

Berichte
aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft

Reports

from the Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry

Heft 18

1996

**Toleranz von Pflanzen gegen Stress
- das Stiefkind der phytopathologischen Forschungen?**

Tolerance of Plants against Stress
- a Stepchild of Phytopathological Research?

Petra Seidel

Institut für integrierten Pflanzenschutz

Institute for Integrated Plant Protection

Herausgeber

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Braunschweig, Deutschland



BBA

Verlag:
Eigenverlag

Vertrieb:
Saphir-Verlag, Gutsstraße 15, D-38551 Ribbesbüttel
Telefon 0 53 74/65 76
Telefax 0 53 74/65 77

ISSN-Nummer: 0947-8809

Kontaktadresse:
Dr. Petra Seidel
Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Institut für integrierten Pflanzenschutz
Stahnsdorfer Damm 81
D-14532 Kleinmachnow
Telefon +49/(0)3 32 03-319
Telefax +49/(0)3 32 03 4 84 25

© Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft
Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersendung, des Nachdrucks, des Vortrages, der Entnahme von Abbildungen, der Funksendung, der Wiedergabe auf fotomechanischem oder ähnlichem Wege und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten.

| Inhaltsverzeichnis | Seite |
|---|-------|
| Zusammenfassung | 3 |
| Einleitung | 3 |
| Streß und das allgemeine Adaptationssyndrom | 4 |
| Toleranz und Resistenz- zwei unterschiedliche Reaktionen auf Streß und Beispiel für unterschiedliche Betrachtungsweisen der Fachdisziplinen | 5 |
| Andere Konzepte zur Betrachtung und Interpretation von Streßreaktionen | 6 |
| Das allgemeine Adaptationssyndrom als eine Möglichkeit zur Anpassung an Streß in Wirt- Parasit- Beziehungen | 7 |
| - Forschungen zum Infektionsprozeß und über das Wirt- Parasit- System nach Etablierung einer Wirt- Parasit- Beziehung | 7 |
| - Beispiele für gemeinsame physiologische und biochemische Reaktionen auf abiotische oder biotische Stressoren | 9 |
| Toleranz in Wirt- Parasit- Systemen- Ansatzpunkte für ein interaktionistisches Konzept mit der „Möglichkeit des Gewinnes“ unter Streß | 11 |
| - Anforderungen an die Untersuchungsmethoden | 11 |
| - Nachweis von zeitweiligen und manifesten Stimulierungsreaktionen in Wirt- Parasit- Beziehungen | 15 |
| Möglichkeiten einer praktischen Nutzung der Toleranzfähigkeit von Pflanzen im Rahmen umweltverträglicherer Pflanzenschutzkonzepte und gegenwärtiger Stand | 18 |
| Grenzen einer praktischen Nutzung der Toleranzfähigkeit von Pflanzen durch bestehende Forschungslücken | 22 |
| Schlußfolgerungen | 23 |
| Literatur | 25 |

| | Page |
|--|------|
| Table of Contents | |
| Abstract | 3 |
| Introduction | 3 |
| Stress and general adaptation syndrome | 4 |
| Tolerance and resistance- two different responses to stress and examples of different viewpoints of special fields of sciences | 5 |
| Other concepts for consideration and interpretation of responses to stress | 6 |
| The general adaptation syndrome as one possibility of adaptation to stress in host- parasite-relationships | 7 |
| - Studies of infection processes and of host-parasite-system after successful establishment of a host-parasite-relationship | 7 |
| - Examples of common physiological and biochemical responses to abiotic or biotic stressors | 9 |
| Tolerance in host- parasite -systems - starting points for an interactive concept that includes the „possibility of gain“ during stress | 11 |
| - Demands on methods of investigation | 11 |
| - Evidence of temporary and manifest stimulations in host- parasite-relationships | 15 |
| Possibilities for practical use of the capability of plants for tolerance in the framework of more environmentally gentle, sustainable plant protection and actual situation | 18 |
| Limits for practical use of capability of plants for tolerance caused by deficiencies of knowledge in research | 22 |
| Conclusions | 23 |
| References | 25 |

TOLERANZ VON PFLANZEN GEGEN STRESS- DAS STIEFKIND DER PHYTOPATHOLOGISCHEN FORSCHUNGEN ?

Diskussionsbeitrag für die Entwicklung eines interaktionistischen Streßkonzeptes bei Wirt- Parasit- Beziehungen

Petra Seidel

Zusammenfassung

Toleranzreaktionen von Pflanzen in kompatiblen Wirt- Parasit - Beziehungen werden zumeist nicht aus streßphysiologischer Sicht betrachtet. Es wird gezeigt, daß es Ansatzpunkte für eine Übertragbarkeit von Streßkonzepten, die in anderen Fachdisziplinen als der Phytopathologie entwickelt wurden, gibt. Die innerhalb von interaktionistischen Streßkonzepten postulierte Möglichkeit des Gewinnes ist auch in Wirt- Parasit- Beziehungen für die Pflanze gültig. Eine Erforschung der Mechanismen, die zum Auftreten zeitweiliger und manifester Stimulierungsreaktionen führen, könnte für die Entwicklung umweltgerechterer Pflanzenschutzmaßnahmen genutzt werden. Zur Schließung der gegenwärtig vorhandenen Forschungslücken in Grundlagen- und angewandter Forschung, welche eine praktische Nutzung des im Rahmen von Toleranzreaktionen auftretenden Stimulationsprinzips noch nicht zulassen, ist eine interdisziplinäre Bearbeitung der Thematik erforderlich.

Einleitung

Man stelle sich einmal folgendes Szenario vor : Die Spore eines phytopathogenen Pilzes, von dem bekannt ist, daß er große Schäden verursachen kann, landet auf einer Wirtspflanze. Die Infektionsbedingungen sind ideal. Die Pflanze ist nicht resistent, kann den Erreger also nicht abwehren. Pflanzenschutzmittel, die den Schaderreger an der Besiedlung der Wirtspflanze hindern könnten, stehen nicht zur Verfügung. So keimt die Spore und der Pilz dringt ungehindert in die Pflanze ein. Die Infektion ist erfolgreich, der phytopathogene Pilz kann die Pflanze besiedeln. Das komplizierte Gleichgewicht einer kompatiblen Wirt- Parasit- Beziehung stellt sich zunächst ein. Dieses existiert normalerweise solange, bis der Schaderreger anfängt, die Pflanze zu schädigen, "das Gleichgewicht zwischen Wirt und Parasit also umkippt in ein Ungleichgewicht zugunsten des Parasiten"[20]. Doch dieses Umkippen erfolgt plötzlich nicht mehr. Im Gegenteil, würde jetzt die Leistungsfähigkeit der befallenen Pflanze untersucht, zeigte sich, daß sie größer ist als in befallsfreien Pflanzen. Läßt man die Pflanze , z.B. Getreide, reifen, lassen sich höhere Erträge ohne Qualitätsverluste ermitteln. Ein utopisches Bild? Oder gibt es realistische Ansätze diese Vision Wirklichkeit werden zu lassen? Könnte es sich hier gar um eine nutzbare Alternative zur bisher praktizierten Pflanzenschutzmittelanwendung handeln ? Betrachtet man die möglichen Reaktionen von Pflanzen auf Streß, denn auch der Befall mit Phytopathogenen ist Streß, so hat dieses Phänomen durchaus reale Grundlagen, wie dargestellt werden soll. Problematisch ist eine Nutzung der Toleranz

als Alternative oder Ergänzung zum chemischen Pflanzenschutz aber noch, da es viele Forschungslücken gibt. Das Vorhandensein dieser Lücken hat seine Ursache nicht zuletzt auch in der fehlenden interdisziplinären Bearbeitung und Abstimmung und den daraus resultierenden unterschiedlichen Konzepten zur Interpretation von Streßreaktionen.

Streß und das allgemeine Adaptationssyndrom

Das Wort Streß („stress“) bezieht sich eigentlich auf den Belastungsfaktor, der extern auf ein System einwirkt. Die innere Belastungsfolge bzw. Reaktion auf das Einwirken des Belastungsfaktors („stressor“, „Streßfaktor“) wird als strain bezeichnet [36]. Häufig wird der Begriff „Streß“ sowohl für die äußere Belastung im Sinne eines Störreizes als auch für die innere Reizantwort verwendet [48]. Daher ist beides als allgemeine Definition für den Ausdruck „Streß“ zugelassen [69].

Im weiteren sollen hier die Reaktionen der Pflanze auf Stressoren interessieren. Diese werden gegenwärtig durch das bei Betrachtung pflanzlicher Streßreaktionen gebräuchliche allgemeine Adaptationssyndrom beschrieben (Abb.1). Nach Einwirken von Stressoren auf den Organismus wird dieser zunächst in den Alarmzustand versetzt. Das ist mit charakteristischen Veränderungen (Aktivierung biochemischer Verteidigungssysteme, anatomische und morphologische Adaptationen) verbunden, die zunächst zu einem Vitalitätsverlust führen. Überschreitet diese Vitalitätsminderung den zulässigen Reaktionsbereich (Anpassungsamplitude) des Organismus, führt das zu einer akuten Schädigung, verbunden mit Funktionsausfällen oder dem Tod. Im anderen Fall schließt sich eine kurze Restitutionsphase an, gefolgt von einer Widerstandsphase. Diese Widerstandsphase ist durch eine erhöhte Widerstandskraft charakterisiert. Hierbei umfaßt der Terminus "Widerstandskraft" sowohl eine bewahrte Leistungsfähigkeit der Pflanze unter Streß im Sinne der Toleranz als auch spezifische und unspezifische Abwehrreaktionen (Resistenz). Ergebnis der in dieser Widerstandsphase ablaufenden Prozesse kann eine Anpassung an den/die Stressor/en sein. Wenn diese Anpassung nicht erfolgt und der Streßzustand anhält, folgt eine Erschöpfungsphase, die schließlich zu irreversiblen, chronischen Schäden und dem Tod des Organismus führt [30,48].

Die Anpassung wird durch den Stressor ausgelöst und über Reaktionen des Organismus vollzogen. Stressoren haben durchaus positive Effekte, sie können eine dauerhafte Anpassung, verbunden mit einer veränderten Reaktionslage, induzieren. Beim Menschen wird zwischen Distress (Stress des Mißerfolges oder der Frustration), welcher schädlich ist, und Eustreß (Streß der Freude und des Fortschritts) unterschieden. Im Pflanzenreich, und hier ganz besonders in der Gruppe der landwirtschaftlichen und gärtnerischen Kulturen, ist Streß nicht nur von Vorteil, sondern für viele Prozesse essentiell [39]. So können z. B. einige Pflanzen ohne winterlichen Kälteschock nicht wieder austreiben bzw. fruktifizieren. Für die Phase II des allgemeinen Adaptationssyndromes wurden zwei Anpassungsmechanismen als mögliche Reaktion auf Streß beschrieben: Resistenz und Toleranz.

Toleranz und Resistenz - zwei unterschiedliche Reaktionen auf Streß und Beispiel für unterschiedliche Betrachtungsweisen der Fachdisziplinen

Zwischen den Fachwissenschaften Ökologie, Pflanzenphysiologie und Biochemie sowie Phytopathologie gibt es erhebliche Unterschiede im Anwendungsbereich der Begriffe Toleranz und Resistenz, was mit der Ableitung verschiedener Konzepte einhergeht [18].

Im Sinne der in der Ökologie üblichen Bewertung von Reaktionen der Organismen aus der Sicht der Arterhaltung umfaßt Toleranz für den Ökologen im allgemeinen den Bereich, in dem eine Art langfristig überleben und Nachkommen produzieren kann. Im Resistenzbereich ist hingegen noch ein Überleben der betroffenen Generation der Art möglich, nicht aber deren Fortpflanzung, da der Organismus zu in dieser Form nicht vermehrungsfähigen anabiotischen Zuständen (z.B. Dauersporen) übergeht. Innerhalb einer Generation ist damit der Spielraum im Resistenzbereich größer als im Toleranzbereich [48].

In Biochemie und Pflanzenphysiologie wird zwischen den zwei hauptsächlich Strategien unterschieden [36]:

- Der sogenannten „Protoplasmatische Resistenz“, die aber trotz dieser Benennung als echte Toleranz betrachtet wird. Sie bezeichnet die Entwicklung spezifischer Fähigkeiten des Protoplasmas, extreme Umweltbedingungen zu ertragen. Unter echter Toleranz wird hier die Fähigkeit zur physiologischen Auseinandersetzung mit dem Stressor verstanden, in deren Ergebnis eine Adaptation an diesen erfolgt oder aber eine Eliminierung des Störfaktors durch metabolische Umsetzung oder Konzentrierung und Ausschluß in spezifischen Kompartimenten, z.B. Deteriosomen erfolgt. Der Stressor erreicht also die Zellen des Organismus, aber seine Schadwirkung wird abgeschwächt (**Toleranz** im Sinne unten genannter Definition).
- Der Verzögerung des Wirksamwerdens der Streßfaktoren oder mindern ihres Einflusses "avoidance", so daß der Stressor nicht mehr in der vollen Intensität das Protoplasma erreicht, d.h. Abschwächen seiner Ausprägung bzw. Intensität vor Erreichen des Zielortes (**Resistenz** im Sinne unten genannter Definition).

Aus der Sicht des Phytopathologen werden folgende Definitionen gebraucht:

„**Resistenz** ist die grundsätzliche Befähigung eines Organismus, den Angriff eines potentiellen Schaderregers bis zu einem bestimmten Grade abzuwehren oder der Wirkung eines schädigenden Agens zu widerstehen [1].“

„**Toleranz** ist die Fähigkeit einer Pflanze, Schaderregerbefall oder die Einwirkung abiotischer Streßfaktoren unter geringerer Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit zu überstehen als sensible Pflanzen bei gleicher Belastungsintensität [1].“

Die Ausprägung der Toleranz wird dabei über die Leistung der befallenen Pflanze erfaßt. Resistenz und Toleranz sind getrennt zu betrachtende Qualitäten von Wirtspflanzen, die offenbar auch genetisch unterschiedlich verankert sind, aber nebeneinander vorliegen können [31]. Toleranz bedeutet also einen geringeren Schaden trotz Krankheit bzw. Einfluß eines Stressors gleicher Intensität. In diesem Sinne lassen sich die mit den Definitionen der Phytopathologen beschriebenen Reaktionen durchaus mit Abläufen des allgemeinen Adaptationssyndromes in Übereinklang bringen.

Es besteht somit noch Abstimmungsbedarf zwischen den Fachdisziplinen, wobei die Kenntnisse über Reaktionsmodelle auf Stressoren aus den Fachdisziplinen Phytopathologie, Pflanzenphysiologie und Ökologie aber auch der Medizin zusammenfließen sollten. Dies ist nicht nur ein akademisches Problem. Vielmehr könnte eine Zusammenführung der Erkenntnisse der verschiedenen Disziplinen zu einer wesentlichen Wissenserweiterung und neuen Denkansätzen führen. So wurden z.B. die meisten Untersuchungen zur Reaktion von Pflanzen auf Stressoren im Rahmen ökologischer Forschungen mit pflanzenphysiologischer bzw. biochemischer Orientierung für das Wirken von abiotischen Streßfaktoren gemacht. Übertragungen auf Wirt- Parasit- Beziehungen werden aber von dieser Seite kaum erwogen, da diese immer gesondert betrachtet werden. Es lassen sich jedoch durchaus Gemeinsamkeiten zwischen den Reaktionen auf biotischen und abiotischen Streß feststellen. Bei Phytopathologen sind die Reaktionen des allgemeinen Adaptationssyndromes zumeist unbekannt. Eine weitere Anregung zur Betrachtungsweise von Streßreaktionen kann aus der Humanmedizin bezogen werden:

Andere Konzepte zur Betrachtung und Interpretation von Streßreaktionen

Innerhalb der psychologischen Streßforschung werden drei Denkrichtungen als Streßkonzepte diskutiert [70]:

1. situationsspezifische Konzepte-Merkmale: Konzentration auf auslösende Reizsituationen, Streß wird als etwas Negatives betrachtet
2. biopsychologische Konzepte - Merkmale: eine Anpassung an Streß über Toleranz oder Resistenz ist möglich, zu diesen Konzepten gehört auch das allgemeine Adaptationssyndrom
3. interaktionistische und transaktionale Streßkonzepte -Merkmale : Streß wird als Störung des Gleichgewichts zwischen zwei unabhängigen Systemen betrachtet, in deren Folge sich wechselseitige Veränderungen der Umwelt und der aktiv reagierenden Individuen vollziehen . Es besteht die Möglichkeit der Streßbewältigung (wie bei biopsychologischen Konzepten) und in Unterschied zu 2. kann Streß eine Herausforderung mit der Möglichkeit des Gewinns für das Individuum sein.

Das interaktionistische Konzept weist Analogie zu einigen Besonderheiten bei Streßreaktionen in Wirt- Parasit- Beziehungen von Pflanzen nach Befall mit Phytopathogenen auf, wird aber bisher weder von den Streßphysiologen noch von den Phytopathologen angewendet. Im folgenden soll

daher gezeigt werden, daß die Anpassung an den Streß im Sinne des allgemeinen Adaptationssyndroms, wie bisher vor allem für abiotische Stressoren beschrieben, auch für Wirt-Parasit- Beziehungen zutrifft. Darüber hinaus besteht aber, wie mit Untersuchungsergebnissen belegt werden soll, auch die "Möglichkeit des Gewinnes" unter Streß, wie sie im Rahmen des interaktionistischen Konzeptes postuliert wird. Zuvor sind einige Ausführungen zur Entwicklung der phytopathologischen Forschung von Wirt- Parasit- Beziehungen erforderlich, um das Entstehen der bisher gebräuchlichen Betrachtungsweisen verständlich zu machen.

Das allgemeine Adaptationssyndrom als eine Möglichkeit zur Anpassung an Streß in Wirt-Parasit-Beziehungen

Forschungen zum Infektionsprozeß und über das Wirt- Parasit- System nach Etablierung einer Wirt-Parasit- Beziehung

Eine Pflanze ist im allgemeinen von einer Vielzahl von Pathogenen (Pilze, Bakterien, Viren) umgeben, ohne daß diese in sie eindringen und selbst wenn dies durch Verletzungen möglich ist, muß hieraus noch keine Erkrankung folgen. Die Infektion stellt aus dieser Sicht die Ausnahme dar. Der erfolgreichen Infektion und Etablierung des Pathogens in der Wirtspflanze geht ein kompliziertes Wechselspiel voraus. (s. Abb.2). Zu all diesen Mechanismen erfolgten zahlreiche Untersuchungen. Sichtet man die auf dem Gebiet der Erforschung von Wirt- Parasit- Beziehungen vorhandene umfangreiche Literatur, so lassen sich zwei Grundrichtungen erkennen:

1. Untersuchungen der ablaufenden Mechanismen im Wechselspiel Wirt- Parasit bis zur festen, d.h. erfolgreichen Etablierung der Infektion
2. Untersuchung der physiologischen Vorgänge in der Wirtspflanze nach erfolgreicher Etablierung der Infektion.

Der erste Punkt umfaßt dabei alle in Abb. 2 dargestellten Mechanismen. Sie lassen sich grob den Begriffen Erkennungsmechanismen zwischen Pflanze und Pathogen, Abwehrmechanismen der Pflanze und Virulenz- bzw. Pathogenitätsmechanismen des Parasiten zuordnen. Die zweifelsohne interessanten Details dieser Prozesse sollen hier nicht dargestellt werden. Ein großer Teil der Forschungsarbeiten konzentriert sich auf diese Aspekte der Wirt- Parasit- Beziehungen, da hier neben der Aufklärung der biochemischen und molekularbiologischen Wirkungsmechanismen neue Ansatzpunkte für die Resistenzzüchtung und Resistenzinduktion sowie für die Entwicklung neuer Pflanzenschutzmittel (insbesondere Fungizide, und Bakterizide) erwartet werden. All diese Ansätze nutzen jedoch nur eine der Möglichkeiten, über welche die Pflanze verfügt, um auf Streß zu reagieren. Immer erfolgt dabei eine Abwehr des Schaderregers (ganz oder graduell), also im Sinne der Resistenzdefinition oder einer direkten Schaderregerbekämpfung. Grundlage für diese starke Orientierung der Forschung in Richtung der Resistenz oder Schaderregerbekämpfung war die

Überlegung, daß resistente Kulturen oder die chemische Abwehr der Schaderreger die billigste und effektivste Art und Weise seien, Ertragsverluste, bedingt durch parasitäre Krankheiten oder Schädlinge zu vermeiden [5]. Diese Auffassung ist berechtigt und z.B. über die Züchtung resistenter Sorten konnten Erfolge erzielt werden. Diese Methoden sind aber nicht unter allen Bedingungen realisierbar. So kann z.B. Resistenz gebrochen werden und nicht gegen alle Schaderreger sind Resistenzgene bekannt.

Wirt- Parasit- Beziehungen sind ein kompliziertes Fließgleichgewicht, welches das Überleben beider Komponenten gewährleisten soll. **Das Wirt - Parasit- System nach etablierter Infektion** erkannte Gäumann [20] **als qualitativ neues System**, im Unterschied zu vielen, auch heute noch vertretenen mechanistischen Auffassungen und daraus abgeleiteten Modellansätzen, wonach ein Wirt- Parasit- System gleich dem System Wirt plus dem, als negativ wirkend eingestuften, System Parasit ist. *"Nicht nur der Wirt ist also im Verlauf der Erkrankung dauernd ein anderer als vorher, und insbesondere ein anderer als vor der Erkrankung, sondern auch der Erreger ...Da Gast und Wirt in einer dauernden Wechselwirkung stehen und stetsfort unter anderen Bedingungen leben als vorher, läßt sich der Mechanismus der Pathogenese auf Grund von Modellversuchen im Laboratorium, losgelöst vom dauernden Zusammenwirken der beiden lebendigen Partner, nicht oder nur in den primitivsten Grundzügen rekonstruieren... Wegen dieser engen und wechselseitigen Verflechtung der Kräfte ist die Infektionskrankheit mehr als nur die Reaktion des Wirtes auf den Infekt: sie bildet einen selbstständigen Prozeß, einen selbstständigen biologischen Komplex mit eigenen Gesetzmäßigkeiten; Erreger und Wirt vereinigen sich, nachdem die Infektion zum Haften kam, zu einer Lebensgemeinschaft höherer Ordnung, die mehr ist als bloß ihre Summation"*[20].

Die 2. Forschungsrichtung umfaßt daher zum einen alle Reaktionen der Pflanze, die als pathogen bedingte Schädigung im Wertsstoffwechsel einzuordnen sind. D.h. sie läßt eine Infektion und gewisse Schädigung zu. Zum anderen fallen hierunter auch alle Reaktionen der Wirtspflanze, mit denen sie versucht ihr inneres Gleichgewicht zu wahren, daß heißt die von Pathogenen verursachten Schädigungen zu kompensieren. Mit anderen Worten, ihre Toleranz. Diese 2.Richtung fand, nach intensiveren Untersuchungen in den 60er Jahren, erst wieder Ende der 70er sowie in den 80er Jahren im Rahmen der Untersuchungen zur Schadenanalyse und Schadenprognose größere Beachtung. Allerdings, zumeist um die Ursachen für die Schadensentstehung aufzuklären, ohne jedoch die Fähigkeit der Pflanze zur Toleranz gezielt zu untersuchen. Eine weitere Ursache für die geringe Beachtung der Fähigkeit der Pflanze zur Toleranz durch die Forschung ist neben der Konzentration auf Resistenzmechanismen die in der Praxis oft zu beobachtende falsche Besetzung der Begriffe Toleranz und Resistenz. So wird das Wort Toleranz häufig verwendet, um eine geringere Anfälligkeit zu beschreiben. Geringere Anfälligkeit richtet sich aber gegen den Erreger, bedeutet geringere Befallsdichte und ist somit ein Ausdruck von Resistenz . Resistenz kann, wie auch die Toleranz, graduell verschieden ausgeprägt sein. Eine der bekannten Resistenzreaktionen ist z.B. die Hypersensitivitätsreaktion. Die Pflanzenzellen, welche mit dem Pathogen zuerst in Berührung kommen, zeigen dabei eine gewissermaßen übersteigerte Anfälligkeit. In den Zellen erfolgt eine sofortige Nekrotisierung und damit ein Absterben, so daß dem Parasiten, insoweit er auf lebendes

Gewebe angewiesen ist, die Nahrungsgrundlage entzogen wird und er gleichfalls eingeht. Dieses Beispiel läßt erkennen, daß es sich bei der Resistenz um ein sehr komplexes Geschehen handelt. Ähnlich verhält es sich mit der Toleranz. Die tolerante Pflanze erkrankt zwar zunächst, da eine erfolgreiche Besiedlung mit Schaderregern stattfindet, vermag aber die daraus resultierenden Schäden zu kompensieren oder wenigstens zu reduzieren. Sie kann ihr inneres Gleichgewicht stabilisieren, d.h. dieses Merkmal gesunder Pflanzen bewahren oder wiedererlangen, ohne jedoch die einmal manifestierten Krankheitssymptome zu verlieren. Das bedeutet, für das Auslösen einer Toleranzreaktion in Wirt- Parasit- Beziehungen ist eine erfolgreiche Infektion mit Schaderregern und eine Erkrankung Voraussetzung. Es bedarf einer gewissen Befallstärke um Toleranz auszulösen. Die Befallstärke darf aber nicht so groß sein, daß das Leistungsvermögen der Pflanze erschöpft wird.

Beispiele für gemeinsame physiologische und biochemische Reaktionen auf abiotische oder biotische Stressoren

Das in Abb.1 vorgestellte Reaktionsschema des allgemeinen Adaptationssyndroms wurde erstmals von Selye [61] für das Wirken abiotischer Stressoren beschrieben. Nach Selye [61] läuft es immer ab, wenn ein Organismus durch unspezifische Agentien geschädigt wird, wie Kälte, Intoxikation mit subletalen Dosen von Drogen oder Giften. Wenn der Organismus mit einer für ihn kritischen Situation plötzlich konfrontiert wird, wird ein allgemeiner Alarmzustand ausgelöst. Die Bezeichnung hierfür ist "general alarm reaction". Da das Syndrom als Ganzes die allgemeinen Bemühungen des Organismus, sich an die neuen Bedingungen anzupassen darstellt, wird es allgemeines Adaptationssyndrom genannt (*general adaptation syndrome*, GAS syndrome). Selye schlußfolgert, daß mehr oder weniger ausgeprägte Formen des allgemeinen Adaptationssyndroms die gewöhnliche Antwort des Organismus auf Stimuli wie Temperaturveränderungen, Drogen, Gifte, Muskeltraining usw. sind, um sich an diese anzupassen oder sich an sie zu gewöhnen.

Nach [39] entwickeln Gewebe, die direkt von Streß betroffen sind, ein lokales Adaptationssyndrom ("local adaptation syndrome", LAS) an der Stelle, wo der Stressor anfänglich wirkt. Beide Syndrome, LAS und GAS, sind eng aufeinander abgestimmt und es werden chemische Alarmsignale (z.B. Hormone, Alarmone) von den unmittelbar den Stressoren ausgesetzten Geweben ausgesendet. Bei Pflanzen sind noch nicht viele Alarmsignale bekannt. Gleiches trifft auch auf die Art der Signalübertragung zu. Einigen Phytohormonen wird Signalfunktion zugesprochen. Ein weiteres Signal könnte die Superoxidbildung sein. Verwundung, Hitzeschock und Xenobiotika, aber auch pilzliche Elicitoren aktivieren die Superoxidbildung (über NAD(P)H Oxidaseaktivität) in der Plasmamembran [11]. Daher wurde von Doke [12] vermutet, daß es sich hierbei um ein Signal in Pflanzenzellen handeln könnte, welches Reaktionen auf biologischen, chemischen oder physikalischen Stress einleitet.

Die Alarmsignale induzieren Adaptationshormone, Enzyme, Osmoregulatoren usw. um dem Verschleiß und der Zerstörung im unter Streß stehenden Organismus entgegenzuwirken. Das bedeutet aber auch, daß die GAS-Reaktion einen feedback-Mechanismus zur LAS Region besitzt. Im Gegensatz zu Säugetieren ist bei Pflanzen die Produktion entsprechender, die Anpassung

ermöglichender Stoffe wahrscheinlich nicht so streng lokalisiert. Sie erfolgt auf der Ebene spezifischer Organe wie Wurzeln oder Triebe. So wird z.B. nach Induktion von Trockenstreß in einer Hälfte eines geteilten Wurzelsystems in der gesamten Pflanze ein erhöhtes Niveau an Abscisinsäure (ABA) produziert.

Eine Toleranzinduktion ist von der Gruppe der sogenannten Adaptationshormone und -stimuli, deren Produktion durch die Alarmsignale ausgelöst wird, zu erwarten. In Pflanzen gibt es zwei Gruppen von Adaptationshormonen und Stimuli [34]:

- Syntoxische Stimuli oder Agenzien, welche einen Status passiver Toleranz schaffen, die eine Art Symbiose oder friedliche Koexistenz mit dem Stressor erlaubt sowie

- Katatoxische Stimuli oder Agenzien, welche biochemische Veränderungen hauptsächlich über eine Produktion von detoxifizierenden Enzymen, Antioxidantien usw. verursachen. Diese schwächen den Stressor, der seinen Wirkort erreicht, in seiner Wirksamkeit ab. Verbleibende Schäden werden verringert.

Zu den syntoxischen Stimuli bei Pflanzen zählen : ABA, Jasmonate, Phytoalexine, Betaine, Polyole, Proline, bestimmte Zucker usw. [13,34,35,45].

Katatoxische Agenzien oder Stimuli können sein: Ethylen, das gemeinsame Wirken von Superoxidismutase, Ascorbinsäure und α -Tocopherol, Cytokinin, Ca^{2+} -ATPase (Anstieg des cytosolischen Ca^{2+} ist eine häufige Erscheinung bei verschiedenen Streßphänomenen). Das seneszenzverzögernde Cytokinin ist besonders interessant, da es eine duale Wirkung besitzt : Anfänglich schützt es vor freier Radikalbildung, da es die Xanthin- Xanthinoxidase Reaktion inhibiert. Diese produziert zwei freie Sauerstoffradikale (O_2^-) und das gefährlichere ($\cdot\text{OH}$). Das Cytokinin kann, da es eine Struktur hat, die dem Xanthin ähnelt, als kompetitives Substrat für die Xanthin- Oxidase wirken, so daß sich die Menge der beiden schädlichen Sauerstoffradikale reduziert. Außerdem wirkt Cytokinin direkt als Scavenger. Die beiden freien Sauerstoffradikale können das Alpha- Atom der Aminbindung im Cytokinin attackieren . Dabei wird die physiologisch aktive und seneszenzverzögernde Form des Cytokinins in ein relativ inaktives Amid überführt, dessen Aktivität ca. 100 mal niedriger ist [3,15,21,32,33,38]. Unabhängig davon führt die seneszenzverzögernde Wirkung des Cytokinins zu einem längeren Grünbleiben der Pflanze und in Verbindung mit der sink-induzierten Wirkung von Cytokinin kann eine source- Verstärkung, z.B. längere und höhere Photosynthese, gesteigerter Assimilattransport und erhöhte Stickstoffaufnahme der Pflanze induziert werden [68]. Auch auf diese Weise ist eine Kompensation der Schäden möglich.

Die beschriebenen biochemischen und physiologischen Grundlagen der pflanzlichen Reaktion wurden hauptsächlich unter Einfluß abiotischer Stressoren untersucht. Wenngleich die Reaktionen auf den biotischen Stressor in Wirt- Parasit- Systemen oft spezifischer sind als nach Einwirken abiotischer Stressoren, oftmals anfänglich nur einzelne Pflanzenteile oder Gewebeabschnitte betroffen sind und letztendlich Wechselwirkungen zwischen zwei genetisch verschiedenen

determinierten Organismen stattfinden, lassen sich auch Gemeinsamkeiten feststellen. So ist die Fähigkeit zur Produktion von **Streßproteinen und Streßmetaboliten** gemeinsam, z. B. nach Schlee [48]:

- **PR-Proteine** ("pathogenesis- related proteins") bei osmotischem Streß, Schwermetalleinwirkung, Verwundung und Infektionen;
- **Zellwandproteine** nach Hitzestreß, Verwundung und Infektion;
- **Polyamine** nach Anaerobiose, osmotischem Streß, Salinität und Verwundung und Infektion
- **Phytoalexine** u.a. sekundäre Naturstoffe nach Schwermetalleinwirkung, Strahlung, Wassermangel, Verwundung und Infektion.

Weitere sowohl nach abiotischen Streß als auch nach Infektionen auftretende Reaktionen sind:

- Bildung freier Radikale, Lipidperoxidation [2,46]
- steigende Dunkelatmung [*l.c.*2]
- Ethylenbildung [24,46]
- Anstieg der cytosolischen Ca^{2+} -Konzentration im umgebenden Gewebe und Freisetzung von pflanzlichen Zellwandfragmenten [8,9,24]

Die bisherigen Ausführungen zeigen, daß sich auch Wirt- Parasit- Beziehungen mit dem Reaktionsschema des allgemeinen Adaptationssyndromes erklären lassen und es Gemeinsamkeiten in der Reaktion auf abiotische und biotische Stressoren gibt. Im folgenden soll nachgewiesen werden, daß es auch Ansatzpunkte für die Entwicklung eines interaktionistischen Streßkonzeptes mit „der Möglichkeit des Gewinns“ gibt. Eine interaktionistische Betrachtungsweise würde der Tatsache, daß eine Wirt- Parasit- Beziehung ein System sich wechselseitig beeinflussender Komponenten ist, eher gerecht werden.

Toleranz in Wirt- Parasit- Systemen- Ansatzpunkte für ein interaktionistisches Konzept mit der „Möglichkeit des Gewinnes“ unter Streß

Anforderungen an die Untersuchungsmethoden

Schaderreger als Stressoren wirken zunächst meistens lokal, d.h. beeinflussen nur einige Zellen eines ganzen Organismus. Dort können sie, wie beschrieben, das lokale Adaptationssyndrom auslösen. Funktions- oder Leistungsausfälle sowie Energiebedarf der betroffenen Gewebe oder Pflanzenteile können durch andere Zellen oder Organe ausgeglichen, kompensiert werden, ohne daß jedoch die Gesamtleistung der Pflanze erhöht wird. Das ist z.B. bei Befall einer Pflanze mit obligaten Parasiten, wie es der Mehltau ist, der Fall. Eine solche Übernahme der Leistung oder Funktion von durch Schaderreger geschädigten Geweben durch befallsfreie Gewebe erfordert bereits die Reaktion des ganzen Organismus, also eine Signalweiterleitung und Auslösung der Mechanismen des allgemeinen Adaptationssyndroms. Kompensation bedeutet, daß ein Faktor die Wirkung eines anderen begrenzenden Faktors ganz oder teilweise aufhebt [1]. Im Sinne der Toleranzdefinition der Phytopathologen [1]:" **Toleranz** ist die Fähigkeit einer Pflanze, Schaderregerbefall oder die

Einwirkung abiotischer Streßfaktoren unter geringerer Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit zu überstehen als sensible Pflanzen bei gleicher Belastungsintensität" könnten dann Toleranzreaktionen auch als Kompensationsreaktionen und Toleranz als Kompensation bezeichnet werden. Die Kompensation ist jedoch nur ein Aspekt der Toleranz. Nicht alle Möglichkeiten der Reaktionen auf Streß, die zur Verfügung stehen und auch in Wirt- Parasit- Beziehungen aktiviert werden können, werden mit der zitierten Definition erfaßt. So z.B. die im interaktionistischen Streßkonzept enthaltene „Möglichkeit des Gewinns“. In Wirt- Parasit- Beziehungen können über eine Kompensation, einen Ausgleich, hinausgehende Stimulierungen des pflanzlichen Leistungsvermögens erfolgen. Diese Stimulierungen beschränken sich nicht nur auf einen Teil der Pflanze, der höhere Stoffwechsellleistungen erbringt, weil ein anderer Teil Leistungseinschränkungen unterliegt, so daß in der Bilanz über die gesamte Pflanze keine Leistungssteigerung feststellbar wäre, sondern betreffen die Gesamtleistung der Pflanze. Hier wird ein besonderer Fall erwähnt: die Stimulation physiologischer Vorgänge in befallenen Pflanzen über das Maß befallsfreier Pflanzen hinaus. Solche Stimulierungsreaktionen wären bereits im Sinne der eingangs geschilderten Vision.

Bereits Gäumann [20] verwies 1951 in seiner pflanzlichen Infektionslehre mehrfach auf solche Beispiele: *"Wir dürfen vermuten, daß jeder Infekt anfänglich steigernd , stimulierend wirkt ... Die stimulierenden Einwirkungen des Erregers halten in der Regel bis zum Höhepunkt der Erkrankung, bis zur Krise an ... Unter den mannigfaltigen Reaktionen, die der Krankheitserreger in den befallenen Individuen auslöst und die meistens auf eine Schädigung derselben hinauslaufen, führen einige jedoch auch zum Gegenteil; statt den Wirt zu schwächen stimulieren sie ihn ... mit dem Erfolg, daß er nun Dinge zu leisten vermag, zu denen seine Kräfte früher nicht ausreichten... Auf dem stoffwechselphysiologischen Gebiet im engeren Sinne wird dieser durch den Infekt ausgelöste Kampf um ein neues biologisches Gleichgewicht erst offenbar, wenn der funktionelle Ausgleich, die innere Kompensation, den Anforderungen nicht mehr zu folgen vermag, so daß grobsinnlich manifeste Störungen einsetzen; diese können **progressiv in der Richtung einer funktionellen Steigerung (Stimulation)** oder regressiv einer funktionellen Hemmung (Rückgang der Leistung) verlaufen. Im extremen Falle führt das Versagen des Ausgleiches zum Tod des Wirtes ."*[20]

Dieser Aspekt der Stimulation innerhalb der Überlegung Gäumanns geriet in in der Phytomedizin zunächst in Vergessenheit. Dies war nicht nur der starken Konzentration der Forschung auf die Schaderregerabwehr geschuldet. Die üblicherweise eingesetzten Untersuchungsmethoden und die Art der Versuchsdurchführung zur Erfassung physiologischer Parameter konnten ertragswirksame Stimulierungen des Leistungsvermögens der Gesamtpflanze nicht mit erfassen. Zwar wurden des öfteren Leistungssteigerungen befallener Pflanzenteile über das Maß analoger Teile befallsfreier Kontrollpflanzen beschrieben. Hierbei handelte es sich jedoch zumeist um Messungen der Photosynthese, Transpiration und deren Effektivität „WUE“ (water use efficiency) [44,63] und häufig um Messungen an einzelnen Pflanzenteilen, nicht aber an der Gesamtpflanze. Außerdem werden solche Messungen, methodisch bedingt, oftmals nur zu ausgewählten Zeitpunkten während der Ontogenese (z.B. an Jungpflanzen) vorgenommen, nicht aber über die gesamte Ontogenese hinweg. So gewonnene Meßwerte sagen wenig über die nutzbare Leistung und Reserven aus, sind stark von den Meßbedingungen abhängig und sind in ihrer Interpretation widersprüchlich [7,14].

Daher sind sie als Indikatoren für Toleranzreaktionen nur bedingt geeignet. So können mit diesen Verfahren Leistungssteigerungen in der Bilanz, über das Maß gesunder Pflanzen hinaus, nicht erkannt werden. Die „Möglichkeit des Gewinns“ wird übersehen.

Toleranzreaktionen stellen im Ergebnis immer Reaktionen des gesamten Organismus dar. Daher muß bei Untersuchungen an einzelnen Teilen einer Pflanze der Bezug der so erhaltenen Ergebnisse zum Leistungsvermögen der gesamten Pflanze nachgewiesen und klar definiert sein [42]. Diese Forderung widerspiegelt sich in den Bewertungskriterien für tolerante Pflanzen.

Bewertungskriterien für Toleranzreaktionen sind [58]:

- In toleranten Pflanzen können durch äußere Einwirkungen ausgefallene Source- oder Sink-Funktionen einzelner Organe schnell durch andere Organe ohne Leistungseinschränkung übernommen werden. Das bedeutet auch, die potentielle Source und Sink-Kapazität dieser Pflanzen wird unter stressorfreien Umständen nicht erreicht; sie bietet aber schnell den nötigen Erweiterungsspielraum unter Einfluß von Stressoren.
- Tolerante Pflanzen können Reserven anlegen.
- Tolerante Pflanzen können angelegte Reserven bei Einwirkung von Stressoren schnell nutzbar machen. Es müssen ausreichend Energiereserven zur Verfügung stehen. Die Transportwege dürfen nicht blockiert oder zerstört sein.
- Zwischen den aus diesen drei Prozessen resultierenden, signifikanten Veränderungen in Teilen von toleranten Pflanzen und dem Ertrag muß sich eine enge Korrelation feststellen lassen.

Aus diesen Bewertungskriterien für tolerante Pflanzen lassen sich folgende Anforderungen an die Untersuchungen und den Nachweis von ertragswirksamen Stimulierungsreaktionen von Pflanzen ableiten:

Die gewählten Methoden müssen :

1. Source- Sink- Beziehungen erfassen
2. alle Pflanzenteile und die gesamte Ontogenese erfassen
3. es müssen mathematische funktionale Zusammenhänge abgeleitet werden können.

Folgende Überlegungen sollen das verdeutlichen: Source- Sink- Beziehungen werden in der Ertragsphysiologie auch als physiologische Hauptfaktoren bezeichnet und sind hormonal reguliert [40,41,65]. Komponenten dieser Source- Sink- Beziehungen sind: „Source“ (Orte der Stoffherzeugung) , „Sink“ (Orte des Stoffverbrauchs) sowie der Stoffflux (Transport) zwischen ihnen [40, 66]. Diese Komponenten der Source- Sink- Beziehungen sind in gegenseitiger Abhängigkeit miteinander verbunden. Jeder Eingriff auf der Source- Seite bedingt Wirkungen auf der Sink- Seite und umgekehrt. Daher darf zur Erforschung der Wirkung von Stressoren auf das pflanzliche Leistungsvermögen nicht nur eine Seite des Source- Sink- Systems untersucht werden. Das ist aber

der Fall, wenn z.B. bei Getreide nur die Beeinflussung des Kornertrages (als Sink) oder der CO₂-Assimilation der Fahnenblätter (als Source) gemessen wird.

Die Funktion einzelner Organe als Source oder Sink im Rahmen des Source- Sink- Systems „Pflanze“ ist jedoch nicht starr. Zum einen verändert sie sich im Verlauf der Ontogenese. Ein junges, nicht entfaltetes Blatt ist zunächst noch Sink für C- Verbindungen, wird aber später Source für nachfolgende, sich entwickelnde Blätter sein. Zwar hat jedes Sink- Organ „sein“ Source- Organ, in der Regel das am nächsten gelegene Organ. Bei Ausfall von Organen (z.B. durch Blattentfernung) können sowohl die Sink- als auch die Source - Funktionen von anderen Organen übernommen werden. Diese Variabilität der Source - Sink -Beziehungen ist bereits Grundlage für Toleranzreaktionen und muß daher mit erfaßt werden. Bisher wurde auf Source und Sink eingegangen, verbindendes Element, aber auch Reservoir und Limit ist die Komponente „Stoffflux“ und damit sind die Komponenten Transport - und Zwischenspeicherprozesse (Reservebildung) zu integrieren. Diese Schlüsselfunktionen dürfen nicht unberücksichtigt bleiben . Ob die erhobenen Parameter aber eine Schlüsselfunktion charakterisieren, ist erst aus der nachgewiesenen Korrelation zur pflanzlichen Gesamtleistung oder, im Sinne der Eingangsvision, einer Korrelation zur Zielgröße der landwirtschaftlichen Produktion, dem Ertrag, zu ersehen.

Aus diesen Überlegungen zu den sehr komplexen Zusammenhängen ergibt sich gleichzeitig, als Voraussetzung für die Nutzbarmachung der Toleranzfähigkeit, die Aufgabe einer Entwicklung von möglichst effektiven Methoden zu ihrer Erfassung. Der erste Punkt, Source- Sink- Beziehungen, kann mittels Einsatz von Isotopen unter Bilanzierung über die Gesamtpflanze realisiert werden. Der Einsatz stabiler, also nicht radioaktiver Isotope wirkt hier erleichternd. Es konnte gezeigt werden, daß mit dem Einsatz der ¹⁵N-Tracer- Technik ein guter , zuverlässiger Marker bzw. ein effektives Verfahren gefunden wurden [50,56, Seidel unveröffentlicht]. Eine weitere Möglichkeit könnte die Ermittlung der C- Diskriminierung (¹³C) sein. Eine verstärkte Diskriminierung unter Streß wird vermutet [22].

Der zweite Punkt erfordert ein zunächst extensives Versuchsprogramm, mit welchem theoretisch alle Pflanzenteile über die gesamte Ontogenese hinweg erfaßt werden müssen. Aber auch hier deutet sich die Möglichkeit zur Vereinfachung an. In Versuchen (Seidel, unveröffentlicht) zeigte sich stets eine sehr hohe Korrelation zwischen den veränderten Parametern im Halm und dem zu erwartenden Ertrag. Diese trat schon relativ früh (7 Tage) nach der Infektion auf. Für die Wirt- Parasit- Beziehung "Weizen- *M.nivale*" ließ sich z.B. die Beziehung ableiten:

$$Y = 1/(0,1430 - 0,0390X) \quad \text{mit } r^2 = 0,968$$

Y = Kornertrag

X = ¹⁵N- Menge im oberen Halmabschnitt (bis 3.
Nodium von oben)

Diese enge, stete Korrelation zum Kornertrag erscheint logisch, wenn man sich die Funktion des Getreidehalmes als Zwischenspeicher vor Augen hält. Die Fähigkeit des Halmes, Kohlenhydrate vorübergehend zu speichern und unter ungünstigen Bedingungen zu remobilisieren ist bekannt [19]. Dabei ist diese Depot- und Remobilisierungsfunktion des Halmes bei den weniger toleranten Hohertragsorten, wie sie oft in der intensiven Landwirtschaft genutzt wurden, eingeschränkt. Denn der Anteil vegetativer Masse wurde bei der Züchtung dieser Sorten zugunsten des Ertrages reduziert. Kann der Kohlenhydratbedarf der Körner infolge ungünstiger Umweltbedingungen nicht mehr gedeckt werden, so muß auf die im Halm vorhandenen Kohlenhydratreserven zurückgegriffen werden. Der Anteil dieser umgelagerten Reserven an den zur Reife in den Körnern befindlichen Kohlenhydraten kann zwischen 12% und 74 % schwanken [16]. Bei der Stickstoffversorgung der Körner spielt die Fähigkeit, in vegetativen Organen gespeicherte N- Verbindungen zu remobilisieren eine noch größere Rolle [6,44]. Darüber hinaus ist bekannt, daß viele Stressoren eine Mobilisierung des Stickstoffs in Pflanzen induzieren und daß die Gesamtkonzentration und relative Verfügbarkeit von Stickstoffverbindungen in der Pflanze verändert werden [l.c. 26]. Es wird auf der Grundlage verschiedener Untersuchungen vermutet, daß der N- Stoffwechsel in größerem Maße als der Kohlenhydrattransport die Photosynthesekapazität der Blätter (Source) in infizierten Pflanzen erhöht [l.c. 2]. Bei den im Wirt- Parasit- System "Weizen- *M. nivale*" durchgeführten Untersuchungen zur Beeinflussung des C- und N - Haushaltes waren für die ermittelten Stickstoffwerte immer die engsten Korrelationen zum erhaltenen Ertrag festzustellen. Dies spricht für die Verwendung von bestimmten Veränderungen im N- Haushalt als Toleranzindikatoren [Seidel, unveröffentlicht].

Der dritte Punkt erfordert die Ableitung mathematischer Funktionen und entsprechende rechentechnische und mathematische Voraussetzungen sowie das Vorhandensein entsprechender modelltheoretischer Grundlagen. Die technischen Voraussetzungen sind erst in der Gegenwart in der erforderlichen Kapazität und Qualität gegeben. Erschwerend ist aber, daß für die meisten Pflanzenarten grundlegende Informationen über Struktur- Funktionsbeziehungen der Ganzpflanzen im Verlauf der Ontogenese fehlen und ebensowenig ist bekannt, wie diese Struktur- Funktionsbeziehungen mit Stressoren in Wechselwirkung stehen [10]. Zur Entwicklung der modelltheoretischen Grundlagen ist daher noch viel Forschungsarbeit zu leisten [62].

Nachweis von zeitweiligen und manifesten Stimulierungsreaktionen in Wirt- Parasit- Beziehungen

Bei Berücksichtigung dieser methodischen Anforderungen konnte gezeigt werden, daß in Wirt- Parasit- Beziehungen die im interaktionistischen Modell formulierte „Möglichkeit des Gewinns“ gegeben ist. Die bisherigen Untersuchungsergebnisse für Schaderreger im Getreide sind in Tab.1 zusammengefaßt. Diese Übersicht ist eine Darstellung der Ergebnisse aus insgesamt 38 Versuchen, die im Phytotron, in Mitscherlichgefäßen und im Rhizotron unter Semifreilandbedingungen durchgeführt wurden [Einzelergebnisse und Versuchsmethodik: 25,50,51,52,53,54,55,56,57,58]. Verglichen wurde die Leistung der mit verschiedenen phytopathogenen Pilzen oder Blattläusen

befallenen Pflanzen mit der Leistung von gesunden, befallsfreien Pflanzen. Eingesetzte Schaderreger waren: *Drechslera teres* (Sacc.) Shoemaker (Erreger der Netzfleckenkrankheit), *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels et Halley var. *nivale* (Erreger der Schneeschimmelkrankheit), *E. graminis* DC f. sp. *tritici* bzw. f.sp. *hordei* (Erreger der Mehltaukrankheit) und *S. nodorum* (Berk.) Berk. (Erreger der Spelzenbräune) sowie *Macrosiphum avenae* (Fabr.) (Getreideläus). Signifikante Stimulierungen des physiologischen Leistungsvermögens (C- Haushalt, N- Haushalt, Trockenmasse) oder des Ertrages wurden mit einem „+“ gekennzeichnet, signifikante Leistungsminderungen (= Schäden) mit einem „-“ und nicht signifikante Wirkungen mit „o“.

In dieser Übersicht fällt auf, daß signifikant stimulierende Reaktionen, sowohl auf physiologischer Ebene (C- und N- Stoffwechsel) als auch bezogen auf die Trockenmasse der Pflanzen und die Ähren bzw. Körner (Ertrag) hauptsächlich in der generativen Phase auftreten. Das könnte auf eine größere Toleranzbereitschaft oder -fähigkeit in dieser Entwicklungsphase des Getreides hindeuten.

Weiterhin ist erkennbar, daß es offensichtlich zeitweilige und manifeste Stimulierungsreaktionen gibt. Zeitweilige Stimulierungsreaktionen sind all jene, die während der Ontogenese im Vergleich zu den gesunden Kontrollpflanzen auftreten, aber nicht bis zur Ernte des Getreides andauern. Es findet also eine Rückkehr zur Norm statt. Manifeste Stimulierungsreaktionen hingegen bedeuten eine Aufrechterhaltung des über der Norm (gesunde Pflanze) liegenden Leistungsniveaus bis zur Reife und sie können sogar in signifikanten Mehrerträgen, d.h. höheren Erträgen als bei gesunden Pflanzen resultieren. Hier ist die „Möglichkeit des Gewinns“ als eine der Toleranzreaktionen realisiert. Manifeste Stimulierungsreaktionen stellen aber gegenwärtig einen Spezialfall der Toleranz dar, denn nach der Toleranzdefinition der Phytopathologen [1] ist Toleranz schon bei geringerer Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit gegeben und solche "Überkompensationen" sind gar nicht vorgesehen, d.h die Definition müßte entweder hierum erweitert werden oder ein neuer Begriff für diese Ereignisse eingeführt werden. Es wird folgende Erweiterung der Definition vorgeschlagen:

Toleranz ist die Fähigkeit der Pflanze, ohne Abwehr des Stressors Schaderregerbefall oder die Einwirkung abiotischer Streßfaktoren unter geringerer Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit zu überstehen als intolerante Pflanzen bei gleicher Belastungsintensität. Im Rahmen der dabei ablaufenden Anpassungsmechanismen können auch zeitweilige Leistungssteigerungen über das Maß ungestreßter Pflanzen hinaus stattfinden, welche gleichfalls dazu beitragen den stressorbedingten Schaden zu kompensieren. In besonderen Fällen können diese Leistungssteigerungen manifest sein und zur Ertragssteigerung führen [58].

Beide Typen von Stimulierungsreaktionen bieten eine Möglichkeit zur praktischen Nutzung und sollen daher diskutiert werden:

Die zeitweiligen Stimulierungsreaktionen führten in dem größeren Teil der Fälle (Mehltau, Septoria, *Drechslera teres*, starker Befall mit Aphiden), nicht zu signifikant höheren Erträgen (im Vergleich zur gesunden Pflanze!). Das zieht, wie Diskussionen zeigten, häufig den falschen Schluß

nach sich, daß also solche Toleranzreaktionen nicht ertragswirksam seien und daher nicht nutzbar wären und auch nicht erforscht werden müßten. Ertragswirksam bedeutet jedoch nicht zwangsläufig, daß Mehrerträge im Vergleich zu befallsfreien Pflanzen entstehen müssen, sondern daß der Faktor eine Wirkung auf den Ertrag hatte. Verlustvermeidung oder -reduzierung, z.B. durch Toleranzreaktionen, sind ein Zeichen von Ertragswirksamkeit und entsprechen der Toleranzdefinition. Betrachtet man nun die Fälle aus der Tab. 1, die zu EC 92 kein "Plus" mehr tragen, so ist in den meisten Fällen aber trotz Krankheit kein Ertragsverlust eingetreten. D.h. die Schäden konnten kompensiert werden. Regressionsanalysen in den einzelnen Wirt-Parasit-Beziehungen ergaben, daß signifikante Veränderungen der Menge an löslichen Zuckern, Stärke, Gesamtstickstoff und ^{15}N -Menge in den verschiedenen Pflanzenteilen (Blätter, Halme, Wurzeln) eine enge Korrelation mit hohem Bestimmtheitsmaß zum Ertrag aufwiesen [50 und unveröffentlicht]. Die Untersuchungen, welche zu den in Tab.1 dargestellten Ergebnissen führten, dienten zunächst nur der Überprüfung der Vermutung, daß zeitweilige Stimulierungen des Stoffwechsels in vielen Wirt-Parasit-Beziehungen auftreten sowie der Testung ihrer Abhängigkeit von der Ontogenesephase der Wirtspflanze. Da keine resistenten Sorten verwendet wurden und die Schaderreger nicht chemisch bekämpft wurden, müßten bei Befall ohne Auslösen von Toleranz auf jeden Fall Ertragsverluste auftreten, denn schließlich erkrankte die Pflanze an dem Befall mit Parasiten. Bei Auftreten von Toleranz im Sinne der Definition von [1] müßten diese Verluste im Vergleich zu befallsfreien Pflanzen je nach Grad der Ausprägung der Toleranz geringer werden oder im günstigsten Fall nicht mehr auftreten. In den der Tab.1 zugrunde liegenden Versuchen gab es keinen Versuch, in dem die Pflanze keine zeitweiligen Kompensationsreaktionen zeigte. Selbst für die beiden Fälle, wo ein Minderertrag im Vergleich zu befallsfreien Pflanzen zu verzeichnen war, wie im Fall der sehr frühen Inokulation mit Mehltau (EC 32, Beginn des Schossens) und des sehr hohen Befalls mit Blattläusen geschehen, ist die Schlußfolgerung falsch, daß dies auf nicht vorhandene Toleranzreaktionen bzw. darauf daß diese nicht ertragswirksam gewesen wären, zurückzuführen ist. Hier stand zum Vergleich gemäß der Versuchsfrage nur die gesunde Pflanze, nicht aber eine mehr oder weniger gestreßte Pflanze oder andere Sorte mit anderen Leistungseigenschaften zur Verfügung. Daher kann für diese beiden Fälle lediglich die Aussage getroffen werden, daß die gemessenen Kompensationsreaktionen nicht ausreichten, die schädigenden Wirkungen des Befalls völlig auszugleichen.

Die Tabelle läßt aber auch Fälle mit signifikanten Mehrerträgen zur Reife im Vergleich zu gesunden Pflanzen erkennen. Dies war nach Befall von Weizen mit Blattläusen bei niedriger Abundanz [25] und nach Inokulation von Weizen mit *M. nivale* zum Ende des Ährenschiebens zu beobachten. Hier erfolgte also eine Manifestation der Stimulierungsphase, wie oben beschrieben. Das gestiegene Leistungsvermögen konnte also bis zur Reife aufrechterhalten werden, der Eintritt in die Erschöpfungsphase erfolgte nicht. Je nach Variante wären das *M. nivale* immerhin (nach Hochrechnung auf Feldversuchsebene) 3-9 dt/ha Mehrertrag gewesen [56].

Eine derartige Manifestation der Stimulierungsphase stellt sicherlich die Ausnahme dar. Denn wäre dies die Regel, müßte ein Befall der Kulturpflanzen mit Schädlingen vom Landwirt herbeigeseht werden. Dennoch ist das Phänomen interessant, denn die Kenntnis der Ursachen böte die

Möglichkeit, solche Mechanismen im Sinne der Eingangsvision gezielt zu induzieren. Zu den Ursachen einer derartigen Manifestation können gegenwärtig nur Vermutungen angestellt werden. So hängt die Manifestation der Stimulierungsphase vermutlich von den Faktoren ab, die für den Ablauf von Streßreaktionen zur Verringerung des Schadens wichtig sind, die hier offensichtlich wirksam wurden und die zu den katatoxischen Stimuli oder Agenzien gehören.. Die Funktionen von Cytokinin als katatoxisches Agens bei der Streßreaktion zur Seneszenzverzögerung und bei Toleranzreaktionen wurden bereits beschrieben. Ein Cytokininwirkung ist auch für die beiden Beispiele anzunehmen. Für Läuse ist nach gewiesen, daß sie den Cytokininspiegel ihrer Wirtspflanze beeinflussen [l.c. 25]. Bei der Wirt- Parasit- Interaktion Weizen - *M. nivale* wird dies vermutet. Die bei Inokulation von Blättern oder Ähren mit *M. nivale* festgestellten Wirkungen deuten auf cytokininartige Effekte hin. Bezogen auf den N- Stoffwechsel wurden gemessen: eine signifikante Erhöhung der Stickstoffaufnahme, des Transportes und des Einbaus von N in die Körner [54]. Veränderungen im C- Stoffwechsel waren: eine zeitweilige Stimulierung der Photosynthese des Fahnenblattes, eine signifikante Erhöhung der Stärkemenge in der Gesamtpflanze, ein signifikant gesteigerter Transport löslicher Zucker in die Körner und erhöhte Stärkesynthese, eine signifikant erhöhte Zwischenspeicherkapazität der Halme für Kohlenhydrate sowie immer ausreichend oder z.T. verstärkt mit Assimilaten versorgte Wurzeln [55]. Außerdem wurden eine signifikant größere grüne Blattfläche in späteren Reifestadien, eine signifikant erhöhte Wurzelrockenmasse und Wurzelichte gemessen und Analogien in der Wirkung zur Applikation von Kinetin registriert [57]. Es ist aber noch nicht geklärt, ob *M. nivale* selbst diese cytokininartigen Verbindungen absondert, ob die Bildung in der Wirtspflanze induziert wird, ob es eine Reaktion der Pflanze auf Absonderung eines anderen Wuchsstoffes ist oder es sich um eine allgemeine Verschiebung des Hormonspiegels der Wirtspflanze handelt. Die hier erfolgten Veränderungen im Hormonspiegel der Wirtspflanzen würden, wenn sie eine Reaktion auf vom Schaderreger abgesonderte Substanzen sind, oder durch diese Substanzen selbst verursacht werden, direkt auf das Wechselspiel zwischen Wirt und Parasit und nicht nur auf eine Reaktion der Pflanze zurückzuführen sein. Nach dem bisherigen Kenntnisstand sind folgende Nutzungsmöglichkeiten für beide Arten von die Leistungsfähigkeit der gesamten Pflanze fördernden Toleranzreaktionen in der Landwirtschaft denkbar:

Möglichkeiten einer praktischen Nutzung der Toleranzfähigkeit von Pflanzen im Rahmen umweltverträglicherer Pflanzenschutzkonzepte und gegenwärtiger Stand

Die Durchsetzung umweltverträglicherer Pflanzenschutzkonzepte wird nur dann möglich sein, wenn sie vom Anwender, d.h. dem Landwirt akzeptiert werden. Die Akzeptanz ist erst dann gegeben, wenn sich aus der Anwendung dieser Konzepte zumindest keine ökonomischen Verluste im Vergleich zu herkömmlichen Verfahren ergeben. Konzepte, die ökonomisch versagen, haben erfahrungsgemäß keine Chance [4]. Sich verändernde ökonomische und ökologische Rahmenbedingungen können allerdings bisherige Akzeptanzschwellen verschieben [37]. Die Nutzung neuerer Erkenntnisse aus der Forschung ist über deren Integration in herkömmliche Anwendungsbereiche mit dem Ziel ihrer allmählichen ergänzenden Einführung oder als Alternative

mit dem Ziel der Ablösung herkömmlicher Verfahren möglich. Das letztere erfordert ein hohes Maß an Innovation sowohl bei der Erarbeitung der Grundlagen als auch bei der praktischen Einführung und dadurch bedingt einen zunächst hohen Forschungsaufwand., für den finanzielle Vorleistungen erbracht werden müssen. Denkbare Anwendungsgebiete für die Kenntnisse aus der Forschung zur pflanzlichen Toleranz sind in der Pflanzenproduktion die Pflanzenzüchtung, die Pflanzenschutzmittelanwendung, die Induktorenanwendung, die Befall- Schadensprognose und Gentechnik. Die beiden letztgenannten sind dabei Hilfsmittel zur Umsetzung der anderen Anwendungsgebiete.

- Pflanzenzüchtung: Bisherige, vorrangige Zuchtziele waren höhere Erträge, Qualität und/oder Resistenz. Mit dieser Orientierung konnten beachtliche Erfolge erzielt werden. Allerdings ergaben sich auch Einschränkungen in der Wirksamkeit für dieses Konzept der Pflanzenzüchtung. So stößt die Resistenzzüchtung bei Krankheiten, gegen die resistente Sorten nicht zur Verfügung stehen oder wenn die Resistenz einer Sorte von neuen Generationen eines Schaderregers durchbrochen wird, an ihre Grenzen. Eine stärkere Konzentration auf Sorten mit kombinierter Resistenz und Toleranz sowie die Selektion von Sorten mit größerer Toleranz könnte zukünftig von größerem Interesse sein. Im Falle einer Kombination von Resistenz und Toleranz könnte zunächst der Schaderregerbefall graduell abgewehrt werden und außerdem der durch den verbleibenden Befall verursachte Schaden reduziert werden [29]. Zur Umsetzung dieser Zielstellung könnten sogenannte „low- input Sorten“ geeignet sein. Solche low- input Sorten stehen bereits zur Verfügung, wurden aber noch nicht hinsichtlich ihrer Toleranzeigenschaften bewertet. Sie besitzen Resistenzeigenschaften und können, z.B. über ein besseres Nährstoffaneignungsvermögen bei gleichem input höhere Erträge erzielen [17]. Somit sind sie, wie auch Sorten ohne Resistenz aber mit größerer Toleranz von Interesse, wenn die Kosten für intensive Maßnahmen, z.B. durch Abgaben für ökologische Belastungen steigen. Tolerante Sorten sind außerdem gegenüber Schaderregern und abiotischen Stressoren, gegen die keine Resistenzen bekannt sind sowie bei Anwendungsgebieten, für die keine Pflanzenschutzmittel zur Verfügung stehen oder wo deren Einsatz unerwünscht ist, von Nutzen. Toleranz wirkt unspezifischer als Resistenz und kann, im Unterschied zur Resistenz nicht durch Anpassung der Schaderreger durchbrochen werden. Sorten, deren Toleranz gegen Schaderreger auch zur größeren Toleranz gegenüber anderen Stressoren und/oder besserem Nährstoffausnutzungsvermögen führt, wären von besonderem Interesse. Dafür gibt es bereits Beispiele. So reagierte eine nematodenresistente Sojabohnensorte mit stärkerem Wachstum auf Phosphorgaben bzw. VAM (vesicular-arbuscular Mykorrhiza) und die Pflanzen wurden durch Befall mit *Heterodera glycines* weniger geschädigt als die Pflanzen einer weniger toleranten Sorte [47].

Induktorenanwendung - Resistenzinduktoren und Toleranzinduktoren: Die Auslösung von Resistenzmechanismen in der Pflanze durch Inokulation mit abgeschwächten Krankheitserregern oder Applikation von Pflanzenextrakten oder chemisch klar definierten Substanzen ist ein seit längerem bekanntes Verfahren. In all diesen Fällen wird die Abwehr über induzierte Mechanismen in der Pflanze ausgelöst, d.h. die verwendeten Induktoren dürfen nach geltenden Definitionen für Induzierte Resistenz keine direkten Wirkungen auf die Schaderreger haben wie herkömmliche

Pflanzenschutzmittel. Zwischen Applikation der Resistenzinduktoren und Induktion der Resistenz muß ein gewisser Zeitraum vergehen, klare Dosis -Wirkungsbeziehungen über große Konzentrationsbereiche dürfen nicht nachweisbar sein. Einige der bekannten Resistenzinduktoren können neben der Resistenz auch Toleranz induzieren [49]. Das bedeutet, ein verbleibender Restbefall auf mit Induktoren behandelten Pflanzen verursacht geringere Schäden als gleichstarker Befall in unbehandelten Pflanzen. Resistenzinduktoren, die neben der Resistenz auch Toleranz induzieren wären somit effektiver. Diese Überlegung führte dazu, daß seit Beginn der 90er Jahre die gleichzeitige Toleranzinduktion durch Resistenzinduktoren in stärkerem Maße untersucht wird [27,28,69]. Für einige Resistenzinduktoren konnte eine solche Toleranzinduktion nachgewiesen werden, so z.B. für das Kulturfiltrat von *Bacillus subtilis*, Trigonellin (N- Methylnikotinsäure) und einen Gesamtextrakt aus *Reynoutria sachalinensis* [27,28,60,68]. Der dabei wirksame Mechanismus ist jedoch noch nicht bekannt. Das Auftreten solcher Toleranzreaktionen ist darüber hinaus stark von dem Ontogenesestadium, in welchem sich die Pflanze befindet, abhängig [59] und offensichtlich können nicht alle als Resistenzinduktoren nachgewiesenen Stoffe gleichfalls eine Toleranz auslösen [60 und unveröffentlicht].

Nach unseren Untersuchungen [59,60] konnte keiner der bekannten Resistenzinduktoren manifeste Stimulierungsreaktionen induzieren. Dieser Spezialfall der Toleranzinduktion, wo also die Erträge in den induziert resistenten, befallenen Pflanzen signifikant höher als in den befallsfreien Kontrollpflanzen wären, trat nicht auf. Dazu müssen höchstwahrscheinlich spezifische Toleranzinduktoren entwickelt werden. Diese würden natürlich ablaufende Kompensationsreaktionen in Wirt- Parasit- Beziehungen verstärken oder Toleranz in den für die Ertragsbildung kritischen Phasen induzieren. Solche Verbindungen hätten den Vorteil, daß die Schaderreger keine Resistenzen gegen sie entwickeln können. Möglicherweise sind Streßmetabolite für die Toleranzinduktion geeignet [58]. Gegenwärtig sind noch keine derartigen Toleranzinduktoren verfügbar.

- Pflanzenschutzmittelanwendung: Es ist nicht bekannt, ob und wie die vorhandenen Pflanzenschutzmittel Toleranzreaktionen beeinflussen. Ein zunehmendes Interesse am Anbau toleranter Sorten erfordert jedoch Kenntnis der Beeinflussung von Kompensationsreaktionen der Pflanzen durch die Pflanzenschutzmittel. Pflanzenschutzmittel, welche Toleranzreaktionen nicht negativ beeinflussen, fördern oder sogar induzieren, könnten dann eine größere Nachfrage erfahren. Bereits jetzt ist bekannt, daß einige Pflanzenschutzmittel Wirkungen auf den Ertrag haben, die sich nicht nur aus der Befallsreduktion durch die Pflanzenschutzmittel erklären lassen. So haben z.B. die zu den Fungiziden gehörenden Benzimidazole über ihre cytokininartigen Wirkungen direkte ertragssteigernde Effekte. Interessant wären jedoch auch die bereits erwähnten Toleranzinduktoren, die eine neue Art von Pflanzenschutzmitteln darstellen würden, da sie den Schaderreger nicht mehr bekämpfen würden.

- Befall- Schaden- Relationen, Schadensprognose: Sowohl die zunehmende Intensivierung der Landwirtschaft (Kosten für aufgewendete Mittel) als auch zunehmendes Umweltbewußtsein (Vermeidung überflüssiger Behandlungen mit Pflanzenschutzmitteln) ließen schon frühzeitig den Wunsch entstehen, die durch Krankheiten hervorgerufene sichtbare Schädigung in einen Bezug zu dem möglichen Schaden (Ertragsverlust) zu bringen. So hoffte man zu ermessen, ob sich z.B. der

Aufwand einer Behandlung mit Pflanzenschutzmitteln lohnt. Das heißt, der zu erwartende Schaden und daraus folgend der Ertragsverlust als ökonomische Größe sollten analysiert (Befall- Schaden-Analyse) und vorhergesagt (Schadensprognose) werden. In derzeit vorhandenen Befall- Verlust- Beziehungen oder Modellen zur Schadensprognose wird zumeist neben auf die Pflanze einwirkenden Faktoren nur das Auftreten der Schaderreger zu verschiedenen Ontogenesezeitpunkten der Wirtspflanze nach unterschiedlichen Verfahren (Zählen oder Schätzen der Individuen oder Pusteln, Schätzen der befallenen Blattfläche) erfaßt, nicht aber der aktuelle Zustand der Pflanze, ihr aktuelles physiologisches Leistungsvermögen. Somit kann über die Erfassung populationsdynamischer bzw. epidemiologischer Größen von Schaderregern nur die Resistenz von Pflanzen widerspiegelt werden. Das bedeutet in bisher bekannten Befall- Schaden Relationen wird die Toleranz nicht berücksichtigt. Das könnte eine Ursache für die bei ihrem Gebrauch in der Schadensprognose auftretende Fehlerquote sein. Solche Fehler können z.B. dazu führen, daß Pflanzenschutzmaßnahmen noch vermeidbar gewesen wären, wenn eine aufgetretene Toleranzreaktion bekannt gewesen wäre und damit trotz Krankheit ein geringerer Schaden zu erwarten gewesen wäre. Eine Ableitung von Befall- Schaden - Beziehungen, welche die Toleranz erfassen, ist bei dem gegenwärtigen Erkenntnisstand nur eingeschränkt möglich. Ihr Vorhandensein ist aber bei zunehmender Bedeutung eines Anbaus toleranter Sorten oder der Entwicklung von Toleranzinduktoren wichtig. Gegenwärtig könnte die Einbeziehung von Toleranzreaktionen in die Schadensprognose zu einer besseren Terminisierung von Bekämpfungsentscheidungen genutzt werden.

-Gentechnik: Denkbar wäre ein Eingriff in das Wirt- Parasit- System in der Art, daß das Gleichgewicht zwischen Wirt- und „Parasit“ bestehen bleibt und das Umkippen zuungunsten der Pflanze nicht mehr erfolgt. Der Zustand der häufig beobachteten zeitweiligen Stimulierungsphase, die im Verlauf der Wirt- Parasit- Beziehung auftritt, müßte durch Veränderungen am Parasit oder Wirt aufrechterhalten werden können. Ansatzpunkte zur Lösung dieses Problems könnten bei der Erforschung der Beziehungen zwischen Symbionten und ihren Wirtspflanzen, z.B. den stickstofffixierenden *Rhizobium spp.* und den Leguminosen gefunden werden. So ist bekannt, daß keineswegs alle Infektionen mit Rhizobien erfolgreich sind. Nicht jedes eindringende Rhizobium induziert eine Knöllchenbildung und damit den Aufbau einer symbiontischen Beziehung. Gegen diese Rhizobien (des gleichen Stammes wie die erfolgreichen) wies die Pflanze typische Abwehrreaktionen auf. Selbst dann, wenn dicht daneben Knöllchen gebildet wurden. Es konnte nachgewiesen werden, daß dies nicht an den Erkennungsreaktionen lag. Über welche Mechanismen wird die Entscheidung „Symbiose“ (Gleichgewicht) oder Abwehr getroffen? Lassen sich diese Mechanismen manipulieren? Derartige Fragen konnten noch nicht geklärt werden, ihre Beantwortung wäre aber auch für eine aktive Nutzung von Toleranzmechanismen in Wirt- Parasit- Beziehungen interessant.

Grenzen einer praktischen Nutzung der Toleranzfähigkeit von Pflanzen durch bestehende Forschungslücken

Vor einer praktischen Nutzung der Toleranzfähigkeit von Pflanzen in der Pflanzenproduktion sind noch folgende wesentliche Lücken in der Grundlagenforschung und in der angewandten Forschung zu schließen:

in der Grundlagenforschung:

1. Während die Streßreaktionen von Pflanzen auf zellulärer und organischer Ebene relativ gut untersucht sind (z.B. Hitzeschocksystem usw.), liegen auf Ganzpflanzenebene **und** über längere Zeiträume (gesamte Ontogenese) kaum Informationen vor .
2. Streßphysiologische Untersuchungen konzentrierten sich auf die Reaktionen der Pflanzen auf abiotische Stressoren, Wirt- Parasit- Beziehungen wurden unter streßphysiologischer Sicht weniger untersucht.
3. Die primären Ursachen für die in Wirt- Parasit- Systemen zu beobachtenden zeitweiligen und dauerhaften Stimulierungen des Leistungsvermögens über das Maß gesunder Pflanzen hinaus sind nicht bekannt (weder auf physiologischer, biochemischer oder molekularbiologischer Ebene).
4. Die Wirkungen multipler Stressoren auf die Pflanze und deren Toleranzreaktionen darauf sind kaum untersucht. Eine daraus resultierende „Streßschwelle“ (Belastungsgrenze für Toleranzreaktionen) ist nicht bekannt.
5. Mathematische funktionale Zusammenhänge zwischen physiologischen/biochemischen Reaktionen (und damit Toleranzreaktionen) und morphologischen Merkmalen sind noch nicht abgeleitet und werden daher durch mathematische Modelle noch nicht widerspiegelt.
6. Toleranzmechanismen und -reaktionen werden in den Modellen, die der Schadensprognose oder der Simulation von Wirt- Parasit- Beziehungen zugrunde liegen, nicht widerspiegelt.

in der angewandten Forschung:

1. Diese Lücken ergeben sich aus den Erkenntnislücken der Grundlagenforschung.
2. Ein effektives und allgemeingültiges nutzbares Testsystem für Toleranzreaktionen steht noch nicht zur Verfügung.
3. Der Toleranzgrad der Sorten ist nicht bekannt.
4. Die Wechselwirkungen der Fähigkeit der Pflanzen zur Toleranz mit anderen Komponenten des integrierten Pflanzenschutzes (Pflanzenschutzmittelanwendung, biologische Bekämpfungsverfahren, kulturtechnische Maßnahmen, Resistenz u.a.) sind noch nicht bekannt.
5. Eine Prognose von Toleranzreaktionen ist unter praktischen Bedingungen noch nicht möglich. Dies ist aber eine Voraussetzung für eine Nutzung im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes.
6. Ausschließliche Toleranzinduktoren und der günstigste Zeitpunkt für ihre Anwendung unter verschiedensten Bedingungen sind noch nicht bekannt.

7. Der Nutzen eines toleranzorientierten Pflanzenschutzverfahrens (z.B. über Nachweis einer Einsparung an Pflanzenschutzmitteln, von Mehrerträgen usw.) ist gegenwärtig noch nicht kalkulierbar.

Ein generelles Problem bei der Umsetzung eines auf dem interaktionistischen Streßkonzept begründeten Toleranzmodelles ist folgende Wissenslücke: Wenn infolge der Selektion eine begrenzte Folge von allgemeingültigen Mechanismen entwickelt wurde, um auf einen Stressor zu reagieren und somit also möglichst viele Streßreaktionen den gleichen Mechanismus haben, ist das Erfassen der Streßreaktion sowie der Ressourcenverfügbarkeit und damit der Toleranzfähigkeit vereinfachbar und vorhersagbar. Wenn aber die Arten jeweils sehr spezifisch auf Streß reagieren und jede Streßreaktion aus verschiedenen Perspektiven bewertet werden muß, ist eine Bewertung und Vorhersage erheblich komplizierter und möglicherweise praktisch nicht zu lösen. Der gegenwärtige Wissensstand erlaubt es noch nicht, diese Kardinalfrage eindeutig zu beantworten. Die aufgezeigten wesentlichen Lücken in Grundlagenforschung und angewandter Forschung führen dazu, daß gegenwärtig noch kein praktisch realisierbares Verfahren zur Nutzung der Toleranzfähigkeit im Pflanzenschutz zur Verfügung steht.

Schlußfolgerungen

Die Untersuchung von Toleranzreaktionen und -mechanismen war bisher hauptsächlich Arbeitsgebiet der Streßphysiologie und konzentrierte sich vorrangig auf die Untersuchung der Toleranz gegenüber abiotischen Streßfaktoren. Wirt- Parasit- Beziehungen wurden bisher unter dem Aspekt streßinduzierter Toleranzreaktionen kaum untersucht. Seit Beginn der 90-Jahre widmete sich die Pflanzenzüchtung in stärkerem Maße der Untersuchung von Toleranzreaktionen, allerdings ebenfalls überwiegend unter Betrachtung abiotischer Stressoren. Toleranzreaktionen in Wirt- Parasit- Beziehungen wurden bisher von anderen Arbeitsgruppen, soweit aus der Literatur ersichtlich, nur unter dem Aspekt einer Toleranzinduktion durch Resistenzinduktoren oder Mykorrhizisierung untersucht. Erheblicher Mangel ist die fehlende interdisziplinäre Bearbeitung der Thematik. So wurden von anderen Disziplinen erarbeitete nutzbare Ansätze, wie das allgemeine Adaptationssyndrom oder noch besser, interaktionistische Konzepte auf Wirt- . Parasit- Beziehungen von der Pathophysiologie noch nicht angewandt. Positive Effekte eines als Stressor wirkenden Schaderregerbefalls wurden bisher von der Betrachtung ausgeklammert. Schaderregerbefall wurden lediglich negative Wirkungen zugeschrieben. Gerade ein interaktionistische Konzept entspricht aber dem dynamischen und wechselseitigen Charakter von Wirt- Parasit- Beziehungen und würde neben der Möglichkeit der Adaptation an den Stressor auch die Möglichkeit des Gewinnes für die Pflanze integrieren. Daß die Möglichkeit eines Gewinnes besteht, wurde gezeigt und denkbare Nutzungsmöglichkeiten für den Pflanzenschutz wurden abgeleitet. Weitere Veränderungen der ökonomischen und ökologischen Rahmenbedingungen für die landwirtschaftliche Produktion erfordern die Entwicklung intelligenter Pflanzenschutzkonzepte, welche neben herkömmlichen Verfahren des integrierten Pflanzenschutzes auch neue Lösungen unter bewußter Ausnutzung natürlicher Regelmechanismen beinhalten. Dies verdeutlichen z.B. die Bemühungen der chemischen

Industrie, neue Resistenzinduktoren zu entwickeln und auf den Markt zu bringen (z.B. Ciba : Bion, Bayer: Name des Produktes noch nicht bekannt). Die Ausnutzung des Toleranzvermögens der Pflanzen, insbesondere gegenüber Pflanzenkrankheiten und Schädlingen, kann zu einem wichtigen Instrumentarium des integrierten Pflanzenschutzes werden. Die theoretischen Möglichkeiten, die einer Ausnutzung des Toleranzvermögens der Pflanzen innewohnen, können gegenwärtig aber noch nicht einer praktischen Nutzung zugeführt werden.

Die bei den Forschungsarbeiten an Institut für integrierten Pflanzenschutz der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Kleinmachnow entdeckte Auslösung von zeitweiligen oder manifeste Stimulierungsreaktionen, welche nicht nur einzelne Teile einer Pflanze, sondern die Bilanz der gesamten Pflanze betreffen und ertragswirksam sind, wurde lt. Literatur bisher mit einer Ausnahme (Blattläuse) für Wirt- Parasit- Beziehungen nicht beschrieben. Die Erforschung der auslösenden Mechanismen kann Innovationsquelle z.B. für die Entwicklung von Toleranzinduktoren sein. Damit wird vom Institut für integrierten Pflanzenschutz ein bisher neues Gebiet bearbeitet. Am Institut wurde ein Testsystem entwickelt. Dieses ermöglichte die Ableitung eines, voraussichtlich auch unter praktischen Bedingungen, einfach zu handhabenden Toleranzindikators. Bisher häufig zum Nachweis von Toleranz genutzte Methoden (Photosynthesemessung, Enzymaktivitätsbestimmungen, Bestimmung von Streßmetaboliten) sind auf dem Feld und im größeren Umfang kaum effektiv durchführbar. Zum Nachweis der Gültigkeit des aus Versuchen unter Semifreilandbedingungen abgeleiteten Toleranzindikators und damit letztlich anwenderfreundlichen Nutzbarmachung des Testsystems sind jedoch die Einbeziehung mathematischer Modellierungsverfahren und die Prüfung unter Freilandbedingungen erforderlich. Aus den bisher zusammengetragenen Kenntnissen können als mögliche relevante Anwendungsgebiete für die Toleranz in Wirt- Parasit- Beziehungen abgeleitet werden: Pflanzenzüchtung, Induktorenanwendung, Pflanzenschutzmittelanwendung, Schadensprognose und Gentechnik. Im Rahmen der Anwendungsgebiete Pflanzenzüchtung und Induktorenanwendung könnte die Toleranz zur Schließung von Bekämpfungslücken mit genutzt werden. Aufgrund der vorhandenen Forschungslücken in Grundlagen- und angewandter Forschung ist eine Umsetzung der verschiedenen Einsatzmöglichkeiten innerhalb der genannten Anwendungsgebiete aber noch nicht möglich. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ist es aufgrund der lückenhaften Kenntnisse nicht einmal möglich, quantifizierte Aussagen zum Nutzen der Toleranz und ihrer Induktion unter verschiedenen Bedingungen abzuleiten. Eine interdisziplinäre Bearbeitung der Thematik ist dringend erforderlich.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. F. Klingauf, Präsident der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Braunschweig und Herrn Dr. R. Petzold, Leiter des Referates Pflanzenschutz des Bundesministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten in Bonn danke ich für die kritischen Diskussionen zum Thema und die gegebenen Anregungen, die zur Entstehung dieses Artikels führten. Herrn Prof. Burth, Leiter des Institutes für integrierten Pflanzenschutz in Kleinmachnow danke ich für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur:

- [1] H.J. Aust, H. Bochow, H. Buchenauer, F. Klingauf, P. Niemann, R. Petzold, H.M. Pöhling, H. Scheinflug, F. Schönbeck: Glossar Phytomedizinischer Begriffe. In: Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft, Bd. 3, 2. erg. Auflage, Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer (1993).
- [2] P.G. Ayres, 11. Growth responses induced by pathogens and other stresses. In: Responses of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 227- 248(1991).
- [3] C. Bowler, L. Sloaten, S. Vandenbranden, R. De Rycke, J. Botterman, C. Sybesma, M. Van Montagu, D. Inzé, EMBO J. 10, 1723- 1732 (1991).
- [4] U. Burth, B. Freier, Nachrichtenbl. Pflanzenschutzd. 48, 10- 13 (1996).
- [5] D.D. Clarke: Tolerance of parasitic infection in plants. In: Eds.: R.K.S. Wood, G.J. Jellis: Plant Diseases. Infection, damage and loss. Blackwell Scientific Publications . Oxford, Boston Melbourne 19- 127 (1984).
- [6] M.J. Dalling, G. Bolland, J.H. Wilson, Aust.J. Plant Physiol. 3, 721- 730 (1976).
- [7] J.M. Daly, The carbon balance of diseased plants: changes in respiration, photosynthesis and translocation. In: R. Heitefuss, P.H. Williams: Physiological Plant Pathology, new Series Vol. 4, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 450- 479, 1976.
- [8] E. Davies, Plant cell Environ. 10, 623- 631, 1987.
- [9] P.G.M. De Wit, Specificity of active resistance mechanisms in plant fungus interactions. In: Fungal Infection of Plants (C.F. Pegg, P.G. Ayres eds.), Cambridge Univ. Press, 1- 24 (1987).
- [10] R.E. Dickson, J.G. Isebrands, 1. Leaves as regulators of stress responses. In: Responses of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 3-34 (1991).
- [11] N. Doke, Y. Ohashi, Physiol. Mol. Plant Pathol. 32 , 163- 175 (1988).
- [12] N. Doke, Y. Miura, H.-B. Chai, K. Kawakita, Involvement of active oxygen in induction of plant defense response against infection and injury. In: (Eds.) E.J. Pell and K.L. Steffen. Active Oxygen/Oxidative Stress and Plant Metabolism. American Soc. Plant Physiol., Rockville, M.D. 1991.
- [13] E.E. Farmer, C.A. Ryan, Trend Cell Biol. 2, 236- 241 (1992).
- [14] J.F. Farrar, D.H. Lewis, 6. Nutrient relations in biotrophic infections. In: G.F. Pegg , P.G. Ayres (eds.) Fungal infection of plants. Cambridge University Press, New York, Melbourne, 92- 132
- [15] I.B. Ferguson, B.K. Droback, Hort Sci. 23, 262-266 (1988).
- [16] J.N. Gallagher, P.V., Biscoe, R.K. Scott, Journal of Applied Ecology 12 , 319- 336 (1975).
- [17] V. Garbe, G. Bartels, Pflanzenschutzpraxis 3, 7-9 (1995).
- [18] R.E. Gaunt, Phytopathology 71, 915- 916 (1981).
- [19] R.E. Gaunt, A.C. Wright, Plant Pathology 41, 688- 701 (1992).
- [20] E. Gäumann: Pflanzliche Infektionslehre. Verlag Birkhäuser Basel (1951).
- [21] A.S. Gupta, J.L. Heinen, A.S. Holaday, J.J. Burke, R.D. Allen, Proc. Nat. Acad. Sci. USA 90, 1629- 1633 (1993).
- [22] L. L. Handley, E. Nevo, J.A. Raven, R. Martinez- Carrasco, C.M. Scrimgeour, H. Pakniyat, B.P. Forster, J. Exp. Bot. 45 (280), 1661- 1663 (1994).

- [23] R. Heitefuß : Pflanzenschutz. Grundlagen der praktischen Phytomedizin. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York, 2. Auflage, 1987.
- [24] C.F. Hodges, L.W. Colemann, Plant Physiol. 75, 462- 465 (1984).
- [25] B. Jahn: Untersuchungen zur Wechselwirkungzwischen Getreidelaus (*Macrosiphum avenae* (Fabr.)) und Weizenpflanze unter besonderer Berücksichtigung des N- Stoffwechsels. Dissertation MLU Halle - Wittenberg 1984.
- [26] C.G. Jones, J.S. Coleman: 12. Plant Stress and Insect herbivory: toward an integrated perspective. In: Responses of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 249- 280 (1991).
- [27] H. Kehlenbeck: Zur Ertragsbildung induziert resistenter Wintergerste und Erbsen nach Mehlnaubefall. Dissertation Universität Hannover 1993.
- [28] H. Kehlenbeck, C. Krone, E.-C. Oerke, F. Schönbeck Z. Pflkrankh. Pflschutz 101 ,11- 21 (1994).
- [29] G. Kral: Zur Toleranz von Sommergerste gegenüber *Erysiphe graminis* und *Rhopalosiphum padi* und anderen Sreßfaktoren. Dissertation Universität Hannover 1993.
- [30] W.Larcher: Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart, 5. Auflage, 1994.
- [31] G. Lauenstein: Weitere Bemerkungen zur Verwendung der Begriffe " Resistenz" und "Toleranz" von Sorten gegenüber dem Befall mit Schaderregern. Vortrag auf der 16. Arbeitstagung der Fachreferenten für Pflanzenschutz in Ackerbau und Grünland , Jessern 1992.
- [32] Y.Y.Leshem, Can J. Bot. 62 , 2943- 2949 (1984)
- [33] Y.Y.Leshem, Physiol. Plant. 69, 551-554 (1987)
- [34] Y.Y. Leshem, A.H. Halevy, C. Frenkel, Processes and Control of Plant Senescence. Elsevier, Amsterdam. 1986.
- [35] Y.Y.Leshem, R. Avtalion, R. Agasi, H. Gotlieb, D. Bach: Manifestations of mechanical stress in membranes, a prospective hypothesis of endogenous vs. expression of exogenous stress signalling. IN: Eds. M.B. Jachson and C. Black. Interacting Stresses on plants in a changing climate. NATO advanced Research Workshop, Springer Verlag , Berlin 1993.
- [36] J. Levitt: Responses of plants to environmental stress. 2. Edit. Acad. Press, New York, London, 1980.
- [37] G.D. Lyon, T. Reglinski, A.C. Newton, Plant Pathology 44, 407-427, (1995).
- [38] B.D. McKersie, Y. Chen, M. De Beus, S.R. Bowley, C. Bowler, D.Inzé, K. D'Halluin, J. Boterman, Plant Physiol. 103, 1155- 1163 (1993).
- [39] B.D. McKersie, Y.Y. Leshem: Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London 1994.
- [40] G. Michael, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 97, 151- 165 (1984).
- [41] G. Michael, H. Beringer, The role of hormones in yield formation. In: Physiological Aspects of crop productivity, International Potash Institute, Bern 1980, 85-116 (1980).
- [42] H.A. Mooney, W.E. Winner, E.J. Pell, E. Chu, Responses of Plants to Multiple Stresses. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 422 S. (1991).

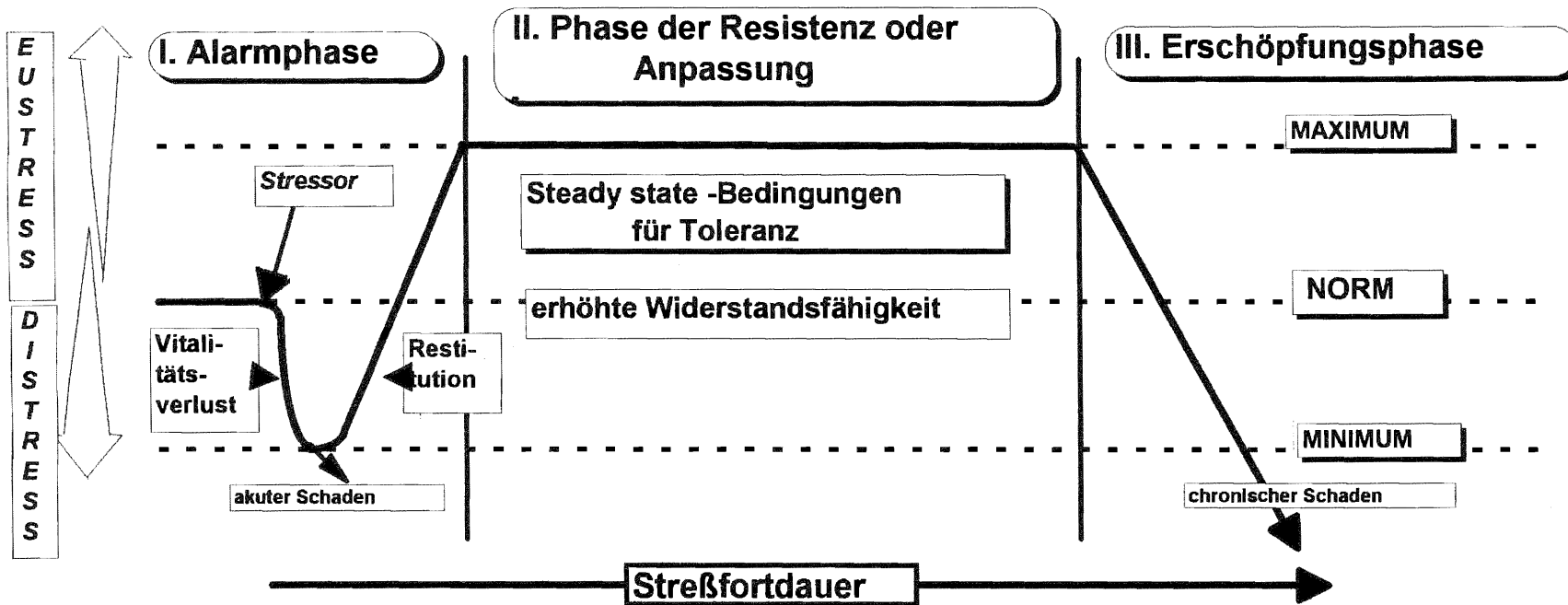
- [43] A.J. Murray, P.G. Ayres, *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 29, 271- 277 (1986).
- [44] J. S. Pate, D.B. Layzell: Carbon and nitrogen partitioning in the whole plant- a thesis based on empirical modeling. In: J.D. Bewley (Ed.), *Nitrogen and carbon metabolism. Proc. Symp. Physiol. Biochem of Plant Productivity*, Calgary 1980, Nijhoff/ Junk Publ., The Hague, Boston, London, 95- 134 1981.
- [45] B. Parthier, *J. Plant Gr. Reg.* 9 , 57- 63 (1990).
- [46] J. Pell, E. Dann,. Multiple Stress- induced foliar senescence and implications for whole- plant longevity In: *Responses of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 189- 204(1991).
- [47] N.S.Price, R.W. Roncadori, R.S. Hussey, *Plant Pathology* 44, 597- 604(1995).
- [48] D.Schlee. *Ökologische Biochemie*. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart, New York 1992.
- [49] F. Schönbeck, U. Steiner, T. Kraska, *Z. Pflkrankh. Pflschutz.* 100 , 541- 557 (1993).
- [50] P. Seidel : *Untersuchung der Grundlagen der Schadwirkung von Drechslera teres (Sacc.) Shoemaker im N- Stoffwechsel der Sommergerste*. Berlin, AdL DDR, Dissertation 1989.
- [51] P. Seidel, *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz*, 27, 471- 477 (1991).
- [52] P. Seidel, *Z. Pflkrankh. Pflschutz* 99 , 29- 38 (1992).
- [53] P. Seidel: The responses of plants to compensate the damage caused by pathogenic fungi. In: *Proceedings of the 10th International Symposium on Systemic Fungicides and Antifungal Compounds*, (Eds.) H. Lyr., C. Polter, *Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft*, Bd.4,Eugen Ulmer Verlag Stuttgart 1993.
- [54] P. Seidel, *Arch. Phytopath. Pflschutz* 29, 507- 521 (1995).
- [55] P. Seidel, *Arch. Phytopath. Pflschutz*, 30 ,53-66 (1995).
- [56] P. Seidel: Yield stimulation by pathogens? In: *Modern Fungicides and Antifungal Compounds*, *Proceedings of the 11th International Symposium on Systemic Fungicides and Antifungal Compounds* May 14- 19 1995 in Reinhardsbrunn (Eds.) H. Lyr., P.E. Russel, H. Sisler, Intercept, Andover, 273- 280(1996).
- [57] P. Seidel, *Arch. Phytopath. Pflschutz* (1996 im Druck).
- [58] P. Seidel, *Nachrichtenbl. Pflanzenschutzd.* 48(3), 52- 59, (1996).
- [59] P. Seidel, A.-M. Détrie, *Arch. Phytopath. Pflschutz* 29, 491- 505 (1995)
- [60] P. Seidel, A.-M. Détrie: Effects of inducers of resistance on yield developmental process. In: *Modern Fungicides and Antifungal Compounds*, *Proceedings of the 11th International Symposium on Systemic Fungicides and Antifungal Compounds*. held in May 14- 19th 1995 in Reinhardsbrunn, (Eds.) H.Lyr., P.E. Russel, H. Sisler, Intercept, Andover , 539- 547(1996).
- [61] H. Selye, *Nature* 138 , 32-34 (1936).
- [62] J.H. Sharpe, E.J. Rykiel, 10. *Modelling Integrated Response of plants to multiple stresses*. In: *Responses of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, Inc. New York, London, Tokio, 205- 223 S. (1991)
- [63] F.W. Snyder, G.E. Carlson, *Adv. in Agronomy* 37, 47-72 (1984).
- [64] T. Shiraishi, T. Yamada, H. Oku, H. Yoshioka: Suppressor production as a key factor in fungal pathogenesis. In: S.S. Patil, S. Ouchi, D. Mills, C. Vance (Eds.), *Molecular strategies of*

- pathogenesis and host plants. Springer Verlag New York, Berlin, Heidelberg, 151-162, 1991.
- [65] V. Stoy: Grain filling and the properties of the sink. In: Physiological Aspects of crop productivity, International Potash Institute, Bern 1980, 65- 76 (1980).
- [66] G. J. Taylor, Plant Physiol. Biochem. 27, 650-611 (1989).
- [67] D.R. Walters, New Phytol. 101, 695- 705 (1985).
- [68] J. Wittmann, F. Schönbeck, Z. Pflkrankh. Pflschutz. 102 , 407- 415 (1995).
- [69] D.Zoeger,D.Beyersmann,M.Hagemann,L.Rensing, Naturwissenschaftliche Rundschau 45, 1992, 9- 17.
- [70] Brockhaus Enzyklopädie, F.A. Brockhaus Verlag Mannheim , 19. Auflage 1986.

Abbildungslegenden

Abb. 1: Allgemeines Adaptationssyndrom. Phasenmodell der möglichen Reaktionen von Organismen auf das Einwirken von Stressoren [nach 30, 39].

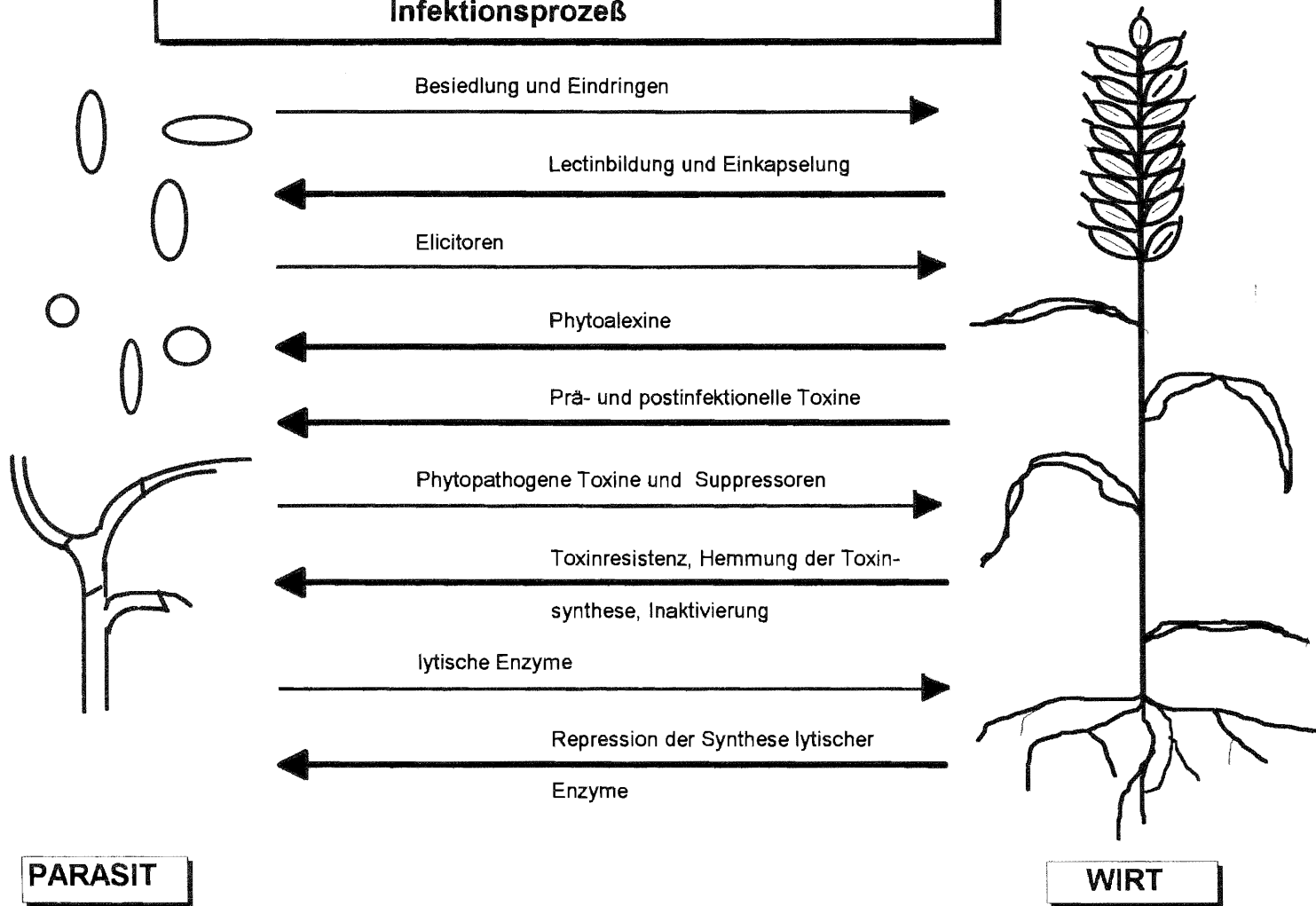
Abb. 2: Mögliche Wechselwirkungen zwischen Wirt und Parasit während des Infektionsprozesses [nach 48, 64] .



ALLA

Seite 6, 100/101

Wechselspiel zwischen Wirt und Parasit im Infektionsprozeß



Die **Berichte** aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft erscheinen seit 1995 in zwangloser Folge. Bisher sind erschienen:

- Heft 1, 1995 Sachverständigengutachten zur Genehmigung von Weihnachtsbaumkulturen (in Landschaftsschutzgebieten) unter Berücksichtigung von Herbizideinsätzen bzw. mechanischen oder kulturtechnischen Verfahren zur Unkrautbekämpfung und deren Folgewirkungen auf den Naturhaushalt. Dr. Gerd Heidler 100 S.
- Heft 2, 1995: Liste der zugelassenen Pflanzenschutzmittel (Stand: 1. Januar 1995). Bearbeitet von Dr. Achim Holzmann und Andreas Spinti, 63 S.
- Heft 3, 1995: Rechtliche Regelungen der Europäischen Union zur Prüfung und Zulassung von Pflanzenschutzmitteln und Wirkstoffen (Richtlinien, Verordnungen, Entscheidungen und Protokolle) (Stand: 1. Juni 1995). Bearbeitet von Dr. Jörg-Rainer Lunde, 233 S.
- Heft 4, 1995: Verzeichnis der Wirkstoffe in zugelassenen Pflanzenschutzmitteln (ehemals Merkblatt Nr. 20), (Stand: November 1994). Bearbeitet von Dr. Günter Hoffmann, 86 S.
- Heft 5, 1995: Spritz- und Sprühgeräte für Flächenkulturen
Auszug aus der BESCHREIBENDEN PFLANZENSCHUTZLISTE -Teil Geräte-.
Bearbeitet von Dr.-Ing. Heinz Ganzelmeier, Sabine Gebauer, Hans-Joachim Wehmann und Siegfried Rietz, 170 S.
- Heft 6, 1995: Information Exchange and Prior Informed Consent (PIC) Procedure in the Export and Import of Pesticides in the Framework of the FAO Code of Conduct.
Bearbeitet von Dr. Achim Holzmann, 111 S.
- Heft 7, 1995: Workshop Integrated Pest Management. November 2nd 1995, Kleinmachnow.
Bearbeitet von Dr. Holger Beer, 39 S.
- Heft 8, 1995: Art und Menge der in der Bundesrepublik Deutschland abgegebenen und der exportierten Wirkstoffe in Pflanzenschutzmitteln (1987-1994). Ergebnisse aus dem Meldeverfahren nach § 19 des Pflanzenschutzgesetzes.
Bearbeitet von Dr. Hans-Hermann Schmidt, Dr. Achim Holzmann und Edelgard Adam, 65 S.
- Heft 9, 1995: Arbeitsschutz und Arbeitssicherheit im öffentlichen Dienst (Stand: Juni 1995).
Dirk Altwien, 16 S.
- Heft 10, 1996: Zur Umsetzung biometrischer Verfahren in SAS mit Beispielen aus dem Pflanzenschutz.
Dr. Eckard Moll, 185 S.
- Heft 11, 1996: Liste der zugelassenen Pflanzenschutzmittel (Stand: 1. Januar 1996)
Bearbeitet von Dr. Achim Holzmann und Andreas Spinti, 63 S.
- Heft 12, 1996: Methodische Anleitung zur Bewertung der partiellen Resistenz und die SAS - Anwendung RESI. Dr. Eckard Moll, 60 S.
- Heft 13, 1996: Saatgutbehandlung von Getreide und Beschreibende Liste - Beizgeräte (Stand: Dezember 1995). Bearbeitet von Dr. Helmut Ehle, Dr. Günter Menschel, Dr. Wolfgang Radtke, Siegfried Rietz, Friedrich-Otto Ripke, 48 S.
- Heft 14, 1996: Die SAS-Anwendung FELD_VA-konstruktion des Lageplanes und der varianzanalytischen Auswertung ein- bis dreifaktorieller Feldversuche. Dr. Eckard Moll, 43 S.
- Heft 15, 1996: Dokumentation der Forschungsvorhaben - Forschungsaufgaben der BBA unter besonderer Berücksichtigung ihrer „Drittmittelforschung“ - laufende Vorhaben der BBA, Stand Januar 1996.
Dr. Holger Beer, Dr. Heinrich Brammeier, 145 S.
- Heft 16, 1996: Assessing Volatilization of Pesticides: A comparison of 18 Laboratory Methods and a Field Method. Bearbeitet von Ulrike Walter, Dr. Matthias Frost, Garnet Krasel, Prof. Dr. Wilfried Pestemer, 44 S.
- Heft 17, 1996: Fachgespräch zur Statistik in der Ökotoxikologie, 26.-27. September 1995, Braunschweig
Bearbeitet von Dr. Gerd Joermann, Herbert Köpp, Dr. Christine Kula, 34 S.