsempfinden hervorrufen. Grundsätzlich ist aber darauf zu achten, Musik gezielt und sparsam zu verwenden, da ständige musikalische Untermalung gerade in Lernprogrammen von wichtigen Sachverhalten ablenken und generell als störend empfunden werden kann. Beim Einstieg in verschiedene Programme (z. B. CD-ROM, WWW) wird Musik oftmals als *Introtitel* (20-120 Sekunden) benützt, um auf die eigentliche Thematik hinzuführen. Diese musikalische Einleitung kann meist abgebrochen werden, um bei einem erneuten Einstieg den Benutzer nicht nochmals damit zu konfrontieren. Musikalische Umrahmung findet sich vor allem auch bei *Videos* und *Diashows*. In diesem Fall soll die Aufmerksamkeit und Konzentration der Zuhörer erhöht und ein spannender Handlungsrahmen geschaffen werden. In multimedialen Lernsystemen eignen sich aber auch kurze Musiksequenzen (5 bis 10 Sekunden) als *Belohnung*. Werden Fragen zur Feststellung des Lernfortschritts richtig beantwortet, so können aufmunternde Klänge die Motivation und Gefühlslage der Anwender erhöhen. Lange Ladezeiten sind trotz moderner Programme und leistungsfähiger Rechner nicht nur bei Online-Anwendungen, sondern auch bei CD-ROM-Produktionen oft nicht zu vermeiden. Eine geeignete Musikuntermalung kann die lästige *Wartezeit* angenehmer und kurzweiliger gestalten sowie das Interesse und die Motivation des Benutzers erhalten. Die Auswahl der Musik (Harmonie und Rhythmus) muss stets mit den je-

weiligen Inhalten abgestimmt werden. Nicht jeder Titel passt auch zu jeder beliebigen Thematik (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 148f; 154ff; 164f).

3.3.1.3.3 **Gesprochene Texte**

Texte am Bildschirm müssen nicht stets visuell präsentiert werden. Es besteht auch die Möglichkeit, textliche Informationen durch einen **Sprecher** (auditiv) vortragen zu lassen. Der Vortrag dieser Person kann als Video dargestellt oder aber als einfacher Audio-Track wiedergegeben werden. Bei der didaktischen Gestaltung multimedialer Lernanwendungen ist zu klären, ob Informationen als *schriftlicher* oder aber als *gesprochener* Text präsentiert werden sollen. Um diese zentrale Frage des Multimedia-Designs zu beurteilen, sind einige Aspekte auf der Basis der Kognitionspsychologie zu beleuchten. Obwohl die kognitiven Prozesse beim Hören und Lesen einander sehr ähnlich sind, gibt es dennoch einige Unterschiede. Unmittelbar nach dem Lesen schwieriger Texte ist die Behaltensleistung **besser** als nach dem Hören. Andererseits laufen beim Hören eines Textes mehr Schlussfolgerungen (*Inferenzen*) ab als beim Lesen. Das Behalten nach dem Lesen ist besser, da die aufnehmenden und verarbeitenden Prozesse beim Hören gesprochener Texte unter erschwerten Bedingungen ablaufen. Während beim Lesen die Informationsaufnahme durch die Lesegeschwindigkeit und Wiederholungen (*Regressionen*) selbst gesteuert werden kann, ist das Hören fremdgesteuert, da der Hörende seine kognitive Verarbeitung an den Informationsstrom anpassen muss. Zudem erfordert die Entwicklung von Inferenzen mehr konstruktive Arbeit. Ein weiterer Grund für dieses Faktum ist in der Rezeptionssituation zu suchen. Beim Lesen handelt es sich um eine Tätigkeit, wobei sich der Rezipient konzentrieren muss, um die Informationen zu internalisieren. Im Gegensatz dazu ist das Hören oftmals auch mit gleichzeitiger visueller Wahrnehmung (z. B. auditiver Vortrag bei gleichzeitiger Einblendung von Graphiken, Animationen, etc.) verbunden. Das bedeutet, dass in diesem Fall die Gefahr einer Ablenkung vom gesprochenen Text besteht (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 94).

Entgegen dieser Auffassung wird eine Kombination von Abbildern und gesprochenem Text von WEIDENMANN (1997b, S. 117) aus verschiedenen Gründen forciert. Einerseits wird durch eine auditive Bilderläuterung der Bildschirm von Text befreit und folglich übersichtlicher. Andererseits werden bei einer Präsentation per Audio keine ermüdenden Blicksprünge zwischen Bild und Text (und umgekehrt) mehr erforderlich. Der Betrachter kann sich auf komplexe Bilder oder Animationen konzentrieren und gleichzeitig sprachliche Erklärungen und

Beschreibungen zu den gezeigten Bildern hören. Dies führt letztendlich zu einer Entlastung der Anwender. Eine auditive Informationsdarbietung eignet sich daher besonders, wenn zusätzliche bildliche Informationen präsentiert werden. Obwohl Hörtexte generell schwieriger zu verarbeiten sind als Lesetexte und ein gewisses Ablenkungspotential besitzen, sollten die von WEIDENMANN (1997b) aufgeführten Vorteile berücksichtigt werden. Um die Gefahr der Ablenkung von Bildinhalten durch gesprochenen Text zu reduzieren, können während einer auditiven Erläuterung bildhaft dargestellter Prozesse auch zusammengefasste Kernaussagen des vorgetragenen Textes visuell am Bildschirm präsentiert werden. Da sowohl Lesetexte als auch Hörtexte verschiedene Vorzüge besitzen, sollte man sich nicht auf eine Darstellungsweise beschränken, sondern stets eine **Kombination** aus geschriebenen und gesprochenen Texten für eine Wissensvermittlung in Multimediasystemen anstreben (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 149; 172).

Wird gesprochener Text bei einer Multimedia-Produktion eingesetzt, so hängt der Erfolg neben einer angemessenen Textgestaltung (einfache, kurze und strukturierte Sätze) vor allem von der **Qualität des Sprechers** ab; die technische Qualität ist in diesem Fall sekundär. Der Sprachstil kann die Aufnahme und Verarbeitung textlicher Informationen durch paraverbale (sprachbegleitende) Merkmale erleichtern. Durch eine ausdrucksstarke *Betonung* kann die Bedeutung des Gesagten akzentuiert und erhöht werden. Auch der Tonfall des Sprechers (freundlich oder unfreundlich, schüchtern oder selbstbewusst, ängstlich oder kräftig, etc.) kann eine bestimmte Wirkung beim Zuhörer erzeugen. Untersuchungen haben ergeben, dass sich eine mittlere *Sprachgeschwindigkeit* für das Verständnis am positivsten auswirkt. Im Gegensatz dazu überfordert ein zu schnelles Tempo die kognitive Verarbeitungskapazität, ein zu langsames Tempo überlastet dagegen das Kurzzeitgedächtnis. Um den Sprechfluss zu strukturieren und verschiedene Inhaltselemente hervorzuheben eignen sich vor allem auch gezielt eingesetzte *Pausen*. Die Stimme und Artikulation des Sprechers kann letztendlich über die Glaubwürdigkeit des Inhalts, die Aufnahmebereitschaft und Konzentrationsfähigkeit sowie den Erlebniswert des Benutzers entscheiden. Der Einsatz ausgebildeter und professioneller Sprecher ist daher empfehlenswert (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 94f; HOLZINGER 2001b, S. 149; 169ff; vgl. KERRES 2001, S. 180).

Sprache als Informationsmedium besitzt nicht nur Vorteile, sondern sie führt auch zu einigen technischen und organisatorischen **Problemen**. Eine Implementierung von Audio-Tracks in multimediale Lernangebote stellen große Anforderungen an den Speicherplatz. Benötigt man für die Speicherung einer Minute aufgezeichneter Sprache rund 600 KB, so fallen im Vergleich dazu für eine Minute Musik (CD) bereits 10 MB an Daten an. Diese enormen Datenmengen können jedoch mittels Verfahren der Komprimierung reduziert werden (vgl. HOLZINGER 2000, S. 228). Obwohl rein auditive Präsentationen gleichzeitig auch Graphiken, Schaubilder und Photos kommentieren können und dadurch didaktisch interessant werden, ist eine Synchronisation, je nach Autorensystem, zum Teil sehr kompliziert und aufwändig. Ein zentrales Merkmal von Audioinformationen ist die Zeitabhängigkeit. Wird eine Animation und der dazu gehörige Hörtext wahrgenommen, so ist der Rezipient dem dynamischen Informationsfluss des Sprechers ausgeliefert. Während das Verständnis beim Lesen durch die Leseschwindigkeit und individuelle Wiederholungen selbstgesteuert ist, können beim Hören aufgrund der erschwerten Verarbeitungsprozesse viele Informationen verloren gehen. Aus diesem Grund wird gerade für multimediale Lernangebote eine **benutzerfreundliche** Gestaltung der Audio-Präsentation erforderlich. Dies kann realisiert werden, indem über verschiedene Bedienelemente die auditive Information abbrechbar und wiederholbar sowie eine Einstellung der Lautstärke erlaubt wird. Da generell unterschiedliche Lernpräferenzen bei den Betrachtern vorherrschen, sollte den Anwendern ermöglicht werden, über die Auswahl einer auditiven oder visuellen Textgestaltung selbst zu entscheiden (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 149).

3.3.2 Realisierung von Interaktivität - Interaktionsformen im WWW

Im Gegensatz zu herkömmlichen Unterrichtsmedien, zeichnen sich moderne Multimedia-Systeme vor allem durch *Interaktivität* aus. Darunter ist eine Eigenschaft von Computerprogrammen zu verstehen, die den Benutzer in den medial vermittelten Informations-, Kommunikations- und Lernprozess gestaltend mit einbezieht und ihm eine Reihe von Eingriffs- und Steuerungsmöglichkeiten erlaubt. Die Aktivität des Benutzers und der hohe Grad an Auswahlfreiheit stehen im Vordergrund und sind kennzeichnend für interaktive Software (vgl. HAACK 1997, S. 152f). Benutzer von Lernsoftware interagieren mit dem Computer, indem sie Aufgaben bearbeiten, Entscheidungen treffen und darauf individuelle Rückmeldungen erhalten. Darin zeigt sich der große Vorteil im Vergleich zum traditionellen Buch oder Film. Im Rahmen eines Lernprogramms können sich Interaktionen zwischen Mensch und Computer auf verschiedene Funktionsebenen (z. B. Einstieg in Lernumgebung, Auswahl von Themenbereichen, Beratung, Verarbeitung und Anwendung) beziehen. Aus diesem Grund unterscheidet STRZEBKOWSKI (1997, S.275ff) sechs verschiedene Kategorien von **Interaktionsformen** in computergestützten Lernumgebungen:

1. *Lernumgebungs-Aktivitäten*: Persönliche Identifikation mit Namen und Passwort; individuelle Einstellungen (z. B. Schriftgröße, Lautstärke, Navigationsounds); Lernstrategie wählen (z. B. Beginnen mit Test, Video, Problem, etc.); Aufrufen der Benutzungshilfe;
2. *Navigations- und Dialogfunktionen*: Freies Navigieren - linear (seitenweise) oder non-linear (per Hyperlink); Verfolgen vorgegebener Pfade (*Guided Tours*); Rückkehr zum Ausgangspunkt (*Home*); Zurückverfolgen des Lernweges (*History*);
3. *Aktivitäten bei der Informationspräsentation*: Auswahl bevorzugter Darstellungsformen (z. B. Text, Graphik, Video, Animation, etc.); Arbeiten mit interaktiven Modellen (z. B. 3D-Modell) zur Informationserschließung; Arbeiten mit virtuellen Geräten (z. B. Bedienelemente von Audio- oder Videogeräten);
4. *Bearbeitungsfunktionen für die präsentierten Inhalte*: Markieren wichtiger Stellen durch „Lesezeichen“; Exportieren (Sammeln) der Text-, Bild-, Audio-, und Videodaten;

5. *Bearbeitung der multimedialen Datenbasis* (im multimedialen Notizblock): Text verarbeiten; Zeichnen; Verknüpfen verschiedener Daten mit Hyperlink; Visualisieren der Inhalte mit Hilfe kausaler Netzwerke; („Lernen durch Modellieren“);
6. *Aktivitäten in der Anwendungs-/Transferphase*: Dialoge führen (durch Text- oder Sprach-eingabe); Arbeiten mit interaktiven Animationen; Arbeiten mit virtuellen Geräten (z. B. Mikroskopieren)

Aus dieser keineswegs vollständigen Aufzählung von instruktionalen Interaktionsformen wird ersichtlich, dass viele verschiedene Lerner-Aktivitäten existieren und in effektive Lernangebote implementiert werden sollten. STRZEBKOWSKI (1997) weist zudem darauf hin, dass die wechselseitige Kommunikation zwischen Mensch und Maschine in *Steuerungsinteraktionen* (Navigations- und Systemfunktionen wie z. B. Blättern in Bildschirmseiten) und *didaktische Interaktionen* (z. B. unterstützende Dialogfunktion oder Modellmanipulation) eingeteilt werden kann, um das breite Aktions-Spektrum übersichtlicher darzustellen. Da eine Bereitstellung solcher Funktionen aber mit viel Aufwand verbunden ist, stellt sich auch die Frage nach der **Begründung** („Warum?“) einer Realisierung von Interaktivität in multimedialen Lernangeboten.

Interaktionsformen sind gerade für computergestützte Lernprozesse von besonderer Bedeutung, da sie das *selbständige Lernen* sowie die motivationale Einstellung des Anwenders unterstützen können. Interaktive Lernsysteme fördern eine autonome Lernform, indem sie ein individuelles Lerntempo, eine weitgehende Selbststeuerung der Lernprozesse (durch die Auswahl der Lerninhalte, der Lernwege und der Art der Wissensdiagnostik) sowie eine freie Wahl der bevorzugten Darstellungsform des entsprechenden Wissensbereiches ermöglichen. Ein unmittelbarer und aktiver Einbezug des Rezipienten in das Lerngeschehen kann nicht nur die individuellen Interessen und Lernbedürfnisse berücksichtigen, sondern auch zum Aufbau und zur Aufrechterhaltung von *Motivation* (z. B. durch Bereitstellung variabler Schwierigkeitsgrade, kontextbezogene Rückmeldungen, Entscheidungsfreiheit, etc.) beitragen. Da die Emotion und Motivation als treibende Kräfte für eine kognitive Informationsverarbeitung angesehen werden dürfen und daher die Lernwirksamkeit entscheidend beeinflussen, sollte einer didaktischen Gestaltung von Interaktionsformen besondere Beachtung geschenkt werden (vgl. HAACK 1997, S. 153f; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 269ff).

Die Notwendigkeit von Interaktionsformen für Lernprogramme kann aus der Lerntheorie des **Konstruktivismus** (seit etwa 1990) abgeleitet und begründet werden. Aus der Sicht dieses Lernparadigmas kann Wissen weder abstrakt vermittelt, noch symbolhaft dargestellt werden. Wissen wird vielmehr vom Lernenden in Beziehung zu seinen früheren Erfahrungen in komplexen und möglichst realen Problemsituationen aktiv erworben bzw. „konstruiert“. Demnach ist Lernen als eine *aktive Wissenskonstruktion* zu verstehen, die auf bereits bestehendem Vorwissen des Lernenden aufbaut. Nach der konstruktivistischen Theorie soll vor allem die *Eigenaktivität* der Lernenden gefördert und dadurch nicht nur eine weitgehende Selbststeuerung des Lernprozesses, sondern auch die individuellen mentalen Konstruktionsprozesse unterstützt werden. Eine Umsetzung konstruktivistischer Ideen bei der Gestaltung multimedialer Lernprogramme erfordern daher neben einem breiten Handlungsspielraum auch eine Einbettung des Lerngegenstandes in möglichst authentische Lernsituationen (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 146ff; vgl. STEINMETZ 2000, S. 820; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 271).

Der didaktische Stellenwert und die motivationalen Anforderungen, die im Hinblick auf Lerner-Aktivitäten gestellt werden, zeigen, dass eine effektive *Wissensvermittlung* nicht nur von speziell aufbereiteten Darstellungsformen wie Text, Stand- und Bewegtbilder, sondern vor allem auch von verschiedenen Interaktionen zwischen Mensch und Computer abhängig ist. Für eine Optimierung computergestützter Lernprozesse, müssen daher verschiedene Gestaltungskriterien des **Interaktions-** und **Interfacedesigns** berücksichtigt werden. Zu den Grundlagen dieser beiden Komponenten zählen die *Mensch-Maschine-Kommunikation (Human-Computer Interaction: HCI)* und die *Software-Ergonomie*. Diese beiden relativ jungen Teilgebiete der Informatik beschäftigen sich mit der menschengerechten und benutzerfreundlichen Gestaltung von Mensch-Computer-Interaktionen. Da heute der *Mensch* und nicht die Maschine immer mehr in den Vordergrund rückt, sind die Erkenntnisse dieser beiden Disziplinen für die Entwicklung von Lernsystemen unerlässlich. Im folgenden Abschnitt sollen vor allem solche Interaktionsformen betrachtet werden, die für *internetbasierte* Lernangebote Relevanz zeigen und mit relativ einfachen Mitteln umsetzbar sind (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 77ff; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 273f; 280; WANDMACHER 1993, S. 1).

3.3.2.1 Gestaltung der Lernoberfläche

Die graphische **Benutzungsschnittstelle** (*graphical user interface: GUI*) bildet das Tor zum jeweiligen Programm und ermöglicht erst das „Miteinander-in-Verbindung-treten“, also das Interagieren zwischen Mensch und Computer. Interaktionen erfolgen in Form verschiedener Eingabe- und Ausgabevorgänge. Obwohl Gesten, Sprache und Schrift zur Informationseingabe in den Computer genutzt werden müssten, findet eine Eingabe am häufigsten mit der Tastatur oder aber über *graphische Bedienelemente* auf der Benutzungsoberfläche statt, die mit der Maus angeklickt werden können. Als optische Ausgabegeräte dienen verschiedene Arten von Bildschirmen. Bei der Gestaltung der Lernoberfläche muss daher berücksichtigt werden, welche graphischen Elemente existieren, wie diese konzipiert und auf dem Bildschirm angeordnet werden müssen, um eine benutzerfreundliche und lernwirksame Mensch-Computer-Interaktion gewährleisten zu können (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 184ff; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 282).

3.3.2.1.1 Graphische Bedienelemente

Unter **graphischen Bedienelementen** versteht man sämtliche visuellen Zeichen der Benutzungsoberfläche, die einerseits die *Eingabe* von Daten und das Auslösen von Aktionen durch den Anwender und andererseits die *Ausgabe* von Meldungen, Zustandsinformationen und Aufforderungen zu bestimmten Aktivitäten durch das Computersystem repräsentieren (vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 282). Diese Bedienelemente, die nach HOLZINGER (2001b, S. 198; 197) auch als „*Interaktions-Komponenten*“ (*User-Interface-Komponente*) bezeichnet werden, sind Bestandteile gängiger Betriebssysteme oder aber Komponenten von Anwendungsprogrammen. Diese UI-Komponenten, die ein einheitliches Erscheinungsbild auf dem Bildschirm aufweisen und bestimmte Funktionen erfüllen, umfassen verschiedene graphische Objekte.

Viele graphische Bedienelemente werden als virtuelle **Schaltflächen** oder Buttons gestaltet, die beim Drücken (z. B. mit der Maus) eine bestimmte Aktion auslösen. Oftmals werden diese Buttons plastisch und sich aus der Benutzungsoberfläche hervorhebend dargestellt, um dem Anwender die Art der Interaktion ähnlich dem Drücken eines Knopfes bzw. einer Taste zu vermitteln. Werden solche Schaltflächen, die nur als umrahmte Bildschirmbereiche repräsen-

tiert werden, aktiviert, sollte eine Invertierung der Schaltfläche als Rückmeldung erfolgen. Vorteilhaft ist, dass sich alle Buttons sehr leicht in HTML realisieren lassen. HOLZINGER (2001b, S. 198) unterscheidet **vier** verschiedene Schaltknöpfe, die häufig in multimedialen Systemen Verwendung finden:

- *Command-Buttons*: Dienen zum direkten Auswählen von Aktions- und Navigationsmöglichkeiten (z. B. „zurück“, „weiter“, „OK“).
- *Check-Buttons*: Ankreuzfelder, die eine mehrelementige Auswahl ermöglichen.
- *Radio-Buttons*: Druckknöpfe, die der Auswahl von sich ausschließenden Eigenschaften dienen. Das Wählen einer Eigenschaft schließt die andere automatisch aus.
- *Hots Spots*: Unsichtbare Schaltflächen, die über graphische Objekte gelegt werden können (z. B. Photos mit maus-sensitiven Flächen, die Informationen beinhalten).



Abb. 3-9 **Command-Buttons** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. Für eine lineare Navigation werden diese Bedienelemente benutzt. Durch eine Aufhellung und eine umgekehrte Schattierung entsteht der Eindruck einer „gedrückten“ Schaltfläche.

Zu den UI-Komponenten zählen zudem *Schieberegler* und *Scrollbars*. Während Schieberegler (*slider*) individuelle Einstellungen innerhalb eines Wertebereiches (z. B. für Lautstärke, Helligkeit, etc.) ermöglichen, handelt es sich bei Scrollbars um spezielle Regler, die den sichtbaren Bereich der Bildschirmoberfläche nach oben und unten sowie nach links oder rechts erweitern können. Scrolling ist die am häufigsten anzutreffende Navigations-Tätigkeit in Benutzungsoberflächen (vgl. STEINMETZ 2000, S. 805). Scrollbare *Auswahllisten* (*list box*) erlauben dem Benutzer aus einer Anzahl von Items (Graphiken, Kommandos, etc.) durch Anklicken mit der Maus zu selektieren. *Texteingabefelder* (*entry fields*) dienen der flexiblen Eingabe von Daten (meist einzeilige Texte). Eine Auswahl von Informationen wird auch durch *Menüs* gewährleistet. Menüs sind lineare oder hierarchisch strukturierte Listen von Funktionen, die zunächst nicht sichtbar sind. Ein Menü wird geöffnet, indem der Menü-Titel durch Mausklick aktiviert wird und die Funktionen als Menü-Einträge dargestellt werden. Diese UI-Komponente unterstützt den Arbeitsprozess des Benutzers also durch die Vorgabe verschiedener Handlungsalternativen. Im Gegensatz zu klassischen Kommandosprachen sind keine syntaktischen Entscheidungen notwendig und der Eingabeaufwand ist durch eine geeig-

nete Optionsauswahl gering. Es existieren auch noch andere Interaktionselemente, die jedoch im Rahmen dieser Aufzählung von Beispielen nicht mehr erwähnt werden sollen (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 93ff; 198ff; vgl. STEINMETZ 2000, S. 802ff; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 287f).

Diese interaktiven Bedienelemente werden auf dem graphischen Interface in Form von *Piktogrammen* **repräsentiert**. Unter Piktogramme versteht man einfache Bilder, die auf den ersten Blick und ohne sprachliche Erläuterung Begriffe aktivieren oder bestimmte Handlungen auslösen. Eine piktographische Kommunikation profitiert demzufolge vom Bildüberlegenheits-Effekt, da Bilder besser behalten und erinnert werden als Wörter. Diese Darstellungsform ist besonders in Situationen nützlich, wenn eine sprachliche Verständigung umständlich ist oder eine internationale Kommunikation ermöglicht werden soll (vgl. Abb. 3-6). Als graphische Bedienelemente werden entweder ikonische oder symbolische Piktogramme eingesetzt (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 271f).

Ikonische Darstellungen, die in Form von **Icons** häufig auf graphischen Benutzungsoberflächen anzutreffen sind, sind bildhafte Zeichen für konkrete Gegenstände der realen Welt. Sie repräsentieren als interaktive Elemente bestimmte Objekte, Systemzustände und Operationen. Icons stehen meistens stellvertretend für ganze Anwendungen auf der Betriebssystemebene (Desktop-Icons, z. B. Papierkorb als Auffangstation für gelöschte Dateien; vgl. Abb. 3-6). Durch die Auswahl und Aktivierung solcher virtuellen Interaktionselemente lösen die Benutzer verschiedene Bedienungskommandos aus und beeinflussen dadurch ihre Arbeits- oder Lernumgebung. Das Konzept, das interaktiv bearbeitbare Darstellungsflächen (z. B. bei der Textverarbeitung) bereitstellt oder physisch manipulierbare Bedienelemente von virtuellen Geräten oder Objekten und Dokumenten realisiert, wurde von SHNEIDERMAN zu Beginn der 80er-Jahre geprägt und als „*direkte Manipulation*“ bezeichnet. Die Verwendung von Bildschirm und der Maus als Zeige- und Aktionsinstrument ermöglicht die Simulation vieler menschlicher Handlungen in für den Benutzer vertrauten Umgebungen, die mit Hilfe von bewusst gewählten Metaphern wie z. B. der bekannten „Schreibtisch-Metapher“ graphisch repräsentiert werden. Die direkte Manipulation erlaubt dadurch nicht nur eine schnelle und leichte Erlernbarkeit für Anfänger, sondern auch eine effiziente Arbeitsweise für Gelegenheitsbenutzer und Experten. Aufgrund dieser positiven Benutzungseigenschaften stellt die direkte Manipulation die heute am weitesten verbreitete Interaktionsform dar (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 283ff; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 200f; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 288ff).

Um die direkte Manipulation über *interaktive* Icons zu fördern, sollen die bildhaften Darstellungen dauerhaft auf der Benutzungsschnittstelle präsent sein und physische Aktionen für den Benutzer ermöglichen (z. B. Mausbedienung, Tastendruck, Touch Screen). Außerdem sollen auf bestimmte Aktionen des Anwenders (z. B. Mausklick) unmittelbare optische Rückmeldungen des Systems (Feedback) erfolgen, um dem Benutzer das Gefühl des Interagierens mit dem Computer zu vermitteln. Optimale Reaktionszeiten des Computersystems betragen dabei zwischen 1/10 bis maximal 2 Sekunden. Erfahrene Benutzer interaktiver Systeme im WWW akzeptieren bei entsprechender Erwartungshaltung aber auch etwas längere Reaktionszeiten. Bereits durchgeführte Operationen müssen zudem reversibel sein und rückgängig gemacht werden können (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 285; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 188f).

Es bietet sich auch die Möglichkeit, *dynamische* Icons in die Benutzungsschnittstelle zu integrieren. So können ikonische Darstellungen durch Blinken, Vibration, Bewegung oder Veränderung in Form und Farbe deutlich hervorgehoben werden. Blinkende Icons sollen nur selten oder in Ausnahmesituationen verwendet werden, da sie den Betrachter irritieren und von wichtigen Informationen ablenken können. Wird das Blinken dennoch eingesetzt, hat sich die Frequenz von 3 Hz bewährt. Werden zwei Frequenzen benötigt, sollte man 2 Hz und 5 Hz wählen. Icons können von einem Programm gesteuert werden oder aber von Eingaben des Benutzers bewegt werden. Als bekanntes Beispiel ist das Löschen von Dateien zu nennen, wobei sich das Icon des gelöschten Dokuments in das Icon für Papierkorb bewegt. Icons können aber auch animiert werden und sich in Form und Farbe verändern. Hierbei ist auf eine inhaltliche Begründung der Veränderung des Icons zu achten (z. B. bei einer Metamorphose). Animierte Icons sind besonders für Anfänger sehr verständlich. Ladevorgänge werden beispielsweise mit der Darstellung einer rieselnden Sanduhr visualisiert. Icons solcher Art sind nicht nur selbstbeschreibend, sondern zeigen dem Anwender zugleich auch den aktuellen Zustand des Systems an (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 284; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 92).

Während sich Icons meistens auf der Betriebssystemebene befinden, werden innerhalb der Anwendungssoftware viele Bedienelemente durch visuelle **Symbole** repräsentiert, die keine unmittelbare Entsprechung in der wirklichen Umwelt zeigen. Sie erhalten ihre Bedeutung ähnlich wie die Sprache durch Konventionen oder Übereinkünfte. Symbole sind zwar eindeutig definiert, jedoch nur verständlich, wenn sie zuvor gelernt wurden. Diese Bedienelemente repräsentieren meistens bestimmte Programmfunktionen oder Arbeitsprozeduren (z. B. Bedienelemente von Microsoft-Paint oder Photo Paint). Da nichtrealistische logische Bilder

nicht „selbstverständlich“ und schwieriger zu erlernen sind als ikonische Darstellungen, sollten generell nicht zu viele abstrakte Symbole als Bedienelemente in einem Programm verwendet werden. Kann darauf jedoch nicht verzichtet werden, so empfehlen sich Symbole mit *unterlegter Beschriftung*, um eine Dekodierung der Bedeutung symbolischer Darstellungen zu erleichtern und nicht von der eigentlichen Aufgabe abzulenken (vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 282f).

Bei der Gestaltung graphischer Bedienelemente für Lernerflächen sind einige allgemeine **Richtlinien** zu beachten, damit diese Piktogramme für den Benutzer auf den ersten Blick eindeutig erkennbar und verständlich werden und ihn zu entsprechendem Interagieren anleiten. Bei der Entwicklung von Icons oder Symbolen sollte zunächst auf eine adressatengerechte Darstellung geachtet werden, die an den Vorstellungen der spezifischen Zielgruppe ausgerichtet ist. Werden mehrere verschiedene Piktogramme wie z. B. für ein Navigationssystem in Computerprogrammen benötigt, so ist es empfehlenswert, das gesamte Set von Zeichen innerhalb eines gemeinsamen Bezugsrahmens (z. B. durch Benutzermetaphern) zu entwerfen und ein einheitliches graphisches Gestaltungsraster zu verwenden. Zudem müssen Piktogramme konsistent die gleiche Bedeutung und Funktion aufweisen. Obwohl Icons als direkte Handlungsanweisungen zu verstehen sind, sollten sie nicht komplex, sondern möglichst einfach gestaltet sein und sich auf wesentliche Elemente beschränken. Um die Aufmerksamkeit auf Piktogramme zu lenken, können auch Farben eingesetzt werden. Hierbei ist darauf zu achten, Farben generell sparsam zu verwenden. Untersuchungen haben eine Rangfolge von Farben abnehmender Auffälligkeit ergeben: Orange, Rot, Blau, Schwarz, Grün, Gelb, Violett, Grau. Eine hohe Erkennbarkeit von Farben wird erreicht, indem sie rein, gesättigt und hell dargestellt werden. Eine Verwendung von zwei Farben erfordert vor allem maximalen Kontrast (z. B. durch Komplementärfarben). Optische Hervorhebungen dürfen im Hinblick auf Farben nicht mehr als 10 % bis maximal 20 % aller Einzelinformationen betreffen, da sonst der „Hervorhebungseffekt“ verloren geht. Konventionelle Festlegungen und Normen (z. B. Sicherheitsfarben nach DIN 4844) müssen ebenso wie kulturbedingte Reaktionen berücksichtigt werden. Bei einer farbigen Gestaltung ist schließlich auch zu bedenken, dass 8 % der Männer und 0,4 % der Frauen farbtüchtig sind (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 276ff; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 97).

Für eine effiziente Umsetzung von Navigationselementen sind nach HOLZINGER (2001b, S. 89) die folgenden vier **Grundsätze** von besonderer Relevanz:

- *Interaktionsminimierung*: Um wichtige oder häufig benötigte Informationen zu erhalten, sollten nicht mehr als drei Interaktionen („Mausklicks“) notwendig sein.
- *Ortscodierung*: Die graphischen Bedienelemente sollten konsistent immer an der selben Stelle untergebracht werden.
- *Interaktionstransparenz*: Der Benutzer soll zu jeder Zeit erkennen, welche Navigation zur Verfügung steht (z. B. der Mauszeiger verwandelt sich bei der Bewegung über ein Navigationsfeld in eine Hand).
- *Metapherkonsistenz*: Bedienelemente sollten möglichst immer für die gleiche Funktion eingesetzt werden.

3.3.2.1.2 Aufteilung des Bildschirms

Die zentrale Schnittstelle zwischen Mensch und Maschine, das *User-Interface*, setzt sich aus verschiedenen Präsentations- (Text-, Video- und Graphikfelder) und Interaktionsflächen zusammen. Zu den Interaktionsflächen zählen in erster Linie Programm- und Navigationsfunktionen sowie die Abspielsteuerung von Audio- und Videosequenzen. Die Benutzerfreundlichkeit interaktiver Systeme hängt jedoch nicht nur von der Art der verwendeten *User-Interface*-Komponenten, sondern vor allem auch von deren angemessenen **Anordnung** auf dem Bildschirm ab. Aus diesem Grund sollte der Bildschirmaufteilung bei der Konzeption von Lernoberflächen ebenfalls Beachtung geschenkt werden.

Grundsätzlich müssen Bildschirmmasken so aufgebaut werden, dass sich gleichartige Informationen jeweils an der selben Stelle des Bildschirms befinden. Nach DIN 66 290/1 sollte ein Standard-Layout für Bildschirmmasken in vier Informationsklassen im Größenverhältnis von 1 : 9 : 1 : 2 erfolgen (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 96):

- *Informationsteil*: Bezeichnung der aktuellen Bildschirmmaske (1)
- *Verarbeitungsteil*: Ein- und Ausgabefelder zur Bearbeitung der aktuellen Aufgaben (9)
- *Steuerungsteil*: Aufruf von Standardfunktionen, Auswahl der Folgemaske (1)
- *Meldungsteil*: Ausgabe von Fehlermeldungen und Warnungen (2)

Dieses Standard-Layout für eine Bildschirmaufteilung gilt ursprünglich für Anwendungssoftware, nicht aber für Lernprogramme. Soll dieses Grundkonzept jedoch auf instruktionale Angebote übertragen werden, so sind einige Modifikationen vorzunehmen, die letztendlich in einem anderen Strukturierungs-Vorschlag münden. STARY (1996, S. 86ff) sieht eine Aufteilung des Bildschirms in **drei Teilbereiche** vor. Im oberen Teil des Bildschirms befindet sich der *Orientierungsbereich* (*orientation area*). Dieser oftmals nur auf eine Zeile begrenzte Teil sollte den Benutzer über seinen aktuellen Standort aufklären („Wo bin ich?“) und den weiteren Lern- und Arbeitsprozess erleichtern. Der darunter anschließende *Arbeitsbereich* (*work area*) nimmt den meisten Platz ein und dient für anwendungsspezifische Aktionen (z. B. Lesen und Betrachten von Texten, Videos und Animationen, Lösen von Aufgaben, Bedienen von virtuellen Geräten, etc.). Im unteren Teil des Bildschirms ist der *Aktivitäten-Bereich* (*feature area*) zu platzieren. Neben Navigationskomponenten wie „weiter“, „zurück“ und „home“ sollte dieser Bereich vor allem Programmfunktionen wie eine kontextsensitive Hilfe, eine graphisch angelegte Inhaltsübersicht (*site map*) sowie ein Glossar enthalten, in dem themenspezifische Fremdwörter und Fachbegriffe definiert und erklärt werden.

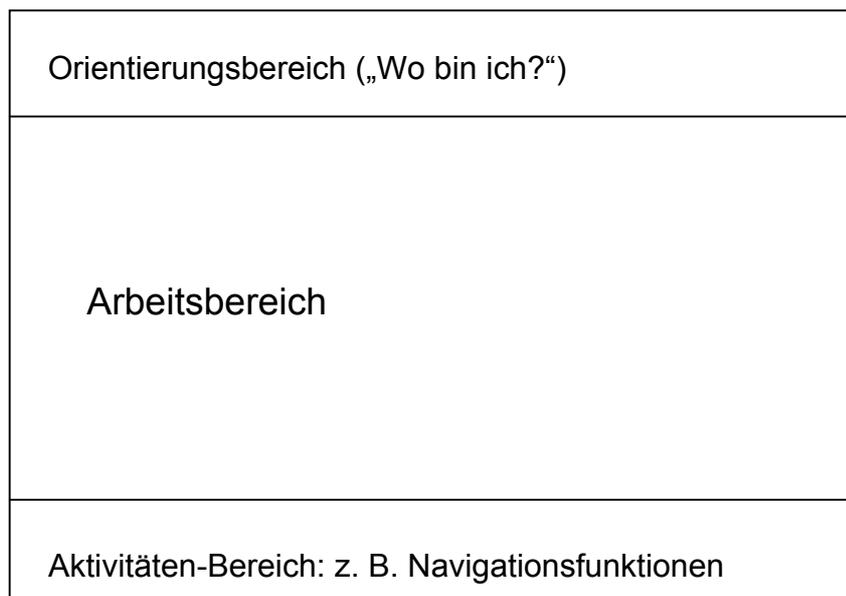


Abb. 3-10 **Bildschirmaufteilung**. Ein benutzerfreundliches Interface kann durch eine Einteilung in drei Teilbereiche erreicht werden. Häufig benutzte Navigationsfunktionen sollten in einer horizontalen Leiste angeordnet werden (aus STARY 1996).

Die Anordnung der häufig zu betätigenden Interaktions- oder Steuerelemente in einer **horizontalen** Linie eignet sich besonders, da dadurch nicht nur die kulturbedingte Leserichtung von links nach rechts Berücksichtigung findet, sondern auch eine zu schneller Ermüdung führende Vertikalbewegung der Augen vermieden wird. Bei „modernen“ Gestaltungskonzepten

werden graphische Bedienelemente teilweise ungeordnet auf dem gesamten Bildschirm verteilt. Obwohl dies aus ästhetischer Sicht oftmals reizvoll erscheint, können dadurch die gestaltpsychologischen Gesetze der Nähe, der Kontinuität und der Geschlossenheit nicht erfüllt werden (vgl. BALLSTAEDT 1997, S. 251; vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 274; 285ff).

Betrachtet man eine Bildschirmoberfläche, so wird nicht jedem der vier Teilbereiche (Quadranten) die gleiche Aufmerksamkeit geschenkt. Untersuchungen haben ergeben, dass besonders die *linke Bildschirmhälfte* hinsichtlich der **Aufmerksamkeitsverteilung** mehr Zuwendung erfährt. Während der Blick 40 % der Betrachtungszeit auf den linken oberen Quadranten gerichtet ist, erfährt der Teilbereich rechts unten nur etwa 15 % der Aufmerksamkeit. Der Rest der Betrachtungszeit verteilt sich zu 25 % auf den linken unteren und zu 20 % auf der rechten oberen Bildschirmbereich (vgl. STAUFER 1987, S. 59). Diese Aufmerksamkeitsverteilung repräsentiert somit ein wichtiges Gestaltungsmittel für die Anordnung von graphischen Bedienelementen wie Icons auf einer Lernoberfläche. Besonders relevante und häufig benutzte Steuerelemente sollten daher in den linken oberen Quadranten platziert werden. Unwichtigere Piktogramme können auch am rechten unteren Bildschirmrand angeordnet werden. Berücksichtigt man diese Erkenntnisse und gleichzeitig auch die Bildschirmaufteilung nach STARY (1996), so müssten Navigationskomponenten am linken unteren Bildschirmbereich in einer waagrechten Anordnung liegen.

I 40 %	II 20 %
III 25 %	IV 15 %

Abb. 3-11 **Aufmerksamkeitsverteilung** auf die vier Quadranten eines Bildschirms. Man kann sofort erkennen, dass die Aufmerksamkeit des Benutzers vor allem auf die linke Bildschirmhälfte gerichtet ist. Aus diesem Grund sollten wichtige Elemente der Benutzungsoberfläche auch dort platziert werden (aus STAUFER 1987).

HOLZINGER (2001b, S. 96) nennt noch einige weitere Regeln, die für eine Gestaltung benutzerfreundlicher Bildschirmoberflächen zu berücksichtigen sind. So sollte man niemals mehr als 50 % des Bildschirms für die Darstellung von alphanumerischen Zeichen verwenden, da dadurch die Übersichtlichkeit verloren geht. KERRES (2001, S. 307) weist darauf hin, dass eine „sparsame“ Oberfläche internetbasierter Lernangebote am schnellsten von den Rezipienten aufgenommen wird. Alle Elemente der instruktionalen Anwendung sollen dabei auf einen Blick auf dem Hauptbildschirm sichtbar und zugreifbar sein. Nach seiner Auffassung sollten sich Navigationsleisten für Inhalte am oberen Rand und funktionelle Schaltflächen auf dem linken Rand des Lernangebotes befinden. Nach HOLZINGER (2001b) sollte man zudem Eingabefelder oder Bedienelemente nach ihrer inhaltlichen Zusammengehörigkeit zu logischen und sinnvollen „Informationsblöcken“ zusammenfassen und diese gemäß ihrer Wichtigkeit *von links nach rechts* und *von oben nach unten* anordnen. Bei der Gestaltung der Benutzungsschnittstelle ist zudem zu bedenken, dass unser Kurzzeitgedächtnis nicht mehr als 7 ± 2 Elemente (*chunks*) gleichzeitig verarbeiten kann. Aus diesem Grund sollen Listen, Aufzählungen und ähnliches nicht mehr als fünf merkbare Informationseinheiten enthalten.

Bei der Erstellung von Bildschirmoberflächen ist neben den angesprochenen Aspekten auch auf eine entsprechende **Dialoggestaltung** zu achten. Die ISO 9241/10 (*International Organization for Standardization*) hat hierfür spezielle Grundsatzregeln wie *Aufgabenangemessenheit*, *Selbstbeschreibungsfähigkeit*, *Steuerbarkeit*, *Erwartungskonformität*, *Fehlerrobustheit*, *Individualisierbarkeit* und *Lernförderlichkeit* festgelegt. Die von SHNEIDERMAN (1992) formulierten acht goldenen Regeln fassen die wichtigsten Richtlinien zum Dialogdesign auf prägnante Art und Weise zusammen:

- Die Benutzer müssen über den *aktuellen Zustand* (z. B. Warten, Laden, etc.) des Systems zu jeder Zeit informiert sein.
- Jede Bildschirmseite sollte nur *einen Gedanken* darstellen, der Benutzer nur eine Frage beantworten müssen.
- Erklärungen und Hinweise müssen *eindeutig* und unmissverständlich formuliert werden.
- Alle Abkürzungen und Symbole müssen innerhalb des gesamten Programms *Konsistenz* aufweisen.
- Jede vorhergehende Aktion muss *widerrufbar* sein und vom Benutzer rückgängig gemacht werden können.

-
- Eine *Übersicht* über die zur Verfügung stehenden Funktionen und Möglichkeiten sollte für den Benutzer jederzeit abrufbar sein.
 - Die Dialogtexte müssen *einheitlich* sein und so formuliert werden, dass sie den Benutzer motivieren und zu weiteren Interaktionen bewegen.
 - Das System muss sich in identischen Situationen auch identisch verhalten, um ein hohes Maß an *Verlässlichkeit* den Benutzern gegenüber zu demonstrieren.

Eine Gestaltung von Bildschirmoberflächen unter Berücksichtigung softwareergonomischer Aspekte zielt auf eine optimale Benutzerführung, die stets auf die Fragen „Wo bin ich?“, „Was kann ich jetzt machen?“, „Wie kann ich dahin kommen, wo ich hin will?“ eine Antwort geben kann. Ein Bedienungshandbuch sollte demnach möglichst überflüssig sein (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 91; 93).

3.3.2.2 Hypertext und Hypermedia

Wenn man computergespeicherte Informationen mit Hilfe von Querverweisen miteinander verknüpft und dies an der Benutzungsoberfläche kenntlich macht, so spricht man von einem **Hypertext**-System. Während die Wurzeln von Hypertext und Hypermedia auf das Computersystem MEMEX von Vannevar BUSH aus dem Jahre 1945 zurückzuführen sind, wurde der Begriff *Hypertext* erst 1965 von Ted NELSON eingeführt (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 179; 186; vgl. TERGAN 1997, S. 123). Hypertext ist als ein Informationssystem zu verstehen, das als Grundstruktur in fast allen internetbasierten Anwendungen eingesetzt wird und für aktive und selbstgesteuerte Lernprozesse genutzt werden kann. Im Hinblick auf computerunterstütztes Lernen wird Hypertext besonders in Kombination mit multimedialen Darstellungsformen wie Animationen, Audio oder Video als didaktisch vielversprechend betrachtet. In diesem Zusammenhang spricht man daher auch von **Hypermedia**-Systemen. Soll der Hypertext-Ansatz für die Entwicklung und Gestaltung eines Lernangebotes im Internet Verwendung finden, so müssen neben software-ergonomischen Aspekten auch mögliche Gefahren und Risiken dieses Konzeptes durch entsprechende Maßnahmen kompensiert werden. Erst dann kann eine optimale Benutzerführung und Navigation im Hypertext-System gewährleistet werden (vgl. HAACK 1997, S. 151).

3.3.2.2.1 Prinzip von Hypertext - Grundlagen

Das Grundprinzip, auf dem das Konzept Hypertext basiert, ist relativ einfach. Es besteht darin, Inhalte eines Gegenstandsbereiches in einzelne Informationseinheiten (*Knoten*) zu unterteilen und diese mit Hilfe von Querverweisen (*Links*) **nicht linear** miteinander zu verknüpfen. Knoten eines Hyperdokumentes können Texte oder/und graphische Elemente wie Bilder, Tabellen oder Diagramme enthalten. Hypertext ist folglich eine Struktur von Knoten und Verbindungen, die nicht in sequentieller Reihenfolge vorliegen, sondern netzwerkartig organisiert sind. Dadurch wird aus einem langen, unstrukturierten Bildschirmtext ein Hypertext-Dokument, das den Benutzer von einer beliebigen Stelle zu einzelnen Teilen des Dokuments verzweigen kann. Durch die Auswahl und Aktivierung eines angebotenen Links, der an der Benutzungsoberfläche durch einen besonders markierten Bereich (z. B. ein unterstrichenes und farbiges Wort; *Hot-Word*) gekennzeichnet ist und nur mit der Maus angeklickt werden muss,

wird ein unmittelbarer Zugriff auf bestimmte Informationen in beliebiger Reihenfolge ermöglicht und eine sequentielle Informationssuche wie z. B. bei einem Buch überflüssig. Die dabei entstehenden Bewegungen des Benutzers innerhalb des Hypertext-Systems werden unter dem Oberbegriff **Navigation** zusammengefasst. Enthalten Informationsknoten neben Texten und Bildern zusätzlich auch Audioelemente, Videos, Simulationen oder Animationen, so wird der Begriff Hypertext erweitert und von *Hypermedia* (zusammengesetzt aus *Hypertext* und *Multimedia*) gesprochen. Als bekanntestes und populärstes Beispiel hierfür ist das *World Wide Web* zu nennen (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 187f; vgl. KERRES 2001, S. 225; vgl. STEINMETZ 2000, S. 822f).

HOFMANN & SIMON (1995, S. 6) beschreiben die Grundlagen und Entwicklungsmethoden von Hypertextanwendungen und fassen die **Definition** von Hypertext unter folgenden vier Aspekten auf übersichtliche Art und Weise zusammen:

- *Struktur*: Hypertext ist ein Netzwerk von verschiedenen Informationsknoten, die Texte oder Graphiken enthalten.
- *Operationen*: Das Anlegen sowie das Lesen von Hypertexten sind nicht sequentielle Tätigkeiten. Gemäß seiner Interessen steuert der Benutzer selbst durch das Informationsnetz und wird dabei von graphischen Navigationshilfen unterstützt.
- *Medium*: Hypertexte sind nur auf der Basis des Computers sinnvoll (z. B. CD-ROM oder WWW). Informationen können durch statische (z. B. Texte und Graphiken) und dynamische Medien (z. B. Audio, Video, Animation) repräsentiert werden.
- *Interaktion*: Ein interaktiver Zugriff auf Informationen erfolgt über eine direkt manipulierbare graphische Benutzungsoberfläche.

Soll der Hypertext-Ansatz bei der Entwicklung von Lernangeboten Verwendung finden, so sollte zunächst der Gegenstandsbereich in einzelne, in sich abgeschlossene und verständliche Informationseinheiten unterteilt werden. Hierbei sollte jede Einheit nicht mehr Informationen umfassen, als auf einer Bildschirmseite darstellbar ist. Die Zusammenhänge zwischen den einzelnen Knoten werden durch assoziative Verknüpfungen (*Links*) definiert. Die Festlegung und Verknüpfung der einzelnen Informationseinheiten reichen somit aus, ein lauffähiges Informationssystem in Form eines Hypertext-Systems zu erstellen (vgl. KERRES 2001, S. 225f).

3.3.2.2 Didaktische Vorzüge

Obwohl hypertextartige Informationssysteme ursprünglich nicht als Entwicklungswerkzeuge für Lernmedien gedacht waren, werden sie heute als computerbasierte Lernumgebungen auch im Lehr-Lern-Kontext eingesetzt, da das Lernen mit Hypermedia-Systemen viele Möglichkeiten und Chancen mit sich bringen kann. Als zentraler Vorteil von Hypertext wird oft das Argument der „**kognitiven Plausibilität**“ angeführt. Diese Theorie basiert auf der Annahme, dass die assoziative Struktur der Wissensrepräsentation in Hypertexten den Prinzipien der menschlichen Gedächtnisorganisation ähnlich ist, und Wissen im menschlichen Gedächtnis ebenfalls in nicht linearen, vernetzten Strukturen als *semantisches Netzwerk* (Gehirn als neuronales Netzwerk) repräsentiert wird. Aufgrund dieser Übereinstimmung vermutet man, dass netzwerkartig verknüpfte Informationen vom Lernenden leichter in die eigene kognitive Struktur übertragen werden und dadurch ein wesentlich effektiverer Wissenserwerb ermöglicht wird (vgl. HAACK 1997, S. 154; vgl. HOLZINGER 2001a, S. 190f; vgl. KERRES 2001, S. 226).

Die Hypothese der *kognitiven Plausibilität* muss jedoch kritisch hinterfragt werden, da entscheidende Unterschiede zwischen der Wissensrepräsentation in Hypertexten und in semantischen Netzwerken bestehen. Einerseits ist die Art der repräsentierten Informationen nicht miteinander vergleichbar. Während die Knoten von Hypertext-Systemen einzelne Informationseinheiten (Text, Bilder) enthalten, beinhalten semantische Netzwerke *Konzepte*, deren Bedeutung durch die Gesamtheit ihrer Verknüpfungen mit anderen Konzepten bestimmt wird. Andererseits sind semantische Netzwerke im Vergleich zu Hypertextbasen durch wesentlich komplexere Beziehungen und Verknüpfungen gekennzeichnet. „*Es erscheint somit unangemessen, die Wissensorganisation in Hypertexten als der menschlichen Gedächtnisorganisation äquivalent einzuordnen*“ (KERRES 2001, S. 227). Trotz der Relativierung der kognitiven Plausibilität bestehen viele **Möglichkeiten**, computerbasierte Lernprozesse durch Hypertext- bzw. Hypermedia-Systeme zu unterstützen und zu fördern (vgl. TERGAN 1997, S. 128ff).

Viele Sachverhalte sind von sehr komplexer Natur, zeichnen sich durch vielfältige Wechselbeziehungen aus und legen keine eindeutige Reihenfolge der Bearbeitung einzelner Teilbereiche nahe. Daher können solche oftmals auch durch interdisziplinärem Charakter geprägten Inhalte nur schwer mit herkömmlichen Mitteln veranschaulicht werden. Die nicht lineare Struktur eines Hypertext-Systems ermöglicht es jedoch, durch assoziative Verknüpfungen solche **komplexen Zusammenhänge** und Relationen zwischen Wissensstrukturen verständ-

lich darzustellen und eine kognitive Erschließung aus verschiedenen Perspektiven zu ermöglichen. In linear strukturierten Lernangeboten (z. B. Buch) ist die Abfolge der Informationseinheiten meist starr festgelegt und kann vom Lernenden nur in einer vorgesehenen Reihenfolge aufgerufen werden. Im Gegensatz dazu müssen Hypertext-Systeme nicht mehr sequentiell (z. B. Kapitel für Kapitel) durchgearbeitet werden, um bestimmte Informationen, die von Interesse sind, zu gewinnen. Vielmehr kann man mit Hilfe der Hyperlink-Technik in einer beliebigen Informationseinheit beginnen (z. B. in einer Zusammenfassung) und sich **frei** in einem Lernsystem bewegen. Die Kontrolle über den Lernprozess liegt somit ausschließlich beim Lernenden. Dabei wird die Navigation nicht nur auf Bewegungen zwischen verschiedenen Textstellen beschränkt. Hypermedia-Systeme erlauben auch eine Verknüpfung mit dynamischen Elementen wie Animationen, Audio und Video, die eine realitätsnahe und anschauliche Präsentation von komplizierten Abläufen und Prozessen ermöglichen. Das freie und selbstgesteuerte Navigieren fördert vor allem das **explorative** Lernen, indem der Benutzer aufgefordert wird, seine Kenntnisse, Fähigkeiten und Fertigkeiten aktiv für den Wissenserwerb einzusetzen und nicht nur passiv auf externe Impulse zu reagieren. Mit entsprechenden Lernvoraussetzungen kann sich der Benutzer selbständig in komplexe Gegenstandsbereiche einarbeiten und bei Problemstellungen und Fragen gezielt und flexibel auf ein breites Informationsangebot zurückgreifen. Eigenes Entdecken und Erforschen wird vom Lernenden mit großem Engagement und Begeisterung erlebt und kann daher zu einer intrinsischen Motivationshaltung sowie zu einer gesteigerten Aktionsbereitschaft führen. Aus **konstruktivistischer** Sicht ist ein effektiver Wissenserwerb von kognitiv aktiven und konstruktiven Prozessen abhängig. Konstruktives Lernen kann durch Hypertext-Systeme begünstigt werden, da sie infolge der vernetzten Art der Informationsrepräsentation dazu beitragen, mentale Repräsentationen von schlecht strukturierten Gegenstandsbereichen aufzubauen und dadurch helfen, die inhaltliche Struktur des Wissensgebietes besser nachvollziehen zu können. Kognitionspsychologische Erkenntnisse legen nahe, dass Wissen stark kontextgebunden ist, und der Erwerb von **situiertem** Wissen vor allem in realitätsnahen Lernumgebungen unterstützt wird. Auch in diesem Fall kann Hypertext sinnvoll eingesetzt werden, da sich dessen assoziative Struktur dazu eignet, konzeptuelles Wissen aufzubauen und dieses Wissen in unterschiedlichen Kontexten anzuwenden. Nach Auffassung der Kognitionspsychologie profitieren diverse Lernprozesse von Hypertext-Systemen, da sie den Erwerb von „**kognitiver Flexibilität**“ ermöglichen. Diese Eigenschaft bezieht sich auf die Form mentaler Repräsentation von Wissensinhalten. Mentale Strukturen, die von kognitiver Flexibilität gekennzeichnet sind, eignen sich generell für eine verbesserte Wissensnutzung und werden daher als Ziel des fortgeschrittenen Lernens

(*advanced learning*) angesehen. Alle diese aufgeführten Vorteile von Hypertext- bzw. Hypermedia-Systemen können jedoch nur realisiert werden, wenn sowohl eine sinnvolle Organisation der einzelnen Informationseinheiten (Knoten) als auch eine gut durchdachte Gestaltung der Verknüpfungen (Links) zwischen den Einheiten geleistet wird (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 189ff; vgl. KERRES 2001, S. 217; 225; vgl. STEINMETZ 2000, S. 823; vgl. TERGAN, S. 128ff).

3.3.2.2.3 Navigation in Hypermedia-Systemen

Der Begriff Navigation stammt ursprünglich aus dem Bereich der Schiff-Fahrt und bezeichnet Maßnahmen zur Bestimmung des Standortes und zur Einhaltung eines gewählten Kurses (vgl. DUDEN 1997). Im Zeitalter der Computertechnologie versteht man unter **Navigation** jedoch eine Anzahl von *Auswahlmöglichkeiten* (Sequenz von Selektionen), die von einem Benutzer in multimedialen Computersystemen durchlaufen werden muss, um auf bestimmte Informationen zugreifen zu können (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 89). Die Navigation, die auch mit Hilfe von Menüs und graphischen Bedienelementen realisiert wird, erfolgt in Hypertext-Systemen hauptsächlich durch das Auswählen oder Verfolgen von Links (*Hyperlink-Technik*). Durch das Anklicken solcher Querverweise, die als Wort, Satz, Teile einer Graphik oder Icons auf der Benutzungsoberfläche gekennzeichnet sind, wird man mit Informationen in der Hypertextbasis sowie auch mit Programmen, die außerhalb der Hypertextbasis gespeichert sind, verbunden (vgl. TERGAN 1997, S. 125).

Der Informationszugriff in Hypermedia-Dokumenten ist in beliebiger Reihenfolge möglich und kann verschiedene **Formen** annehmen. Die typische Navigationsform in Hypermedia-Systemen ist das sogenannte „*Browsing*“. Es bezeichnet ein Schmökern oder Herumstöbern in verschiedenen Informationsknoten oder Dokumenten. Verfolgt der Benutzer kein klar definiertes Ziel oder einen konkreten Plan, so erfolgt das Browsing ungerichtet. Im Gegensatz dazu spricht man von gerichtetem Browsing, wenn eine Exploration einer Hypertextbasis gezielt stattfindet, um eine bestimmte Information zu finden. Hierbei ist es auch möglich, dass man bei der Suche artverwandte Wissensgebiete entdeckt, die für das eigene Interesse ebenfalls von Bedeutung sind und gelesen werden. Nach KUHLEN (1991, S. 129) kann es beim gerichtetem Browsing auch dazu kommen, dass die bei der Suche gefundenen Informationen für viel interessanter erachtet werden als die ursprünglich gesuchten Inhalte. In einem solchen Fall spricht man von einem *Serendipity*-Effekt. Assoziatives Browsing ist die Form, in der

sich die Benutzer - assoziativ einem Interesse folgend - alleine von der Attraktivität des Informationsangebotes leiten lassen und einen Weg durch das Informationssystem gehen, ohne damit eine bestimmte Zielvorstellung zu befriedigen. Lässt das Interesse und die Aufmerksamkeit nach, so kann es zum fatalen Gefühl des „*lost in hyperspace*“ kommen. Eine *gezielte Suche* nach Informationen mit Hilfe von Suchalgorithmen ist für traditionelle Datenbanken typisch und für Hypermedia-Systeme möglich. Sie wird jedoch nicht immer realisiert, da der Benutzer über bestimmte Vorkenntnisse verfügen muss, um die gesuchte Information mittels entsprechender Schlüsselbegriffe begrifflich einzugrenzen. Neben der freien Navigation (*browsing*) bieten hypertextartig strukturierte Informationssysteme auch die Möglichkeit, vorab festgelegten *Pfaden (guided tours)* zu folgen. Diese Pfade bestehen aus fest verknüpften Informationsknoten, die eine bestimmte Reihenfolge der Bearbeitung vorgeben. Nach dem Aufsuchen eines bestimmten Knotens wird der Benutzer automatisch zu einer weiteren definierten Informationseinheit geführt. In komplexen Lernumgebungen können dadurch besonders ungeübte Benutzer im Sinne einer geführten Unterweisung bei der Orientierung und Navigation unterstützt werden (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 191f; vgl. KUHLEN 1991, S. 126ff; vgl. TERGAN 1997, S. 127f).

3.3.2.2.4 Orientierungsprobleme

Die Hyperlink-Technik ermöglicht dem Benutzer eine freie Navigation durch Datenbanken und damit eine assoziative Verknüpfung mit beliebigen Informationen seiner Wahl. Diese Vorteile der Hypertext-Struktur sind jedoch gleichzeitig auch mit zwei wesentlichen Grundproblemen verbunden, die CONKLIN (1987, S. 38) in seinem viel zitierten Hypertext-Artikel als „*disorientation*“ und „*cognitive overhead*“ bezeichnet. Da beim Navigieren in einem Hypertext-System dem Benutzer aufgrund der netzwerkartig verknüpften Organisationsstruktur zahlreiche Auswahlmöglichkeiten zur Verfügung stehen, kann es zu ernsthaften **Orientierungsproblemen** (*disorientation*) kommen. Die Gefahr, die Orientierung zu verlieren und sich in der Datenflut nicht mehr zurecht zu finden, wird auch mit dem Gefühl „*getting lost in hyperspace*“ umschrieben (vgl. KUHLEN 1991, S. 127). Der Leser ist nicht mehr imstande, seinen Standort im Netzwerk und seine Herkunft zu bestimmen sowie mögliche Auswege zu finden. Der Benutzer kann somit den Überblick und den Gesamteindruck über den abgebildeten Gegenstandsbereich verlieren. Dies kann zu einer Minderung der Konzentration und Motivation führen sowie ineffizientes Lernen zur Folge haben. Das selbstgesteuerte Lernen in

Hypertext-/Hypermedia-Systemen kann aber auch zu einer **kognitiven Überlast** (*cognitive overhead*) führen, da sich der Benutzer gleichzeitig mit Informationen, mit der Navigation durch das Informationsnetz sowie mit einzelnen Systemfunktionen (Hard- und Software) auseinandersetzen muss. Um effektiv mit Hypertext zu lernen, muss man im Gedächtnis behalten, welche Navigationsmöglichkeiten existieren, welche Informationsknoten bereits aufgesucht worden sind, welchen Inhalt diese hatten, auf welchem Wege man dorthin gelangt ist und welche noch aufgesucht werden sollten. Diese Aufgaben erfordern vom Lernenden eine zusätzliche Gedächtnisleistung, die ihn letztendlich vom eigentlichen Lernprozess ablenken oder sogar abhalten kann (vgl. HAACK 1997, S. 155; vgl. HOLZINGER 2001a, S. 191f; vgl. TERGAN 1997, S. 132ff).

3.3.2.2.5 Hypertextspezifische Orientierungs- und Navigationshilfen

Bei der Gestaltung von Hypermedia-Anwendungen für selbstgesteuerte Lernumgebungen (z. B. im Internet) müssen die beiden Grundprobleme der Desorientierung und der kognitiven Überlast mittels verschiedener **Orientierungshilfen** bewältigt werden, um eine benutzerfreundliche Navigation sowie effizientes Lernen zu fördern und zu unterstützen. Hierbei können sowohl herkömmliche Mittel linear aufgebauter Printmedien wie Inhaltsverzeichnisse, Register und alphabethische Glossare als auch spezifische *Navigationswerkzeuge* eingesetzt werden, die zum Teil gezielt für Hypertext- und Hypermedia-Systeme entwickelt wurden. Den Navigationsmitteln, die dem Benutzer einen interaktiven Zugriff auf den Hypertext ermöglichen, liegen oftmals Metaphern zugrunde, die die Hypermedia-Struktur möglichst benutzerangemessen darstellen, den Zusammenhang der einzelnen Informationseinheiten visualisieren und sich durch Filterung unwesentlicher Inhalte auf das Wesentliche beschränken. Zu bekannten Beispielen solcher Metaphern zählen „*elektronische Bücher*“, in denen man blättern und Anmerkungen mit Lesezeichen machen kann, oder auch *virtuelle Assistenten*, die Fragen des Benutzers beantworten können (vgl. HAACK 1997, S. 156; vgl. HOFMANN & SIMON 1995, S. 42f).

Für Hypertext-Strukturen mit sehr hohem Vernetzungsgrad eignen sich einige der folgenden **Navigations- und Orientierungshilfen**. Besteht ein System aus besonders vielen miteinander verknüpften Informationseinheiten, so ist es möglich, aus allen diesen Elementen einen *Index* zu erstellen. Der Benutzer kann diesen Index jederzeit aufrufen und dadurch zu den ge-

wünschten Informationen verzweigt werden. Diese Hilfe ist somit als eine Übersichts- und Orientierungsseite zu verstehen, von der aus man sich im gesamten Informationssystem frei, aber gezielt weiter bewegen kann (vgl. KERRES 2001, S. 238). Sehr häufig werden *graphische Landkarten (Browser)* als Navigationshilfe eingesetzt. In diesem Fall wird dem Lernenden eine graphische Übersicht der einzelnen Informationsknoten und deren Verknüpfungen in Form einer Netz- oder Baumstruktur angeboten. Diese technische Hilfe vermittelt dem Benutzer nicht nur einen globalen Überblick über das gesamte Hypertext-System, sondern sie kann eine Informationseinheit, die gerade bearbeitet wird, auch deutlich hervorheben (z. B. durch Farbe, Invertierung, etc.). Graphische Übersichten ermöglichen somit eine Orientierung über den aktuellen Standort und zeigen einer Person auf, an welcher Stelle im Netzwerk sie sich gerade befindet. Ähnlich wie in linearen Büchern bieten Hypertexte dem Benutzer die Möglichkeit, *Lesezeichen (bookmarks)* einzusetzen. Diese leserdefinierten Fixpunkte sollen helfen, subjektiv wichtige Informationseinheiten zu markieren, um diese später durch Zugriff auf die Lesezeichenliste leicht und schnell wiederzufinden. Da zu viele Bookmarks die Übersichtlichkeit eines Informationssystems erheblich beeinträchtigen können, sollte man dieses Mittel nur im begrenzten Umfang verwenden. Es existieren jedoch nicht nur vom Leser gekennzeichnete Bereiche, sondern auch autorendefinierte *Wegweiser (thumb tabs)*. Diese Werkzeuge dienen zur Hervorhebung bestimmter Objekte und zur Markierung von Informationen, die nach Meinung des Autors für alle Benutzer relevant sind. Durch die Aktivierung solcher Autorenhinweise gelangt der Leser von jeder beliebigen Stelle im Hypertext-System zu diesen wichtigen Positionen. Es ist aber bei Orientierungsverlust auch möglich, mittels dieser Hilfe wieder auf bekanntes Terrain zurückzukehren. Als weiteres grundlegendes Navigationsmittel in stark vernetzten Systemen haben sich vor allem auch sog. „*Breadcrumbs*“ bewährt. Darunter ist eine automatische Kennzeichnung bereits gelesener oder bearbeiteter Bereiche einer Hypermedia-Basis zu verstehen. Ein unfreiwillig wiederholtes Aufsuchen derartiger Informationsknoten kann dadurch weitgehend vermieden werden. In den meisten Hypertext-Systemen werden als Orientierungshilfe auch „*Backtrack*“-Funktionen oder *Leseprotokolle (History-listen)* angeboten. Diese Leseprotokolle dokumentieren das Navigationsverhalten und die einzelnen Interaktionen des Benutzers in einem Informationssystem. Sie enthalten meist eine Liste von Knoten, die von einer Person im Verlauf einer Anwendung angesteuert oder bearbeitet wurden. Neben dem Namen der jeweiligen Informationsknoten können in diesen Historylisten auch zeitliche Angaben über einzelne Arbeitsprozesse (z. B. über den Zeitpunkt des letzten Zugriffs) aufgeführt werden. Mit diesem Hilfsmittel wird dem Leser einerseits das schrittweise Zurückverfolgen des eingeschlagenen Such- oder Lernweges ermöglicht. Hierbei

ist es hilfreich, eine eigene Funktion (z. B. „zurück“-Button) dafür bereitzustellen. Andererseits kann er bei Orientierungsproblemen direkt auf die im Leseprotokoll aufgezeichneten Knoten, die auf einer Bildschirmseite schematisch dargestellt sein können, zugreifen und dadurch wieder zu bekannten Dokumentteilen oder aber zum Ausgangspunkt zurückkehren. Gerade in Informationssystemen mit didaktischer Ausrichtung werden als Kompromiss zum freien Navigieren auch festgelegte *Pfade* (*paths/trails*) oder *Pfadvorgaben* angeboten. Bevor ein definierter Informationsweg eingeschlagen wird, stellt man oftmals zunächst fest, ob es sich beim Anwender um einen Anfänger oder aber um einen Fortgeschrittenen auf dem jeweils betreffenden Gebiet handelt, um einen entsprechenden Lernweg empfehlen zu können. Es werden drei verschiedene Arten von Pfaden unterschieden. Während *sequentielle* Pfade eine vorgegebene Reihenfolge-Ordnung oder thematische Ordnung aufzeigen, bieten *verzweigende* Pfade die Möglichkeit einer Benutzerauswahl. Bei *bedingten* Pfaden führen die vom System ausgewerteten Ergebnisse eines Benutzer-Tests zu weiteren Richtungsangaben. Dadurch kann entschieden werden, ob eine bestimmte Sequenz nochmals wiederholt werden muss oder aber eine neue Informationseinheit bearbeitet werden kann. Eine integrierte Pfadverfolgung (vgl. Leseprotokoll) kann diese Prozesse noch unterstützen. In vielen Hypermedia-Systemen und computergestützten Lernumgebungen (z. B. interaktive Lernsoftware) werden neben der freien, explorativen Navigation oftmals *geführte Unterweisungen* (*guided tours*) angeboten. Diese Navigationshilfe bietet vor allem ungeübten Nutzern eine geeignete Unterstützung, um sich in komplexen Hypertext-Basen angemessen informieren und zurecht finden zu können (vgl. HAACK 1997, S. 56f; vgl. HOFMANN & SIMON 1995, S. 42-50; vgl. KUHLEN 1991, S. 142-160).

3.3.2.2.6 Navigation im Internet

Die Navigation in einer hypertextstrukturierten Anwendung im **Internet** (WWW) ist besonders stark auf angemessene Orientierungshilfen angewiesen, da dort Querverweise nicht nur innerhalb eines Dokuments, sondern auch auf *externe* Dokumente, sei es auf dem gleichen Server oder auf anderen Servern, erfolgen können. So sind in vielen netzbasierten Informationssystemen oftmals „weiterführende Links“ zu finden, die meist zu professionellen Webseiten (z. B. wissenschaftliche Institute, Universitäten, etc.) führen und den jeweils betroffenen Gegenstandsbereich umfassender und fundierter beleuchten. Die hierbei aufgerufenen Dokumente enthalten üblicherweise aber keine Rückverweise auf das Ursprungsdokument, da die

Anbieter meist nicht wissen, dass ein Link auf ihre Webseite existiert. Somit besteht die Gefahr, dass der ursprüngliche Lernpfad verlassen wird, und sich ein unkontrolliertes Browsen in der immensen Datenflut einstellt. KERRES (2001, S. 240f) nennt drei verschiedene Möglichkeiten, um dieses Problem ansatzweise zu lösen. Der Inhalt des externen Dokuments wird in einem neuen Fenster angezeigt, während das Ursprungsfenster erhalten bleibt und in den Hintergrund tritt. Es kann neben dem neuen Fenster auch ein kleines spezielles Navigationsfenster erscheinen, das zur ursprünglichen Anwendung wieder zurückverweist. Als dritte Möglichkeit bietet sich ein untergeordneter Frame an, in dem der Inhalt des externen Servers angezeigt wird. Die Navigationselemente können hierbei in einem oberen oder seitlichem Frame sichtbar platziert werden. KERRES (2001) weist darauf hin, dass solche Verweise nicht in jedem Fall rechtlich erlaubt sind und oftmals das Einverständnis des Anbieters erfordern.



Abb. 3-12 **Verlinkung** auf externe Webseiten. Eine Möglichkeit, die Orientierung beim Verlassen des Ursprungsdokuments nicht zu verlieren besteht darin, das externe Informationsangebot in einem separaten Fenster anzuzeigen. Dadurch kann das Zurückfinden in die eigentliche Anwendung erheblich erleichtert werden. Das obige Beispiel stammt aus dem Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“.

Eine Navigation im Internet, die über eine bestimmte Anwendung hinaus reicht und auf externe Dokumente führt, steht oft mit dem Problem „**toter Verknüpfungen**“ in Zusammenhang. Dieser Nachteil äußert sich dadurch, dass beim Folgen eines Querverweises das angesteuerte Dokument nicht angezeigt werden kann. Der Benutzer erhält nur eine Mitteilung, dass die bewusste Webseite nicht auffindbar ist. Man geht davon aus, dass mindestens 10 % aller Verweise im Internet derartig ins Nichts führen. Das Phänomen toter Verknüpfungen ist relativ verbreitet, da die im *World Wide Web* befindlichen Dokumente ständigen Veränderungen unterliegen. Durch Aktualisierungen, Ergänzungen und Verbesserungen ist es möglich, dass bestimmte Informationseinheiten unter einem anderen Namen oder einer anderen Adresse gespeichert werden und daher nicht mehr mit der ursprünglichen Verknüpfung aufrufbar sind. Das Problem der Konsistenz externer Links muss vor allem bei der Entwicklung hypertextstrukturierter Lernangebote im Internet berücksichtigt werden. Grundsätzlich existieren jedoch nur wenig Möglichkeiten, tote Verknüpfungen zu vermeiden. Eine wichtige Gegenmaßnahme stellt zunächst eine regelmäßige Wartung und Pflege des netzbasierten Lernsystems dar. Hierbei ist lediglich zu prüfen, ob die angegebenen Links noch existieren. Sind jedoch Änderungen festzustellen, so muss sofort reagiert und entsprechende Korrekturmaßnahmen eingeleitet werden. Eine direkte Kontaktaufnahme mit dem Informationsanbieter, auf den mit einem Link verwiesen wird, wäre ebenfalls denkbar. Dieser könnte den Autor der instruktionalen Anwendung bei etwaigen Modifizierungen in Kenntnis setzen (z. B. über E-Mail) und so zu einer einfacheren Link-Pflege beitragen. Tote Verknüpfungen könnte man auch einschränken, indem man externe Webseiten auf den eigenen Server kopiert. Dies ist jedoch nicht zulässig, da das Werk eines Autors auch im Internet *urheberrechtlich geschützt* ist und nicht ohne Einverständnis auf den eigenen Server übertragen werden darf. Man sollte auch bedenken, dass selbst der Verweis auf Seiten im Internet nicht in allen Fällen erlaubt ist. Aus diesem Grund sollten Querverweise auf externe Dokumente stets auch als solche gekennzeichnet werden. Bei der Erstellung von Lernangeboten im Internet geht es also auch immer um die Frage, welche Rechte man Lernenden und Lehrenden bei der Publikation von Seiten im Internet einräumen kann und wer für welche Verstöße (z. B. unerlaubter Link) die Haftung übernimmt (vgl. KERRES 2001, S. 241ff).

Im *World Wide Web* sind Querverweise (Links) innerhalb eines Dokuments oder auf andere Dokumente auf relativ einfache Weise zu bewerkstelligen. Obwohl auch Teile einer Graphik oder Icons die Funktion einer Verknüpfung übernehmen können, sind Hyperlinks in vielen Webseiten vor allem als unterstrichene Textstellen, sog. **Hot-Texte**, gekennzeichnet. Diese

maussensitiven Bereiche (z. B. *Hot-Word*) zeigen dem Benutzer, dass er durch Anklicken zusätzliche Informationen erhalten oder andere Stellen im Programm ansteuern kann. Vor dem Aktivieren eines Link-Ankers kann der Benutzer jedoch nicht feststellen, welche Art von Aktionen er dadurch auslösen kann (vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 283):

- Aufruf von *Zusatzinformation* in einem überlagertem Fenster.
- Aufruf des *Lexikons* und damit ein Wechsel der Arbeitsumgebung.
- Abspielen von *Video-* und *Audiosequenzen* oder *Animationen*.
- Aufruf von *interaktiven Simulationen* oder *virtuellen Modellen*.
- *Wechsel der aktuellen Position* im (Wechsel der Kapitel) oder auch außerhalb des Programms (Verweis auf externes Dokument).

Die einheitliche Markierung der meist farbig und unterstrichenen Verknüpfungspunkte gibt dem Benutzer somit **keine** eindeutige Auskunft über die Art der bereitgestellten Informationen. Aus didaktischer Sicht ist eine derartig unübersichtliche Darstellungsweise unbedingt zu vermeiden. Ein Anwender eines Lernprogramms sollte nämlich bereits vor dem eigentlichen Mausklick wissen, welche Informationen er abrufen kann (z. B. Text, Graphik, Animation, etc.), um gezieltes Differenzieren und effizientes Lernen mit Hilfe eines Informationssystems zu ermöglichen. Um dem Problem der unzureichenden *Visualisierung von Hyperlinks* entgegenzuwirken, bieten sich unterschiedliche Lösungswege an. Auf sehr einfache Weise kann der Benutzer über die bevorstehende Informationsart in Kenntnis gesetzt werden, indem man hinter die betreffenden Querverweise Zusatzinformationen in Klammern setzt. Ein kommentierter Hyperlink in der Form *Mykorrhiza (Animation)* vermittelt dem Leser, dass ihn beim Folgen dieser Verknüpfung eine Animation zum Thema Mykorrhiza erwartet. Derartige verbale Anmerkungen verlängern jedoch den informierenden Textteil erheblich und beeinträchtigen dadurch die Übersichtlichkeit der Wissensrepräsentation. Aus diesem Grund ist für die Kommentierung von Link-Ankern der Einsatz von *Ersatztexten* besser geeignet. Bei der Bewegung des Mauszeigers über ein Verknüpfungselement wird ein kleines Informationsfeld eingeblendet, das dem Benutzer Hinweise über die zu erwartende Informationsart erteilt. Auf diese Weise kann dem Anwender noch vor dem Aktivieren der entsprechenden Schaltfläche mitgeteilt werden, ob die Verknüpfung in ein Glossar oder aber zu einer anderen Präsentationsform wie beispielsweise zu einer Graphik oder Animation führt. Statt einer sprachlichen Markierung schlägt STRZEBKOWSKI (1997) auch eine *ikonische* Kennzeichnung von Querverweisen vor. So könnte man durch kleine Icons, die neben den *Hot-Wörtern* platziert werden und un-

terschiedliche Informationstypen wie Bild oder Video repräsentieren, ebenfalls zu einer eindeutigeren Markierung der Hyperlinks beitragen. Da besonders in Hypermedia-Systemen eine erhöhte Gefahr des Orientierungsverlusts besteht, sollen **kommentierte Hyperlinks** dem Benutzer als Orientierungs- und Entscheidungshilfe dienen. Dadurch kann er feststellen, ob es sinnvoll ist, einer bestimmten Verknüpfung zu folgen oder aber einen anderen Link zu bevorzugen und aufzusuchen (vgl. STRZEBKOWSKI 1997, S. 283ff).



Abb. 3-13 **Kommentierte Querverweise** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. Verknüpfungen oder *Hot-Words* sind als farbig unterstrichene Wörter sofort erkennbar. Um den Benutzer noch vor dem eigentlichen Mausklick über die zu erwartende Informationsart in Kenntnis zu setzen, sind die einzelnen Links mit Symbolen kommentiert. Ohne Symbol: führt zu einer Seite, die das entsprechende Thema behandelt (z. B. Pilzverdauung). Buch-Symbol: führt in das Lexikon, in dem Fachbegriffe definiert und erläutert werden. Filmspule als Symbol: führt zu einer Animation, mit der prozesshafte Vorgänge veranschaulicht werden.

3.3.2.3 Interaktive Simulation

In computergestützten Lernumgebungen ermöglichen vor allem **Simulationen** vielfältige Interaktionen zwischen Mensch und Computer. Interaktive Simulationen beruhen auf mathematisch definierten und parameterisierten Modellen, die realistische Sachverhalte oder Situationen aus bestimmten Gegenstandsbereichen (z. B. Wirtschaft, Biologie, Klima, etc.) nachbilden. Der Benutzer kann durch die Schaffung *künstlicher Welten* in konkrete Anwendungs- und Handlungssituationen versetzt und durch die Bereitstellung verschiedener Lernaufgaben (z. B. gezielte Manipulation von Parametern) aktiviert werden. Als bekanntes Beispiel hierfür sind *Flugsimulatoren* zu nennen, mit denen das Manövrieren von Großraumflugzeugen am Bildschirm eingeübt werden kann. Charakteristisch für diese simulierten Handlungswelten ist, dass nicht die Vermittlung neuer Fakten, sondern in erster Linie die Anwendung von bereits erworbenen Wissen im Vordergrund steht. Das Lernziel besteht also darin, sich mit bestimmten Problemen auseinander zu setzen und diese mittels eines selbstgesteuerten und explorativen Lernverhaltens zu bewältigen. Die Lernwirksamkeit, die mit Simulationsprogrammen erreicht werden kann, hängt jedoch nicht nur von der Anzahl der implementierten Parameter, sondern vor allem auch vom Grad der Authentizität des abgebildeten Realitätssausschnittes ab (vgl. HOLZINGER 2001a, S. 228f; vgl. KERRES, S. 229ff).

Der **didaktische Stellenwert** sowie mögliche Risiken interaktiver Computersimulationen sollen anhand des Simulationsprogramms „*Computerexperimente mit Bakterien*“ (HIERING 1994) kurz aufgezeigt werden. Anwender dieses Programms werden zu Beginn in ein virtuelles Labor versetzt, in dem sich verschiedene Gerätschaften und Werkzeuge wie Trockenschränke, Petrischalen, Reagenzien, Laboruhr, Impföse, Mikroskop, etc. befinden. Nach einer Auswahl des Anforderungsniveaus werden dem Benutzer acht verschiedene Nahrungsmittel präsentiert, die auf Bakterienbefall getestet werden können. Eine Arbeitsanleitung, die neben einer kontextsensitiven Hilfe jeder Zeit abrufbar ist, beschreibt die notwendigen vom Benutzer durchzuführenden Einzelschritte. Nach der Kultivierung der Bakterienstämme und verschiedenen Merkmals-Untersuchungen (z. B. Atmungstyp, GRAM-Verhalten, Säure-, Gasbildung, etc.) können die Bakterien schließlich bestimmt und identifiziert werden. Dieses Beispiel zeigt deutlich, dass Simulationen generell viele Interaktionsmöglichkeiten anbieten und daher für explorative und assoziative Lernprozesse gut geeignet sind. Lernende können nicht nur verschiedene Untersuchungsobjekte auswählen, sondern mit Hilfe fachspezifischer Geräte

auch labortypische Arbeitsweisen sehr realistisch nachvollziehen (z. B. Arbeiten mit dem Mikroskop) und auf diese Weise einen Einblick in den komplexen Mikrokosmos der Bakterien gewinnen. Durch individuelle Einstellungen von Parametern (z. B. Erhöhung der Temperatur im Brutschrank) kann verdeutlicht werden, dass bereits kleine Veränderungen in einem Wirkungsgefüge den Wandel eines gesamten Systems zur Folge haben können. Da der Benutzer lediglich das Ziel der Bestimmung der Bakterienstämme im Auge hat, wird ihm nicht direkt bewusst, dass er sich in einem Lernprogramm befindet (inzidentielles Lernen). So kann durch ein spontanes Herumstöbern und Herumexperimentieren des Lernenden (*Trial-and-Error-Methode*) viel Wissen auf dem Gebiet der Bakterien vermittelt werden.



Abb. 3-14 **Computerexperimente mit Bakterien** (HIERING 1994). Der Benutzer dieses Simulationsprogrammes wird in ein virtuelles Labor versetzt und zu unterschiedlichen Aktivitäten angeregt. Mit Hilfe spezifischer Geräte kann man Eigenschaften von Bakterien untersuchen und nachweisen.

3.3.2.3.1 Vorteile von Simulationen

Simulationsprogramme sind generell von **Vorteil**, wenn mit ihrer Hilfe reale Wechselwirkungsprozesse veranschaulicht werden, die einen unmittelbaren Zugang (*originale Begegnung*) nicht erlauben, da sie entweder zu abstrakt (z. B. Stoffwechselprozesse wie Photosynthese), zu aufwändig (Arbeit, Kosten, Zeit) oder aber zu gefährlich (z. B. pathogene Bakterien, Flugsimulation) sind. Da die technischen Möglichkeiten ständig zunehmen, können heute bereits sehr realistische Handlungswelten erzeugt werden, die auch einen Einsatz von dreidimensionalen Modellen (durch den Benutzer manipulierbar) ermöglichen. Die gesteigerte Anschaulichkeit kann dadurch die Vorstellung und das Behalten verschiedener Sachverhalte verbessern. Als Ausgangspunkt simulierter Anwendungen werden oftmals interessante Probleme eingesetzt, die Benutzer zu einem explorativen Lernverhalten sowie zu gezielten Problemlöseprozessen anregen. Eine attraktive und motivierende Lernumgebung mit zum Teil unbekanntem und fremdartigen Instrumenten kann zudem die selbstgesteuerte Aktions- und Arbeitsbereitschaft der Rezipienten erhöhen und dadurch ein unbewusstes, nicht als Lernen erlebtes Verhalten zur Folge haben. Derartige Einstellungen können sich wiederum sehr positiv auf die Lernwirksamkeit einer Anwendung niederschlagen. *Künstliche Welten* tragen sicherlich sicherlich auch dazu bei, emotionale Hemmschwellen zu überwinden, und sich mit neuartigen oder sehr komplexen Sachverhalten auseinanderzusetzen. Während komplizierte oder unattraktive Themen den Benutzer oft auf den ersten Blick abschrecken, fordert der explorative oder auch „spielhafte“ Charakter von Simulationen geradezu auf, sich mit einem fremdartigen Gegenstandsbereich zu beschäftigen und hinter deren Geheimnisse zu blicken (z. B. Lernprogramm „Die Weltformel“ nach ISSING 1994).

Nicht zuletzt können mit Hilfe von Simulationen Inhalte thematisiert werden (z. B. komplexe Wirkungsgefüge wie Ökosysteme oder Klimaphänomene wie El Niño, etc.), die mit herkömmlichen Medien nicht greifbar bzw. nicht befriedigend darzustellen sind. Demzufolge besitzen Simulationsprogramme eine methodisch-didaktische Qualität, durch die sie sich erheblich von anderen Darstellungs- und Repräsentationsformen unterscheiden. Interaktive Simulationen zum Ökosystem „See“ zeigen dem Betrachter eindringlich die vielfältigen Wechselwirkungen zwischen abiotischen und biotischen Faktoren wie Licht, Temperatur, Nährstoffen, Biomasse von Phyto-, Zooplankton und von Fischen. Durch Experimentieren am simulierten Modell (z. B. durch individuelle Einstellungen verschiedener Parameter) kann der Interessierte die Auswirkungen geringster Veränderungen der Umweltbedingungen unmittelbar

beobachten und entdecken. Auf diese Weise kann er auch erfahren, dass bestimmte Erscheinungen meist nicht nur auf eine bestimmte Ursache, sondern vielmehr auf ein multidimensionales Faktorenbündel zurückzuführen sind. Dynamische Prozesse wie die Eutrophierung eines Sees, die sich *in natura* über Jahre oder Jahrzehnte erstrecken, können durch diese Methode optimal veranschaulicht und vermittelt werden; andere Darstellungsmittel können diese vielfältigen Möglichkeiten nicht leisten. Der Vorteil, Zeitsprünge zu nutzen und festzustellen, wie sich ein komplexes System über längere Zeiträume verhält und entwickelt, wird heute vor allem in der Klimaforschung genutzt, um in Zukunft genauere Prognosen zu ermöglichen. Somit dienen Simulationsprogramme nicht nur der Erkenntnisvermittlung, sondern auch der Erkenntnisgewinnung. Aufgrund dieser Doppelfunktion wird die Bedeutung interaktiver Simulationen auch in Zukunft noch deutlich zunehmen (vgl. KERRES 2001, S. 229ff).

Als eine Steigerung der Simulation ist die Schaffung **Virtueller Realitäten** (*virtual reality*) anzusehen, die heute als anspruchvollste Interaktionsform zwischen Mensch und Computer gelten. Über spezielle Schnittstellen wie Datensichtbrille mit Kopfhörer (*Head-Mounted-Display*) oder Navigationshandschuh (*Dataglove*) kann der Benutzer mit der dreidimensionalen, künstlichen Umwelt interagieren (z. B. in einem virtuellen Museum) und sie als Lernumgebung nutzen. Künstliche Welten in eine netzbasierte Lernumgebung zu implementieren, erscheint didaktisch sehr sinnvoll. Eine Umsetzung kann mit der derzeitigen Technik jedoch noch nicht bzw. nur unzureichend verwirklicht werden (vgl. ALSDORF & BANNWART 1997, S. 437).

3.3.2.3.2 Nachteile von Simulationen

Trotz aller Vorzüge sollte man berücksichtigen, dass es sich bei interaktiven Simulationen nicht um ein didaktisches „*Allheilmittel*“ handelt, sondern auch einige **Nachteile** zu beachten sind. Simulationsprogramme bieten zwar zahlreiche methodisch-didaktische Vorteile, aber als Nachbildungen der Wirklichkeit können sie nur Sekundärerfahrungen vermitteln. Aus diesem Grund können sie eine originale Begegnung mit einem realen Sachverhalt (z. B. reales Experimentieren mit Bakterien im Labor) nicht ersetzen, sondern nur ergänzen. Dadurch dass in Simulationen didaktisch reduzierte Realitätsausschnitte abgebildet werden, die sich auf wesentliche Elemente beschränken und nebensächliche Details weglassen, besteht auch die Gefahr, dass falsche oder unrealistische Vorstellungen beim Benutzer entstehen. Werden in derartigen Programmen bestimmte Prozesse stark vereinfacht oder nur modellhaft dargestellt, so sollte der Betrachter unbedingt darauf aufmerksam gemacht werden, um Missverständnisse zu vermeiden. Obwohl Simulationsprogramme viele verschiedene Aktivitäten für Benutzer bieten, ist zu bedenken, dass diese Aktionen meist auf einen Mausklick reduziert sind. Aus diesem Grund wird das Einüben von psychomotorischen Tätigkeiten (z. B. Umgang mit einem Mikroskop) oftmals nicht optimal unterstützt. Da simulierte Prozesse stets durch mathematische Funktionsgleichungen (Algorithmen) abgebildet werden müssen, können gerade bei einer Darstellung besonders komplexer und vernetzter Realitätsausschnitte vielfältige Probleme auftauchen. Der Einsatz von Simulationen für internetbasierte Anwendungen steht immer mit einer aufwändigen Implementierung und dem Problem langer Ladezeiten in Zusammenhang. Da ein derartiger Aufwand im Rahmen des vorliegenden Projektvorhabens nicht leistbar ist, finden interaktive Simulationen im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ keine Verwendung. Neuartige und bedienungsfreundliche Simulationsprogramme und immer schnellere Übertragungszeiten werden in Zukunft aber dazu beitragen, dass sich die hier aufgeführten Probleme relativieren (vgl. KERRES 2001, S. 229ff).

3.3.2.4 Lernerfolgskontrolle in computergestützten Lernprogrammen

Testaufgaben mit Rückmeldungen werden seit langer Zeit als wesentliche Bestandteile von Lernprogrammen angesehen. Besonders aus behavioristischer Sicht war computerunterstütztes Lernen (CBT: *computer based training*) ohne Kontrollfragen und Rückmeldungen (Verstärkung) undenkbar. Obwohl in modernen instruktionalen Anwendungen systematische Lernerfolgskontrollen immer weniger werden und viele Autorensysteme funktionelle Antwortanalysen vermissen lassen, sollte der Aufwand für eine Umsetzung von Lernerfolgskontrollen aus didaktischer Sicht unbedingt geleistet werden. Denn Testfragen mit Rückmeldungen ermöglichen dem Lernenden eine **Selbstprüfung** des erreichten Wissensstands und geben damit Aufschluss über den persönlichen **Lernfortschritt** und **-defizit**. Lernerfolgskontrollen sind somit als Unterstützung für den Lernenden gedacht und sollen verhindern, dass die Benutzer meinen, etwas verstanden zu haben, was sie tatsächlich jedoch nur flüchtig aufgenommen haben. In sequentiell strukturierten Lernangeboten können prüfende Fragen und Antworten der Lernenden zudem eine wichtige Rolle für eine *Verzweigungsentscheidung* des Systems spielen. In Abhängigkeit von der Richtigkeit der Antwort fährt das Programm fort und wählt das weitere Vorgehen aus. Bei der Repräsentation der Aufgaben herrschen hauptsächlich sprachlich-symbolische Darstellungen vor. So wird der Lernende dazu aufgefordert, aus mehreren Antwortmöglichkeiten auszuwählen oder Begriffe oder einen Satz als Antwort selbstständig zu formulieren. Während in früheren computergestützten Lernprogrammen schlichtes Abfragen z. B. in Form von *Multiple-Choice* üblich war, bieten moderne Multimedia-Systeme jedoch auch die Möglichkeit, bildliche Präsentationsformen für Lernerfolgskontrollen zu nutzen. In diesem Fall können richtige Antworten per Mausclick in einer Graphik ausgewählt oder aber in Bewegungsabläufe eingegriffen werden. Im Hinblick auf Testfragen und Aufgabenstellungen sollten nach Möglichkeit *alle* multimedialen Varianten zur Aktivierung des Lerners eingesetzt und genutzt werden (vgl. KERRES 2001, S. 182; 199ff).

Da eine Vielzahl von Testfragen für Lernerfolgskontrollen existieren, sollen die geläufigsten Formen kurz vorgestellt, ihre didaktische Eignung überprüft und einige Hinweise zu deren Gestaltung gegeben werden. Nach GABELE & ZÜRN (1993) werden generell Aufgaben mit *gebundener* sowie Fragen mit *freier* Antwortmöglichkeit unterschieden.

3.3.2.4.1 Aufgaben mit gebundener Antwortmöglichkeit

Bei diesem Aufgabentypus werden dem Lernenden feste Antwortmöglichkeiten vorgegeben, aus denen er auswählen kann (z. B. *Multiple-Choice*). Im Gegensatz dazu können Anwender in Aufgaben mit freier Antwortmöglichkeit eigene Antworten ohne Vorgabe des Programms formulieren und mit Hilfe der Tastatur eingeben. Zu Aufgaben mit *gebundener Antwortmöglichkeit* zählen die 0/1-Abfrage, die Einfachauswahl-Aufgabe, die Multiple-Choice-Aufgabe, sowie Anordnungs- und Zuordnungsaufgaben (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 243).

Unter einer **0/1-Abfrage** sind Aufgaben zu verstehen, die nur *zwei* Antwortalternativen anbieten, wobei eine richtig und eine falsch ist. Als Beispiele hierfür sind Fragen zu nennen, bei denen sich der Lernende zwischen Ja/Nein, Richtig/Falsch oder anderen Begriffspaaren entscheiden muss. Da bei diesem Aufgabentypus die Wahrscheinlichkeit, die richtige Antwort zu erraten bei 50 % liegt, eignet er sich nicht, den Wissensstand des Lernenden festzustellen. Die 0/1-Abfrage kann hingegen für die *Programmsteuerung* (z. B. bei Wahlmöglichkeiten) eingesetzt werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 245).

Im Gegensatz zur 0/1-Abfrage werden dem Lernenden bei der **Einfach-Auswahl** oder Menüauswahl mehrere, mindestens aber *vier* Antwortmöglichkeiten zur Verfügung gestellt. Der Anwender muss aus der angebotenen Palette die korrekte Antwort (nur eine richtige Lösung) auswählen. Hierbei ist auf eine eindeutige und exakte Formulierung der Antworten zu achten, um Missverständnisse beim Lernenden zu vermeiden. Die Antwortmöglichkeiten sollten bei diesem Aufgabentyp optisch aufbereitet und eventuell farblich hervorgehoben werden. So kann man eine Einfach-Auswahl beispielsweise in Form einer Liste präsentieren, in der die gewählte Antwort „angekreuzt“ oder aber „abgehakt“ dargestellt wird. Eine Kennzeichnung der Antwortalternativen mit Ziffern oder Buchstaben kann eine eindeutige Identifizierung der gewählten Antwort im Rahmen der Rückmeldung erleichtern. Bei der Einfach-Auswahl ist die Wahrscheinlichkeit, die richtige Antwort zu erraten umso geringer, je mehr Antwortmöglichkeiten vorgegeben sind. Obwohl in diesem Fall die Aussagekraft über den Wissensstand des Lernenden gegenüber der 0/1-Abfrage erhöht werden kann, ist diese Fragestellung nicht unbedingt in der Lage, den tatsächlichen Kenntnisstand des Rezipienten zu ermitteln. Nach GABELE & ZÜRN (1993) ist die Einfachauswahl-Aufgabe nur zur *Wissensabfrage* geeignet. Echtes Verständnis kann mit dieser Testfrage-Art jedoch nicht überprüft werden. Aus diesem Grund sollte man die Einfach-Auswahl nur zur Auflockerung und Auffrischung von bereits

gelernten Inhalten verwenden. In Lernerfolgskontrollen ist auf einen sparsamen Einsatz zu achten, da die Einfachauswahl zum Auswendiglernen verleiten kann. Diese Art des Lernens ist jedoch nicht das Ziel, das mit interaktiven Lernprogrammen verfolgt wird (GABELE & ZÜRN 1993, S. 248f).

Da Testfragen im **Multiple-Choice**-Format einfach zu programmieren sind, deren Antworten leicht auf ihre Richtigkeit überprüft werden können sowie bereits fortgeschrittene Kenntnisse für die richtige Beantwortung voraussetzen, wird diese Mehrfachauswahl-Aufgabe häufig in Lernprogrammen eingesetzt. Der Lernende muss zu einer Fragestellung die richtige Antwort aus einem Auswahlmenü bestimmen. Im Gegensatz zur Einfachauswahl können bei der Multiple-Choice-Aufgabe aber von den zur Verfügung stehenden Antwortmöglichkeiten nicht nur eine, sondern *keine bis alle* Antwortalternativen richtig sein. Die Anzahl der richtigen Antworten kennt der Lernende jedoch nicht. Dadurch kann die Wahrscheinlichkeit, durch Raten die richtige Lösung zu finden, minimiert werden. Obwohl das Verständnis und die Problemlösefähigkeit des Lernenden für einen Sachverhalt mit dieser Testfrage nicht überprüft werden können, eignet sich die Mehrfachauswahl für eine Abfrage von *Begriffen, Definitionen* und *Faktenwissen*. Bei dieser wesentlich schwierigeren Aufgabenstellung sollten sich die Antwortalternativen in ihrem Informationsgehalt eindeutig voneinander unterscheiden sowie kurz und präzise formuliert werden. Außerdem empfiehlt sich eine alphanumerische Kennzeichnung der einzelnen Antwortmöglichkeiten, um bei der Auswertung und Rückmeldung richtige und falsche Lösungen eindeutig voneinander unterscheiden zu können. Ein *Vorteil* der Multiple-Choice-Aufgaben besteht darin, dass der Schwierigkeitsgrad stark variiert werden kann. Sollen einfache Fragen getestet werden, so sind die Antwortmöglichkeiten sehr differenziert zu artikulieren. Schwierige Testaufgaben erhält man hingegen, wenn sich die Auswahlalternativen inhaltlich kaum voneinander unterscheiden. Der Lerneffekt steigt mit zunehmender Ähnlichkeit der Antwortmöglichkeiten, da der Lernende bei der Fragestellung intensiver nachdenken und vergleichen muss. Ein weiterer didaktischer Vorzug der Mehrfachauswahl im Multiple-Choice-Format liegt auch darin, dass die Anwendung dieser Testfragen nicht auf textliche Antwortalternativen beschränkt ist. Es bietet sich nämlich auch die Möglichkeit, bestimmte Elemente in einer Graphik durch Anklicken zu lokalisieren, einen Schieberegler richtig einzustellen oder aber Objekte durch *drag & drop* richtig zuzuordnen zu lassen. Hierbei handelt es sich um Varianten des Multiple-Choice-Formats, „*da eine endliche Menge an Antwortalternativen präsentiert wird, die richtige Antwort eine Teilmenge der präsentierten Antworten darstellt und somit immer eindeutig identifiziert werden kann*“ (KERRES 2001, S. 207).

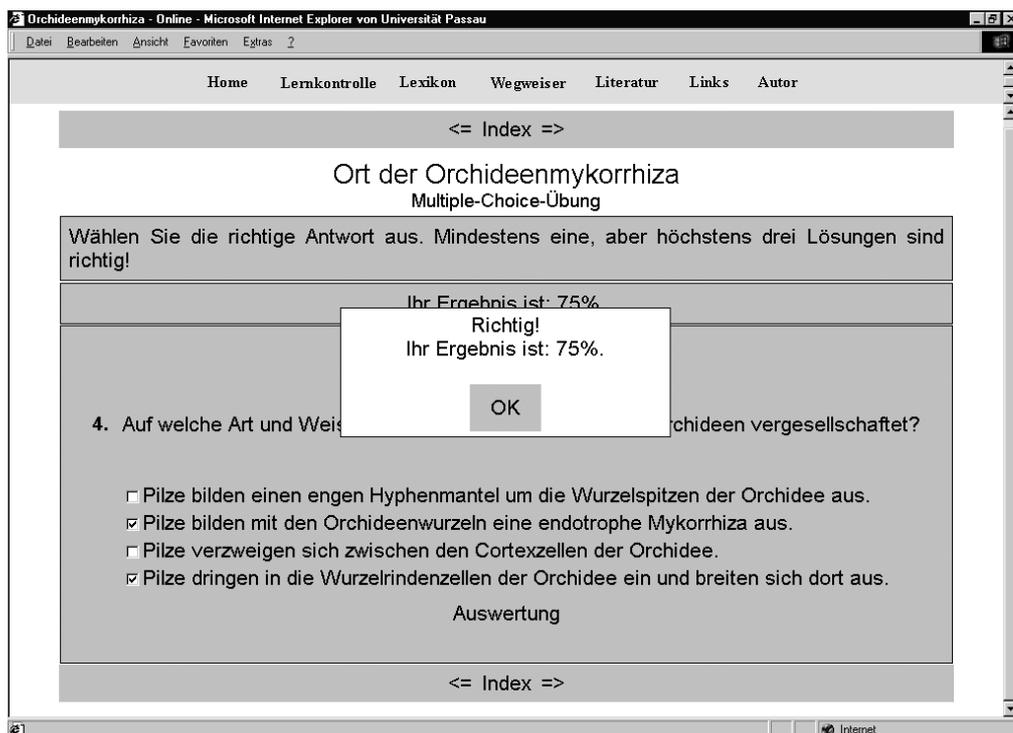
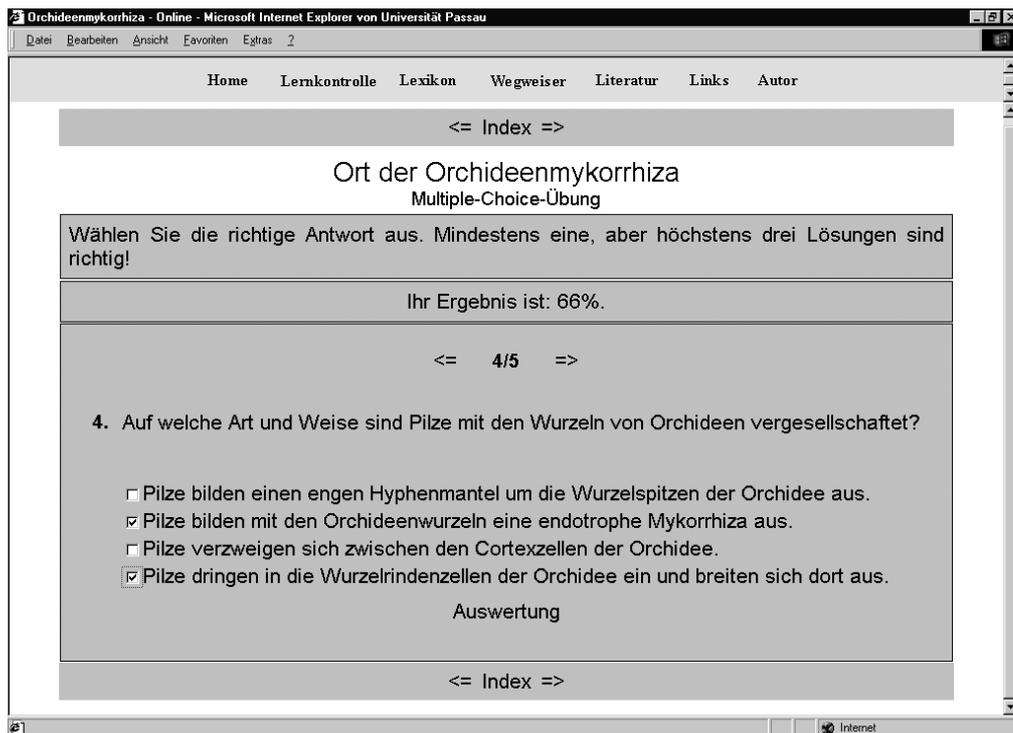


Abb. 3-15 **Multiple-Choice-Aufgabe** aus dem Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. *Oben:* Aufbau und Struktur der einzelnen Fragen sind stets gleichartig. In der obersten und untersten Zeile führt der Button „Index“ auf eine Übersichtsseite. Die Überschrift sowie die Hintergrundfarbe machen die Kapitelzugehörigkeit der Fragen deutlich. Nach einer kurzen Beschreibung folgt die persönliche Ergebnisleiste (66 %). Die Ziffern (4/5) zeigen die Gesamtanzahl sowie den aktuellen Standort im Fragenkomplex auf. Nach der Fragestellung werden verschiedene Antwortmöglichkeiten zum Ankreuzen angeboten. *Unten:* Für eine Auswertung klickt man auf den entsprechenden Knopf und der Benutzer erhält in Form eines weißen Kasten eine Rückmeldung über die Richtigkeit seiner Wahl. Über die Pfeiltasten (<=/=>) gelangt man zur vorhergehenden oder nächsten Aufgabe.

Der Einsatz von Auswahl-Fragetypen wird oftmals als didaktisch *minderwertig* eingestuft, da mit Hilfe dieser Aufgaben grundsätzlich nur Faktenwissen überprüft werden kann. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass gerade anspruchsvollere Antwortformate des Multiple-Choice-Typs zu einer intensiven Auseinandersetzung mit der gestellten Frage führen können. Durch konzentriertes Nachdenken und gezieltes Abwägen der Antwortalternativen kann der Benutzer aktiviert und zu weiteren Interaktionen motiviert werden. Aus dieser Sicht ist also eine generelle Ablehnung dieses Fragetyps als unangemessen zu betrachten. Ferner ist festzustellen, dass auch Multiple-Choice-Aufgaben zu konstruieren sind, die eine Anwendung psychomotorischer Fertigkeiten üben und prüfen. Der dafür benötigte Arbeitsaufwand ist jedoch deutlich höher als bei Aufgaben, die nur Faktenwissen abfragen (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 249ff).

Bei **Anordnungsaufgaben** werden dem Lernenden eine Reihe von Begriffen präsentiert, die er nach einem bestimmten Kriterium ordnen und in eine zeitliche, räumliche oder sachliche Reihenfolge bringen muss. Den Schwierigkeitsgrad von Anordnungsaufgaben, die mehr als *vier* Elemente beinhalten sollten, kann man erhöhen, indem mehr Antwortmöglichkeiten zur Auswahl stehen, als angeordnet werden müssen. Dieser Fragetyp eignet sich besonders gut, um *Abläufe, Strukturen* und *Prozesse* zu überprüfen. So können bestimmte Vorgänge mit Hilfe von verschiedenen Begriffen, Ausdrücken oder auch Abbildungen in einzelne Teilschritte zerlegt und vom Lernenden in der richtigen Reihenfolge wieder zusammengesetzt werden. Da Anordnungsaufgaben nicht nur Grundwissen mobilisieren, sondern auch das Verstehen der einzelnen Zusammenhänge voraussetzen, erhalten die Lernenden Einblicke in ihren persönlichen Kenntnisstand. Ein großer Nachteil der Anordnungsaufgabe zeigt sich jedoch in der Vorgabe der einzelnen Lösungsbegriffe. Der Benutzer muss bei der Beantwortung der Frage kein konzeptuelles Wissen aktivieren und die Antwort aus dem Gedächtnis formulieren. Die Erinnerung an die Begriffe wird ihm von den vorgegebenen Lösungen abgenommen. Ein Nachteil, der bei allen Aufgaben mit gebundener Antwortmöglichkeit zu kritisieren ist (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 255ff).

Einen relativ hohen Komplexitätsgrad weisen **Zuordnungsaufgaben** auf. Bei dieser Art von Fragestellung werden dem Lernenden unter- oder nebeneinander stehende Lösungsblöcke präsentiert, deren Inhaltselemente miteinander verknüpft werden müssen. Elemente aus einer „Quellmenge“ müssen Inhalten einer oder mehrerer „Zielmengen“ zugeordnet werden, so dass sich logische und sinnvolle Beziehungspaare oder Mehrfachzuordnungen (z. B. Tripel) bilden. Die Zuordnungen können mit Hilfe von Linien, alphanumerischen Zeichen (z. B. 1a,

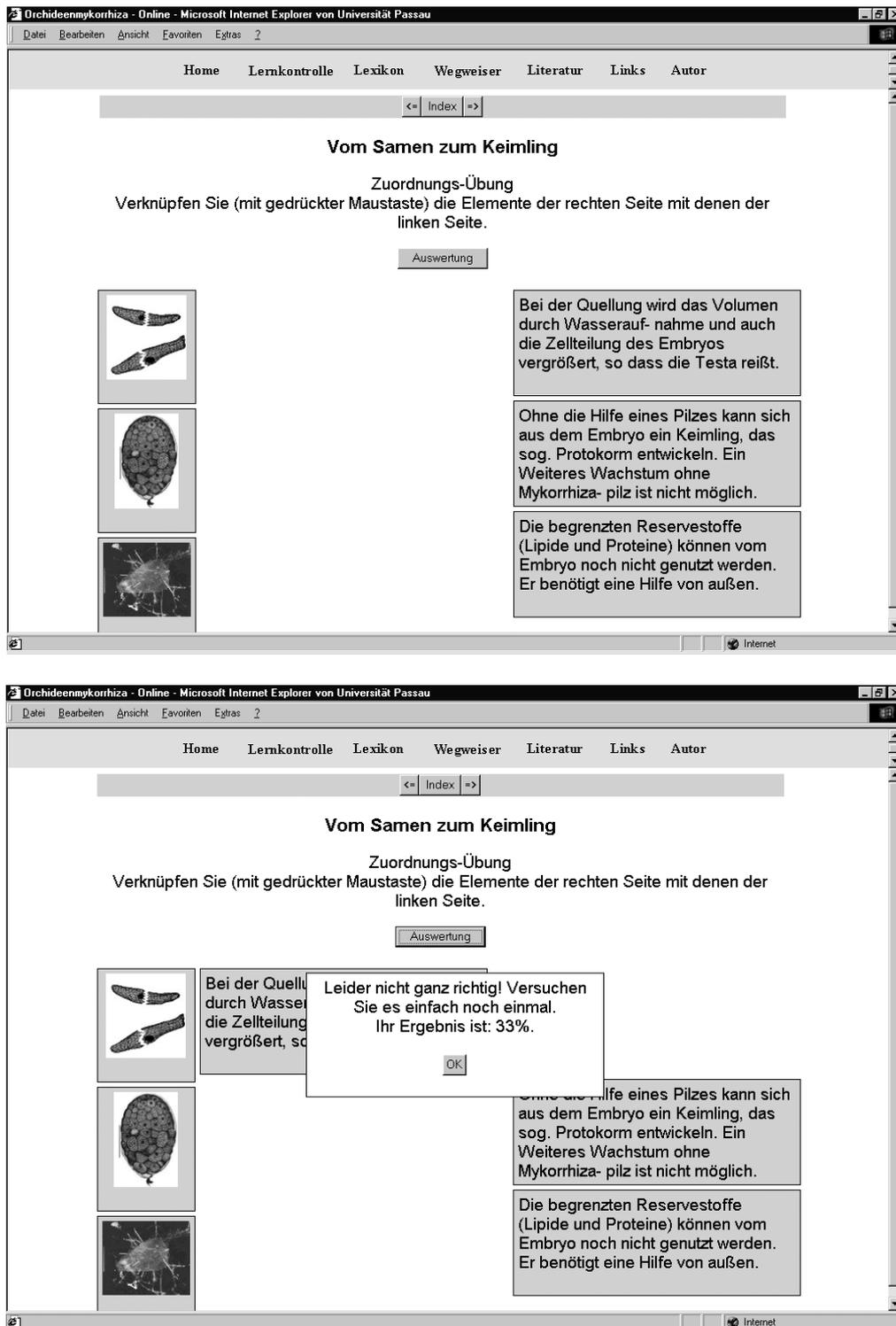


Abb. 3-16 **Zuordnungsaufgabe** aus dem Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. *Oben:* Aufbau und Struktur der Übungen sind stets gleich. Über den Button „Index“ gelangt man auf eine Übersichtsseite. Nach der Überschrift folgt eine kurze Erklärung der Aufgabe. Danach muss der Benutzer die Elemente der rechten Seite mit gedrückter Maustaste den Komponenten auf der linken Seite zuordnen. *Unten:* Die Kontrolle erfolgt über einen Klick auf den Button „Auswertung“. Falsch zugeordnete Elemente werden wieder auf die rechte Seite gerückt. Ein weißer Kasten erhält neben einem motivierenden Kommentar auch das Gesamtergebnis der bisherigen Leistungen.

2c, etc.) oder aber auch durch die *drag & drop*-Technik realisiert werden. Neben synonym gebrauchten Begriffen lassen sich ebenso bedeutungsgleiche Sätze oder aber Abbildungen sowie Graphiken mit sprachlichen Erläuterungen als Zuordnungsaufgabe miteinander verbinden. Auch in diesem Fall kann der Schwierigkeitsgrad beliebig variiert werden, da Mehrfachzuordnungen von einem Element der Quellmenge zu mehreren Elementen der Zielmenge oder umgekehrt möglich sind. Werden nicht zuzuordnende Antwortalternativen hinzugefügt, so erhöht sich der Komplexitätsgrad noch zusätzlich. Zudem kann dadurch auch die Wahrscheinlichkeit, richtige Begriffspaare zu erraten, eingeschränkt werden. Zuordnungsaufgaben können auf vielfältige Art und Weise gestaltet werden und eignen sich daher besonders, *Strukturen*, *Zusammenhänge* und *Wechselbeziehungen* abzutesten und dadurch Auskünfte über den tatsächlichen Wissensstand einzuholen. Mit Hilfe von An- und Zuordnungsaufgaben können somit nicht nur visuelle Lerntypen in ihrem persönlichen Lernprozess unterstützt, sondern auch leistungsstärkere Anwender durch Transfer und Analogieschlüsse zusätzlich gefördert werden. Insofern leisten diese beiden Aufgabentypen ein probates Mittel für Differenzierung und Individualisierung auf dem Gebiet des computerbasierten Lernens (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 261ff).

3.3.2.4.2 Aufgabentypen mit freier Antwortmöglichkeit

Bei Fragen dieser Art muss der Lernende die Lösung einer Aufgabe frei formulieren und die Antwort mit Hilfe von Worten, Zahlen oder Zeichen selbständig eingeben, ohne dabei an zur Auswahl gestellte Antwortalternativen gebunden zu sein. Nach GABELE & ZÜRN (1993) sind die Begriffsabfrage, Lückentexte, die Auswahl mit Eingabemöglichkeit sowie die freie Eingabe zu Aufgaben mit *freier Antwortmöglichkeit* zu rechnen. Für netzbasierte Lernangebote sind derartige Testfragen jedoch nur bedingt einsetzbar, da nicht nur die Erstellung, sondern vielmehr der Aufwand zur Analyse von Freitext-Antworten generell sehr hoch ist. Erste Probleme ergeben sich bereits bei der Unterscheidung zwischen richtigen und falschen Antworten. So können Tippfehler und Ausschmückungen auftreten, die vom System jedoch nicht entsprechend ausgewertet werden können. Bei frei formulierten Antworten ist zudem eine zuverlässige Identifikation von Subjekt und Objekt sowie von Verneinungen und Präpositionen nur selten optimal umzusetzen. Trotz dieser Nachteile sollen die verschiedenen Typen kurz charakterisiert und auf ihre Einsatzfähigkeit für Internet-Anwendungen untersucht werden (vgl. KERRES 2001, S. 207).

Die **Begriffsabfrage** ist eine relativ einfach umzusetzende Aufgabenart mit freier Antwortmöglichkeit, die für Lernangebote im Internet angewendet werden kann. Bei derartigen Testfragen wird vom Lernenden lediglich die Eingabe eines Wortes oder eines Wertes verlangt. Füllfloskel (z. B. bestimmte oder unbestimmte Artikel) oder ganze Sätze sind bei der Begriffsabfrage jedoch unzulässig. Die Fragestellung sollte eindeutig formuliert werden, um die Antwort auf wenige Möglichkeiten einzuschränken und dadurch eine gezielte Antwortanalyse (Synonyme berücksichtigen) gewährleisten zu können. Wie der Name bereits verrät, eignet sich die Begriffsabfrage besonders gut für das Überprüfen von *Faktenwissen* wie Vokabeln, Fachbegriffe, Paragraphen und andere Größen. Im Vergleich zu Auswahl-Aufgaben profitiert der Lernende von der Begriffsabfrage, da er stärker aktiviert wird und eine eigene Antwort ohne Vorgaben formulieren muss. Echtes Verständnis kann mit dieser Aufgabenart jedoch nicht erhoben und festgestellt werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 271).

Als Lernerfolgskontrollen können auch **Lückentexte** ohne vorgegebene Antwortalternativen eingesetzt werden. Hierbei handelt es sich um zusammenhängende Textpassagen oder Graphiken, bei denen an bestimmten Stellen Begriffe oder Werte fehlen und durch Lücken oder Platzhalter ersetzt werden. Der Lernende versucht, durch entsprechende Ergänzungen die einzelnen Lücken zu vervollständigen und einen sinnvollen Gesamtzusammenhang herzustellen. Um die Freitext-Antwort besser auszuwerten, sollten pro Lücke nicht mehr als ein Begriff einzufügen sein. Lückentexte eignen sich ähnlich wie die Begriffsabfrage zur Prüfung von *konzeptuellen* Wissen. Eine Lernerfolgskontrolle durch Lückentexte zeigt jedoch einen etwas anspruchsvolleren kognitiven Charakter, da der Lernende nicht nur Begriffe aktivieren, sondern den logischen Kontext der gesamten Textpassage stets berücksichtigen muss. Die moderne Technik erlaubt es heute, nicht nur sprachliche, sondern auch graphische Lückentexte zur Eigenkontrolle in computergestützte Lernprogramme zu implementieren. In diesem Fall muß der Lernende nicht die Platzhalter eines Textes ergänzen, sondern beispielsweise eine Graphik beschriften. Solche neuartigen Methoden tragen nicht zuletzt dazu bei, die Motivation der Rezipienten zu erhöhen und eine höhere Lernwirksamkeit zu erzielen. Bei Lückentexten erweist sich vor allem die Antwortanalyse als Nachteil, da möglichst viele Antworten festgelegt werden müssen, um eine individuelle Auswertung zu erlauben, die speziell auf die Fehler der Lernenden eingehen kann (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 275ff).

Auswahlaufgaben mit Eingaben stellen eine erweiterte Form von Lückentexten dar. Mit Hilfe solcher Aufgaben kann der Lernende beliebige Positionen auf dem Bildschirm ansteuern und verschiedene Eingaben tätigen. Anders als bei Lückentexten, müssen bei dieser Aufgabenart die zu ergänzenden Bereiche vom Lernenden erst selbst gefunden werden. Er allein entscheidet, an welchen Stellen Eingaben fehlen und zu ergänzen sind. Bei diesem Aufgabentyp müssen somit einerseits die fehlerhaften Stellen lokalisiert und andererseits die richtigen Begriffe oder Werte eingesetzt werden. Um derartig komplexe Testfragen richtig zu beantworten, wird neben *Faktenwissen* vor allem auch das *Verständnis* für die einzelnen Zusammenhänge und Beziehungen eines Systems vorausgesetzt. Aus diesem Grund kann durch Auswahlaufgaben mit Eingaben der persönliche Wissensstand gut ermittelt und damit Aufschluss über den Lernfortschritt bzw. -defizit gegeben werden. Die vielfältigen Freiheitsgrade in der Aufgabenbearbeitung erschweren jedoch nicht nur die Gestaltung, sondern auch die Antwortanalyse. Für netzbasierte Anwendungen ist dieser Typ zu aufwändig und daher nur bedingt einsatzfähig (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 281ff).

Bei der **freien Eingabe** bietet sich dem Lernenden die Möglichkeit, zu einer Fragestellung eine Antwort frei und in ganzen Sätzen zu formulieren. Ebenso wie der vorhergehende Aufgabentyp erscheint auch die freie Eingabe für internetbasierte Lernangebote unangemessen, da eine Auswertbarkeit im Rahmen einer Antwortanalyse kaum in den Griff zu bekommen ist. Außerdem kann durch unzureichende Auswertung die Motivation der Lernenden stagnieren und die Freude am selbständigen Weiterarbeiten gehemmt werden. Die freie Eingabe sollte daher nur in ausgereifter und professioneller Form eingesetzt werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 289ff).

Nach der Erläuterung der unterschiedlichen Aufgabentypen interaktiver Lernprogramme kann festgestellt werden, dass sich für *internetbasierte* Lernumgebungen insbesondere Testfragen mit **gebundener** Antwortmöglichkeit (z. B. Multiple-Choice) eignen. Auswahl-Fragetypen können für sämtliche didaktische Einsatzgebiete (Abfragen von Faktenwissen, Verständnisfragen, etc.) konzipiert werden. Zudem sind sie, im Gegensatz zu Aufgaben mit freier Antwortmöglichkeit, einfach zu programmieren und ermöglichen eine relativ leicht durchzuführende Antwortanalyse, die den Lernenden wichtige Rückmeldungen über ihren Kenntnisstand und ihren persönlichen Lernfortschritt liefern. Nach Möglichkeit sollten jedoch alle Aufgabenvarianten eingesetzt werden, um Abwechslung in die Eigenkontrolle zu bringen und einen motivationalen Effekt beim Lernenden zu bewirken.

3.3.2.4.3 Rückmeldungen und Lernerprotokoll

Die Struktur oder die Sequenzierung eines Lernangebotes in einem Lernprogramm (CBT oder WBT: *web based training*) ist meist sehr einfach und besteht in der Regel aus einer Kombination von Wissenspräsentationen und prüfenden Fragen mit Rückmeldungen. Das Lernprogramm fordert den Lernenden zu einer Handlung (Kontrollfragen) auf, deren Ergebnis systemintern ausgewertet und mit einem entsprechendem „Feedback“ kommentiert wird. Eine **Rückmeldung** ist somit als „kurze und präzise Rückantwort des Lernprogramms auf individuelle Lernereingaben“ zu verstehen (GABELE & ZÜRN 1993, S. 239). Erst nach der Aufgabenbearbeitung und Auswertung erhält der Lernende durch das Feedback Informationen über seinen persönlichen Kenntnisstand und über mögliche Lerndefizite. Eine Richtig-Rückmeldung gibt somit den Hinweis, dass zutreffend geantwortet und etwas verstanden oder angewandt wurde. Derartige Mitteilungen bewirken somit auch einen Motivations-Schub und veranlassen den Lernenden zu weiteren Lernaktivitäten. Insofern kann von einer *Doppelfunktion*, die sich aus einer Informations- und Motivationskomponente zusammensetzt, in Zusammenhang mit Rückmeldungen gesprochen werden. Bei Falschmeldungen wird der Lernende auf seine Wissenslücken aufmerksam gemacht und angeregt, diese Schwächen zu korrigieren. Hierbei ist zu beachten, dass der Informationsgehalt der Negativ-Rückmeldung sehr hoch sein sollte. Es genügt also nicht, festzustellen, dass die Eingabe falsch war. Vielmehr ist in diesem Fall mitzuteilen, welcher Fehler gemacht wurde, warum die Eingabe falsch ist und wie die richtige Antwort lautet. Fehler sollten stets verbessert werden, damit sich der Lernende keine falschen Antworten einprägt. Es ist jedoch zu bedenken, dass eine derartige Antwortanalyse mit sehr viel Aufwand verbunden ist und nicht in jedem Programm zu realisieren ist. Die Formulierung von Rückmeldungen muss zudem stets objektiv und dem Benutzer angemessen gestaltet werden. Aus diesem Grund sollte sowohl auf zu harte Kritik (z. B. „vernichtende“ Feedbacks wie „Das ist vollkommen falsch“), als auch auf übertriebenes Lob (z. B. „sehr gut“ bei einfachen Fragen) verzichtet werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 239; vgl. KERRES 2001, S. 192; 200ff).

Lernerfolgskontrollen werden prinzipiell an zwei unterschiedlichen didaktischen Orten eingesetzt. Im *stoffvermittelnden Bereich* dienen einfache Testfragen in erster Linie dazu, die interaktive Anwendung aufzulockern und den Benutzer zu weiteren Lernaktivitäten zu bewegen. An diesem Einsatzort kann die Aneignung und das Verständnis der Inhalte trainiert sowie die Merkfähigkeit begünstigt werden. Im Regelfall werden Erfolgskontrollen jedoch nach *abgeschlossenen Lernabschnitten* oder Übungskomplexen (z. B. Abschnittsenden, Kapitelenden,

Lernprogrammende) durchgeführt. Mit Hilfe von verschiedenartigen Aufgabenstellungen, die vom Lernenden zu bearbeiten sind, kann der Wissensstand des Anwenders kontrolliert und gesamtheitlich bewertet werden. In einem sogenannten „**Lernerprotokoll**“ wird dem Benutzer das Gesamtergebnis seiner Lernfortschrittskontrolle auf einer abschließenden Übersichtsseite mitgeteilt. Da alle Lernereingaben, vor allem die Einzelergebnisse jeder Teilaufgabe, vom System aufgezeichnet und abgespeichert werden und als Grundlage für die Erstellung dienen, kann das Lernerprotokoll dem Benutzer genaue Auskunft über den *Grad der Lernzielerreichung* geben (z. B. durch eine graphische Darstellung prozentualer Erfolgsgrade). In dieser individuellen Gesamtauswertung, die generell nur zur Eigenkontrolle des Anwenders erfolgen soll, wird nicht nur die Quantität der richtigen Antworten festgehalten, sondern auch die Qualität der Einzelergebnisse dokumentiert. So erhält der Lernende Informationen darüber, wie viele Versuche nötig waren oder wie viel Hilfestellung oder Zeit er zur Problemlösung benötigt hat. Wiederholungsempfehlungen können ebenfalls Bestandteil eines Lernerprotokolls sein. Die Ergebnisse des Lernerprotokolls, die beispielsweise durch ein spezielles Punktesystem zu bewerten sind, sollten in *Textform* erläutert und *graphisch* (z. B. in Form eines „Erfolgsmeters“) visualisiert werden. Eine zu detaillierte Auflistung der Ergebnisauswertung ist jedoch nicht anzustreben, da dadurch die Überschaubarkeit des Lernerprotokolls verloren gehen kann (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 293ff).

Lernerfolgskontrollen dienen der Überprüfung des individuellen Lernfortschritts und können daher als eine Art „*Lernstrategie-Werkzeug*“ betrachtet werden. Sie fördern die Selbsteinschätzung bezüglich der Stoffbeherrschung und motivieren durch das Aufzeigen von Schwächen zu weiteren Lernaktivitäten. Nach KERRES (2001, S. 203f; 206) sind bei der Konzeption solcher Erfolgskontrollen folgende Kriterien zu berücksichtigen:

- Lernerfolgskontrollen sollten nicht verpflichtend sein, sondern als *Angebot zur Selbstkontrolle* betrachtet werden.
- Lernerfolgskontrollen sind nur sinnvoll, wenn sie einen *diagnostischen Wert* besitzen, der für die Benutzer sichtbar und ersichtlich ist.
- Lernende sollten nicht den Schwierigkeitsgrad von Testfragen in Lernerfolgskontrollen selbst bestimmen. Grundsätzlich sind *mittelschwere Aufgaben* zu präsentieren.
- Fehler sollten bei der Lernerfolgskontrolle *sofort korrigiert* werden, damit sich der Lernende keine falschen Antworten einprägt.
- Bei Fehler sollte das Programm eine *Wiederholung anbieten*, ein automatisches Verzweigen an die Wiederholung sollte jedoch vermieden werden.

3.3.2.4.4 Probleme in internetbasierten Lernumgebungen

Internetbasierte Lernangebote, im Sinne eines *web based training* (WBT), sind mit Hilfe der Programmiersprache des *world wide web*, der *Hypertext Markup Language* (HTML) oder aber mit speziellen Autorensystemen (z. B. *Adobe GoLive 5.0*), relativ einfach zu erstellen. So lassen sich Textseiten erzeugen, die multimediale Elemente enthalten und über virtuelle Schaltflächen zu steuern und zu bedienen sind. Die Implementierung von *Lernerfolgskontrollen* kann jedoch aufgrund einer Eigenschaft des WWW zu ernsthaften **Problemen** führen. Beim Aufrufen einer Webseite werden Daten von einem entfernten Server angefordert. Hierbei dokumentiert der Server jedoch nicht, *wer* diese Informationen einholt. Die Auswertung von Testfragen und die bedingte Verzweigung auf eine Seite in Abhängigkeit des protokollierten Lernfortschritts ist in HTML nicht vorgesehen. Da das *world wide web* ursprünglich „nur“ zur Vernetzung von statischen Seiten konzipiert wurde, ergeben sich für interaktive Anwendungen oftmals derartige Schwierigkeiten, die in der Planungsphase berücksichtigt und durch spezielle Problemlösungen kompensiert werden müssen (vgl. KERRES 2001, S. 207f).

Komplexe Interaktionen, die über das WWW abgewickelt werden sollen, können beispielsweise mit Hilfe der Erstellung von *Formularen* umgesetzt werden. In dieses mit HTML erzeugte Formblatt können Benutzer Daten oder aber auch Antworten eingeben. Eine Auswertung dieser Eingaben kann jedoch nur in Verbindung mit dem Code einer Scriptsprache wie z. B. *JavaScript* ermöglicht werden, über die gleichzeitig eine direkte Rückmeldung erfolgen kann. Um diese aufwendige Programmiersprache nicht erlernen zu müssen, werden im Internet zum Teil auch Java-Script-Module zur Erstellung von interaktiven Selbstlernkursen bereitgestellt. Hierbei wird das funktionelle Grundgerüst für verschiedene Aufgabentypen (z. B. Dialogboxen, Quiz, Diaschau, Mausbild, Lückentexte, etc.) zur Verfügung gestellt. Das vorgegebene Muster muss lediglich mit den jeweiligen Inhalten ergänzt werden, um schließlich interaktive Anwendungen im Netz zu erhalten (vgl. <http://www.eduvinet.de/mallig/>). Sollen bestimmte Informationen oder Antwortergebnisse auch noch nach Beendigung der Sitzung dauerhaft gespeichert werden (z. B. um Vergleiche zu ziehen), so kann dies mit Hilfe von sog. „*cookies*“ realisiert werden. Unter *cookies* sind kleine Textdateien zu verstehen, die manche Webseiten auf der Festplatte des Benutzers nach deren Aufruf speichern können. *Cookies* enthalten Informationen, die man eingegeben hat (z. B. Freitext-Antworten), oder die Auswahl, die man während des Besuchs einer Webseite vorgenommen hat (z. B. Mehrfachauswahl-Antworten). Der Server, der die jeweilige Webseite erzeugt hat, kann somit beliebige Benutzerinformationen wie beispielsweise bereits besuchte Seiten, bearbeitete Aufgaben oder

den Lernfortschritt herauslesen und feststellen, wenn eine Seite vom Benutzer erneut aufgerufen wird. Obwohl ein fremder Rechner Dateien auf der eigenen Festplatte anlegt und ausliest, kann der Server im Normalfall nicht auf den Rest des Computers zugreifen. Der Benutzer entscheidet letztendlich aber darüber, ob *cookies* akzeptiert oder aber generell nicht zugelassen werden. In einer *Datenbank* können ebenfalls interaktive Elemente einer Internet-Anwendung gespeichert werden, die während der Laufzeit in Abhängigkeit der Benutzereingaben abgerufen und zu einer Webseite zusammengestellt werden. Der Anwender erhält somit eine Internet-Seite, die in dieser Form nicht auf dem Server gespeichert war, sondern von diesem auf der Grundlage der eingegebenen Informationen erzeugt wurde. Da die Benutzereingaben in der Datenbank auf dem Server protokolliert werden, können sie so zu einem beliebigen Zeitpunkt abgerufen werden. Aufgrund des hohen Entwicklungsaufwands wird dieses Hilfsmittel, das zu einer Lernerfolgskontrolle genutzt werden könnte, jedoch nur sehr selten in internetbasierten Lernangeboten eingesetzt (vgl. KERRES 2001, S. 208f).

4 Konzeption und Realisierung des internetgestützten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“

Der vorhergehende Abschnitt befasste sich mit der Darstellung mediendidaktischer Gestaltungskriterien für internetbasierte Lernangebote. In einem weiteren Schritt sollen einige dieser Aspekte angewendet und durch die Realisierung eines eigenen internetgestützten Lernprogramms mit dem Namen „**Orchideenmykorrhiza-Online**“ umgesetzt werden. Die Zielsetzung dieses Vorhabens besteht primär in der Entwicklung eines Selbstlernkurses, mit dem man in Eigenarbeit und ohne personale Hilfestellung Fakten und Zusammenhänge der Orchideenmykorrhiza selbständig erlernen kann. Im folgenden werden dazu die einzelnen Entwicklungsphasen von der Planung bis zur Fertigstellung des Programms sowie Ergebnisse einer Evaluation präsentiert und dokumentiert. An dieser Stelle ist zu bemerken, dass es sich bei dem netzbasierten Lernangebot keinesfalls um ein professionelles, sondern vielmehr um ein Projekt mit *instrumentellem* Charakter handelt. Es soll einerseits gezeigt werden, dass Online-Lernen mit relativ einfachen technischen Mitteln zu bewerkstelligen ist. Andererseits wird betont, dass selbstgesteuertes und effektives Lernen via Internet nur unter Berücksichtigung mediendidaktischer Gestaltungsaspekte optimiert werden kann.

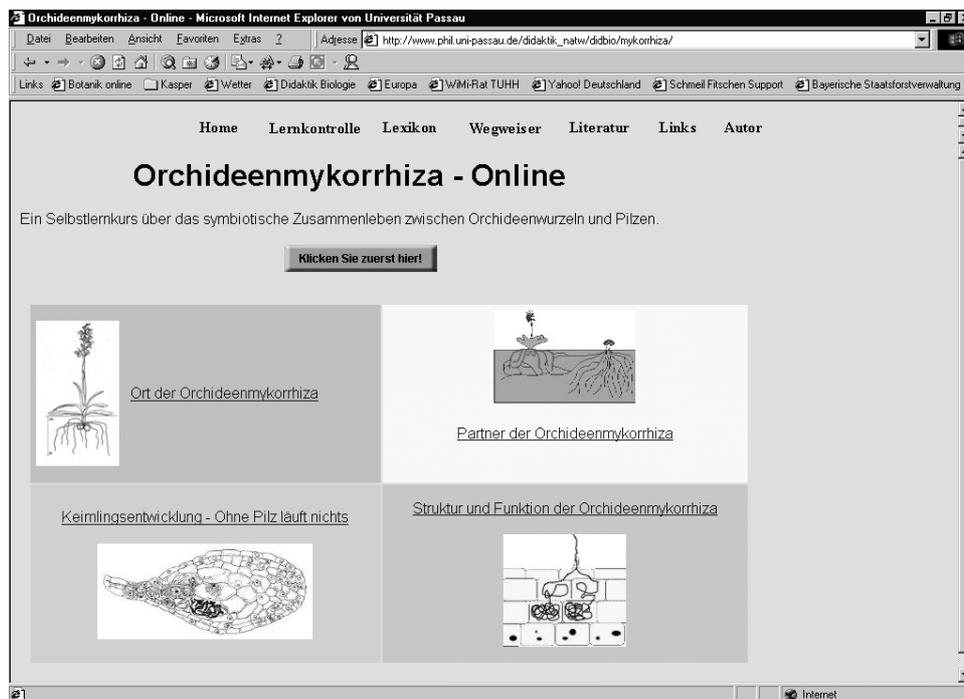


Abb. 4-1 Homepage des internetgestützten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“

4.1 Planungsphase - Grobkonzept des Lernprogramms

In der Planungsphase wird versucht, die einzelnen Arbeitsschritte wie Überlegungen zur Zielgruppe, Festlegung der relevanten Fachinhalte sowie eine Formulierung von Lernzielen vor der eigentlichen Umsetzung des Programms im Internet zu beschreiben. Die in diesem Abschnitt geschilderten Absichten und Ideen des Autors können anschließend mit dem tatsächlichen Resultat, dem fertig entwickelten Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ verglichen werden. Es wird sich zeigen, dass nicht sämtliche Vorstellungen wegen technischer oder organisatorischer Gründe realisierbar sind.

4.1.1 Definition und Merkmale der Zielgruppe

Bevor man sich überlegt, welche fachlichen Inhalte der betreffenden Thematik zu verdeutlichen sind, muss eruiert werden, für welchen **Adressatenkreis** das Lernprogramm entwickelt wird. Denn nur durch eine Festlegung und Spezifizierung der Zielgruppe kann das mediale Lernangebot an die Merkmale der Anwender optimal angepasst werden. Nachdem es sich bei der Orchideenmykorrhiza um eine höchst komplexe Lebensgemeinschaft zwischen Orchideenwurzeln und bodenbewohnenden Pilzarten handelt, scheiden Schulklassen - vor allem Grund-, Haupt- und Realschüler - prinzipiell als Zielgruppe aus. Ein Einsatz des Programms in der gymnasialen Oberstufe (z. B. Grundkurs oder Leistungskurs Biologie) wäre jedoch, nicht zuletzt auch wegen der Exemplarität der Thematik (Mykorrhiza als biologisches Grundphänomen), gut vorstellbar und möglich.

4.1.1.1 Primäre Zielgruppe – Studenten

Das internetgestützte Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ ist in erster Linie für **Studenten** biologischer und ökologischer Fachrichtungen konzipiert. Damit ist das Programm an eine relativ große Anzahl potentieller Benutzer gerichtet, die sich in einem Alter zwischen zwanzig und fünfundzwanzig Jahren befinden. Bei Hochschülern sind zwar grundlegende Vorkenntnisse im botanischen, ökologischen und biochemischen Bereich zu erwarten. Es ist jedoch auch damit zu rechnen, dass nur wenig Vorwissen zum Thema Mykorrhiza vorliegt, da

dieser Thematik in den gymnasialen Lehrplänen nur wenig Beachtung geschenkt und im Unterricht meist nur unzureichend behandelt wird. Neben den Lernvoraussetzungen der Benutzer ist auch die Berücksichtigung der Lernmotivation von besonderer Bedeutsamkeit. Obwohl bei Studenten aufgrund der selbstgewählten Studiengänge die intrinsische Motivation, also das Lernen aus Interesse an einem bestimmten Lerngegenstand, überwiegen sollte, ist bei dieser Zielgruppe auch mit extrinsisch motivierten Personen zu rechnen, deren Lernverhalten primär auf das Erreichen bestimmter Ziele (z. B. der Erwerb eines Zertifikats oder Diploms) ausgerichtet ist. Generell kann dieser Adressatenkreis jedoch als interessierte und engagierte Gruppe eingestuft werden. Die Einstellungen zu technischen Neuerungen (z. B. EDV) sowie die persönlichen Erfahrungen mit selbständigem und computergestütztem Lernen werden bei den Studenten sicherlich sehr ambivalent ausgeprägt sein. Es können zwar bei sämtlichen Hochschülern gute Kenntnisse im Umgang mit Computern vorausgesetzt werden, da text- und datenverarbeitende Programme wie z. B. Word, Excel und auch die Nutzung der Internetressourcen mittlerweile zum „Handwerkszeug“ jedes Studenten gehören. Konkrete Erfahrungen mit computergestützten und internetbasierten Lernprogrammen werden jedoch, trotz der ständig zunehmenden Popularität derartiger Mediensysteme, nur bei einem geringen Prozentsatz der Studentenschaft vorhanden sein. Neben den Erfahrungen mit EDV ist vor allem auch eine gute Verfügbarkeit der Computer-, Medien- und Kommunikationssysteme in der Zielgruppe zu erwarten. Heute besitzt fast jeder Student einen eigenen PC, oftmals sogar mit einem eigenen Internetanschluss. Wo diese Voraussetzungen jedoch nicht gegeben sind, bietet sich die Möglichkeit einer Nutzung universitätsinterner Terminal-Räume, die allen Studenten fast rund um die Uhr zur Verfügung stehen.

Demnach ist die relativ große Zielgruppe der jungen Studenten, an die das Programm „Orchideenmykorrhiza-Online“ primär gerichtet ist, gekennzeichnet von durchschnittlich bis gutem Vorwissen, überwiegend intrinsischer Motivation, von konkreten Erfahrungen im Umgang mit Computern und sehr guten Möglichkeiten des Medienzugangs. Nachdem der typische Internet-Benutzer männlich, akademisch gebildet und zwischen 20 und 30 Jahren alt ist (vgl. KERRES 2001, S. 143), repräsentieren Studenten eine optimale Zielgruppe für ein internetgestütztes Lernprogramm. Es ist aber auch damit zu rechnen, dass die Erfahrungen mit selbständigem und computergestütztem Lernen nur unzureichend ausgeprägt sind. Ein Kriterium, das bei der Mediengestaltung und dem didaktischen Design unbedingt beachtet werden muss.

4.1.1.2 Sekundäre Zielgruppe – Interessierte Laien

Nicht nur Studenten, sondern auch naturwissenschaftlich vorgebildete und interessierte **Laien** können als potentielle Anwender von „Orchideenmykorrhiza-Online“ in Betracht gezogen werden. Zu dieser relativ heterogenen Zielgruppe zählen z. B. Mitglieder naturwissenschaftlicher Vereine, Orchideenzüchter, die die Gründe der komplizierten Anzucht erfahren wollen oder die vielen Orchideenfreunde, die von den Besonderheiten dieser faszinierenden Pflanzenfamilie angetan sind und sich für zahlreiche Zusatzinformationen interessieren.

Aus der Aufzählung dieser unterschiedlichen Adressaten wird auf den ersten Blick deutlich, dass sich diese Zielgruppe durch sehr unterschiedliche Eigenschaften und Merkmale auszeichnen kann. Im Hinblick auf Größe und Anzahl des Adressatenkreises können nur vage Vermutungen angestellt werden. Auf der einen Seite existieren sicherlich viele Interessenten, die sich über Fakten und Beziehungen der Orchideenmykorrhiza informieren möchten. Andererseits wird jedoch das Medium Internet, mit dessen Hilfe die Orchideen-Pilz-Assoziation thematisiert und visualisiert werden soll, auch viele potentielle Benutzer, die noch keinerlei oder nur wenig Erfahrungen mit diesem Kommunikationssystem aufweisen, abschrecken und auf das lineare Medium Buch zurückgreifen lassen. Printmedien bleiben für Schriftkundige nun einmal das Medium mit der einfachsten Zugänglichkeit. Da die Zusammensetzung der Zielgruppe sehr mannigfaltig ist, werden auch die Lernvoraussetzungen der einzelnen Mitglieder sehr stark variieren. Die Erfahrung zeigt aber, dass gerade Interessensgemeinschaften oft durch einen hohen Anteil akademisch gebildeter Personen gekennzeichnet sind. Es ist daher zu erwarten, dass viele Interessenten der Orchideenmykorrhiza über ein biologisches Grundverständnis verfügen. Detailliertere Informationen über die Struktur und Funktion von Mykorrhiza-Assoziationen können jedoch bei dieser Gruppe nicht vorausgesetzt werden. Im Gegensatz zu den Studenten ist das Durchschnittsalter dieser Zielgruppe deutlich höher einzuschätzen. Denn vor allem ältere Personen, die sich bereits im Ruhestand befinden und keiner Arbeit mehr nachgehen müssen, haben die notwendige Zeit, um sich mit ihrer persönlichen Leidenschaft intensiv auseinander zu setzen. Die zweite Zielgruppe der Laien weist zwar ein höheres Durchschnittsalter auf, die Lernmotivation dieser Adressaten wird jedoch diejenige der Studenten sicherlich übertreffen, da ihre Lernabsicht und -aktivität aus Interesse und Spaß an der Beschäftigung mit dem Lerngegenstand erwächst. Diese Zielgruppe umfasst demnach ausschließlich intrinsisch motivierte Personen, die möglichst umfangreiche Informationen über die Orchideenmykorrhiza erwarten. Trotz der enormen Lernmotivation ist bei dieser

Zielgruppe generell mit wenig konkreten Erfahrungen im Umgang mit Computern und computergestützten Lernprogrammen zu rechnen. Selbst die Nutzung und Bedienung von Computersystemen wird bei den meisten Adressaten dieser Gruppe nur mangelhaft ausgeprägt sein. Hinzu kommt vermutlich auch eine generelle Abneigung gegen technische Neuerungen wie z. B. dem Internet. Darüber hinaus besteht sicherlich eine schlechte Verfügbarkeit des Medienzugangs, da wahrscheinlich nur wenige Personen dieser Zielgruppe mit einem eigenen Computer ausgerüstet sind. Ferner ist damit zu rechnen, dass nur wenige des Adressatenkreises die Möglichkeiten kommerzieller Einrichtungen wie z. B. Internet-Cafés nutzen und dadurch in die Welt der unvorstellbaren Informations- und Datenflut vordringen.

Zusammenfassend kann die zweite Zielgruppe der naturwissenschaftlich vorgebildeten und interessierten Laien als relativ kleine Gruppe hoch motivierter Personen charakterisiert werden, die im allgemeinen jedoch als EDV-Anfänger einzustufen sind und meist nur wenige Erfahrungen im Umgang mit Computern und computergestütztem Lernen vorweisen können.

4.1.1.3 Konsequenzen der Zielgruppenanalyse

Aus den vorangehenden Überlegungen zu den beiden Zielgruppen - Studenten biologischer Fachrichtungen und naturwissenschaftlich vorgebildete Laien - kann geschlossen werden, dass es sich beim gesamten Adressatenkreis trotz einiger Gemeinsamkeiten um eine relativ **heterogene** Gruppe mit unterschiedlichen Eigenschaften und Voraussetzungen handelt. Um das Lernangebot an die Zielgruppe zu adaptieren, müssen diese unterschiedlichen Aspekte bei der Planung und Umsetzung des Lernprogramms berücksichtigt werden.

Beide Zielgruppen zeichnen sich durch relativ gutes biologisches Vorwissen und durch sachbedingte Motivation aus. Aus diesem Grund ist bei der Erstellung des Lernprogramms zunächst auf eine Darstellung möglichst umfangreicher und detaillierter Informationen zu achten. Es genügt folglich nicht, nur einen Teilaspekt der Orchideenmykorrhiza (z. B. Mykotrophie) zu präsentieren, sondern es muss versucht werden, durch eine ganzheitliche Darstellung der Thematik Beziehungen und Zusammenhänge zu verdeutlichen. Da sich die Vorkenntnisse der gesamten Zielgruppe hauptsächlich auf grundsätzliche biologische Fakten beschränken, ist auf eine einfache und verständliche Erläuterung der Struktur und Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza zu achten. Definitionen und Erklärungen zu sämtlichen Fremd-

wörtern und Fachbegriffen sollen in einem Glossar zu finden sein, auf das jederzeit zugegriffen werden kann. Die vorherrschende Lernmotivation kann und sollte durch Abwechslung in der Präsentation aufrecht erhalten werden. Unterschiedliche Ausgangsbedingungen zeigen sich vor allem im Umgang mit Computern. Während Studenten meist sehr gute Erfahrungen mit Computern aufweisen, können Mitglieder der zweiten Zielgruppe als EDV-Anfänger eingestuft werden. Bei der Gestaltung des Lernprogramms soll gerade dieser Unterschied Berücksichtigung finden. Es ist daher empfehlenswert, einerseits die einzelnen Inhalte und Informationen übersichtlich und strukturiert in „Lerneinheiten“ (z. B. Kapitel) zu präsentieren, andererseits den erfahreneren Adressaten eine weitgehende Kontrolle über individuelle Lernwege zu ermöglichen. Hierzu würde sich ein hypertextuell aufbereitetes Lernangebot eignen, das abschnittsweise in Kapitel aufgebaut ist. Während Computer-Neulinge sich Kapitel für Kapitel durcharbeiten, können PC-Erfahrene mit Hilfe der Link-Technik beliebig im Lernprogramm navigieren und interagieren.

	Adressaten	Merkmale
Primäre Zielgruppe	Studenten ökologischer und biologischer Fachrichtungen	<ul style="list-style-type: none"> • Alter: 20-25 Jahre • gutes biologisches Vorwissen • intrinsische Motivation • Erfahrungen im Umgang mit Computern • guter Medienzugang
Sekundäre Zielgruppe	naturwissenschaftlich vorgebildete und interessierte Laien (Mitglieder naturwissenschaftlicher Vereine, Orchideenzüchter, Orchideenfreunde, etc.)	<ul style="list-style-type: none"> • deutlich höheres Durchschnittsalter • gute Vorkenntnisse • sehr hohe Motivation • oftmals EDV-Anfänger • mäßiger Medienzugang

Tab. 4-1 **Übersicht** über das Zielgruppenspektrum für das Selbstlernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ (selbsterstellt).

4.1.1.4 Einsatzbereiche des Lernprogramms

Nach der Festlegung der Zielgruppe muss auch der geplante Einsatzbereich des internetgestützten Lernangebotes bestimmt werden. Lernprogramme können generell kurseinführend, kursbegleitend, als Lernkontrolle oder aber für das Selbststudium eingesetzt werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 69f). Die Entwicklung von „Orchideenmykorrhiza-Online“ zielt auf die Erstellung eines **Selbstlernkurses**, der dem Benutzer ermöglicht, sich selbständig und ohne personale Hilfestellung (ohne Betreuer) Fakten und Zusammenhänge über die Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza anzueignen. Damit werden höchste Anforderungen an die Umsetzung der Stoffinhalte gestellt, da keine Lehrperson für Rückfragen über Inhalt und Vorgehensweise zur Verfügung steht. Aus diesem Grund muss ein Selbstlernprogramm bestimmte Kriterien erfüllen, um diesen Ansprüchen gerecht zu werden. Grundsätzlich sollte eine derartige Anwendung über einen übersichtlichen, logisch strukturierten und einheitlichen Aufbau verfügen, der von jedem Benutzer leicht nachvollziehbar ist. Darüber hinaus ist eine für jedermann verständliche Informationspräsentation unerlässlich. Diese kann durch den Einsatz angemessener und didaktisch aufbereiteter Darstellungs- und Interaktionsformen gewährleistet werden. Ist schließlich auch eine Selbstbeschreibungsfähigkeit der Bedienerführung gegeben, so kann sich jeder Lernende - selbst EDV-Neulinge - beim Navigieren im Programm zurechtfinden und sämtliche Interaktionsmöglichkeiten zielgerichtet nutzen.

Ein Einsatz derartiger Selbstlernkurse ist auch im **universitären** Bereich gut vorstellbar. Gerade im Grundstudium geht es meist um die Vermittlung von kognitivem Basiswissen, das als Grundlage für das weitere Hauptstudium bei allen Studenten präsent sein sollte. Um Kosten zu sparen, könnte von den Universitäten in Zukunft daher gefordert werden, dass sich Studenten solches Grundwissen als Voraussetzung für den Fortgang des Studiums mittels computergestützter, multimedialer Technologien selbst aneignen. Zu diesem Zweck wären verständliche und bedienerfreundliche Selbstlernprogramme via Internet unverzichtbar. Da das Lernangebot „Orchideenmykorrhiza-Online“ für autodidaktische Zwecke konzipiert ist, kann es letztendlich als ein Beitrag zur Realisierung *Virtueller Universitäten* angesehen werden.

4.1.2 Inhaltsbestimmung von „Orchideenmykorrhiza-Online“

Um Wissen lehrbar zu machen und es in einer medialen Lernumgebung zu vermitteln, sind die thematischen Inhalte einer **didaktischen Aufbereitung** zu unterziehen. Hierbei ist zunächst zu überprüfen, welche Elemente für das Verständnis der Thematik notwendig und sinnvoll sind. In einem weiteren Arbeitsschritt sind diejenigen Inhalte zu bestimmen, die in das Lernangebot aufgenommen bzw. im Rahmen einer didaktischen Reduktion weggelassen werden können. Nach der Festlegung der Inhaltskomponente folgt schließlich die Formulierung von Lernzielen, die beschreiben, welche Qualität des Lernprozesses - kognitive, affektive oder psychomotorische Lernziele - erreicht werden soll (vgl. KERRES 2001, S. 145ff).

4.1.2.1 Festlegung relevanter Inhalte der Orchideenmykorrhiza

Ein Blick in die fachwissenschaftliche Analyse der Morphologie und Physiologie der Orchideenmykorrhiza macht deutlich, dass nicht sämtliche Fachinhalte und Details aufgrund der enormen Stoffmenge in dem geplanten Internetprojekt „Orchideenmykorrhiza-Online“ umgesetzt und visualisiert werden können. Vielmehr gilt es, besonders **relevante Inhalte** zu fokussieren und Wesentliches von Nebensächlichem zu unterscheiden. Dies bedeutet folglich eine exemplarische Stoffauswahl, die sich auf diejenigen Informationen beschränkt, welche für ein Kennenlernen und Verstehen von Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza unerlässlich sind. Wie die Erfahrung zeigt, können die dafür notwendigen Überlegungen und didaktischen Entscheidungen große Probleme bereiten. Zunächst war geplant, nur einen bestimmten Teilaspekt der Thematik wie z. B. Mykotrophie, Pilzverdauung oder Stoffaustausch nach mediendidaktischen Kriterien in einer Internetanwendung zu präsentieren. Aber bereits nach kurzer Zeit zeigte sich, dass eine isolierte Faktendarstellung ohne das Aufzeigen der sachimmanenten Zusammenhänge und Beziehungen nicht möglich ist. Es wurde daher versucht, die wesentlichen Elemente, die für ein ganzheitliches Verständnis wichtig sind, punktuell herauszuarbeiten.

Bei einem ersten Versuch der Inhaltsbestimmung war eine grundsätzliche Zweiteilung des Lernprogramms in einen Definitionsblock und einen Informationsblock geplant. Im ersten Teil sollten vor allem Antworten auf allgemeine Fragen wie „Was versteht man unter Mykorrhiza?“ oder „Welche Mykorrhizaformen gibt es und wodurch sind sie gekennzeichnet?“ ge-

geben werden. Für den Aufbau des zweiten Abschnittes war eine Dreiteilung ähnlich der fachwissenschaftlichen Analyse in die Kapitel „Orchideen als Wirtsorganismus“, „Mykorrhizapilze als Symbionten“ und „Orchideen-Pilz-Beziehungen“ vorgesehen. Bei einer Präzisierung der einzelnen Inhalte konnte man jedoch sofort feststellen, dass diese immense Stofffülle zu umfangreich und im Rahmen dieser Projektarbeit für eine Person allein nicht leistbar ist. Aus diesem Grund konzentrierte sich der Autor auf die für ein Verständnis notwendigen **zentralen Aussagen** und relevanten Inhalte der Orchideenmykorrhiza wie:

- endotrophe Mykorrhiza,
- Eigenschaften der Symbiosepartner,
- Keimlingsmykotrophie infolge der Samenstruktur,
- Samenkeimung und Protokorbildung,
- Pilzinfektion und physiologisches Gleichgewicht zwischen den Partnern,
- Dauer der Pilzabhängigkeit,
- typische Strukturen (Pelotone und Grenzschiicht),
- Pilzverdauung - Phagozytose,
- Pilz als Energiequelle,
- Einseitiger Stoffaustausch - Pilzparasitismus.

4.1.2.1.1 Endotrophe Mykorrhiza

Im internetgestützten Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ ist als ein erster wesentlicher Inhaltspunkt zu vermitteln, dass es sich bei der Orchideen-Pilz-Vergesellschaftung um eine **endotrophe Mykorrhiza** handelt. Die feinen Pilzhyphen dringen je nach Entwicklungsstadium der Orchidee entweder in das Keimlingsgewebe oder aber in das Wurzelrindengewebe (Cortex) erwachsener Orchideen ein und bilden im Inneren der Zellen dichte Hyphenknäuel (Pelotone) aus, die nach ein bis zwei Tagen wieder abgebaut bzw. verdaut werden. Dem Lernenden soll dadurch der konkrete Ort der Pilzsymbiose im Zellinneren (endotroph) des Orchideengewebes bewusst gemacht werden. Er soll erkennen, dass sich die Lebensgemeinschaft nicht in den oberirdischen Pflanzenteilen, sondern nur in den unterirdischen Wurzelorganen abspielt. An dieser Stelle ist besonders auf die Gestaltung der Wurzelorgane der Orchideen einzugehen. Es soll gezeigt werden, dass neben den kugelförmigen (z. B. Gattung *Orchis*, *Ophrys*) und fingerförmigen Wurzelknollen (z. B. Gattung *Dactylorhiza*) auch faden-

förmige Nährwurzeln zum Wurzelapparat der *Orchidaceae* gehören können. Hierbei ist zu klären, dass Wurzelknollen aufgrund der Produktion fungistatischer oder pilzhemmender Substanzen (Phytoalexine wie Orchinol) keine Mykorrhizapilze beherbergen. Dadurch kann hervorgehoben werden, dass das symbiotische Zusammenleben der beiden Partner in den Nährwurzeln und nicht in den Wurzelknollen stattfindet. Ein kurzer Hinweis auf die rasch einsetzende Pilzverdauung (1-2 Tage nach der Infektion) kann bereits an dieser Stelle die Eigendynamik (Infektion - Pelotonbildung - Verdauung - Reinfektion - etc.) dieser Wurzel-Pilz-Assoziation verdeutlichen.

4.1.2.1.2 Eigenschaften der Symbiosepartner Orchidee und Pilz

Eine weitere wichtige Inhaltskomponente ist die Darstellung von Eigenschaften und typischen Merkmalen der beiden an der Mykorrhiza beteiligten **Symbiosepartner**. Im Hinblick auf die Familie der *Orchideen* soll primär gezeigt werden, dass es sich um eine der größten Pflanzenfamilien der Welt mit bis zu 25 000 verschiedenen Arten handelt. Dadurch wird verdeutlicht, dass es sich bei der Orchideenmykorrhiza nicht um eine Ausnahme-Erscheinung, sondern um ein bedeutendes biologisches Phänomen handelt. Nachdem der Verbreitungsschwerpunkt auf die Tropen und Subtropen beschränkt ist, ist besonders hervorzuheben, dass auch unsere einheimische Flora mit etwa 70 geschützten Orchideenarten ausgestattet ist. Dieser Hinweis, der erfahrungsgemäß von vielen Personen mit großem Erstaunen bzw. einem „Aha-Effekt“ aufgenommen wird, kann nicht nur das Interesse und die Neugier an der präsentierten Thematik steigern, sondern generell für die Erhaltung und Bewahrung der heimischen Orchideenflora sensibilisieren. Bei der Vorstellung der typischen Merkmale und Besonderheiten der Orchideen muss bereits auch auf ihre Keimlingsmykotrophie, also auf die Abhängigkeit einer Nährstoffversorgung durch Mykorrhizapilze aufmerksam gemacht werden. Den Lernenden soll bewusst werden, dass fast alle Orchideen (Ausnahmen: *Bletilla hyacinthina*, *Sobralia macrantha*) während ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung auf eine Infektion mit einem geeigneten Mykorrhizapilz, der eine Nährstoffversorgung von außen ermöglicht, angewiesen sind. Während taxonomische Angaben zu den Mykorrhizapilzen wenig sinnvoll sind, sollten hingegen Informationen zur Verbreitung, Lebensweise und zur Enzymproduktion der *Orchideenpilze* präsentiert werden. So sollen die Lernenden wissen, dass die teilweise ubiquitären Pilzsymbionten der Orchideen als Parasiten oder Saprophyten leben und sich von lebender bzw. abgestorbener organischer Substanz ernähren. Dadurch soll wiederum verdeutlicht werden, dass Mykorrhizapilze selbständig lebensfähig und daher nicht auf ein Zusammenleben

mit Orchideen angewiesen sind. Die Orchidee braucht den Pilz. Der Pilz braucht jedoch nicht die Orchidee. Beide Organismenarten leben dennoch zusammen. Unter Umständen kann durch die Darstellung dieses ambivalenten Verhältnisses beim Lernenden eine Art Problem-bewusstsein entstehen, die zu einer noch intensiveren Auseinandersetzung mit der Materie motiviert.

4.1.2.1.3 Keimlingsmykotrophie infolge der Samenstruktur

Den Anwendern des Lernprogramms soll nicht nur die **Keimlingsmykotrophie**, sondern auch Ursachen für diese Abhängigkeit von einer Ernährung durch Mykorrhizapilze vermittelt werden. Um dieses Abhängigkeitsverhältnis aufzuzeigen, muss die Struktur und der Bau von Orchideensamen veranschaulicht werden. Reife Orchideenkapseln enthalten riesige Mengen (1000 bis 4 Mio. Einzelsamen) winziger und extrem leichter Samen (im Durchschnitt etwa 10 µg; d.h. 100 000 Samen = 1g), die nur mit dem Allernötigsten ausgestattet sind. Bis auf wenige Ausnahmen wie *Bletilla hyacinthina* und *Sobralia macrantha* ist im Samen der Orchideen kein Nährgewebe (Endosperm) enthalten, von dem sich der Keimling während seiner ersten Entwicklung ernähren kann. Nachdem die im Embryo befindlichen Reservestoffe in Form von Lipiden und Proteinen - vermutlich aufgrund eines Enzymmangels - noch nicht genutzt werden können und noch keine ausreichende Photosyntheseleistung erreicht wird, ist der Keimling bald auf eine Ernährungshilfe von außen angewiesen. Diese wird unter natürlichen Bedingungen durch die Infektion mit einem geeigneten Mykorrhizapilz gewährleistet. Durch das Aufzeigen der einfachen Struktur des endospermlosen Orchideensamens kann dem Betrachter die starke Abhängigkeit der Keimlinge von einer Fremdernährung durch Symbiosepilze verständlich gemacht und dadurch die Einsicht vermittelt werden, dass eine Existenz der Orchideen ohne die Ernährungshilfe der Pilzsymbionten nicht möglich wäre.

4.1.2.1.4 Samenkeimung und Protokorbildung

Nach einer Veranschaulichung der Keimlingsmykotrophie sind die wichtigen Grundlagen der Abhängigkeitsverhältnisse geklärt und es kann die **Samenkeimung** der Orchideen thematisiert werden. Die Keimung wird oftmals durch die hydrophobe Oberflächenstruktur der äußeren Samenschale (Testa) relativ lange gehemmt. Nach einer gewissen Zeit dringt jedoch Wasser in den Samen ein, und die Quellung als erste Phase der Keimung beginnt. Der im Samen enthaltene Embryo vergrößert durch Zellteilung sein Volumen und durchbricht schließlich die

gequollenen Samenschalen Testa und Carapace (innere Samenhülle). Aus eigener Kraft kann sich aus dem Embryo ohne die Hilfe eines Pilzes ein birnenförmiger Keimling, das sog. Protokorm, entwickeln. Weiteres Wachstum des Protokorms ist nur möglich, wenn der Keimling mit den Hyphen eines geeigneten Mykorrhizapilzes infiziert wird und dadurch mit den notwendigen Nährstoffen (v. a. Kohlenhydraten) von außen versorgt werden kann. Die junge Orchidee verbleibt bis zu zwei Jahre im Protokorm-Stadium und „wartet“ auf eine Pilzinfektion, die meist durch einzellige Wurzelhaare (Rhizoide) erfolgt. Diese befinden sich auf der Oberfläche des Keimlings und dienen auch zur Verankerung im Boden. Wird das Protokorm nicht infiziert, so kann es nicht von außen über den Pilz ernährt werden. Da auch die begrenzten Reservestoffe im Embryo noch nicht genutzt werden können, verhungert der Keimling und stirbt ab. Im Rahmen der Samenkeimung soll dem Betrachter vor allem bewusst werden, dass sich aus dem im Samen befindliche Embryo ohne die Hilfe eines Pilzes ein Protokorm entwickeln kann. Darüber hinaus soll der Lernende verstehen, dass die Weiterentwicklung des Keimlings in diesem Stadium auf eine Pilzinfektion angewiesen ist und nun das eigentliche Abhängigkeitsverhältnis der Orchidee vom Pilz beginnt.

4.1.2.1.5 Pilzinfektion und physiologisches Gleichgewicht

Einen weiteren für das Verständnis wesentlichen Inhaltspunkt stellt die **Pilzinfektion** von Orchideenkeimlingen dar. Es soll jedoch nicht nur gezeigt werden, wo und auf welche Weise die Pilzhyphen in den Keimling eindringen, sondern es ist besonders hervorzuheben, dass nicht jede Pilzbesiedlung des Protokorms auch zu einer funktionstüchtigen Mykorrhiza führt. Dem Betrachter muss bewusst werden, dass jede Pilzinfektion einen Überlebenskampf für den Keimling bedeutet. Denn breitet sich der Pilz im Keimlingsgewebe zu stark aus, so kann sich die Orchidee nicht mehr aus eigener Kraft gegen den virulenten Eindringling zur Wehr setzen und stirbt schließlich ab. Im umgekehrten Fall kann der Keimling jedoch auch den Pilz durch Pilzverdauung oder aber die Ausschüttung von Phytoalexinen wie Orchinol so stark zurückdrängen, dass der potentielle Ernährer aus dem Keimling verschwindet. Durch die zu starke Abwehr des Pilzes wird die Nährstoffleitung in die Orchidee gekappt, und eine Versorgung des Keimlings von außen kann nicht mehr gewährleistet werden. Der Keimling muss in einem solchen Fall verhungern und absterben. Wird das Protokorm überhaupt nicht oder aber von einem nicht kompatiblen Mykorrhizapilz infiziert, so kommt es ebenso zum Absterben des Keimlings. Eine stabile Symbiose bildet sich nur dann aus, wenn ein physiologisches Gleichgewicht zwischen den beiden Partnern aufgebaut wird. Ein Zusammenleben zwischen Orchi-

deen und Pilzen ist demnach nur möglich, wenn die Orchidee den Pilz nicht zu stark hemmt, und der Pilz sich nicht zu stark im Orchideengewebe ausbreitet. Durch die Präsentation dieses wesentlichen Inhalts soll der Lernende in erster Linie für die hohe Komplexität des ersten Zusammentreffens zwischen Orchidee und Pilz sensibilisiert werden. Dem Betrachter soll bewusst werden, dass viele Kriterien erfüllt sein müssen, damit eine erfolgreiche und stabile Symbiose stattfinden kann. Durch das Aufzeigen dieser Wechselbeziehungen können vielleicht auch Einblicke in die hohe Kunst der symbiotischen Orchideenzucht vermittelt werden.

4.1.2.1.6 Dauer der Pilzabhängigkeit (Mykotrophie)

Nach der Klärung der Pilzinfektion und der Einstellung einer stabilen Symbiose sollte eine Antwort auf die Frage „Wie lange sind Orchideen von ihren Mykorrhizapilzen abhängig?“ gegeben werden. Eine Darstellung der **Dauer der Pilzabhängigkeit** ist nämlich für ein ganzheitliches Verständnis der Orchideenmykorrhiza unerlässlich. Es sollte zunächst darauf hingewiesen werden, dass die Pilzabhängigkeit (Mykotrophie) einerseits vom Entwicklungsstadium, andererseits von der Ernährungsweise der jeweiligen Orchideenart determiniert wird. Sämtliche Orchideen sind vor allem während ihrer Keimlingsentwicklung von der Hilfe eines Symbiosepilzes abhängig, da kein Nährgewebe im Samen vorhanden ist, Reservestoffe noch nicht genutzt werden und auch noch nicht ausreichend assimiliert werden kann. In diesem Zusammenhang kann man zwischen zwei Mykotrophiegraden unterscheiden. Als „mäßig (fakultativ) mykotrophe“ Arten, werden solche Orchideen bezeichnet, die ihren Mykorrhizapilz im adulten Stadium zwar noch im Wurzelgewebe beherbergen, jedoch ihren Kohlenhydratbedarf durch eigene Photosyntheseleistung decken. Orchideenarten wie *Orchis militaris* oder *Platanthera bifolia* können hierzu gezählt werden. „Schwach mykotrophe“ Arten wie *Cypripedium calceolus* oder *Listera ovata* zeichnen sich dadurch aus, dass sie als erwachsene Pflanzen den Pilz ganz aus ihrem Wurzelbereich verlieren. Womöglich ist diese Erscheinung auf die große Assimilationsfläche der Laubblätter zurückzuführen. Als „streng (obligat) mykotrophe“ Arten werden schließlich die sog. Heterotrophen Orchideen eingestuft. Da diese Orchideen kein Blattgrün enthalten und folglich keine Photosynthese betreiben können, sind diese Arten lebenslang auf eine Nährstoffversorgung durch die mit ihnen vergesellschafteten Mykorrhizapilze angewiesen. Zu den fälschlicherweise auch als Saprophyten bezeichneten Orchideen zählen einheimische Arten wie *Neottia nidus-avis* oder *Limodorum abortivum*. Eine Vermittlung der unterschiedlichen Mykotrophiegrade soll die Lernenden zunächst darauf aufmerksam machen, dass die Ernährungshilfe durch Pilze vor allem in der heterotrophen

Keimlingsphase von besonderer Bedeutung ist. Das starke und lebenslange Abhängigkeitsverhältnis sowie die Anpassung an ungünstige Standorte mit wenig Licht kann durch die Existenz Heterotropher Orchideen demonstriert und gut veranschaulicht werden.

4.1.2.1.7 Typische Strukturen der Orchideenmykorrhiza (Pelotone, Grenzschicht)

Als Voraussetzung für das Verständnis der Funktion der Orchideenmykorrhiza müssen vor allem **typische Strukturen**, die der Symbiosepilz im Zellinneren des Orchideengewebes ausbildet, aufgezeigt werden. Während man zwischen der Pilzinfektion bei Keimlingen (Infektion des Protokormgewebes) und erwachsenen Orchideen (Infektion des Wurzelrindengewebes/Cortex) unterscheiden muss, sind fast sämtliche Formationen sowohl in der Jungpflanze als auch in Adulten vorzufinden. Die typischen Strukturen sollen im Folgenden anhand erwachsener Orchideen erläutert werden. Der Pilz infiziert die adulte (!) Orchidee meist über Wurzelhaare (Rhizoide) und benötigt hierfür - Untersuchungen zufolge - 14,5 Stunden (vgl. HADLEY & WILLIAMSON 1971). Da sich der Pilz in den subepidermalen Zellschichten des Wurzelgewebes sehr locker verzweigt und hier lebendig bzw. physiologisch aktiv bleibt, wird dieser Bereich nach BURGEFF (1936) auch als „Pilzwirtschaft“ bezeichnet. In den tieferen Wurzelrindenzellen (Cortex) kommt es dann zu einer sehr dichten Verzweigung der Pilzfäden und es entstehen intrazelluläre Hyphenknäuel (Pelotone), die typischen Strukturen der Orchideenmykorrhiza. Die *Pelotonbildung* setzt nach etwa 29 Stunden ein. Weitere 10 Stunden später setzt bereits die Auflösung oder die Verdauung der Hyphenknäuel in diesem Bereich ein („Verdauungsschicht“). Unverdaubare Reste bleiben schließlich als Klumpen in der Wirtszelle übrig. Der gesamte Infektionsprozess mit Pilzinfektion, Pelotonbildung und Pilzverdauung dauert folglich nur ein bis zwei Tage. Neue Infektionen können folgen. Neben einer Beschreibung der Pelotonbildung sollte zudem kurz auf die Ausbildung der feinstrukturellen *Grenzschicht-Matrix* (interface) eingegangen werden, da sie eine nicht unerhebliche Rolle im Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee spielen könnte. Beim Eindringen der Pilzhyphe in die Orchideenzelle kommt es zu keinem direkten Kontakt zwischen den Plasmamassen von Pilz und Orchidee, da sich das Plasmalemma der Wirtszelle nach innen stülpt und den Pilz handschuhartig umkleidet. Die dabei entstehende Grenzschicht könnte ebenso wie diejenige der vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza eine wichtige Funktion bei einem biotrophen Stofftransfer übernehmen. Diese Frage ist jedoch bisher noch nicht zufriedenstellend geklärt. Durch eine Präsentation der durch den Pilz ausgebildeten intrazellulären Strukturen (Pelotone, Grenzschicht) wird dem Lernenden nochmals vor Augen geführt, dass es sich bei der Thema-

tik um eine endotrophe Mykorrhiza handelt. Außerdem kann an dieser Stelle der gesamte Infektionsprozess eindrucksvoll dargestellt und erste Einblicke in den Mikrokosmos und die Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza vermittelt werden.

4.1.2.1.8 Pilzverdauung (Phagozytose)

Ein typisches Kennzeichen der Orchideenmykorrhiza und daher ein unverzichtbares Inhaltselement repräsentiert die **Pilzverdauung** oder nach BERNARD (1909) die sog. *Phagozytose*. Der Abbau und die Auflösung der intrazellulären Pilzhyphen ist sowohl in Keimlingen als auch in den Wurzelrindenzellen adulter Orchideen zu beobachten. Während der Pilzverdauung, die etwa ein oder zwei Tage nach der Pilzinfektion einsetzt, verlieren die zuvor noch durch einen runden bis elliptischen Querschnitt gekennzeichneten Hyphen ihren Turgor und kollabieren. Die abgeflachten Hyphen, deren Wandschichten sich bis auf wenige Reste langsam auflösen, verlieren ihre löslichen Inhalte. Es werden neben anorganischen Mineralien (z. B. Phosphate) auch organische, pilzeigene Stoffe wie Glykogen oder Trehalose sowie Eiweiße und Vitamine freigesetzt und für den Stoffwechsel der Orchidee verfügbar gemacht. Unverdaubare Reste (z. B. das in den Zellwänden der Pilze eingelagerte Chitin) bleiben in den Wirtszellen übrig, weitere Infektionen können folgen. Die Pilzverdauung wird als Abwehrreaktion der Orchidee gegen zu starken Pilzbefall oder aber als Strategie zur Freisetzung der in die Orchidee transportierten Nährstoffe gedeutet. Da ein Nährstofftransfer durch die intakte Grenzschicht experimentell bestätigt wurde, scheint der Verteidigungsaspekt am wahrscheinlichsten. Ungeklärt bleibt auch die Frage, ob die Hyphendegeneration von der Orchidee oder aber dem Pilz selbst (autolytisch) eingeleitet bzw. ausgelöst wird. Nachdem die Wissenschaft auf dem Gebiet der Pilzverdauung noch viele Fragen offen lässt, ist mit diesem Inhaltspunkt im Rahmen eines Lernprogramms sehr vorsichtig umzugehen. Durch die Präsentation der Pilzverdauung soll dem Betrachter bewusst werden, dass die vom Pilz gebildeten Strukturen im Zellinneren der Orchideenwurzeln nur eine begrenzte Lebensdauer besitzen und bereits nach etwa zwei Tagen bis auf unverdaubare Restklumpen wieder aufgelöst werden. Es muss unbedingt darauf hingewiesen werden, dass die primäre Ursache der Pilzverdauung noch nicht erforscht ist. Grundsätzlich sind jedoch nur der Aspekt der Verteidigung und die Strategie der Nährstoff-Freisetzung plausibel. Wenn man bedenkt, dass der Pilz als Saprophyt Nährstoffe (v. a. Kohlenhydrate) aus dem Boden aufnimmt und durch seine Hyphen in das Wurzelgewebe der Orchidee transportiert, so klingt die Version der Pilzverdauung zur Nährstoff-Freisetzung am logischsten und vielversprechendsten. Trotz der ungeklärten Fragen

kann der Lernende eine relativ gute Vorstellung im Hinblick auf die Pilzverdauung entwickeln und dadurch deren Funktionsweise geistig nachvollziehen und internalisieren.

4.1.2.1.9 Pilz als Energiequelle

Ein weiterer grundlegender Aspekt der Orchideenmykorrhiza ist die Tatsache, dass der Mykorrhizapilz die **Energiequelle** oder den Energielieferanten für die Orchidee repräsentiert. Während in anderen Wurzel-Pilz-Assoziationen wie ektotropher oder vesikulär-arbuskulärer Mykorrhiza der Pilz von der Pflanze energiereiche Kohlenhydrate (z. B. Glucose) aus der Photosynthese erhält, ist die Orchidee vor allem während ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung auf eine Energiezufuhr durch die mit ihr vergesellschafteten Mykorrhizapilze angewiesen. Die bodenbewohnenden und saprophytär lebenden Orchideenpilze sind in der Lage, totes organisches Material (abgestorbene Tier- und Pflanzenreste) mit Hilfe selbstproduzierter Enzyme wie Cellulase oder Pektinase aufzuschließen und es als Kohlenstoffquelle zu verwerten. Dadurch können Pilze Polysaccharide wie Stärke, Zellulose oder auch Lignin für ihre eigene Energiegewinnung und ihren Stoffwechsel nutzen. Aufgrund verschiedener Experimente mit radioaktiven Substanzen hat man festgestellt, dass die Pilze aus dem Boden aufgenommene Stoffe nicht nur selbst nutzen, sondern auch Kohlenhydrate wie *Trehalose* durch ihre Hyphen wie in einer Pipeline in das Orchideengewebe translozieren und dadurch die Orchideen mit lebensnotwendigen Stoffen versorgen (vgl. SMITH 1966, 1967). In Ausnahmefällen können Orchideen über ihren Symbiosepilz gleichzeitig auch mit anderen grünen Pflanzen wie z. B. mit Bäumen in Verbindung stehen. Die benötigten Kohlenhydrate werden in so einem Fall nicht aus dem Boden, sondern von der assimilierenden Pflanze bezogen. So kann ein Stamm des Pilzes *Sebacina vermifera* mit der Orchidee *Microtis uniflora* eine Endomykorrhiza und gleichzeitig mit *Melaleuca uncinata*, einer Myrtacee, eine Ektomykorrhiza ausbilden. Auf eine Darstellung dieses Inhaltspunktes kann keinesfalls verzichtet werden, da er grundlegende Einblicke in die Eigenart und Besonderheit der Orchideenmykorrhiza vermitteln kann. Lernende sollen in erster Linie die Funktionsweise des Nährstofftransfers vom Pilz in die Orchidee kennen lernen und verstehen, dass der Mykorrhizapilz als Energiequelle das tragende Element dieser Wurzel-Pilz-Vergesellschaftung repräsentiert. Das Aufzeigen des teilweise vorkommenden epiparasitären Verhältnisses (d. h. Orchidee parasitiert über den Pilz auf einer Grünpflanze) kann das Interesse der Rezipienten zudem steigern und generell für komplexe Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Organismenarten sensibilisieren.

4.1.2.1.10 Einseitiger Stoffaustausch - Pilzparasitismus

Als besonderes Charakteristikum von Mykorrhiza-Beziehungen ist der **Stoffaustausch** zwischen den Symbiosepartnern anzusehen. Da sich die Orchideenmykorrhiza gerade in diesem Punkt von anderen Mykorrhizatypen unterscheidet, muss dieser wesentliche Aspekt im Lernprogramm unbedingt berücksichtigt werden. Im Regelfall sind Mykorrhiza-Assoziationen (z. B. ektotrophe oder vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza) durch einen *gegenseitigen* Stoffaustausch gekennzeichnet. Während die autotrophe Pflanze den Pilz mit energiereichen Stoffen aus der Photosynthese (v. a. Glucose) versorgt, profitiert sie selbst von einer verbesserten Wasser- und Nährstoffaufnahme (v. a. Phosphor und Stickstoff), die vom Wurzelpilz gewährleistet wird. Solche Lebensgemeinschaften zum gegenseitigen Nutzen werden als Mutualismus bezeichnet. Im Gegensatz dazu zeichnet sich die Orchideenmykorrhiza durch einen *einseitigen* Stoffaustausch zugunsten der Orchidee aus. Wie aus Untersuchungen hervorgeht, beliefert der Pilz die Orchidee mit energiereichen Kohlenhydraten (v. a. Trehalose) sowie mit anorganischen Stoffen (v. a. Phosphate). Trotz zahlreicher Versuche und Experimente konnte bisher jedoch keine ernährungsphysiologische Gegenleistung der Orchidee nachgewiesen werden. Die Sonderstellung der Orchideenmykorrhiza liegt somit darin, dass nicht die Pflanze, sondern der Pilz die lebensnotwendige Energiequelle für die Orchidee repräsentiert. Da die intrazellulären Pilzstrukturen nach einer gewissen Zeit zudem aufgelöst und verdaut werden, wird die Orchideenmykorrhiza als *Pilzparasitismus* eingestuft, d. h. die Orchidee parasitiert auf dem Pilz. Hierbei ist jedoch zu bemerken, dass etwaige Vorteile für den Pilz wegen unzureichender technischer Methoden bisher noch nicht nachzuweisen oder in anderen Bereichen dieser Lebensgemeinschaft (z. B. Orchidee als optimaler Lebensraum für den Pilz) zu suchen sind. Durch die Darstellung des einseitigen Stoffaustausches zugunsten der Orchidee soll den Lernenden wiederum das starke Abhängigkeitsverhältnis der Orchidee bewusst gemacht und auf die Sonderstellung im Hinblick auf andere Mykorrhizaformen hingewiesen werden. Das Aufzeigen einer symbiotischen Lebensgemeinschaft, die seit Jahrtausenden existiert, von der im Grunde aber nur die Orchidee profitiert, kann nicht nur Interesse und Neugier, sondern vielleicht auch ein Problembewusstsein beim Lernenden auslösen und dadurch eine mentale Auseinandersetzung mit dieser Pilzsymbiose intensivieren.

4.1.2.2 Didaktische Vereinfachung

Nicht nur die Festlegung relevanter Inhalte, sondern auch die Bestimmung unwesentlicher und für das Gesamtverständnis weniger wichtiger Informationen musste in Betracht gezogen werden. Im Sinne einer **didaktischen Vereinfachung** wurde daher überlegt, welche Aussagen und Inhalte weggelassen werden können, ohne dabei den wissenschaftlichen Sachverhalt zu verfälschen bzw. falsche Vorstellungen zu vermitteln.

Der Autor verzichtete auf den zunächst geplanten Informationsblock, der Definitionen und Erläuterungen zu den unterschiedlichen Mykorrhizaformen (ektotroph, endotroph und ektendotroph) enthalten sollte. Dies war eine leichte Entscheidung, da diese Inhalte von der eigentlichen Thematik stark ablenken. Darüber hinaus sind zahlreiche Informationsquellen zum Thema Mykorrhiza im Internet zu finden, auf die vom geplanten Lernprogramm aus verlinkt werden kann. Ebenso wurde eine detaillierte Schilderung der geschichtlichen Entwicklung der Mykorrhizaforschung nicht als notwendig erachtet. Im Hinblick auf die Familie der Orchideen können systematische Aspekte (z. B. Haupt-Evolutionslinien) sowie der morphologische Bau der oberirdischen Pflanzenteile als unwesentliche Einzelheiten weggelassen werden. Eine genaue Darstellung der Taxonomie der Mykorrhizapilze sowie die taxonomische Entwicklung der Pilzsystematik (vgl. Formgattung *Rhizoctonia*), als auch eine exakte Beschreibung der einzelnen physiologischen Eigenschaften der Orchideenpilze (z. B. Produktion von Wachstumsregulatoren und Vitaminen) sollte für das Verständnis von Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza unerheblich sein. Im Bezug auf Orchideen-Pilz-Beziehungen kann auf eine Darstellung der Reaktionen der Orchidee auf die Pilzinfektion (z. B. Hypertrophie, Vakuolisierung, Erhöhung des DNA-Gehalts, Fehlen von Stärke), auf eine genaue Beschreibung der Feinstruktur (z. B. Hüllschicht, Protuberanzen, etc.) sowie auf die Einzelstadien der Pilzverdauung verzichtet werden. Eine Schilderung der einzelnen Untersuchungen und Versuchsergebnisse auf dem Gebiet der Orchideenmykorrhiza (z. B. Translokation) kann ebenso als unzweckmäßig erachtet und daher von einer Berücksichtigung im Lernprogramm ausgeklammert werden. Auf eine didaktische Vereinfachung von Inhaltspunkten, die im Lernprogramm Verwendung finden, soll erst bei der Beschreibung der fertigen Webseiten eingegangen werden.

4.1.2.3 Lernziele

Die zehn zentralen Inhaltselemente (vgl. 4.1.2.1) werden für eine Umsetzung in das internetbasierte Lernangebot „Orchideenmykorrhiza-Online“ in **vier Kapitel** zusammengefasst, didaktisch aufbereitet und in einzelne Lernabschnitte eingeteilt. Während die ersten beiden Kapitel nur einen kurzen Überblick über die Thematik vermitteln sollen, sind Kapitel 3 „Keimlingsentwicklung“ und Kapitel 4, in dem besonders die Struktur und Funktion der Mykorrhiza in erwachsenen Orchideen veranschaulicht werden soll, etwas ausführlicher konzipiert. Zu jedem der vier Kapitel werden in einem eigenen Abschnitt die einzelnen Lernziele nach den Kategorien von BLOOM (1956) explizit formuliert und dargelegt. Diese Lernziele, die sich auf die Inhalte der einzelnen Kapitel beziehen, beschreiben den angestrebten Wissens- und Kenntnisstand der Lernenden, der durch eine selbständige Auseinandersetzung mit dem internetgestützten Lernprogramm erreicht werden soll. Obwohl nach GABELE & ZÜRN (1993, S. 139) in computergestützten Lernangeboten nur kognitive Lernziele zu verwirklichen sind, ist der Autor der Auffassung, dass auch psychomotorische (*sensu lato*), vor allem aber auch affektive Lernziele in einem internetgestützten Lernprogramm zu realisieren sind.

<p><u>Kapitel 1: Ort der Orchideenmykorrhiza</u> Inhalt:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Endotrophe Mykorrhiza 	<p><u>Kapitel 2: Symbiosepartner</u> Inhalt:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Eigenschaften der Symbiosepartner
<p><u>Kapitel 3: Keimlingsentwicklung</u> Inhalte:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Keimlingsmykotrophie infolge der Samenstruktur • Samenkeimung und Protokorbildung • Pilzinfektion und physiologisches Gleichgewicht zwischen den Partnern • Dauer der Pilzabhängigkeit 	<p><u>Kapitel 4: Struktur und Funktion</u> Inhalte:</p> <ul style="list-style-type: none"> • typische Strukturen (Pelotone, Grenzschicht) • Pilzverdauung (Phagozytose) • Pilz als Energiequelle • Einseitiger Stoffaustausch - Pilzparasitismus

Tab. 4-2 **Zusammenfassung** der relevanten Inhalte in vier Kapitel für das Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“.

4.1.2.3.1 Lernziele - Ort der Orchideenmykorrhiza (Kapitel 1)

Inhalt (Grobziel): Endotrophe Mykorrhiza

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit dem Begriff Mykorrhiza vertraut werden und erste Einblicke in die komplexen Wechselbeziehungen zwischen Orchidee und Pilz gewinnen.
- Den Lernenden soll bewusst werden, dass neben dem symbiotischen Zusammenleben von Orchideenwurzeln und Pilzen auch noch andere verschiedene Mykorrhizaformen existieren (z. B. ektotrophe oder vesikulär-arbuskuläre Mykorrhiza).
- Die Lernenden sollen erkennen, dass der Pilz in das Zellinnere des Wurzelrindengewebes der Orchidee eindringt, und die Orchideen-Pilz-Assoziation daher als endotrophe Mykorrhiza einzustufen ist.
- Die Lernenden sollen die Nährwurzeln der Orchidee als den konkreten Ort der Orchideenmykorrhiza kennen lernen und verstehen, warum die Orchidee keinen Pilz in den Wurzelknollen beherbergt (fungistatische Phytoalexine wie Orchinol in den Wurzelknollen).

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen zum Ort der Orchideenmykorrhiza richtig beantworten können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Die Lernenden sollen Interesse und Neugierde am Mikrokosmos der Orchideenmykorrhiza gewinnen und für weitere Detailinformationen dieser Pilzsymbiose motiviert werden.
- Die Lernenden sollen die Bedeutung der Mykorrhiza als ein biologisches Grundphänomen (80 % aller Landpflanzen sind mykorrhiziert!) erkennen und einsehen, dass diese symbiotische Lebensgemeinschaft eine eminente Rolle in der Ernährungsphysiologie der Pflanzen und damit im weiteren Sinne auch für die Ernährung der Menschen spielt.

4.1.2.3.2 Lernziele - Symbiosepartner (Kapitel 2)

Inhalt (Grobziel): Eigenschaften der Symbiosepartner Orchidee und Pilz

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

1) Orchidee als Wirt

- Den Lernenden soll bewusst werden, dass Orchideen zu einer der größten Pflanzenfamilien der Erde mit etwa 25 000 verschiedenen Arten zählen.
- Die Lernenden sollen wissen, dass Orchideen nicht nur in den Tropen und Subtropen beheimatet sind, sondern auch unserer einheimischen Flora etwa 70 geschützten Arten angehören.
- Die Lernenden sollen erste Einblicke in die Mykotrophie (Pilzabhängigkeit) der Orchideen gewinnen und darauf aufmerksam gemacht werden, dass alle Orchideen (wenige Ausnahmen) während ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung auf eine Ernährungshilfe durch geeignete Mykorrhizapilze angewiesen sind.

2) Pilz als Symbiont

- Die Lernenden sollen wissen, dass die mit Orchideen vergesellschafteten Mykorrhizapilze vorwiegend zu der Klasse der Ständerpilze (Basidiomyceten) zählen.
- Die Lernenden sollen die drei typischen Pilzsymbionten der Orchideen - *Thanatephorus cucumeris*, *Ceratobasidium cornigerum* und *Tulasnella calospora* - kennen lernen.
- Den Lernenden soll bewusst werden, dass sich Pilze aufgrund ihrer parasitären oder saprophytären Lebensweise selbständig ernähren können und daher nicht auf ein Zusammenleben mit Orchideen angewiesen sind.
- Die Lernenden sollen erkennen, dass bestimmte Mykorrhizapilze trotz ihrer selbständigen Lebensweise eine Lebensgemeinschaft mit Orchideen eingehen.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Eigenschaften der beiden Symbiosepartner richtig beantworten können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Die Lernenden sollen generell für die Erhaltung und den Schutz der heimischen Orchideenflora sensibilisiert und durch das Aufzeigen des strengen Abhängigkeitsverhältnisses für weitere Informationen über diese Pilzsymbiose interessiert werden.
- Die Lernenden sollen eine Art Problembewusstsein bzw. eine intrinsisch motivierte Fragehaltung entwickeln, die darauf drängt, Gründe zu finden, warum Mykorrhizapilze trotz ihrer selbständigen Lebensweise eine Lebensgemeinschaft mit Orchideen eingehen.

4.1.2.3.3 Lernziele - Keimlingsentwicklung (Kapitel 3)

1) Inhalt (Grobziel): Keimlingsmykotrophie infolge der Samenstruktur

Feinziele:*Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)*

- Die Lernenden sollen wissen, dass Orchideen eine riesige Anzahl winziger, staubfeiner Samen (1 300 bis 4 Millionen pro Fruchtkapsel) produzieren.
- Die Lernenden sollen den einfachen Bau der Orchideensamen kennen lernen und deren Bestandteile benennen können (Embryo - innere Samenhülle oder Carapace - äußere Samenschale oder Testa).
- Die Lernenden sollen Ursachen für die starke Abhängigkeit der Orchideenkeimlinge von einer Ernährungshilfe durch geeignete Mykorrhizapilze (Mykotrophie) kennen lernen: Fehlen von Nährgewebe/Endosperm im Samen - noch nicht ausreichende Photosyntheseleistung - Unfähigkeit zur Nutzung der eigenen Reservestoffe

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Keimlingsmykotrophie richtig beantworten können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Die Lernenden sollen die ernährungsphysiologische Bedeutung der Symbiosepilze für die Orchideenkeimlinge erkennen und verstehen, dass eine Existenz der Familie der Orchideen ohne Mykorrhizapilze nicht möglich wäre.
- Die Lernenden sollen das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Orchideen und Pilzen als Musterbeispiel für viele andere ökologischen Wechselbeziehungen verstehen und dadurch Einblicke in die Komplexität der Natur gewinnen, die sie letztendlich zu einem verantwortungsbewussten Umgang mit Natur und Umwelt führen können.

2) Inhalt (Grobziel): Samenkeimung und Protokorbildung

Feinziele:*Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)*

- Die Lernenden sollen den Verlauf der Samenkeimung der Orchideen unter natürlichen Bedingungen kennen lernen.
- Den Lernenden soll bewusst werden, dass sich während der Samenkeimung aus dem Embryo auch ohne die Hilfe eines Pilzes ein Keimling (Protokorm) entwickeln kann.
- Die Lernenden sollen erkennen, dass eine Weiterentwicklung des Protokorms nach der Keimung ohne die Hilfe eines Mykorrhizapilzes nicht möglich ist.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Samenkeimung und Protokorbildung richtig beantworten können.

- Die Lernenden sollen mit Hilfe einer Zuordnungsübung einzelne Phasen der Keimung zu entsprechenden Abbildungen zuordnen können.

3) Inhalt (Grobziel): Pilzinfektion und physiologisches Gleichgewicht zwischen den Partnern

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Die Lernenden sollen einen Überblick über die komplexen Wechselbeziehungen bei der Pilzinfektion gewinnen.
- Den Lernenden soll bewusst werden, dass jede Pilzinfektion zu einem Überlebenskampf zwischen Orchidee und Pilz führt, aber sich nicht jede Pilzinfektion der Orchidee zu einer funktionstüchtigen Mykorrhiza entwickelt.
- Die Lernenden sollen erkennen, dass sich eine stabile Symbiose nur bei einem physiologischen Gleichgewicht zwischen den beiden Partnern einstellen kann.
- Die Lernenden sollen die Bedeutung der Pilzinfektion als lebensnotwendige Ernährungshilfe für die heterotrophen Orchideenkeimlinge erkennen.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Pilzinfektion bei Orchideenkeimlingen richtig beantworten können.
- Die Lernenden sollen mit Hilfe einer Übung die verschiedenen Auswirkungen der Pilzinfektion zu entsprechenden Abbildungen zuordnen können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Durch die Darstellung der Wechselbeziehungen bei der Pilzinfektion sollen die Lernenden grundlegende Einsichten in den komplexen Lebenszyklus der Familie der Orchideen gewinnen und dadurch zur Erhaltung und zum Schutz der einheimischen Orchideenflora aufgerufen werden.

4) Inhalt (Grobziel): Dauer der Pilzabhängigkeit (Mykotrophie)

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Den Lernenden soll bewusst werden, dass die Dauer der Pilzabhängigkeit (Mykotrophie) sowohl vom Entwicklungsstadium als auch von der Ernährungsweise der jeweiligen Orchideenart bestimmt wird.
- Die Lernenden sollen die verschiedenen Mykotrophiegrade (streng - mäßig - schwach mykotroph) kennen lernen und mit eigenen Worten erläutern können.
- Die Lernenden sollen exemplarische Vertreter (einheimische Orchideen) der einzelnen Mykotrophiegrade wissen und nennen können.
- Die Lernenden sollen die starke Pilzabhängigkeit heterotropher Orchideen kennen lernen und ihre Lebensweise als eine Anpassung an extreme Standorte (v. a. Lichtmangel) verstehen.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Dauer der Pilzabhängigkeit richtig beantworten können.
- Die Lernenden sollen mit Hilfe einer Übung die einzelnen Mykotrophiegrade den entsprechenden Definitionen zuordnen sowie die Mykotrophiegrade zu vorgegebenen Orchideenphotos zuweisen können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Durch die Darstellung der Lebensweise heterotropher Orchideen kann eine besondere Wertschätzung dieser Pflanzen bei den Lernenden erreicht werden, da sie (Orchideen) sich während ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung von der autotrophen Lebensweise gelöst haben, um in Abhängigkeit von anderen Lebewesen neue Standorte besiedeln zu können. Der daraus resultierende Respekt kann bei Lernenden wiederum die Bereitschaft für den Erhalt und Schutz heterotropher Pflanzen wecken.

4.1.2.3.4 Lernziele - Struktur und Funktion (Kapitel 4)

1) Inhalt (Grobziel): Typische Strukturen (Pelotone und Grenzschicht)

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Den Lernenden soll bewusst werden, wo und auf welche Weise die Wurzelrindenzellen adulter Orchideen von einem geeigneten Mykorrhizapilz infiziert werden.
- Die Lernenden sollen den Ablauf der Pilzinfektion beschreiben sowie die dabei entstehenden Strukturen benennen und erläutern können.
- Die Lernenden sollen die intrazellulären Hyphenknäuel (Pelotone) kennen lernen und sie als typische Struktur der Orchideenmykorrhiza erkennen.
- Den Lernenden soll bewusst werden, dass die Plasmamassen von Pilz und Orchidee niemals in direkten Kontakt treten, sondern durch eine Grenzschicht-Matrix (interface) voneinander getrennt sind.
- Die Lernenden sollen die mögliche Bedeutung der Grenzschicht bei einem biotrophen Stofftransfer zwischen Orchidee und Pilz kennen.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die typischen Strukturen der Orchideenmykorrhiza richtig beantworten können.
- Die Lernenden sollen mit Hilfe einer Übung die Verlaufsphasen der Pilzinfektion in die richtige Reihenfolge einordnen können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Die Lernenden sollen Interesse und Neugierde an den mikroskopischen Strukturen und der Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza gewinnen und es auch auf andere mikrobiologische Bereiche übertragen können.

2) Inhalt (Grobziel): Pilzverdauung (Phagozytose)

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Die Lernenden sollen die Pilzverdauung als typisches Kennzeichen der Orchideenmykorrhiza kennen lernen und den Ablauf mit eigenen Worten erläutern können.
- Den Lernenden sollen mögliche Ursachen der Pilzverdauung (Abwehrreaktion oder Strategie zur Nährstoff-Freisetzung) bewusst werden.
- Die Lernenden sollen auf bisher ungeklärte Fragestellungen der Wissenschaft (primäre Ursache und eigentlicher Auslöser der Pilzverdauung) aufmerksam gemacht werden.
- Die Lernenden sollen wissen, dass die Pilzverdauung bereits ein bis zwei Tage nach der Infektion erfolgt, und jede Wurzelzelle der Orchidee mehrmals infiziert werden kann.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Pilzverdauung richtig beantworten können.
- Die Lernenden sollen mit Hilfe einer Übung die einzelnen Phasen der Pilzverdauung in die richtige Reihenfolge einordnen können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Durch die Darstellung der für den Pilz tödlich endenden Verdauung kann bei den Lernenden ein Problembewusstsein im Sinne „Handelt es sich bei der Orchideenmykorrhiza wirklich um eine Symbiose?“ erreicht werden. Diese Fragehaltung kann nicht nur zu einer intensiveren Auseinandersetzung mit der Thematik motivieren, sondern auch zu einem tieferen Verständnis ökologischer Wechselbeziehungen im Allgemeinen führen.

3) Inhalt (Grobziel): Pilz als Energiequelle

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Die Lernenden sollen erkennen, dass sich der Symbiosepilz nicht nur im Wurzelgewebe der Orchideen ausbreitet, sondern dass er die Orchidee über sein Außenmyzel auch mit dem Bodensubstrat verbindet.
- Die Lernenden sollen verstehen, dass Mykorrhizapilze organische Bestandsabfälle (abgestorbene Tier- und Pflanzenreste) im Boden mit Hilfe von Enzymen aufschließen, die gelösten Stoffe aufnehmen und durch ihre Hyphen wie in einer Pipeline in das Orchideengewebe transportieren können.
- Die Lernenden sollen wissen, dass der Pilzsymbiont vor allem energiereiche Kohlenhydrate wie Trehalose in die Orchidee translozieren kann.
- Die Lernenden sollen wissen, dass Orchideen in Ausnahmefällen über den Mykorrhizapilz auch mit anderen grünen Pflanzen in Verbindung stehen können und ihre energiereichen Stoffe dann von diesen beziehen.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über die Energieversorgung der Orchideen durch Pilze richtig beantworten können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Die Lernenden sollen die Bedeutung der Pilze als Energiequelle für die Orchidee erkennen und verstehen, dass sich die Orchideenmykorrhiza dadurch von anderen Wurzel-Pilz-Assoziationen unterscheidet und somit eine Sonderstellung einnimmt.

4) Inhalt (Grobziel): Einseitiger Stoffaustausch - Pilzparasitismus

Feinziele:

Kenntnisse und Erkenntnisse (kognitive Lernziele)

- Den Lernenden soll bewusst werden, dass die Orchideenmykorrhiza im Gegensatz zu mutualistischen Pilzsymbiosen durch einen einseitigen Stoffaustausch zugunsten der Orchidee gekennzeichnet ist.
- Die Lernenden sollen wissen, dass der Pilz neben energiereichen Kohlenhydraten vor allem auch wichtige Mineralstoffe wie Phosphate der Orchidee zuführt.
- Die Lernenden sollen erkennen, dass es sich bei der Orchideenmykorrhiza um Pilzparasitismus (Orchidee parasitiert auf dem Pilz) handelt, da keine Gegenleistung der Orchidee bisher festgestellt wurde.
- Die Lernenden sollen sich der Sonderstellung der Orchideenmykorrhiza bewusst werden und wissen, dass der für eine Mykorrhiza-Beziehung so typische gegenseitige Stoffaustausch besonders bei der ektotrophen, vesikulär-arbuskulären und der ericoiden Mykorrhiza vorzufinden ist.

Fähigkeiten und Fertigkeiten (psychomotorische Lernziele)

- Die Lernenden sollen mit Hilfe eines Multiple-Choice-Verfahrens selbständig Fragen über den Stoffaustausch der Orchideenmykorrhiza richtig beantworten können.

Einstellungen und Werthaltungen (affektive Lernziele)

- Durch die Darstellung der Orchideenmykorrhiza als Pilzparasitismus kann beim Lernenden eine skeptische Einstellung zur Thematik bewirkt werden, die ihn fragen lässt: „Warum soll ein unabhängiger und selbständig lebender Mykorrhizapilz eine Lebensgemeinschaft mit einer Orchidee eingehen, wenn er keine Vorteile davon hat und letztendlich verdaut und abgetötet wird?“ Die Entwicklung eines derartigen Problembewusstseins kann dem Lernenden verdeutlichen, dass die heutige Wissenschaft trotz ihrer hoch modernen Technik nicht in der Lage ist, sämtliche Geheimnisse der Natur zu durchleuchten und zu ergründen. Die Fragehaltung kann den Lernenden schließlich auch dazu bewegen, eigene Gedanken und Vorstellungen über das Zusammenleben von Orchideen und Pilzen zu entwickeln.

4.1.2.4 Präsentationsformen der einzelnen Inhalte

Nach der Festlegung der Inhalte und Lernziele (Was?) für das Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ soll nun überlegt werden, mit welchen **Darstellungsformen** (Wie?) die einzelnen Inhaltselemente in der Internetanwendung visualisiert und dem Lernenden vermittelt werden können. Für das internetgestützte Projekt sollen in erster Linie die Repräsentationsformen *Text*, *Standbilder* wie Zeichnungen und Photographien sowie *bewegte Bilder* in Form einfacher Animationen Verwendung finden. Auditive Elemente wie Navigationsounds oder gesprochener Text/Hörtexte werden im Online-Selbstlernkurs aufgrund unzureichender technischer Voraussetzungen (keine Soundcard und keine Aktivboxen) nicht eingesetzt.

Text eignet sich grundsätzlich zur Beschreibung oder Erläuterung abstrakter Begriffe, Prozesse und Zusammenhänge. Da Bildschirmtext 20-30 % langsamer gelesen wird als gedruckter Text, ist darauf zu achten, dass Bildschirmtexte vor allem mit einer gut lesbaren Schriftart (serifenlose Schriften wie Arial, Verdana oder Tahoma) gestaltet werden. Darüber hinaus sind Texte einfach, kurz und prägnant sowie gut gegliedert aufzubereiten, um Wesentliches ohne große Umschweife präsentieren zu können. Für eine Veranschaulichung von bestimmten Sachverhalten sollten insbesondere **Abbildungen** eingesetzt werden. Diese bildlichen Darstellungsformen können nicht nur konkrete Vorstellungen vermitteln, sondern einer Lernanwendung auch einen gewissen Motivations- und Anreizcharakter verleihen. Beim Einsatz von Abbildungen in Multimedia-Anwendungen ist sowohl auf die jeweilige Funktion (Zeige-, Situierungs- oder Konstruktionsfunktion) als auch auf Darstellungs- (z. B. Schattierung, Perspektive, Lokalfarbe) und Steuerungs-codes (z. B. Pfeile, Umrandungen, Signalfarben) zu achten. Einfache Strukturzeichnungen sind in vielen Fällen realistischer, aber oftmals sehr komplexen Farbphotographien vorzuziehen. Sachtexte werden meist mit Hilfe von Abbildungen illustriert und dadurch zusätzlich kommentiert. Bei der Verwendung von solchen Text-Bild-Kombinationen sollte man gemäß unserer kulturbedingten Leserichtung von links nach rechts eine Horizontalverteilung wählen, wobei die Darstellungsform mit der Leitfunktion auf die linke Seite zu plazieren ist. Im Gegensatz zu Printmaterial ermöglichen internetgestützte Lernanwendungen den Einsatz von bewegten Bildern oder **Animationen**. Mit Hilfe dieser Animationen lassen sich vor allem bewegte Vorgänge und Prozesse sehr eindringlich veranschaulichen. Während Filme und Videos dazu genutzt werden, reale Prozesse aufzuzeigen, dienen Animationen dazu, abstrakte und der unmittelbaren Beobachtung unzugängliche Vorgänge auf didaktisch vereinfachte Art und Weise zu verdeutlichen. Hierbei ist neben einem

Speicherplatz sparenden Format und einer einfachen Struktur vor allem auf die Umsetzung eines interaktiven Zugriffs durch den Benutzer (z. B. Bedienelemente) zu achten.

4.1.2.4.1 Darstellungsformen - Ort der Orchideenmykorrhiza (Kapitel 1)

Im ersten Kapitel soll neben der Vermittlung allgemeiner Einblicke in das symbiotische Zusammenleben von Pflanzenwurzeln und Pilzen vor allem der genaue Ort der Orchideenmykorrhiza verdeutlicht werden. Da in diesem Abschnitt konkrete räumliche Vorstellungen beim Lernenden erzielt werden sollen, eignen sich hierfür verschiedene **Abbildungen** zur Veranschaulichung besonders gut. Nachdem das Vorwissen in Bezug auf die Lebensgemeinschaft Mykorrhiza bei der Zielgruppe nicht stark ausgeprägt sein dürfte, sind für eine Groborientierung im Wurzelbereich einfache *Struktur-* oder *Umrisszeichnungen* zu empfehlen. Zu diesem Zweck wäre eine Zeichnung von einer Orchidee vorstellbar, die nicht nur die oberirdischen Pflanzenteile erkennen lässt, sondern vor allem die Gestalt der unterschiedlichen Wurzelorgane (Wurzelknollen und Nährwurzeln) aufzeigt. Gemäß der „Goldenen Regel“ der Didaktik - vom Einfachen zum Komplexen - kann als eine weitere, realitätsnähere Abbildung eine *Farbphotographie* von den Wurzelorganen einer adulten Orchidee eingesetzt werden, um die bereits vermittelten Vorstellungen zu konkretisieren. Einblicke in die Orchideen-Pilz-Vergesellschaftung als endotrophe Mykorrhiza sind nur zu vermitteln, wenn mikroskopische Vergrößerungen des Wurzelgewebes abgebildet werden. Solche Bilder helfen dem Lernenden zu erkennen, dass der Pilz in das Zellinnere der Orchidee eindringt und dort seine typischen Strukturen ausbildet. Auch in diesem Fall eignet sich aufgrund der hohen Komplexität weniger eine reale Mikroskopaufnahme als vielmehr eine didaktisch vereinfachte *Zeichnung* vom infizierten Wurzelgewebe, die die idealtypischen Strukturen hervorhebt.

Während Abbildungen in Printmedien nur durch Bildunterschriften erläutert werden können, bieten computergestützte Anwendungen verschiedene Möglichkeiten der Kommentierung von Standbildern. Zusatzinformationen zu komplexen Abbildungen in multimedialen Anwendungen werden oftmals in Form von **Ersatztexten** geliefert. Diese erscheinen erst auf dem Bildschirm, wenn man den Mauszeiger auf bestimmte maussensitive Bildbereiche bewegt. Mit Hilfe dieser Technik können gezielt Informationen zu ausgewählten Bildbereichen präsentiert und gleichzeitig der Bildschirm von einem Übermaß an statischem Text befreit werden. Aufgrund dieser Vorteile soll die *Ersatztext-Technik* bei sämtlichen Abbildungen im Lernpro-

gramm Verwendung finden. Neben interaktiven Abbildungen kann auf *textliche* Erläuterungen ebenso wenig verzichtet werden. Besonders Faktenwissen wie Begriffe, Definitionen und exemplarische Beispiele (z. B. 80 % aller Landpflanzen sind mykorrhiziert!) sind ohne sprachliche Mittel wie Text nur schwer zu verdeutlichen. Da der Lernende im ersten Kapitel zunächst ein „Überblick“ über den Ort der Orchideenmykorrhiza gewinnen soll, übernehmen Abbildungen die Leitfunktion; sie werden daher auf die linke Bildschirmseite platziert.

4.1.2.4.2 Darstellungsformen - Symbiosepartner (Kapitel 2)

Im zweiten Kapitel *Symbiosepartner* sollen dem Lernenden in erster Linie typische Eigenschaften der beiden Symbiosepartner Orchidee und Pilz bewusst gemacht werden. Hieraus wird sofort ersichtlich, dass die Darstellungsform **Text** zur Wissensvermittlung im Vordergrund steht und diverse Abbildungen hauptsächlich eine Dekorationsfunktion übernehmen. Nur mit Hilfe textlicher Erläuterungen können Fakten wie *Orchideen*, eine der größten Pflanzenfamilien der Welt, Beispiele für heimische Arten oder Zusammenhänge wie die starke Pilzabhängigkeit (Mykotrophie) der Orchideen thematisiert werden. Eine typische einheimische Erdorchidee wie z. B. *Dactylorhiza majalis* oder *Orchis morio* kann dem Lernenden als exemplarischer Vertreter der Orchideen durch eine *Farbphotographie* näher gebracht werden und in die Textbasis integriert werden. Eine derartige Abbildung kann das Informationsangebot nicht nur auflockern und ansprechender gestalten, sondern auch das Interesse auf unsere heimische Orchideenflora lenken. Wichtige Einzelheiten zu den mit Orchideen vergesellschafteten *Mykorrhizapilzen* wie Zugehörigkeit zu den Ständerpilzen (Basidiomyceten), Beispiele typischer Orchideenpilze sowie ihre Lebensweise als Parasiten oder Saprophyten sind ebenfalls durch den Einsatz von Textpassagen zu verdeutlichen. Um einen ersten Eindruck und eine Vorstellung über das Aussehen und die Wesensart der Orchideenpilze zu vermitteln, soll eine Abbildung eines typischen Symbiosepilzes der Orchideen (z. B. *Tulasnella calospora*; früher als *Rhizoctonia repens* bezeichnet) eingesetzt werden. Während Mikroskopaufnahmen von Pilzen für Laien nur wenig Aufschlussreiches bieten, kann dem Lernenden besonders durch eine einfache *Schemazeichnung* (z. B. BERNARD 1909) das röhrenförmig verzweigte Hyphensystem und typische Strukturen wie Pelotone aufgezeigt werden. Mit Hilfe der Ersatztext-Technik können zudem viele Zusatzinformationen (z. B. Durchmesser der Pilzhyphen) in die Abbildung eingebaut werden. Obwohl der Text im zweiten Kapitel *Symbiosepartner* die primäre Darstellungsform repräsentiert, ist darauf zu achten, so wenig Text wie

möglich, aber so viel Text wie nötig zu implementieren. Webseiten, die durch seitenlange Textabschnitte gekennzeichnet sind, verlieren nicht nur ihre Übersichtlichkeit, sondern verleiten auch dazu, die überfrachtete Stelle ungelesen zu überspringen und ein anderes ästhetischeres Informationsangebot anzusteuern. Es soll daher versucht werden, die wesentlichen Inhaltselemente von Orchideen und Pilzen in tabellarischer Form umzusetzen und sie durch entsprechende Abbildungen, die aufgrund ihrer Dekorationsfunktion auf die rechte Seite anzuordnen sind, zu ergänzen.

4.1.2.4.3 Darstellungsformen - Keimlingsentwicklung (Kapitel 3)

Während die ersten beiden Kapitel von „Orchideenmykorrhiza-Online“ nur Einblicke in die Lebensgemeinschaft zwischen Orchidee und Pilz vermitteln, sollen Kapitel drei und vier etwas ausführlicher und detaillierter gestaltet werden. Sie beinhalten daher mehrere Inhaltspunkte. Wie der Name bereits verrät, ist im dritten Kapitel die Entwicklung der Orchideen von der Samenkeimung bis zur Infektion mit einem geeigneten Mykorrhizapilz zu veranschaulichen. Dieser Lernabschnitt umfasst hierbei die Inhalte Keimlingsmykotrophie, Keimung und Protokorbildung, Pilzinfektion und Gleichgewicht sowie die Dauer der Pilzabhängigkeit, die mit geeigneten Darstellungsformen präsentiert werden sollen.

Da Ursachen der **Keimlingsmykotrophie** aufzuzeigen sind, muss der Lernende zunächst mit der Struktur und dem Bau von Orchideensamen konfrontiert werden. Eine konkrete Vorstellung von den winzigen und staubfeinen Samen kann am besten mit einer wirklichkeitsgetreuen *Farbphotographie* vermittelt werden. Hierfür würde sich eine Abbildung eignen, die den Fruchtstand einer Orchidee zeigt, aus der die winzigen Samen ausgestreut werden. Durch den direkten Vergleich zwischen reifen Fruchtkapseln (Maßstab) und staubfeinen Samen kann die „Kleinheit“ des Samens gut veranschaulicht werden. Der Hinweis, wie viele Samen durchschnittlich in einer reifen Kapsel enthalten sind (z. B. bei *Cypripedium calceolus* etwa 40 000 Samen pro Kapsel), kann dies eindrucksvoll unterstreichen. Die winzige Größe des Samens macht dem Lernenden deutlich, dass Orchideensamen nur mit dem Allernötigsten ausgestattet sind. Die Tatsache, dass im Samen kein Nährgewebe (Endosperm) vorhanden ist, kann nicht gezeigt, sondern nur durch *Text* vermittelt werden. Die Darstellung der Pilzabhängigkeit der Orchideen muss ebenso mit sprachlichen Mitteln erfolgen. Nach der Bewusstmachung der Größe der Orchideensamen, kann der einfache Bau der Samen (Embryo, Carapace, Testa) als

Voraussetzung für das Verständnis der Keimung visualisiert werden. Die Feinstruktur des Samens kann zudem die Einsicht in die Abhängigkeit der Orchideen von einer Ernährungshilfe durch Mykorrhizapilze vertiefen. Für eine Präsentation des Samenbaus ist eine einfache *Schemazeichnung* eines vergrößerten Orchideensamens zu verwenden, anhand dieser die Bestandteile des Samens zu verdeutlichen sind. Hierfür würde sich eine Abbildung eines Samens von *Cypripedium calceolus* eignen, da seine Samen mit einer Größe von über 1 mm für die Familie der Orchideen verhältnismäßig groß sind. Mit Hilfe von Ersatztext können zusätzliche Informationen über die Funktionen der einzelnen Strukturen in das interaktive Bild integriert werden. Ein kurzer statischer *Sachtext* auf der rechten Bildschirmseite soll schließlich Auskünfte über „technische Daten“ wie Länge, Breite und Gewicht der Orchideensamen vermitteln.

Nach dem Kennenlernen von Struktur und Bau der Orchideensamen sind die Grundlagen für das Verständnis der **Samenkeimung** geschaffen. Der Samen fällt auf geeignetes Substrat, er nimmt Wasser auf und quillt bis die äußere Samenschale (Testa) aufreißt. Aus dem im Samen enthaltenen Embryo kann sich ohne die Hilfe eines Symbiosepilzes ein birnenförmiger Keimling, das Protokorm, entwickeln. Wie diese kurze Beschreibung zeigt, handelt es sich bei der Samenkeimung um einen Prozess, der in verschiedenen Phasen abläuft. Trotzdem soll zu seiner Veranschaulichung keine Animation verwendet werden, da durch den schnellen Ablauf der Einzelbilder den einzelnen Stadien zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt werden kann. Dem Lernenden soll bewusst werden, dass durch das Aufreißen der Testa der Embryo freigesetzt wird, und sich aus diesem Samenteil auch ohne die Hilfe eines Pilzes das Protokorm entwickeln kann. Zudem können für eine statische Visualisierung der einzelnen Phasen wirklichkeitsgetreue Abbildungen wie *Photographien* verwendet werden. Da der Bau der Orchideensamen bereits durch eine Strukturzeichnung aufgezeigt wurde, ist durch die Präsentation von Photos eine noch konkretere Vorstellung von Orchideensamen vermittelbar. Als geeignete Darstellungsform für die Veranschaulichung der Samenkeimung von Orchideen wäre der Einsatz der sog. **Rollover-** oder **Mouseover-Technik** denkbar. Mit Hilfe dieser Technik können zwei verschiedene Abbildungen übereinander gelagert werden, so dass zunächst nur das oben liegende Bild für den Betrachter sichtbar ist. Sobald man den Mauszeiger über das interaktive Bild bewegt, wird die obere Abbildung ausgeblendet und das untere Bild erscheint. Die Samenkeimung könnte man in vier Stadien (z. B. Samen - Quellung - Embryo - Protokorm) unterteilen und jede Phase durch eine geeignete Abbildung repräsentieren. Als „unteres“ Bild könnte man jeweils die entsprechende Photographie aufhellen und mit wichtigen Text verse-

hen, der die jeweilige Phase kurz und prägnant kommentiert. Mit dieser Technik können die typischen Stadien auf eindringliche Art und Weise vermittelt, und zudem der Bildschirm von einem Übermaß an Text befreit werden.

In einem weiteren Lernabschnitt soll die Bedeutung der **Pilzinfektion** für die Weiterentwicklung des Keimlings aufgezeigt werden. Hierbei ist zu verdeutlichen, dass eine stabile Symbiose nur bei einem physiologischen Gleichgewicht zwischen den beiden Partnern entstehen kann. Vor der eigentlichen Präsentation der Pilzinfektion soll dem Lernenden mit einer einleitenden *Textpassage* zunächst mitgeteilt werden, dass das Protokorm sein Wachstum erst wieder aufnimmt, nachdem es von einem geeigneten Mykorrhizapilz infiziert worden ist. Danach muss der Überlebenskampf zwischen Orchidee und Pilz auf eine vereinfachte Art dargestellt werden, um die komplexen Wechselbeziehungen zwischen den beiden Organismenarten aufzuzeigen. Breitet sich der Pilz zu stark im Protokormgewebe aus, dann stirbt der Keimling. Bei zu starker Abwehr des Symbiosepilzes durch Pilzverdauung oder Ausschüttung einer zu hohen Phytoalexin-Konzentration muss der Keimling ebenfalls sterben, da er sich seine eigene Nährstoffleitung zerstört. Eine stabile Symbiose bildet sich nur bei einem Gleichgewicht zwischen den Partnern aus, das durch eine nicht zu starke Pilzausbreitung und eine nicht zu starke Pilzhemmung durch die Orchidee gekennzeichnet ist. Aus didaktischer Sicht eignet sich zur Visualisierung von Wechselbeziehungen das *Waage-Modell*, da es nicht nur das Überwiegen eines Faktors, sondern vor allem den Zustand des Gleichgewichts verständlich darstellen kann. Einfache Zeichnungen einer Waage können die drei Beziehungen (Überwiegen des Pilzes - Überwiegen der Orchidee - Gleichgewicht zwischen den Partnern) sehr eindringlich repräsentieren und dem Lernenden die schwierige Situation der Pilzinfektion bei Orchideenkeimlingen bewusst machen. Eine Kombination der Waage-Zeichnungen mit der *Rollover-* oder *Mouseover-*Technik ist an dieser Stelle wiederum möglich und sinnvoll. Während der erste Blick des Betrachters auf die drei Waage-Abbildungen fällt, können durch Mausbewegung über das jeweilige Bild Zusatzinformationen (aufgehelltes Bild mit Text) abgerufen werden. Somit wird eine Erläuterung der einzelnen Beziehungen möglich, und der Bildschirm durch den verborgenen Text nicht überfrachtet. Die Ausbildung einer **stabilen Symbiose** soll auf einer weiteren Webseite kurz thematisiert werden. Als Darstellungsform wäre der Einsatz einer häufig in der Literatur anzutreffenden *Zeichnung* nach BURGEFF (1909) denkbar. Diese didaktisch reduzierte Zeichnung zeigt den Keimling einer infizierten *Laelio-Cattleya*-Hybride. Anhand dieser Abbildung soll dem Lernenden bewusst werden, dass die Pilzhyphen in das Keimlingsgewebe (bei adulten Orchideen erfolgt eine Pilzinfektion der

Wurzelrindenzellen) eindringen und den Keimling nun mit Kohlenhydraten versorgen können. Die Zeichnung übernimmt die Leitfunktion und kann durch statischen *Text* auf der rechten Bildschirmseite erläutert werden. Strukturen wie Suspensor-Ende des Keimlings und intrazelluläre Hyphenknäuel sind mit interaktiven *Ersatztexten* zu kommentieren.

Bei der Behandlung der **Dauer der Pilzabhängigkeit** (Mykotrophie) muss zunächst darauf hingewiesen werden, dass die Abhängigkeit der Orchideen von einer Ernährung durch Mykorrhizapilze sowohl vom Entwicklungsstadium als auch von der Ernährungsweise der jeweiligen Orchidee bestimmt wird. Außerdem sind in dieser Lerneinheit die Definitionen der drei Mykotrophiegrade (streng, mäßig, schwach mykotroph) vorzustellen. Da es sich hierbei um die Präsentation von abstrakten Faktenwissen, Begrifflichkeiten und Zusammenhängen handelt, soll als primäre Darstellungsform *Text* eingesetzt werden. Neben einer reinen Textpassage mit Definitionen und Beschreibungen sollen auf einer weiteren Internetseite die Mykotrophiegrade zusätzlich auf bildliche Art und Weise konkretisiert werden. Eine Vorstellung von streng, mäßig oder schwach mykotrophen Orchideen ist am besten durch die Präsentation typischer Vertreter des jeweiligen Abhängigkeitsverhältnisses zu vermitteln. So sollen selbst erstellte *Farbphotographien* von *Neottia nidus-avis* und *Limodorum abortivum* als Beispiele für streng mykotrophe Arten, *Orchis militaris* und *Platanthera bifolia* als Exempla für mäßig mykotrophe Orchideen sowie *Cypripedium calceolus* und *Listera ovata* als Stellvertreter für schwach mykotrophe Arten in das Lernprogramm implementiert werden. Um eine Übersicht von sämtlichen Orchideen auf einer Internetseite unterzubringen, wäre der Einsatz kleiner Vorschaubilder (*thumbnails*) denkbar, die bei Interesse des Betrachters durch Mausclick entsprechend vergrößert werden und typische Merkmale der jeweiligen Art zeigen.

4.1.2.4.4 Darstellungsformen - Struktur und Funktion (Kapitel 4)

Während in Kapitel drei die Keimlingsentwicklung im Vordergrund steht, sollen im vierten und letzten Abschnitt die Struktur und Funktionsweise der Orchideenmykorrhiza anhand erwachsener (adulter) Orchideen erläutert und beschrieben werden. Geeignete Darstellungsformen für die Inhaltspunkte typische Strukturen, Pilzverdauung, Pilz als Energiequelle sowie einseitiger Stoffaustausch/Pilzparasitismus sind nach didaktischen Aspekten auszuwählen.

Zu Beginn des letzten Kapitels sollen zunächst **typische Strukturen** erläutert werden, die infolge einer Pilzinfektion im Inneren der Wurzelrindenzellen adulter Orchideen entstehen. Durch den Einsatz von statischem *Text*, der aufgrund seiner kommentierenden Funktion auf die rechte Seite zu platzieren ist, kann nochmals betont werden, dass es sich bei dem symbiotischen Zusammenleben zwischen Orchidee und Pilz um eine endotrophe Mykorrhiza handelt. Darüber hinaus können mit diesem sprachlichen Hilfsmittel der Ablauf der Pilzinfektion sowie ihre morphologischen und physiologischen Auswirkungen im Wurzelgewebe (Pelotonbildung und Pilzverdauung) kurz dargelegt werden. Damit sich der Lernende im mikroskopischen Bereich der Wurzelzellen räumlich orientieren und konkrete Vorstellungen über die Interaktionen zwischen Orchidee und Pilz gewinnen kann, soll eine didaktisch reduzierte Abbildung eingesetzt werden, auf der sämtliche, für ein Verständnis bedeutsame Elemente der Orchideenmykorrhiza (Rhizoide, Rhizodermis, subepidermales Gewebe, Pilzwirtschaft, tiefere Cortexzellen, Verdauungsschicht, Pilzhyphen, Pelotone, Restklumpen) idealtypisch zu erkennen sind. Zu diesem Zweck eignet sich weniger eine realistische Abbildung als vielmehr eine *Strukturzeichnung*, die einen vereinfachten Ausschnitt des pilzinfizierten Wurzelgewebes zeigt. Da diese bildliche Repräsentationsform mit einem Zeichenprogramm (z. B. Corel Draw) selbst anzufertigen ist, können neben den typischen Strukturen auch Darstellungs- und Steuerungscode wie Lokalfarbe und Markierungsrahmen in die Abbildung implementiert werden. Eine derartig aussagekräftige Zeichnung wird für den Lernenden aber erst durch eine entsprechende Kommentierung zu einer wichtigen Informationsquelle. Aus diesem Grund soll besonders für diese Abbildung die *Ersatztext-Technik* zur Erläuterung der einzelnen Details herangezogen werden. Auf diese Weise erfährt der Lernende sämtliche Einzelheiten, indem er den Mauszeiger auf ausgewählte Strukturen bewegt und dadurch Informationen in einem separaten Textfenster aktiviert. Mit Hilfe dieser Zeichnung und dem damit kombinierten Ersatztext können typische Strukturen der Orchideenmykorrhiza, nicht aber der Ablauf der Pilzinfektion angemessen veranschaulicht werden. Der Prozess der Pilzinfektion soll daher noch zusätzlich durch eine einfache *Animation* visualisiert werden. In dieser bewegten Bildabfolge (Selbsterstellung mit Corel Rave 1.0) soll gezeigt werden, dass die Pilzhyphe durch ein Wurzelhaar (Rhizoid) in das Orchideengewebe eindringt, sich in der subepidermalen Zellschicht nur sehr locker verzweigt und in der tieferen Cortexschicht schließlich dichte intrazelluläre Hyphenknäuel (Pelotone) bildet. Das Aussehen und die Gestalt der Pelotone, die als typischstes Kennzeichen der Orchideenmykorrhiza anzusehen sind, werden zunächst nur durch die einfache Zeichnung repräsentiert. Um eine reale Vorstellung von diesen Strukturen zu vermitteln, sollte zusätzlich eine *Mikroskop-Aufnahme* von Pelotonen (z. B. SMITH & READ 1997) in

das internetgestützte Lernangebot integriert werden. Zusatzinformationen zu dieser Mikroskop-Aufnahme können mit Hilfe der *Rollover*- oder *Mouseover*-Technik präsentiert werden. Eine Darstellung der morphologischen Strukturen mittels einer Zeichnung und einer Photographie sowie eine Veranschaulichung der Pilzinfektion mit Hilfe einer Animation können bereits an dieser Stelle wichtige Grundlagen über Struktur und Funktion vermitteln und dadurch das Verständnis der Orchideenmykorrhiza intensivieren.

Im Hinblick auf morphologische Strukturen der Orchideenmykorrhiza sind dem Lernenden auch Besonderheiten der **Feinstruktur** zu vermitteln. Beim Eindringen der Pilzhyphe in die Orchideenwurzelzelle werden die Plasmamassen der beiden Partner durch eine *Grenzflächen-Matrix (interface)* voneinander getrennt. Diese entsteht durch Einstülpung des Wirtszellenzytosplasmas. Obwohl die endgültige Bedeutung dieser Grenzschicht noch nicht eindeutig geklärt ist, könnte diese Struktur eine wichtige Rolle beim Nährstofftransfer zwischen Pilz und Orchidee spielen. Um die Entstehung dieser Feinstruktur aufzuzeigen, sollen zunächst die daran beteiligten Komponenten anhand einer *Abbildung* visualisiert werden. Hierfür eignet sich der Einsatz einer selbst angefertigten Zeichnung (Verwendung von Corel Draw), die eine schematisierte Wurzelzelle mit Zellwand, Plasmalemma und Zytoplasma zeigt. Auf der Zeichnung soll ebenfalls die Pilzhyphe zu erkennen sein, die die Zellwand durchdringt und das Plasmalemma des Wirtszytosplasmas zum Einstülpfen bewegt. Die Grenzflächen-Matrix sollte als separate Schicht zwischen Pilz und Wirtszellplasmalemma zu sehen sein. Eine Kommentierung der einzelnen Bestandteile kann sowohl durch eine in die Abbildung integrierte *Bildlegende* als auch durch die *Ersatztext-Technik* erfolgen. Für eine Veranschaulichung des Entstehungsprozesses der Grenzschicht eignet sich jedoch der Einsatz einer *Animation*, die mit wenigen Einzelbildern die Pilzpenetration der Zellwand, das Einstülpfen des Wirtszellplasmalemmas sowie die Ausbildung der Grenzschicht-Matrix zeigen sollte.

Nach der Bildung von Pelotonen und einer feinstrukturellen Grenzschicht-Matrix folgt die für die Orchideenmykorrhiza so charakteristische **Pilzverdauung** oder Phagozytose. Der Abbau der intrazellulären Pilzstrukturen, der etwa ein bis zwei Tage nach der Pilzinfektion einsetzt, findet sowohl im Keimlingsgewebe als auch in den Wurzelrindenzellen adulter Orchideen statt. Ein wichtiges Faktum, das am besten in Form von *Text* zu vermitteln ist. Die zuvor im Querschnitt runden bis elliptischen Pilzhypen verlieren ihren Turgor, kollabieren und werden abgeflacht. Die Zellwandschichten des Endophyten werden bei diesem Verdauungsvorgang nach und nach aufgelöst. Die löslichen Zellinhalte des Pilzes wie Kohlenhydrate (z. B.

Trehalose, Glykogen), Eiweiße, Phosphate und Vitamine werden schließlich freigesetzt und von der Orchideenzelle resorbiert und für den eigenen Stoffwechsel genutzt. Unverdaubare Reste des Mykorrhizapilzes wie das in die Zellwand eingebaute Chitin bleiben als Klumpen in der Wirtszelle übrig. Jede Wirtszelle kann mehrmals infiziert werden. Da es sich bei der Hyphendegeneration um einen Prozess handelt, wäre zur Veranschaulichung eine *Animation* geeignet, die die einzelnen Phasen der Verdauung (runde Hyphe - flache Hyphe - Zellwandauflösung - Freisetzung der Zellbestandteile) aufzeigt. Nachdem jedoch noch viele Fragen (Primärgrund der Pilzverdauung, der eigentliche Auslöser der Phagozytose) ungeklärt sind, ist gerade in dieser Hinsicht Vorsicht geboten. Die Erstellung einer Animation steht immer auch mit einer didaktischen Reduktion in Zusammenhang, die einen bestimmten Sachverhalt vereinfacht, aber wissenschaftlich korrekt und unverfälscht darstellen sollte. Da diese wissenschaftliche Objektivität im Hinblick auf die Pilzverdauung jedoch nicht gewährleistet werden kann, ist auf eine bewegte Bildabfolge oder Animation zu verzichten. Während bekannte Fakten der Phagozytose mit Hilfe von statischem *Text* zu präsentieren sind, kann der Einsatz einer *Elektronenmikroskop-Aufnahme* (z. B. HADLEY 1982), die gleichzeitig lebende und kollabierte Pilzhyphen im Wirtszytosol zeigt, eine bildliche Vorstellung über die Pilzverdauung vermitteln. Als Voraussetzung für ein Verständnis dieser komplexen Abbildung ist eine genaue Bilderläuterung, die mit Hilfe der *Ersatztext*-Technik realisiert werden kann. In dieser Text-Bild-Kombination sollte vor allem auf die ungeklärten Fragen hingewiesen werden.

In einem weiteren Lernabschnitt soll dem Rezipienten bewusst werden, dass - im Gegensatz zu anderen Mykorrhizaformen - der Pilz die Orchidee mit lebenswichtigen Nährstoffen versorgt und daher als ihre **Energiequelle** betrachtet werden kann. Um diese Besonderheit zu veranschaulichen, kann eine (mit Corel Draw) selbsterstellte *Schemazeichnung* eingesetzt werden, die in Form eines Bodenprofils den ober- und unterirdischen Lebensraum von Orchidee und Pilz aufzeigt. Auf dieser Abbildung sollen neben Blüte, Spross und Blätter vor allem die unterirdischen Speicherorgane (z. B. Wurzelknollen und Nährwurzeln) der Orchidee zu erkennen sein. Der Pilz sollte so dargestellt werden, dass eine Differenzierung in Bodenmyzel und Fruchtkörper deutlich wird. Zudem sollte man erkennen, dass die weit verzweigten Pilzhyphen einerseits mit organischen Bestandsabfällen (abgestorbene Tier- und Pflanzreste) in Kontakt treten und andererseits auch in das Wurzelrindengewebe von Orchideen eindringen. Dadurch wird gezeigt, dass Pilzhyphen eine Verbindung zwischen Bodensubstrat und Pflanze herstellen. Diese Hyphen-Verbindung in die Orchidee kann bildhaft als „Nährstoff-Pipeline“ bezeichnet werden. Da diese komplexe Abbildung sehr viele Informationen enthält, ist eine

Erläuterung der einzelnen Bildbestandteile mit Hilfe der *Ersatztext*-Technik sicherlich ratsam. Die Funktionsweise des Nährstofftransfers vom Pilz zur Orchidee ist anhand einer einfachen *Animation* zu veranschaulichen. Farbige Pfeile, die sich von totem organischen Material über die Pilzhyphen bis in das Wurzelgewebe der Orchideen bewegen, symbolisieren den einseitigen Stofftransfer. Sie sollen verdeutlichen, dass organische Abfälle durch einen enzymatischen Abbau der Mykorrhizapilze aufgeschlossen und genutzt werden. Die hierbei entstehenden löslichen Stoffe (v. a. Kohlenstoff-Verbindungen) werden vom Pilz aufgenommen und durch seine Hyphen wie in einer Pipeline in das Orchideengewebe transportiert. Da dieser komplizierte Prozess allein durch seine Bildabfolge nicht verständlich ist, muss er mit statischem *Text* zusätzlich kommentiert und erläutert werden. Wenn die technischen Voraussetzungen gegeben wären, würde sich an dieser Stelle auch der Einsatz von gesprochenem Text/Hörtext eignen. In der Schemazeichnung soll nicht nur die Verbindung zwischen Orchidee und Bodensubstrat erkennbar sein, sondern auch gezeigt werden, dass die Orchidee über die Pilzhyphen auch mit anderen grünen Pflanzen assoziiert sein kann. Die energiereichen Kohlenhydrate bezieht die Orchidee in einer derartigen Ausnahmesituation dann nicht vom Pilz, sondern von der assimilierenden Pflanze (Epiparasitismus). Auf der Abbildung sollte daher diese Möglichkeit der Energieversorgung erkenntbar sein. Der Nährstofftransport kann wiederum durch den Einsatz bewegter Pfeile bzw. einer *Animation* (z. B. Baumwurzeln - Pilzhyphen - Orchideenwurzeln) visualisiert werden.

Ein wesentliches Merkmal von Mykorrhiza-Beziehungen repräsentiert der **Stoffaustausch** zwischen den Symbiosepartnern. Im Hinblick auf die Orchideenmykorrhiza muss den Lernenden bewusst werden, dass hier ein einseitiger Stoffaustausch zugunsten der Orchidee vorliegt, da nur der Pilz Nährstoffe liefert, eine Gegenleistung der Orchidee bisher aber nicht nachweisbar ist. Diese Sonderstellung der Orchideen-Pilz-Assoziation kann durch einen Vergleich mit gewöhnlichen („normalen“) Mykorrhizaformen wie Ektotroph oder VAM aufgezeigt werden. Als Präsentationsform eignet sich die bereits vorher eingesetzte *Schemazeichnung*, auf der die Orchidee und der Mykorrhizapilz mit ober- und unterirdischen Organen abgebildet sind. Durch eine Kombination mit der *Rollover*- oder *Mouseover*-Technik lassen sich die unterschiedlichen Wechselbeziehungen gut veranschaulichen. Als Ausgangspunkt erscheint die Abbildung mit den beiden Partnern, die durch *Ersatztext* erläutert werden kann. Daneben befinden sich zwei Schaltknöpfe (*buttons*), die vom Benutzer durch Mausklick aktiviert werden können. Bei Aktivierung des oberen Knopfes („Stoffaustausch im Normalfall“) wird eine aufgehellte Bildversion eingeblendet, die zwei entgegengesetzte Pfeile als Symbol

für den gegenseitigen Stoffaustausch zwischen Pilz und Pflanze zeigt und eine kurze Erklärung der Wechselbeziehungen enthält. Bei Mausklick auf den unteren Button („Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee“) erscheinen auf der hellen Zeichnung zwei Pfeile, die vom Pilz in Richtung Orchidee zeigen und dadurch den einseitigen Stoffaustausch zugunsten der Orchidee symbolisieren. Mit Hilfe dieser relativ einfachen Darstellungsformen kann der Pilzparasitismus eindringlich vermittelt und dadurch vom Lernenden gut internalisiert werden.

4.2 Umsetzung und Realisierung des Online-Lernprogramms

Nach der Planungsphase, in der vor allem die relevanten Inhalte und die für eine Veranschaulichung geeigneten *Darstellungsformen* beschrieben worden sind, soll im folgenden Abschnitt die **Umsetzung** und Realisierung des internetgestützten Selbstlern-Programms „Orchideenmykorrhiza-Online“ dargelegt und erläutert werden. Um Wiederholungen zu vermeiden, werden erst im Folgenden wichtige *Interaktionsmöglichkeiten* (z. B. Navigations- und Lernhilfen) für die Lernenden thematisiert. Vor der Beschreibung der einzelnen Webseiten sollen zunächst noch Angaben über den Aufbau und die Struktur sowie Erklärungen zur Benutzerführung und zu verschiedenen Hilfsfunktionen gemacht werden.

4.2.1 Aufbau und Struktur des Lernprogramms

Im Rahmen der Lernziel-Formulierung wurde bereits erwähnt, dass für eine umfassende Behandlung der Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza zehn fachliche Inhaltselemente berücksichtigt werden müssen (vgl. 4.1.2.3). Diese Inhalte wurden für das internetgestützte Lernprogramm in die vier **Kapitel** „Ort der Orchideenmykorrhiza“, „Symbiosepartner“, „Keimlingsentwicklung“ sowie „Struktur und Funktion“ zusammengefasst. Während die ersten beiden, kürzeren Lernabschnitte nur jeweils ein Inhaltselement enthalten und allgemeine Grundlagen über das Zusammenleben zwischen Orchideen und Pilze vermitteln, sind die beiden anderen Kapitel, die nach ihrem Entwicklungsverlauf gegliedert sind, detaillierter gestaltet und mit jeweils vier wichtigen Inhalten ausgestattet.

4.2.1.1 Bildschirmseiten von „Orchideenmykorrhiza-Online“

Jede dieser vier Kapitel besteht aus mehreren **Bildschirmseiten**, welche linear miteinander verknüpft sind und geeignete Darstellungsformen enthalten, um die aufgeführten Lernziele auf eine anschauliche und eindringliche Weise verwirklichen zu können. Die verwendeten Titel für die einzelnen Webseiten ähneln bewusst den verschiedenen Inhaltselementen, um die Struktur des Programms besser nachvollziehen zu können. Auf der Startseite, der sogenannten „Homepage“, wird dem Lernenden ein Überblick über diese vier verschiedenen Kapitel vermittelt. Die einzelnen Webseiten sind absichtlich nicht nummeriert, um freies Navigieren im

Programm nicht zu beeinträchtigen. Nur der farbige Hintergrund der jeweiligen Seite gibt Auskunft über das Kapitel, in dem man sich gerade befindet. Der **Umfang** des Lernprogramms sowie die genaue **Anzahl** und die konkreten Titel der einzelnen Bildschirmseiten von „Orchideenmykorrhiza-Online“ können gut aus der folgenden Tabelle entnommen werden.

<p><u>Kapitel 1: Ort der Orchideenmykorrhiza</u> <i>Bildschirmseiten:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Ort der Orchideenmykorrhiza <ul style="list-style-type: none"> • Steckbrief von <i>Orchis morio</i> L. 2. Wurzelknollen einer Orchidee 3. Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchideenwurzel 	<p><u>Kapitel 2: Symbiosepartner</u> <i>Bildschirmseiten:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Partner der Orchideenmykorrhiza - Orchideen 2. Partner der Orchideenmykorrhiza - Mykorrhizapilze
<p><u>Kapitel 3: Keimlingsentwicklung</u> <i>Bildschirmseiten:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Struktur der Orchideensamen 2. Bau der Orchideensamen 3. Samenkeimung bei Orchideen 4. Pilzinfektion des Orchideenkeimlings 5. Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling 6. Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotrophie 7. Mykotrophiegrade und typische Vertreter <ul style="list-style-type: none"> • Vogelnestwurz (<i>Neottia nidus-avis</i>) • Violetter Dingel (<i>Limodorum abortivum</i>) • Helm-Knabenkraut (<i>Orchis militaris</i>) • Zweiblättrige Waldhyazinthe (<i>Platanthera bifolia</i>) • Frauenschuh (<i>Cypripedium calceolus</i>) • Großes Zweiblatt (<i>Listera ovata</i>) 	<p><u>Kapitel 4: Struktur und Funktion</u> <i>Bildschirmseiten:</i></p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln <ul style="list-style-type: none"> • Pilzinfektion - Animation • Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone 2. Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz <ul style="list-style-type: none"> • Grenzfläche - Animation 3. Pilzverdauung - Phagozytose 4. Der Pilz als Nährstoff-Pipeline 5. Nährstoffaufnahme aus dem Boden 6. Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen 7. Stoffaustausch zwischen den Partnern 8. Stoffaustausch im Normalfall 9. Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee

Tab. 4-3 **Übersicht** über die Bildschirmseiten des Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“.

Aus dieser Tabelle kann man entnehmen, dass der Selbstlernkurs aus **einunddreißig** verschiedenen Bildschirmseiten besteht, die die Hauptinformationen über Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza liefern. Die Gesamtlänge des Lernprogramms ist jedoch deutlich

umfangreicher, da bei dieser Übersicht noch keine Hilfsfunktionen wie Benutzerführung, Kontrollfragen, Glossar, Literatur, Links, etc. berücksichtigt worden sind. Auffällig ist auch, dass bei der Aufzählung nummerierte Seiten und Webseiten ohne Ziffer aufgeführt werden. Die *nummerierten* Informationsseiten sind innerhalb des Kapitels linear miteinander verknüpft. Wenn man die programminternen Bedienelemente benützt, können die einzelnen Seiten nacheinander aufgesucht und das ganze Programm sukzessiv durchgearbeitet werden. Die letzte Seite eines Kapitels ist stets mit der ersten Seite des nächsten Kapitels verlinkt. Bildschirmseiten, die mit einem *Gliederungspunkt* in der Tabelle genannt werden, können nur über diejenige Seite angesteuert werden, der sie untergeordnet sind („*One-way-Seiten*“). Möchte der Lernende zum Beispiel eine Animation der Pilzinfektion ansehen, so muss er diese Präsentationsform von der Seite „Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln“ aus ansteuern. Besonders viele untergeordnete Seiten zeigt die Einheit „Mykotrophiegrade und typische Vertreter“ auf. Dies ist darauf zurückzuführen, dass diese Seite mehrere kleine Vorschaubilder enthält, die auf die vergrößerten Abbildungen der einzelnen Orchideenarten verzweigen.

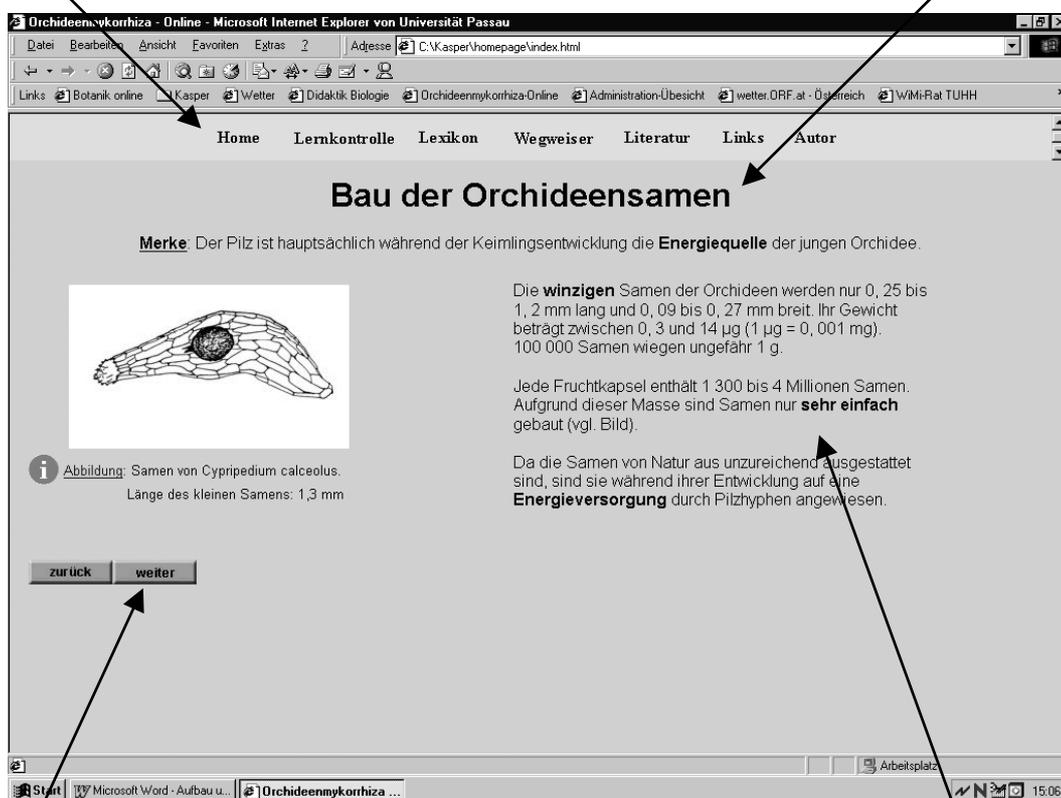
4.2.1.2 Standardbildschirmmaske

Die **Struktur** der einzelnen Bildschirmseiten folgt einem einheitlichen Grundbauplan, der sich generell aus vier Komponenten zusammensetzt. Am oberen Bildschirmrand befindet sich eine statische *Funktionsleiste*, die als Frame unverändert auf jeder Webseite erscheint und dem Benutzer verschiedene Interaktionsmöglichkeiten (Home - Lernkontrolle - Lexikon - Wegweiser - Literatur - Links - Autor) anbietet; diese sollen aber erst im nächsten Abschnitt näher erläutert werden. Die Funktionsleiste erstreckt sich über die gesamte Bildschirmbreite, ist aber nur wenige Zentimeter breit, so dass sie nicht zu viel Platz für die Informationspräsentation verschwendet (ca. 10 %). Direkt darunter folgt mit großer Schriftgröße der *Titel* oder die Überschrift der jeweiligen Webseite, wodurch der Benutzer seinen aktuellen Standort im Programm erfährt. Er sieht auf den ersten Blick, worum es sich auf der besuchten Seite handelt und welche Informationen zu erwarten sind. Der Titel benötigt etwa genauso viel Platz wie die Funktionsleiste. Den größten Bereich mit etwa 70 % nimmt der *Arbeitsbereich* ein, der unterhalb der Überschrift angrenzt. Auf dieser Fläche werden die Darstellungsformen Text, Standbild und Bewegtbild angeordnet und zur Wissensvermittlung eingesetzt. Bei Text-Bild-Kombinationen ist darauf zu achten, dass die Präsentationsform mit der Leitfunktion stets auf die linke Seite zu platzieren ist. Dies entspricht einerseits unserer kulturbedingten

Leserichtung, andererseits wird dadurch der Aufmerksamkeitsverteilung auf Bildschirmen Rechnung getragen (vgl. STAUFER 1987, S. 59). Unter dem Arbeitsbereich findet sich schließlich noch die *Navigationskomponente*, die sich lediglich aus zwei Schaltknöpfen oder Buttons für die Funktionen „zurück“ und „weiter“ zusammensetzt. Bei einer kontinuierlichen Benutzung dieser programminternen Bedienelemente, kann sich der Benutzer Kapitel für Kapitel durch das gesamte Lernprogramm durcharbeiten, ohne dabei Wesentliches zu übersehen.

Funktionsleiste (ca. 10 %)

Überschrift/Titel (ca. 10 %)



Navigationsleiste (ca. 10 %)

Arbeitsbereich (ca. 70 %)

Abb. 4-2 Standardbildschirmmaske im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ mit den vier Komponenten Funktionsleiste - Überschrift/Titel - Arbeitsbereich - Navigationsleiste.

4.2.2 Benutzerführung und Navigation

Für ein internetgestütztes Lernprogramm, mit dem man sich Informationen selbst aneignet und für das kein Betreuer für Rückfragen bereit steht, ist eine verständliche und funktionelle **Benutzerführung** von besonderer Bedeutung. Die Programmbedienung sollte einfach, unkompliziert und durchgängig gleichbleibend (konsistent) gestaltet sein, so dass sie auch für Computer-Laien keinerlei Probleme bereitet. Der Benutzer sollte zu jedem Zeitpunkt wissen, wo er sich befindet und welche Interaktionsformen ihm zur Verfügung stehen. Eine optimale Bedienerführung und Navigation ist daher erst gegeben, wenn durch die Selbstbeschreibungsfähigkeit des Lernangebotes ein Bedienungshandbuch überflüssig wird. Im Selbstlernkurs „Orchideenmykorrhiza-Online“ sollen einige Grundprinzipien wie *Interaktionsminimierung*, *Ortskodierung*, *Interaktionstransparenz* sowie *Metapherkonsistenz* (vgl. HOLZINGER 2001b, S. 89) berücksichtigt werden, um den Benutzer eine leichte Handhabung und eine gute Orientierung innerhalb des Programms zu ermöglichen.

4.2.2.1 Einsatz von Hypertext - Kommentierte Linkstruktur

Die Navigation im Lernprogramm erfolgt in der Regel über ein **Hypertext**-System, das mit verschiedenen Darstellungsformen kombiniert wird. Die einzelnen Bildschirmseiten können als Informationseinheiten (*Knoten*) aufgefasst werden, die über Querverweise (*Links*) miteinander verbunden sind. Wie bereits erwähnt, sind die Webseiten innerhalb eines Kapitels linear miteinander verbunden. Die letzte Informationsseite eines Lernabschnitts ist wiederum mit der ersten Seite des nächsten Kapitels verknüpft. Mit Hilfe dieser sukzessiven Verknüpfungstechnik können - unter Nutzung der programminternen Bedienelemente („zurück“; „weiter“) - die einzelnen Inhalte wie in einer geführten Anwendung (*guided tour*) nacheinander bearbeitet werden. Während diese Hypertext-Struktur zu Navigationszwecken im Grunde nicht ins Auge sticht, da die einzelnen Aktionen über graphische Schaltflächen erfolgen, enthält das Lernprogramm auch verschiedene Querverweise in Form von markierten Stellen innerhalb von Abbildungen (z. B. rote Quadrate in Photographien oder Zeichnungen) oder in Form von farbig unterstrichenen Begriffen („*Hot-Words*“), die in den statischen Text integriert sind und mit Mausclick aktiviert werden können. Das Angebot programminterner Verknüpfungen überwiegt zwar, aber es sind auch externe oder weiterführende Links zu anderen Internetanwendungen implementiert. Um die Gefahr der Desorientierung zu vermeiden, werden Ver-

weise auf *externe* Webseiten in einem kleineren Fenster geöffnet, während im Hintergrund noch immer das eigentliche Lernangebot zu sehen ist. So kann der Rückweg wieder leichter gefunden und mit dem ursprünglichen Programm weitergearbeitet werden (vgl. Abb. 3-12).

Da im Selbstlernkurs *Links* mit verschiedenen **Funktionen** verwendet werden, soll dem Benutzer bereits auf den ersten Blick vermittelt werden, um welche Art von Verknüpfung es sich jeweils handelt. Normale Querverweise in Form von *Hot-Words* verbinden den Betrachter mit einer anderen programminternen Bildschirmseite. So kann der Benutzer zum Beispiel von der Webseite „Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchideenwurzel“ (Kapitel 1) zu „Pilzverdauung - Phagozytose“ (Kapitel 4) verlinkt werden. Solche Verknüpfungen eignen sich daher besonders gut, um kapitelübergreifende Beziehungen herzustellen. Nach dem Aktivieren eines Querverweises wird der zuvor blau unterstrichene Begriff violett. Dadurch werden bereits besuchte Links für den Benutzer deutlich markiert und damit die Gefahr eines unbeabsichtigten Zweitbesuchs verhindert. Unter Zeichnungen und Photographien findet sich stets der Link *Abbildung*, der, wie durch Ersatztext kommentiert wird, zum Abbildungsverzeichnis führt. Die Link-Technik wird im Lernprogramm vor allem zur Klärung unbekannter Fremdwörter und Fachbegriffe genutzt, die für eine Vermittlung der Orchideenmykorrhiza unerlässlich sind. Um den Betrachter darauf aufmerksam zu machen, dass eine Verknüpfung in das Glossar („Lexikon“) führt, werden derartige Links mit einem *Buch-Symbol*  gekennzeichnet. Dieses Symbol zeigt dem Betrachter sofort, dass man beim Folgen dieser Verknüpfung Zusatzinformationen zu dem ausgewählten Begriff erhält. Es werden auch Querverweise mit einer *Filmspule*  als Symbol eingesetzt. Dem Benutzer wird dadurch mitgeteilt, dass zu dem verlinkten Begriff auch eine Animation zur Veranschaulichung existiert (vgl. Abb. 3-13).

4.2.2.2 Farbiger Hintergrund als Orientierungshilfe

„Orchideenmykorrhiza-Online“ besteht aus vier Kapiteln, deren Bildschirmseiten nicht fortlaufend nummeriert sind. Aus Platzgründen wurde auch darauf verzichtet, eine Statuszeile in das Programm zu integrieren, die dem Benutzer jederzeit seinen aktuellen Standort im jeweiligen Kapitel anzeigt. Da eine optimale Bedienung dies jedoch voraussetzt, wurde eine andere Methode zu Orientierungszwecken angewendet. Für jedes der vier Kapitel wurde einfach ein bestimmter **farbiger Hintergrund** gewählt. Dadurch dass jede einzelne Bildschirmseite eines Kapitels mit einer spezifischen Farbe gekennzeichnet wurde, kann der Betrachter

auch bei kapitelübergreifenden Bewegungen sofort anhand der Farbe erkennen, wo er sich befindet. **Grüne** Farbe (RGB-Farbmodus 156/206/156) als Hintergrund ist typisch für Kapitel 1 *Ort der Orchideenmykorrhiza*. Inhalte und Informationen von Kapitel 2 *Symbiosepartner* sind durch **gelben** Hintergrund (RGB 255/255/156) charakterisiert. Die einzelnen Bildschirmseiten von Kapitel 3 *Keimlingsentwicklung* sind für den Betrachter durch den **orangen** Hintergrund (RGB 255/206/99) zu erkennen. Die Hintergrund-Farbe **blau** (RGB 156/206/255) wurde schließlich für Kapitel 4 *Struktur und Funktion* gewählt. Bereits auf der Homepage wird der Lernende mit den spezifischen Kapitelfarben in Form einer Programm-Übersicht konfrontiert. Sollten die Farben vergessen oder verwechselt werden, so kann man jederzeit über die Funktion *Home* auf die Startseite zurückkehren und sich nochmals über entsprechende Details informieren. Die Farben wurden so gewählt, dass sie bei allen Bildschirmen einen guten Kontrast erzeugen und dadurch gut voneinander zu unterscheiden sind. Darüber hinaus wurde auch auf den Einsatz von Pastellfarben geachtet, da sie eine sehr angenehme und beruhigende Wirkung ausstrahlen und den Betrachter vor visueller Ermüdung schützen.

4.2.2.3 Wegweiser als Sitemap

In fast allen internetgestützten Anwendungen werden graphische Landkarten als Navigationshilfen eingesetzt. Hierbei wird dem Benutzer eine Übersicht über die einzelnen Informationen und Inhalte in Form einer Netz- oder Baumstruktur angeboten. Um sich im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ besser zurechtzufinden, wird ebenfalls eine derartige *Sitemap* angeboten. Unter dem Begriff **Wegweiser** findet sich in der Mitte der oberen Funktionsleiste eine Verknüpfung, die den Benutzer auf eine Übersichtsseite führt, welche ähnlich der *Homepage* aufgebaut und strukturiert ist. In Form einer Tabelle werden die vier Kapitel mit ihren entsprechenden Hintergrundfarben aufgelistet. Die einzelnen Bildschirmseiten jedes Kapitels werden mit dem jeweiligen Titel aufgeführt und als Link bereit gestellt. Demzufolge repräsentiert jede Verknüpfung eine eigene Webseite des Lernprogramms. Mit Hilfe von Ersatztext werden die einzelnen Links kurz kommentiert, um den Benutzer über den zu erwartenden Inhalt zu informieren. Alle Querverweise sind als blau unterstrichene Wörter bzw. Texte (*Hot-Words; Hot-Text*) erkennbar. Da sich die Link-Farbe nach dem Aktivieren ändert und violett wird, kann man im Wegweiser sofort erkennen, welche Seiten bereits besucht bzw. noch nicht angesteuert worden sind. Mit Hilfe des Wegweisers können Benutzer, die das Programm linear durcharbeiten, jedoch die Orientierung (z. B. wegen Aufsuchen externer Links)

verloren haben, auf einfache Weise wieder zu ihrem Ausgangspunkt zurück finden und ihr selbständiges Lernen fortsetzen. Bevor man das Programm schließlich verlässt, kann im Wegweiser anhand der Link-Farbe noch kontrolliert werden, ob bestimmte Seiten nicht besucht worden sind. Der Wegweiser bietet jedoch auch die Möglichkeit der *freien Navigation*. Besonders für Anwender, die nur an bestimmten Einzelheiten der Orchideenmykorrhiza interessiert sind, ist diese Funktion von Vorteil. Um gewisse Inhaltselemente zu finden, muss nicht das gesamte Programm durchsucht werden, da sie diese über den Wegweiser gezielt ansteuern können. Neben den einzelnen Bildschirmseiten wird von hier aus auch auf die Startseite (*Homepage*), auf die *Bedienungsanleitung* sowie auf das *Abbildungsverzeichnis* verlinkt.

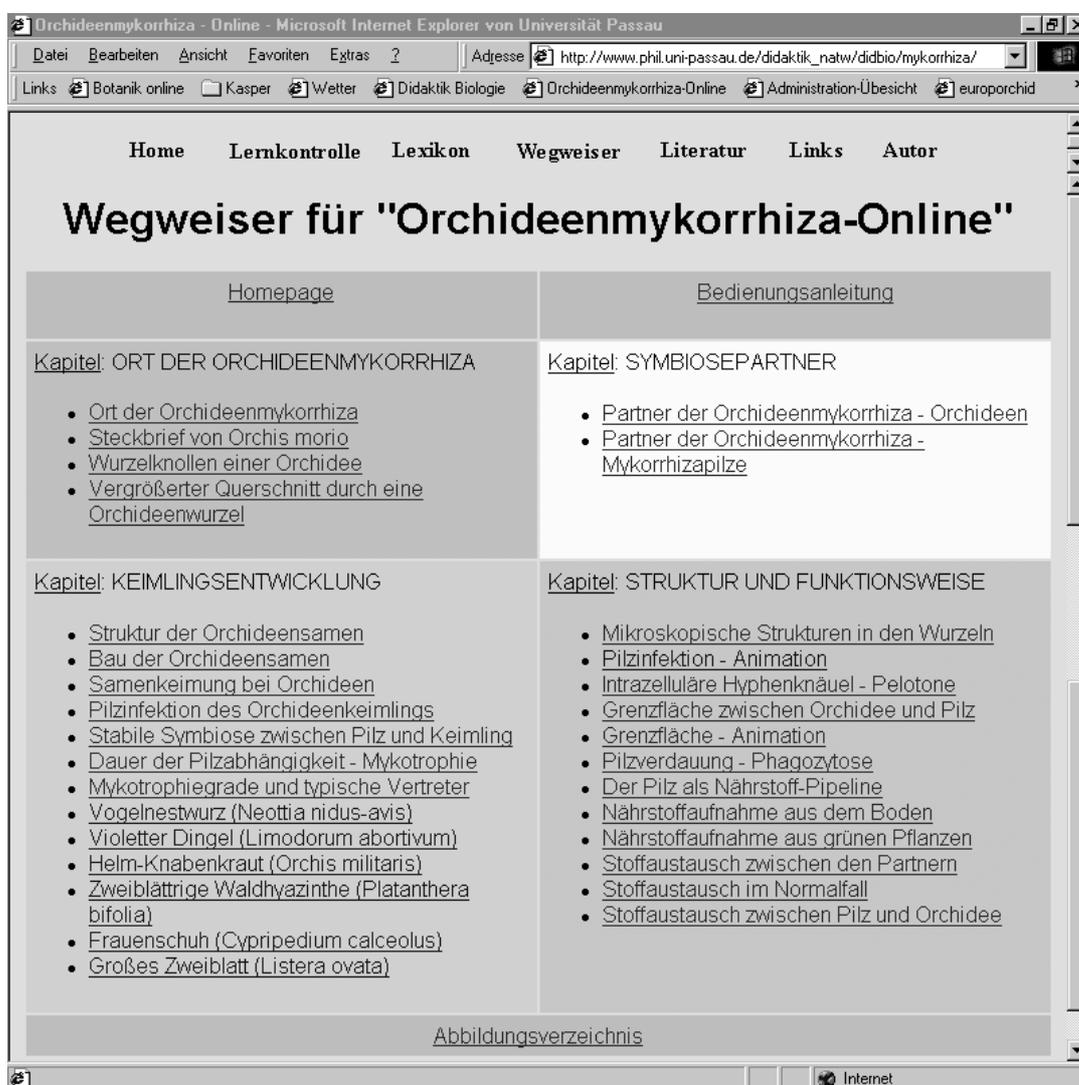


Abb. 4-3 **Wegweiser** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. Mit Hilfe dieser Übersicht (*sitemap*) über die einzelnen Bildschirmseiten kann der Benutzer frei im Programm navigieren und jede beliebige Stelle ansteuern. Durch den Wechsel der Linkfarbe (von blau auf violett) kann er sich hier auch informieren, welche Seiten er noch nicht besucht hat. Die vier Kapitel sind durch verschiedene Farben deutlich zu unterscheiden, wenngleich dies hier nur schwer erkennbar ist.

4.2.3 Hilfsfunktionen und Lernhilfen

Neben Navigationshilfen wie kommentierte Linkstruktur, farbiger Hintergrund und Wegweiser sind im Lernprogramm auch verschiedene **Hilfsfunktionen** implementiert, die einerseits den Umgang mit dem Selbstlernprogramm erleichtern, andererseits selbständiges und effektives Lernen unterstützen und fördern sollen. Hierzu zählen vor allem die Interaktionsmöglichkeiten, die in der *Funktionsleiste* als Home, Lernkontrolle, Lexikon, Literatur, Links und Autor dem Benutzer zur Verfügung stehen, sowie das Abbildungsverzeichnis und die Bedienungsanleitung der internetgestützten Lernanwendung.

4.2.3.1 Komponenten der Funktionsleiste

Die Funktionsleiste am oberen Bildschirmrand besteht aus den sieben Komponenten *Home*, *Lernkontrolle*, *Lexikon*, *Wegweiser*, *Literatur*, *Links* und *Autor*. Diese Funktionen sind nach ihrer Bedeutung von links nach rechts angeordnet und aufgrund ihrer Eigenschaft als Link durch Mausklick aktivierbar. Bewegt man den Mauszeiger über die einzelnen Funktionen, so ändern die zunächst schwarzfarbigen Verknüpfungen ihre Farbgebung nach blau und zeigen dadurch dem Benutzer ihre Interaktivität an. Gleichzeitig wird für einen kurzen Moment auch ein kleines Ersatztextfenster geöffnet, das die ausgewählte Funktion mit wenigen Worten kurz erläutert. Die Komponenten der Funktionsleiste stehen dem Benutzer auf jeder Bildschirmseite zur Verfügung und ermöglichen unterschiedliche Interaktionen. Es sollen jedoch in diesem Abschnitt nur fünf dieser Funktionen erläutert werden, da die *Lernkontrolle* aufgrund ihrer zentralen Rolle in einem eigenen Abschnitt zu behandeln ist und der *Wegweiser* als wichtige Navigationshilfe bereits beschrieben wurde.

4.2.3.1.1 Funktion - Home

Der Querverweis **Home** steht wie auch in vielen anderen Internetanwendungen links außen und ist dadurch leicht zu finden. Er führt den Benutzer stets zur Startseite (*Homepage*) zurück und dient daher als eine wichtige Orientierungshilfe im Lernprogramm. Diese Funktion kann benutzt werden, um sich einen Überblick über den Selbstlernkurs zu beschaffen oder um nachzusehen, welche Hintergrundfarbe welchem Kapitel zugeordnet ist. Die Rückkehr zur Startseite kann auch für einen erneuten Durchgang durch das Programm eingesetzt werden.

4.2.3.1.2 Funktion - Lexikon

Aufgrund der komplexen Thematik enthält „Orchideenmykorrhiza-Online“ viele unbekannte Fachbegriffe und Fremdwörter, die für ein umfassendes Verständnis unbedingt geklärt werden müssen. Zu diesem Zweck wird ein als **Lexikon** bezeichnetes Glossar in der Funktionsleiste bereitgestellt. Dieser Link verzweigt auf eine eigene Webseite, auf der zahlreiche Begriffe und Stichwörter in alphabetischer Reihenfolge aufgelistet sind und ausführlich erläutert werden. So können jederzeit Beschreibungen zu ungeläufigen Begriffen vom Lernenden „nachgeschlagen“ werden. Zunächst sollte das Lexikon nur kurze Definitionen und Erklärungen für eine schnelle Informationssuche enthalten. Im Laufe der Umsetzungsphase wurde das Glossar jedoch mit vielen Zusatzinformationen und Bezügen zur Orchideenmykorrhiza ausgestattet, die auf den entsprechenden Bildschirmseiten im Lernprogramm jedoch die Übersichtlichkeit und damit die Lerneffizienz beeinträchtigt hätten. Ein ausführliches und umfangreiches Lexikon kann somit die Webseiten des Programms entlasten und den Lernenden viele wichtige Einzelheiten vermitteln. Das Lexikon ist daher als eine wichtige, zusätzliche Informationsquelle anzusehen.

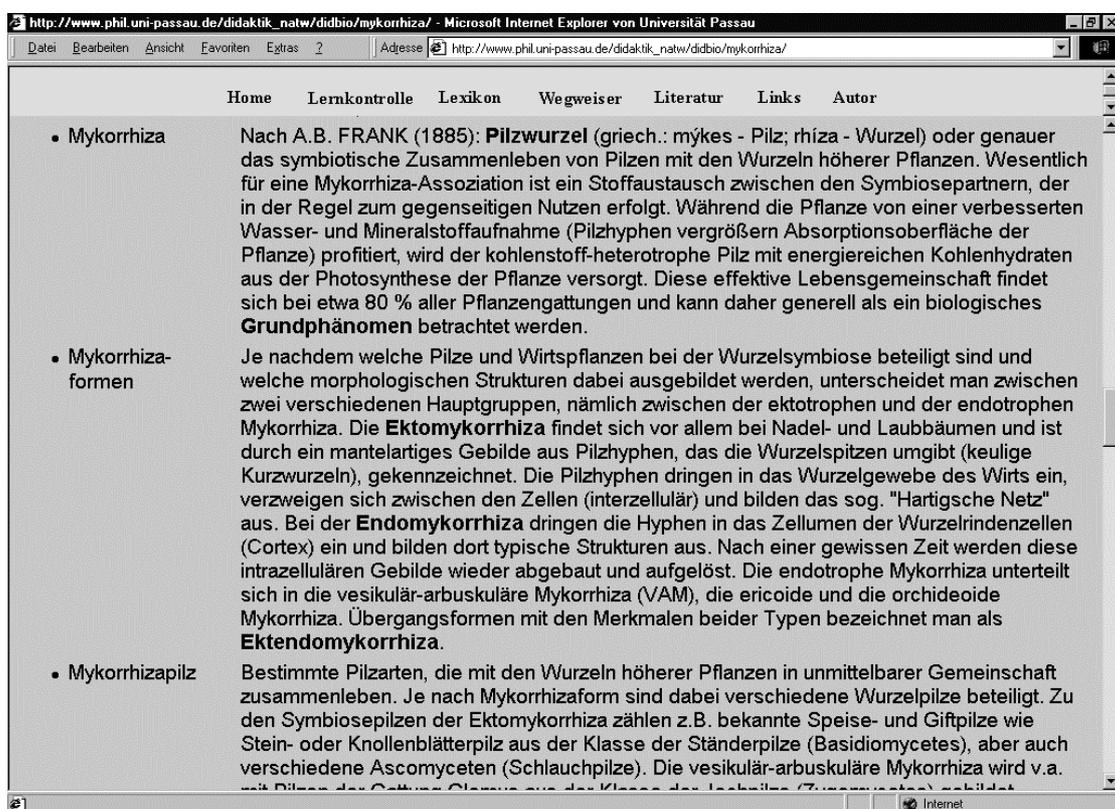


Abb. 4-4 **Lexikon** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. Das als Glossar fungierende Lexikon erläutert ausführlich die im Programm verwendeten Fachbegriffe und Fremdwörter und dient daher als eine wichtige Quelle für Zusatzinformationen.

Begriffserklärungen erhält der Lernende aber nicht nur über die Funktionsleiste, sondern auch über die kommentierten Querverweise im Lerntext. Mit einem Buch-Symbol markierte Links (z. B. Phagozytose ) führen den Benutzer bei Mausklick ebenso in das *Lexikon*. Das aufgerufene Stichwort erscheint (dank „Anker-Technik“) darauf hin in der obersten Zeile des Glossars. Während in der linken Spalte die einzelnen Fremdwörter und Fachbegriffe aufgelistet werden, erscheint in der rechten breiteren Spalte die Begriffserklärung, die mehrere Zeilen lang sein kann. Um den teilweise recht umfangreichen Text zu gliedern und übersichtlicher zu gestalten, sind die zentralen Aussagen **fett** gedruckt. Ins Lernprogramm kehrt der Benutzer am besten zurück, indem er die Browser-Zurück-Taste verwendet. Da der Lernende weiß, dass ihn Links mit Buch in das Lexikon führen, kann er anhand dieses Symbols sofort entscheiden, ob er der Verknüpfung folgen soll oder nicht.

4.2.3.1.3 Funktion - Literatur

Als weitere Hilfe steht dem Benutzer die Funktion **Literatur** zur Verfügung. Beim Aufrufen dieser Komponente wird der Lernende wiederum auf eine separate Webseite geführt, die wichtige *Literaturhinweise* zum Thema Orchideenmykorrhiza enthält. Diese kurze Liste, die keineswegs einen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, besteht aus fundierten Fachartikeln sowie wissenschaftlichen Abhandlungen und ist nach deutscher und englischer Sprache gegliedert. Es wurden vor allem solche Literaturangaben ausgewählt, die gut verständlich sind und einen umfassenden Überblick über die Struktur und Funktion der Orchideen-Pilz-Beziehung vermitteln. Besonders für diejenigen, die ein echtes Interesse an der Thematik zeigen, ist diese Informationsquelle für ein selbständiges und vertieftes Eigenstudium unerlässlich.

4.2.3.1.4 Funktion - Links

Ein ähnliches, aber weitaus vielfältigeres und umfangreicheres Informationsangebot liefert die Funktion **Links**. Diese Seite, die ebenso nach deutschen und englischen Verknüpfungen unterteilt ist, enthält Querverweise auf *externe* Internetseiten, die sich mit dem Thema Mykorrhiza beschäftigen. Auf der linken Seite befinden sich blau unterstrichene Querverweise zur jeweiligen Anwendung sowie knappe Angaben zu den Verfassern (z. B. Universität Hamburg). Im Gegensatz zu den Literaturhinweisen ist die Link-Liste durch einen kurzen Kommentar auf der rechten Seite erweitert, der Eigenschaften und Inhalte des jeweiligen Informationsangebotes beschreibt. Zusatzinformationen erhält der Benutzer auch durch Ersatztext, der

bei Mausbewegung über den Link kurzzeitig erscheint. Da die Gefahr der Desorientierung besonders bei der Verknüpfung auf externe Webseiten vorherrscht, wird die neue Informationsquelle als „Fenster“ angezeigt und über die aktuell bearbeitete Bildschirmseite gelegt. Eine Rückkehr zur ursprünglichen Anwendung wird dadurch erheblich erleichtert. Bei dieser Gelegenheit soll vor allem auf das Internetangebot *Mycorrhiza Information Exchange* hingewiesen werden. Diese Webseite enthält unter anderem eine internationale und alphabetisch geordnete Adressen-Liste, mit Hilfe der man jederzeit mit sämtlichen Wissenschaftlern und Experten weltweit in Kontakt (z. B. über Telephon, Fax oder E-Mail) treten kann. Im Gegensatz zu Lernangeboten auf CD-ROM können durch diese Kommunikationsmöglichkeit Fragen und Probleme auf einfache und schnelle Weise beantwortet und gelöst werden.

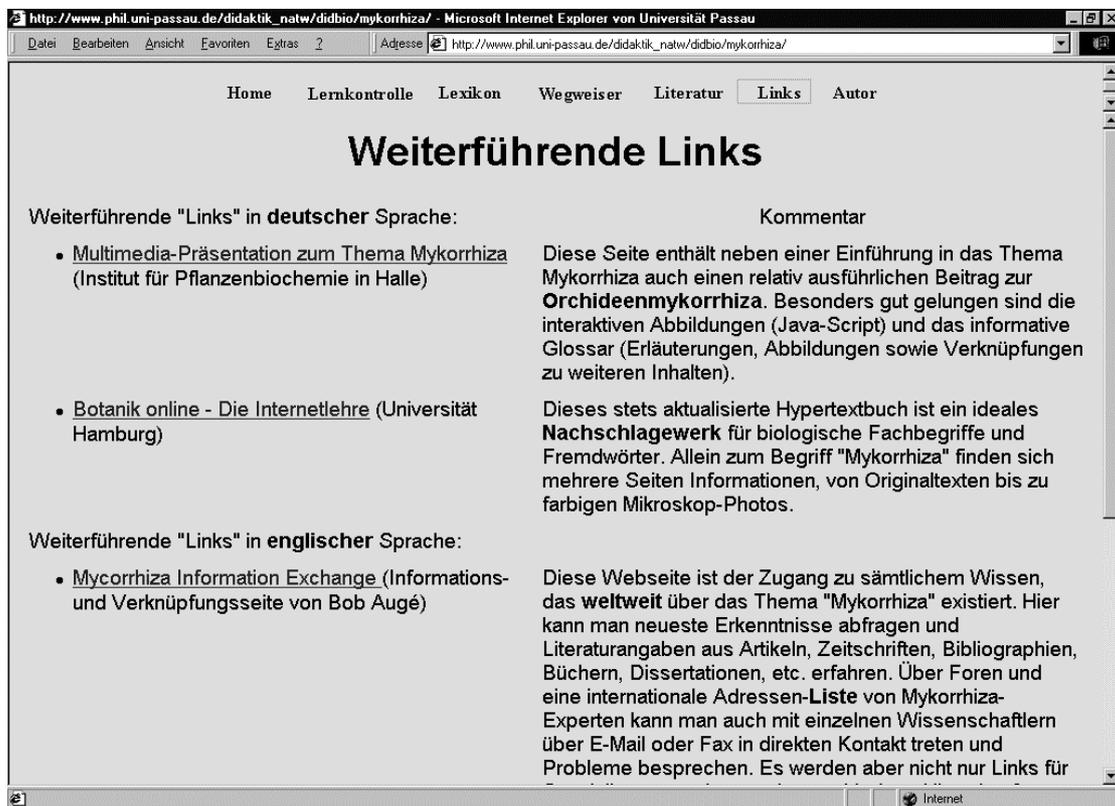


Abb. 4-5 **Weiterführende Links** im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“. Mit Hilfe dieser kommentierten Querverweise kann der Benutzer auf externe Informationsangebote zurückgreifen. Die verlinkten Webseiten werden in einem separaten Fenster geöffnet, um das Zurückfinden in das Ursprungsdokument leichter zu finden (vgl. Abb. 3-12).

4.2.3.1.5 Funktion - Autor

Durch das Aktivieren der Funktion **Autor** erhält der Benutzer kurze Angaben über den Verfasser von „Orchideenmykorrhiza-Online“. Neben der allgemeinen Zielsetzung, die mit dem Selbstlernkurs erreicht werden soll, findet sich auch die Adresse (mit E-Mail) des Autors. Verbesserungsvorschläge oder konstruktive Kritik können auf diese Weise direkt dem Autor mitgeteilt werden und ihn zu Nachbesserungen und Ergänzungen bewegen. Eigene Erfahrungen machen deutlich, dass Benutzer gerne Photos der Verfasser ansehen, um sich ein „Bild“ von dem Menschen zu machen, der sich mit einer bestimmten Thematik auseinandersetzt. Somit kann auch eine eventuelle Neugierde der Anwender befriedigt werden.



Abb. 4-6 **Autor** von „Orchideenmykorrhiza-Online“. Auf dieser Seite befindet sich neben einer Kontaktadresse (E-Mail) für Rückfragen auch eine Erklärung der Zielsetzung des Projektvorhabens.

4.2.3.2 Lernkontrolle - Testfragen mit Rückmeldungen

Aus didaktischer Sicht ist der Einsatz einer **Lernkontrolle** ein wesentlicher Bestandteil in computergestützten Lernanwendungen. *Testfragen* mit Rückmeldungen ermöglichen dem Lernenden nämlich eine Selbstprüfung des erworbenen Wissens und geben Auskunft über den persönlichen Lernfortschritt bzw. über mögliche Defizite. Darüber hinaus kann durch eine ansprechend gestaltete Lernkontrolle zusätzliches Wissen vermittelt werden, ohne dass dies dem Benutzer bewusst wird (Inzidentielles Lernen). Da die Umsetzung und vor allem die Auswertung einer Lernkontrolle in internetgestützten Programmen viele Probleme bereitet, werden in erster Linie Mehrfachauswahl-Aufgaben in Form von *Multiple-Choice* und *Zuordnungsübungen* eingesetzt. Für die Realisierung der Testfragen wurde das Autoren-Programm „*Hot Potatoes - Half-Baked-Software (Version 5)*“ verwendet. Dieses für Lehrzwecke kostenlos erhältliche Programm ermöglicht die Gestaltung webbasierter und interaktiver Lernmaterialien auf relativ einfache Art und Weise. Da die Lernkontrolle ein wichtiges Element des Lernprogramms ist, kann sie jederzeit über die Funktionsleiste angesteuert werden. Wird der Link per Mausklick aktiviert, so gelangt der Benutzer zunächst auf eine *Übersichtsseite* (Index), die ähnlich der Homepage in vier Kapitel eingeteilt und mit der jeweiligen Hintergrundfarbe versehen ist. Während die ersten beiden Kapitel nur *Multiple-Choice-Aufgaben* anbieten, verfügen Kapitel drei und vier zusätzlich über *Zuordnungsaufgaben*. In der Bedienungsanleitung wird der Lernende darauf hingewiesen, dass nach jedem Kapitel die Lernkontrolle aufgesucht werden sollte, um optimale Lernergebnisse zu erzielen.

4.2.3.2.1 Multiple-Choice

Bei Auswahl einer **Multiple-Choice-Aufgabe** gelangt der Anwender auf eine Lernoberfläche, deren Hintergrundfarbe derjenigen der einzelnen Kapitel im Lernprogramm entspricht. In der Überschrift wird jeweils der Kapitelname und die Art der Übung aufgeführt. Darunter folgt die Beschreibung der Aufgabenstellung und schließlich die zu bearbeitende Fragestellung. Die Anzahl der Auswahlmöglichkeiten und richtigen Antworten kann bei der Gestaltung beliebig variiert werden. Um die Frage beantworten zu können, müssen die kästchenförmigen Felder (*Check-Buttons*;) per Mausklick richtig angekreuzt werden. Anschließend wird die Schaltfläche „Auswertung“ aktiviert und der Benutzer erhält Rückmeldung über seine Antwortauswahl. Richtige Lösungen werden mit einer positiven Rückmeldung („Richtig. Sehr gut!“) mitgeteilt; sie kann den Lernenden motivieren und ihn zu weiteren Aktionen veranlas-

sen. Ist seine Antwort nicht richtig, so erhält er keine vernichtenden Feedbacks, sondern er wird ermuntert, es ein weiteres Mal zu versuchen. Um die Fragen nicht zu einfach zu gestalten, sind in den Falschmeldungen keine Angaben über die Art des Fehlers enthalten. Die Testfragen entsprechen einem mittleren Schwierigkeitsgrad, sie können aber ohne Vorinformation nur schwer beantwortet werden. Die Lösung der Antworten wird zusätzlich erschwert, da die Anzahl der richtigen Antworten nicht angegeben wird. Außerdem variiert bei jedem Neustart des Fragenkomplexes die Reihenfolge, nach der die einzelnen Lösungsmöglichkeiten angegeben werden. Durch diese Erschwernisse wird der Lernende gezwungen, sich sorgfältig und konzentriert mit der Fragestellung auseinanderzusetzen. Da dies sehr zeitaufwändig ist, beinhalten die einzelnen Kapitel nur wenige solcher Testfragen (Kapitel 1-4 mit jeweils 5, 7, 5 und 10 Fragen). Am Ende eines Fragenteils erhält der Lernende schließlich Auskunft über seinen individuellen Wissensstand zu dem behandelten Gebiet. Dadurch kann er selbst entscheiden, ob ein Kapitel erfolgreich bearbeitet wurde oder nochmals wiederholt werden sollte. Zur Navigation dient stets der Index-Button, der auf die Übersichtsseite zurückführt, sowie interaktive Pfeile (\leftarrow/\rightarrow), um zur nächsten Aufgabe bzw. nächsten Übungskomplex zu gelangen oder die vorhergehende Übung zu wiederholen (vgl. Abb. 3-15).

4.2.3.2.2 Zuordnungsaufgaben

Die umfangreicheren Kapitel *Symbiosepartner* und *Struktur und Funktion* umfassen neben Multiple-Choice-Aufgaben auch **Zuordnungsübungen**, die für den Lernenden etwas anspruchsvoller und attraktiver sind. Während *Symbiosepartner* über sechs Zuordnungsaufgaben verfügt, sind in Kapitel 4 nur drei solcher Übungen enthalten (dafür ist der Umfang des anderen Aufgabentypus größer). Bei der Wahl dieser Aufgaben wird der Lernende mit zwei verschiedenen Bereichen konfrontiert, die sich auf die linke und die rechte Bildschirmseite verteilen. Während auf der linken Seite in Form von farbig hinterlegten Kästen (der jeweiligen Kapitelfarbe entsprechend) eine Abfolge von Phasen oder einzelne Abbildungen dargestellt werden, sind auf der rechten Seite Definitionen und Erklärungen in vertauschter Reihenfolge vorzufinden. Die Übung besteht darin, die Elemente der rechten Seite mit gedrückter Maustaste zu nehmen und sie den Elementen der linken Seite richtig zuzuordnen. Nach der Übung wird die graphische Schaltfläche für die Auswertung betätigt. Bei richtiger Zuordnung erhält der Benutzer eine positive Rückmeldung (Lob), falsche Zuordnungen werden auf angemessene Weise gemeldet und müssen dann nochmals neu angeordnet werden. Während Mehrfachauswahl-Aufgaben für eine Prüfung von Faktenwissen eingesetzt werden können,

eignen sich Zuordnungsaufgaben besonders zur Abfrage prozesshafter Vorgänge (z. B. Pilzinfektion) und damit zur Kontrolle von Zusammenhängen und Beziehungen. Attraktiver sind diese Testfragen zudem, da sie mit Abbildungen verknüpft werden können und den Lernenden stärker aktivieren als Multiple-Choice-Aufgaben (vgl. Abb. 3-16).

4.2.3.3 Sonstige Hilfen

Neben den Interaktionsmöglichkeiten, die mit Hilfe der Funktionsleiste dem Benutzer auf jeder Bildschirmseite zur Verfügung stehen, existieren noch weitere **Hilfen**, die das selbständige Lernen im Programm „Orchideenmykorrhiza-Online“ begünstigen. Hierzu zählen das *Abbildungsverzeichnis*, die *Ersatztext-Technik*, das *Informations-Symbol* sowie die *Bedienungsanleitung*, die wichtige Tipps für den Umgang mit dem Selbstlernkurs gibt.

4.2.3.3.1 **Abbildungsverzeichnis**

Um das Lernangebot möglichst bildhaft und anschaulich zu gestalten, wurden viele verschiedene Abbildungen wie Farbphotographien und Zeichnungen implementiert. Aus diesem Grund ist es verständlich, ein **Abbildungsverzeichnis** anzulegen, das die Herkunft der einzelnen Abbilder mit einer genauen Literaturangabe belegt. Obwohl der Autor bemüht war, möglichst viele selbsterstellte Bilder (v.a. Photographien von Orchideen sowie mit Corel Draw entwickelte Zeichnungen) in das internetgestützte Programm zu integrieren, musste dennoch auf Darstellungen verschiedener Autoren zurückgegriffen werden. Verwendet wurden vor allem solche Abbildungen, die aus technischen Gründen nicht selbst herzustellen sind (z. B. Elektronenmikroskop-Aufnahmen von Pelotonen, Pilzverdauung, etc.), oder solche, die typische Strukturen und Erscheinungen der Orchideenmykorrhiza auf didaktisch vereinfachte Weise exemplarisch zum Ausdruck bringen (z. B. Zeichnung von *Rhizoctonia repens*; Zeichnung der *Laelio-Cattleya*-Hybride). Das Abbildungsverzeichnis, das nur Bilder fremder Autoren enthält, kann über die Verknüpfung Abbildung angesteuert werden. Diese befindet sich unter jeder Darstellung und wird durch Ersatztext kommentiert (z. B. kurze Literaturangabe oder „Abbildung: Philipp Kasper“). Durch diese Kurzinformation kann der Benutzer sofort entscheiden, ob sich für ihn der Weg auch lohnt. Folgt der Benutzer diesem Querverweis, so gelangt er in ein grau hinterlegtes Verzeichnis, in welchem neben dem Titel der Abbildungen

auch eine ausführliche Literaturangabe zu finden ist. Das Abbildungsverzeichnis kann daher auch als Ergänzung des Literaturverzeichnisses betrachtet werden. Für die Rückkehr zur Lernanwendung muss der Lernende lediglich die Browser-Zurück-Taste aktivieren. Darüber hinaus besteht auch die Möglichkeit, das Abbildungsverzeichnis über den *Wegweiser* anzu- steuern. Auf diese Weise kann man nachsehen, welche besonderen Abbildungen im Lernpro- gramm angeboten werden. Interessiert sich ein Benutzer für ein bestimmtes Bild, so kann er über die verlinkten Bildtitel zu den einzelnen Abbildungen in den verschiedenen Kapiteln gelangen. Ersatztext gibt an, in welchem Kapitel sich die jeweilige Darstellung befindet. Mit Hilfe dieser Verknüpfungsmethode ist folglich eine Navigation in beide Richtungen möglich - nämlich von der Abbildung in das Verzeichnis sowie vom Verzeichnis zur Abbildung.

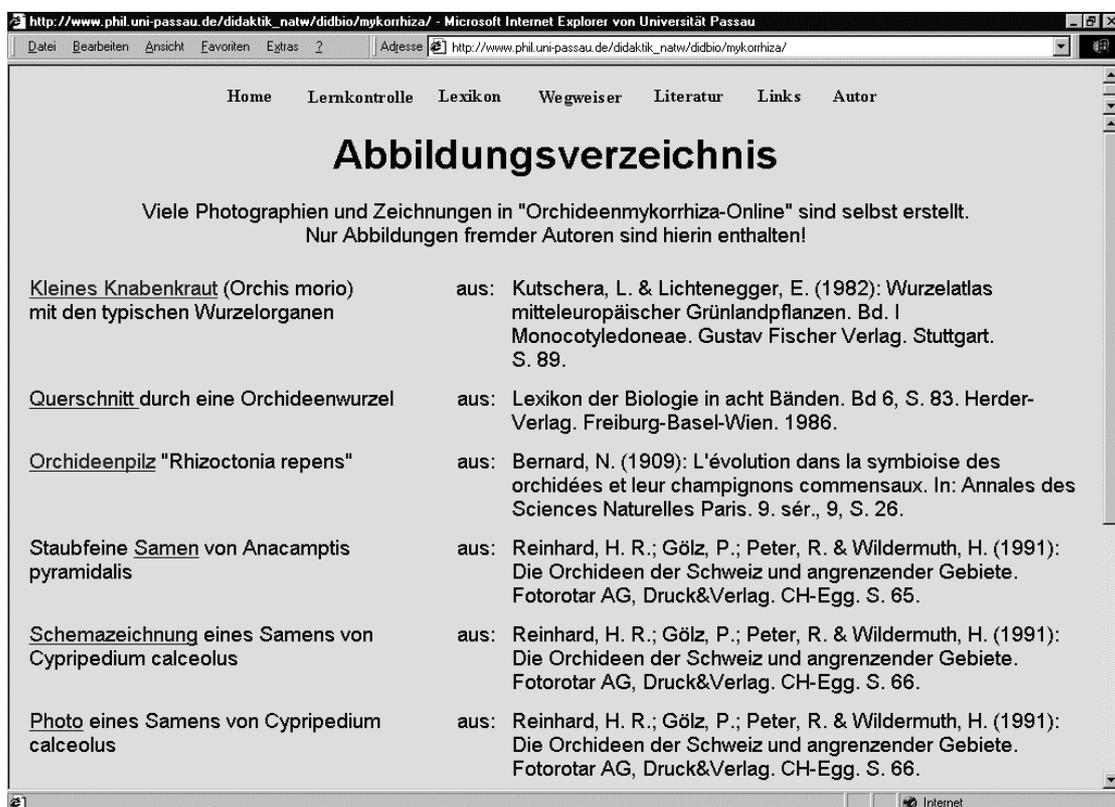


Abb. 4-7 **Abbildungsverzeichnis** von „Orchideenmykorrhiza-Online“. In diesem Verzeichnis finden sich nicht nur die Literaturquellen der implementierten Abbildungen, sondern es kann auch zu Navigationszwecken verwendet werden. Erscheint dem Benutzer eine Abbildung interessant, so kann er über den verlinkten Abbildungsnamen die entsprechende Seite ansteuern.

4.2.3.3.2 Ersatztext und interaktive Textfelder

Abbildungen enthalten vielfältige Informationen, die für das Verständnis des Betrachters entsprechend erklärt werden müssen. Während im linearen Medium Buch manche Abbilder oftmals nur durch einen Bildtitel unzureichend kommentiert sind, können Abbildungen in computergestützten Lernprogrammen mit Hilfe der Ersatztext-Technik sehr gut erläutert werden. Hierbei muss jedoch zwischen dem Einsatz von einfachem **Ersatztext** und der Verwendung von interaktiven **Textfeldern** („Schweberahmen“) unterschieden werden. *Ersatztext* ist technisch sehr leicht umzusetzen und wird daher sehr häufig verwendet (z. B. als Bildbeschriftung oder zur Kommentierung von Querverweisen). Man bewegt den Mauszeiger auf ein Bild oder einen Link und es erscheint für kurze Zeit ein kleines hellgelb hinterlegtes Feld, das meist nur einzelne Begriffe, Namen oder kurze Sätze zur Erläuterung enthält. Da Ersatztext nach wenigen Sekunden wieder ausgeblendet wird, eignet er sich nicht für lange Kommentare.

The screenshot shows a web browser window with the URL http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/. The page has a navigation menu with links: Home, Lernkontrolle, Lexikon, Wegweiser, Literatur, Links, Autor. The main heading is "Wurzelknollen einer Orchidee". Below the heading are two photographs of orchid roots. The first photo shows a white, bulbous tuber. The second photo shows a more complex root system. To the right of the photos is text explaining the process of tuber formation and the role of mycorrhizal fungi. The text is interactive, with terms like "neue", "Pseudobulben", "Rhizome", and "Wurzelknollen" highlighted in yellow when the mouse cursor hovers over them. At the bottom of the page, there are "zurück" and "weiter" buttons.

Abb. 4-8 **Interaktive Textfelder** in „Orchideenmykorrhiza-Online“. Jede Abbildung im Lernprogramm enthält viele Informationen. Diese können abgerufen werden, indem der Benutzer den Mauszeiger über die einzelnen Bildbereiche bewegt. Es erscheint ein grau hinterlegtes Textfeld, das den angesteuerten Bildausschnitt erläutert. Der Vorteil dieser Technik liegt darin, dass das Textfeld eingeblendet bleibt, solange man den Mauszeiger auf dem Bild lässt.

Zu diesem Zweck können interaktive *Textfelder* verwendet werden. Dazu wird eine Abbildung in verschiedene maussensitive Bereiche unterteilt und mit speziellen Textfeldern verknüpft, die für den Betrachter erst sichtbar werden, sobald dieser den Mauszeiger über einen bestimmten Bildabschnitt bewegt. Der Vorteil dieser Technik liegt besonders darin, dass der

Text eingeblendet bleibt, solange der Mauszeiger im bewussten Feld verweilt. Dadurch können auch längere Textpassagen für Erklärungen eingesetzt und gleichzeitig die individuelle Lesegeschwindigkeit des einzelnen Benutzers angemessen berücksichtigt werden. Verlässt der Mauszeiger das Bild, so verschwindet auch der eingeblendete Textabschnitt wieder. Mit Hilfe interaktiver Textfelder kann somit viel zusätzliche Information vermittelt und gleichzeitig der Bildschirm von einer Text-Überfrachtung verschont werden.

4.2.3.3.3 Informations-Symbol

Das **Informations-Symbol**  ist eine weitere Lernhilfe, die in den Selbstlernkurs integriert wurde, um die Aufmerksamkeit der Benutzer auf das bildinterne Informationsangebot zu lenken. Dieses Zeichen wurde bewusst gewählt, da es aus der alltäglichen Erfahrungswelt stammt und jedem geläufig ist (z. B. aus der Tourismusbranche). Der Buchstabe „i“ auf grünem Hintergrund steht für Information und Auskunft und ist als Piktogramm international bekannt. Hinter jeder Abbildung sind vielfältige Informationen in Form von Ersatztexten verborgen, die für das Verständnis der jeweiligen Thematik sehr wichtig sind. Nur durch Mausbewegung über bestimmte Bildbereiche können diese Zusatzinformationen aktiviert und eingeblendet werden. Erste Umsetzungsversuche ohne Info-Symbol zeigten jedoch, dass Probanden aus Unkenntnis die bildinternen Informationen nicht abgerufen und wahrgenommen hatten. Aus diesem Grund wurde jede Abbildung im Lernprogramm mit diesem Piktogramm ausgestattet. Bewegt man nämlich den Mauszeiger über das Informations-Symbol, so erscheinen Hinweise, die den Benutzer auf die verborgenen Ersatztexte in den einzelnen Abbildungen aufmerksam machen und sie zum Abrufen der versteckten Information bewegen. Das Symbol trägt somit dazu bei, dass die einzelnen Bilder nicht „stumm“ bleiben, sondern Wesentliches „erzählen“ und den Benutzer umfangreich informieren (vgl. Abb. 4-8).

4.2.3.3.4 Bedienungsanleitung des Lernprogramms

Die Grundlagen der *Software-Ergonomie* fordern die Selbstbeschreibungsfähigkeit von computergestützten Lernanwendungen. Das Programm sollte demnach so gestaltet sein, dass für den Umgang und die Navigation keine Hinweise nötig sind und ein Benutzerhandbuch überflüssig wird. Bei der Umsetzung von „Orchideenmykorrhiza-Online“ wurde diese Forderung beachtet, auf eine **Bedienungsanleitung** konnte dennoch nicht verzichtet werden. Die Bedie-

nungsanleitung ist über einen graphischen Schaltknopf auf der *Homepage* („Klicken Sie zunächst hier“) oder über den *Wegweiser* anzusteuern. Der Button auf der Startseite wurde mit einem Aufforderungssatz beschriftet und bewusst nicht mit dem Begriff „Bedienungsanleitung“ versehen, da sonst vermutlich nur wenige Betrachter, ähnlich dem Vorwort in Büchern, das Angebot wahrnehmen würden. Beim Aufsuchen der Bedienungsanleitung gelangt der Benutzer auf eine separate Webseite mit rotem Hintergrund (RGB-Farbmodus 255/49/49), der die Wichtigkeit dieser Seite besonders hervorhebt. Obwohl der Betrachter nicht durch lange Texte „abgeschreckt“ werden sollte, sind hier viele wichtige Einzelheiten für den Umgang mit dem Lernprogramm aufgelistet, auf die nicht verzichtet werden kann. Zunächst wird der Lernende darauf hingewiesen, dass hinter den zahlreichen Abbildungen wichtige Zusatzinformationen verborgen sind und durch Mausbewegung abgerufen werden können. Darüber hinaus wird die mit Symbolen (Buch, Filmspule) kommentierte Linkstruktur erläutert und auf die programminterne Navigation mittels spezieller Buttons hingewiesen. Die Umsetzung einer Bedienungsanleitung wird vor allem dadurch legitimiert, dass sämtliche Funktionen der Bedienleiste am oberen Bildschirmrand verständlich erläutert und erklärt werden. Wichtige Informationen über technische Einzelheiten (geeigneter Browser, optimale Auflösung) werden ebenfalls gegeben. Über die „zurück“-Taste kehrt der Lernende schließlich zurück auf die Homepage und kann seinen Weg durch das Lernprogramm gut informiert beginnen.

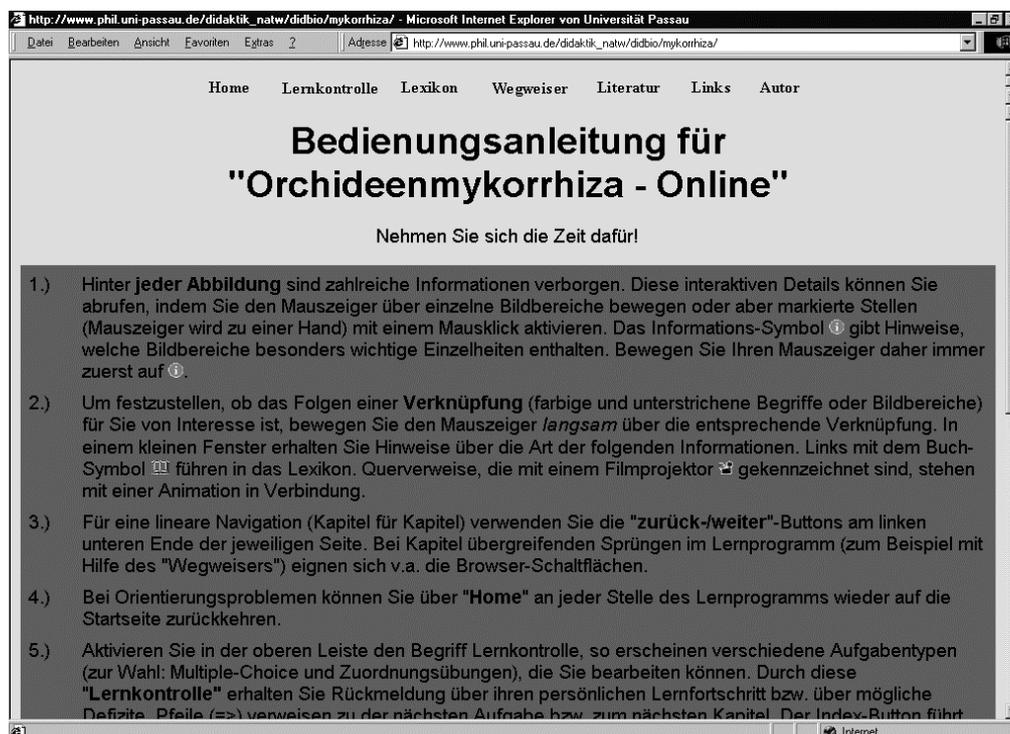


Abb. 4-9 **Bedienungsanleitung** von „Orchideenmykorrhiza-Online“. Trotz dieser Textflut kann auf Erklärungen und Hinweise für den Umgang mit dem Programm nicht verzichtet werden.

4.2.4 Gestaltung der einzelnen Bildschirmseiten

Die Webseiten der internetgestützten Lernanwendung „Orchideenmykorrhiza-Online“ wurden mit dem Autoren-Programm *Adobe GoLive 5.0* erstellt. Dieses Programm ermöglicht sowohl Anfängern als auch professionellen Webdesignern durch die Bereitstellung verschiedener Werkzeuge und Gestaltungsmittel überzeugende und interaktive Webseiten zu entwickeln. Im Folgenden sollen nicht nur **Gestaltung**, Struktur und Funktion der einzelnen Bildschirmseiten beschrieben werden. Die einzelnen Webseiten sollen mit Hilfe von Bildschirmfotos vor allem auch abgebildet werden. Somit wird versucht, ein nicht lineares Medium in linearer Form (mit Text und Bild) darzustellen, um auch ohne Internet einen ersten Eindruck vom Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ gewinnen zu können.

4.2.4.1 Startseite - Homepage

Die Startseite oder **Homepage** zeigt im Grunde den typischen Aufbau mit Funktionsleiste, Überschrift/Titel und Arbeitsbereich. Die Navigationskomponenten sind auf dieser Seite jedoch nicht vorhanden, da von hier aus auf die einzelnen Kapitel verlinkt wird. Die Überschrift „Orchideenmykorrhiza-Online“ wird durch einen kurzen Begleitkommentar konkretisiert, um dem Benutzer eine Vorstellung über den zu erwartenden Selbstlernkurs zu vermitteln. Darunter findet sich ein graphischer Druckknopf („Klicken Sie zunächst hier!“) mit Aufforderungscharakter. Dieser sollte vom Lernenden durch Mausklick aktiviert werden und ihn zur Bedienungsanleitung des Programms führen. Im eigentlichen Arbeitsbereich befindet sich eine tabellenförmige Übersicht der vier Kapitel des Lernprogramms, die anhand der unterschiedlichen Hintergrundfarbe sofort voneinander abzugrenzen sind. Mit Hilfe der verlinkten Überschriften kann von hier aus jedes der vier Kapitel angesteuert werden, welche durch Ersatztext für eine Groborientierung der Benutzer kurz beschrieben werden. Im ersten Quadranten (links oben) wird das erste Kapitel *Ort der Orchideenmykorrhiza* auf grünem Hintergrund repräsentiert. Neben dem verlinkten und kommentierten Kapitelnamen enthält es auch eine Zeichnung einer *Orchis morio*, die neben den oberirdischen Pflanzenteilen auch die unterirdischen Wurzelorgane und damit den Ort der Pilzsymbiose zeigt. Für eine sukzessive (Kapitel für Kapitel) Durcharbeitung des Lernprogramms sollte man an dieser Stelle den Selbstlernkurs beginnen. Rechts daneben, auf gelbem Hintergrund, befindet sich das zweite Kapitel Symbiosepartner, das zum besseren Verständnis als *Partner der Orchideenmykorrhiza* bezeichnet wird. Eine für dieses Kapitel typische und durch ein Textfeld erläuterte Zeichnung

(selbsterstellt) soll zeigen, dass die Pilzhyphen mit den Orchideenwurzeln in Verbindung stehen und miteinander interagieren. Im dritten Quadranten (links unten) wird das dritte Kapitel *Keimlingsentwicklung - Ohne Pilz läuft nichts* auf orangem Hintergrund präsentiert. Als typischer Stellvertreter für dieses Kapitel wurde eine bekannte Zeichnung eines Orchideenkeimlings gewählt, die ebenso erläutert wird und bereits auf die Schwierigkeiten während der Keimlingsentwicklung hinweist. Auf hellblauem Hintergrund ist schließlich das vierte Kapitel *Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza* zu finden. Begleitet wird der verlinkte und kommentierte Kapitelname von einer selbsterstellten Zeichnung, die einen Ausschnitt aus einem pilzinfizierten Wurzelstück einer adulten Orchidee zeigt. Auf der Homepage werden dem Benutzer somit sämtliche Inhalte des Lernprogramms auf einen Blick präsentiert und mit verschiedenen Mitteln kurz erläutert (vgl. Abb. 4-1). Der Lernende kann nun selbst entscheiden, ob er den linearen Weg durch das Programm wählt oder frei navigiert (z. B. mit *Wegweiser*).

4.2.4.2 Kapitel 1: Ort der Orchideenmykorrhiza

In diesem Kapitel soll den Lernenden zunächst ein grober Überblick über das Zusammenleben von Orchideenwurzeln und Pilzen vermittelt werden. Dieser Lernabschnitt, der durch einen grünen Hintergrund gekennzeichnet ist, verfügt über **vier** Bildschirmseiten mit den Titeln *Ort der Orchideenmykorrhiza*, *Steckbrief von Orchis morio L.*, *Wurzelknollen einer Orchidee* und *Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchidee*.

4.2.4.2.1 Ort der Orchideenmykorrhiza

Die Webseite *Ort der Orchideenmykorrhiza* repräsentiert den Beginn des ersten Kapitels und ist als eine Text-Bild-Kombination gestaltet. Auf der rechten Bildschirmseite befindet sich eine statische Textpassage, worin der Begriff Mykorrhiza definiert und die Sonderstellung der Orchideen-Pilz-Assoziation innerhalb der verschiedenen Mykorrhizaformen hervorgehoben wird. Die beiden Begriffe *Mykorrhiza* und *Mykorrhizaformen* sind verlinkt und durch ein Buchsymbol gekennzeichnet. Dadurch erkennt der Benutzer sofort, dass ihn dieser Querverweis in das Lexikon führt und Zusatzinformationen zu den jeweiligen Stichwörtern liefert. Die farbig gestaltete Zeichnung einer *Orchis morio* übernimmt die Leitfunktion und ist daher

auf der linken Seite platziert. Diese Abbildung eignet sich besonders, da sie neben Spross, Blüte und Blätter vor allem die unterirdischen Wurzelorgane von Orchideen (Wurzelknollen und Nährwurzeln) idealtypisch zeigt. Der darin abgebildete Maßstab ist eine zusätzliche Hilfe für den Betrachter, um sich eine Größenvorstellung von Pflanze und Wurzelbereich zu machen. Die Zeichnung wurde in fünf maussensitive Bereiche eingeteilt und mit zwei verschiedenen Aktionen versehen. Bewegt der Lernende den Mauszeiger über die Blüte, so erhält er den Hinweis, dass bei Mausklick ein Photo einer echten *Orchis morio* mit dazugehörigen Steckbrief erscheint. Interaktive Textfelder werden eingeblendet, wenn der Benutzer den Mauszeiger über die grünen, pilzf freien Pflanzenteile oder aber über die fadenförmigen Wurzelorgane, die Nährwurzeln (Ort der Pilzsymbiose), bewegt. Die beiden roten Quadrate sind als Link konzipiert und verknüpfen mit zwei kapitelinternen Seiten, die bei Bedienung der Navigationselemente ebenso erscheinen. Die Signalwirkung der roten Farbe soll die Aufmerksamkeit des Betrachters hauptsächlich auf den Wurzelbereich der Orchidee lenken. Unter der Abbildung ist noch kein Informations-Symbol aufgeführt, da die möglichen Aktionsformen für den Benutzer im Textteil erläutert werden. Mit den Navigations-Buttons kann man entweder auf die Homepage oder aber auf die nächste Seite *Wurzelknollen einer Orchidee* gelangen.

http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/ - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Ort der Orchideenmykorrhiza

Der 1885 vom deutschen Forstbotaniker A. B. Frank geprägte Begriff der Mykorrhiza leitet sich aus dem Griechischen ("mykes" - Pilz und "rhiza" - Wurzel) ab und bedeutet eigentlich **Pilzwurzel**.

Generell versteht man unter Mykorrhiza aber das symbiotische Zusammenleben von Pilzen mit den Wurzeln Höherer Pflanzen. Diese Pilzsymbiose ist seit der Karbonzeit (280-345 Mio. Jahre) bekannt und heute bei etwa **80 %** aller Pflanzengattungen vorzufinden.

Man unterscheidet v.a. zwischen ektotrophen und endotrophen Mykorrhizaformen . Die **Orchideenmykorrhiza** ist eine endotrophe Form, da die Pilzfäden in die Wurzelzellen der Orchidee eindringen und dort typische Strukturen ausbilden. Im Gegensatz zu der ektotrophen und vesikulär-arbuskulären Mykorrhiza zeichnet sich die Orchideenmykorrhiza durch eine Reihe von **Besonderheiten** aus.

Den **genauen Ort** der Orchideenmykorrhiza können Sie mit Hilfe der Abbildung **entdecken**. Bewegen Sie den Mauszeiger über die einzelnen Bildbereiche. **Rote Rechtecke** sind anklickbar!

zurück weiter

Abbildung: Das Kleine Knabenkraut (*Orchis morio*) mit den typischen Wurzelorganen.

Abb. 4-10 **Ort der Orchideenmykorrhiza**. Die erste Seite des ersten Kapitels erklärt grundlegende Begriffe und zeigt mit Hilfe der vereinfachten Zeichnung den konkreten Ort des symbiotischen Zusammenlebens zwischen Orchidee und Pilz - nämlich die Nährwurzeln - auf.

4.2.4.2.2 Steckbrief von *Orchis morio* L.

Diese Webseite ist nur über einen bildinternen Link anzusteuern und kann daher als eine „One-way-Seite“ bezeichnet werden. Auch in diesem Fall wurde ein zweiteiliger Text-Bild-Aufbau gewählt. Während auf der linken Seite der Blütenstand einer *Orchis morio* als Farbphotographie abgebildet wird, ist auf der rechten Seite eine Beschreibung (Merkmale, Blütezeit, Verbreitung, Besonderheit) dieser heimischen Orchidee zu finden. Nur der Begriff *Brakteen* scheint erklärungsbedürftig und ist daher als Lexikon-Link mit einem Buchsymbol versehen. Das Informations-Symbol, das sich neben der in das Abbildungsverzeichnis führenden Verknüpfung befindet, gibt dem Benutzer Hinweise, welche Bildbereiche (Blüten-Lippen, Blüten-Helme) Informationen enthalten. Typische Merkmale des Kleinen Knabenkrauts werden in Form eines Textfeldes eingeblendet, sobald der Lernende seinen Mauszeiger über die quergestreiften Perigonblätter oder aber über die breiten Orchideenlippen bewegt. Der *Steckbrief von Orchis morio* L. erfüllt in erster Linie eine Dekorationsfunktion und soll die Vorstellung von der zunächst als Zeichnung dargestellten Orchidee konkretisieren. Über die „zurück“-Taste kehrt der Betrachter schließlich wieder auf die Seite *Ort der Orchideenmykorrhiza* zurück und kann somit den linearen Weg durch das Lernprogramm fortsetzen.

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Steckbrief von *Orchis morio* L.



Kleines Knabenkraut (*Orchis morio*):

- **Merkmale:** Pflanze 10-30 cm hoch mit ungeflechten, lanzettlichen Laubblättern (0,5-2 cm breit; 2,5-8 cm lang). Blütenstand zylindrisch, locker- bis dichtblütig; mit 5-25 rosa bis purpurnen, selten weißen Blüten. **Brakteen**  rot bis violett, etwa so lang wie der Fruchtknoten. Blütenhülle helmartig zusammenneigend und deutlich grün oder grünviolett **gedert**. Lippe breiter (10-18 mm) wie lang (6-10 mm). Sporn horizontal bis aufwärts gebogen.
- **Blütezeit:** Ende April bis Ende Mai
- **Verbreitung:** trockene bis wechselfeuchte, basische bis schwach saure Magerrasen und Halbtrockenrasen (Gefährdet!).
- **Besonderheit:** Aus den Knollen wurde früher ein schleimhaltiger Stoff (*Tubera salep*) gewonnen, der bei Durchfall und Darmentzündung sowie als Aphrodisiakum helfen sollte.

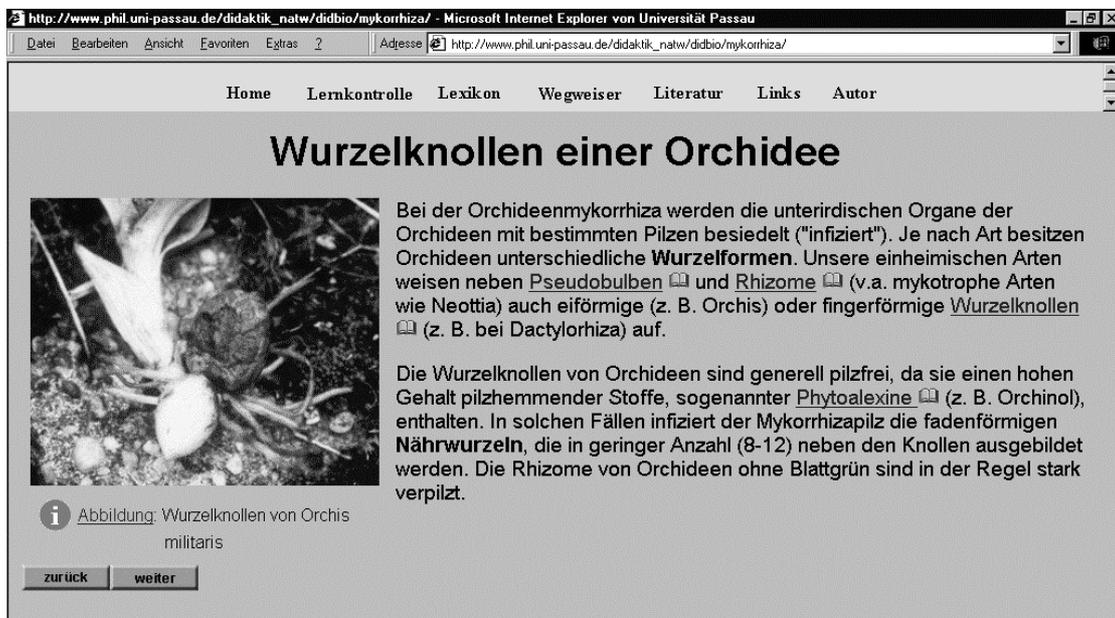
 **Abbildung:** Blütenstand von *Orchis morio*

zurück

Abb. 4-11 **Steckbrief von *Orchis morio* L.** Diese Webseite beschreibt eine einheimische Orchideenart mit ihren typischen Merkmalen und erfüllt in erster Linie Dekorationsfunktion.

4.2.4.2.3 Wurzelknollen einer Orchidee

Navigiert der Lernende mit den programminternen Bedienelementen, so gelangt er nach der Darstellung des Ortes der Pilzsymbiose auf die Seite *Wurzelknollen einer Orchidee*. Nach der gezeichneten Darstellung wird hier eine selbsterstellte Farbphotographie von den Wurzelorganen des heimischen Helm-Knabenkrauts (*Orchis militaris*) abgebildet. Der im rechten Teil platzierte Textabschnitt informiert den Lernenden über die verschiedenen Wurzelformen bei Orchideen (Pseudobulben, Rhizome und Wurzelknollen) und klärt auf, dass Wurzelknollen aufgrund fungistatischer Stoffe (Phytoalexine) generell pilzfrei sind. Das Photo ist wiederum in drei maussensitive Bereiche aufgeteilt. So kann der Benutzer mit Hilfe von interaktiven Textfeldern Informationen über die Nährwurzeln sowie über die letztjährige und die neu gebildete Wurzelknolle abrufen. Das Info-Symbol gibt Auskunft, wo die in der Abbildung verborgenen Zusatzinformationen zu finden sind. Nicht nur die drei verschiedenen Wurzelformen, sondern auch der Begriff *Phytoalexine* bedürfen einer genauen Erklärung und sind daher mit dem Lexikon verknüpft. Obwohl der Link *Abbildung* durch Ersatztext mitteilt, dass die Photographie vom Autor stammt, kann man über diese Verknüpfung auch in das Abbildungsverzeichnis gelangen. Durch das Aktivieren der „weiter“-Taste gelangt man schließlich auf die letzte Bildschirmseite des ersten Kapitels.



The screenshot shows a web browser window with the address bar displaying http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/. The browser's menu bar includes 'Datei', 'Bearbeiten', 'Ansicht', 'Favoriten', 'Extras', and '?'. The page title is 'Wurzelknollen einer Orchidee'. The main content area contains a photograph of an orchid's root system and text explaining that root tubers are generally free of fungi due to phytoalexins like orchinol. Navigation buttons 'zurück' and 'weiter' are visible at the bottom.

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Wurzelknollen einer Orchidee

Bei der Orchideenmykorrhiza werden die unterirdischen Organe der Orchideen mit bestimmten Pilzen besiedelt ("infiziert"). Je nach Art besitzen Orchideen unterschiedliche **Wurzelformen**. Unsere einheimischen Arten weisen neben **Pseudobulben** und **Rhizome** (v.a. mykotrophe Arten wie *Neottia*) auch eiförmige (z. B. *Orchis*) oder fingerförmige **Wurzelknollen** (z. B. bei *Dactylorhiza*) auf.

Die Wurzelknollen von Orchideen sind generell pilzfrei, da sie einen hohen Gehalt pilzhemmender Stoffe, sogenannter **Phytoalexine** (z. B. *Orchinol*), enthalten. In solchen Fällen infiziert der Mykorrhizapilz die fadenförmigen **Nährwurzeln**, die in geringer Anzahl (8-12) neben den Knollen ausgebildet werden. Die Rhizome von Orchideen ohne Blattgrün sind in der Regel stark verpilzt.

Abbildung: Wurzelknollen von *Orchis militaris*

zurück weiter

Abb. 4-12 **Wurzelknollen einer Orchidee**. Hier wird der Lernende darauf hingewiesen, dass die Pilzsymbiose in den Nährwurzeln und nicht in den Wurzelknollen (aufgrund von pilzhemmenden Phytoalexinen wie *Orchinol*) stattfindet. Zusatzinformationen können über maussensitive Bildbereiche abgerufen werden.

4.2.4.2.4 Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchideenwurzel

Auf der letzten Webseite des ersten Kapitels soll dem Lernenden verdeutlicht werden, dass es sich bei der Orchideen-Pilz-Vergesellschaftung um eine endotrophe Mykorrhiza handelt. Um diese Beziehung zwischen Pilz und Orchidee aufzuzeigen und eine räumliche Vorstellung zu vermitteln, wurde neben einer sprachlichen Erläuterung auf der rechten Bildschirmseite auch eine Abbildung von einem vergrößerten Querschnitt durch eine pilzinfizierte Orchideenwurzel eingesetzt. Mit Hilfe von statischem Text wird erklärt, warum die Orchideenmykorrhiza als endotrophe Form (intrazelluläre Pilzhyphen) zu betrachten ist und welche Funktion die Pilzinfektion (Nährstofftransport) für die Orchidee besitzt. Zudem wird bereits darauf hingewiesen, dass die Pilzhyphen in den Wurzelzellen nach gewisser Zeit wieder abgebaut werden (Pilzverdauung). Sollte der verlinkte Begriff *Hyphen* nicht geläufig sein, so kann er angeklickt und somit im Lexikon nachgeschlagen werden. Möchte der Benutzer nähere Informationen über die *Pilzverdauung*, so muss er nur diese Verknüpfung aktivieren, und man gelangt in das vierte Kapitel, in dem dieser Sachverhalt thematisiert wird. Die auf der linken Seite angeordnete Schemazeichnung zeigt einen Wurzelquerschnitt einer Orchidee, auf dem die einzelnen Cortezellen sowie der pilzfreien Zentralzylinder deutlich zu sehen sind. Da die feinen Pilzhyphen als grüne Strukturen repräsentiert werden, kann man sehr gut erkennen, dass sie in das Innere der Wurzelrindenzellen (Cortex) eindringen und knäuelartige Gebilde entwickeln.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Vergrößerter Querschnitt durch eine Orchideenwurzel

Die feinen **Hyphen** bestimmter bodenbewohnender Pilze besiedeln ("infizieren") die Wurzelrindenzellen (Cortex) der Orchideen. Da der Pilz in das Innere der Cortezellen eindringt, handelt es sich hierbei um eine **endotrophe** Mykorrhiza.

Mit Hilfe dieser Pilzinfektion können lebenswichtige Mineral- und **Nährstoffe** aus dem umgebenden Substrat in das Orchideengewebe transportiert werden.

Nach gewisser Zeit werden die intrazellulären Pilzhyphen aufgelöst bzw. verdaut. Nach der **Pilzverdauung** bleiben Reste als Klumpen im Inneren der Cortezellen der Orchidee enthalten.

Abbildung: Querschnitt durch eine Orchideenwurzel

zurück weiter

Abb. 4-13 **Vergrößerter Querschnitt** durch eine Orchideenwurzel. Auf dieser Seite wird verdeutlicht, dass Pilzhyphen vom Bodensubstrat aus in das Zellinnere der Orchideenwurzeln eindringen und sich darin ausbreiten. Nach gewisser Zeit werden die intrazellulären Pilzhyphen verdaut. Ersatztext benennt die einzelnen Bildbestandteile.

Aufgelöste Hyphenreste werden als hellgrüne Bruchstücke dargestellt, die in einzelnen Cortezellen übrig bleiben. Durch das Informations-Symbol wird der Betrachter darauf hingewiesen, den Mauszeiger *langsam* über die einzelnen Bildbereiche zu bewegen, um den kurzen Ersatztext zu wichtigen Details der Abbildung abzurufen. Nachdem der Lernende Wesentliches (endotrophe Mykorrhiza - Nährstofftransport - Pilzverdauung) mit Hilfe der statischen Textpassage erfahren hat, kann er nun den gesamten Sachverhalt nochmals mittels der interaktiven Abbildung nachvollziehen und internalisieren. Über die Verknüpfung in das Abbildungsverzeichnis erhält man die genaue Literaturangabe der verwendeten Zeichnung. Benutzt man konsequent die Navigationsleiste am linken unteren Rand, so wird man im Folgenden mit der ersten Seite des nächsten Kapitels *Partner der Orchideenmykorrhiza* verbunden.

4.2.4.3 Kapitel 2: Partner der Orchideenmykorrhiza

Das zweite Kapitel besteht lediglich aus **zwei** verschiedenen Bildschirmseiten und ist damit der kürzeste Abschnitt im Lernprogramm. Es wurde weniger umfangreich gestaltet, da nur wenige, aber sehr wichtige Besonderheiten dieser beiden Organismenarten angesprochen werden sollen. Die beiden Webseiten *Partner der Orchideenmykorrhiza - Orchideen* und *Partner der Orchideenmykorrhiza - Mykorrhizapilze* sind an der gelben Hintergrundfarbe leicht zu erkennen.

4.2.4.3.1 Partner der Orchideenmykorrhiza - Orchideen

Der Kapitelwechsel, der nur über die Ersatztextfunktion der „weiter“-Taste angekündigt wird, erfolgt sehr abrupt und ist im Grunde nur an der Änderung der Hintergrundfarbe zu erkennen (von grünem Hintergrund in Kapitel 1 zu gelben Hintergrund in Kapitel 2). Auch diese Webseite besteht aus einem Text- und einem Bildteil. Da die Abbildung vor allem Dekorationsfunktion besitzt und auch den Motivations- und Anreizcharakter steigern soll, ist sie auf der rechten Bildschirmseite angeordnet. Auf der linken Seite befindet sich statischer Informationstext, der wichtige Einzelheiten über die Familie der Orchideen enthält. Neben der systematischen Zuordnung zu den *Monocotyledoneae* werden Angaben über Artenanzahl (ca. 25 000 Orchideenarten) und Verbreitung (v.a. Tropen und Subtropen, aber auch in Deutschland) gemacht. Der Querverweis *geschützt* kann aktiviert werden und bietet in Form des Lexikons

nützliche Hinweise zum gesetzlichen Orchideenschutz in Deutschland (§ 20f Abs. 1 Nr. 2 Bundesnaturschutzgesetz). Als Besonderheit wird bereits an dieser Stelle die Abhängigkeit der Orchidee von einer Nährstoffversorgung durch einen geeigneten Mykorrhizapilz (Mykorrhizie) aufgeführt. Diese Pilzabhängigkeit der Orchidee wird durch Fettdruck deutlich hervorgehoben. Auf der rechten Bildschirmseite befindet sich eine Farbphotographie von einem Breitblättrigen Knabenkraut (*Dactylorhiza majalis*). Diese relativ häufige Art wurde als Stellvertreter für die heimische Orchideenflora ausgewählt und abgebildet. Außerdem ist eine bildhafte Darstellung dieser Art sehr nützlich, da auf den folgenden Seiten sowohl der Embryo als auch das Protokorm dieser Orchideenart zu sehen sein wird. Dadurch, dass ein winziger Pflanzenbestandteil mit einem Bild der adulten Orchidee verknüpft werden kann, können Fakten und Zusammenhänge vermutlich auch besser behalten werden. Das Informations-Symbol gibt wiederum Auskunft, welche Bildbereiche (Blüte und Spross) Informationen beinhalten und abgerufen werden können.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Partner der Orchideenmykorrhiza

Orchideen

- **Klasse:** Einkeimblättrige Blütenpflanzen (Monocotyledoneae)
- **Verbreitung:** etwa **25 000** verschiedene Arten weltweit, also eine der größten Pflanzenfamilien der Erde! Verbreitungszentrum in Subtropen und Tropen. In Deutschland ca. 70 Orchideenarten (v. a. die Gattungen *Dactylorhiza*, *Orchis* und *Epipactis*), die unterschiedliche Standorte besiedeln und alle **geschützt**  sind.
- **Besonderheit:** alle Orchideen sind **mykotroph**, d. h. sie sind in freier Natur auf eine Infektion mit einem geeigneten Mykorrhizapilz angewiesen, der eine Nährstoffversorgung von außen ermöglicht. Ohne diese externe Ernährungshilfe könnte die Familie der Orchideen nicht existieren.



 **Abbildung:** Breitblättriges Knabenkraut (*Dactylorhiza majalis*)

zurück weiter

Weiter zum nächsten Kapitel "Symbiosepartner" Internet

Abb. 4-14 **Partner der Orchideenmykorrhiza - Orchideen.** Einige typische Eigenschaften und Besonderheiten der Familie der Orchideen als Wirtsorganismus werden dargelegt. Als exemplarischer Vertreter der *Orchidaceae* wurde die heimische und häufig verbreitete *Dactylorhiza majalis* gewählt.

4.2.4.3.2 Partner der Orchideenmykorrhiza - Mykorrhizapilze

Der Aufbau und die Struktur der zweiten und letzten Webseite dieses Kapitels ist im Grunde identisch mit der ersten. Auf der linken Bildschirmseite sind wichtige Informationen zu den Mykorrhizapilzen aufgelistet. Nicht nur drei typische Orchideenpilze werden genannt, sondern auch die Zugehörigkeit zu den Ständerpilzen (*Basidiomycetes*) wird betont. Die Verknüpfung *Formgattung* führt den Benutzer bei Mausklick in das Lexikon. Hier erfährt der Lernende, dass die Orchideenpilze zu Beginn des zwanzigsten Jahrhunderts noch generell zu der nicht natürlichen Verwandtschaftsgruppe *Rhizoctonia* zugeordnet wurden. Neben der fast weltweiten Verbreitung der Pilze, liefert diese Webseite auch Einzelheiten über ihre Lebensweise als *Parasiten* und *Saprophyten*. Da diese beiden Begriffe für das weitere Verständnis von großer Bedeutung sind, sind sie, ebenso wie die Mykorrhizaformen *Ektotroph* und *VAM*, mit dem Lexikon verknüpft und dort verständlich erklärt. Als Besonderheit wird durch Fettdruck hervorgehoben, dass Mykorrhizapilze nicht auf Orchideen angewiesen sind.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Partner der Orchideenmykorrhiza

Mykorrhizapilze

- **Klasse:** Ständerpilze (Basidiomycetes); v. a. aus der [Formgattung](#) "Rhizoctonia";
- **Typische Vertreter:** Tulasnella calospora; Ceratobasidium cornigerum; Thanatephorus cucumeris;
- **Verbreitung:** bodenbewohnende Mikroorganismen; teilweise mit weltweitem Vorkommen;
- **Lebensweise:** als [Parasiten](#) oder [Saprophyten](#). Manche Orchideenpilze bilden auch mit anderen Pflanzen eine Mykorrhiza ([Ektotroph](#) oder [VAM](#)) aus.
- **Besonderheit:** Pilze sind **nicht** auf ein Zusammenleben mit Orchideen angewiesen.

Abbildung: Der Orchideenpilz "Rhizoctonia repens"

zurück weiter

Fertig Internet

Abb. 4-15 **Partner der Orchideenmykorrhiza - Mykorrhizapilze.** Zu den Besonderheiten der mit Orchideen vergesellschafteten Mykorrhizapilze zählt vor allem deren Lebensweise als Parasiten oder Saprophyten. Da eine Photographie nur wenig aussagekräftig ist, wurde eine vereinfachte Zeichnung des häufig bei Orchideen vorkommenden Endophyten *Rhizoctonia repens* abgebildet.

Auf der rechten Bildschirmseite befindet sich eine Schemazeichnung eines typischen Orchideenpilzes (*Rhizoctonia repens*; heute *Tulasnella calospora*). Diese einfache und übersichtliche Zeichnung ist besonders geeignet, um die einzelnen Pilzstrukturen anschaulich zu demonstrieren. Da diese didaktisch vereinfachte Abbildung trotzdem relativ komplex ist, wird sie durch drei verschiedene Textfelder kommentiert. Das Informations-Symbol gibt wiederum Anweisung, dass sich Informationen besonders hinter den fadenförmigen und perlschnurartigen Strukturen sowie hinter den knäuelartigen Gebilden verstecken. Bewegt der Benutzer den Mauszeiger über die einzelnen Bildbereiche, so erhält er schließlich wichtige Details über die Gestalt und den Bau dieser Mikroorganismen. Eine Größenvorstellung kann der Lernende mit Hilfe des abgebildeten Maßstabes gewinnen, der zudem durch ein separates Textfeld zusätzlich kommentiert (Angabe in Millimeter) wird. Wird der Link *Abbildung* aktiviert, so erfährt der Lernende, in welcher Literatur diese Darstellung zu finden ist. Bei Bedienung des „weiter“-Buttons gelangt der Benutzer schließlich in das nächste Kapitel *Keimlingsentwicklung*.

4.2.4.4 Kapitel 3: Keimlingsentwicklung - Ohne Pilz läuft nichts

Der Wechsel in das dritte Kapitel *Keimlingsentwicklung - Ohne Pilz läuft nichts* erfolgt ebenso plötzlich und ist primär an der orangen Hintergrundfarbe zu erkennen. Im Gegensatz zu den ersten beiden Lernabschnitten ist dieses Kapitel wesentlich ausführlicher gestaltet, da das Abhängigkeitsverhältnis zwischen Orchidee und Pilz in dieser Entwicklungsphase am ausgeprägtesten ist und viele Besonderheiten zeigt. Der dritte Lernabschnitt besteht aus insgesamt dreizehn verschiedenen Bildschirmseiten. Hierin sind jedoch auch sechs Webseiten enthalten, die lediglich eine vergrößerte Abbildung einer Orchidee sowie den entsprechenden Mykotropiegrad präsentieren. Zu den **sieben** Hauptseiten zählen somit *Struktur der Orchideensamen*, *Bau der Orchideensamen*, *Samenkeimung bei Orchideen*, *Pilzinfektion des Orchideenkeimlings*, *Stabile Symbiose zwischen Pilz und Orchidee*, *Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotropie* sowie *Mykotropiegrade und typische Vertreter* (zuzüglich sechs Webseiten mit Orchideenphotos).

4.2.4.4.1 Struktur der Orchideensamen

Nur durch den Ersatztext der „weiter“-Taste kommentiert, gelangt man von der letzten Seite des Abschnittes Symbiosepartner auf die erste Seite des dritten Kapitels, in dem sämtliche Inhalte auf orangen Hintergrund präsentiert werden. Um die Lernenden in die Problematik der Keimlingsentwicklung der *Orchidaceae* einzuführen, werden sie zunächst mit der *Struktur der Orchideensamen* konfrontiert. Zu diesem Zweck ist die Bildschirmseite als eine Text-Bild-Kombination gestaltet, auf der statischer Text die Leitfunktion übernimmt, und dem Bild die Aufgabe der Veranschaulichung des Beschriebenen zukommt. Im Textteil wird der Benutzer mit Hilfe von Vergleichszahlen über die Winzigkeit der Orchideensamen aufgeklärt. Darüber hinaus erfährt der Lernende die primäre Ursache (Fehlen von Endosperm) der Abhängigkeit der Orchideen von einer Nährstoffversorgung durch Mykorrhizapilze (Mykotropie). Über den Querverweis *Nährgewebe* wird der Anwender in das Lexikon geführt, worin die unzureichende Ausstattung der Orchideensamen nochmals detailliert geschildert wird. Die Mykotropie, die bereits im zweiten Kapitel angesprochen wurde, wird an dieser Stelle erneut aufgegriffen, besonders betont und optisch hervorgehoben. Die auf der rechten Seite befindliche Farbphotographie zeigt den Fruchtstand der einheimischen Erdorchidee *Anacamptis pyramidalis*.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Struktur der Orchideensamen

Orchideen produzieren eine riesige Anzahl **winziger** Samen. Jede Fruchtkapsel von *Cypripedium calceolus* enthält etwa **40 000** dieser extrem leichten Samen, die nur mit dem Allernötigsten ausgestattet sind.

Da im Orchideensamen ein Nährgewebe (Endosperm) fehlt, und der Keimling seine begrenzten Reservestoffe noch nicht nutzen kann, ist er bald auf eine Nahrungshilfe von außen angewiesen. In freier Natur erfolgt diese Nährstoffversorgung durch bestimmte Mykorrhizapilze.

Aus diesem Grund sind alle Orchideen - v.a. während ihrer Keimlingsentwicklung - **mykotroph**, d. h. von der Ernährung durch einen Mykorrhizapilz abhängig.

zurück weiter

Abbildung: Staubfeine Samen von *Anacamptis pyramidalis*

Abb. 4-16 **Struktur der Orchideensamen**. Bereits auf dieser Seite wird auf die Grundproblematik der Keimlingsentwicklung der Orchideen hingewiesen. Die Photographie mit den ausstreudenden Samen soll dem Betrachter die Winzigkeit der Orchideensamen verdeutlichen.

Aufgrund des dunklen Hintergrundes sind die winzigen und staubfeinen Samen, die aus den reifen Fruchtkapseln ausgestreut werden, sehr deutlich zu erkennen. Für eine angemessene Erläuterung des Bildes wurden wiederum maussensitive Bereiche festgelegt, die bei Mausbe-
 wegung über die Darstellung die Pflanze benennen und mittels Vergleichszahlen das geringe Gewicht der Orchideensamen verdeutlichen. Das Informations-Symbol deutet auf die Akti-
 vierbarkeit des rot umrahmten Bildbereiches hin und gibt Hinweise, dass sich hinter dem Bild
 noch Zusatzinformationen verbergen. Das integrierte rote Quadrat, das einen einzelnen Samen
 umgibt, ist als Link konzipiert und führt den Lernenden bei Mausklick zu einer vereinfachten
 Schemazeichnung eines Orchideensamens (*Bau der Orchideensamen*); zu dieser Seite gelangt
 der Benutzer jedoch auch über die regulären Navigationstasten. Wer mit der kurzen Literatur-
 angabe in Form des zum Link *Abbildung* zugehörigen Ersatztextes nicht zufrieden ist, gelangt
 über diese Verknüpfung in das aufschlussreiche Abbildungsverzeichnis.

4.2.4.4.2 Bau der Orchideensamen

Auf die Seite *Bau der Orchideensamen* gelangt man, indem man den rot umrahmten Bildbereich der vorhergehenden Seite aktiviert oder deren Bedienelemente benutzt. Nachdem sich der Lernende über die Winzigkeit der Orchideensamen bereits klar geworden ist, geht diese Webseite einen Abstraktionsschritt weiter und präsentiert eine Strukturzeichnung eines Orchideensamens (*Cypripedium calceolus*), die den einfachen Bau aus äußerer Samenschale (Testa) und Embryo deutlich aufzeigt. Da diese Abbildung für das Verständnis sehr bedeutsam ist, wurde sie auf die linke Seite platziert und durch interaktive Textfelder entsprechend kommentiert. Das Informations-Symbol weist den Betrachter darauf hin, den Mauszeiger über die wabenförmige Struktur (Testa) und das kugelartige Gebilde (Embryo) zu bewegen, um wichtige zusätzliche Details einzublenden. Aktiviert der Benutzer die Verknüpfung *Abbildung*, so erhält er die Literaturangabe des Buches, aus dem diese didaktisch reduzierte Zeichnung stammt. Im rechten Textteil werden „technische Daten“ wie Größe, Gewicht und Anzahl der Orchideensamen angegeben und darauf hingewiesen, dass der Pilz als Energiequelle der jungen Orchidee zu betrachten ist. Dieser wichtige Aspekt ist als kurzer Merksatz fixiert und direkt unter der Überschrift dieser Seite angeordnet. So fällt er sofort ins Auge und kann gut verinnerlicht werden. Über die Navigationstaste gelangt der Benutzer zur nächsten Seite.

The screenshot shows a web browser window with the following content:

- Browser Title:** Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau
- Address Bar:** http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/
- Navigation Menu:** Home, Lernkontrolle, Lexikon, Wegweiser, Literatur, Links, Autor
- Section Header:** Bau der Orchideensamen
- Merke:** Der Pilz ist hauptsächlich während der Keimlingsentwicklung die **Energiequelle** der jungen Orchidee.
- Diagram:** A detailed line drawing of an orchid seed, showing the outer shell (testa) and the internal embryo.
- Caption:** **i** Abbildung: Samen von *Cypripedium calceolus*. Länge des kleinen Samens: 1,3 mm
- Text:** Die **winzigen** Samen der Orchideen werden nur 0, 25 bis 1, 2 mm lang und 0, 09 bis 0, 27 mm breit. Ihr Gewicht beträgt zwischen 0, 3 und 14 µg (1 µg = 0, 001 mg). 100 000 Samen wiegen ungefähr 1 g.
- Text:** Jede Fruchtkapsel enthält 1 300 bis 4 Millionen Samen. Aufgrund dieser Masse sind Samen nur **sehr einfach** gebaut (vgl. Bild).
- Text:** Da die Samen von Natur aus unzureichend ausgestattet sind, sind sie während ihrer Entwicklung auf eine **Energieversorgung** durch Pilzhyphen angewiesen.
- Navigation:** zurück, weiter
- Status Bar:** Fertig, Internet

Abb. 4-17 **Bau der Orchideensamen.** Nach einer Veranschaulichung der Größe erhält der Lernende hier Informationen über die „technischen“ Daten der Orchideensamen. Die Bestandteile des Samens sind über in die Abbildung implementierte interaktive Textfelder abrufbar.

4.2.4.4.3 Samenkeimung bei Orchideen

Im Gegensatz zu den bisherigen Webseiten zeichnet sich die Präsentation der *Samenkeimung bei Orchideen* durch eine andere Struktur aus. Außer dem Merksatz, der sich ebenfalls direkt unter dem Seitentitel befindet und betont, dass die Samenkeimung der Orchideen auch ohne die Hilfe von Mykorrhizapilzen erfolgen kann, ist kein statischer Textteil zu Informationszwecken vorhanden. Der als Link eingesetzte Begriff *Protokorm* führt den Benutzer in das Lexikon. Dort wird dieser für die Samenkeimung der Orchideen typische Keimkörper näher beschrieben. Im Arbeitsbereich wird der Lernende mit vier verschiedenen Photographien konfrontiert, die von links nach rechts angeordnet sind und die Samenkeimung in vier Stadien unterteilen. Die einzelnen Phasen sind durch die über den Abbildern platzierten Ziffern gut voneinander zu unterscheiden. Auf dem ersten Bild sind zwei Samen von *Listera cordata* zu sehen, die den Ausgangspunkt der Keimung repräsentieren. Die Struktur dieser Samen ist den Lernenden von der Zeichnung auf der Webseite *Bau der Orchideensamen* bereits bekannt und wird durch diese realistische Abbildung nochmals konkretisiert. Die Quellung der Samen als zweite Phase der Samenkeimung wird mit dem selben Photo dargestellt.



Abb. 4-18 **Samenkeimung bei Orchideen.** Die Samenkeimung wird mit Hilfe von vier Abbildungen veranschaulicht, die die entscheidenden Phasen dieses Prozesses zeigen. Der Benutzer kann Informationen über das jeweilige Bild abrufen, indem er seinen Mauszeiger über die entsprechende Abbildung bewegt („Rollover-Technik“).

Die Abbildung wurde zuvor in einem Bildbearbeitungsprogramm mit angedeuteten Bruchstellen versehen, die das Aufreißen der Samenschale demonstrieren sollen. Für die Darstellung des dritten Stadiums eignet sich ein Photo, das den Embryo aus einer *Dactylorhiza majalis* zeigt. Diese Orchidee ist dem Lernenden bereits als Photographie im zweiten Kapitel vorgestellt worden. Ihr Name ist daher bereits geläufig. Mit diesem Bild soll verdeutlicht werden, dass sich der Keimling der Orchidee, das Protokorm, aus dem im Samen enthaltenen Embryo entwickelt. Zur Veranschaulichung der letzten Phase der Samenkeimung wurde eine Photographie eines Protokorms (*Dactylorhiza majalis*) gewählt. Darauf ist nicht nur die birnenförmige Gestalt des Keimlings, sondern auch die als Rhizoide bezeichneten Wurzelhärchen zu erkennen, durch die das Protokorm in der Regel infiziert wird. Die Pilzhyphen sind ebenfalls als ganz dünne Fäden auf dem Photo zu sehen. Alle Photos sind durch einen Link mit dem Abbildungsverzeichnis verbunden. Über Ersatztext kann aber auch ein Schnellinfo über den jeweiligen Bildnachweis abgerufen werden. Um die einzelnen Abbildungen angemessen beschreiben und erläutern zu können, wurde die sogenannte *Rollover*- oder *Mouseover*-Technik eingesetzt, auf die mit Hilfe des Informations-Symbol hingewiesen wird. Bewegt der Benutzer den Mauszeiger über ein Photo, so wird das zunächst sichtbare Bild ausgeblendet und ein aufgehelltes Abbild erscheint, das die jeweilige Phase kurz mit Text beschreibt. Auf diese Weise kann der Benutzer zwischen Bild und Text hin und her wechseln bis er die einzelnen Phasen der Samenkeimung der Orchideen verstanden und behalten hat.

4.2.4.4 Pilzinfektion des Orchideenkeimlings

Die Webseite *Pilzinfektion des Orchideenkeimlings* ist ähnlich aufgebaut wie die vorhergehende Seite. Unter der Überschrift erscheint zunächst statischer Text, der sich über die gesamte Bildschirmbreite erstreckt. Darin wird betont, dass das Protokorm für weiteres Wachstum auf eine Pilzinfektion angewiesen ist. Zudem wird darauf hingewiesen, dass diese Infektion mit gewissen Schwierigkeiten verbunden ist. Der zentrale Begriff *Protokorm* sowie *Kohlenhydrate* sind als Links aktivierbar und im Lexikon verständlich erklärt. Unter der Textpassage sind drei Waage-Zeichnungen zu finden, die die unterschiedlichen Interaktionen zwischen Orchidee und Pilz anschaulich repräsentieren sollen. Auf dem ersten Bild ist das „Überwiegen“ des Pilzes, das zum Protokormtod führt, dargestellt. Die zweite Abbildung soll durch das Übergewicht des Protokorms verdeutlichen, dass sie sich selbst schadet, wenn sie den Pilz durch Verdauung oder pilzhemmende Stoffe zu sehr abwehrt. Auf dem dritten Bild steht die Waage schließlich im Gleichgewicht. Dadurch soll zum Ausdruck gebracht werden, dass sich

eine stabile Symbiose nur einstellen kann, wenn zwischen den beiden Partnern Pilz und Orchidee ein ausgeglichenes Kräfteverhältnis besteht. Auch in diesem Fall wird für eine sprachliche Erklärung der einzelnen Abbildungen wiederum die *Rollover*-Technik eingesetzt. So erhält der Benutzer die für ein Verständnis notwendigen Informationen, sobald er den Mauszeiger auf das entsprechende Bild bewegt. Unter der dritten Abbildung (Gleichgewicht) findet sich darüber hinaus eine Verknüpfung zu der Webseite, auf der eine stabile und funktionstüchtige Pilzsymbiose dargestellt wird. Diese Seite kann jedoch auch mit der normalen „weiter“-Taste am linken unteren Bildschirmrand erreicht und angesteuert werden.

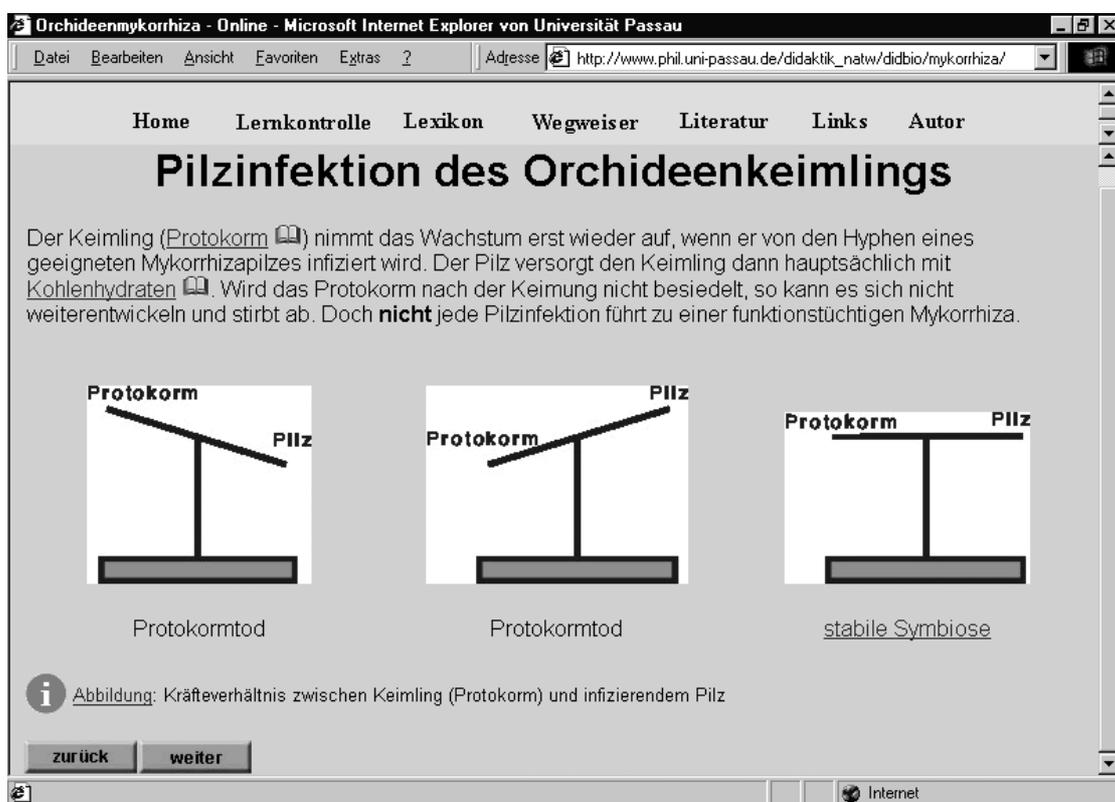


Abb. 4-19 **Pilzinfektion des Orchideenkeimlings**. Mit Hilfe eines Waage-Modells soll gezeigt werden, dass zwischen Orchidee und Pilz ein physiologisches Gleichgewicht herrschen muss, damit ein symbiotisches Zusammenleben möglich wird. Nähere Informationen befinden sich hinter den einzelnen Abbildungen und können durch Mauspositionierung aktiviert werden.

4.2.4.4.5 Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling

Auf der Webseite *Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling* soll den Lernenden bewusst werden, dass bei einem ausgeglichenen Kräfteverhältnis zwischen den beiden Partnern die Pilzhyphen in das Keimlingsgewebe eindringen und es vom Bodensubstrat aus mit Nährstoffen versorgen. Zu diesem Zweck ist diese Seite wiederum in einen Bild- und einen Textteil gegliedert. Mit statischem Text auf der rechten Seite wird dem Benutzer zunächst der Ort der Pilzinfektion (Rhizoid oder Suspensor) vermittelt. Neben einer Erläuterung der Folgereaktion im Zellinneren des Keimlingsgewebes (Pelotonbildung) erhält der Lernende zudem Informationen über die Ernährung des Keimlings. Es wird schließlich darauf hingewiesen, dass eine Pilzverdauung auch im Keimlingsgewebe stattfindet.



The screenshot shows a web browser window titled "Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau". The address bar shows "http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/". The page has a navigation menu with links: Home, Lernkontrolle, Lexikon, Wegweiser, Literatur, Links, Autor. The main heading is "Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling". Below the heading is a microscopic image of a seedling. To the right of the image is text explaining the symbiotic relationship. Below the image is a caption: "Abbildung: Keimling einer Laelio-Cattleya-Hybride (Länge: 0,45 mm)". At the bottom of the page are two buttons: "zurück" and "weiter".

Die Pilzhyphne wächst durch Rhizoide oder aber das **Suspensor**-Ende in den Keimling. Im Inneren der Zellen entstehen **Hyphenknäuel** (Pelotone).

Der Pilz kann den Keimling nun mit **Kohlenhydraten** versorgen, die er als Saprophyt aus dem Boden bezieht und über seine Hyphen in den Keimling transportiert.

Nach wenigen Tagen wird der Pilz im Zellinneren aufgelöst bzw. verdaut. Weitere Pilzinfektionen können folgen.

Abbildung: Keimling einer Laelio-Cattleya-Hybride (Länge: 0,45 mm)

zurück weiter

Abb 4-20 **Stabile Symbiose zwischen Pilz und Keimling**. Das ausgeglichene Kräfteverhältnis wird durch eine Zeichnung eines infizierten Keimlings verdeutlicht. Über interaktive Textfelder können die intrazellulären Strukturen der Abbildung abgerufen werden.

Der in der Überschrift erscheinende Ausdruck *Symbiose* sowie die beiden Fachbegriffe *Suspensor* und *Peloton* sind als Glossar-Verknüpfung (mit Buch-Symbol) konzipiert und führen den Benutzer bei Mausklick in das Lexikon, in dem jeweils eine entsprechende Definition nachzulesen ist. Auf der linken Bildschirmseite findet sich eine häufig in der Fachliteratur aufgeführte Zeichnung, die einen Keimling einer Laelio-Cattleya-Hybride zeigt. Auf dieser Abbildung kann man gut erkennen, dass dieser keulenförmige und 0,45 mm lange Orchideen-Keimkörper nur aus wenigen Zellen besteht und bereits fadenförmige Pilzstrukturen im

Inneren der basalen Zellen aufweist. Das Informations-Symbol weist den Benutzer darauf hin, den Mauszeiger vor allem über die fadenförmigen Strukturen des Keimlings zu bewegen. Dadurch kann er drei verschiedene interaktive Textfelder einblenden, die Zusatzinformationen liefern und diese Abbildung dadurch verständlicher machen. Der Ersatztext des Links Abbildung zeigt den Autor der Zeichnung an; bei Mausklick kann der Benutzer auch die exakte Literaturangabe abrufen. Mit Hilfe der „weiter“-Taste gelangt man schließlich zur nächsten Seite.

4.2.4.4.6 Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotrophie

Auf den ersten Blick ist die Webseite *Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotrophie* weniger attraktiv, da sie keine Abbildungen enthält, sondern nur aus einzelnen Textbausteinen besteht. Die Dominanz dieser Darstellungsform ist damit zu erklären, dass auf dieser Seite im Grunde nur abstrakte Zusammenhänge und grundlegende Fachbegriffe vermittelt werden sollen.

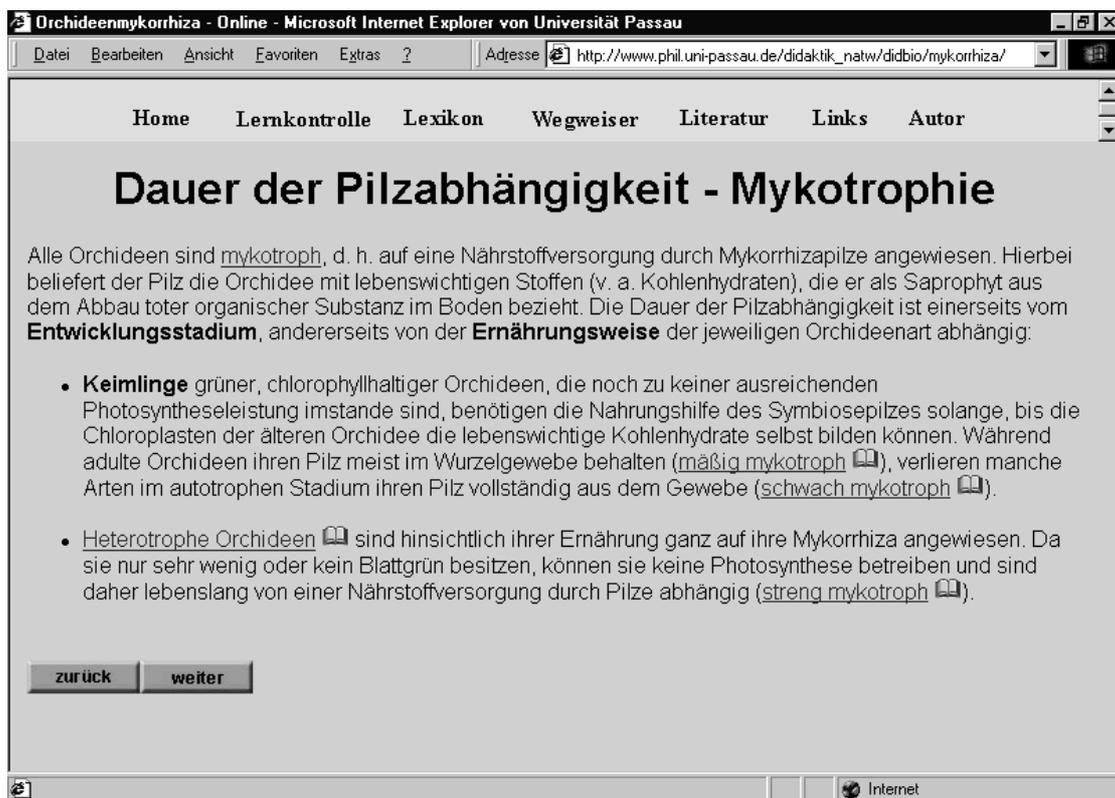


Abb. 4-21 **Dauer der Pilzabhängigkeit - Mykotrophie.** Da auf dieser Webseite nur abstrakte Zusammenhänge und Beziehungen geschildert werden, wurde auf Abbildungen verzichtet. Hier wird deutlich, dass besonders Keimlinge und Heterotrophe Orchideen eine Ernährungshilfe durch Pilze benötigen.

In einem ersten Textabschnitt, der sich quer über den Bildschirm erstreckt, wird der Betrachter auf die Mykotrophie aller Orchideen hingewiesen und mit einer entsprechenden Definition konfrontiert. Durch Fettdruck wird betont, dass die Pilzabhängigkeit sowohl durch das Entwicklungsstadium als auch durch die Ernährungsweise der jeweiligen Orchideenart determiniert wird. Der Querverweis *mykotroph* verbindet den Betrachter nicht mit dem Lexikon (obwohl der Begriff darin enthalten ist), sondern, wie durch Ersatztext kommentiert wird, mit der nächsten Webseite, die sechs verschiedene Orchideen unterschiedlicher Mykotrophiegrade abbildet. Durch die Bereitstellung dieser Verknüpfungsmöglichkeit können frei durch das Programm navigierende Benutzer dazu veranlasst werden, das sachliche Informationsangebot dieser Seite wahrzunehmen. Unter dem einleitenden Textabschnitt folgen zwei weitere Passagen, die sich auf die beiden Abhängigkeitskriterien beziehen. Im ersten Abschnitt wird der Lernende aufgeklärt, dass Orchideen vor allem während ihrer heterotrophen Keimlingsentwicklung auf eine Ernährungshilfe durch Mykorrhizapilze angewiesen sind. Obwohl eine Differenzierung in *mäßig* und *schwach mykotrophe* Arten explizit im Text erklärt wird, besteht zudem die Möglichkeit, zusätzliche Informationen über die beiden in das Lexikon führenden Querverweise zu gewinnen. Die zweite Textpassage verdeutlicht, dass besonders chlorophyllfreie (heterotrophe) Orchideen lebenslang auf die Nahrungshilfe der Pilze angewiesen sind, da sie zu keiner bzw. keiner ausreichenden Photosyntheseleistung imstande sind. Blattgrünlose Arten werden auch als *Heterotrophe Orchideen* bezeichnet. Dieser Ausdruck ist als Verknüpfung gestaltet und liefert wichtige Einzelheiten im Lexikon. Der Fachbegriff *streng mykotroph* ist ebenfalls mit dem Lexikon verlinkt und ermöglicht dem Benutzer bei Mausklick eine ausführliche Erläuterung.

4.2.4.4.7 Mykotrophiegrade und typische Vertreter

Nach einem weniger motivierenden, aber sehr wichtigen Informationsangebot erscheint mit *Mykotrophiegrade und typische Vertreter* eine Webseite, die sehr ansehnlich gestaltet ist und auch mehrere Interaktionsmöglichkeiten für den Benutzer bereitstellt. Auf dieser Seite wird eine dreispaltige Tabelle präsentiert, die nicht nur die drei verschiedenen Mykotrophiegrade (streng - mäßig - schwach mykotroph), sondern auch sechs unterschiedliche Orchideenphotos enthält. In der ersten Spalte ist als Überschrift der Mykotrophiegrad *Streng (obligat) mykotroph* aufgeführt. Dieser Ausdruck ist als maussensitiver Bereich gestaltet und liefert dem Benutzer eine genaue Definition in Form eines Textfeldes, sobald er den Mauszeiger über diesen Abhängigkeitsgrad bewegt. Darunter finden sich zwei Photographien von der Vogel-

nestwurz (*Neottia nidus-avis*) und dem Violetten Dingel (*Limodorum abortivum*). Diese beiden Orchideen wurden ausgewählt, da sie typische Vertreter streng mykotropher Arten repräsentieren. Die zweite Spalte enthält den Mykotropiegrad *Mäßig (fakultativ) mykotroph*. Der Benutzer kann auch in diesem Fall eine Begriffsbestimmung über ein interaktives Textfeld abrufen. Als exemplarische Beispiele sind das Helm-Knabenkraut (*Orchis militaris*) sowie die Zweiblättrige Waldhyazinthe (*Platanthera bifolia*) in die Tabelle integriert. In der dritten Spalte, der den Abhängigkeitsgrad *Schwach mykotroph* umfasst und mittels Textfeld kommentiert wird, werden der Frauenschuh (*Cypripedium calceolus*) und das Große Zweiblatt (*Listera ovata*) abgebildet. Sämtliche Photographien werden als kleine Vorschaubilder (*thumbnails*) präsentiert. Sie führen den Benutzer bei Mausklick auf eine separate Webseite, auf der die entsprechende Orchidee vergrößert dargestellt und in Bezug auf ihren Mykotropiegrad kurz erläutert wird. Mit Hilfe einer „zurück“-Taste gelangt der Lernende wieder auf die Übersichtsseite *Mykotropiegrade und typische Vertreter* zurück und kann die nächste Orchideen-Vergrößerung durch Mausklick auf das Photo aufrufen und betrachten.



Abb. 4-22 **Mykotropiegrade und typische Vertreter**. Die drei verschiedenen Abstufungen der Pilzabhängigkeit werden durch verkleinerte Vorschaubilder einheimischer Orchideenarten visualisiert (pro Mykotropiegrad zwei Vertreter). Interessiert sich der Betrachter für eine bestimmte Art, so muss er nur auf das entsprechende Photo klicken und er erhält eine Bildvergrößerung der jeweiligen Orchidee.

Obwohl das Informations-Symbol Auskünfte über die verschiedenen Interaktionsmöglichkeiten (Abrufen der Definitionen, Vergrößerung der Photos) erteilt, wird der Benutzer bei jedem einzelnen Vorschaubild auch durch Ersatztext auf die Möglichkeit der Bildvergrößerung hingewiesen. Der mit dem Link *Abbildungen* in Zusammenhang stehende Ersatztext teilt dem Benutzer schließlich mit, dass sämtliche Photos vom Autor selbst erstellt wurden. Mit der programminternen „weiter“-Taste gelangt der Benutzer nicht zu den einzelnen Abbildungen, sondern, wie im Ersatztext erläutert wird, auf die erste Seite des nächsten Kapitels *Struktur und Funktion*, das durch seinen hellblauen Hintergrund sofort auffällt.

4.2.4.5 Kapitel 4: Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza

Das vierte und letzte Kapitel von „Orchideenmykorrhiza-Online“ ist ebenso wie der dritte Lernabschnitt relativ umfangreich gestaltet, da nicht nur typische Strukturen aufzuzeigen sind, sondern auch verschiedene Prozesse wie Pilzinfektion und Nährstoffversorgung in adulten Orchideen vermittelt werden sollen. Das Kapitel *Struktur und Funktion der Orchideenmykorrhiza* ist an seiner hellblauen Hintergrundfarbe zu erkennen und besteht aus **zwölf** einzelnen Bildschirmseiten, die nun auch einfache Animationen als Darstellungsformen enthalten. Im Folgenden werden die Bildschirmseiten *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln*, *Pilzinfektion - Animation*, *Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone*, *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz*, *Grenzfläche - Animation*, *Pilzverdauung - Phagozytose*, *Der Pilz als Nährstoff-Pipeline*, *Nährstoffaufnahme aus dem Boden*, *Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen*, *Stoffaustausch zwischen den Partnern*, *Stoffaustausch im Normalfall* sowie *Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee* beschrieben und mit entsprechenden Abbildungen dokumentiert.

4.2.4.5.1 Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln

Der Übergang vom dritten in das vierte Kapitel *Struktur und Funktion* erfolgt wiederum sehr abrupt und wird nur durch Ersatztext der Navigationskomponente angekündigt. Der Beginn des neuen Abschnitts, in dem die Mykorrhiza adulter Orchideen thematisiert wird, ist aber dennoch durch den Wechsel von orangen auf hellblauen Hintergrund deutlich zu erkennen. Im vierten Kapitel gelangt der Lernende zunächst auf die Webseite *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln*, die als Text-Bild-Kombination konzipiert ist. Auf der rechten Seite befindet sich statischer Text, mit dessen Hilfe einerseits die endotrophe Art der Orchideenmykorrhiza hervorgehoben wird, andererseits der Ablauf der Pilzinfektion sowie die Pilzverdauung kurz erläutert werden. Während der Link *Pilzverdauung* den Benutzer mit einer programminternen Webseite verknüpft, beinhaltet der Textabschnitt auch den mit einer Filmspule gekennzeichneten Querverweis *Pilzinfektion*. Aktiviert der Lernende diese Verknüpfung, so gelangt er auf eine Seite, auf der der bereits sprachlich dargelegte Prozess der Pilzinfektion mittels einer Animation zusätzlich visuell veranschaulicht wird. Auf der linken Seite wird eine (mit dem Programm Corel Draw) selbsterstellte Schemazeichnung abgebildet, die einen Ausschnitt aus einer pilzinfizierten Orchideenwurzel zeigt. Die Zeichnung ist stark vereinfacht und weist daher nur eine reduzierte Zahl der Wurzelrindenschichten auf. Anhand dieser informativen

Abbildung kann der Verlauf der Pilzinfektion in adulten Orchideen visuell nachvollzogen werden. Der als schwarze Linie dargestellte Pilz dringt durch das einzellige Wurzelhaar (Rhizoid) in das Zell-Lumen des Orchideengewebes ein, verzweigt sich in den subepidermalen Schichten (Pilzwirtschaft) zunächst locker und bildet schließlich dichte Hyphenknäuel oder Pelotone in den tieferen Cortexzellen aus. Unverdaubare Reste sind als schwarze Klumpen in einzelnen Zellen erkennbar.

The screenshot shows a web browser window with the address bar displaying 'http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/'. The page title is 'Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln'. The main content includes a diagram of a root cross-section with fungal hyphae and pelotons, and text explaining the process of endotrophic mycorrhizal infection and its effects on the orchid's cortex cells.

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln

Die Orchideen-Pilz-Vergesellschaftung ist eine **endotrophe Mykorrhiza**, da die Pilzhyphen in das Innere der Wurzelrindenzellen (Cortex) eindringen und sich darin ausbreiten.

Die **Pilzinfektion** erfolgt meist durch einzellige Wurzelhaare, die Rhizoide. In den subepidermalen Zellen verzweigen sich die Pilzfäden sehr locker. Erst in den tieferen Cortexzellen bilden sich dichte Hyphenknäuel, sog. **Pelotone**, aus. Sie sind die typischen Strukturen der Orchideenmykorrhiza.

Nach 1-2 Tagen werden die Pelotone aufgelöst bzw. verdaut, so dass nur noch Restklumpen in den Zellen übrig bleiben. Die **Pilzverdauung** ist entweder als Abwehrstrategie der Orchidee gegen den Pilz oder aber als eine Methode zur Freisetzung der in die Orchidee transportierten Stoffe zu verstehen.

Abbildung: Wurzelrindengewebe einer Orchidee, das von einer Pilzhyphe infiziert wird.

zurück weiter

Abb. 4-23 **Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln**. Anhand einer vereinfachten Zeichnung vom Wurzelrindengewebe einer Orchidee werden die intrazellulären Pilzstrukturen aufgezeigt. Die Informationen sind hinter maussensitiven Bildbereichen verborgen und können vom Lernenden abgerufen werden. Eine Animation über die Pilzinfektion ist im Textbereich zu aktivieren (Symbol Filmspule). Zwei rote Rechtecke in der Abbildung führen den Betrachter einerseits zu einer Mikroskop-Aufnahme von Pelotonen, andererseits zu einer Animation über Vorgänge zwischen Pilz und Orchideenzelle.

Damit die auf den ersten Blick sehr abstrakte Zeichnung ihren enormen Informationsgehalt vermitteln kann, wurde sie in mehrere maussensitive Bereiche eingeteilt, die vom Benutzer abgerufen werden können. Das Informations-Symbol weist den Lernenden darauf hin, den Mauszeiger über die einzelnen Zellschichten zu bewegen, um bildimmanente Einzelheiten in Form interaktiver Textfelder zu erhalten. Zudem können die beiden rot umrahmten Rechtecke (klein und groß) angeklickt werden. Sie sind als Link gestaltet und teilen dem Lernenden den Zielort durch Ersatztext kurz mit. Aktiviert man das kleine Rechteck, so gelangt man auf die

Webseite *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz*, auf der feinstrukturelle Prozesse zwischen den beiden Partnern erläutert werden. Diese Verknüpfung wurde in die Abbildung integriert, damit sich der Benutzer eine grobe Vorstellung machen kann, wo diese Wechselbeziehung überhaupt stattfindet (nämlich sobald der Pilz in die Orchideenzelle eindringt). Diese Seite wird bei linearer Navigation durch das Lernprogramm aber ebenso erreicht. Ein Mausklick auf das größere Rechteck führt den Benutzer auf die Seite *Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone*. Diese Bildschirmseite zeigt eine Elektronenmikroskop-Aufnahme von Pelotonen und kann nur von dieser ersten Kapitelseite sowie von der Seite *Pilzinfektion - Animation* angesteuert werden. Der *Abbildungs*-Link deutet durch Ersatztext auf die Erstellung der Zeichnung durch den Autor hin. Folgt man schließlich der programminternen „weiter“-Taste, so wird man mit der nächsten Seite *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz* verbunden. Zunächst sollen jedoch zwei Webseiten besprochen werden, die vor allem über diese erste Seite zu erreichen sind.

4.2.4.5.2 Pilzinfektion - Animation

Die Webseite *Pilzinfektion - Animation* ist nur von der ersten Kapitelseite *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln* zu erreichen. Sie ist zweiteilig aufgebaut und enthält neben statischem Text auf der rechten Seite auch eine einfache Animation (erstellt mit Corel Rave 1.0), die den Ablauf der Pilzinfektion in drei Phasen visualisieren soll (vgl. Abb. 3-8). Als Ausgangsbild oder Phase 1 wurde der bereits bekannte Ausschnitt der pilzinfizierten Orchideenwurzel gewählt. Es sind zwar noch Restklumpen von vorhergehenden Infektionen im Wurzelgewebe enthalten, der infizierende Pilz hat jedoch die Orchidee noch nicht penetriert. Im Laufe der ersten Phase dringt der Pilz durch ein Rhizoid in das Orchideengewebe ein und verzweigt sich. In der zweiten Phase breitet sich der Endophyt weiter aus und bildet lockere Knäuel in der subepidermalen Cortexschicht. Dieser Teil wird als „Pilzwirtschaft“ bezeichnet, da der Symbiont hier lebend und physiologisch aktiv bleibt. In der dritten und letzten Phase bildet der Pilz schließlich dicht vernetzte, intrazelluläre Hyphenknäuel oder Pelotone. Diese für die Orchideenmykorrhiza so typischen Strukturen werden nach ein bis zwei Tagen wieder aufgelöst und verdaut, so dass nur noch Restklumpen in der Wurzelzelle übrig bleiben. Mit Hilfe der interaktiven Bedienelemente am unteren Bildrand kann der Benutzer die Animation starten, anhalten (z. B. jede einzelne Phase im Pause-Modus betrachten) und beliebig lange wiederholen bis er die drei Phasen der Pilzinfektion nachvollzogen und verstanden hat. Die Animation soll primär dazu beitragen, den bereits bekannten Infektionsprozess zu verin-

nerlichen und mental zu verarbeiten. Auf der rechten Seite werden die einzelnen Stadien nur kurz beschrieben, um die Konzentration auf den visuellen Prozess nicht zu beeinträchtigen. Zudem wurde der Ablauf der Pilzinfektion bereits auf der vorhergehenden Webseite präsentiert und vermittelt. Das Kleingedruckte bezieht sich zwar nicht mehr auf die Animation, es wird aber zum besseren Verständnis zusätzlich noch aufgeführt. Da auch auf dieser Seite die Pelotonbildung zu sehen ist, verzweigt von hier aus ebenfalls ein Link zu einer Elektronenmikroskop-Aufnahme der intrazellulären Hyphenknäuel. Während das Informations-Symbol Auskünfte über mögliche Interaktionen erteilt, ermöglicht der Link *Windows Media Player*, die zum Ansehen der Animation notwendige Software vom Internet herunterzuladen. Mit der „zurück“-Taste gelangt man schließlich wieder zu *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln*.

4.2.4.5.3 Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone

Die Webseite *Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone* ist nicht über die programminternen Schaltflächen zu erreichen, sondern kann nur von der ersten Kapitelseite *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln* oder aber von der *Pilzinfektion - Animation* aus erreicht werden. Da diese Seite nur dazu dient, eine realistische Vorstellung von Pelotonen zu vermitteln, enthält sie neben der Überschrift nur eine Elektronenmikroskop-Aufnahme, auf der mehrere dieser typischen Hyphenknäuel in einem Protokorm von *Orchis morio* zu sehen sind. Der im Bild links unten befindliche schwarze Balken repräsentiert den Maßstab (Scale-Bar) und verdeutlicht, dass diese Pelotone nur etwa 100 μm bzw. 0,1 mm lang sind. Das Informations-Symbol verrät, dass sich hinter der Abbildung weitere Informationen verbergen. Bewegt man den Mauszeiger in das Bild, so wird eine aufgehellte Darstellung des Photos eingeblendet, das die Elektronenmikroskop-Aufnahme mit einem Textabschnitt erläutert (*Rollover-* oder *Mouseover*-Effekt). Der Betrachter erfährt dadurch, dass die Pelotonbildung bereits 29 Stunden nach der Infektion einsetzen kann und eine Pilzverdauung bereits nach etwa 40 Stunden möglich ist. Zudem werden mögliche Ursachen der Pilzverdauung aufgeführt. Die Verknüpfung *Abbildung* gibt mittels Ersatztext an, aus welcher Literatur die abgebildete Aufnahme stammt. Im Abbildungsverzeichnis wird schließlich eine genaue Literaturangabe aufgelistet. Über den Button „zurück“ gelangt der Benutzer wiederum auf die erste Kapitelseite.

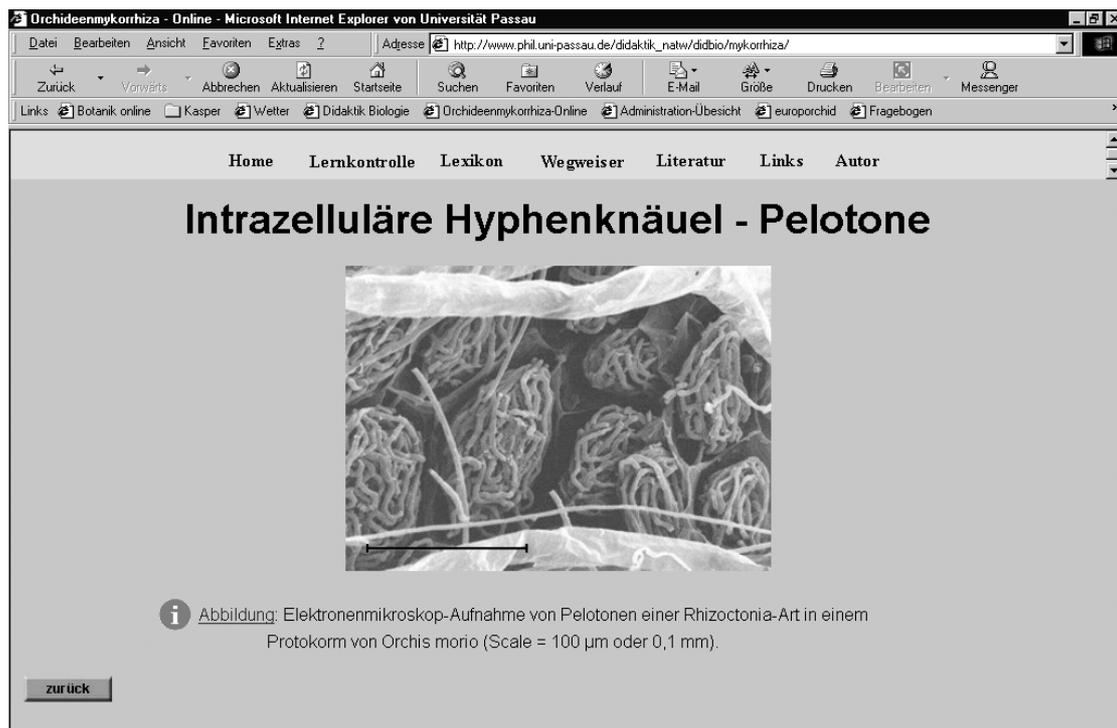


Abb. 4-24 **Intrazelluläre Hyphenknäuel - Pelotone**. Um die Vorstellung über die typischen Pelotone der Orchideenmykorrhiza zu konkretisieren, wurde die vorhergehende Zeichnung mit einer Mikroskop-Aufnahme verknüpft. Einzelheiten und Informationen sind hinter der Abbildung verborgen und können durch Mauspositionierung eingeblendet werden („Rollover-Technik“).

4.2.4.5.4 Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz

Die Seite *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz* erreicht man über *Mikroskopische Strukturen in den Wurzeln*, indem man entweder die „weiter“-Taste aktiviert oder aber den bildinternen Link (rotes Rechteck) dieser Seite anklickt. Das Informationsangebot auf dieser Seite ist als Text-Bild-Kombination gestaltet. Der Textabschnitt dominiert hierbei, da komplexe feinstrukturelle und somit sehr abstrakte Wechselbeziehungen zwischen Orchidee und Pilz thematisiert werden. Auf der linken Bildschirmseite sieht sich der Betrachter drei Textpassagen gegenübergestellt, die ihn über die Entstehung, Eigenart und möglichen Zweck (z. B. Nährstofftransfer) der Grenzfläche (*interface*) zwischen Orchidee und Pilz informieren. Ungeläufige Ausdrücke wie *Zytoplasma*, *Mykorrhizaformen* und *Pilzverdauung* sind als Glossar-Link mit Buch-Symbol gekennzeichnet und liefern bei Bedarf eine ausführliche Erklärung. Zentrale und für das Verständnis wichtige Begriffe werden durch Fettdruck visuell hervorgehoben. Die rechte Bildschirmseite zeigt die Abbildung einer schematisierten Orchideenzelle, die von einer Pilzhyphe infiziert wird. Die selbsterstellte Zeichnung stellt eine stark vereinfachte Pflan-

zelle dar, die lediglich aus den farbig gekennzeichneten Teilen Zellwand (gelb), Zytoplasma (blau) und Plasmalemma (schwarz) besteht. Die rot markierte Pilzhyphe hat bereits die Zellwand penetriert und das Plasmalemma, das das Wirtszytoplasma umgibt, zum Einstülpen gebracht. Das Plasma von Orchidee und Pilz treten niemals in direkten Kontakt, da sie stets durch eine grau dargestellte Grenzschrift voneinander getrennt sind. Obwohl die Bestandteile der Zeichnung durch eine statische Bildlegende kommentiert werden, kann der Benutzer auch aktiviert werden, indem er die interaktiven Textfelder der Zeichnung abrufen. Die Möglichkeit zu dieser Interaktion wird dem Lernenden durch das Informations-Symbol neben dem *Abbildungs*-Link mitgeteilt. Nachdem sich der Benutzer mit den abgebildeten Strukturen vertraut gemacht hat, kann er über einen mit einer Filmspule gekennzeichneten Querverweis auch eine anschauliche Animation zur Entstehung der Grenzfläche aufrufen.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau
 Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/
 Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz

Abbildung: Schematisierte Orchideenwurzelzelle, die von einem Pilz infiziert wird.

Beim Eindringen der Pilzhyphe in die Wurzelzelle kommt es zu **keinem** direkten Kontakt zwischen dem Pilz und dem **Zytoplasma** der Orchidee. Das Plasmalemma, die Abschlußmembran des Wirtszellplasmas, stülpt sich an der Eintrittsstelle der Pilzhyphe nach innen. Die Membran umkleidet die Hyphe wie ein Handschuh, ohne vom Pilz dabei durchstoßen zu werden ([Animation](#)).

Zwischen dem Plasmalemma der Orchideenzelle und der Zellmembran der Pilzhyphe entsteht eine **Grenzfläche** ("interface"). Da sich die Hyphen im Zellinneren stark verzweigen, entsteht eine sehr große Oberfläche dieser Grenzflächen-Matrix.

Andere **Mykorrhizaformen** (z. B. VAM) nutzen eine derartige Grenzschicht zum **Nährstoffaustausch**. Bei der Orchideenmykorrhiza wird die **Pilzverdauung** als eine Methode des Nährstofftransfers zwischen Orchidee und Pilz angesehen. Untersuchungen zeigen aber, dass ein Stoffaustausch auch über eine **intakte Grenzfläche** erfolgen kann.

zurück weiter

- = Pilzhyphe
- = Zellwand einer Wurzelzelle der Orchidee
- = Plasmalemma, das das Zytoplasma der Orchideenzelle umgibt.
- = Zytoplasma der Wurzelzelle der Orchidee
- = Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz

Abb. 4-25 **Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz.** Auf dieser Webseite wird die Entstehung einer Grenzflächen-Matrix zwischen Pilz und Orchidee beschrieben. Der linke Textteil, der die abstrakten Vorgänge erläutert, wird durch eine einfache Schemazeichnung einer infizierten Wurzelzelle ergänzt. Nicht nur mittels einer statischen Legende, sondern auch durch interaktive Textfelder können die Namen der einzelnen Zellbestandteile in Erfahrung gebracht werden. Über einen Link im Textteil (Symbol Filmspule) kann auch eine Animation über diesen intrazellulären Vorgang angesteuert werden.

4.2.4.5.5 Grenzfläche - Animation

Der Benutzer kann die animierte Graphik *Grenzfläche - Animation* nur von der vorhergehenden Seite *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz* ansteuern. Die Animation und ihre dazugehörigen Bedienelemente befinden sich auf der linken Bildschirmseite, wohingegen der statische Text auf der rechten Seite platziert ist. Mit Hilfe dieser bewegten Graphik soll versucht werden, die Entstehung der Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz in drei Phasen zu verdeutlichen. Als Ausgangspunkt wird dem Lernenden die (bereits bekannte) schematisierte Pflanzenzelle präsentiert; die rote Pilzhyphe steht mit der Zelle noch nicht in Kontakt. Beim Start der Animation bewegt sich die Hyphe auf die Zelle zu und durchdringt noch während der ersten Phase die Zellwand der Orchidee. In der zweiten Phase kann man bereits gut erkennen, wie sich das Wirtsplasmalemma nach innen stülpt, die Pilzhyphe umgibt, und dabei die grau gefärbte Grenzfläche ausgebildet wird. Während der dritten Phase dringt der Pilz lediglich tiefer in die Zelle ein und vergrößert dadurch die Grenzschicht zwischen Pilz und Orchidee noch zusätzlich. Auch in diesem Fall kann der Lernende die bewegte Graphik beliebig oft abspielen oder in bestimmten Phasen anhalten, um die aktuelle Darstellung genau zu studieren. Mit Hilfe dieser Animation kann sich der Benutzer nicht nur den Entstehungsprozess der Grenzfläche sehr gut vorstellen, sondern auch realisieren, dass beide Partner niemals miteinander in direkten Kontakt treten. Da für diese Darstellungsform der *Windows Media Player* benötigt wird, findet sich auf dieser Seite ein Link, womit die benötigte Software aus dem Internet heruntergeladen werden kann. Der statische Text auf der rechten Seite fungiert ausschließlich als Kurzkomentar der einzelnen Phasen. Der Lernende navigiert mit der „zurück“-Taste wieder auf die Seite *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz* und setzt seinen Weg durch das Lernprogramm fort (vgl. Abb. 4-26).

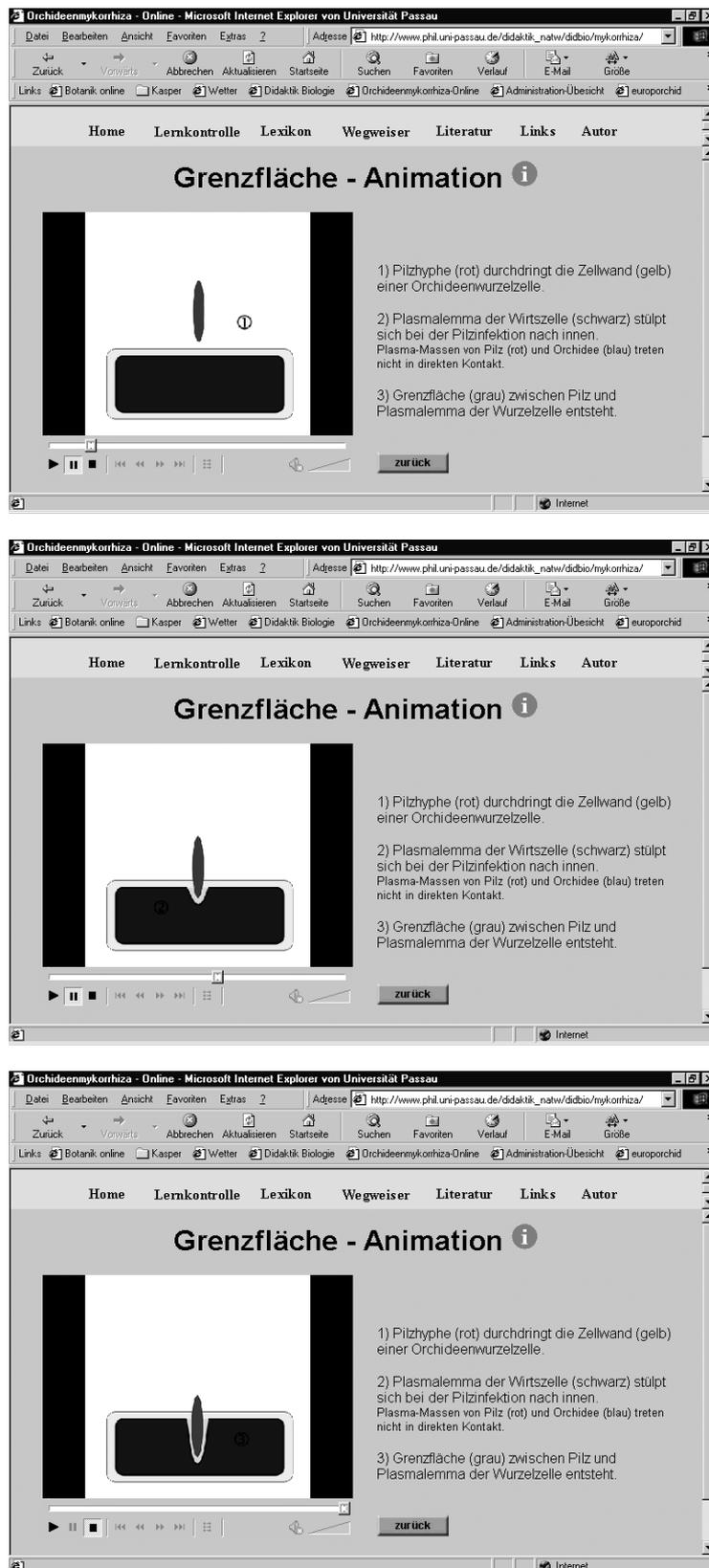


Abb. 4-26 **Grenzfläche - Animation.** In einer Abfolge von 20 Einzelbildern (die drei entscheidenden Phasen im Bild) wird die Entstehung der Grenzflächen-Matrix demonstriert. Anhand einer schematisierten Wurzelzelle wird gezeigt und durch einen Begleittext kommentiert, dass die beiden Partner in keinem direkten Kontakt stehen, sondern durch eine Grenzschicht voneinander getrennt sind. Mit Hilfe der Bedienelemente kann der Benutzer die Animation beliebig oft wiederholen oder anhalten.

4.2.4.5.6 Pilzverdauung - Phagozytose

Verfolgt man einen linearen Weg durch das Lernprogramm, so gelangt man von *Grenzfläche zwischen Orchidee und Pilz* zur nächsten Webseite *Pilzverdauung - Phagozytose*. Nachdem sich für diesen wichtigen und für die Orchideenmykorrhiza so typischen Inhalt keine Animation anbietet, wurde statischer Text mit einer aussagekräftigen Abbildung verknüpft. Auf dieser Webseite übernimmt der Textteil die Leitfunktion, da komplizierte Zusammenhänge zwischen den beiden Symbiosepartnern zu vermitteln sind. Bereits in der Überschrift wird der Benutzer mit dem verlinkten Begriff *Phagozytose* konfrontiert. Das Buch-Symbol deutet jedoch auf eine Erklärung im Lexikon hin. Zunächst wird der Lernende darauf hingewiesen, dass die Auflösung intrazellulärer Hyphenknäuel nicht nur in den Wurzeln erwachsener Orchideen, sondern auch im Keimlingsgewebe stattfindet. In einer weiteren Textpassage wird der Ablauf der Pilzverdauung geschildert und betont, dass die bei der Auflösung freigesetzten Pilzbestandteile von der Orchidee aufgenommen und genutzt werden können. Darüber hinaus wird die Möglichkeit eines biotrophen Stofftransfers erwähnt. Das bedeutet, dass ein Stoffaustausch noch vor der eigentlichen Pilzverdauung nicht ausgeschlossen ist.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Pilzverdauung - Phagozytose

Ein typisches Kennzeichen der Orchideenmykorrhiza ist die Auflösung oder **Verdauung** der Pilzhyphen im Inneren der Wurzelzellen der Orchidee. Sie findet sowohl in Keimlingen als auch in adulten Pflanzen nach Neuinfektion statt.

1-2 Tage nach der Pilzinfektion kollabieren die zuvor rundlichen Hyphen und deren Zellwandschichten werden allmählich aufgelöst. Die freigesetzten Zellbestandteile (Kohlenhydrate, Eiweiße, Phosphate und Vitamine) nutzt die Orchideenzelle für ihren eigenen Stoffwechsel. Unverdaubare Reste bleiben als Klumpen in der Wirtszelle zurück. Es können weitere Infektionen folgen. Man vermutet, dass ein Nährstofftransfer auch bereits **vor** der Pilzverdauung erfolgen kann.

Bisher **ungeklärt** ist, ob der Abbauprozess der Hyphen von der Orchideenzelle oder aber vom Pilz selbst (autolytisch) eingeleitet wird.

Abbildung: Elektronenmikroskop - Aufnahme vom Inneren einer infizierten Wurzelzelle von *Dactylorhiza purpurella* (19 000-fache Vergrößerung)

zurück weiter

Internet

Abb. 4-27 **Pilzverdauung - Phagozytose.** Der komplexe und bisher noch nicht gänzlich erforschte Prozess der Hyphendegeneration wird im linken Textteil erläutert und durch eine Mikroskop-Aufnahme visualisiert. Interaktive Textfelder der Abbildung liefern weitere Zusatzinformationen.

In einem letzten Absatz wird schließlich festgestellt, dass bisher noch ungeklärt ist, welcher Organismus für die Auslösung der Pilzverdauung verantwortlich ist. Der rechte Teil der Bildschirmseite zeigt eine Elektronenmikroskop-Aufnahme vom Inneren einer infizierten Wurzelzelle von *Dactylorhiza purpurella*. Diese realistische Abbildung ist auf den ersten Blick nur schwer verständlich und wenig aussagekräftig. Die Aufnahme wird daher durch mehrere interaktive Textfelder kommentiert. Das Informations-Symbol klärt auf, welche Bildbereiche besonders wichtige Details enthalten. Bewegt der Lernende seinen Mauszeiger auf die ovale Struktur auf der rechten Seite des Photos, so erscheint ein Textfeld, das ihm mitteilt, dass es sich hierbei um den Querschnitt durch eine lebendige Pilzhyphe handelt. Im Gegensatz dazu informiert ein weiteres Textfeld, dass die abgeflachte Struktur auf der linken Seite eine kollabierte, in der Verdauung befindliche Hyphe zeigt. Mit Hilfe der Ersatztext-Technik kann der Lernende schließlich auch aufgeklärt werden, dass die Pilzverdauung entweder als Verteidigungsreaktion der Orchidee oder aber als Strategie zur Freisetzung der in die Pflanze transportierten Stoffe zu interpretieren ist. Die Literaturangabe zu dem abgebildeten Photo ist über den Ersatztext zu erfahren oder aber im Abbildungsverzeichnis, zu dem verlinkt wird, zu finden. Folgt der Benutzer der „weiter“-Taste, so wird er mit der nächsten Seite *Der Pilz als Nährstoff-Pipeline* verbunden.

4.2.4.5.7 Der Pilz als Nährstoff-Pipeline

Nach der Pilzverdauung gelangt der Benutzer auf die Webseite *Der Pilz als Nährstoff-Pipeline*. Bisher wurde dem Lernenden vermittelt, dass der Pilz die Orchidee mit energiereichen Stoffen versorgt. Auf den folgenden drei Webseiten, die ähnlich gestaltet sind und aufeinander aufbauen, soll nun die Art und Weise der Nährstoffversorgung veranschaulicht werden. Zu diesem Zweck eignet sich wiederum eine Text-Bild-Kombination. Zunächst wird dem Lernenden eine selbsterstellte Zeichnung präsentiert. Darauf sind sowohl die oberirdischen als auch die unterirdischen Organe von Orchidee, Pilz und Baum zu sehen. Mit Hilfe dieser Zeichnung kann man gut erkennen, dass der Mykorrhizapilz über seine Hyphen einerseits mit der Orchidee verbunden ist, andererseits aber auch ein ausgeprägtes Bodenmyzel und somit Zugang zu organischen Bestandsabfällen besitzt. Auffällig ist zudem, dass eine Orchidee über die Hyphen des Mykorrhizapilzes auch mit anderen Pflanzen wie mit einem Baum vernetzt sein kann (nur in Ausnahmefällen).

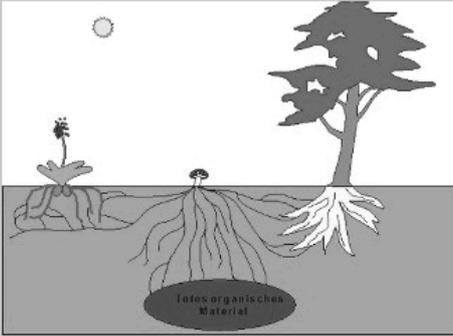
Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Links [Botanik online](#) [Kasper](#) [Wetter](#) [Didaktik Biologie](#) [Orchideenmykorrhiza-Online](#) [Administration-Übersicht](#) [europorchid](#)

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Der Pilz als Nährstoff-Pipeline



Mykorrhizapilze können sich **nicht** selbst ernähren. Als Saprophyten beziehen sie ihre Nährstoffe v.a. durch den Abbau organischer Bestandsabfälle im Boden. Sie können komplexe Kohlenhydrate wie Zellulose oder Lignin abbauen und für ihren Stoffwechsel nutzen. Manche Pilze versorgen sich auch mit Photosyntheseprodukten grüner Pflanzen.

Orchideenpilze nehmen die Nährstoffe auf und transportieren sie wie in einer **Pipeline** durch ihre Hyphen in das Wurzelgewebe der Orchideen. Die Freisetzung der Nährstoffe in der Orchidee erfolgt durch die Pilzverdauung oder aber über die intakte Grenzfläche zwischen den beiden Partnern.

i Abbildung: Nährstoffversorgung der Orchidee durch den Pilz

zurück weiter

Internet

Abb. 4-28 **Der Pilz als Nährstoff-Pipeline**. Die Abbildung zeigt die Vernetzung der Orchidee mit dem Pilz. Zudem wird deutlich, dass Orchideen über den Mykorrhizapilz auch mit anderen Pflanzen verbunden sein können. Nicht nur im Textteil, sondern vor allem auch hinter den einzelnen Bildbereichen sind zahlreiche Informationen in Form interaktiver Textfelder verborgen. Im Textteil können zwei verschiedene Animationen hinsichtlich der Nährstoffversorgung aktiviert werden.

Sämtliche Bildbestandteile wurden in maussensitive Bereiche eingeteilt und mit wichtigen Informationen versehen, die vom Benutzer in Form interaktiver Textfelder abgerufen werden können. In diesem Zusammenhang werden die Pilzhyphen, die mit den Orchideenwurzeln vergesellschaftet sind, bereits mit einer Nährstoffleitung bzw. einer „Nährstoff-Pipeline“ verglichen. Der Lernende wird auf diese Informationsvielfalt durch das entsprechende Symbol hingewiesen. Auf der rechten Seite befindet sich der Textteil, der die saprophytäre Lebensweise der Pilze erläutert und die Nahrungsbeschaffung der Pilze aus totem organischen Material oder aus photosynthetisch aktiven Pflanzen anspricht. Der relativ ungeläufige Begriff *Saprophyten* ist verlinkt und bietet eine ausführliche und verständliche Erklärung im Lexikon. Im ersten Textabschnitt finden sich zwei weitere Querverweise, die mit einer Filmspule gekennzeichnet sind. Während der Link *Boden* den Benutzer auf die Webseite *Nährstoffaufnahme aus dem Boden* führt und dort eine Animation anbietet, gelangt der Lernende über die Verknüpfung *grüner Pflanzen* zu der Seite *Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen*, die ebenso eine animierte Graphik zur Veranschaulichung beinhaltet. Der untere Textabschnitt erläutert schließlich die Aufnahme und den Transport der gelösten Nährstoffe durch die als Pipeline benutzten Pilzhyphen. Da auf die Freisetzung der Nährstoffe mittels *Pilzverdauung* hingewiesen wird, ist dieser Begriff nochmals verlinkt und führt den Benutzer zu der entsprechenden Webseite im Lernprogramm. Werden die Animations-Verknüpfungen im Textteil nicht aktiviert, so gelangt man auch über die Navigationstaste „weiter“ zur Webseite *Nährstoffaufnahme aus dem Boden*.

4.2.4.5.8 Nährstoffaufnahme aus dem Boden

Die Webseite *Nährstoffaufnahme aus dem Boden* baut auf die vorhergehende Seite *Der Pilz als Nährstoff-Pipeline* auf und ist daher ähnlich strukturiert. Auf der rechten Bildschirmseite wird in Form von statischem Text erneut die saprophytäre Lebensweise der Mykorrhizapilze beschrieben, und es wird betont, dass durch Enzymproduktion selbst Zellulose und Lignin als Energiequelle vom Pilz genutzt werden können. Der verlinkte Begriff *Enzym* führt ins Lexikon und liefert dort wichtige Zusatzinformationen (z. B. Art und Wirkungsweise der Enzyme) für den Benutzer. In einer weiteren Textpassage wird nochmals die Aufnahme und der Transport der Nährstoffe durch die Pilzhyphen mit einer „Pipeline“ verglichen und somit verdeutlicht. In einem letzten Abschnitt wird noch die Art der transportierten Kohlenhydrate konkretisiert. Wie Untersuchungen zeigten, versorgen Mykorrhizapilze Orchideen vor allem mit Trehalose, einem typischen Pilzzucker, der in der Pflanze umgewandelt und schließlich ge-

nutzt wird. Die linke Bildschirmseite wird von einer Animation dominiert. Die Grundlage dieser bewegten Graphik bildet dieselbe Abbildung, die dem Benutzer bereits von der vorhergehenden Webseite *Der Pilz als Nährstoff-Pipeline* bekannt ist und die ober- und unterirdischen Organe von Orchidee, Pilz und Baum zeigt. Auf dieser Zeichnung sind rote Pfeile zu sehen, die sich ständig bewegen und vom Bodenbereich über die Pilzhyphen in die Orchidee „fließen“. Diese Animation soll folglich den Stofftransfer der aus totem organischen Material stammenden Nährstoffe durch die Hyphen in die Orchidee visualisieren und dem Lernenden eine bildhafte Vorstellung der Nährstoffversorgung der Orchidee durch den Mykorrhizapilz vermitteln. Da auch für diese einfache Animation der *Windows Media Player* benötigt wird, kann er mittels einer Verknüpfung vom Internet heruntergeladen werden.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Links: Botanik online, Kasper, Wetter, Didaktik Biologie, Orchideenmykorrhiza-Online, Administration-Übersicht, europorchid

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Nährstoffaufnahme aus dem Boden

Abbildung: Nährstoffversorgung der Orchidee durch den Pilz

Mykorrhizapilze leben als Saprophyten im Boden und können totes organisches Material (abgestorbene Tier- und Pflanzenreste) durch selbst hergestellte **Enzyme** abbauen und verwerten. Selbst Zellulose und Lignin können von den Pilzen als **Energiequelle** genutzt werden.

Die löslichen Kohlenhydrate werden vom Pilz aufgenommen und durch seine Hyphen wie in einer **Pipeline** in das Wurzelgewebe der Orchidee transportiert.

Untersuchungen mit radioaktiv markierten Stoffen ergaben, dass v.a. **Trehalose**, ein typischer Pilzzucker, vom Pilz in die Orchidee transloziert wird. Trehalose wird in Saccharose umgewandelt und von der Pflanze für das eigene Wachstum genutzt.

zurück weiter Für die Animation benötigen Sie den [Windows Media Player!](#)

Internet

Abb. 4-29 **Nährstoffaufnahme aus dem Boden.** Mit Hilfe von „fließenden“ Pfeilen, die sich aus dem Bodensubstrat über die Pilzhyphen in die Orchidee bewegen, wird veranschaulicht, dass Mykorrhizapilze Nährstoffe im Boden erschließen und über ihre Hyphen in die Orchidee transportieren. Der Textteil liefert hierfür notwendige Informationen und Details.

4.2.4.5.9 Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen

Die „Trilogie“, die die Nährstoffversorgung der Orchidee durch den Pilz veranschaulichen soll, wird mit der Webseite *Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen* komplettiert. Auch diese Seite zeigt den gleichen Aufbau und präsentiert dem Betrachter einen rechts platzierten Textteil und eine Animation auf der linken Bildschirmseite. Mit Hilfe dieses Informationsangebotes soll der Lernende eine Sonderform der Ernährung von Orchideen kennen lernen. Zu diesem Zweck wird im Textteil erklärt, dass bestimmte Mykorrhizapilze nicht nur mit Orchideen, sondern gleichzeitig auch mit anderen grünen Pflanzen vergesellschaftet sein können. Anhand eines konkreten Beispiels wird verdeutlicht, dass ein Pilz sowohl eine *Endomykorrhiza* mit einer Orchidee als auch eine *Ektomykorrhiza* mit einer anderen grünen Pflanze ausbilden kann. Um den Unterschied zwischen diesen beiden Mykorrhizaformen nochmals herauszustellen und dem Lernenden bewusst zu machen, sind die beiden Begriffe mit dem Lexikon verknüpft und können zu Vergleichszwecken jederzeit abgerufen werden.

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen

Einige Mykorrhizapilze gehen nicht nur mit Orchideen, sondern **gleichzeitig** auch mit anderen Pflanzen eine Mykorrhiza ein. Ein Stamm des Pilzes *Sebacina vermifera* kann mit der Orchidee *Microtis uniflora* sowohl eine *Endomykorrhiza* als auch mit *Melaleuca uncinata*, einer Myrtacee, eine *Ektomykorrhiza* ausbilden.

Kohlenhydrate, die der Pilz durch seine Hyphen in das Wurzelgewebe der Orchidee transportiert, können daher auch von **grünen Pflanzen** stammen. Nur selten ist jedoch der Orchideenpilz gleichzeitig auch mit anderen Pflanzen vergesellschaftet.

Abbildung: Nährstoffversorgung der Orchidee durch den Pilz

Für die Animation benötigen Sie den [Windows Media Player!](#)

zurück weiter

Abb. 4-30 **Nährstoffaufnahme aus grünen Pflanzen**. Mit Hilfe von „fließenden“ Pfeilen, die sich von der Baumkrone und den Baumwurzeln über die Pilzhyphen in die Orchidee bewegen, wird verdeutlicht, dass Nährstoffe, die in die Orchidee transportiert werden, auch von grünen Pflanzen stammen können. Im Begleittext wird dieser Vorgang kurz erläutert.

Ist nun eine Orchidee über die Pilzhyphen gleichzeitig auch mit einer anderen Pflanze verbunden, so stammen die vom Pilz in die Orchidee transportierten Nährstoffe nicht aus dem Boden, sondern von der photosynthetisch aktiven Pflanze. Es wird darauf hingewiesen, dass ein solches als *Epiparasitismus* bezeichnetes Verhältnis nur als Ausnahme-Erscheinung anzusehen ist. Zur Veranschaulichung dieses Nährstofftransfers dient eine bewegte Graphik auf der linken Seite. Diese Animation zeigt wiederum als Hintergrund den Profilquerschnitt, auf dem die ober- und unterirdischen Organe von Orchidee, Pilz und Baum dargestellt sind. Im Gegensatz zur vorhergehenden Seite bewegen sich hier grüne Pfeile aus der Baumkrone in den Wurzelbereich und „fließen“ von hier aus über die Pilzhyphen in das Wurzelgewebe der Orchidee. Durch die sprachliche Erklärung und die zusätzliche Visualisierung mittels Animation kann diese Sonderform der Ernährung verständlich demonstriert und dem Lernenden anschaulich nahe gebracht werden. Ein Link zur Beschaffung des *Windows Media Player* ist auch auf dieser Seite vorhanden. Über die „weiter“-Taste gelangt man schließlich zum letzten Inhaltselement von „Orchideenmykorrhiza-Online“, nämlich zu der Seite *Stoffaustausch zwischen den Partnern*.

4.2.4.5.10 Stoffaustausch zwischen den Partnern

Nach der Präsentation der Nährstoffversorgung wird schließlich auch der *Stoffaustausch zwischen den Partnern* thematisiert. Dieser für Mykorrhiza-Beziehungen so typische Aspekt soll wiederum mit Hilfe von drei verschiedenen, aber zusammengehörigen Webseiten, die sich in Aufbau und Struktur sehr stark ähneln, veranschaulicht werden. Durch einen Vergleich mit „normalen“ Mykorrhizaformen, die durch einen gegenseitigen Stoffaustausch gekennzeichnet sind, soll das parasitäre Verhältnis der Orchideenmykorrhiza aufgezeigt werden. Auf der ersten Seite wird der Betrachter nur mit einem Bildausschnitt der bereits vorher abgebildeten Zeichnung konfrontiert. Im Gegensatz dazu konzentriert sich diese Abbildung jedoch auf die Darstellung der unterirdischen Organe von Orchidee und Pilz. Deutlich erkennbar sind die beiden Wurzelknollen und die fadenförmigen Nährwurzeln der Orchidee. Darüber hinaus kann man auf der vergrößerten Abbildung neben dem reich verzweigten Bodenmyzel des Pilzes auch sehen, dass einzelne Pilzhyphen mit den Nährwurzeln der Orchidee in Verbindung stehen. Über interaktive Textfelder, die eingeblendet werden sobald man den Mauszeiger über die Orchidee oder den Pilz bewegt, erfährt der Betrachter, dass der Pilz Kohlenhydrate in die Orchidee transportiert, jedoch keine Gegenleistung von der Orchidee erhält. Aus diesem Grund parasitiert die Orchidee auf dem Pilz. Links neben der Abbildung befinden sich zwei

grau hinterlegte Schaltflächen, die durch Mausklick aktiviert werden können und den Lernenden zu Vergleichszwecken auf die beiden separaten Webseiten *Stoffaustausch im Normalfall* sowie *Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee* führen. Das Informations-Symbol teilt dem Benutzer mit, dass er zunächst die Textfelder abrufen und danach die Schaltflächen aktivieren soll. Die Webseite *Stoffaustausch zwischen den Partnern* fungiert somit als Schaltzentrale und verknüpft den Lernenden mit den beiden anderen Seiten. So kann der Sonderstatus der Orchideenmykorrhiza durch eine vergleichende Gegenüberstellung besonders deutlich hervorgehoben werden.

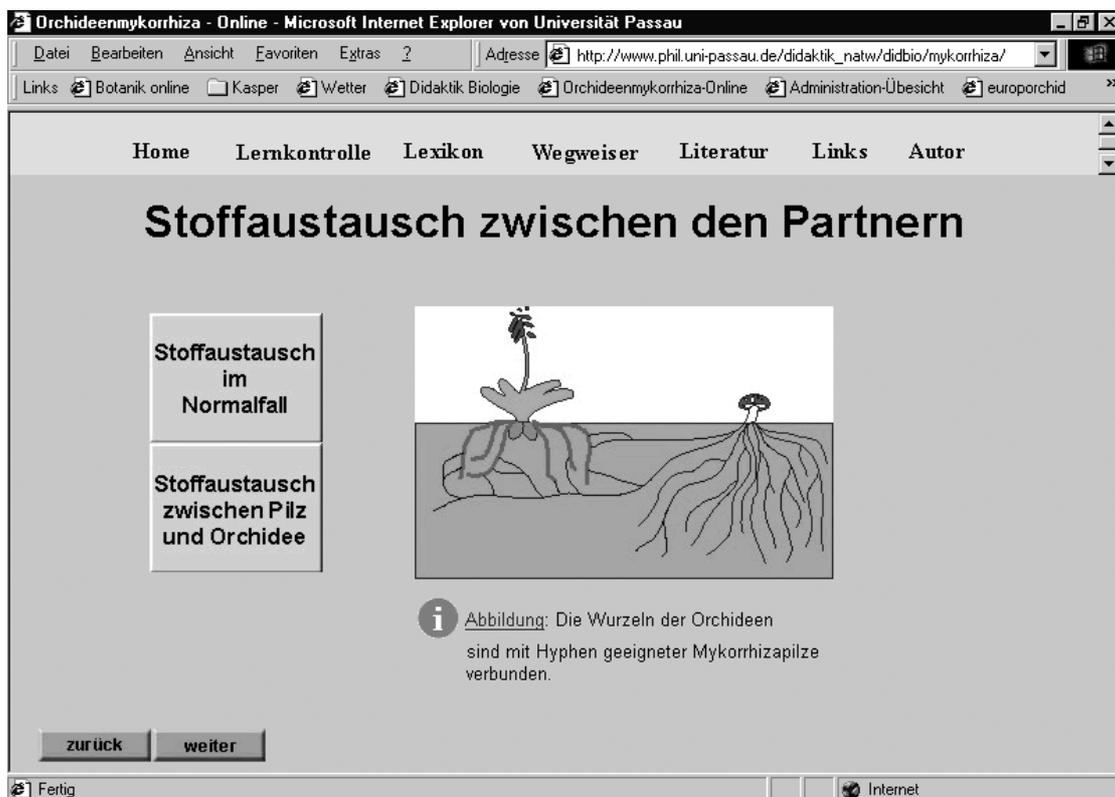


Abb. 4-31 **Stoffaustausch zwischen den Partnern**. Diese Webseite bildet den Ausgangspunkt für die beiden folgenden Seiten. Sie zeigt neben einer Abbildung mit den Vernetzungen zwischen Pilz und Orchidee auch zwei verschiedene Schaltflächen, die vom Benutzer durch Mausklick aktiviert werden können. Anweisungen erhält der Benutzer über das Informations-Symbol.

4.2.4.5.11 Stoffaustausch im Normalfall

Aktiviert der Lernende die obere graue Schaltfläche, so gelangt er auf die Webseite *Stoffaustausch im Normalfall*. Der Aufbau und die Struktur dieser Seite ist fast identisch, da wiederum die beiden grauen Bedienelemente auf der linken Seite und die Abbildung der unterirdischen Organe von Orchidee und Pilz präsentiert werden. In diesem Fall wird jedoch die Zeichnung aufgehellt dargestellt und mit statischem Text sowie mit grünen Pfeilen kommentiert. Auf den ersten Blick fallen zwei grüne Pfeile auf, die von der Pflanze zum Pilz und vom Pilz zur Pflanze zeigen. Sie repräsentieren den gegenseitigen Stoffaustausch, der bei den meisten Mykorrhizaformen (z. B. bei ektotropher, vesikulär-arbuskulärer und ericoider Mykorrhiza) anzutreffen ist. Im Textabschnitt wird der wechselseitige Stofftransfer erläutert.



Abb. 4-32 **Stoffaustausch im Normalfall**. Der gegenseitige Stoffaustausch, der für die meisten Mykorrhizaformen typisch ist, wird durch zwei entgegengesetzte Pfeile zwischen Pilz und Pflanze visualisiert. Weitere Informationen befinden sich unterhalb der Pfeile.

Während der Pilz die Pflanze mit Wasser und gelösten Mineralstoffen versorgt, liefert die assimilierende Pflanze dem kohlenstoff-heterotrophen Pilz energiereiche Kohlenhydrate als Gegenleistung; eine ökologische Wechselbeziehung, die man als Mutualismus bezeichnet. Das Informations-Symbol fordert den Benutzer auf, das hinter den grünen Pfeilen verborgene interaktive Textfeld abzurufen, um den Lernenden einige mutualistische Mykorrhizotypen zu

präsentieren. Die Zusatzinformationen zu Orchidee und Pilz in Form von Textfeldern entsprechen denjenigen der vorhergehenden Webseite. Der *Abbildungs*-Link weist zudem darauf hin, dass es sich um eine vom Autor erstellte Zeichnung handelt.

4.2.4.5.12 Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee

Über die untere graue Schaltfläche gelangt der Benutzer schließlich auf die letzte Webseite des internetgestützten Lernprogramms *Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee*. Auch hier findet der Betrachter die beiden grauen Schaltflächen sowie eine aufgehellte Abbildung mit den unterirdischen Vernetzungen von Orchidee und Pilz. Auf der Zeichnung sind ebenfalls sprachliche Erklärungen sowie symbolhafte Pfeile zu erkennen. Im Gegensatz zur vorhergehenden Seite fallen jedoch zwei rote Pfeile auf, die beide vom Pilz in Richtung Orchidee weisen. Sie stellen den einseitigen Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee bildhaft dar und verdeutlichen, dass nur der Pilz Stoffe liefert, während die Orchidee keine ernährungsphysiologische Gegenleistung erbringt. Im Textteil wird diese einseitige Wechselbeziehung zwischen Orchidee und Pilz als Parasitismus bezeichnet, und es wird betont, dass die Orchidee auf dem Pilz (und nicht umgekehrt!) parasitiert. Durch die Darstellung der Orchidee als Parasit, die auch über ein mit den roten Pfeilen verbundenes Textfeld zum Ausdruck gebracht wird, kann somit der Sonderstatus der Orchideenmykorrhiza besonders deutlich gezeigt werden. Unter dem Bildtitel findet sich der Hinweis, dass sich der Benutzer am Ende des Programms befindet und bei weiterer Navigation wieder auf die Startseite oder Homepage zurückgeführt wird. Zu Evaluationszwecken wurde auf dieser Seite eine graphische Schaltfläche platziert, die den Benutzer zu einem Online-Fragebogen führt. Die Anordnung dieses Querverweises auf der letzten Seite soll sicher stellen, dass das Lernprogramm vom Rezipienten auch vollständig durchgearbeitet wurde, bevor er die Qualität des Selbstlernkurses mit Hilfe des Fragebogens bewertet. Die jeweiligen Antworten werden über E-Mail zurückgesendet und mittels eines speziellen Programms automatisch ausgewertet. Nach dem Abschicken gelangt der Lernende schließlich wieder auf die Homepage zurück und kann das Informationsangebot „Orchideenmykorrhiza-Online“ erneut nutzen und selbständig damit lernen.

Orchideenmykorrhiza - Online - Microsoft Internet Explorer von Universität Passau

Adresse http://www.phil.uni-passau.de/didaktik_natw/didbio/mykorrhiza/

Links: Botanik online, Kasper, Wetter, Didaktik Biologie, Orchideenmykorrhiza-Online, Administration-Übersicht, europorchid

Home Lernkontrolle Lexikon Wegweiser Literatur Links Autor

Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee

Stoffaustausch im Normalfall

Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee

Bei der Orchideenmykorrhiza findet nur ein Stofftransfer vom Pilz zur Orchidee statt. Eine Gegenleistung der Orchidee ist bisher nicht nachweisbar. Aufgrund des **einseitigen** Stofftransportes zugunsten der Orchidee, handelt es sich in diesem Fall um "Parasitismus". Die Orchidee parasitiert auf dem Pilz.

i Abbildung: Bei der Orchideenmykorrhiza findet nur ein einseitiger Stoffaustausch zugunsten der Orchidee statt.

zurück weiter

Ende des Programms!

Fertig Internet

Abb. 4-33 **Stoffaustausch zwischen Pilz und Orchidee**. Auf der letzten Seite des Lernprogramms wird der einseitige Stofftransfer der Orchideenmykorrhiza durch zwei Pfeile gekennzeichnet. Beide weisen vom Pilz in Richtung Orchidee. Da die Orchidee keine nachweisbare Gegenleistung erbringt, spricht man in diesem Fall auch von Pilzparasitismus. Betätigt man die „weiter“-Taste, so gelangt man wieder zurück auf die Homepage.

4.3 Beurteilung von Software - Evaluation des Lernprogramms

Die Erstellung des webbasierten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“ setzte sich zum Ziel, selbständiges und effektives Lernen via Internet durch die Bereitstellung didaktisch aufbereiteter Darstellungs- und Interaktionsformen zu optimieren. Um zu überprüfen und festzustellen, ob und mit welcher Intensität das geplante Ziel erreicht worden ist, muss das Lernprogramm einer Software-**Evaluation** unterzogen werden. Die Evaluation (sachgerechte Beurteilung) ist als eine umfassende Bewertung bereits erhobener Daten zu verstehen und geht somit über eine bloße Messung und zahlenmäßige Erfassung einzelner Variablen hinaus. Eine Überprüfung von Lernsoftware erfolgt durch die *formative* (während der Software-Entwicklung; auch: Prozessevaluation) sowie durch die *summative* (Bewertung eines bereits bestehenden Produkts; auch: Produktevaluation) Evaluation (vgl. FRICKE 2002, S. 449; vgl. HOLZINGER 2001b, S. 221 ff).

Für eine Datenerhebung wurde ein spezieller **Fragebogen** entwickelt, der an *einundsiebzig* Probanden getestet wurde und als programminternes Element online auszufüllen war. Anhand der darin aufgelisteten Qualitätskriterien soll die Umsetzung der Darstellungs- und Interaktionsformen sowie Didaktik und lernpsychologische Aspekte des Lernprogramms ausgewertet und beurteilt werden. Umfangreichere Untersuchungen waren nicht vorgesehen, da sie den Rahmen der eigentlichen Zielsetzung gesprengt hätten. Aufgrund der geringen Probandenzahl sind jedoch Methoden der schließenden Statistik nicht anwendbar. Die folgende Evaluation wird daher anhand von einfachen Häufigkeiten vorgenommen und ist somit als *deskriptive* Auswertung aufzufassen. Sie soll eine Häufigkeitsverteilung der verschiedenen Kriterien vor allem auch in graphischer Form präsentieren sowie allgemeine Tendenzen und Trends hinsichtlich der didaktischen Qualität und der Brauchbarkeit des Selbstlernkurses aufzeigen.

4.3.1 Gestaltung des Fragebogens - Qualitätskriterien

Um Daten über die mediendidaktische Qualität von „Orchideenmykorrhiza-Online“ zu erheben, wurde ein spezieller **Fragebogen** mit verschiedenen Kriterien erstellt. Dieser ist als Anhang in das internetgestützte Lernprogramm integriert und über einen auf der letzten Programmseite befindlichen Button erreichbar. Nach der Begutachtung des Lernangebots sollten alle Probanden den Fragebogen gewissenhaft ausfüllen und online für eine systeminterne Auswertung abschicken. Der Fragebogen ist in Form eines gegliederten Kriterienkatalogs gestaltet und umfasst im Wesentlichen die vier Abschnitte *Fragen zu den Probanden*, *Darstellungsformen (Text-, Stand- und Bewegtbilder - Audio)*, *Interaktionsformen - Aspekte der HCI (Human Computer Interaction)* sowie *Didaktik und Lernpsychologie*. Die Kriterien dieser vier Einheiten werden im Folgenden kurz erläutert und abschnittsweise dargestellt. Während die einzelnen Punkte eines Kriterienkatalogs meist in Frageform dargestellt werden, wird hier versucht, die verschiedenen Aspekte in nominalisierter Form aufzulisten, um eine implizite Wertung, die bei Fragestellungen oftmals vorkommt, zu vermeiden. Mit Hilfe dieses Fragebogens werden weniger *qualitative* (z. B. Systemkonfiguration oder Betriebssystem) als vielmehr *quantitative* Daten mittels *Rating*-Skalen ermittelt. Der Kriterienkatalog enthält zwar einige 0/1-Abfragen (ja/nein), die Aufgabe des Probanden besteht jedoch vorwiegend darin, die einzelnen Kriterien in einer Bewertungsskala (Ordinalskala) von ① (sehr gut) bis ⑤ (ungenügend) einzuordnen. Diese quantitative Bewertung erfolgt durch Schulnoten, die jedoch nur bis zur Note 5 reichen, um mit der Ziffer 3 einen absoluten Mittelwert zu schaffen. Im Online-Fragebogen werden die einzelnen Ziffern durch sog. *Radio-Buttons*, die nur das Anklicken eines Wertes erlauben, ersetzt. Dadurch können für ein Kriterium niemals zwei „Noten“ vergeben und dadurch das Gesamtergebnis verfälscht werden.

4.3.1.1 Fragen zu den Probanden

Nach einer kurzen Einführung, in der der Zweck des Tests angesprochen und der Ablauf kurz erläutert wird, sind zunächst vier Aspekte aufgeführt, die für die spätere Einzel- und Gesamtauswertung von Bedeutung sein können. Die Frage nach dem *Geschlecht* findet sich in sehr vielen Fragebögen und dient für eine geschlechtsspezifische Auswertung. Sie kann aufzeigen, wie Männer oder Frauen die Qualität des Programms generell einschätzen. Eine Abfrage der Art des *Studiengangs* dient primär dazu, um festzustellen, ob das Lernangebot nur für Biolo-

gen oder aber auch für Laien verständlich konzipiert ist. Aus dem Kriterium *Internet-Erfahrung* sollen schließlich aussagekräftige Schlussfolgerungen bezüglich der Navigation und der Benutzerfreundlichkeit abgeleitet werden. Das vierte Kriterium wurde eingebaut, um zu überprüfen, wer das Programm in Eigenarbeit oder mit Hilfe des Autors bearbeitet hat.

Geschlecht:	<input type="checkbox"/> männlich	<input type="checkbox"/> weiblich
Studiengang:	<input type="checkbox"/> biologischer Studiengang	<input type="checkbox"/> nicht biologischer Studiengang
Internet-Erfahrung:	<input type="checkbox"/> ja	<input type="checkbox"/> nein
Wurde der Test in einer vom Autor organisierten Veranstaltung durchgeführt?	<input type="checkbox"/> ja	<input type="checkbox"/> nein

Tab. 4-4 **Fragen zu den Probanden.** Erster Teilabschnitt des Fragebogens. Diese Kriterien sind für eine Auswertung der Einzelergebnisse von Bedeutung.

4.3.1.2 Darstellungsformen (Text - Stand- und Bewegtbilder - Audio)

Mit dieser Arbeit soll gezeigt werden, dass die didaktische Aufbereitung und Gestaltung von **Darstellungsformen** enormen Einfluss auf die Lernwirksamkeit webgestützter Lernangebote nimmt. Aus diesem Grund soll die mediendidaktische Qualität der eingesetzten Präsentationsformen Text, Stand- und Bewegtbild von den Benutzern beurteilt werden. Dazu wurde der zweite Abschnitt des Fragebogens in die vier Bereiche *Textgestaltung am Bildschirm*, *Abbildungen/Standbilder*, *Bewegtbilder/Animationen* sowie *Auditive Elemente* unterteilt.

In vielen Internetanwendungen werden die grundsätzlichen Gestaltungskriterien für **Bildschirmtexte** nicht beachtet. Solche Texte sollen möglichst kurz, einfach und gegliedert sowie mit einer gut lesbaren Schrift aufbereitet werden. Aus diesem Grund wurde zunächst eine Bewertung der *Länge* und des *Umfangs* sowie der *Verständlichkeit* von Bildschirmtext in den Fragebogen mit aufgenommen. Da vor allem der Textlesbarkeit besondere Bedeutung zukommt (Bildschirmtexte werden 20-30 % langsamer als Texte auf Papier gelesen), konnte auf dieses Kriterium unter keinen Umständen verzichtet werden. Die beiden Aspekte der *Einprägsamkeit* und des *Behaltens* von Text sind gerade für Lernprozesse wichtige Faktoren und wurden daher auch in den Fragebogen integriert. Fast jede Seite des Lernprogramms enthält **Abbildungen** in Form von Photographien oder Zeichnungen. Um ihre Zeige- und Situie-

rungsfunktion erfüllen zu können und konkrete Vorstellungen zu vermitteln, müssen Bilder neben einem gewissen *Motivations-* und *Anreizcharakter* sehr *informativ* sowie *anschaulich* und *verständlich* sein. Auch diese Kriterien werden von den Benutzern abgefragt.

Kriterien	sehr gut				ungenügend
Textgestaltung am Bildschirm					
Länge und Umfang des Bildschirmtextes	①	②	③	④	⑤
Verständlichkeit des Bildschirmtextes	①	②	③	④	⑤
Lesbarkeit des Bildschirmtextes	①	②	③	④	⑤
Einprägsamkeit und Behalten des Bildschirmtextes	①	②	③	④	⑤
Abbildungen/Standbilder					
Qualität der Abbildungen (Zeichnungen und Photos)	①	②	③	④	⑤
Motivations- und Anreizcharakter (Attraktivität) der Abbildungen	①	②	③	④	⑤
Anschaulichkeit und Verständlichkeit der Abbildungen	①	②	③	④	⑤
Informationsgehalt der Abbildungen	①	②	③	④	⑤
Zusatzinformationen zu den Abbildungen	①	②	③	④	⑤
Ladezeiten für die einzelnen Abbildungen	①	②	③	④	⑤
Bewegtbilder/Animationen					
Haben Sie Animationen im Online-Lehrgang angesehen?	<input type="checkbox"/> ja		<input type="checkbox"/> nein		
Sind die Animationen von Ihrem PC unterstützt worden?	<input type="checkbox"/> ja		<input type="checkbox"/> nein		
Qualität der Animationen	①	②	③	④	⑤
Anschaulichkeit und Verständlichkeit der Animationen	①	②	③	④	⑤
„Erklärungskraft“ der Animationen	①	②	③	④	⑤
Ladezeiten für die Animationen	①	②	③	④	⑤
Auditive Elemente					
Der fehlende Einsatz von auditiven Elementen (Hörtexte, Navigationssounds, Musikuntermalung, etc.)	①	②	③	④	⑤

Tab. 4-5 **Darstellungsformen (Text - Stand- und Bewegtbilder - Audio)**. Zweiter Teilabschnitt des Fragebogens. Die Qualität der Darstellungsformen ist konstituierend für die Effektivität eines internetgestützten Lernprogramms. Die persönliche Beurteilung der einzelnen Kriterien wird von den Probanden auf einer Skala von ① (sehr gut) bis ⑤ (ungenügend) angegeben.

Während in statischen Medien (z. B. in Büchern) die Bildqualität in den meisten Fällen sehr hoch ist, gibt es in internetgestützten Anwendungen aufgrund der Speicherkapazität und der Ladezeiten oftmals Probleme. Neben der *Qualität* wird daher auch die *Ladezeit* als wichtiges Gütekriterium des Programms im Fragebogen berücksichtigt. Viele *Zusatzinformationen* werden mittels Ersatztext oder interaktiver Textfelder geliefert; darum wird auch die Meinung der Benutzer zu diesem Hilfsmittel eruiert. Bewegtbilder in Form von **Animationen** würden sich an mehreren Stellen im Programm eignen, dürfen aber aufgrund ihres immensen Speicherbedarfs nicht zu häufig eingesetzt werden. Da aufgrund der Ladezeit oder unzureichender Software (z. B. fehlender *Windows Media Player*) Probleme entstehen können, wird im Fragebogen explizit danach gefragt, ob die Animationen vom Computer unterstützt und auch angesehen wurden. Wichtige Kriterien hinsichtlich dieser Darstellungsform sind *Qualität*, *Anschaulichkeit* und *Verständlichkeit* sowie *Erklärungskraft* und besonders die *Ladezeit*, die von der jeweiligen Netzverbindung abhängig ist. Diese Aspekte sind im Kriterienkatalog aufgeführt und sollen von den Lernenden beurteilt werden. Im Lernprogramm wurden aus technischen Gründen keine **auditiven Elemente** eingesetzt. Das Fehlen dieses für multimediale Angebote so wesentlichen Merkmals soll von den Betrachtern ebenso bewertet werden.

4.3.1.3 Interaktionsformen - Aspekte der HCI (*Human Computer Interaction*)

Der dritte Abschnitt des Fragebogens beschäftigt sich mit der Bewertung von **Interaktionsformen**, die den Grundlagen der Mensch-Maschine-Kommunikation (*Human-Computer Interaction*; HCI) sowie der Software-Ergonomie entsprechen sollten. Interaktionsformen fördern nicht nur selbständige Lernprozesse und unterstützen die motivationale Einstellung des Benutzers, sondern sie bewirken zudem, dass die präsentierten Inhalte des Lernprogramms leichter aufgenommen, schneller verarbeitet und besser behalten werden (vgl. GABELE & ZÜRN 1993, S. 227). Um diese Abteilung übersichtlicher zu gestalten, wurde sie in die drei Teilbereiche *Benutzungsoberfläche*, *Navigation* und *Benutzerführung* sowie in die wichtige Interaktionskomponente *Lernkontrolle* eingeteilt.

Bevor der Benutzer mit dem ersten Teilbereich konfrontiert wird, erfolgt die Abfrage über die generelle Qualität und Quantität der vorhandenen *Interaktionsmöglichkeiten*. In Bezug auf die **Benutzungsoberfläche** fordern Richtlinien des Interaktions- und Interfacedesigns nicht nur eine ästhetische *Gestaltung* sowie eine konsistente *Anordnung* der Bedienelemente, sondern

auch eine standardisierte *Bildschirmaufteilung*. Aufgrund der Bedeutsamkeit dieser Gesichtspunkte, wurden sie in den Fragebogen aufgenommen, um vom Benutzer entsprechend beurteilt werden zu können. Weitere aussagekräftige Kriterien, welche im Fragebogen aufgeführt werden, beziehen sich auf die **Navigation und Benutzerführung**. Hierbei werden neben allgemeinen Aspekten wie *Selbsterklärungsgrad*, problemlose *Navigation* oder *Bedienerfreundlichkeit* vor allem auch programmspezifische Kriterien berücksichtigt. Gerade in Hypertext-Anwendungen besteht aufgrund der Vielzahl an Querverweisen (intern und extern) die Gefahr der Orientierungslosigkeit („*Lost in hyperspace*“). Aus diesem Grund wurden spezielle Orientierungs-Hilfsmittel in das Lernprogramm implementiert und im Fragebogen als Bewertungsmerkmal aufgeführt. Spezielle Hilfen wie der *farbige Hintergrund* als Orientierungshilfe, der *Wegweiser* als Sitemap, das *Informations-Symbol* oder aber die durch Buch oder Filmspule *kommentierten Querverweise* können auf diese Weise vom Benutzer beurteilt werden. Da die *Bedienungsanleitung* nur über die Homepage und den Wegweiser anzusteuern ist, soll auch überprüft werden, ob dieses Informationsangebot wahrgenommen wurde bzw. wie deren Qualität einzustufen ist. Rezipienten werden hauptsächlich über die **Lernkontrolle** zu verschiedenen Aktivitäten (Beantworten von Multiple-Choice- oder Zuordnungsaufgaben) angeregt. Nach jedem Kapitel kann dieser Testfragenkomplex angesteuert werden, um den persönlichen Lernfortschritt bzw. mögliche Defizite festzustellen. Da die Testaufgaben eine wesentliche Komponente des gesamten Lernprozesses repräsentieren, wird zunächst eruiert, ob dieses Angebot auch wahrgenommen wird. Weitere allgemeine Kriterien wie *Motivationsgrad*, *Angemessenheit* sowie *Verständlichkeit* und *Schwierigkeitsgrad* der Testfragen sind ebenfalls im Fragebogen aufgeführt. Da das Gefühl einer Interaktion zwischen Mensch und Computer oft erst durch Rückmeldungen erfolgt, soll auch dieser Aspekt vom Benutzer beurteilt werden. Die Fragen nach der *Lernwirksamkeit* und dem *Erfolg* bei der Bearbeitung der Testfragen bilden schließlich den Abschluss der Kriterienliste zum Bereich Lernkontrolle.

Kriterien	sehr gut			ungenügend	
	①	②	③	④	⑤
Interaktionsmöglichkeiten für den Benutzer	①	②	③	④	⑤
Benutzungsoberfläche					
Gestaltung und Attraktivität der Bildschirmoberfläche	①	②	③	④	⑤
Bildschirmaufteilung	①	②	③	④	⑤
Anordnung der Bedienelemente	①	②	③	④	⑤
Selbsterklärungsgrad der graphischen Bedienelemente wie Schaltflächen, Buttons, Symbole, etc.	①	②	③	④	⑤
Navigation und Benutzerführung					
Farbiger Hintergrund als Orientierungshilfe	①	②	③	④	⑤
„Wegweiser“ als Sitemap	①	②	③	④	⑤
Info-Symbol (Zusatzinformationen zu Abbildungen)	①	②	③	④	⑤
Selbsterklärungsgrad (Bedienungshandbuch ist überflüssig)	①	②	③	④	⑤
Selbstgesteuerte Navigation ohne Orientierungsprobleme	①	②	③	④	⑤
Kommentierte Querverweise (Symbol: Buch oder Filmspule)	①	②	③	④	⑤
Bedienerfreundlichkeit	①	②	③	④	⑤
Haben Sie auf der Startseite die wichtigen Hinweise für den Umgang mit dem Online-Lehrgang gelesen?	<input type="checkbox"/> ja			<input type="checkbox"/> nein	
Qualität der wichtigen Hinweise (Bedienungsanleitung)	①	②	③	④	⑤
Lernkontrolle					
Haben Sie Aufgaben der Lernkontrolle bearbeitet?	<input type="checkbox"/> ja			<input type="checkbox"/> nein	
Motivations- und Anreizcharakter der Testfragen	①	②	③	④	⑤
Angemessenheit der Testaufgaben	①	②	③	④	⑤
Verständlichkeit der Kontrollfragen	①	②	③	④	⑤
Schwierigkeitsgrad der Testfragen	①	②	③	④	⑤
Rückmeldungen auf die Testaufgaben	①	②	③	④	⑤
Lernwirksamkeit der Kontrollfragen	①	②	③	④	⑤
Wie haben Sie bei der Lernkontrolle abgeschnitten?	①	②	③	④	⑤

Tab. 4-6 **Interaktionsformen - Aspekte der HCI (Human-Computer Interaction)**. Dritter Teilschnitt des Fragebogens. Die Gestaltung von Interaktionsformen nach mediendidaktischen Richtlinien ist für die Wirksamkeit und den Erfolg von Lernprogrammen entscheidend.

4.3.1.4 Didaktik und lernpsychologische Aspekte

In einem vierten Abschnitt des Fragebogens sollen schließlich **didaktische** und **lernpsychologische** Kriterien des Programms vom Benutzer beurteilt werden. Die Ergebnisse dieser Rubrik werden nach einer Auswertung vermutlich die aufschlussreichsten Aussagen über die mediendidaktische Qualität des Lernprogramms liefern, da mit Hilfe der Beurteilung genereller Kriterien am besten ein Erfolg oder Misserfolg des Projekts abgeleitet werden kann.

Durch einen didaktisch richtigen Computereinsatz können selbst unattraktive Sachverhalte anschaulich und daher auch sehr motivierend gestaltet werden. Aus diesem Grund wird zunächst der *Motivations-* und *Anreizcharakter* des Lernangebotes abgefragt. Da es sehr wichtig ist, diese Motivation aufrecht zu erhalten, wird neben der Bereitstellung von *Interaktionsformen* auch die *Abwechslung* hinsichtlich der Informationspräsentation mit in den Fragebogen aufgenommen. In einem Lernprogramm sollten prinzipiell keine zu schwierigen Fachinhalte präsentiert werden. Es ist darauf zu achten, das Informationsangebot stets *angemessen* für die jeweilige Zielgruppe zu gestalten und besonders komplizierte Zusammenhänge und Beziehungen mit Hilfe der *didaktischen Reduktion* möglichst einfach und verständlich, aber fachlich korrekt darzustellen. Zudem muss auch der Einsatz von *Darstellungsformen* nach didaktischen Überlegungen konzipiert werden. Die Bedeutsamkeit dieser Aspekte zeigt, warum auf diese Kriterien im Fragebogen nicht verzichtet werden kann. Im Hinblick auf die Lernpsychologie ist zu überprüfen, ob *selbstgesteuertes Lernen* sowie unbewusstes oder *inzidentielles Lernen* (z. B. durch Beschäftigung mit Testfragen) ermöglicht wird. Lernprogramme werden entwickelt, um Wissen und Können, aber auch Fähigkeiten und Einstellungen zu vermitteln. Ihr Einsatz wird daher erst sinnvoll, wenn eine Auseinandersetzung mit dem Informationsangebot einen gewissen Grad an *Lernwirksamkeit* aufweist und einen bestimmten *Lernzuwachs* zur Folge hat. Als Lerneffizienz kann der Unterschied zwischen angebotenen Material und tatsächlich „behaltener“ Stoffmenge betrachtet werden. Mit diesem relativ schwierig zu beurteilendem Kriterium wird der vierte Abschnitt des Fragebogens schließlich beendet.

Kriterien	sehr gut			ungenügend	
	①	②	③	④	⑤
Motivations- und Anreizcharakter des Lernangebotes	①	②	③	④	⑤
Abwechslung hinsichtlich der Informationspräsentation	①	②	③	④	⑤
Angemessenheit für die Zielgruppe (Studenten und naturwissenschaftlich Interessierte).	①	②	③	④	⑤
Didaktische Vereinfachung und Verständlichkeit	①	②	③	④	⑤
Didaktischer Einsatz der Darstellungsformen	①	②	③	④	⑤
Bereitstellung von (Inter-) Aktionsmöglichkeiten	①	②	③	④	⑤
Möglichkeit selbstgesteuerten Lernens	①	②	③	④	⑤
Unbewusstes oder inzidentielles Lernen (Lernen erfolgt, ohne dass Benutzer beabsichtigen zu lernen)	①	②	③	④	⑤
Lernwirksamkeit und Lernzuwachs	①	②	③	④	⑤

Tab. 4-7 **Didaktik und lernpsychologische Aspekte.** Vierter Teilabschnitt des Fragebogens. Die Beurteilung dieser Kriterien ermöglicht Schlussfolgerungen über die didaktische Qualität des Programms.

4.3.1.5 Freitext-Antworten

Nach den vier Teilabschnitten des Fragebogens folgen noch die beiden **Freitext-Antworten** *Was gefällt Ihnen an „Orchideenmykorrhiza-Online“ besonders gut?* sowie *Was stört Sie an „Orchideenmykorrhiza-Online“ besonders stark?*. Hier wird dem Benutzer die Gelegenheit gegeben, sich über das internetgestützte Lernangebote frei zu äußern und persönliche Anmerkungen zu formulieren. Es können Eigenschaften angesprochen werden, die im Fragebogen nicht aufgeführt sind oder erwähnt werden. Somit ist es möglich, nicht nur die positiven Seiten des Lernprogramms herauszufiltern, sondern auch konstruktive Kritik anzubringen. Kritische Bemerkungen können problemlos und offen dargelegt werden, da die Auswertung ohnehin anonym abläuft.

4.3.2 Organisation der Testphase - Testpersonen

Das Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ wurde mit Hilfe des entwickelten Online-Fragebogens im Zeitraum von 12.11.2002 bis 12.02.2003 von insgesamt **einundsiebzig** verschiedenen Probanden getestet. Da der Selbstlernkurs primär an Studenten (v.a. biologischer Studiengänge) adressiert ist, wurden für die Testphase hauptsächlich Hochschul­ler der Universität Passau verpflichtet. Zu den **Testpersonen** zählen neben Lehramts-Studenten mit Biologiedidaktik, auch Studenten aus den Fachbereichen Sportdidaktik, Geographie, Pädagogik und Informatik. Aussagekräftige Bewertungen waren von den Teilnehmern des von Dr. Kammerl geleiteten Proseminars „*Lehren und Lernen mit Neuen Medien*“ zu erwarten, da in dieser Veranstaltung Grundprinzipien und Richtlinien des Online-Lernens vermittelt werden.

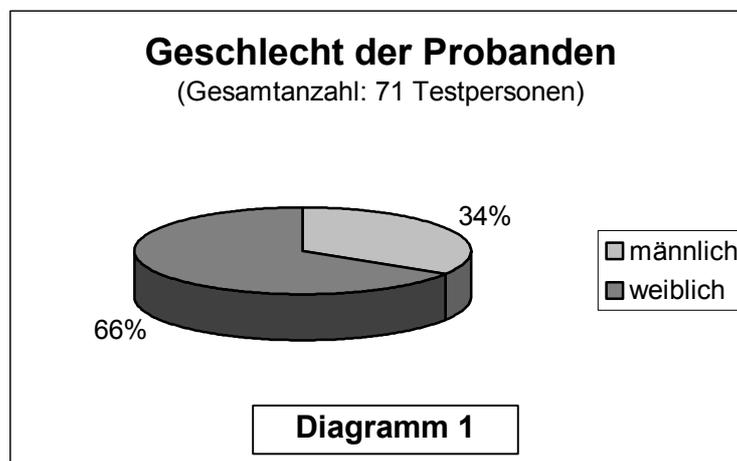
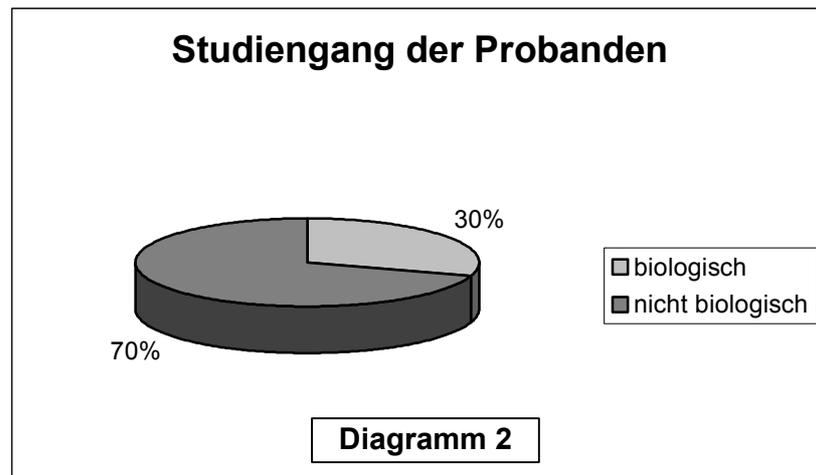
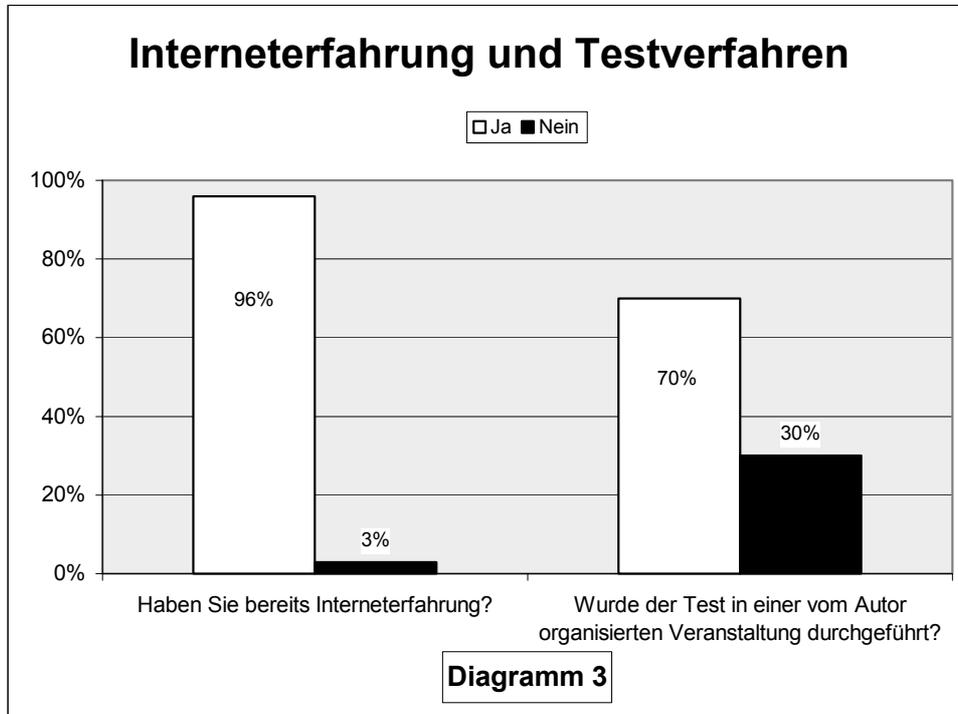


Diagramm 1 zeigt, dass der Anteil an weiblichen Testpersonen mit 66 % deutlich überwiegt. Geschlechtsspezifische Unterschiede im Hinblick auf die Qualitätskriterien sollen jedoch aufgrund der geringen Teilnehmerzahl nicht angestellt werden. Auf **Diagramm 2** kann man sofort erkennen, dass der Anteil an „Nichtbiologen“ dominiert. Während 30 % der Testpersonen mit Biologiedidaktik vertraut sind, gehören 70 % der Probanden nicht biologischen Studiengängen an. Diese fachfremden Testpersonen stellen zwar nicht die eigentliche Zielgruppe dar, es können aber dennoch sehr wichtige Aussagen in Bezug auf Informationspräsentation, Verständlichkeit sowie Benutzerfreundlichkeit von dieser Gruppe erhoben werden.



Im ersten Abschnitt des Fragebogens wurde zunächst auch ermittelt, ob die Testpersonen *Internetnutzung* besitzen. Das Ergebnis von 96 % zeigt, dass fast alle Probanden mit diesem Medium vertraut sind und verschiedene Informationsangebote des Internets kennen. Somit sind von den erfahrenen Testpersonen sachlich-objektive Beurteilungen im Hinblick auf die Qualität der Internetanwendung zu erwarten (vgl. **Diagramm 3**). Für die Durchführung der Testphase wurden zwei verschiedene Methoden angewendet. Einerseits wurde das Lernprogramm in einer vom Autor *organisierten* Veranstaltung getestet, andererseits von Einzelpersonen in *Eigenarbeit* (z. B. von zu Hause aus) überprüft. Vom 12.11. bis 17.12.2002 wurden fünf Sitzungen in universitätsinternen Terminalräumen abgehalten. In kleineren Gruppen mit bis zu fünfzehn Personen wurde das internetgestützte Programm unter Aufsicht des Autors sechzig Minuten begutachtet und anschließend durch den im Programm integrierten Fragebogen bewertet. Um häufige Fragen zu vermeiden, bekam jeder Proband einen Handzettel, worauf der Weg zum Lernprogramm sowie einige wichtige Hinweise für den Umgang mit dem Lernangebot aufgeführt waren. Für spezielle Fragestellungen stand zudem der Autor des Lernprogramms zur Verfügung. Von einundsiebzig Testpersonen testeten fünfzig Probanden (70 %) das Lernprogramm in einer organisierten Veranstaltung. Da „Orchideenmykorrhiza-Online“ als Selbstlernkurs konzipiert ist und selbständiges Lernen fördern sollte, wurde es aber auch von Studenten getestet, die das noch unbekannte Lernprogramm in Eigenarbeit und ohne personale Unterstützung bewerten mussten. Diese Bewertungsweise ist sicherlich am aussagekräftigsten, da sich durch die fehlende Hilfestellung verborgene Probleme (z. B. bei der Navigation) oder Verständnisschwierigkeiten heraus kristallisieren und deutlich werden.

Für den Einzeltest konnten nur einundzwanzig Probanden (30 %) gewonnen werden. Eine größere Anzahl an Einzelprobanden hätte das Gesamtergebnis sicherlich repräsentativer gestaltet. Zu diesem Zweck stellten sich jedoch nicht mehr Testpersonen zur Verfügung (keine Bezahlung, Freizeit, etc.).



4.3.3 Evaluation der Qualitätskriterien

Im Fragebogen müssen die einzelnen **Qualitätskriterien** zu Darstellungs- und Interaktionsformen sowie zu Didaktik und Lernpsychologie auf einer Ordinalskala (von sehr gut ① bis ungenügend ⑤) bewertet werden. Die Vergabe von Schulnoten eignet sich für die Beurteilung besonders, da sie allen Probanden vertraut ist und daher nicht näher erläutert werden muss. Nach der Beurteilung der einzelnen Kriterien und dem Ausfüllen der Freitext-Antworten muss der Fragebogen durch Mausklick auf einen Button abgeschickt werden. Die Ergebnisse der einzelnen Probanden werden schließlich in einer Datenbank gesammelt und von einem universitätsinternen Programm ausgewertet. Ein automatisches Bewertungssystem spart nicht nur sehr viel Zeit und Aufwand, sondern arbeitet zudem praktisch fehlerfrei. Bei den folgenden Diagrammen kann man jedoch feststellen, dass die Summe der Prozentangaben nicht in jedem Fall 100 % ergibt. Dies liegt einerseits in Rundungs-Ungenauigkeiten begründet. Andererseits wurden von den Testpersonen nicht stets alle Fragen beantwortet. Die Auswertungsergebnisse der einundsiebzig Probanden werden in Form verschiedener **Diagramme** präsentiert und kurz erläutert. Aufgrund des Informationsgehalts der einzelnen Graphiken sollen nur Extremwerte und Auffälligkeiten sowie mögliche Ursachen angesprochen werden.

4.3.3.1 Beurteilung der Darstellungsformen

Die Auswertungsergebnisse im Hinblick auf die unterschiedlichen Darstellungsformen werden entsprechend der Unterteilung im Fragebogen mit Hilfe von fünf Diagrammen aufgezeigt. **Diagramm 4** repräsentiert die Bewertung der *Textgestaltung am Bildschirm*. Als Kriterien werden hierbei Länge und Umfang, Verständlichkeit, Lesbarkeit sowie die Einprägsamkeit von Bildschirmtext aufgeführt. Besonders auffällig ist, dass 65 % der Probanden die Lesbarkeit mit der Note 1 (sehr gut) bewerteten. Zusammen mit der Note 2 wurden insgesamt sogar 92 % für dieses Merkmal erreicht. Diese Werte zeigen deutlich, dass durch die Berücksichtigung der Schriftart - Einsatz von serifenlosen Schriftarten (z. B. Arial oder Verdana) für Bildschirmtexte - eine optimale Lesbarkeit als wichtige Voraussetzung für Lernangebote erzielt wird. Ähnlich gute Ergebnisse kann das Kriterium Länge und Umfang aufweisen, da 42 % der Testpersonen die Note 1 verteilten und 45 % dieses Merkmal als gut einstufen. Trotz akzeptabler Werte bei der Verständlichkeit von Bildschirmtexten (Note 1: 38 %; Note 2: 34 %) ist hier bereits eine leicht negative Tendenz zu erkennen, da 18 % der Probanden die

Textgestaltung am Bildschirm

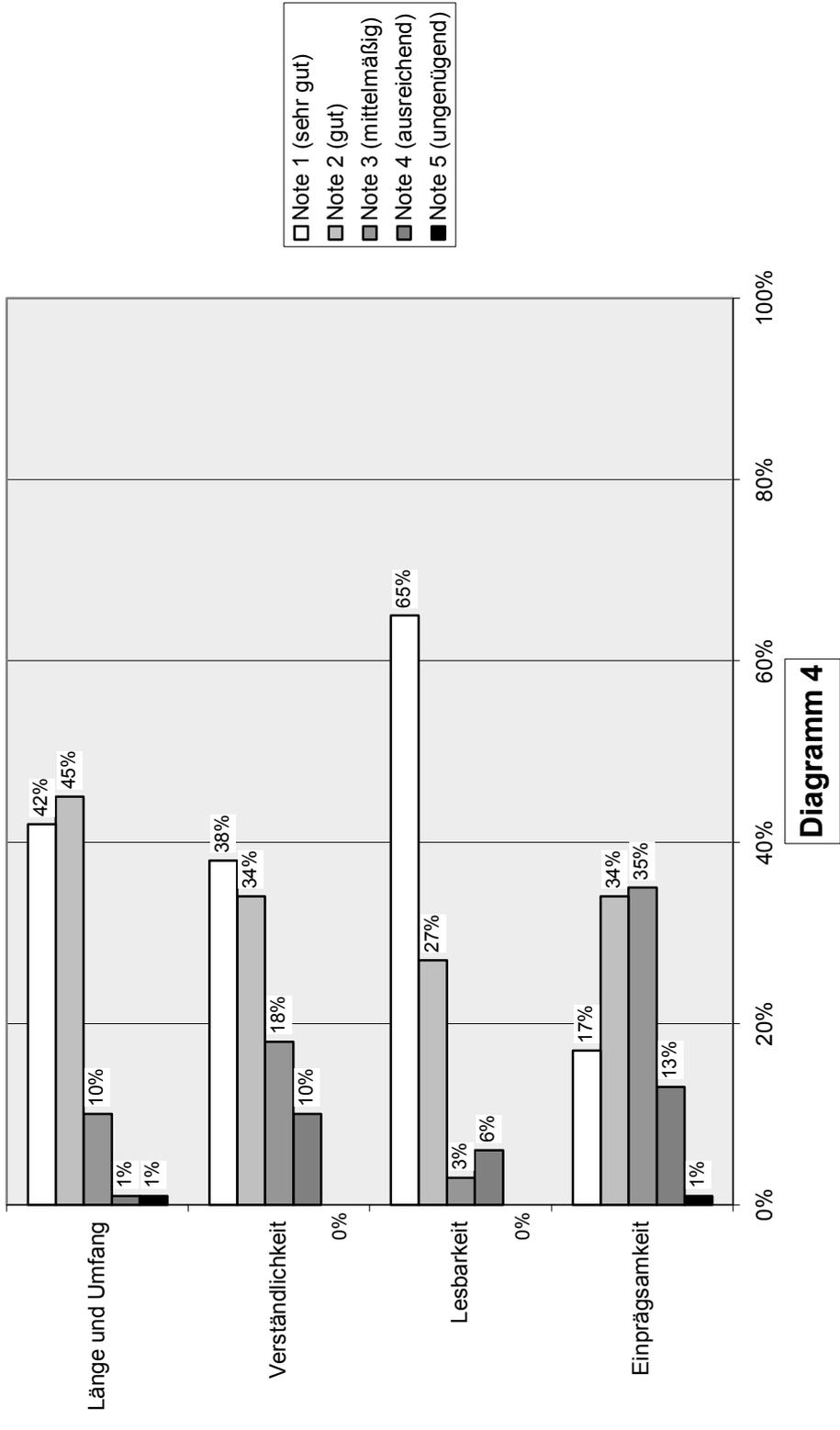


Diagramm 4

Verständlichkeit als mittelmäßig bewerteten und 10 % der Testpersonen dieses Kriterium nur als ausreichend benoteten. Bei der Beurteilung der Einprägsamkeit von Bildschirmtext fällt auf, dass sich die Bewertung zwischen Note 2 (34 %) und Note 3 (35 %) bewegt. Verglichen mit den anderen Kriterien schneidet die Einprägsamkeit (trotz guter Werte) somit insgesamt am schlechtesten ab. Die leicht negative Tendenz in Bezug auf Verständlichkeit und Einprägsamkeit zeigt, dass die Textgestaltung noch zu verbessern ist. Vermutlich müssen noch kürzere und einfachere Texte verwendet werden. Schwierigkeiten beim Verstehen und Einprägen können aber auch wegen fehlender biologischer Vorkenntnisse entstehen, die offensichtlich auf die relativ hohe Anzahl an „Nichtbiologen“ innerhalb der Testgruppe (70 %) zurückzuführen sind.

Diagramm 5 visualisiert die Häufigkeitsverteilung, die die Testpersonen im Hinblick auf die *Gestaltung der Abbildungen* abgegeben haben. Neben der Qualität und der Motivationskraft von Abbildungen wurden vor allem auch Anschaulichkeit und Verständlichkeit geprüft. Zudem waren auch der Informationsgehalt und die Qualität der Zusatzinformationen, die fast hinter allen Bildern verborgen sind, zu beurteilen. Da die Ladezeit von Abbildungen die Qualität internetgestützter Anwendungen entscheidend beeinflussen kann, wurde auch sie als wichtiges Kriterium bewertet. Bei der Betrachtung von Diagramm 5 fallen zunächst zwei Extremwerte auf. Jeweils 68 % der Testpersonen bewerten sowohl die Qualität als auch die Ladezeiten der Abbildungen mit der Note sehr gut. Knapp ein Viertel aller Probanden stufen diese beiden Kriterien darüber hinaus auch als gut ein. Dieser hohe Prozentsatz zeigt deutlich, dass das richtige Bildformat (JPEG oder GIF) und auch die richtige Bildgröße bei der Umsetzung des Lernprogramms im Internet verwendet wurden. Die guten Ergebnisse hinsichtlich der Ladezeiten müssen jedoch etwas relativiert werden, da das Programm überwiegend über die Standleitung der Universität Passau betrachtet wurde. Die Ladezeiten über ein Standardmodem (56,6 Kbit/s) würden sich zwar deutlich erhöhen, aber dennoch in einem erträglichen Maße bleiben. 51 % der Probanden stufen die Anschaulichkeit und Verständlichkeit sowie den Informationsgehalt von Abbildungen als sehr gut ein. Dies kann vermutlich sowohl auf die Berücksichtigung der jeweiligen Bildfunktion als auch auf die Wahl und den Einsatz des richtigen Abbildungstypus (z. B. Zeichnung oder Photo) zurückgeführt werden. Selbst die „schlechter“ abschneidenden Kriterien Motivations- und Anreizcharakter sowie die Zusatzinformationen wurden von 44 % aller Testpersonen mit der Note 1 bewertet. Insgesamt kann anhand der ausgewerteten Ergebnisse festgestellt werden, dass die Gestaltung und der didaktische Einsatz der Abbildungen sehr gut gelungen ist und optimal umgesetzt wurde.

Gestaltung der Abbildungen

Note 1 (sehr gut)
 Note 2 (gut)
 Note 3 (mittelmäßig)
 Note 4 (ausreichend)
 Note 5 (ungenügend)

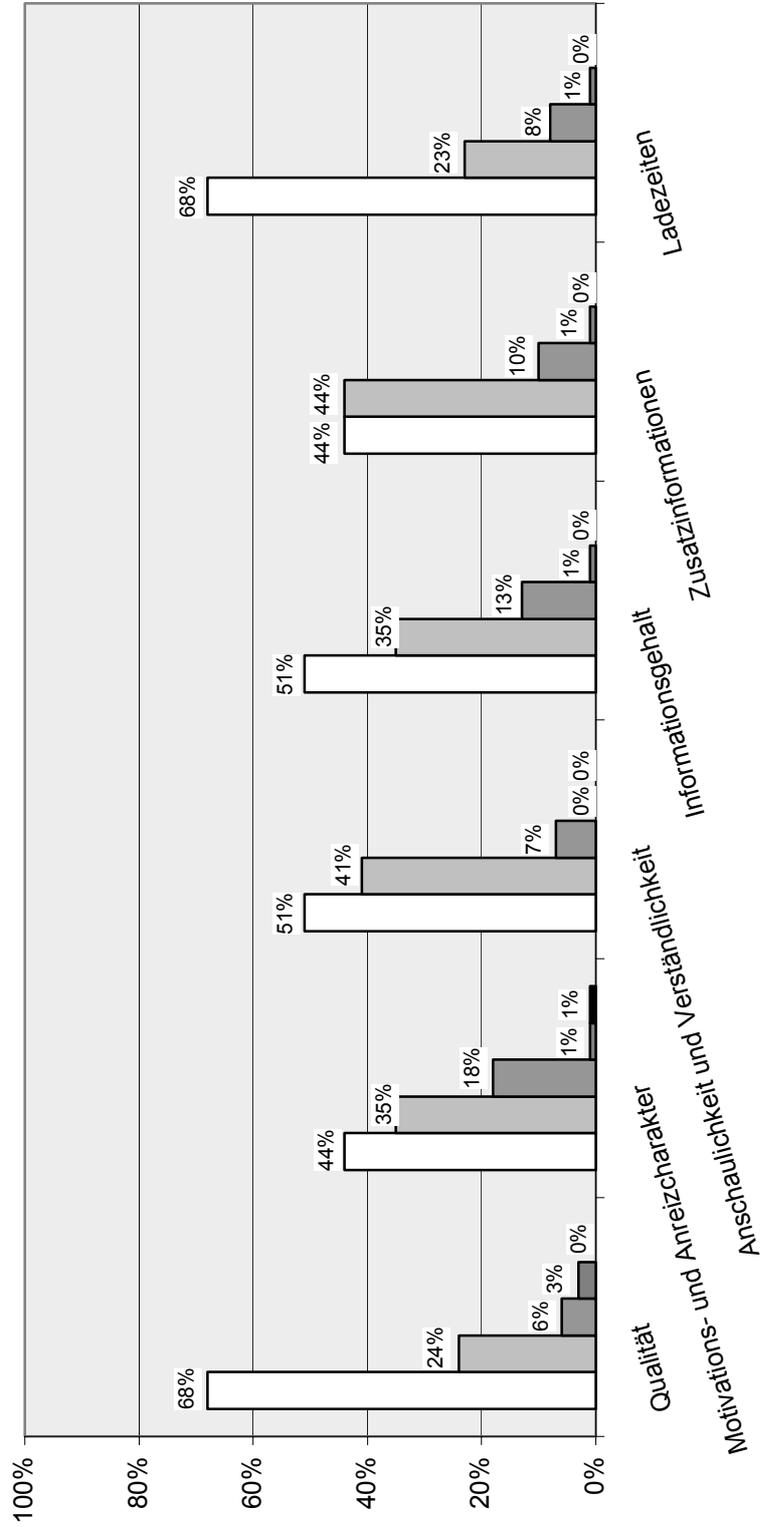


Diagramm 5

Um die im Lernprogramm eingesetzten Animationen betrachten zu können, muss auf dem jeweiligen Computer der *Windows Media Player* installiert sein. Ist dieses Standardprogramm nicht vorhanden, so kann es über einen integrierten Link auf der entsprechenden Anwendungsseite heruntergeladen werden. Diese Zusatzarbeit kann jedoch manche Benutzer abschrecken und dazu bewegen, Animationen zu überspringen. Die im AVI-Format gespeicherten Animationen sind zudem sehr speicherbelastend und benötigen über ein Standardmodem mit 56,6 Kbit/s relativ lange Ladezeiten, die die Geduld des Betrachters stark strapazieren können. Aus diesem Grund wurde zunächst überprüft, ob die bewegten Graphiken vom jeweiligen Computersystem unterstützt wurden bzw. ob die Animationen vom Benutzer überhaupt angesehen wurden. **Diagramm 6**, auf dem die *Nutzung und Unterstützung von Animationen* dargestellt ist, zeigt, dass bei 89 % der Testpersonen - trotz der möglichen Schwierigkeiten - Animationen unterstützt und auch angesehen wurden. Lediglich in 8 % der Fälle war die Begutachtung der animierten Graphiken nicht möglich. Auch dieses sehr gute Ergebnis relativiert sich, wenn man bedenkt, dass 70 % der einundsiebzig Probanden das Lernprogramm in einer organisierten Veranstaltung mit Hilfe eines über eine Standleitung vernetzten Universitäts-PC testeten. Dennoch mussten 30 % der Testpersonen das Programm ohne personale Unterstützung und womöglich von zu Hause aus prüfen. Von diesem Standpunkt aus, kann das Ergebnis trotzdem als zufriedenstellend angesehen werden.

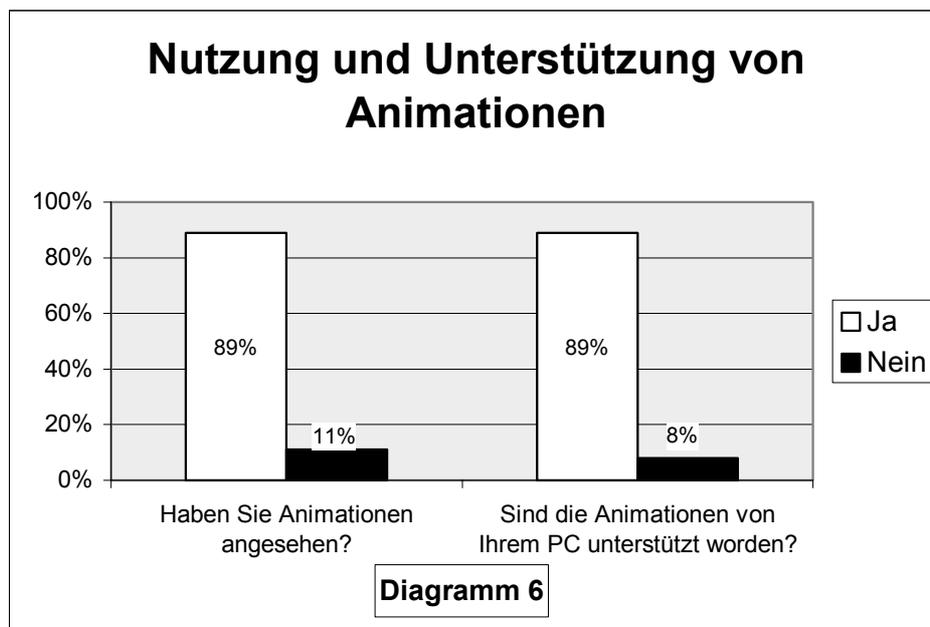


Diagramm 7 zeigt die Beurteilungen, die hinsichtlich der *Gestaltung der Animationen* getroffen wurden. Als Kriterien sollten Qualität, Anschaulichkeit und Verständlichkeit sowie Erklärungskraft und Ladezeiten der Animationen von den Probanden überprüft werden. Als Extremwert fällt zunächst das Merkmal Ladezeiten ins Auge. Einerseits wurden sie von 59 % der Testpersonen (vermutlich alle mit Standleitung) mit der Note sehr gut bewertet. Andererseits enthält das Diagramm aber auch den höchsten Wert mit 3 % der Probanden, die die Ladezeiten als ungenügend (Note 5) einschätzten. Aus diesen Ergebnissen kann gefolgert werden, dass für Animationen generell speichersparendere Formate (z. B. Flash) zu verwenden sind, um jeden Benutzer das Betrachten von Animationen zu ermöglichen. Erstaunlich gut schneiden Anschaulichkeit und Verständlichkeit von Animationen ab. 49 % der Testpersonen bewerteten diese beiden Kriterien mit der Note 1. Darüber hinaus finden weitere 34 % die Animationen sehr anschaulich und verständlich und gaben daher die Note 2. Auch die Erklärungskraft der Animationen weist mit 78 % (Note 1: 34 % + Note 2: 44 %) eine gute Beurteilung durch die Testpersonen auf. Das generell gute Abschneiden der Animationen ist vermutlich auf die stark vereinfachte, aber fachlich korrekte Darstellungsweise verschiedener Prozesse zwischen Pilz und Orchidee zurückzuführen. Es wurde versucht, Vorgänge wie die Pilzinfektion didaktisch reduziert vorzuführen, um den Betrachter eine konkrete Vorstellung von den intrazellulären Wechselwirkungen zu vermitteln. Zudem sind Animationen als Abwechslung in der Informationspräsentation beliebt und beleben das sachliche Lernangebot. So kann durch den Einsatz von bewegten Graphiken auch die Motivation des Lernenden angeregt und schließlich das Interesse an der zu behandelnden Thematik gesteigert werden.

Es wurde bereits erwähnt, dass aus technischen Gründen (keine Soundcard, keine Aktivboxen) keine auditiven Elemente in das Lernprogramm implementiert wurden. Der Einsatz von Audio-Tracks in Form von Hörtexten (z. B. als Erläuterung von Animationen) oder Navigationsounds stellt jedoch eine Grundvoraussetzung für Multimedia-Systeme dar. Aufgrund dieses Defizits sollte von den Probanden überprüft werden, wie sich der *fehlende Einsatz von auditiven Elementen* auf die Qualität des gesamten Lernprogramms auswirkt. Anhand des **Diagramms 8** kann man eine relative Gleichverteilung der einzelnen Bewertungen feststellen. 23 % der Testpersonen verteilen die Note 1 und bringen damit zum Ausdruck, dass der fehlende Einsatz auditiver Elemente keinerlei Nachteile für das Lernprogramm mit sich bringt. Auf der anderen Seite wurde dieses Defizit von 7 % der Probanden (relativ hoher Wert) mit der Note 5 und von 15 % mit der Note 4 bewertet. Dadurch wird darauf hingewiesen, dass auditive Elemente konstituierend für Multimedia-Systeme sind und daher unbedingt in das

Gestaltung der Animationen

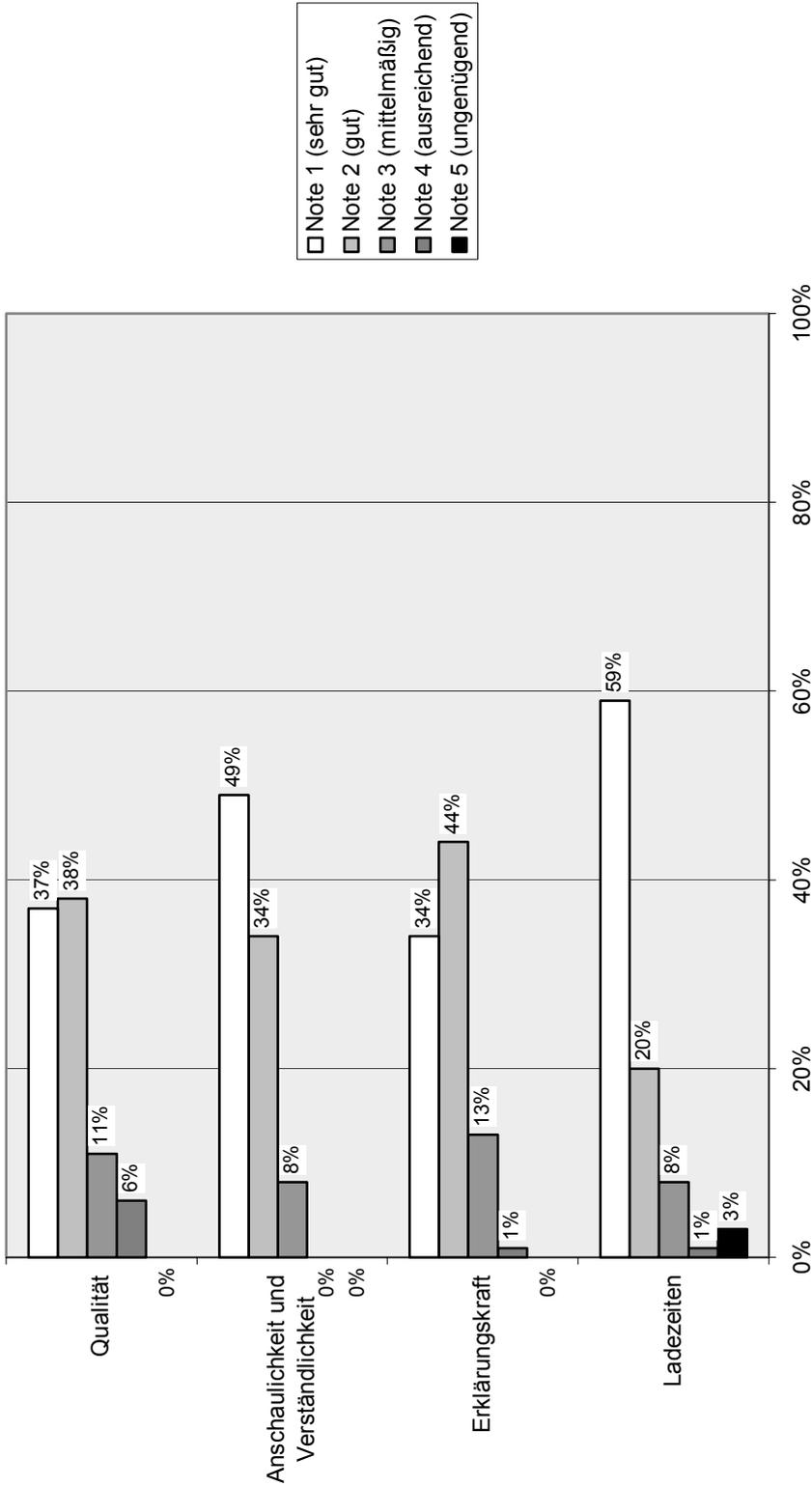
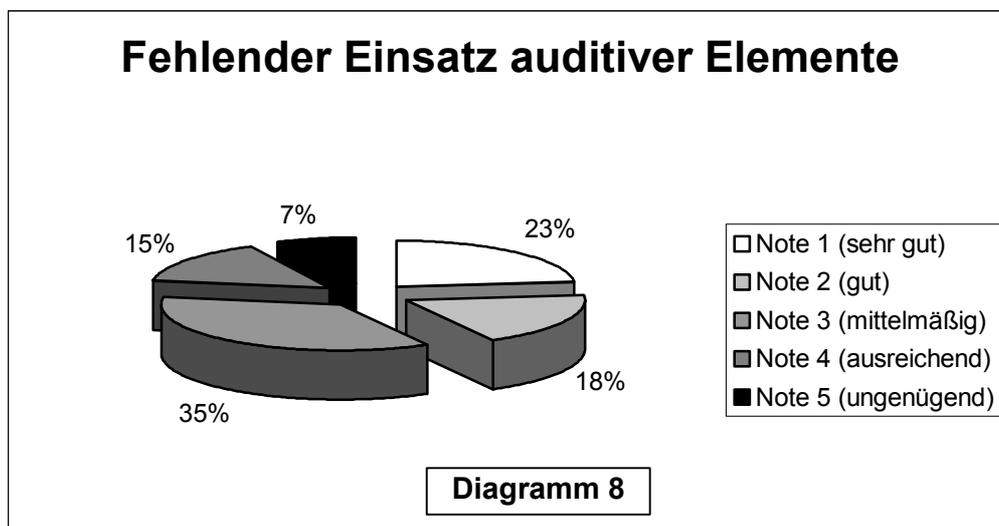


Diagramm 7

Programm integriert werden müssen. Das Fehlen von Audio-Sequenzen wurde von den meisten Testpersonen (35 %) jedoch mit der Note 3 als mittelmäßig eingestuft. Dies liegt vermutlich darin begründet, dass sich viele Probanden mit dieser Fragestellung nicht zurecht fanden und sie nicht verstanden hatten. Während der organisierten Veranstaltungen, in denen das Programm getestet wurde, benötigten besonders viele Testpersonen gerade wegen dieser Frage Hilfestellung vom Autor. Insgesamt ist zu bemerken, dass nach Möglichkeit auditive Elemente aufgrund diverser Vorteile (vgl. 3.3.1.3) in Lernangebote implementiert werden sollten. Das Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ bleibt den Bewertungsergebnissen zufolge aber trotz dieses Defizits anschaulich und verständlich.



4.3.3.2 Beurteilung der Interaktionsformen

Im dritten Abschnitt des Fragebogens werden die Testpersonen zu der Beschaffenheit der Interaktionsformen im Lernprogramm „Orchideenmykorrhiza-Online“ befragt. Die folgenden sechs Diagramme sollen die einzelnen Auswertungsergebnisse veranschaulichen und eine allgemeine Tendenz hinsichtlich der Qualität der Aktionsformen abgeben. Bevor die einzelnen Kriterien zur Benutzungsoberfläche, Navigation und Benutzerführung sowie zur Lernkontrolle überprüft werden, soll ein allgemeines Urteil über die Bereitstellung der verschiedenen *Interaktionsmöglichkeiten für den Benutzer* abgegeben werden. **Diagramm 9** zeigt, dass die meisten Probanden (58 %) das Angebot zwischen sehr gut und gut einstufen. Ein Anteil von 32 % bewerteten Steuerungs- und Eingriffsmöglichkeiten in das Programm mit der Note 3 als mittelmäßig. Nur insgesamt 5 % schätzen die Interaktionsformen als ausreichend

(4 %) oder ungenügend (1 %) ein. Dieses Ergebnis macht deutlich, dass im Grunde genügend Möglichkeiten für den Benutzer bestehen, um in das Handlungsgeschehen des Lernprozesses einzugreifen. Der relativ hohe Wert mittelmäßiger Bewertung ist aber auch ein Hinweis dafür, dass die Bereitstellung zusätzlicher Interaktionsformen (z. B. Abspielen von Audio-Tracks, Arbeiten mit virtuellen Geräten wie einem Mikroskop, etc.) sehr vorteilhaft sein könnte.

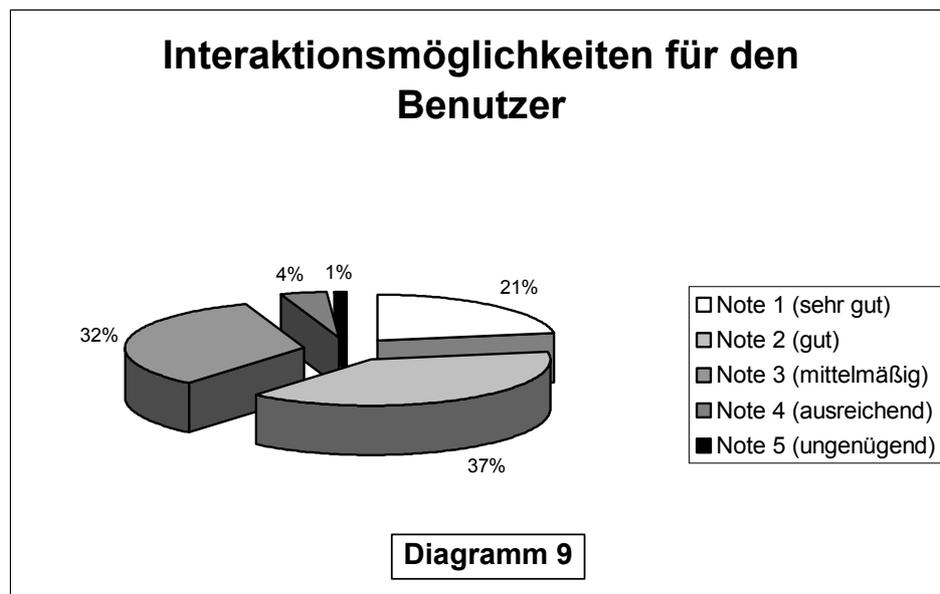


Diagramm 10 repräsentiert die Ergebnisse bezüglich der *Benutzungsoberfläche* des Lernprogramms. Die Testpersonen sollten sich hierbei zunächst über die Gestaltung und Attraktivität sowie über die Bildschirmaufteilung äußern. Darüber hinaus mussten die Anordnung sowie der Selbsterklärungsgrad der Bedienelemente beurteilt werden. Ein kurzer Blick auf die Graphik zeigt, dass der Selbsterklärungsgrad der Bedienelemente von 51 % der Probanden als sehr gut und von 34 % als gut eingestuft wurde. Die meisten Benutzer haben demnach keine Probleme im Umgang mit den graphischen Bedienelementen (z. B. Navigations-Buttons, Info-Symbol, etc.) der Benutzeroberfläche. Dieses Ergebnis steht sicherlich mit der Ersatztextfunktion in Zusammenhang, die in den meisten Fällen kurz kommentiert, welche Interaktionsmöglichkeiten zur Verfügung stehen. Auch die übrigen drei Kriterien werden jeweils von mehr als 70 % mit der Note 1 und der Note 2 bewertet. Besonders gut fällt die Beurteilung im Hinblick auf die Bildschirmaufteilung (Note 1: 44 %; Note 2: 38 %) des Lernprogramms aus. Dies kann man auch daran erkennen, dass die Note 4 nur von 1 % der Testpersonen und die Note 5 überhaupt nicht verteilt wurden. Die positiv bewertete Bildschirmaufteilung lässt sich sicherlich auf die Beachtung der Aufmerksamkeitsverteilung auf Bildschirmen zurückführen.

Benutzungsoberfläche

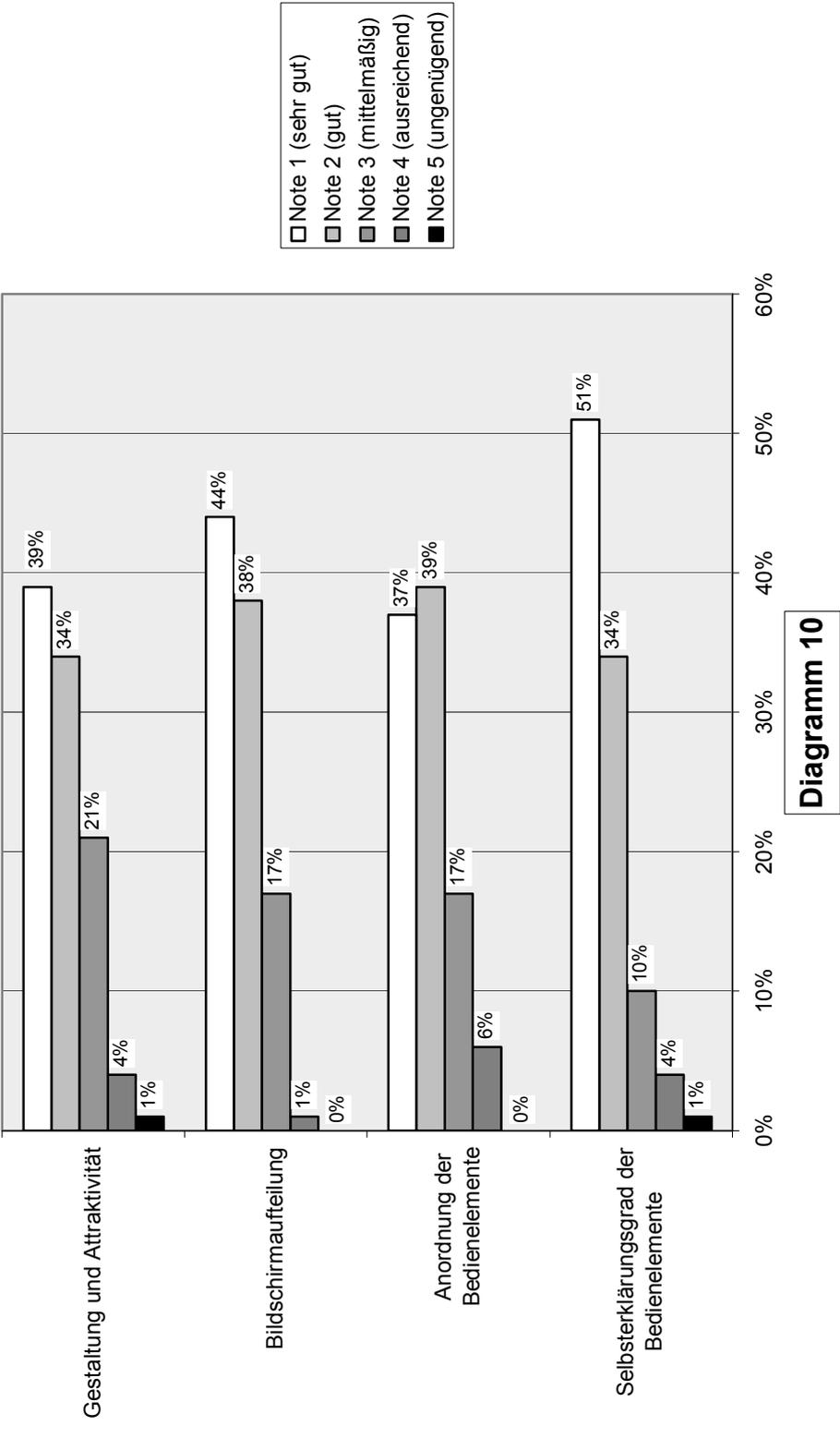
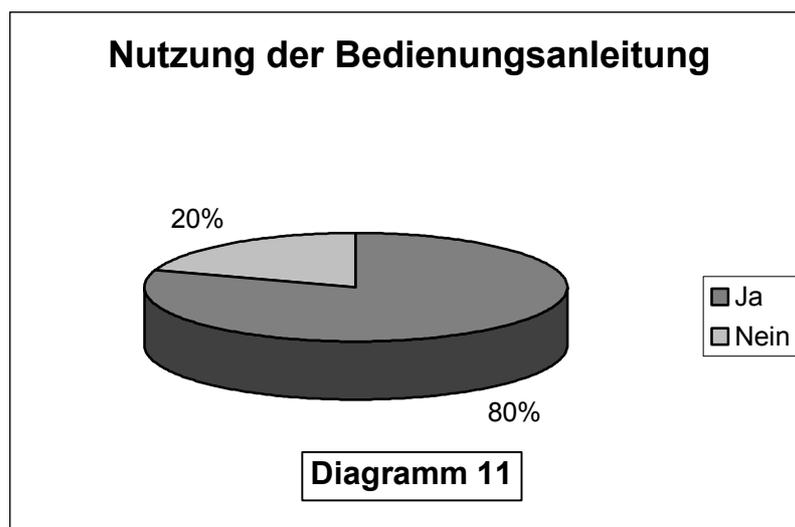


Diagramm 10

Da vor allem der linken Bildschirmhälfte 65 % der Aufmerksamkeit des Betrachters geschenkt wird, sollen wichtige Details und Informationen stets auf dieser Seite angeordnet werden (vgl. STAUFER 1987, S. 59). Die Bildschirmaufteilung wurde vielleicht auch überwiegend positiv bewertet, da bei der Informationspräsentation darauf geachtet wurde, die Darstellungsform mit der Leitfunktion jeweils auf die linke Bildschirmseite zu platzieren. Das „schlechteste“ Ergebnis erzielte das Kriterium Gestaltung und Attraktivität der Benutzungsoberfläche, das 21 % der Probanden mit der Note 3 nur als mittelmäßig bewertet haben. Aus dieser durchschnittlichen Bewertung kann geschlossen werden, dass im Hinblick auf Farbgestaltung und Dekoration noch einige Ergänzungen und Verbesserungen getroffen werden müssten. Abschließend soll jedoch bemerkt werden, dass es sich bei dem Programm „Orchideenmykorrhiza-Online“ um ein Lernangebot handelt, mit dem gearbeitet werden soll. Der Funktionalität sollte daher stets mehr Beachtung als ästhetischen Gestaltungselementen geschenkt werden.



Der Fragebogen enthält in der Kategorie *Navigation und Benutzerführung* eine 0/1-Abfrage, deren Ergebnisse mit Hilfe eines eigenen Diagramms veranschaulicht werden sollen. Wie jedes andere Software-Produkt enthält auch das evaluierte Lernprogramm eine Bedienungsanleitung, die dem Benutzer wichtige Hinweise für den Umgang mit dem Programm liefert. Da diese Bedienungsanleitung nur über die Homepage sowie über den Wegweiser zu erreichen ist, sollte mit dem Fragebogen erhoben werden, ob diese Hinweise für den Umgang mit dem Selbstlernkurs auch gefunden und genutzt werden. Aus **Diagramm 11** wird sofort ersichtlich, dass 80 % der Testpersonen die Bedienungsanleitung aufgesucht haben. Dieser absoluten

Mehrheit steht jedoch auch ein relativ hoher Anteil von 20 % der Probanden gegenüber, der dieses wichtige Informationsangebot nicht beansprucht hatte. Während auf den ersten Blick die Platzierung der Bedienungsanleitung aufgrund der Ergebnisse als geeignet erscheint, ist dennoch zu bedenken, dass eine solche Erklärungsfunktion in der Regel von allen Rezipienten wahrgenommen werden müsste. Aus diesem Grund sind Verbesserungen im Hinblick auf die Anordnung anzustellen, damit die Bedienungsanleitung letztendlich von einem noch höheren Anteil der Benutzer gelesen wird.

Auf **Diagramm 12** sind die erhobenen Bewertungsergebnisse bezüglich der *Navigation und Benutzerführung* dargestellt. Die Probanden mussten neben allgemeinen Kriterien wie Selbsterklärungsgrad, Navigation und Benutzerfreundlichkeit auch spezifische Merkmale des Lernprogramms beurteilen. So wurden für eine problemlose Orientierung im Selbstlernkurs verschieden farbige Hintergründe (kapitelspezifisch), ein als Sitemap fungierender Wegweiser, Info-Symbole, mit Symbolen kommentierte Querverweise sowie eine Bedienungsanleitung implementiert und schließlich von den Testpersonen auf deren Qualität überprüft und bewertet. Trotz der vielen im Diagramm enthaltenen Einzeldaten können deutliche Aussagen über Navigation und Benutzerführung in „Orchideenmykorrhiza-Online“ abgeleitet werden. Von den allgemeinen Kriterien schnitt die Bedienerfreundlichkeit bei der Beurteilung am besten ab. 59 % der Testpersonen bewerteten diese Eigenschaft mit der Note 1 als sehr gut. 27 % waren zudem der Meinung, dass das Lernprogramm gut (Note 2) zu bedienen ist. Dieses Ergebnis ist sicherlich mit der Umsetzung der spezifischen Orientierungshilfen zu erklären, die ebenfalls in diesem Diagramm aufgeführt sind. Auch die beiden anderen Kriterien (Selbsterklärungsgrad und Navigation) wurden von den Probanden mit jeweils mindestens 80 % als sehr gut oder gut eingestuft. Bei den programmspezifischen Navigationsmitteln weist vor allem der farbige Hintergrund sehr gute Ergebnisse auf (Note 1: 65 %; Note 2: 32 %). Hieraus wird ersichtlich, dass auch einfache Gestaltungsmittel sehr effektiv sein können. Fast alle Einzelmerkmale wurden von den Testpersonen sehr positiv bewertet. Der Wegweiser (Inhaltsübersicht) erhielt von 61 % der Probanden die Note 1 und von 28 % die Note 2. Das ist vermutlich damit zu erklären, dass man mit Hilfe dieser Funktion jede beliebige Seite ansteuern kann und dadurch nicht der linearen Navigation unterworfen ist. Die kommentierten Querverweise zeigen mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit so gute Werte auf (Note 1: 58 %; Note 2: 35 %), da der Benutzer bereits vor der Aktivierung der Verknüpfung über den Zielort informiert wird und daher entscheiden kann, ob sich das Verfolgen des Links für seine Zwecke auch lohnt. Am schlechtesten schnitt die Bedienungsanleitung ab. Nur 20 %

Navigation und Benutzerführung

□ Note 1 (sehr gut) □ Note 2 (gut) □ Note 3 (mittelmäßig) □ Note 4 (ausreichend) ■ Note 5 (ungenügend)

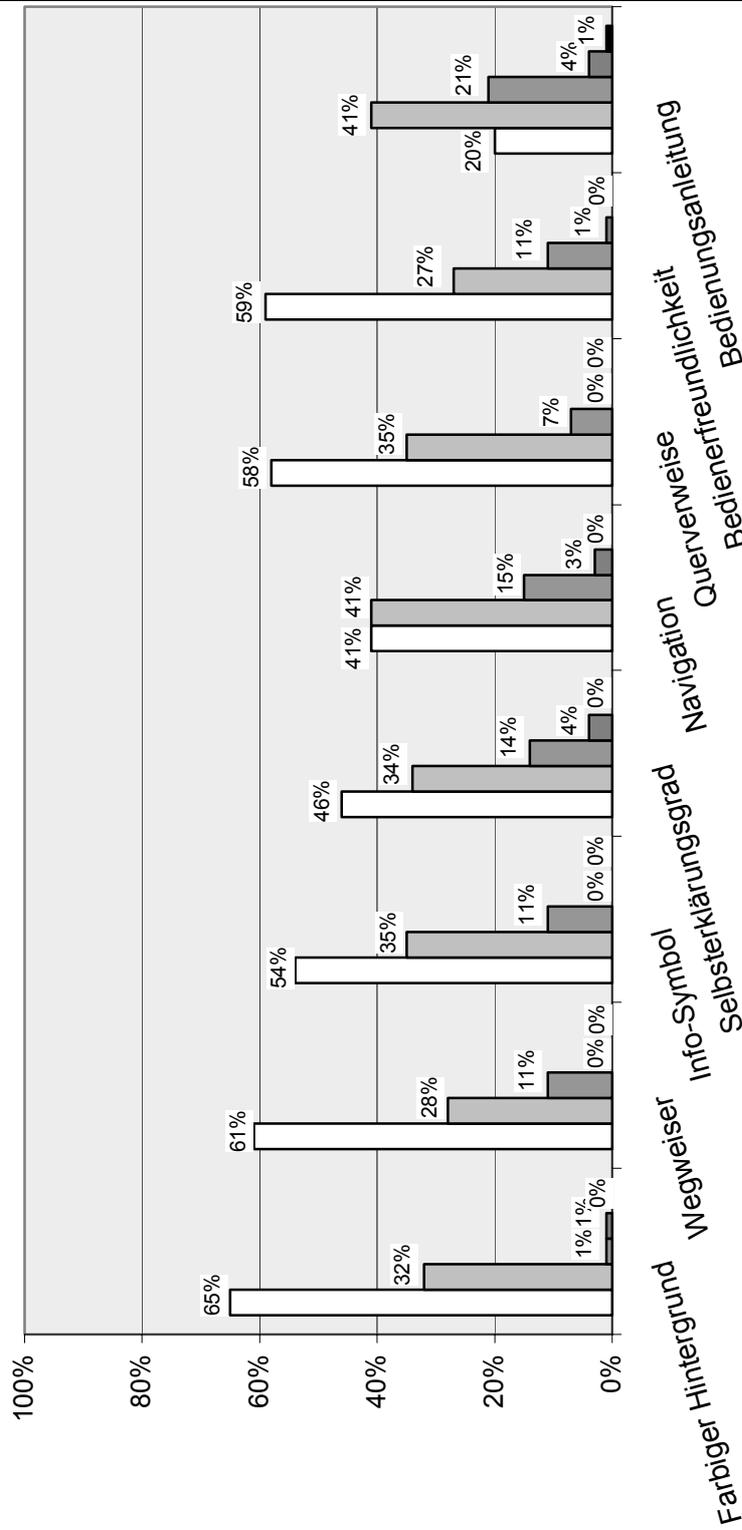
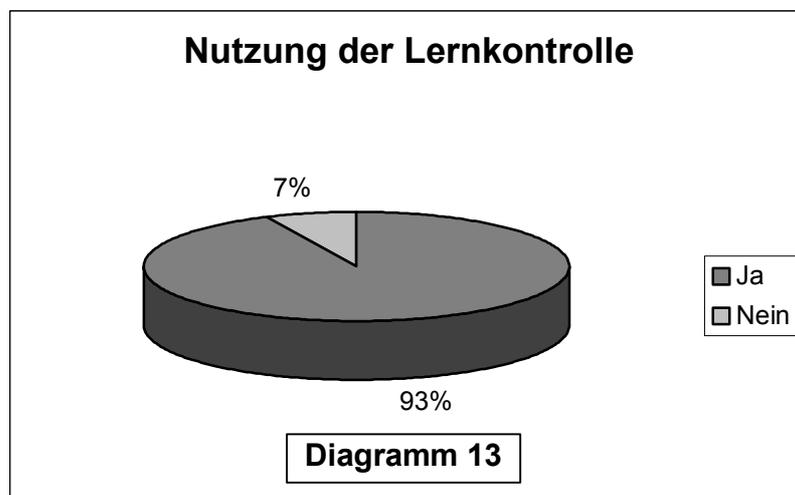


Diagramm 12

der Testpersonen stufen sie als sehr gut und 41 % als gut ein. Die Note 3 erreicht bei diesem Merkmal mit 21 % der Probanden den höchsten Wert. Während alle anderen Kriterien nicht als ungenügend eingestuft wurden, ist an dieser Stelle auch die Note 5 mit 1 % vertreten. Diese relativ negative Bewertung ist vermutlich auf die Textfülle dieser Hinweisliste zurückzuführen, die den Betrachter bereits auf den ersten Blick zurückschreckt. Obwohl das Lernprogramm gute Werte im Hinblick auf die Selbsterklärungsfähigkeit zeigt (Note 1: 46 %; Note 2: 34 %), kann auf eine Bedienungsanleitung nur schwer verzichtet werden. Besondere didaktische Überlegungen sind jedoch nötig, um dieses Informationsangebot für den Benutzer noch attraktiver und interessanter zu gestalten.



Die Lernkontrolle ist eine der wichtigsten Interaktionsmöglichkeiten für den Benutzer und stellt somit einen unverzichtbaren Bestandteil des Lernprogramms dar. Sie sollte nach jedem Kapitel über die Funktionsleiste abgerufen und genutzt werden, um individuelle Lernfortschritte bzw. mögliche Defizite festzustellen. Bevor die Qualität der Lernkontrolle bzw. der Testfragen beurteilt wird, soll zunächst erst geprüft werden, ob diese Interaktionsmöglichkeit von den Rezipienten auch genutzt wird. Auf **Diagramm 13** ist deutlich zu erkennen, dass die Testaufgaben von 93 % der Probanden bearbeitet worden sind. Obwohl nur 7 % diese Möglichkeit zur Selbstkontrolle nicht angewendet haben, erscheint dieser Wert in Anbetracht der Bedeutung dieser Funktion als zu hoch. Um den Benutzer den Aufgabenkomplex nicht aufzutroyieren, muss er vom Lernenden erst abgerufen werden. Hierbei besteht jedoch die Gefahr, dieses für Lernprozesse so wichtige Angebot zu übersehen. Es wäre daher ratsam, nach jedem Kapitel die Lernkontrolle automatisch einzublenden und dadurch den Benutzer auf die Testfragen aufmerksam zu machen. Eine Option zum Deaktivieren der Lernkontrolle müsste hierbei selbstverständlich auch gegeben sein, um einen zwanghaften Charakter zu vermeiden.

Diagramm 14 repräsentiert die Testergebnisse im Hinblick auf die *Qualität der Lernkontrolle*. Zu bewerten waren allgemeine Kennzeichen wie Motivations- und Anreizcharakter, Angemessenheit, Verständlichkeit, Schwierigkeitsgrad, Rückmeldungen sowie die Lernwirksamkeit der Testfragen. Um festzustellen, ob sich die Lernkontrolle auf einem anspruchsvollen Niveau bewegt, wurden die Probanden auch nach dem persönlichen Abschneiden bei den Testaufgaben befragt und deren Ergebnisse schließlich fixiert. Im Vergleich zu Diagramm 12 *Navigation und Benutzerführung* fällt hier besonders auf, dass die einzelnen Kriterien bei weitem nicht so gute Ergebnisse erzielen, und die Bewertungen relativ gleichmäßig auf die einzelnen Notenstufen verteilt sind. Nur der Motivations- und Anreizcharakter sowie die Verständlichkeit der Testfragen wird von 30 % der Probanden als sehr gut eingestuft. Die Werte für die Note 1 liegen ansonsten teilweise deutlich unter 30 %. Diese beiden Merkmale wurden von einem relativ großen Anteil zudem auch als gut eingestuft (41 %; 37 %). Der Schwierigkeitsgrad der Testaufgaben wird von 46 % mit der Note 2 bewertet und erreicht damit den Extremwert dieser Beurteilungsstufe. Das persönliche Abschneiden wurde von 44 % der Testpersonen mit der Note 3 und von 30 % mit der Note 2 bewertet. Die anderen Notenstufen bewegen sich in einem Bereich zwischen 6 und 7 %. Das Überwiegen dieses mittelmäßigen Abschneidens ist generell sehr positiv anzusehen, da die Lernkontrolle unter keinen Umständen zu einfach gestaltet werden darf. Der wichtige Aspekt der Lernwirksamkeit zeigt eine relativ ausgeglichene Bewertung. 27 % der Testpersonen bewerten die Lernwirksamkeit mit der Note 1 und 32 % mit der Note 2. Als mittelmäßig stufen 21 % dieses Kriterium ein. Insgesamt sind die Ergebnisse bezüglich der Lerneffektivität aber als zufriedenstellend anzusehen. Die Rückmeldungen der Lernkontrolle weisen schließlich die schlechtesten Beurteilungsergebnisse auf. Die relative Gleichverteilung der Werte zeigt, dass sich die Noten 1 bis 4 zwischen 14 und 25 % bewegen. Besonders auffallend ist jedoch der hohe Anteil der Note 5. 13 % der Testpersonen waren mit der Qualität der Rückmeldungen absolut nicht zufrieden und stuften sie daher als ungenügend ein. Als mögliche Ursache hierfür kann ein teilweise nicht nachvollziehbares Auswertungssystem (programminternes) angenommen werden. Ein derartig negativer Wert wird in keinem anderen Diagramm für irgendein bestimmtes Kriterium erreicht. Die Rückmeldungen auf die Testfragen können daher als „Schlüssel-Makel“ des Lernprogramms angesehen werden. Hierbei ist jedoch auch zu bemerken, dass der Fragenkomplex mit einem speziellen Programm erstellt wurde („*Hot Potatoes - Half-Baked-Software*“ Version 5), auf dessen automatisches Auswertungssystem so gut wie kein Einfluss genommen werden kann. Es ist folglich bei der Umsetzung von Testfragen stets auf eine verständliche und benutzerfreundliche Rückmeldung zu achten. Zum Zeitpunkt der Erstellung

Qualität der Lernkontrolle

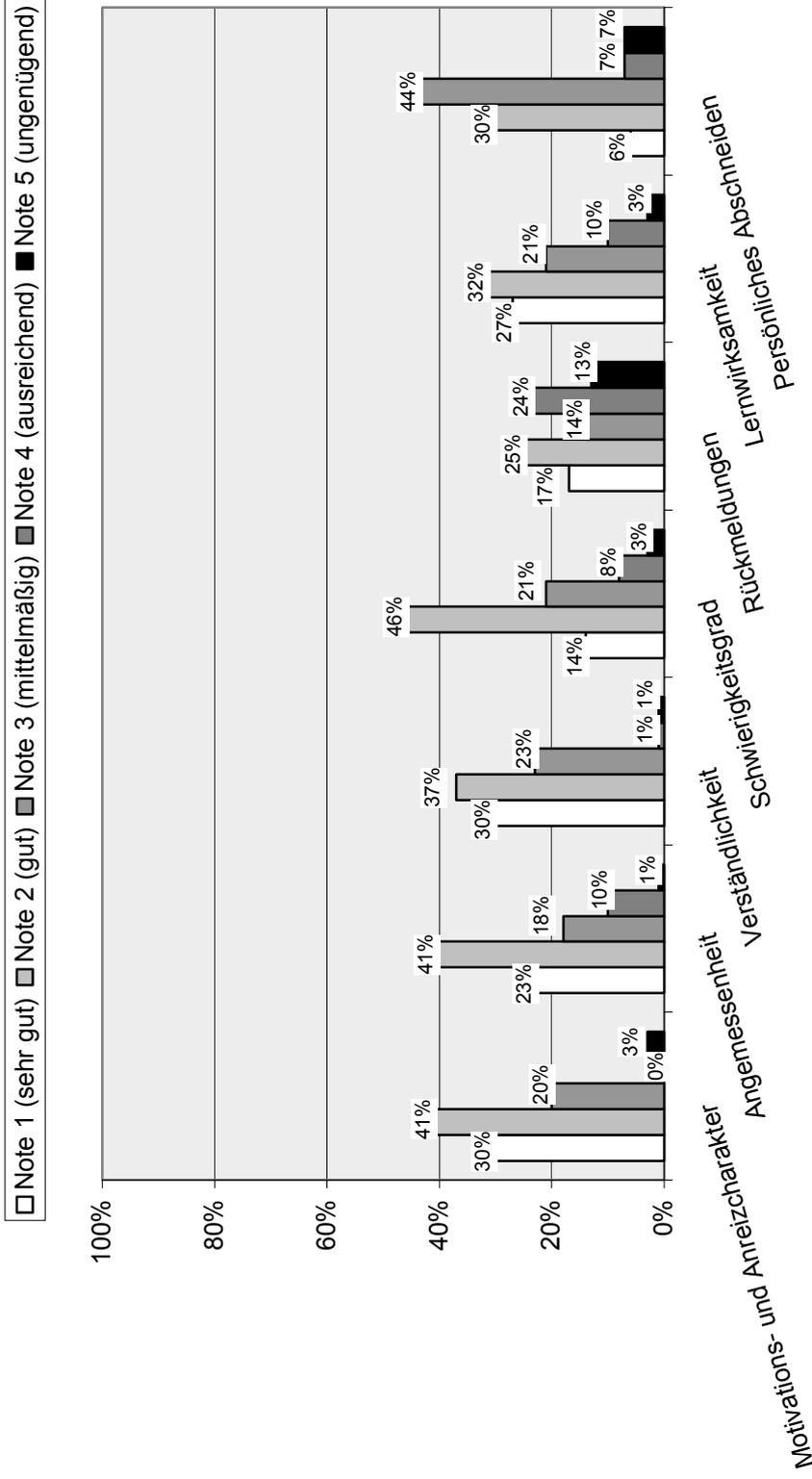


Diagramm 14

der Lernkontrolle stand jedoch noch keine Software, die für diesen Zweck geeignet erscheint, zur Verfügung.

4.3.3.3 Beurteilung der Didaktik und lernpsychologischer Aspekte

Im vierten Abschnitt des Fragebogens werden die Testpersonen schließlich noch um ihre Meinung in Bezug auf didaktische und lernpsychologische Gesichtspunkte des Lernprogramms gefragt. Die Bewertungsergebnisse werden mittels zweier verschiedener Diagramme visualisiert. Auf **Diagramm 15** sind zunächst die einzelnen Bewertungen im Hinblick auf *didaktische Aspekte* zusammenfassend dargestellt. Für eine Evaluation der didaktischen Komponente des Lernprogramms wurden der Motivations- und Anreizcharakter, die Abwechslung der Informationspräsentation, die Angemessenheit für die Zielgruppe, die didaktische Vereinfachung und Verständlichkeit, der didaktische Einsatz von Darstellungsformen sowie die Bereitstellung von Interaktionsmöglichkeiten als Kriterien herangezogen. Im Gegensatz zur Auswertung der Lernkontrolle (vgl. Diagramm 14) können bezüglich der Didaktik überwiegend positive Resultate konstatiert werden, da jedes der genannten Merkmale von jeweils mehr als 70 % (72-89 %) aller Probanden als sehr gut (Note 1) oder gut (Note 2) eingestuft wurde. Während die Note 3 mit Werten bis zu 18 % vertreten ist, weisen die Noten 4 und 5 bei allen Kriterien nur einen sehr geringen Anteil auf. Das beste Ergebnis erreichte die Angemessenheit für die Zielgruppe (Note 1: 45 %; Note 2: 44 %). Dies hängt vermutlich mit der gewählten Thematik zusammen, die eine besondere Relevanz für Biologiestudenten aufzeigt. Der wohl überlegte Einsatz der verschiedenen Darstellungsformen wie Text, Bild und Animation hat sicherlich auch dazu beigetragen, dass dieses Kriterium als zweitbestes Resultat (Note 1: 42 %; Note 2: 42 %) bei der Auswertung abgeschnitten hat. Obwohl im Lernprogramm mit der Orchideenmykorrhiza ein relativ „exotischer“ und komplexer Sachverhalt thematisiert wurde und 70 % der Testpersonen einen nicht biologischen Fachbereich studieren, ist die Bewertung der didaktischen Vereinfachung und Verständlichkeit sehr positiv ausgefallen (Note 1: 37 %; Note 2: 42 %). Dadurch wird gezeigt, dass selbst schwierige Themen durch die didaktische Reduktion so aufzubereiten sind, dass deren Fakten und Zusammenhänge für jedermann plausibel werden. Nur geringfügig schlechter werden die beiden Kriterien Interaktionsmöglichkeiten (Note 1: 37 %; Note 2: 37 %) und Abwechslung in der Informationspräsentation (Note 1: 37 %; Note 2: 35 %) beurteilt. Bei einem zusätzlichen Einsatz von

Didaktische Aspekte

Note 1 (sehr gut)
 Note 2 (gut)
 Note 3 (mittelmäßig)
 Note 4 (ausreichend)
 Note 5 (ungenügend)

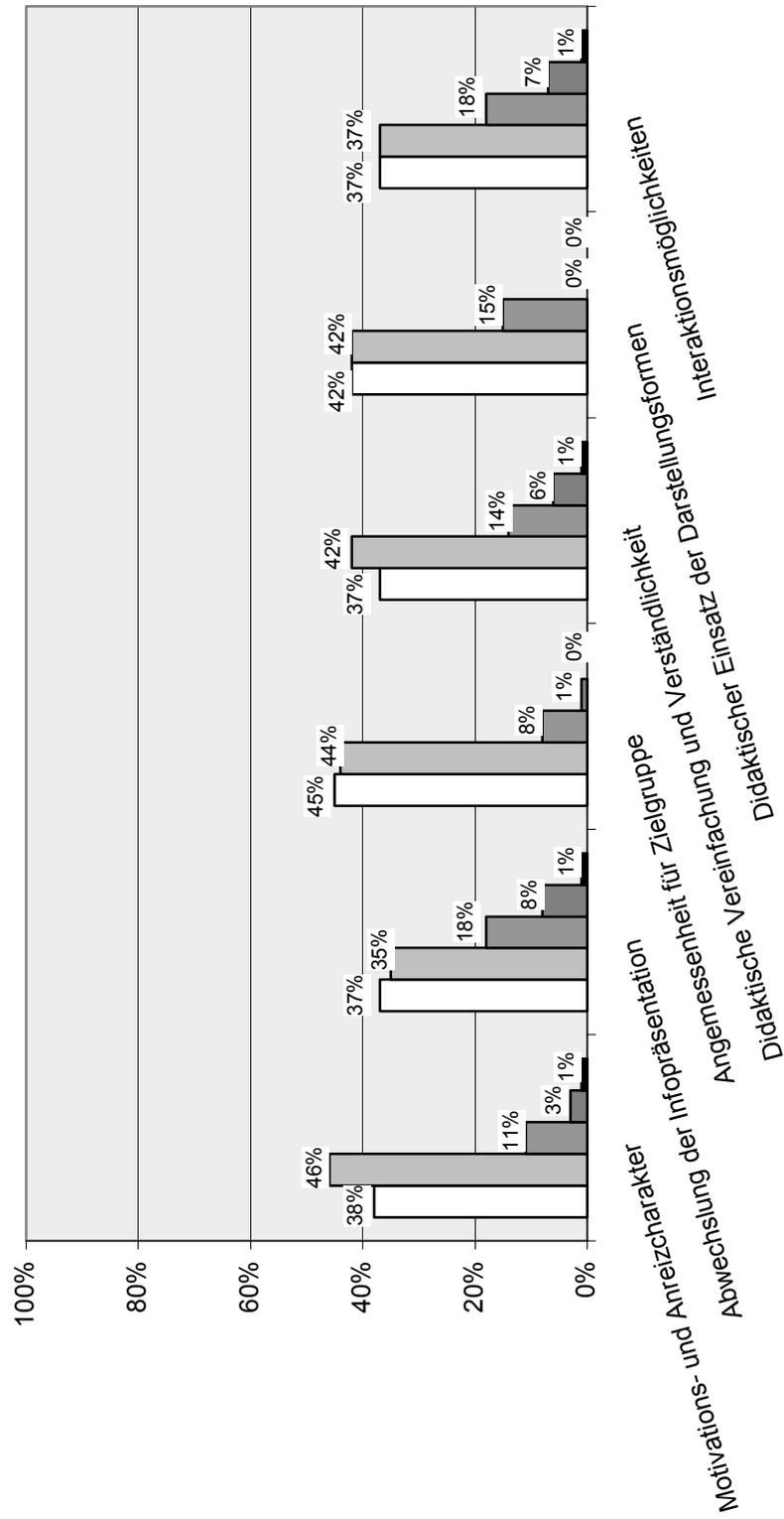


Diagramm 15

Animationen oder anderen Interaktionsformen könnte vielleicht auch dieser ohnehin gute Wert noch verbessert werden.

Diagramm 16 zeigt schließlich die einzelnen Auswertungsergebnisse, die im Bezug auf *lernpsychologische Aspekte* erhoben wurden. Die Testpersonen überprüften hierbei die drei Kriterien selbstgesteuertes Lernen, unbewusstes oder inzidentielles Lernen sowie die Lernwirksamkeit und Lernzuwachs. Am positivsten schnitt das selbstgesteuerte Lernen ab, da dieses Kriterium von 49 % der Probanden mit der Note 1 als sehr gut und von 37 % mit der Note 2 als gut bewertet wurde. Diese Ergebnisse sind sicherlich darauf zurückzuführen, dass das Lernprogramm sowohl eine lineare Lernwegstruktur (über die programminternen Bedienelemente) bereitstellt als auch eine freie Navigation mittels des Wegweisers ermöglicht. Bei der Beurteilung des inzidentiellen Lernens fällt zunächst eine relativ breite Streuung der Benotung auf. Während die Noten 1 und 2 von etwa zwei Drittel der Testpersonen eine Realisierung von unbewussten Lernen bestätigen, wird diese Aussage von den restlichen Probanden (Note 3: 21 %; Note 4: 13 %; Note 5: 3 %) in Frage gestellt. Besonders auffallend ist hierbei der relativ hohe Anteil von 3 % der Testpersonen, die das inzidentielle Lernen als ungenügend einschätzen. Eine breite Streuung der Testergebnisse könnte vielleicht auch mit einer unverständlichen Fragestellung („Was bedeutet unbewusstes oder inzidentielles Lernen überhaupt?“) zusammenhängen. Ein sehr wichtiges, aber auch sehr schwierig zu beurteilendes Kriterium stellt die Lernwirksamkeit und der damit in Verbindung stehende Lernzuwachs dar. Die Lernwirksamkeit des Programms kann generell jedoch als zufriedenstellend eingestuft werden, da sich die Noten 1 (mit 24 %) und 3 (mit 23 %) miteinander relativieren und mehr als die Hälfte der Probanden (51 %) dieses Merkmal mit der Note 2 bewerteten.

Lernpsychologische Aspekte

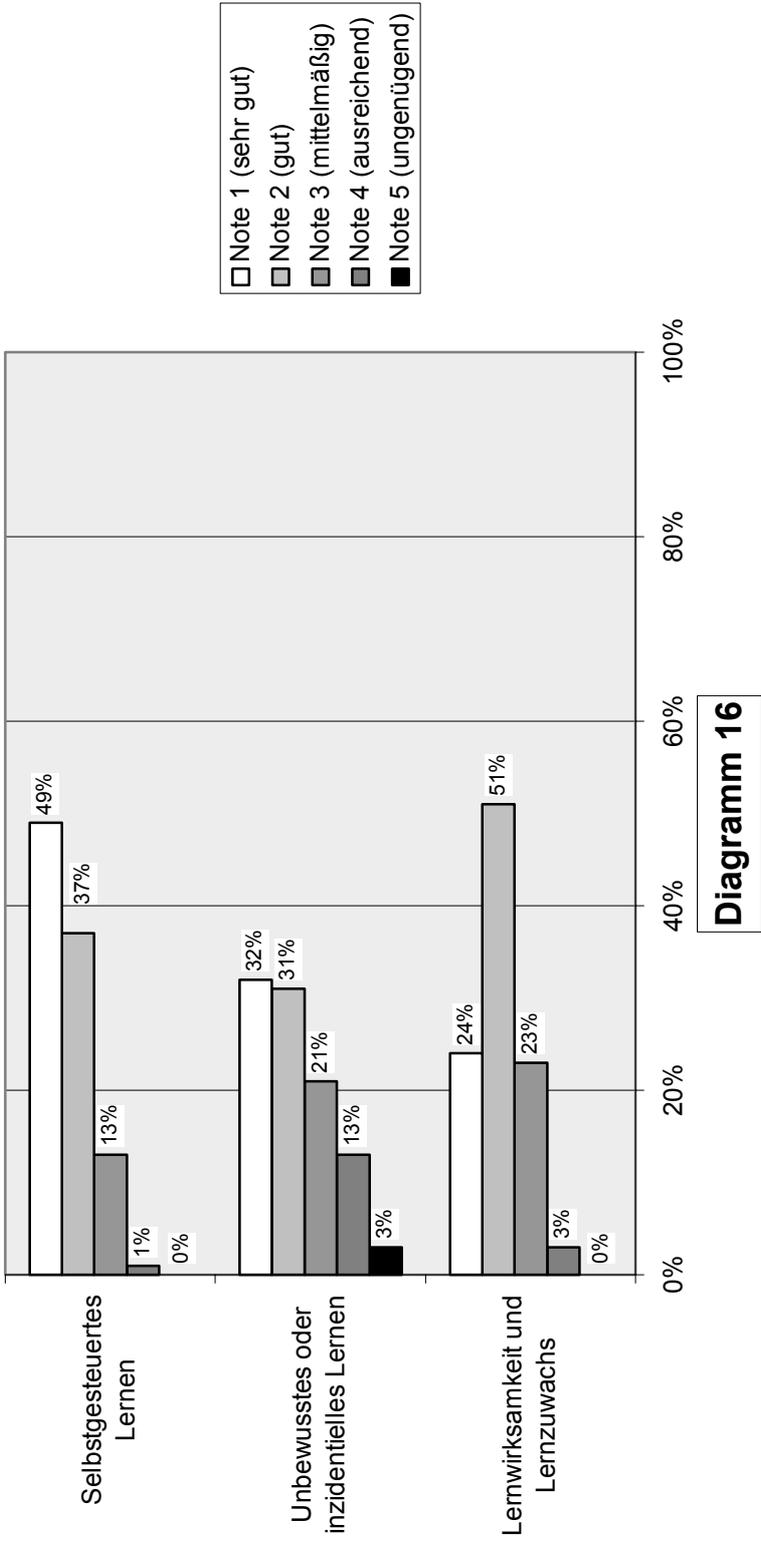


Diagramm 16

4.3.4 Auswertung der Freitext-Antworten

Am Ende des in das Lernprogramm integrierten Fragebogens befinden sich schließlich die beiden **Freitext-Antworten** *Was gefällt Ihnen an „Orchideenmykorrhiza-Online“ besonders gut?* sowie *Was stört Sie an „Orchideenmykorrhiza-Online“ besonders stark?*. Dem Lernenden wird hier die Möglichkeit geboten, sich frei über die Qualität des überprüften Lernangebotes zu äußern und persönliche Anmerkungen zu machen. Da der Anwender nicht an eine Auswahl vorhandener Antwortalternativen gebunden ist (z. B. bei Multiple-Choice), kann er folglich auch Aspekte ansprechen, die im Fragebogen bisher noch nicht thematisiert wurden. Aufgrund dieses wesentlichen Vorteils konnte trotz der Schwierigkeiten bei der Auswertung nicht auf diesen Aufgabentypus verzichtet werden. Die einzelnen Freitext-Antworten der Probanden in Form ganzer Sätze oder Stichpunkte wurden in einer Datenbank gesammelt und manuell ausgewertet (mit Hilfe von Excel). Nach einer Voruntersuchung bestimmte der Autor bislang oft erwähnte Faktoren als **Qualitätskriterien**. Bei jeder Nennung wurde die Anzahl des entsprechenden Kriteriums jeweils um eine Stimme erhöht bis die endgültige Gesamtzahl der Einzelstimmen pro Merkmal festgestellt werden konnte. Die Ermittlung einfacher Häufigkeiten pro Qualitätskriterium eignet sich in diesem Fall besonders, da sie wesentlich aussagekräftiger als Prozentangaben erscheinen und allgemeine Tendenzen positiver und negativer Aspekte des Lernprogramms unmittelbar aufdecken und hervorheben. Neben einer Auswertung und Klassifizierung der einzelnen Antworten werden auch die wörtlichen Aussagen der Testpersonen in tabellarischer Form präsentiert. Durch Angabe der jeweiligen Fragebogen-Ziffer können somit die erhobenen und dargelegten Ergebnisse auch belegt werden.

4.3.4.1 Erhebung positiver Aussagen der Probanden

Von 64 der insgesamt 71 Testpersonen wurden 195 Stimmen abgegeben, die sich auf besonders **positive** Gesichtspunkte des Lernprogramms beziehen und explizit in tabellarischer Form aufgeführt sind (vgl. 4.3.4.1.2). Somit kann festgestellt werden, dass einerseits nicht alle Probanden das Angebot der Freitext-Antworten in Anspruch genommen haben, und andererseits jede Testperson eine unterschiedliche Stimmenanzahl abgegeben hat. Nach einer Voruntersuchung, in der auf häufig genannte Eigenschaften geachtet wurde, legte sich der Autor auf *zehn* Qualitätskriterien fest, auf die die Gesamtzahl der Einzelstimmen verteilt wurden. Diese einzelnen Kriterien umfassen jeweils ein breiteres Spektrum, um die Anzahl möglichst gering zu

halten. Zu Evaluations-Merkmalen zählen die Testfragen der Lernkontrolle sowie die didaktische Gestaltung des Lernangebotes, die neben der farbigen Gestaltung und Motivation auch viele andere Aspekte aufweist. Als weitere Kriterien wurde der Block Verständlichkeit/Informationsgehalt/Umfang sowie der Aufbau und die Struktur der Benutzungsoberfläche für eine Bewertung herangezogen. Die Darstellungsformen Abbildungen und Animationen, der damit zusammenhängende Zusatztext sowie Elemente der Funktionsleiste und die Navigation wurden ebenfalls bei der Beurteilung berücksichtigt. Positive Aussagen, die nicht zugeordnet werden konnten, wurden einfach unter der Rubrik Sonstiges aufgelistet.

4.3.4.1.1 Auswertung positiver Aussagen nach Qualitätskriterien

Diagramm 17 zeigt, wie sich die 195 positiven Einzelstimmen auf die zehn festgelegten Qualitätskriterien verteilen. Auf eine Darstellung relativer Häufigkeiten (Prozentangaben) wurde verzichtet, da die absoluten Werte bzw. Stimmenzahlen aussagekräftiger erscheinen. Mit 43 Einzelstimmen wurden besonders viele positive Aussagen in Bezug auf die *didaktische Gestaltung* abgegeben. Bei näherer Betrachtung fällt auf, dass sich etwa die Hälfte der Stimmen auf die farbige Hintergrundgestaltung bezieht, die die einzelnen Kapitelzusammenhänge im Programm gut erkennen lassen (vgl. Ziff. 4-7; 13-15; 30; 36; 46; 60-61; 68; etc.). Dieser Aspekt wird somit als einer der positivsten von den Testpersonen eingeschätzt. Die andere Hälfte der Stimmen verteilen sich auf das abwechslungsreiche und ausgewogene Verhältnis zwischen Text, Bild und Animation (vgl. Ziff. 23; 34-36) sowie auf die Interesse weckende und anschauliche Darstellungsweise der Thematik, die zudem auf „wissenschaftliche Fundiertheit“ (Ziff. 69; vgl. Ziff. 59) nicht verzichtet. Am zweitbesten mit 23 Einzelstimmen schnitten die *Abbildungen* ab. Der Einsatz realistischer Mikroskopbilder sowie von Zeichnungen und Farbphotographien, auf denen selbst Einzelheiten gut erkennbar sind, fand besonders große Anerkennung bei den Testpersonen (vgl. Ziff. 12; 23; 53; 56; 65). In Verbindung mit den Abbildungen wurde auch deren informative Beschriftung und Erläuterung mit Hilfe des abrufbaren *Zusatztextes* als gelungenes Element bewertet (vgl. Ziff. 9; 38; 47; 49; 71). 22 Stimmen wurden für den gut gegliederten *Aufbau* in vier Kapitel und die übersichtliche *Struktur* des Lernprogramms, die den Umgang mit dem Lernprogramm erheblich erleichtert, abgegeben (vgl. Ziff. 7; 11; 44; 59; 73). Mit 21 Einzelstimmen schnitt der Komplex *Verständlichkeit/Informationsgehalt/Umfang* ab. Neben fachlicher Kompetenz sowie Vollständigkeit und Genauigkeit (vgl. Ziff. 5; 21) wurde vor allem die klare und einfache Verständlichkeit der

präsentierten Informationen hervorgehoben, wodurch selbst „biologische Laien“ (Ziff. 74; vgl. Ziff. 62) mit der Thematik grundsätzlich vertraut gemacht werden. Der Informationsgehalt und Umfang des Programms wurde ebenfalls positiv bewertet, da auf „unbrauchbares Beiwerk“ (Ziff. 59) verzichtet wurde und der Benutzer nicht mit „überladenen Seiten“ (Ziff. 59), sondern mit einer überschaubaren Menge an Informationen konfrontiert wird. Die *Testfragen* der Lernkontrolle wurden mit 20 Einzelstimmen ähnlich gut bewertet. Die als verständlich eingeschätzten Testfragen wurden sehr positiv bewertet, da sie nicht nur zu einer intensiven und lernwirksamen Auseinandersetzung mit der Thematik motivieren („Quiz-Show-Charakter“, Ziff. 18; vgl. Ziff. 8; 11; 12; 43), sondern sich auch zur Überprüfung des neu erworbenen Wissen eignen („Selbstkontrolle durch Lernkontrolle“, Ziff. 19; vgl. Ziff. 12; 31). Weitere 16 Einzelstimmen der Probanden wurden bezüglich der anschaulichen und motivierenden *Animationen* abgegeben. Nach Auffassung der Testpersonen belebt der Einsatz von bewegten Graphiken das Lernprogramm und lässt es nicht langweilig wirken. Zudem tragen Animationen zur Unterstützung des Lernerfolges bei (vgl. Ziff. 15; 33; 43) und ermöglichen unbewusstes oder inzidentielles Lernen (vgl. Ziff. 14; 15). Auch das Kriterium *Navigation* wurde von 15 Einzelstimmen positiv hervorgehoben. Neben einer guten Orientierung durch die farbige Hintergrundgestaltung wurde vor allem eine einfache Handhabung und bedienerfreundliche Navigation attestiert, die nicht nur ein einfaches Wechseln zwischen den verschiedenen Kapiteln, sondern ein generelles Zurechtfinden im Programm ermöglicht (vgl. Ziff. 23; 28; 65; 73). Von mehreren Probanden wurden im Hinblick auf die Navigation auch die gut gegliederten Verknüpfungsmöglichkeiten oder Querverweise (vgl. Ziff. 22-23; 59; 69, 72) als sehr positiv eingestuft. Die *Funktionsleiste* des Lernprogramms befindet sich im obersten Bildschirmabschnitt und ermöglicht unterschiedliche Interaktionsmöglichkeiten für den Benutzer. Auch diese Zubehörfunktionen wurden von insgesamt 12 Stimmen sehr wohlwollend betrachtet. Die meisten Stimmen fielen auf das als Glossar konzipierte Lexikon, da in diesem alphabetischen Sachwortregister unbekannte Fachbegriffe und Fremdwörter auf schnelle und einfache Weise nachgeschlagen werden können (vgl. Ziff. 7; 30; 66). Dadurch wird die Voraussetzung für ein umfassendes Verständnis der Textpassagen erst ermöglicht (vgl. Ziff. 11). Auch der als Inhaltsübersicht (Sitemap) gestaltete Wegweiser wurde gut bewertet, weil er ein übersichtliches Orientierungsmittel repräsentiert und durch den Farbwechsel besuchter Links aufzeigt, welche Seiten noch nicht angesteuert wurden (vgl. Ziff. 7). 14 Einzelstimmen konnten den zehn Hauptkriterien nicht zugeordnet werden und wurden daher unter der Kategorie *Sonstiges* aufgeführt. Diese Rubrik enthält vor allem persönliche Komplimente (z. B. „Es ist ein rundherum ordentliches Angebot des Online-Lernens“, Ziff. 67),

Auswertung der Freitext-Antworten

(Anzahl positiver Aussagen der Probanden nach Qualitätskriterien)

■ Anzahl der Einzelstimmen (Gesamt: 195 Stimmen)

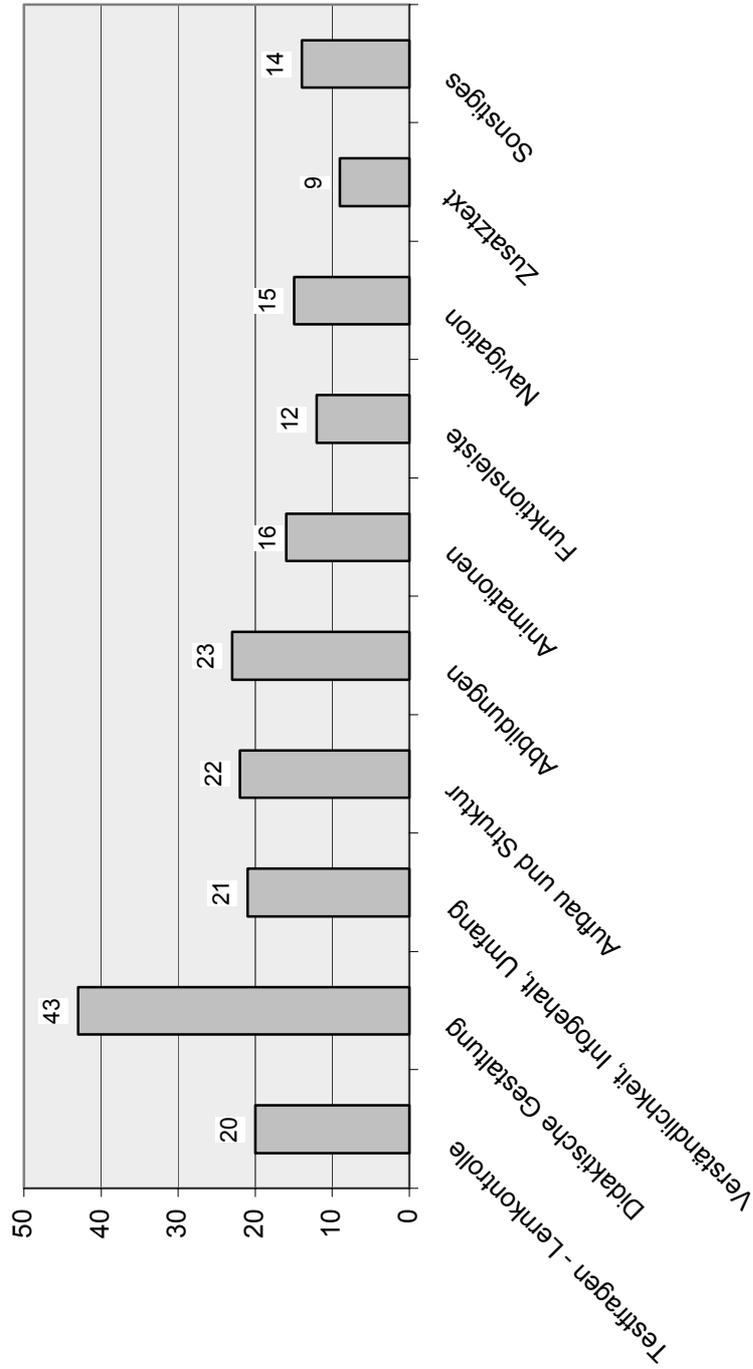


Diagramm 17

die sich auf das Gesamtkonzept bzw. auf die Qualität des Lernprogramms beziehen (vgl. Ziff. 8; 15; 64; 66; 69). Hierzu wurde aber auch der zeit- und ortsunabhängige Wissenserwerb durch Online-Lernen als eines der Hauptargumente für die Realisierung der *Virtuellen Universität* gezählt (vgl. Ziff. 27).

4.3.4.1.2 Positive Aussagen der Testpersonen

Die folgende Tabelle enthält sämtliche **positiven** Aussagen, die von den einzelnen Probanden als Freitext-Antworten abgegeben wurden. 64 der insgesamt 71 Testpersonen gaben 195 Einzelstimmen ab. Die auf der linken Seite angeordneten Ziffern entsprechen der laufenden Nummerierung der einzelnen Fragebögen, deren Ergebnisse im Rahmen der Auswertung berücksichtigt wurden. Angesprochene oder zitierte Aussagen der Probanden werden mit der jeweiligen Fragebogen-Ziffer gekennzeichnet und damit belegt.

4	Die farbige Gestaltung.
5	-farbige Gestaltung -Lernkontrollen -fachliche Kompetenz
6	Bilder, farbige Kapitel, Wegweiser, Kontrollfragen
7	Besonders positiv ist der Aufbau des Programms zu bewerten, die klare Verständlichkeit, sehr gut das Lexikon, das immer gleich den gewünschten Begriff anzeigt, die Farbenfreundlichkeit, der Wegweiser, der hilft, wenn man vielleicht etwas übersehen hat. Die Lernkontrolle ist auch gut verständlich, auch sehr abwechslungsreich mit Farben, Animation etc.
8	Mir gefällt besonders gut, dass man sich durch gezielte, auf den vorigen Text bezogene Fragen in Themenbereiche einarbeiten kann, von denen man zuvor wenig Ahnung hatte! Außerdem stellen die Fragen, also das richtige Beantworten wollen, eine große Motivation für mich dar! Insgesamt halte ich es für ein sehr schönes, sinnvolles Programm!
9	Mir gefällt gut, dass schöne Farbphotos vorhanden sind. Dadurch wird der Lernstoff interessant und anschaulich. Gut ist auch, dass man mit der Maus direkte Erklärungen zu den Bildern abfragen kann.
10	Die Bilder, die Farben der Seite. die verschiedenen Möglichkeiten um einen Vorgang anzuschauen. die Fragen und die Zuordnungsfragen sind super. sehr übersichtlich mit den verschiedenen Farben.
11	einfacher Umgang mit dem Lernprogramm, da übersichtlich strukturiert. Lernkontrollen motivieren dazu, vielleicht nicht genau verstandenes nochmals anzusehen. Das Lexikon, um unbekannte Fachbegriffe schnell zu finden erleichtert das Verständnis der Texte.
12	Mir gefallen besonders gut, die zahlreichen Abbildungen und Fotos. Sie helfen, dass man sich das alles besser vorstellen kann. Auch die anschließenden Fragen finde ich sehr effektiv. Man kann sein neues Wissen gleich überprüfen.
13	Mir hat besonders die Darstellung der einzelnen Kapiteln gut gefallen. Durch die Abbildungen sowie die farbige Gestaltung wirkt das ganze noch interessanter und es lockert das gesamte ausführliche Kapitel etwas auf.
14	Besonders gefällt mir die bildliche Darstellungsweise. Alles ist sehr übersichtlich gestaltet und man wird angeregt, sich für dieses Programm und den Inhalt zu interessieren. Die Animationen einzelner Bilder sind sehr schön und lassen dieses Programm nicht langweilig wirken. Die Unterteilung in einzelne Farbhintergründe sind sehr hilfreich, damit man die Übersicht behält. Letztendlich hat mir dieses Programm sehr gut gefallen.
15	Dickes Lob! Das Programm ist sehr gut ausgearbeitet, vor allem schön übersichtlich und auch die Unterteilung in verschiedene Farben ist zur Orientierung sehr vorteilhaft. Gut gefallen haben mir

	die "Kurzfilme", denn bei denen lernt man eher "unbewusst" und nimmt mehr auf.
16	Fragen sind interessant und gut zu bearbeiten. Informationsgehalt ist gut und Kapitel sind interessant gestaltet.
17	farbige Gestaltung der Themengebiete, Animationen, Bilder
18	Wegweiser, Quiz-Show-Charakter, farbige Absetzung, Abbildungen und Filme
19	-sehr abwechslungsreich - viele Bilder und Erklärungen -Lexikon für schwierige Begriffe - Selbstkontrolle durch Lernkontrolle
20	> Textfülle gut; nicht zu viel > farbliche Hinterlegung der einzelnen Kapitel > Links zum Lexikon > Animationen (könnten mehr sein) > Zuordnungsaufgaben > gute Gliederung des Themas Mykorrhiza Überschaubarkeit des Stoffes
21	Übersichtlichkeit des Programms viele tolle Photos und Abbildungen Vollständigkeit und Genauigkeit des Programms
22	einfache Erklärungen, Lexikon, das sich gut zum nachlesen eignet, Angabe der verwendeten Literatur, gute Verständlichkeit der Wegweiser, Links gut gegliedert und gut erreichbar (sollen auch später aktuell bleiben)
23	Der sehr gut strukturierte Aufbau des Lernprogramms, die Einfachheit der Navigation, der Abwechslungsreichtum der Seiten, die Verlinkung der Seiten untereinander (v.a. mit dem Lexikon), die Einfachheit der Abbildungen und der nicht ausgeuferte Umfang des Lernprogramms
24	-Lernkontrollen -Abbildungen -Farbigkeit
25	Zurechtfinden: gut! Animationen und farbige Gestaltung: gut!
26	leicht verständlich, ansprechend, hin- und herwechseln zwischen einzelnen Teilen sehr einfach,
27	Studenten können sich zuhause selbstständig Lernstoff, der methodisch und didaktisch schon fertig vorbereitet wurde aneignen. Sie brauchen nicht mehr in die Uni kommen, was für viele manchmal eine (zeitliche/räumliche) Erleichterung sein kann.
28	Dass man jederzeit das Kapitel wechseln kann.
29	Reihenfolge und Lerntempo kann selbst bestimmt werden farbig ansprechend gestaltet
30	- die zahlreichen Abbildungen, Animationen, Fotos,... - die farbige Zusammengehörigkeit der einzelnen Kapiteln - das Vorhandensein einer Lernkontrolle nach jedem Kapitel - die umfangreiche Erklärung der einzelnen Begriffe im Lexikon - die Möglichkeit
31	man kann jeder Zeit zu den Themen zurückkehren, wenn man bei der Lernkontrolle merkt, dass man die Frage nicht beantworten kann, man kontrolliert sich selber unbewusst, individuelle Lerngeschwindigkeit wird beachtet, da jeder selbst entscheiden kann, wie lange er/ sie für das Durcharbeiten braucht. Gebrauch von Symbolen
32	Die Zuordnungsaufgaben der Lernkontrolle.
33	die Animationen sind sehr anschaulich und unterstützen den Lernerfolg. einziger Vorschlag: Angabe der korrekten Antwort bei der Lernkontrolle z.B. nach 6 Versuchen einblenden.
34	Die graphisch hervorragende Umsetzung und das ausgewogene Verhältnis zwischen Text, Bild und Animation. Hilfreich wäre die Einrichtung eines Wegweiserpunkter FAQ, um wiederkehrende Fragen (von fachlich Unversierten) auch ohne den Umweg über E-Mail Kontakt zu beantworten. Auch die Einrichtung einer umfangreichen Bilddatei wäre z.B. nach einem Spaziergang für etwaige Artbestimmungen sehr hilfreich. (Auch für den Autor, falls bestimmte Orchideen zwar bekannt, deren Standort in Deutschland jedoch noch ein Rätsel sein sollte.)
35	die Abwechslung zwischen Bild und Text, die Animationsprogramme und vor allem die Abbildungen
36	Farbige Hintergründe der Kapitel. Ausgewogenheit zwischen Text, Bild und Animation
38	Die schönen "Inline- Bildbeschreibungen". Das Gesamtkonzept.
39	Fragen bei "Lernkontrolle" scheinen nicht immer in der gleichen Reihenfolge zu kommen.
40	Bilder und Animationen. Auch die Lernkontrolle ist gut (sofern man sich für die Orchideenmykorrhiza interessiert- also mehr was für naturwissenschaftliche Studenten)
43	mich wundert hauptsächlich, dass ich, obwohl ich mich nicht für das Thema interessiere, bei den Fragen besser als erwartet abgeschnitten habe und mir manches wirklich merken konnte. der Lerneffekt ist also offensichtlich da
44	Es ist schön einfach aufgebaut. Es kann direkt mal interessant sein, sich mit Orchideen zu beschäftigen. Dass ich heute so müde bin, mag der Grund dafür sein, dass ich nicht besonders viel "lernen" konnte.
45	die Farben für einzelne Kapitel
46	Die Farben für die einzelnen Kapitel waren gut. Aber was ist mit Ästhetik?
47	Antworten auf Multiple-Choice-Aufgabe verändern die Reihenfolge. Sehr viele Zusatzinformationen zu den Bildern "on mouse over".

48	Was mir gut gefallen hat war die bildliche Darstellung des Lernstoffes mit Hilfe von sehr gut beschrifteten Bildern und Animationen. Die genaue Erklärung der Fachwörter durch das Lexikon hilft sehr den Stoff zu behalten. Positiv ist auch die Gestaltung der Seiten zu erwähnen und auch die Möglichkeit sich verschiedene Seiten öfter und so lange wie man will anschauen zu können. Auch bei der Beantwortung der Fragen gibt es keine Zeitlimits.
49	- Pop-Up-Kästchen auf Abbildungen finde ich sehr gut. Schön zum rumspielen und zur Verdeutlichung. - Auch Angabe der Vulgärnamen vieler Pflanzen; so bleibt auch für Laien Verständlichkeit erhalten - Das Sachwortregister hat mir sehr gut gefallen.
53	Verwendung von realen Photographien und erklärenden, vereinfachten Schemata im Programm. In die Abbildung eingefügte Informationen. Der Stoff ist didaktisch sehr gut aufbereitet und übersichtlich dargestellt. Gut gefallen hat mir der Lernanreiz durch die Testfragen. Hier sollte noch ein zusammenfassendes Ergebnis anzeigbar sein.
54	Servus Philipp, die Beschriftungen der Bilder sind sehr schön. Auch die Animationen und die Querverweise zu Literatur und Abbildungsnachweisen sehr gut. Lernstoff kann ich jetzt nicht sooo gut beurteilen. Ladezeiten gehen bei mir sehr schnell und gut, allerdings haben wir hier eine Standleitung zum Provider, deswegen ist dies sicher nicht repräsentativ. Als Maßstab dient bei uns immer ein Zugang mit einem 56-Kilobyte-Modem. So viel haben die meisten und wenn es da gut geladen wird, dann ist alles gut.
55	Die Erklärung zu Beginn der Präsentation. (Wichtige Hinweise)
56	Abbildungen sind sehr gut, farbig und sehr anschaulich.
58	- Überschaubarkeit des Programms (Einteilung der Kapitel verdeutlicht durch Farben) - Infos hinter den jeweiligen Abbildungen - Auflockerung der "Textseiten" durch Fotos, Animationen, Abbildungen - ...
59	die klare Gliederung; keine "überladenen" Seiten; keine übertriebene Farbdarstellung; sehr gut verlinkt. Es wird Gott sei Dank auf "unbrauchbares Beiwerk" gänzlich verzichtet; dies hebt die Wissenschaftlichkeit des Werkes erheblich.
60	- zahlreiche Veranschaulichungen, die man sich gut einprägen kann und die auf das Wesentliche reduziert wurden - die verschiedenen Farben helfen dem Leser, sich besser zu orientieren - Lexikon ist sehr gut, jedoch wie bei 6. beschrieben, sollte der jewe
61	kurzen Filme, Animationen Der Infobutton das Lexikon die farbige Gestaltung/ Hinterlegung der 4 bereiche
62	-übersichtlich -anschaulich - durch die Animationen sehr motivierend -schöne Fotos -Text ist auch für nicht Biologen verständlich
63	Die Fotos finde ich sehr gut, sie sind auch richtig groß, so dass man die Einzelheiten - die nochmals vergrößert werden können - gut erkennen kann.
64	Dass es überhaupt diese Möglichkeit gibt, sich online informieren zu können. Gratuliere Ihnen!
65	Die Führung durch das Programm ist sehr einfach und übersichtlich, außerdem sind die Fotos/ Mikroskop-Bilder sehr gut.
66	Hallo Philipp! Dein Projekt ist wirklich absolut gelungen, Kompliment! Die Aufmachung ist sehr abwechslungsreich und anregend! Man kriegt richtig Lust, sich mit diesem Themengebiet zu beschäftigen. Gut finde ich die Fotografien, die die Pflanzen zeigen und die Informationen illustrieren. Außerdem sind die erklärenden Skizzen zu den einzelnen Sachverhalten gut, da man dadurch sofort einen Überblick über die wichtigsten Zusammenhänge bekommt. Hilfreich sind übrigens auch die Lexikonauszüge, wodurch die Fachbegriffe klar werden. Positiv ist mir weiterhin aufgefallen, dass der Besucher der Homepage nicht mit Informationen überschüttet wird und deswegen auch nicht angesichts der bodenlosen Wissensflut kapituliert. Hier ist wirklich alles aus den Zusammenhängen ersichtlich und überschaubar. Leider konnte ich die Animationen nicht testen, da unser Computer zur beim Downloaden nicht mitmacht.
67	Es ist ein rundherum ordentliches Angebot des Online-Lernens
68	- gut Übersichtlichkeit und Erkennbarkeit der Kapitelzusammenhänge durch Farben - Animationen - Infos hinter den einzelnen Abbildungen - Auflockerung der Bildschirmseiten durch Fotos, Abbildungen, Animationen,... - Möglichkeit, jederzeit überall im Pr
69	Ein an sich relativ kompliziertes Thema wird auf sehr anschauliche Weise dargestellt, ohne dabei jedoch auf die wissenschaftliche Fundiertheit zu verzichten. Dabei ermöglicht es durch sein klares Konzept, sich wichtige Informationen rasch anzueignen, aber auch - wo erwünscht - durch eine Reihe von Querverweisen eine breitere Basis an Informationen zu erhalten. Ein rundum gelungenes Programm!!
70	Die Graphiken und die Übersichtlichkeit die das Lernen sehr vereinfachen. Besonders neige ich zu den einzelnen Testfragen der verschiedenen Fachgebiete.
71	Besonders gut finde ich, dass die verschiedenen Abbildungen und Buttons mit reichlich Informa-

	tionen ausgestattet sind.
72	Gut aufbereitetes Thema mit zahlreichen Querverweisen und Erklärungen.
73	Durch den übersichtlichen Aufbau und die anschauliche Darstellung ist die Einarbeitung in dieses doch sehr spezielle Thema leicht möglich. Die prägnanten und verständlichen Informationen wecken Interesse und die hohe Benutzer- Freundlichkeit animiert zum Weitermachen. So fällt es auch dem bisher unbedarften Orchideenfreund leicht, sich in die Tiefe des Wurzelwerks vor zu wagen.
74	Ich wurde (als biologischer "Laie") innerhalb kurzer Zeit mit der Thematik grundsätzlich vertraut. Mein Interesse auf diesem Gebiet wurde geweckt.

Tab. 4-8 **Positive Aussagen** der Testpersonen in Bezug auf die Qualität des Lernprogramms

4.3.4.2 Erhebung negativer Aussagen der Probanden

57 von insgesamt 71 Testpersonen lieferten 112 Einzelstimmen ab, die sich auf besonders **negative** Eigenschaften des Lernprogramms beziehen und originalgetreu in Form einer Tabelle aufgelistet sind (vgl. 4.3.4.2.2). Im Gegensatz zum vorhergehenden Ergebnis stimmten nicht nur weniger Probanden ab, sondern es wurden auch deutlich weniger Negativ-Stimmen im Hinblick auf das Lernangebot abgegeben. Auch in diesem Fall wurde zunächst eruiert, welche Merkmale und Eigenschaften am häufigsten von den Testpersonen kritisiert wurden, um sie anschließend als Qualitätskriterien zu bestimmen. Da die einzelnen Aussagen der Probanden sehr unterschiedlich ausfielen, legte sich der Autor in diesem Fall auf *vierzehn* Merkmale fest, auf die die Gesamtzahl der Einzelstimmen verteilt wurden. Zu den kritisierten Eigenschaften zählen neben den Testfragen der Lernkontrolle vor allem auch die Rückmeldungen auf beantwortete Kontrollaufgaben. Zudem wurde der Bereich Umfang/Schwierigkeit/Verständlichkeit aufgrund der Komplexität der Thematik ebenfalls als Qualitätsmerkmal mit in die Bewertung aufgenommen. Neben den Darstellungsformen Text, Abbildungen und Animationen wurde auch der fehlende Einsatz von auditiven Elementen als defizitär angesehen und daher in der folgenden Graphik dargestellt. Navigation und Orientierung sowie Benutzungsoberfläche und Bedienerfreundlichkeit wurden mehrmals beanstandet und daher ebenfalls als Evaluations-Kriterien bestimmt. Als weitere negative Merkmale erscheinen Zusatztext sowie die Übersichtlichkeit des Programms. Auffallend oft wurde von den Probanden angegeben, dass nichts am Lernprogramm stört. Auch diese Aussage findet Niederschlag im folgenden Diagramm. Nicht zuzuordnende Anmerkungen wurden wie bereits zuvor schließlich unter der Rubrik Sonstiges aufgeführt.

4.3.4.2.1 Auswertung negativer Aussagen nach Qualitätskriterien

Diagramm 18 stellt die Verteilung der von den 57 Probanden abgegebenen 112 negativen Einzelstimmen auf die vierzehn festgelegten Qualitätskriterien dar. Auch in diesem Fall erscheint eine Präsentation der Gesamtzahl an Einzelstimmen je Merkmal am informativsten und wird daher einer relativen Häufigkeitsverteilung vorgezogen. Besonders negativ beurteilt wurde die *Rückmeldung* der Lernkontrolle mit insgesamt 18 Einzelstimmen. Als Hauptargument gaben die Testpersonen überwiegend die unverständliche Fragensauswertung an, die keinerlei Rückschlüsse in Bezug auf richtige oder falsche Antworten zulässt (vgl. Ziff. 4; 6; 7; 10; 25; 49). Weiterhin wurde beanstandet, dass die richtigen Antworten bei der Auswertung nicht berücksichtigt werden (vgl. Ziff. 25). Es erscheint solange eine Fehlermeldung bis alle Antworten in der richtigen Reihenfolge angekreuzt werden. Bei einer Berücksichtigung der richtigen Antworten wäre die Lösung der gesamten Aufgabe jedoch leichter zu finden. Manche Probanden waren auch der Meinung, dass nach einer falschen Antwort die richtige Lösung automatisch eingeblendet werden sollte (vgl. Ziff. 62; 22; 61). Da durch diese Problemstellung jedoch die kognitiven Verarbeitungsprozesse angeregt und der Lernprozess intensiviert werden kann, erscheint es besser, die richtige Antwort erst nach etwa drei Fehlversuchen erscheinen zu lassen (vgl. 4.3.4.1.2, Ziff. 33). Nicht nur die Art und Weise der Rückmeldung (*Leider nicht ganz richtig! 1/4*), sondern auch die verwirrenden und oftmals nicht nachvollziehbaren Prozentangaben wurden von vielen Testpersonen erheblich kritisiert (vgl. Ziff. 21; 49; 54). Darüber hinaus forderten die Probanden, dass die Anzahl der richtigen Antworten stets gleich sein bzw. die genaue Anzahl der richtigen Antwortmöglichkeiten angegeben werden sollte (vgl. Ziff. 20; 26; 54). Um Probleme bei der Beantwortung der einzelnen Fragen zu vermeiden, sollte zudem jeder Fragenkomplex mit einem Querverweis zur jeweiligen Informationsseite im Lernprogramm ausgestattet sein. So kann der Lernende übersehene Einzelheiten im Programm nochmals nachschlagen und die Aufgabe selbständig lösen, ohne ein Trial-and-Error-Verfahren anwenden zu müssen (vgl. Ziff. 35; 49; 54). Einige der von den Probanden aufgestellten Kritikpunkte sind nicht unberechtigt. Es ist jedoch auch zu berücksichtigen, dass die Lernkontrolle mit einem speziellen Programm (*Hot Potatoes - Half-Baked-Software Version 5*) erstellt wurde, das eine einfache und schnelle Realisierung verschiedener Aufgabentypen zu Lernzwecken ermöglicht, jedoch keine grundlegenden Veränderungen des internen Auswertungssystems erlaubt. Während die Anzahl der richtigen Antworten angegeben werden kann, sind eine Implementierung von Querverweisen, eine Berücksichtigung richtiger Lösungen oder auch eine eindeutige Auswertung der Antworten mit diesem Programm

Auswertung der Freitext-Antworten

(Anzahl negativer Aussagen der Probanden nach Qualitätskriterien)

■ Anzahl der Einzelstimmen (Gesamt: 112 Stimmen)

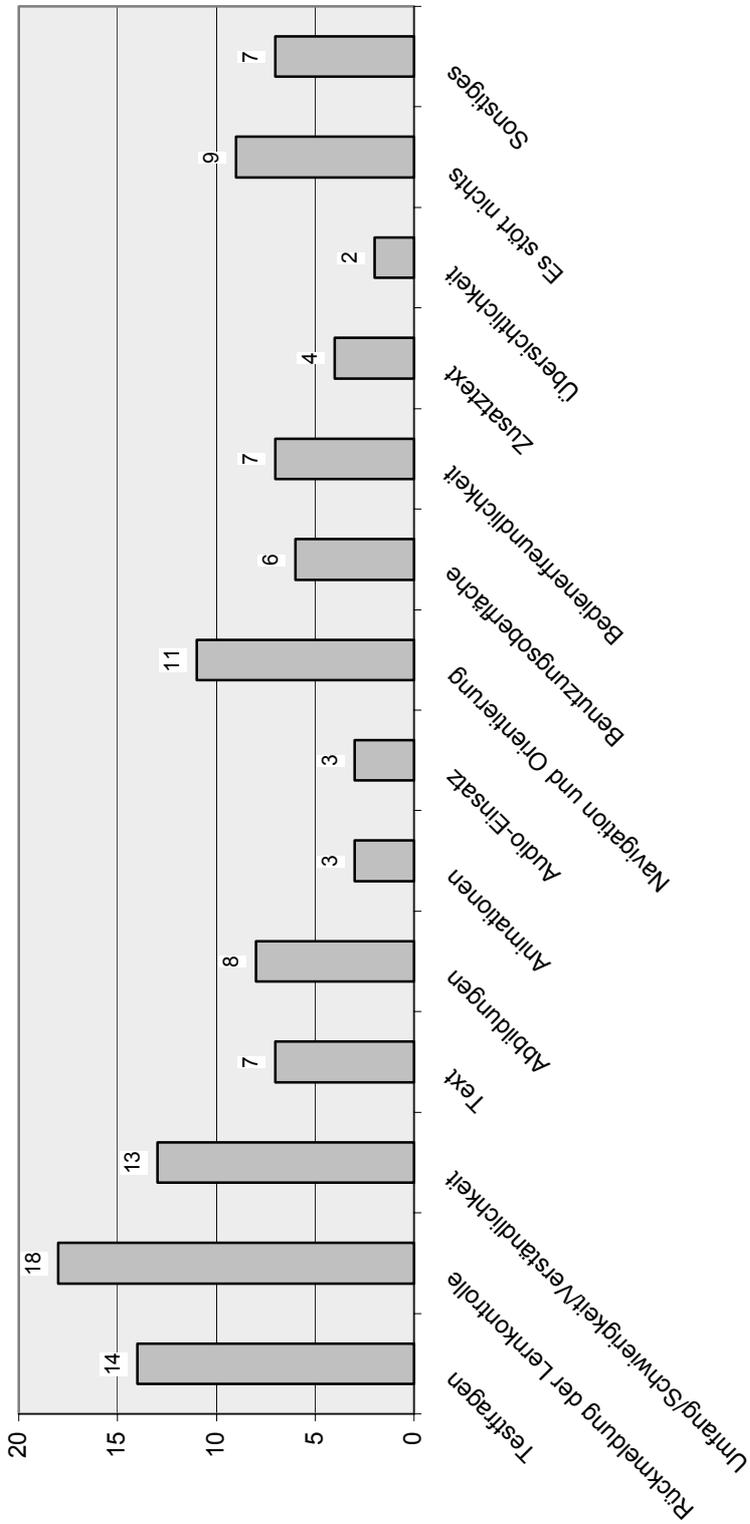


Diagramm 18

nicht leistbar. Zum Zeitpunkt der Erstellung stand jedoch kein alternatives Programm zur Verfügung, mit dem diese Kritikpunkte vermeidbar gewesen wären. Neben der Rückmeldung wurde auch die Qualität der *Testfragen* mit 14 negativen Einzelstimmen erheblich beanstandet. Während einige Probanden die schwierigen und zu komplizierten Fragen kritisierten (vgl. Ziff. 5; 6; 28), hielten andere die Testaufgaben (v.a. Zuordnungs-Übungen) für zu einfach, da sie sich entweder gegenseitig ausschließen oder aber ohne größere Mühe aus dem Satzbau abzuleiten sind (vgl. Ziff. 22; 25; 27). Da sich der Schwierigkeitsgrad der Testfragen einer Lernkontrolle generell auf einem mittleren Niveau bewegen sollte (zu einfach: langweilig und uninteressant; zu schwierig: abschreckend und unmotivierend), kann das Anspruchsniveau der Testfragen gemäß den einzelnen Aussagen als gelungen betrachtet werden. Im Bezug auf die Lernkontrolle wurden zudem auch die Struktur und die fehlende Erklärung der Bedienelemente (zurück/Index/vor) bemängelt, die eine einfache und übersichtliche Navigation erschweren (vgl. Ziff. 38; 49). Durch den Einsatz von Ersatztext oder die Verwendung eindeutigerer Symbole oder Piktogramme, kann dieses Defizit jedoch schnell behoben werden. Viele negative Aussagen, nämlich 13 Einzelstimmen, wurden im Hinblick auf *Umfang/Schwierigkeit/Verständlichkeit* des Lernprogramms abgegeben. Neben einer besonders für Laien schwer verständlichen und sehr umfangreichen Darstellungsweise der Thematik (vgl. Ziff. 7; 13; 15) wurde vor allem die große Anzahl an Fachbegriffen und Fremdwörter kritisiert (vgl. Ziff. 8; 14; 44). Obwohl sämtliche Begriffe im Lexikon erklärt werden und nachzuschlagen sind, bemängelten einige Testpersonen dieses Stichwortverzeichnis, da es anstelle einer „kurz und bündigen Worterklärung“ (Ziff. 65) wiederum eine sehr ausführliche und mit weiteren unbekanntem Begriffen versehene Erläuterung enthält (vgl. Ziff. 60; 63). Hierzu ist zu bemerken, dass das Lexikon bewusst sehr ausführlich gestaltet ist, um die einzelnen Informationsseiten des Lernprogramms so kurz wie möglich und damit sehr übersichtlich zu gestalten. Zudem werden die einzelnen Fachbegriffe meistens in nur einem kurzen Satz definiert und anschließend mit relevanten Zusatzinformationen, die nicht gelesen werden müssen, ergänzt. Insgesamt 11 negative Aussagen sind hinsichtlich der *Navigation und Orientierung* innerhalb des Lernprogramms zu verzeichnen. Hierbei wurden hauptsächlich die programminternen Bedienelemente (v.a. zurück-Button) am linken unteren Bildschirmrand kritisiert, da sie den Benutzer aus dem Lexikon oder dem Literaturverzeichnis nur auf die Homepage und nicht auf die zuletzt besuchte Seite führen (vgl. Ziff. 20; 23; 45). Dieser Mangel wurde bereits behoben, indem diese Elemente einfach entfernt wurden. Die Rückkehr aus Lexikon oder Literatur kann nun nur noch über die Browser-Zurücktaste erfolgen und keine Orientierungsprobleme mehr mit sich bringen. Zudem wurde auch bemängelt, dass die Schaltflächen (vgl. Ziff. 38)

nicht immer an der selben Stelle angeordnet sind (Inkonsistenz der Bedienelemente). Dies kann die Übersichtlichkeit beeinträchtigen und sollte daher vermieden werden. Da Verknüpfungen oder Querverweise stets durch unterstrichene Begriffe gekennzeichnet und dadurch sofort zu erkennen sind, sollte man das Unterstreichen von „Nicht-Links“ ebenso unterlassen (vgl. Ziff. 38). Ein erfreulich hoher Anteil von 9 Einzelstimmen war der Meinung, dass nichts am Lernprogramm auszusetzen ist (vgl. Ziff. 12; 16; 59; 64; 70). Ob diese Auffassung den Tatsachen entspricht oder nur als Bequemlichkeit der Testpersonen zu betrachten ist, bleibt dahin gestellt. Hinsichtlich der *Abbildungen* wurden 8 negative Anmerkungen gemacht. Besonders die selbsterstellten Abbildungen von den drei Waagen („Pilzinfektion des Orchideenkeimlings) sowie der Profilquerschnitt durch den Boden („Der Pilz als Nährstoff-Pipeline“) wurden kritisiert, da einerseits die Waagen als solche nur schwer erkennbar sind und andererseits der in die Bilder integrierte Text teilweise schlecht zu lesen ist (vgl. Ziff. 33; 57). Jeweils 7 negative Aussagen weisen die Qualitätskriterien *Text*, *Bedienerfreundlichkeit* und *Sonstiges* auf. Während nur zwei Testpersonen den zu großen Textumfang der einzelnen Informationsseiten beanstanden (vgl. Ziff. 17; 29), wird vor allem die zu kleine Schriftart kritisiert (vgl. Ziff. 17; 20; 25). Da es sich bei diesem Problem jedoch um eine individuelle Browsereinstellung handelt, relativieren sich diese Aussagen. Die negative Seite der Bedienerfreundlichkeit beschränkt sich im Grunde auf die Bedienungsanleitung zu Beginn des Lernprogramms. Da sie zu umfangreich gestaltet ist, können Betrachter abgeschreckt und von einer Nutzung abgehalten werden (vgl. Ziff. 24; 54). Trotz dieses Arguments muss angemerkt werden, dass jedes vollständige Programm auf eine derartige Erklärungs- und Leitfunktion nicht verzichten kann. Die Einrichtung einer Suchfunktion sowie die Deklaration des Wegweisers als Sitemap könnten nach Auffassung einiger Testpersonen die Bedienerfreundlichkeit noch zusätzlich erhöhen (vgl. Ziff. 23; 38). Die *Benutzungsoberfläche* sollte nach Ansicht der Probanden größere Symbole (Buch, Filmspule) und eine klarere Abtrennung der einzelnen Kapitel enthalten. Es wurde auch empfohlen, das häufig benutzte Lexikon stets in einem neuen Fenster zu öffnen, um ohne Probleme zur vorherigen Anwendung zurückkehren zu können (vgl. Ziff. 17; 38; 40). Obwohl die Schriftart der Funktionsleiste kritisiert wurde (vgl. Ziff. 23), soll die derzeitige Gestaltung aus softwareergonomischen Gründen nicht verworfen werden. Nur wenige negative Bemerkungen (4 Stimmen) wurden hinsichtlich des *Zusatztextes* der einzelnen Abbildungen gemacht. Hierbei wurde vor allem beanstandet, dass diese Zusatzinformationen zu umfangreich gestaltet und manchmal etwas schwierig zu finden sind. Zudem sind diese Erläuterungen nicht einfach abzurufen, da der Mauszeiger sehr genau über den sensitiven Bildbereichen positioniert werden muss (vgl. Ziff. 18; 23). Ähnlich dem Lexikon wurde auch der

Zusatztext mit Absicht sehr detailliert konzipiert, um neben dem statischen Text noch möglichst viele Einzelheiten dem Benutzer nahe bringen zu können, ohne dabei die Übersichtlichkeit der entsprechenden Webseite zu beeinträchtigen. Jeweils 3 negative Einzelstimmen entfielen auf die *Animationen* sowie den fehlenden *Audio-Einsatz*. Nach Meinung der Probanden sollten anspruchsvollere und mit Flash erstellte Animationen eingesetzt werden (vgl. Ziff. 22; 43). Es sollte auch darauf geachtet werden, dass die damit veranschaulichten Prozesse nicht mit einer zu hohen Geschwindigkeit präsentiert werden, da es dadurch zu Verständnisproblemen kommen kann (vgl. Ziff. 35). Obwohl der Audio-Einsatz ein konstituierendes Element bei multimedialen Anwendungen ist, kritisieren nur 3 Personen dieses Defizit, jedoch ohne Angabe von Gründen (vgl. Ziff. 9; 22; 73). Im Hinblick auf die *Übersichtlichkeit* sind nur 2 Negativ-Stimmen festzustellen, die sich einerseits auf die Textfülle der einzelnen Webseiten, andererseits auf eine übersichtlichere Gestaltung des Lexikons beziehen (vgl. Ziff. 17; 38). Aufgrund dieser verschwindend geringen Kritik kann geschlossen werden, dass ein übersichtlich konzipiertes Lernprogramm vorliegt.

4.3.4.2.2 Negative Aussagen der Testpersonen

Die folgende Tabelle enthält sämtliche **negativen** Aussagen, die von den einzelnen Probanden als Freitext-Antworten abgegeben wurden. 57 der insgesamt 71 Testpersonen gaben 112 Einzelstimmen ab. Die auf der linken Seite angeordneten Ziffern entsprechen der laufenden Nummerierung der einzelnen Fragebögen, deren Ergebnisse im Rahmen der Auswertung berücksichtigt wurden. Angesprochene oder zitierte Aussagen der Probanden werden mit der jeweiligen Fragebogen-Ziffer gekennzeichnet und damit belegt.

4	Die Rückmeldung zu den Lernzielkontrollaufgaben ist nicht immer sehr verständlich.
5	-Lernkontrollenergebnisse haben nicht gepasst(Prozentzahlen) -Fragen zu schwierig auf die kurze zeit
6	Fragen sind teilweise zu kompliziert: sind z.T. nie richtig Computer sagt nicht welche der Antworten falsch sind
7	Weniger gut ist die Auswertung bei den Fragen, die etwas unklar erscheint. Des weiteren ist das Programm für einen "Laien" weniger gut verständlich. Man sollte evtl. mehrere Fachbegriffe in den Texten besser erklären oder zumindest die deutsche Bedeutung in Klammern schreiben.
8	Anfangs fühlt man sich vielleicht etwas überfordert aufgrund der hohen Anzahl der Fachbegriffe. Sie sollten noch genauer differenziert werden, damit man diese leichter voneinander unterscheiden kann!
9	Mich stört, dass kein Ton eingesetzt wurde.
10	dass man nie weiß was jetzt die richtige antwort war, weil immer nur kommt wenn man falsch geantwortet hat leider nicht ganz richtig und man weiß dann nie die Lösung. auf manchen Seiten zuviel Info.
12	Besonders stark stört mich eigentlich gar nichts.

13	Es ist alles sehr umfangreich und detailliert dargestellt, so dass man als "Laie" teilweise ein wenig verwirrt wird. Man muß sich intensiv damit befassen, um inhaltlich alles genau zu begreifen.
14	Eigentlich stört mich an diesem Programm gar nichts. Ein bisschen hat mich aber gestört, dass dieses Lernprogramm sehr schwierige Fachausdrücke beinhaltet, die zwar erklärt werden, aber trotzdem sehr unverständlich waren. Dies wirkte sich bei mir in der Beantwortung der Fragen in der Lernkontrolle aus. Obwohl ich mich bemühte mir viele Ausdrücke zu merken, konnte ich nur wenige bei der Lernkontrolle richtig zuordnen und anwenden.
15	Für Studenten, die Biologie nicht als Hauptfach haben, ist die Stoffflut zu groß und zu detailliert. Eine Übersicht oder Zusammenfassung am Ende oder Anfang wäre angebracht. Außerdem verirrt man sich leicht auf den vielen "Links" wenn man auf den WEITER-Button drückt.
16	Besonders stark stört nichts.
17	Bedienungssymbole zu klein, dadurch nicht eindeutig identifizierbar (buch, film) zurück geht nicht immer zurück Schriften z.T. zu klein zu viel text auf zu engem Raum
18	Text bei den Bildern ist schwierig zu finden, hüpfst anschließend hektisch aufs Bild. Die Maus muß sehr genau positioniert werden! Eine gewisse Einarbeitungszeit ist notwendig.
19	Die Lernkontrolle sollte noch mehr verschiedene Fragen beinhalten (nach dem 2ten Mal konnte man sie auswendig) -teilweise unverständlich; schließlich sind wir nur dumme Didaktikstudenten :-)
20	> Schriftgröße bei Lernkontrolle viel zu klein > bei Lernzielkontrolle: immer genaue Anzahl der Antwortmöglichkeiten angeben > wenn man Link anklickt und zurück möchte, kann man z.T. nur auf HOME zurückkehren und nicht auf letzte Seite > Lernkontrolle sollte automatisch nach jedem Kapitel erscheinen
21	Prozentangaben bei den Fragen sind etwas verwirrend Programm vor allem für Biologen interessant
22	Fehlende Beschriftung bei den Abbildungen, bei falschen Antworten der Lernkontrolle geht es trotzdem weiter, Gemischte Fragen zu allen Bereichen wären vielleicht eine ideale "Abschlussklausur", evtl. anspruchsvollere Animationen, unbedingt Ton einbauen, Erschließung der Ergebnisse, auch ohne etwas angekreuzt zu haben, Antworten aus Satzbau zu erschließen!
23	Die Texte auf/unter/über den Abbildungen sind manchmal zu umfangreich; eine kürzere und prägnantere Erklärung wäre angebrachter, da die ausführlichen Erklärungen ohnehin im Text erfolgen. Es wäre eine Überlegung wert eine eventuelle Suchfunktion (geordnet nach Schlagwortgruppen) einzuführen. Pfeilsymbole im Testbereich könnten attraktiver sein => (!) Leider kann man aus dem Lexikon und der Literatur mit dem Programmeigenen "weiter" und "zurück" nur auf die Hauptseite! Im Mainframe (Autor, Literatur etc.) sollte man die Schriftart unbedingt ändern (kein Times New Roman oder Courier)
24	-Einweisung am Anfang hält auf - grundsätzlich kann online lernen sehr gut sein, aber ich denke es sollte nicht ausschließlich betrieben werden, da es in übertriebener Form zur sozialen Vereinsamung führen kann
25	Die Lernkontrolle muss noch verbessert werden. Die richtigen Antworten auf die Fragen müssten gewährleistet werden. Nicht gut: 3 Antworten richtig; Unverständlich ist auch, wie viel oder was richtig ist. Manche Fragen zu einfach: ergeben sich oder schließen sich gegenseitig aus. Bildschirmtext und Bilder könnten größer und übersichtlicher sein.
26	Die Rückmeldungen bei den Fragen. Damit kann man nur sehr wenig anfangen. Evtl. genauer angeben wann nur eine Antwort erwartet wird und wann mehrere. Zeitdruck beim Test. fast zu einfach dargestellt
27	Die Fragen /Lernzielkontrollen waren nicht besonders schwer zu beantworten, besonders die Zuordnungsaufgaben. Ich frage mich daher, ob der Lernzuwachs wirklich in dem Maße gewährleistet oder überprüft wird, wie es zum Beispiel in einer Prüfung an der Uni oder im Examen der Fall ist.
28	Dass bei der Lernkontrolle die Lösungen schwer zu erraten sind, wenn man die Lösung absolut nicht weiß.
29	Lernkontrolle zwar als Anreiz, aber Auswertung eher unklar zu viel Text
30	manchmal zu viele Infos auf einer Seite
31	Abbildungen hätten mehr im Vordergrund sein müssen, und der Text eher drum herum, stärkere Hervorhebung wichtiger Begriffe oder Sätze in verschiedenen Farben oder Schriftarten
33	nur an einigen stellen, z.B. Bilder zu Pilzinfektion mit den drei "Waagen" und bei der Animation: Pilz als Nährstoff Pipeline (rotes oval) ist die Schrift nicht gut genug lesbar/ zu klein (das mag am Browser liegen?)
35	die ersten beiden Kritikpunkte sind Anmerkungen zu einigen Bewertungen: meiner Meinung nach ist der Text ein wenig zu kurz, allerdings sehe ich ein, dass zuviel Text abschrecken könnte Qualität der Animation wäre sehr gut sind allerdings zu schnell, v.a. bei der Animation der Pilzinfekti-

	onen der wichtigste Kritikpunkt betrifft die Lernkontrolle: von den einzelnen Fragen sollte ein Link zu den Seiten vorhanden sein, um sofort noch mal nachlesen zu können, was man falsch gemacht hat. um die richtige Antwort zu erfahren, muss man immer den Umweg über die Homepage machen, die Anmerkung, dass nur eine Antwort richtig ist, ist auch nicht nötig
36	Der Text ist wegen der etwas seltsamen Hintergrundfarben teilweise schlecht zu lesen!
38	Besonders stark stört mich eigentlich nichts; ich versuche mich nur in ein bisschen konstruktiver Kritik: Die <Zurück> bzw. <Vorwärts> Buttons sind an unterschiedlichen Stellen angeordnet. (auch bei Seiten, bei denen aufgrund ungefähr gleicher Länge gleiche Anordnung möglich wäre) auf .didbio/mykorrhiza/partner_pilze.html sind "Nichtlinks" so unterstrichen, dass man sie mit Links verwechseln kann Das Lexikon könnte, z.B. durch Auseinanderziehen der erläuterten Begriffe, übersichtlicher gestaltet sein; und evtl. in einem neuen, kleineren Fenster öffnen. Für Computererfahrene Lerner könnte man der Übersichtlichkeit halber deutlicher machen, dass sich hinter dem "Wegweiser" eine Sitemap verbirgt. Die Lernkontrollfragen "Menüs" (Vor/ Zurück/ Index) könnten klarer strukturiert sein. So kommt man z.B. bei einem Klick auf den Vorwärts- Pfeil unten im grünen Kasten nicht etwa (wie ich erwarten würde) auf die nächste "grüne Frage", sondern auf die erste "gelbe Frage".
39	Navigation ist nicht fixiert... (wie besprochen)
40	Die Lernkontrollenbewertung ist etwas kompliziert und bedarf zuerst einer Erklärung des Autors. Die einzelnen Kapitel sind nicht klar (bis auf die Farben) abgetrennt.
43	der popup-text bei den Bildern ist teilweise störend, oder wenn man ihn erwartet erscheint er nicht. praktischer wäre eine Textbox unter dem bild, in dem dann dieser Text bei Cursorberührung erscheint.
44	Zu viele unerklärte Fremdwörter
45	die Navigation ist teilweise mit den vor- und Zurückbuttons (welche leider nur linear arbeiten) manchmal etwas verwirrend (unintuitiv). Wegweiser ist soll die fast einzige berechenbare Navigation. Animationen würde ich mit Flash machen, da Plattform unabhängiger und schneller, und zudem einfach zu erstellen.
47	Schaubild "Pilzinfektion des Orchideenkeimlings" nicht intuitiv, wurde erst bei mehrfacher Falschbeantwortung der Kontrollfrage klar. Auswertung anfangs nicht nachvollziehbar. (1/4 ??)
49	- Unübersichtlichkeit der "Weiter" Funktion bei den Lernzielfragen. Sind die Fragen zu Ende gibt es einen Weiter-Pfeil, der keine Funktion hat. - System mit "1/4" etc. bei Lernkontrolle ist unverständlich. - Evtl. Links an den Fragen für den Sachverhalt
53	Eine Schwierigkeit bei der Navigation: die roten Kästchen innerhalb der Abbildungen führen zu den gleichen Fenstern wie auch die jeweiligen "weiter"-buttons auf der selben Seite. Das kann zu Unklarheiten führen, ob man alle Bildschirmseiten auch über die roten Kästchen betrachten kann oder auf diesem Wege etwas überspringt.
54	Die Info-Seite auf der Homepage ist sehr lang und viel zu viel zum Lesen. Sehr verwirrend finde ich auch die Beurteilung in der Lernkontrolle. Wenn man alle Fragen richtig angekreuzt hat, kommt als Ergebnis-Hinweis "Richtig, Ihr Ergebnis ist 0 %". Das ist doch falsch, oder? Richtig müssten 100 % sein, nach meinem Gefühl. Außerdem sollten bei allen Fragen immer gleich viele Antworten richtig sein, sonst findet man sich schlecht zurecht. Finde ich, zumindest. Zudem fände ich es sehr schick, wenn du auf jeder Lernkontrolle-Seite einen Link auf die Seite hättest, auf der die Antwort-Infos stehen. Das waren jetzt so die Sachen, die mir auf die Schnelle ins Auge sprangen. Liebe Grüße von Bärbel
55	Die vielen Fenster. Man könnte das gleich dazu schreiben.
56	Am Anfang etwas undurchsichtig
57	Darstellung der Waagen
59	nichts
60	- hinter den jeweiligen Fachbegriffen sollte eine einfache Erläuterung angebracht werden, da das ständige anklicken des Lexikons und umständliche Lesen des langen Textes nicht dazu beiträgt, dass der Text schon beim Lesen verstanden wird - Animation "Pi
61	Dass bei der Lernzielkontrolle keine richtige Lösung geboten wird
62	dass bei den Fragen am Ende jedes Kapitels keine richtige Lösung kommt nachdem man die Frage falsch beantwortet hat
63	Zwischen den Begriffen im Lexikon ist der Abstand des Textes sehr gering, außerdem wäre eine einfache Begriffsklärung in Form des deutschen Namens motivationsfördernder, als nochmals ein langer Text mit wiederum vielen Fachbegriffen. Das Lernprogramm bietet keinen Kontrollbogen, es wäre schöner, wenn man erst alles beantwortet und am Schluss das Ergebnis mit jeweiligen Fehlern bekommt. So kann man bestimmte Dinge nacharbeiten. Ansonsten ist man gezwungen, so lang in den Seiten rumzusuchen, bis man die richtige Antwort zur Frage gefunden hat. Vielleicht sollte man noch eine Druckfunktion für die Bilder einfügen.

64	nichts
65	Die Lernkontrolle ist für die Zielgruppe überhaupt nicht ansprechend. Die Art des Lernprogramms führt dazu, dass man ständig in den Texten herumklickt, ohne wirklich noch einmal zu lesen. Man hofft, die Antwort zu finden, um in den Fragen weiterzukommen. Außerdem sind die Texte überflutet mit Fachbegriffen. Man muß ständig die Fachbegriffe nachschlagen. Im Lexikon wird man wieder überschüttet mit Informationen, anstatt einer kurz und bündigen Worterklärung. Auch führen die Verlinkungen der Fotos nicht zu der Quelle, aus der es entnommen wurde, man erhält lediglich eine Literaturliste aller Bücher, aus denen Fotos verwendet wurden und muss selber suchen. Meiner Meinung nach hat das Programm noch starke Überarbeitung nötig.
66	Die Lernerfolgskontrollen könnten vielleicht eher etwas offener gestaltet werden. Aber das ist ja das allgemeine Problem der Multiple-Choice-Fragen und der computerzentrierten Lernverfahren. Du siehst, es gibt wirklich nichts auszusetzen!! Vielleicht bis nächste Woche in Passau! Viele Grüße aus Landshut. Ciao, Lisa.
67	eigentlich nichts
69	Einzigster Kritikpunkt ist die schwere Erreichbarkeit des Programms, wobei dies weniger Kritik am Programm selbst denn Kritik an der fehlenden Platzierung von Links zu diesem Programm an vorgeschalteten Sites ist. Für Zahnärzte zum Beispiel, nur relativ schwer auffindbar.
70	Nichts. Alles okay.
71	Zu verbessern wären vielleicht noch die Ladezeiten des Programms.
72	Es gibt zwar eine farbliche Trennung der einzelnen Kapitel, aber beim Weiterklicken kommt man ohne Hinweis in ein neues Kapitel. Wenn man sich mit den Farben nicht so vertraut gemacht hat, übersieht man leichter die Lernkontrolle, die eigentlich am Ende eines jeden Kapitels gedacht ist.
73	Das Fehlen auditiver Animation ist zwar keinesfalls störend. Das Vorhanden sein wäre dies allerdings auch nicht.

Tab. 4-9 **Negative Aussagen** der Testpersonen in Bezug auf die Qualität des Lernprogramms

4.3.5 Zusammenfassende Betrachtung der Evaluation

Die mediendidaktische Qualität des internetbasierten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“ wurde mit Hilfe eines selbsterstellten und in das Lernangebot integrierten Fragebogens evaluiert. An der Auswertung nahm eine Gruppe von 71 Testpersonen teil, die sich überwiegend aus Studenten verschiedener Fachrichtungen der Universität Passau zusammensetzte. Nach der Begutachtung des Selbstlernkurses wurden vor allem Darstellungs- und Interaktionsformen sowie Didaktik und lernpsychologische Aspekte mittels einer Bewertungsskala (①-⑤) sowie mit zwei Freitext-Antworten (positiv - negativ) von den Probanden beurteilt. Die ermittelten und ausgewerteten Ergebnisse dieser Software-Evaluation wurden zusammenfassend in Form verschiedener Diagramme (1-18) visualisiert.

Zunächst wurde die Qualität der verschiedenen **Darstellungsformen** überprüft und mit Hilfe relativer Häufigkeiten ausgewertet. Die *Textgestaltung* zeigt im Hinblick auf alle Qualitätskriterien sehr gute Bewertungsergebnisse. Neben der Verständlichkeit schneidet besonders die Lesbarkeit von Bildschirmtext mit sehr guten Werten (Note 1: 65 %; Note 2: 27 %) ab. Dieses Ergebnis lässt sich mit Sicherheit auf den Einsatz serifenloser Schriftarten zurückführen. Das schlechtere Resultat der Einprägsamkeit kann vermutlich mit dem hohen Anteil an Nicht-Biologen (70 %) erklärt werden. Ähnlich gut beurteilt wurde die Gestaltung der *Abbildungen*, da sämtliche Kriterien einen hohen Anteil der Note 1 (44-68 %) aufweisen. Als positive Extremwerte fallen jedoch die Qualität sowie die Ladezeiten der Abbildungen (Note 1: jeweils 68 %) auf. Nicht nur die Vielfalt verschiedener Abbildungen, sondern auch der didaktische Ort sowie die Wahl der richtigen Bildformate können hierfür verantwortlich gemacht werden. Da die übrigen Werte trotz etwas geringerer Anteile ebenso gut von den Probanden bewertet wurden, ist die Bildgestaltung im Lernprogramm insgesamt als gelungen zu betrachten. Die einzelnen Kriterien der *Animationen* wurden von den Testpersonen wiederum sehr gut beurteilt. Das Merkmal Ladezeiten zeigt im Bezug der Notenverteilung jedoch zwei Besonderheiten auf. Während 59 % der Testpersonen die Ladezeiten als sehr gut einstufen, zeigte sich ein Anteil von 3 % durch die Vergabe der Note 5 mit dieser Eigenschaft absolut nicht einverstanden. Diese Ambivalenz hängt vermutlich mit dem technischen Zugang zum Internet (Standleitung *versus* Standardmodem) zusammen. Der geringe Anteil der Probanden, der keine Animationen betrachtet hat, könnte vermutlich noch erniedrigt werden, indem speichersparendere Formate eingesetzt werden. Die guten Ergebnisse der Anschaulichkeit und Verständlichkeit (Note 1: 49 %; Note 2: 34 %) verdeutlichen aber, dass die primäre Absicht, mit Hilfe

der Animationen konkrete Vorstellungen von komplexen Abläufen zu vermitteln, sehr erfolgreich umgesetzt wurde. Die relative Gleichverteilung der mittelmäßigen Ergebnisse in Bezug auf den fehlenden Einsatz von *auditiven Elementen* macht schließlich deutlich, dass Audio-Sequenzen in Form von Hörtexten und Navigationssounds nach Möglichkeit in multimediale Lernangebote implementiert werden sollten.

Im nächsten Abschnitt des Fragebogens wurde die Umsetzungsqualität der **Interaktionsformen** eruiert. Mehr als die Hälfte der Testpersonen bewertete die Bereitstellung von *Interaktionsmöglichkeiten* als zufriedenstellend. Da etwa ein Drittel der Probanden diese Angebot jedoch nur als mittelmäßig einstufte (Note 3: 32 %), sollten generell noch zusätzliche Eingriffs- und Steuerungsmöglichkeiten für den Benutzer geschaffen werden. Die Kriterien der *Benutzungs Oberfläche* wurden wiederum sehr positiv eingeschätzt. Die hervorragenden Werte Selbsterklärungsgrad der Bedienelemente (Note 1: 51 %; Note 2: 34 %) sowie Bildschirmaufteilung (Note 1: 44 %; Note 2: 38 %) zeigen, dass optimale Ergebnisse durch die Beachtung softwareergonomischer Aspekte realisiert werden können. Die *Bedienungsanleitung* des Lernprogramms wurde von 20 % der Probanden nicht wahrgenommen. Dieser relativ hohe Wert ist neben der Platzierung sicherlich auch auf den zu großen Textumfang zurückzuführen, der insgesamt noch kürzer zu gestalten ist. Mit Ausnahme der mittelmäßig eingestuften Bedienungsanleitung haben sämtliche Qualitätskriterien der *Navigation und Benutzerführung* sehr gut abgeschnitten (Note 1: 41-65 %; Note 2: 27-35 %). Den besten Wert erreichte der farbige Hintergrund, der nicht nur die Kapiteltrennung kennzeichnet, sondern auch eine Orientierung im Lernprogramm erheblich erleichtert. Die guten Resultate der einzelnen Qualitätskriterien finden letztendlich auch in der guten Beurteilung der Bedienungsfreundlichkeit ihren Niederschlag (Note 1: 59 %; Note 2: 27 %). Der unverzichtbare Bestandteil der *Lernkontrolle* wurde von 7 % der Probanden nicht genutzt. Dieser geringe Wert könnte noch reduziert werden, indem man diese Funktion automatisch nach jedem Kapitel einblenden würde. Im Vergleich zu den bereits erwähnten Faktoren schnitten die Qualitätskriterien der Lernkontrolle bzw. der Testfragen deutlich schlechter ab. Auf den ersten Blick kann man erkennen, dass die Bewertungen relativ gleichmäßig auf die einzelnen Notenstufen verteilt sind. Während Merkmale wie Motivationscharakter, Verständlichkeit, Lernwirksamkeit und Schwierigkeitsgrad der Testfragen passable Ergebnisse aufweisen, fallen besonders negative Bewertungen hinsichtlich der Rückmeldungen auf (Note 3: 14 %; Note 4: 24 %; Note 5: 13 %). Ein derartig negatives Resultat kann vermutlich nur mit der teilweise nicht nachvollziehbaren und aussageschwachen Fragensauswertung in Zusammenhang stehen.

In einem weiteren Abschnitt des Fragebogens wurden schließlich noch Auskünfte über die Umsetzung von **Didaktik** und **lernpsychologischen Aspekten** des Programms eingeholt. Die *didaktische* Aufbereitung der Thematik kann als sehr erfolgreich angesehen werden, da sämtlich Kriterien mit sehr guten bis guten Ergebnissen abgeschnitten haben (Note 1: 37-45 %; Note 2: 37-46 %). Extremwerte können im Grunde nicht festgestellt werden, da die Notenverteilung bei fast allen Merkmalen gleichartig ausgeprägt ist. Trotz der Komplexität der Thematik sowie dem hohen Anteil an Nicht-Biologen zeigt auch die didaktische Vereinfachung und Verständlichkeit erfreuliche Ergebnisse (Note 1: 37 %; Note 2: 42 %). Im Hinblick auf die *lernpsychologischen Aspekte* nimmt die Ermöglichung von selbstgesteuertem Lernen eine dominante Stellung ein (Note 1: 49 %; Note 2: 37 %). Mit diesem positiven Ergebnis wird nicht nur die Bedienerfreundlichkeit des Programms, sondern vor allem auch das Erreichen der primären Zielsetzung des Selbstlernkurses bestätigt. Die zufriedenstellenden Werte, die hinsichtlich der Lernwirksamkeit und des Lernzuwachses erreicht wurden (Note 1: 24 %; Note 2: 51 %) verdeutlichen zudem die Notwendigkeit und Sinnhaftigkeit der Konzeption und Realisierung von „Orchideenmykorrhiza-Online“.

Mit Hilfe der **Freitext-Antworten** konnten sich die Testpersonen frei über das Lernprogramm äußern und schriftlich mitteilen, welche Eigenschaften des Selbstlernkurses besonders gut umgesetzt wurden bzw. stören. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Fragen wurde für die manuelle Auswertung eine einfache Häufigkeitsverteilung (Anzahl der Einzelstimmen pro Merkmal) gewählt, um deutlichere Ergebnisse zu erzielen. 64 von insgesamt 71 Probanden gaben 195 *positive* Einzelstimmen ab, die auf zehn verschiedene Kriterien verteilt wurden. Mit 43 Einzelstimmen geht die didaktische Gestaltung des Lernprogramms als „Spitzenreiter“ aus der Auswertung hervor. Mehr als die Hälfte dieser Stimmen bewerteten vor allem die farbige Hintergrundgestaltung als besonders positiv, da dadurch die Zusammengehörigkeit der einzelnen Kapitel gut erkennbar und eine übersichtliche Gesamtstruktur geschaffen wird. Hinsichtlich der didaktischen Gestaltung wurde zudem auch das ausgewogene Verhältnis zwischen Text, Bild und Animation sowie das interessante und motivierende Konzept geschätzt. Weitere gute Ergebnisse erzielten auch die unterschiedlichen und informativen Abbildungen, die lernwirksamen und motivierenden Testfragen sowie der Bereich Verständlichkeit/Informationsgehalt/Umfang, der selbst für Fachfremde und Laien als höchst angemessen beurteilt wurde.

Deutlich weniger Stimmen entfielen auf *negative* Aspekte des Lernprogramms, da nur insgesamt 112 Einzelstimmen (verteilt auf vierzehn Kriterien) von 57 der 71 Probanden abgegeben wurden. Am heftigsten, mit insgesamt 18 Einzelstimmen, kritisierten die Probanden die Rückmeldung der Lernkontrolle, da sie sehr unverständlich ist und keine Rückschlüsse auf richtige oder falsche Antworten zulässt. Obwohl auch die Testfragen stark beanstandet wurden (14 Negativstimmen), relativiert sich der zweithöchste Wert dieser Kategorie, da die Kontrollaufgaben einerseits für zu schwierig, andererseits für zu einfach angesehen wurden. Weniger gut abgeschnitten hat auch der Bereich Umfang/Schwierigkeit/Verständlichkeit. In diesem Zusammenhang wurde von einigen Testpersonen vor allem die hohe Anzahl an Fachbegriffen bemängelt, die trotz des Lexikoneinsatzes das Textverständnis nicht unbedingt erleichtern.

Nach dieser **Zusammenfassung** kann festgestellt werden, dass die *Darstellungsformen* Text, Bild und Animation didaktisch optimal aufbereitet, anschaulich und verständlich gestaltet und daher als gelungenes Programmelement anzusehen sind. Die verschiedenen *Interaktionsformen* haben bei der Evaluation ebenfalls sehr gut abgeschnitten. Hierbei wird deutlich, dass die Berücksichtigung softwareergonomischer Grundprinzipien für die Erstellung bedienerfreundlicher und lernwirksamer Internetanwendungen unverzichtbar ist. In das vorliegende Lernprogramm sollten jedoch noch mehr Interaktionsmöglichkeiten integriert sowie eine Software benutzt werden, die eine individuelle Gestaltung der Fragensauswertung für eine angemessene Lernkontroll-Rückmeldung erlaubt. Die Umsetzung der didaktischen und lernpsychologischen Aspekte wurde im Grunde ohne Ausnahme sehr positiv bewertet. Die Ergebnisse der beiden Freitext-Antworten untermauern und belegen zusätzlich die bisherige Auswertung. Das Überwiegen der positiven Aussagen (v.a. didaktischen Gestaltung) sowie die geringe Anzahl von Kritikpunkten bestätigen den **Erfolg** des Projektes und zeugen von der mediendidaktischen Qualität des internetgestützten Lernprogramms „Orchideenmykorrhiza-Online“.

5 Ausblick

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, ob die Qualität und Effizienz internetgestützter Lernangebote optimiert werden kann, wenn bei der Umsetzung der *Darstellungs-* (Text, Bild, Animation) und *Interaktionsformen* (Benutzungsoberfläche, Navigation, Lernkontrolle, etc.) mediendidaktische und softwareergonomische Gestaltungsprinzipien berücksichtigt werden. Zu diesem Zweck wurde ein netzbasiertes Lernprogramm mit dem Namen „Orchideenmykorrhiza-Online“ entwickelt, wobei die in der mediendidaktischen Analyse gewonnenen Erkenntnisse nach Möglichkeit beachtet und in das Lernangebot integriert wurden. Nach der Umsetzung und Realisierung des didaktischen Konzepts wurde das als „Instrumentarium“ entwickelte Lernprogramm von insgesamt einundsiebzig Studenten der Universität Passau getestet und beurteilt. In einem Online-Fragebogen mussten die Probanden Bewertungen über die verschiedenen Darstellungsformen, die unterschiedlichen Interaktionsformen sowie über didaktische und lernpsychologische Aspekte des Lernprogramms abgeben. Mit Hilfe von zwei Freitext-Antworten konnten sich die Testpersonen zudem frei äußern und hervorheben, welche Eigenschaften und Merkmale besonders positiv bzw. negativ umgesetzt wurden. Da die Ergebnisse der Evaluation (vgl. 4.3.3) in Bezug auf die überprüften Qualitätskriterien fast ausschließlich als sehr gut oder gut beurteilt wurden, kann man feststellen, dass ein geschlossenes didaktisches Konzept hinsichtlich der Gestaltung von Darstellungs- und Interaktionsformen **wesentlichen Einfluss** auf die Lernwirksamkeit internetgestützter Lernangebote ausübt und daher einen unverzichtbaren Bestandteil bei der Entwicklung von Online-Lernangeboten repräsentieren sollte. Das mediendidaktische Konzept, das in diesem Fall auf die Thematik der Orchideenmykorrhiza angewendet wurde, besitzt exemplarischen Charakter und kann infolgedessen auch auf andere Themengebiete übertragen werden. Somit können die gewonnenen Erkenntnisse generell dazu beitragen, anschauliche und effiziente Online-Lernangebote in verschiedenen Bildungssektoren zu realisieren.

Die Nachfrage nach qualitativ hochwertigen virtuellen Lernanwendungen steigt besonders im Hochschulwesen, wie das Szenario 2005 (vgl. GFK 2001) deutlich zum Ausdruck bringt. Im universitären Bereich werden hierbei vor allem Lernangebote benötigt, die nicht nur bedienerfreundlich und besonders anschaulich sind, sondern in erster Linie individuelles und selbständiges Lernen unterstützen und fördern sollen. Es genügt also nicht, Vorlesungsskripte, Lehrbücher und Unterrichtsvorlagen ins Netz zu stellen. Die Zukunft an den Hochschulen wird

sehr wahrscheinlich nicht vollständig computergestützt werden, was die Zunahme virtueller Universitäten vermuten lässt. Vielmehr wird der „Student von morgen“ mit einer Kombination aus Präsenzunterricht und netzgestütztem Selbststudium konfrontiert werden, um die Bildungskosten möglichst gering zu halten. Der Einsatz von Online-Lernangeboten im Grundstudium zu autodidaktischen Zwecken ist relativ leicht zu realisieren und daher sehr gut vorstellbar. Demzufolge wird sich der Student Grundlagenwissen mittels virtueller Angebote selbst aneignen müssen, um nach einer entsprechenden Zwischenprüfung die Zulassung zum weiterführenden Präsenzunterricht zu erhalten. Um diese hohen Ansprüche gewährleisten zu können, müssen die Online-Lernangebote der Zukunft, weitaus mehr als bisher, von der mediendidaktischen und softwareergonomischen Sicht beleuchtet und konzipiert werden.

Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, C. & ALEXANDER, I.J. (1984): Seasonal changes in populations of the orchid *Goodyera repens* Br. and its mycorrhizal development. In: *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 44, S. 219-227. Edinburgh.
- ALEXANDER, C. & HADLEY, G. (1984): The effect of mycorrhizal infection of *Goodyera repens* and its control by fungicide. In: *New Phytologist*, 97, S. 391-400. Cambridge.
- ALEXANDER, C. & HADLEY, G. (1985): Carbon movement between host and mycorrhizal endophyte during the development of the orchid *Goodyera repens* Br. In: *New Phytologist*, 101, S. 657-665. Cambridge.
- ALEXANDER, C.; ALEXANDER, I.J. & HADLEY, G. (1984): Phosphate uptake in relation to mycorrhizal infection. In: *New Phytologist*, 97, S. 401-411. Cambridge.
- ALSDORF, C. & BANNWART, E. (1997): Virtuelle Realität: Erfahrbare Informationen im Cyberspace. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 437-450. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- ANDERSON, J.R. (2001): Kognitive Psychologie. Übers. und hrsg. von Rolf Graf. 3. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag GmbH. Heidelberg - Berlin.
- APEL, H.J. (2002): Präsentieren - die gute Darstellung. Vortragen - Vormachen - Vorführen - Visualisieren. In: BÖNSCH, M. & KAISER, A. (Hrsg.): Basiswissen Pädagogik. Unterrichtskonzepte und -techniken. Bd 3. Schneider Verlag. Hohengehren.
- ARDITTI, J. & ERNST, R. (1982): Metabolism of germinating orchid seeds of epiphytic orchids: An explanation of the need for fungal symbionts. In: *Proceedings of the 10th World Orchid Conference* (1981). Durban, South Africa. Published by the South African Orchid council.
- ARDITTI, J. (1967): Factors affecting the germination of orchid seeds. In: *Botanical Review*, 33, S. 1-97. New York.
- ARDITTI, J. (1992): Mycorrhiza. In: *Fundamentals of Orchid Biology* (ed. ARDITTI, J.). John Wiley & Sons. S. 419-451. New York.
- ARDITTI, J.; ERNST, R.; YAM, T.W. & GLABE, C. (1990): The contributions of orchid mycorrhizal fungi to seed germination: a speculative review. In: *Lindleyana*, 5 (4), S. 249-255. West Palm Beach.
- BALLSTAEDT, S.-P. (1997): Wissensvermittlung - Die Gestaltung von Lernmaterial. Beltz, Psychologie Verlags Union. Weinheim.

- BARON, B. & RÖDER, U. (1992): Die Mykorrhiza. Große Bedeutung des kleinen Partners. In: *Praxis der Naturwissenschaften*, Heft 7/41. Jg. S. 20-25.
- BARROSO, J.; Chaves Neves, H. & PAIS, M.S.S. (1986): Production of indole-3-ethanol and indole-3-acetic acid by the mycorrhizal fungus of *Ophrys lutea* (Orchidaceae). In: *New Phytologist*, 103, S. 745-749. Cambridge.
- BAUER, W. (1997): Multimedia in der Schule? In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 377-399. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- BAUMGARTNER, P. & PAYR, S. (1994): Lernen mit Software. Österreichischer Studien Verlag. Innsbruck.
- BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. (1998): Ökologie. Aus dem Englischen von HELD, A.. Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg. Berlin.
- BERCK, K.-H. (1999): Biologiedidaktik - Grundlagen und Methoden. Quelle & Meyer Verlag. Wiebelsheim.
- BERNARD, N. (1909): L' évolution dans la symbiose des orchidées et leur champignons commensaux. In: *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 9. sér., S. 1-196. Paris.
- BERNARD, N. (1911): Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées. In: *Annales des Sciences Naturelles; Botanique*, 14, S. 221-234. Paris.
- BORRIS, H. & VOIGT, T. (1986): Symbiotische und asymbiotische Samenkeimung von *Orchis mascula*. Ein Beitrag zum Problem der Spezifität der Orchideenpilze. In: *Die Orchidee*, 37, 222-226. Hildesheim.
- BORRIS, H.; JESCHKE, E.M. & BARTSCH, G. (1971): Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ultrastruktur der Orchideen-Mykorrhiza. In: *Biologische Rundschau*, 9, 177-180. Jena.
- BRIEGER, F.G. (1992): Botanische Grundlagen der Orchideenforschung. Bd I. In: BRIEGER, F.G. (Hrsg.): Die Orchideen: ihre Beschreibung, Kultur und Züchtung; in vier Bänden/ Rudolf Schlechter. Verlag Paul Parey. Berlin, Hamburg.
- BRUNDRETT, M. (1999): Introduction to mycorrhizas. CSIRO Forestry and Forest Products. [Online-Dokument] URL <http://www.ffp.csiro.au/research/mycorrhiza/intro.html>.
- BURGEFF, H. (1909): Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- BURGEFF, H. (1932): Saprophytismus und Symbiose. Studien an tropischen Orchideen. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- BURGEFF, H. (1936): Samenkeimung der Orchideen. Gustav Fischer Verlag. Jena.

- BURGEFF, H. (1943): Problematik der Mycorrhiza. In: *Naturwissenschaften*, 47/48, S. 558-567. Berlin.
- BURGEFF, H. (1959): Mycorrhiza of orchids. In: WITHNER, C.L. (Hrsg.): *The orchids. A scientific survey*. Ronald Press. S. 361-395. New York.
- BURGES, A. (1939): The defensive mechanism in orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 38, S. 273-283. Cambridge.
- BURR, B. (1995): Biologie der Orchideen. In: FAST, G. (Hrsg.): *Orchideenkultur: botanische Grundlagen, Kulturverfahren, Pflanzenbeschreibungen*. Eugen Ulmer Verlag. S. 11-61. Stuttgart.
- BUTTLER, K.P. (1986): Orchideen. Die wildwachsenden Arten und Unterarten Europas, Vorderasiens und Nordafrikas. In: STEINBACH, G. (Hrsg.): *Steinbachs Naturführer Orchideen*. Mosaik Verlag GmbH. München.
- CLEMENTS, M.A. (1988): Orchid mycorrhizal associations. In: *Lindleyana*, 3, S. 73-86. West Palm Beach.
- CONKLIN, J. (1987): Hypertext: An Introduction and Survey. In: *IEEE Computer*, 20 (9), S. 17-41.
- CURRAH, R.S.; ZELMER, C.D.; HAMBLETON, S. & RICHARDSON, K.A. (1997): Fungi from orchid mycorrhizas. In: ARDITTI, J. & PRIDGEON, A.M. (Hrsg.): *Orchid Biology. Reviews and perspectives, VII*. Kluwer Academic Publishers. S. 117-170. London.
- CURTIS, J.T.(1939): The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problem of symbiosis. In: *American Journal of Botany*, 26, S. 390-399. Columbus, Ohio.
- DECA-DRY (2003): PC-Papers - Piktogramme. [Online-Dokument]
URL <http://www.decadry.com/de/pictos/concept.htm?201-205>.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden*. Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.
- DIJK, E. & OLFF, H. (1994): Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilization on field performance of *Dactylorhiza majalis*. In: *Acta Botanica Neerlandica*, 43 (4), S. 383-392. Oxford.
- DIJK, E. (1988a): Mycorrhizen der Orchideen. In: *Die Orchidee*, 39, S. 38-41. Hildesheim.
- DIJK, E. (1988b): Mycorrhizen der Orchideen (II): Die Pilze. In: *Die Orchidee*, 39, S. 116-120. Hildesheim.
- DIJK, E. (1988c): Mycorrhizen der Orchideen (III): Physiologische Aspekte bezüglich Kohlenstoff und Stickstoff. In: *Die Orchidee*, 39, S. 196-200. Hildesheim.

- DÖRING, N. (1997): Lernen mit dem Internet. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 305-336. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- DÖRING, N. (2002): Online-Lernen. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia und Internet. 3. überarbeitete Auflage. S. 247-264. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- DÖRR, I & KOLLMANN, R. (1969): Fine structure of mycorrhiza in *Neottia nidus-avis* L.L.C. Rich. (Orchidaceae). In: *Planta*, 89, S. 372-375. Berlin. Heidelberg.
- DOWNIE, D.G. (1940): On the germination and growth of *Goodyera repens*. In: *Transactions of Botanical Society of Edinburgh*, 33, S. 36-51. Edinburgh.
- DOWNIE, D.G. (1943): Source of the symbiont of *Goodyera repens*. In: *Transactions of Botanical Society of Edinburgh*, 33, S. 383-390. Edinburgh.
- DOWNIE, D.G. (1959): *Rhizoctonia solani* and orchid seed. In: *Transactions of Botanical Society of Edinburgh*, 37, S. 279-285. Edinburgh.
- DOWNIE, D.G. (1959): The mycorrhiza of orchis *purpurella*. In: *Transactions of Botanical Society of Edinburgh*, 38, S. 16-29. Edinburgh.
- DRESSLER, R.L. (1996): Die Orchideen. Biologie und Systematik der Orchidaceae. In deutscher Übersetzung. Bechtermünz Verlag im Weltbild Verlag GmbH. Augsburg.
- DWYER, F.M. (1978): Strategies for improving visual learning. Pennsylvania: Learning services.
- ENCARNAÇÃO, J.L., LEIDHOLD, W. & REUTER, A. (2000): Szenario 2005. BIG Bildungswege in der InformationsGesellschaft. Bertelsmann Stiftung, Heinz Nixdorf Stiftung. [Online-Dokument] URL <http://www.big-internet.de/hochschule.htm>.
- ESCHENHAGEN, D.; KATTMANN, U. & RODI, D. (1985): Fachdidaktik Biologie. Aulis Verlag Deubner & Co. KG. Köln.
- FRANK, A.B. (1885): Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. In: *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 3, S. 128-145. Stuttgart.
- GABELE, E. & ZÜRN, B (1993): Entwicklung interaktiver Lernprogramme. Bd 1. Grundlagen und Leitfaden. Schäffer-Poeschel Verlag. Stuttgart.
- GÄUMANN, E. & HOHL, H.R.: Weitere Untersuchungen über die chemischen Abwehrreaktionen der Orchideen. In: *Phytopathologische Zeitschrift*, 38, S. 93-104. Berlin.
- GÄUMANN, E. & KERN, H. (1959): Über chemische Abwehrreaktionen bei Orchideen. In: *Phytopathologische Zeitschrift*, 36, S. 1-26. Berlin.

- GERTSCH, A. (1999): Lernen und lehren mit Internet. Eine Einführung ins Internet für das Selbststudium und den Unterricht. Verlag Sauerländer. Aarau/CH.
- GFK (2001): GFK Online-Monitor 7. Untersuchungswelle. [Online-Dokument]
URL http://www.gfk.de/produkte/eigene_pdf/online_monitor.pdf.
- HAACK, J. (1997): Interaktivität als Kennzeichen von Multimedia und Hypermedia. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 151-166. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- HADLEY, G. & ONG, S.H. (1978): Nutritional requirements of orchid endophytes. In: *New Phytologist*, 81, S. 561-569. Cambridge.
- HADLEY, G. & PEGG, G.F. (1989): Host-fungus relationships in orchid mycorrhizal systems. In: PRITCHARD, H.W. (Hrsg.): Modern methods in orchid conservation. Cambridge University Press. S. 51-71. Cambridge.
- HADLEY, G. & PURVES, S. (1974): Movement of ¹⁴carbon from host to fungus in orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 73, S. 475-482. Cambridge.
- HADLEY, G. & WILLIAMSON, B. (1971): Analysis of the post-infection growth stimulus in orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 70, S. 445-455. Cambridge.
- HADLEY, G. & WILLIAMSON, B. (1972): Features of mycorrhizal infection in some Malayan orchids. In: *New Phytologist*, 71, S. 1111-1118. Cambridge.
- HADLEY, G. (1969): Cellulose as a carbon source for orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 68, S. 933-939. Cambridge.
- HADLEY, G. (1970a): Non-specificity of symbiotic infection in orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 69, S. 1015-1023. Cambridge.
- HADLEY, G. (1970b): The interaction of kinetin, auxin and other factors in the development of North temperate orchids. In: *New Phytologist*, 69, S. 549-555. Cambridge.
- HADLEY, G. (1975): Organization and fine structure of orchid mycorrhiza. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B. (Hrsg.): Endomycorrhizas. Academic Press. S. 335-351. London.
- HADLEY, G. (1982): Orchid mycorrhiza. In: ARDITTI, J. (Hrsg.): Orchid Biology. Reviews and perspectives, II. Cornell University Press. S. 83-118. Ithaca, New York.
- HADLEY, G. (1983): Symbiotic germination of orchid seed. In: *Orchid Review*, 91, S. 44-47. London.
- HADLEY, G. (1984): Uptake of ¹⁴C glucose by asymbiotic and mycorrhizal orchid protocorms. In: *New Phytologist*, 96, S. 263-273. Cambridge.

- HADLEY, G.; JOHNSON, R.P.; & JOHN, D.A. (1971): Fine structure of the host-fungus interface in orchid mycorrhiza. In: *Planta*, 100, S. 191-199. Berlin. Heidelberg.
- HARLEY, J.L. & SMITH, S.E. (1983): *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press. London.
- HARLEY, J.L. (1969): *Biology of mycorrhiza*. Leonard Hill. London.
- HARLEY, J.L. (1984): The mycorrhizal associations. In: LINSKENS, H.F. & HESLOP-HARRISON, J. (Hrsg.): *Cellular interactions*. Springer Verlag. S. 148-186. Berlin.
- HARRISON, C.R. (1977): Ultrastructural and histochemical changes during the germination of *Cattleya aurantiaca* (Orchidaceae). In: *Botanical Gazette*, 139, S. 41-45. Chicago.
- HARVAIS, G. & HADLEY, G. (1967): The relation between host and endophyte in orchid mycorrhiza. In: *New Phytologist*, 66, S. 205-215. Cambridge.
- HARVAIS, G. & PEKKALA, D. (1975): Vitamin production by a fungus symbiotic with orchids. In: *Canadian Journal of Botany*, 53, S. 156-163. Ottawa, Ont..
- HARVAIS, G. & RAITSAKAS, A. (1975): On the physiology of a fungus symbiotic with orchids. In: *Canadian Journal of Botany*, 53, S. 144-155. Ottawa, Ont..
- HERCZEG, M. (1994): *Software-Ergonomie: Grundlagen der Mensch-Computer-Kommunikation*. Addison-Wesley (Deutschland) GmbH. Bonn.
- HIERING, P. (1994): *Computereperimente mit Bakterien. Computersimulationsprogramm*. FWU Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht. Grünwald.
- HIJNER, J.A. & ARDITTI, J. (1973): Orchid mycorrhiza: vitamin production and requirements by the symbionts. In: *American Journal of Botany*, 60, S. 829-835. Columbus, Ohio.
- HOFMANN, M. & SIMON, L. (1995): *Problemlösung Hypertext: Grundlagen, Entwicklung, Anwendung*. Carl Hanser Verlag. München.
- HOLZINGER, A. (2000): *Basiswissen Multimedia: technologische Grundlagen multimedialer Informationssysteme*. Bd. 1. Vogel Verlag. Würzburg.
- HOLZINGER, A. (2001a): *Basiswissen Multimedia. Lernen: kognitive Grundlagen multimedialer Informationssysteme*. Bd. 2. Vogel Verlag. Würzburg.
- HOLZINGER, A. (2001b): *Basiswissen Multimedia. Design: entwicklungstechnische Grundlagen multimedialer Informationssysteme*. Bd. 3. Vogel Verlag. Würzburg.
- ISSING, L.J. & KLIMSA, P. (1997): *Information und Lernen mit Multimedia*. 2. überarbeitete Auflage. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- ISSING, L.J. & KLIMSA, P. (2002): *Information und Lernen mit Multimedia und Internet. Lehrbuch für Studium und Praxis*. 3. überarbeitete Auflage. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.

- ISSING, L.J. (1983): Bilder als didaktische Medien. In: ISSING, L.J. & HANNEMANN, J.: Lernen mit Bildern. S. 9-39. Institut für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht. Grünwald.
- ISSING, L.J. (1994): Wissenserwerb mit bildlichen Analogien. In: WEIDENMANN, B. (Hrsg.): Wissenserwerb mit Bildern: instruktionale Bilder in Printmedien, Film/Video und Computerprogrammen. S. 149-176. Verlag Hans Huber. Bern.
- JOHNSON-LAIRD, P.N. (1983): Mental Models. Towards a cognitive science of language, inference, and consciousness. Cambridge University press. Cambridge.
- JONASSEN, D.H. (1982): The technology of text. Principles for structuring, designing and displaying text. Englewood Cliffs. New Jersey.
- KAMMERL, R. (2000): Computergestütztes Lernen. Oldenbourg Wissenschaftsverlag. München.
- KERRES, M. (2001): Multimediale und telemediale Lernumgebungen: Konzeption und Entwicklung. Oldenbourg Wissenschaftsverlag. München.
- KILLERMANN, W. (1991): Biologieunterricht heute. Eine moderne Fachdidaktik. Verlag Ludwig Auer. Donauwörth.
- KOCH, H. & NECKEL, H. (2001): Unterrichten mit Internet & Co.: Methodenhandbuch für die Sekundarstufe I und II. Cornelsen Verlag Scriptor GmbH & Co. KG. Berlin.
- KUHLEN, R. (1991): Hypertext. Ein nicht-lineares Medium zwischen Buch und Wissensbank. Springer Verlag. Heidelberg.
- KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E. (1982): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 1. Monocotyledoneae. S. 78-90. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.
- LAUNERT, E. (1998): Biologisches Wörterbuch: deutsch - englisch; englisch - deutsch. Ulmer Verlag. Stuttgart.
- LAUX, H.J. & KELLER, R. (1984): Unsere Orchideen - sehen, erkennen und schützen. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH. Stuttgart.
- LEUTNER, D. (1997): Adaptivität und Adaptierbarkeit multimedialer Lehr- und Informationssysteme. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 139- 149. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- LEWIS, D.H. (1973): Concepts in fungal nutrition and the origin of biotrophy. In: *Biological Review*, 48, S. 261-278. New York.
- LEXIKON DER BIOLOGIE (2002) in fünfzehn Bänden. Bd. 9. Lyolyse bis Nautococcus. S.421-423. Spektrum Akademischer Verlag GmbH. Heidelberg.

- LUCKE, E. (1981): Samenstruktur und Samenkeimung europäischer Orchideen nach Veyret sowie weitere Untersuchungen (I). In: *Die Orchidee*, 32, S. 182-188. Hildesheim.
- MANNING, J.C. & VAN STADEN, J. (1987): The development and mobilization of seed reserves in some African orchids. In: *Australian Journal of Botany*, 35, S. 343-353. East Melbourne, Vict..
- MICHAEL, E. (1985): Handbuch für Pilzfreunde: in 6 Bd. Bd. 4. Blätterpilze - Dunkelblättler. Gustav Fischer Verlag. Jena.
- MÖLLER, O. (1998): Die Keimung der Erdorchideen. In: *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*, 15, S. 85-89. Freiburg.
- NIEUWDORP, P.J. (1972): Some observations with light and electron microscope on the endotrophic mycorrhiza of orchids. In: *Acta Botanica Neerlandica*, 21, S. 128-144. Oxford.
- NOBÉCOURT, P. (1923): Sur la production d'anticorps par les tubercules des Ophrydées. In: *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie Sciences*, 17, S. 1055-1057. Paris.
- PAIS, M.S.S. & BARROSO, J. (1983): Localization of polyphenoloxidases during the establishment of *Ophrys lutea* endomycorrhizas. In: *New Phytologist*, 95, S. 219-222. Cambridge.
- PENNINGSFELD, F. (1990a): Anzucht und Ernährung heimischer Orchideen. In: *Die Orchidee*, 41, S. 185-188. Hildesheim.
- PENNINGSFELD, F. (1990b): Anzucht und Ernährung heimischer Orchideen (II). In: *Die Orchidee*, 41, S. 221-225. Hildesheim.
- PETERSON, R.L. & CURRAH, R.S. (1990): Synthesis of mycorrhizae between protocorms of *Goodyera repens* (Orchidaceae) and *Ceratobasidium cereale*. In: *Canadian Journal of Botany*, 68, S. 1117-1125. Ottawa, Ont..
- PETERSON, R.L.; BONFANTE, P.; FACCIA, A. & UETAKE, Y. (1996): The interface between fungal hyphae and orchid protocorm cells. In: *Canadian Journal of Botany*, 74, S. 1861-1870. Ottawa, Ont..
- PURVES, S. & HADLEY, G. (1975): Movement of carbon compounds between the partners in orchid mycorrhiza. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B. (Hrsg.): *Endomycorrhizas*. Academic Press. S. 175-194. London.
- PURVES, S. & HADLEY, G. (1976): The physiology of symbiosis in *Goodyera repens*. In: *New Phytologist*, 77, S. 689-696. Cambridge.

- RABOTNOV, T.A. (1995): Phytozönologie. Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.
- RASMUSSEN, H.N. & WHIGHAM, D. (1993): Seed ecology of dust seeds in situ: a new study technique and its application in terrestrial orchids. In: *American Journal of Botany*, 80, S. 1374-1378. Columbus, Ohio.
- RASMUSSEN, H.N. (1990): Cell differentiation and mycorrhizal infection in *Dactylorhiza majalis* (Rchb. f.) Hunt. & Summerh. (Orchidaceae) during germination in vitro. In: *New Phytologist*, 116, S. 137-147. Cambridge.
- RASMUSSEN, H.N. (1995): Terrestrial orchids - from seed to mycotrophic plant. Cambridge University Press. London.
- REINHARD, H.R.; GÖLZ, P.; PETER, R. & WILDERMUTH, H. (1991): Die Orchideen der Schweiz und angrenzender Gebiete. Fotorotar AG, Druck & Verlag. CH-Egg.
- RICHARDSON, K.A.; PETERSON, R.L. & CURRAH, R.S. (1992): Seed reserves and early symbiotic protocorm development of *Platanthera hyperborea* (Orchidaceae). In: *Canadian Journal of Botany*, 70, S. 291-300. Ottawa, Ont..
- RITTER, G. (1985): Mykorrhiza. Morphologie und Physiologie. In: MICHAEL, E.: Handbuch für Pilzfreunde: in 6 Bd. Bd. 4. Blätterpilze - Dunkelblättler. Gustav Fischer Verlag. S. 25-36. Jena.
- SADOVSKY, O. (1984): Aggressive und defensive Pilzfresser im Pflanzenreich. In: *Die Orchidee*, 35 (4), S. 127-129. Hildesheim.
- SCHNOTZ, W. (1994): Wissenserwerb mit logischen Bildern. In: WEIDENMANN, B. (Hrsg.): Wissenserwerb mit Bildern: instruktionale Bilder in Printmedien, Film/Video und Computerprogrammen. S. 95-147. Verlag Hans Huber. Bern.
- SCHNOTZ, W. (1997): Wissenserwerb mit Diagrammen und Texten. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 85-105. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- SCHÖNBECK, F. (1987): Mycorrhiza und Pflanzengesundheit. Ein Beitrag zum biologischen Pflanzenschutz. In: JÄGER, H.J. (Hrsg.): Angewandte Botanik. *Zeitschrift der Vereinigung für Angewandte Botanik*, 61, S. 9-13. Göttingen.
- SCHUBERT, R. & WAGNER, G. (1993): Botanisches Wörterbuch: Pflanzennamen und botanische Fachwörter. Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.
- SCHULMEISTER, R. (2001): Virtuelle Universität - Virtuelles Lernen. Oldenbourg Wissenschaftsverlag. München.

- SCHWANTES, H.O. (1996): *Biologie der Pilze. Eine Einführung in die angewandte Mykologie.* Eugen Ulmer Verlag. Stuttgart.
- SENTHILKUMAR, S. & KRISHNAMURTHY, K.V. (1998): A cytochemical study on the mycorrhizae of *Spathoglottis plicata*. In: *Biologia Plantarum*, 41 (1), S. 111-119. Dordrecht.
- SHNEIDERMAN, B. (1992): *Designing the User Interface.* Reading (MA): Addison Wesley. In: HOLZINGER, A. (2001b): *Basiswissen Multimedia. Design: entwicklungstechnische Grundlagen multimedialer Informationssysteme.* Bd. 3. S. 93. Vogel Verlag. Würzburg.
- SMITH, S.E. & READ, D.J. (1997): *Mycorrhizal Symbiosis.* Second Edition. Academic Press. Cambridge.
- SMITH, S.E. (1966): Physiology and ecology of orchid mycorrhizal fungi with reference to seedling nutrition. In: *New Phytologist*, 65, S. 488-499. Cambridge.
- SMITH, S.E. (1967): Carbohydrate translocation in orchid mycorrhizas. In: *New Phytologist*, 66, S. 371-378. Cambridge.
- SMITH, S.E.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; KOIDE, R. & CAIRNEY, J.W.G. (1994): Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences for efficiency of the symbiosis. In: *Plant and Soil*, 159, S. 103-113. Dordrecht.
- SMRECIU, E.A. & CURRAH, R.S. (1989): Symbiotic germination of seeds of terrestrial orchids of North America and Europe. In: *Lindleyana*, 4, S. 6-15. West Palm Beach.
- STARY, C. (1996): *Interaktive Systeme. Software-Entwicklung und Software-Ergonomie.* Vieweg Verlag. Wien.
- STAUFER, M.J. (1987): *Piktogramme für Computer. Kognitive Verarbeitung, Methoden zur Produktion und Evaluation.* Walter de Gruyter Verlag. Berlin.
- STEINMETZ, R. (2000): *Multimedia-Technologie. Grundlagen, Komponenten und Systeme.* 3. überarbeitete Auflage. Springer Verlag. Heidelberg.
- STOESSL, A. & ARDITTI, J. (1984): Orchid phytoalexins. In: ARDITTI, J. (Hrsg.): *Orchid biology. Reviews and perspectives III.* Cornell University Press. S. 153-175. Ithaca. New York.
- STOUTAMIRE, W. (1974): Terrestrial orchid seedlings. In: WITHNER, C.L. (ed.): *The orchids. Scientific studies.* S. 101-128. John Wiley & Sons. New York.
- STRULLU, D.-G. & GOURRET, J.-P. (1974): Ultrastructure et évolution du champignon symbiotique des racines de *Dactylorhiza maculata* (L.) Vermeul. In: *Journal de Microscopie*, 20, S. 285-294. Paris.

- STRZEBKOWSKI, R. (1997): Realisierung von Interaktivität und multimedialen Präsentationstechniken. In: ISSING, L. J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 269-303. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- SUMMERHAYES, V. S. (1951): Wild orchids of Britain. Collins. London.
- TERGAN, O.-S. (1997): Hypertext und Hypermedia: Konzeptionen, Lernmöglichkeiten, Lernprobleme. In: ISSING, L. J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 123-137. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- THROM, G. (1997): Biologie der Kryptogamen. Bd. 1. Bakterien - Pilze - Flechten. S. 182-187. Haag und Herchen Verlag GmbH. Frankfurt am Main.
- VARMA, A. & HOCK, B. (1999): Mycorrhiza. Structure, function, molecular biology and biotechnology. Second Edition. Springer Verlag. Berlin. Heidelberg.
- VEYRET, Y. (1974): Development of the embryo and the young seedling stages of orchids. In: WITHNER, C.L. (ed.): The orchids. Scientific studies. S. 223-265. John Wiley & Sons. New York.
- WAGENSCHNIEDER, M. (1955): Das Exemplarische in seiner Bedeutung für die Überwindung der Stofffülle. In: Bildung und Erziehung, Heft 8.
- WAGENSCHNIEDER, M. (1956): Zum Begriff des exemplarischen Lehrens. Beltz Verlag. Weinheim.
- WANDMACHER, J. (1993): Software-Ergonomie. Walter de Gruyter Verlag. Berlin.
- WARCUP, J.H. & TALBOT, P.H.B. (1967): Perfect states of Rhizoctonia's associated with orchids. In: *New Phytologist*, 66, S. 631-641. Cambridge.
- WARCUP, J.H. & TALBOT, P.H.B. (1971): Perfect states of Rhizoctonia's associated with orchids (II.). In: *New Phytologist*, 70, S. 35-40. Cambridge.
- WARCUP, J.H. & TALBOT, P.H.B. (1980): Perfect states of Rhizoctonia's associated with orchids (III.). In: *New Phytologist*, 86, S. 267-272. Cambridge.
- WARCUP, J.H. (1971): Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids. In: *New Phytologist*, 70, S. 41-46. Cambridge.
- WARCUP, J.H. (1975): Factors affecting symbiotic germination of orchid seed. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B. & TINKER, P.B. (Hrsg.): Endomycorrhizas. Academic Press. S. 87-104. London.
- WARCUP, J.H. (1981): The mycorrhizal relationships of Australian orchids. In: *New Phytologist*, 87, S. 371-381. Cambridge.

- WARCUP, J.H. (1985): *Rhizanthella gardneri* (Orchidaceae), its Rhizoctonia endophyte and close association with *Melaleuca uncinata* (Myrtaceae) in Western Australia. In: *New Phytologist*, 99, S. 273-280. Cambridge.
- WARCUP, J.H. (1988): Mycorrhizal associations of isolates of *Sebacina vermifera*. In: *New Phytologist*, 110, S. 227-231. Cambridge.
- WEBER, H.C. (1981): Orchideen auf dem Weg zum Parasitismus? Über die Möglichkeit einer phylogenetischen Umkonstruktion der Infektionsorgane von *Corallorhiza trifida* Chat. (Orchidaceae) zu Kontaktorganen parasitischer Blütenpflanzen. In: *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 94, S. 275-286. Stuttgart.
- WEIDENMANN, B. (1994): Wissenserwerb mit Bildern: instruktionale Bilder in Printmedien, Film/Video und Computerprogrammen. Verlag Hans Huber. Bern.
- WEIDENMANN, B. (1997a): Multicodierung und Multimodalität im Lernprozeß. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 65-85. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- WEIDENMANN, B. (1997b): Abbilder in Multimedia-Anwendungen. In: ISSING, L.J. & KLIMSA, P.: Information und Lernen mit Multimedia. 2. überarbeitete Auflage. S. 107-121. Verlagsgruppe Beltz. Weinheim.
- WERNER, D. (1987): Pflanzliche und mikrobielle Symbiosen. Thieme Verlag. Stuttgart.
- WERNER, D. (1992): Symbiosis of plants and microbes. Chapman & Hall. London.
- WILLIAMSON, B. & HADLEY, G. (1970): Penetration and infection of orchid protocorms by *Thanatephorus cucumeris* and other Rhizoctonia isolates. In: *Phytopathology*, 60, S. 1092-1096. Saint Paul, Minn..
- WILLIAMSON, B. (1970): Induced DNA synthesis in orchid mycorrhiza. In: *Planta*, 92, S. 347-354. Berlin. Heidelberg.
- WILLIAMSON, B. (1973): Acid phosphatase and esterase activity in orchid mycorrhiza. In: *Planta*, 112, S. 149-158. Berlin. Heidelberg.
- WITHNER, C.L. (1974): The orchids. Scientific studies. John Wiley & Sons. New York.
- ZIEGLER, H. (1983): Physiologie. In: STRASBURGER, E.: Lehrbuch der Botanik. 32. Auflage. S. 215-483. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit erkläre ich,

- dass ich die Dissertation selbständig angefertigt, außer den im Schriftenverzeichnis sowie den Anmerkungen genannten Hilfsmitteln keine weiteren benützt und die Herkunft der Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus anderen Werken übernommen sind, bezeichnet habe,
- dass ich die Dissertation nicht bereits in derselben oder einer ähnlichen Fassung an einer anderen Fakultät oder einem anderen Fachbereich zur Erlangung eines akademischen Grades eingereicht habe,
- dass ich nicht schon an einer Hochschule der Bundesrepublik den philosophischen Doktorgrad erworben oder den Erwerb dieses Grades erfolglos versucht habe.

Passau, 14. April 2003

.....
Philipp Kasper