

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für integrierten Pflanzenschutz, Kleinmachnow

Pflanzliche Toleranz gegenüber Streß – eine ungenutzte Reserve im Pflanzenschutz?

Tolerance responses of plants to stress – an unused reserve in plant protection?

Von Petra Seidel

Zusammenfassung

Toleranzreaktionen von Pflanzen sowie Toleranzeigenschaften von Sorten und Kulturen sind wenig erforscht. In Anbetracht sich verändernder ökologischer und ökonomischer Rahmenbedingungen für die Landwirtschaft werden die verringerte Anwendung von Pflanzenschutzmitteln und die Ausnutzung natürlicher Regelmechanismen eine zunehmende Rolle spielen. Eine Möglichkeit dazu ist die pflanzliche Toleranz. Die Zusammenhänge zwischen Streßreaktion, Toleranz, Ertrag und Leistungsvermögen werden erläutert. Mögliche, bisher kaum genutzte Anwendungsgebiete für tolerante Pflanzen werden aufgezeigt und Ansatzpunkte für innovative Forschungen mit praktischer Orientierung abgeleitet.

Stichwörter: Toleranz, Resistenz, Leistungsvermögen, Induktoren, Züchtung, Befall-Schaden-Analyse

Abstract

Knowledge about tolerance responses of plants, the physiological causes of tolerance and the degree of tolerance of varieties and cultivars is insufficient.

Changes in ecological and economical conditions for agricultural production require a reduction in pesticide-usage and the more intensive use of natural mechanisms of plants to reduce losses. Tolerance of plants is one possibility to meet this demand. The relationship between stress responses, tolerance, yield and physiological productivity of plants are explained. Possibilities to use the capability of plants for tolerance are demonstrated and the source of innovation involved in plant tolerance research under practical view are discussed.

Key words: Tolerance, resistance, productivity, inducers, plant breeding, disease-loss assessment

Seit einer Reihe von Jahren stoßen die intensive landwirtschaftliche Produktion und hier insbesondere der chemische Pflanzenschutz auf kritische Betrachtung in der Bevölkerung. Überproduktion infolge zunehmender Intensivierung und gestiegenes Umweltbewußtsein, verbunden mit einer gewissen Zukunftsangst, lösten diese Prozesse, welche die Agrarpolitik zunehmend mitbestimmen, aus. Diese emotional verständlichen Reaktionen werden der Bedeutung der Landwirtschaft sowie des Pflanzenschutzes für die Versorgung der Bevölkerung und der Wirtschaft mit hochwertigen Produkten zu angemessenen Preisen und bei der Sicherung der natürlichen Lebensgrundlagen sowie bei der Pflege unserer Kulturlandschaft nicht gerecht. Die bisherige, die Entwicklung der Menschheit wesentlich bestimmende Funktion der Landwirtschaft zur Sicherung der Ernährung wird bei so einseitiger Betrachtung völlig außer acht gelassen. Dennoch läßt sich dieser Akzeptanzkrise eine positive Seite abgewinnen. Sie führt die Notwendigkeit vor Augen, bisher unberück-

sichtigte Aspekte zu erkennen und einer Nutzung im Sinne umweltgerechter Produktionsweisen zuzuführen und ist damit interessante Herausforderung an die Agrarforschung. Vor diesem Hintergrund gewinnen die seit längerem bekannten Verfahren des integrierten Pflanzenschutzes an Bedeutung. Das bedeutet aber nicht nur die sinnvolle Einbeziehung altbekannter ackerbaulicher Erfahrungen und kulturtechnischer Maßnahmen sowie biologischer Methoden, sondern in zunehmendem Maße auch die bewußte Ausnutzung natürlicher Regelmechanismen. Um solche natürlichen Regelmechanismen auszuschöpfen, müssen zunächst einmal ihre Ursachen, ihre Funktion und die Bedingungen für ihr Wirksamwerden bekannt sein. Dies darf sich nicht nur auf die Schaderreger (Insekten, Pilze, Viren, Bakterien) und Nützlinge, sondern muß sich auch auf die Pflanzen beziehen. Letzteres wurde in der Vergangenheit unzureichend berücksichtigt, wie zum Beispiel die Fähigkeit der Pflanze, durch abiotische oder biotische Streßfaktoren verursachte Wirkungen auszugleichen, d. h. sie zu tolerieren. Gerade hier liegen jedoch Reserven. Ziel eines modernen Pflanzenschutzes ist die Erhaltung der Leistungsfähigkeit der Pflanzen und weniger die Eliminierung der Schaderreger. Voraussetzung für eine gezielte Umsetzung dieser Forderung ist die Kenntnis der Mechanismen, die zum Erhalt der pflanzlichen Leistungsfähigkeit unter Streß aktiviert werden.

Allgemeine Grundlagen und Zusammenhänge

Der Streßbegriff

Das in der Alltagssprache so geläufige Wort Streß wird oftmals sowohl für die äußere Belastung im Sinne eines Störreizes als auch für die innere Reizantwort verwendet (SCHLEE, 1992) und beides ist daher als allgemeine Definition für den Ausdruck „Streß“ zugelassen (ZOEGER et al., 1992). Eigentlich müßte zwischen dem externen Streß („stress“) als Belastungsfaktor („Stressor“, „Streßfaktor“) und der inneren Belastungsfolge („strain“) nach LEVITT (1980) unterschieden werden. Der Befall einer Pflanze mit Schaderregern stellt für diese gleichfalls einen Streß dar. Untersuchungen zur Reaktion von Pflanzen auf Streß werden zumeist hinsichtlich des Wirkens abiotischer Stressoren gemacht. Eine Wirt-Parasit-Beziehung als Interaktion und Fließgleichgewicht zweier Lebewesen stellt ein spezifisches Beziehungsgefüge dar. Trotzdem finden grundsätzlich ähnliche Reaktionen wie nach Einwirken abiotischer Stressoren statt. Diese werden unter der Bezeichnung „Allgemeines Adaptationssyndrom“ beschrieben. Im Rahmen dieses Syndroms laufen folgende Reaktionen ab (LARCHER, 1994; SCHLEE, 1992): Der Stressor versetzt den Organismus in den Alarmzustand, was zunächst eine Vitalitätsminderung bedeutet (Phase I). Dem schließt sich nach einer kurzen Restitutionsphase eine Widerstandsphase (Phase II) an, welche neben Abwehrreaktionen auch Toleranzreaktionen einschließt.

lich von Leistungssteigerungen der Pflanze umfaßt, mit dem Ziel einer Anpassung an den Stressor. Nur wenn diese Anpassung nicht erfolgt, tritt die Pflanze in die Erschöpfungsphase (Phase III) ein, verbunden mit irreversiblen Schädigungen.

Toleranz und Resistenz – zwei verschiedene Komponenten

Die Vitalität und Überlebensfähigkeit von Pflanzen unter Streß können u. a. auf zwei Wegen beeinflußt werden (s. Abb. 1). Zum einen über eine Abwehr des Schaderregers und/oder Reduktion der Befallsstärke. Das wäre der Fall bei einer resistenten Pflanze, nach Resistenzinduktion oder nach einer Pflanzenschutzmittelapplikation. Zum anderen kann die Vitalität auch durch eine Verringerung der durch die Krankheit verursachten Schäden erhöht werden. In diesem Fall würde man von einer Toleranzreaktion oder einer Toleranzinduktion sprechen.

Zur Differenzierung zwischen Resistenz- und Toleranzreaktionen sind die Definitionen für Resistenz bzw. Toleranz hilfreich.

Resistenz ist die grundsätzliche Befähigung eines Organismus, den Angriff eines potentiellen Schadfaktors bis zu einem bestimmten Grade abzuwehren oder der Wirkung eines schädigenden Agens zu widerstehen (AUST et al., 1991).

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 (AUST et al., 1991).

Resistenz ist also gegen den Schaderreger oder die von ihm abgeordneten Stoffe gerichtet und äußert sich z. B. in einer verringerten Befallsstärke. Toleranz hingegen bedeutet einen geringeren Schaden oder eine geringere Beeinträchtigung des Leistungsvermögens im Vergleich zu intoleranten Pflanzen bei gleicher Befallsstärke. Zur

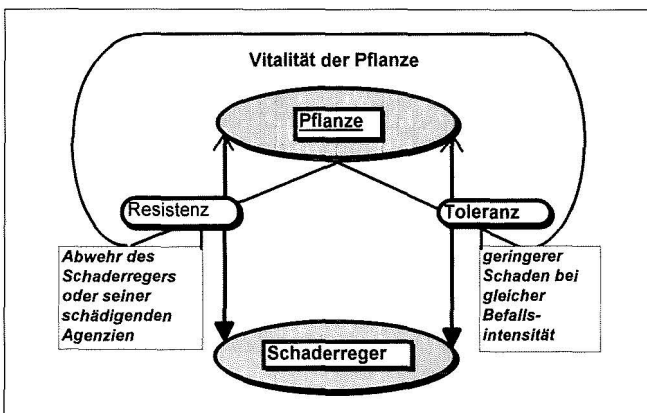


Abb. 1. Resistenz und Toleranz, zwei verschiedene Reaktionsmöglichkeiten von Pflanzen in Wirt-Parasit-Beziehungen.

Erfassung von Toleranz ist es erforderlich, Schaden und Leistungsvermögen unter Ausschuß des Einflusses der Komponente Befallsstärke zu bewerten.

Der durch eine Krankheit verursachte Schaden ist gemäß seiner Definition jede Reduktion an Menge oder Qualität des Ertrages (s. Abb. 2). Der Ertrag aber ist eine ökonomische Größe und widerspiegelt nur einen Teil des von der Pflanze produzierten biologischen Ertrages (Gesamtsubstanz). Seine Höhe wird im Verlauf des Ertragsbildungsprozesses bestimmt. Der Ertragsbildungsprozeß ist wiederum durch das physiologische Leistungsvermögen charakterisiert. Veränderungen im physiologischen Leistungsvermögen sind ertragswirksam, wie enge Korrelationen zwischen bestimmten, signifikant veränderten physiologischen Parametern und dem Ertrag belegen (SEIDEL, unveröffentlicht). Was aber zeichnet eine tolerante Pflanze aus?

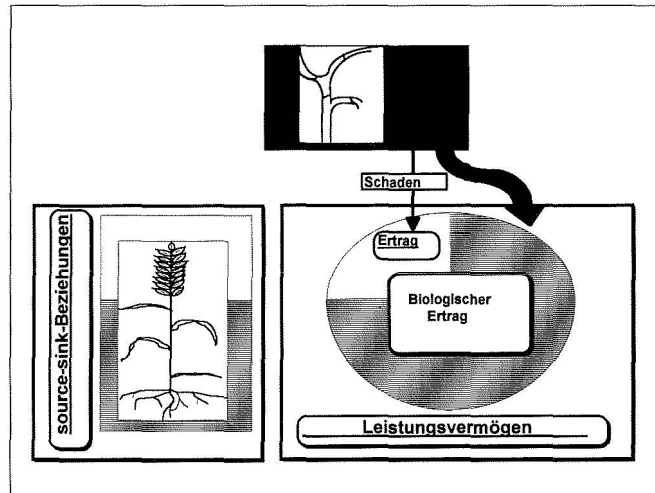


Abb. 2. Die Zusammenhänge zwischen Schaden, Ertrag, Ertragsbildungsprozeß und Leistungsvermögen.

Bewertungskriterien für den Nachweis von ertragswirksamen Toleranzreaktionen

Bewertungskriterien für Toleranzreaktionen sind:

- In toleranten Pflanzen können durch äußere Einwirkungen ausgefallene Source- oder Sink-¹⁾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, 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.

Hieraus ist ersichtlich, daß die alleinige Betrachtung des Ertrages zur Beurteilung von Toleranz wichtige Kriterien unberücksichtigt lassen würde. Remobilisierbare Reserven werden von der Pflanze häufig nicht in dem Pflanzenteil angelegt, der den Menschen zur Ernte in Form des Ertrages interessiert. Bei Getreide z. B. spielt der Halm eine wichtige Rolle als Zwischenspeicher.

Toleranz und Kompensationsvermögen in Wirt-Parasit-Beziehungen und neue Aspekte der Toleranz

Die Toleranz bedingt lt. Definition eine geringere Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit im Vergleich zu weniger toleranten Pflanzen bei gleicher Befallsstärke. Toleranz liegt somit bereits vor, wenn sich der Schaden verringert oder das Leistungsvermögen in geringerem Grade beeinträchtigt wird. Soll gezeigt werden, daß eine Toleranzreaktion erfolgt, muß auf jeden Fall eine Schadensminderung oder geringere Beeinträchtigung des physiologischen Leistungsvermögens nachgewiesen werden. Im günstigsten Fall würden diese Toleranzreaktionen zu einem völligen Ausgleich, zu einer Kompensation der stressorbedingten Schäden führen.

¹⁾ Komponenten der Source-Sink-Beziehungen sind: 1. Source-Orte der Stoffherzeugung, 2. Sink-Orte des Stoffverbrauchs, 3. Stoffflux zwischen Source und Sink.

Es konnte gezeigt werden, daß Toleranzreaktionen in verschiedenen Wirt-Parasit-Beziehungen auftreten (l. c. SEIDEL, 1996 a). Die Schadensminderung bis zur Kompensation ist jedoch nur ein Aspekt der Toleranz.

In Untersuchungen an kompatiblen Wirt-Parasit-Systemen hatte sich gezeigt, daß die Pflanzen die Wirkungen durch Schaderreger nicht nur ausgleichen, d. h. kompensieren, sondern daß ihr Leistungsvermögen über das Maß befallsfreier Pflanzen hinaus stimuliert wird (JAHN, 1984; SEIDEL, 1989; SEIDEL, 1993; SEIDEL, 1996 a). Kurzzeitige Leistungssteigerungen befallener Pflanzen über das Maß gesunder Kontrollpflanzen hinaus werden häufig beschrieben. Zumeist wird über einen Anstieg von Photosynthese, Transpiration und deren Effektivität als „WUE (water use efficiency)“ berichtet (OERKE und SCHÖNBECK, 1990; SHTIENBERG, 1992). Diese Größen werden daher auch oft als Indikatoren für Toleranz erfaßt, da sie schnell und meßbar auf Stressoren reagieren (KRAL, 1993). Die Interpretation dieser Meßwerte ist aber keineswegs eindeutig. Entscheidender als die Nettophotosyntheserate ist die Effektivität der Photosynthese, die sich als ihr Verhältnis zur Respiration ausdrückt. Eine kurzzeitig gesteigerte Photosynthese ist zumeist von einer erhöhten Respiration begleitet, so daß keine wirksame Effektivitätssteigerung erfolgt. Es müssen also andere Parameter erfaßt werden. So ist es zur Erfassung von Toleranzreaktionen wichtig, zu zeigen, ob vor Streßbeginn angelegte Reserven für eine höhere verbleibende Leistung der Pflanzen während der Streßperiode genutzt werden (KRAL, 1993). Dies kann über Untersuchungen zum Baustoffwechsel erfolgen (KRAL, 1993). Toleranz beinhaltet jedoch nicht nur die Fähigkeit zur Nutzung angelegter Reserven, sondern auch die Fähigkeit zu ihrer Anlage. Das erfordert die Untersuchung von Source-Sink-Beziehungen (WITTMANN und SCHÖNBECK, 1995), z. B. in Tracer-Experimenten mittels Isotopeneinsatz. So wurde in früheren Untersuchungen mit dem Wirt-Parasit-System „Gerste-Drechslera teres (Netzfleckenkrankheit)“ die Stimulation physiologischer Prozesse festgestellt (SEIDEL, 1992). Die Stickstoffaufnahme (^{15}N) war für mehrere Wochen signifikant höher als die gesunder (nicht inokulierter) Pflanzen (s. Abb. 3). Hier passierte offensichtlich in dieser Zeit mehr als eine simple Kompensation, wie sie für mit Mehltau (obligater Parasit) befallene Getreidepflanzen häufig beschrieben wird. Bei Befall mit Mehltau gleichen befallsfreie Organe durch Leistungssteigerung die gesunkene Leistung der befallenen Pflanzenteile zeitweilig aus. Im Falle der Wirt-Parasit-Beziehung „Gerste – Drechslera teres“ konnte erstens gezeigt werden, daß das befallene Organ einen zusätzlichen Sink für N-Verbindungen darstellt. Der zur Applikation als Ammoniumnitratdünger verabreichte ^{15}N wurde in verstärktem Maße in die befallenen Organe transportiert. Die Pflanze reagierte auf den durch Entstehen eines zusätzlichen Sinks (be-

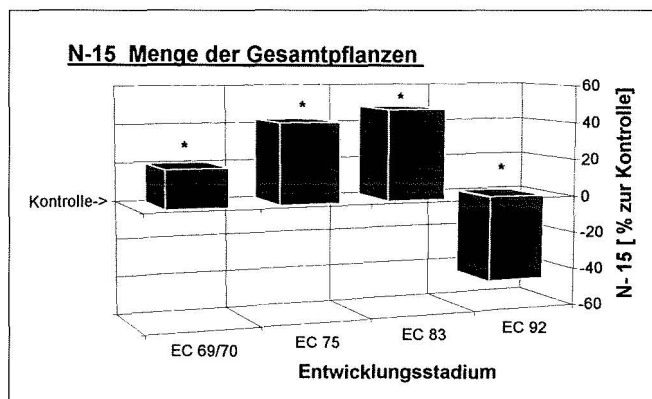


Abb. 3. Einfluß einer Inokulation der Blätter von Gerste mit dem Erreger der Netzfleckenkrankheit *Drechslera teres* (Sacc.) Shoemaker auf die Stickstoffaufnahme. (* – signifikante Wirkungen im Vergleich zur gesunden Kontrolle, $p \leq 0,05$).

fallenes Pflanzenteil) neben dem üblichen Hauptsink (Ähre/Körner) gestiegenen Bedarf mit einer erhöhten Stickstoffaufnahme (s. Abb. 3). Dieser Stickstoff wurde nicht nur verstärkt aufgenommen, sondern auch verstärkt in die o. g. Sinks transportiert (SEIDEL, 1989 und 1992). Es befanden sich also nicht nur einzelne Organe auf einem zeitweilig höheren Leistungsniveau, sondern die gesamte Pflanze, der gesamte Organismus, wie die ^{15}N -Mengen der Gesamtpflanze in Abb. 3 verdeutlichen. Damit befand sich der Organismus „befallene Gerstenpflanze“ offensichtlich in der Anpassungsphase II des oben beschriebenen allgemeinen Adaptationssyndroms und zeigte eine übliche Streßreaktion, die hier immerhin bis 3 Wochen nach der Inokulation anhielt (Abb. 3). Zur Reife der Pflanze war die ^{15}N -Menge in den Gesamtpflanzen signifikant reduziert.

Ohne Untersuchung der in der Pflanze vor der Ernte ablaufenden Prozesse und Bilanzierung über die gesamte Pflanze wäre diese Beobachtung nicht möglich gewesen, und man hätte nur den schädigenden Effekt der Netzfleckenkrankheit gesehen, nicht jedoch das Durchlaufen der klassischen Prozeßfolge des allgemeinen Adaptationssyndroms bis hin zur Phase III, Erschöpfung und chronische Schädigung, aber ohne Tod des Organismus. Obwohl in dieser Wirt-Parasit-Beziehung ganz spezifische Mechanismen und Wechselwirkungen stattfinden, die zwischem abiotischen Stressoren und der Pflanze nicht stattfinden können, findet eine typische Streßantwort statt.

Auch bei diesen zeitweiligen Stimulierungsreaktionen gibt es wieder eine enge Korrelation zwischen den signifikant veränderten physiologischen Parametern und dem Ertrag (SEIDEL, 1989). Sie waren somit ertragswirksam, auch wenn sie nicht bis zur Ernte an-

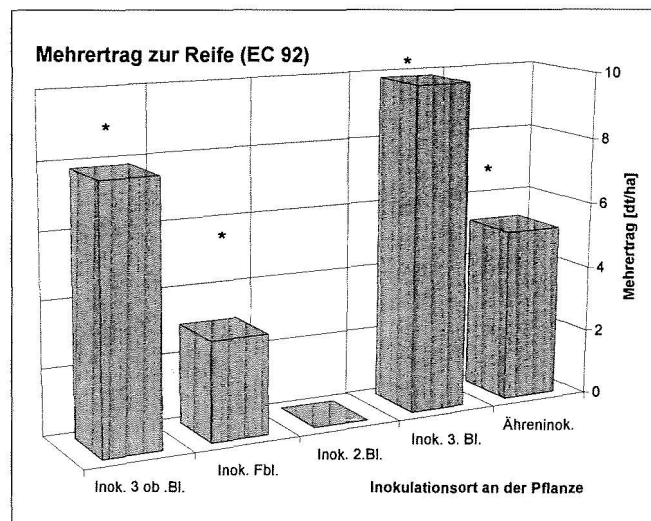


Abb. 4. Mehrerträge von Weizen nach Inokulation mit *Microdochium nivale* zu EC 57–59 in Abhängigkeit vom Inokulationsort (Nullinie = Niveau der befallsfreien Pflanzen (K); *** – signifikant zu K, $P \leq 0,05$; 3 ob. Bl. = 3 obere Blätter, Fbl. = Fahnenblatt; 2. Bl. = 2. Blätter; 3. Bl. = 3. Blätter).

dauerten. Solche zeitweiligen Stimulierungsreaktionen können auch durch einige chemische Substanzen ausgelöst werden (SEIDEL, 1996 a).

Einen besonderen Fall von Toleranzreaktionen stellt das Zustandekommen signifikanter Mehrerträge nach Befall von Weizen mit Blattläusen bei niedriger Abundanz (JAHN, 1984) und nach Inokulation von Weizen mit *M. nivale* zum Ende des Ährenschiebens dar (Abb. 4). Hier konnte also das gestiegene Leistungsvermögen bis zur Reife aufrechterhalten werden, der Eintritt in die Erschöpfungphase erfolgte nicht. Es erfolgte gewissermaßen eine Überkompensation, die Stimulierungsphase wurde manifestiert. Je nach Variante wären

das im *M. nivale*-Weizen-System (nach Hochrechnung auf Feldversuchsebene) 3-9 dt/ha Mehrertrag (Seidel, 1996 a). Die Ursachen hierfür sind noch nicht geklärt, es müssen aber Wirt-Parasit-Beziehungsspezifische Komponenten beteiligt sein. Nur aus einer Reaktion der Pflanze lassen sich diese Effekte nicht erklären. Wahrscheinlich spielen im Rahmen der Wirt-Parasit-Beziehung induzierte Veränderungen im Hormonspiegel der Wirtspflanzen eine Rolle.

Für Blattläuse ist nachgewiesen, daß sie den Cytokininspiegel ihrer Wirtspflanze beeinflussen (l. c. Jahn, 1984). Bei der Wirt-Parasit-Interaktion Weizen-*M. nivale* erfolgte dieser Nachweis noch nicht. Die bei Inokulation von Blättern oder Ähren mit *M. nivale* festgestellten Wirkungen deuten auf cytokininartige Effekte hin (SEIDEL, 1995 a, b). In vergleichenden Untersuchungen wurden Analogien zur Wirkung einer exogenen Kinetinapplikation registriert (SEIDEL, 1996). Cytokinin wird eine wichtige Rolle bei der Streßreaktion von Pflanzen im Rahmen einer Seneszenzverzögerung und bei Auslösung von Toleranzreaktionen zugeschrieben (LESHEM 1984 und 1987; FERGUSON und DROBACK, 1988; BOWLER et al. 1991; GUPTA et al. 1993; MCKERSIE et al. 1993). Die Aufklärung des bei solchen manifesten Stimulierungsreaktionen ablaufenden Wirkungsmechanismus ist für die gezielte Induktion von Toleranzreaktionen Voraussetzung.

Die eingangs zitierte Definition für Toleranz nach AUST et al. (1991) erfaßt die Prozesse der zeitweiligen und manifesten Leistungssteigerungen in toleranten Pflanzen nicht, da sie nur einen Ausgleich der Schäden zuläßt. Wie gezeigt wurde, handelt es sich um einen besonderen Aspekt im Rahmen von Toleranzreaktionen, der in der Definition zu berücksichtigen ist. Es wird daher 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.

Diese Prozesse der zeitweiligen und manifesten Stimulierung des pflanzlichen Leistungsvermögens in befallenen Pflanzen im Vergleich zu befallsfreien Pflanzen sind für eine praktische Nutzung im Pflanzenschutz von ökonomischem und ökologischem Interesse. Voraussetzung dafür ist allerdings, daß

1. dieses Phänomen in vielen Wirt-Parasit-Beziehungen auftritt, d. h. allgemeingültig ist,
2. die externen und internen Bedingungen, unter denen es auftritt, bekannt sind,
3. es in Intensität und Dauer verstärkt werden kann, um für die Ertragsbildung kritische Phasen zu überbrücken,
4. ein effektives Testsystem zur Verfügung steht, mit dessen Hilfe solche Reaktionen erkannt werden können,
5. es möglich ist, den Eintritt in die Phase II des Adaptationssyndroms vorherzusagen (z. B. für eine gezieltere Pflanzenschutzmittelanwendung).

Die Allgemeingültigkeit dieses Prinzips konnte bereits gezeigt werden (SEIDEL, 1996 a). Zur Aufklärung bzw. Realisierung der übrigen Voraussetzungen ist noch Forschungsarbeit zu leisten. Aus der Darstellung der Kenntnisse über Ursachen und Mechanismen der Toleranz sowie von Reaktionen toleranter Pflanzen auf Stressoren lassen sich Ansatzpunkte über denkbare, bisher unzureichend oder gar nicht berücksichtigte Möglichkeiten zur Ausnutzung der Fähigkeit der Pflanzen zur Toleranz im Sinne ihrer erweiterten Definition ableiten.

Diskussion der Möglichkeiten und gegenwärtige Grenzen einer praktischen Nutzung der Toleranz

Züchtung

Die Forschung konzentrierte sich bisher auf Resistenzmechanismen und die Züchtung resistenter Sorten. Diese überwiegende Ausrichtung auf die Resistenz war der folgerichtige Schluß aus der Überlegung, daß dies der effektivste Weg zur Vermeidung krankheitsbedingter Verluste ist. Ein nicht oder in geringerem Maße eintretender Befall verursacht nun einmal keine oder geringere Verluste. Dieses Konzept, in Kombination mit einem gezielten Pflanzenschutzmittelsatz, führte bisher durchaus zu befriedigenden Lösungen.

Zuchtziele in der Pflanzenzüchtung waren für einen langen Zeitraum vorrangig höhere Erträge, Qualität und/oder Resistenz gegenüber Schaderregern oder abiotischem Streß. Eine Selektion auf Toleranz oder wenigstens die systematische Erfassung der Toleranz von wirtschaftlich relevanten Kulturpflanzen ist nicht erfolgt. Das verdeutlicht ein Blick in Sortenverzeichnisse. Resistenz und Toleranz können nebeneinander in einer Pflanze existieren, sind aber vermutlich genetisch verschieden verankert (LAUNSTEIN, 1992; WITTMANN und SCHÖNBECK, 1995). Die gezielte Selektion der Pflanzen auf Resistenz und die Selektion von Hochleistungssorten könnten zur Eliminierung der Toleranzeigenschaften bei vielen Kulturpflanzen geführt haben (CLARKE, 1984). Wildpflanzen und Sorten mit geringerem Ertragsniveau besitzen häufig eine größere Toleranz (LIM und GAUNT, 1986; GAUNT und WRIGHT, 1992; TAYLOR, 1989). Hochleistungssorten wurden einseitig auf maximalen Ertrag selektiert, d. h. der Anteil des ökonomischen am biologischen Ertrag ist überdurchschnittlich hoch. Bei Getreide bedeutet das z. B. einen hohen Anteil der Ähren an der Gesamtpflanze zuungunsten der vegetativen Organe. Das ist gleichbedeutend mit einer Limitierung der Source-Kapazität bei maximaler Ausweitung der Sink-Kapazität und Reduzierung des Potentials zur Reservebildung. Diese Hochleistungssorten haben keine Möglichkeit mehr, etwas auszugleichen, werden sie mit einer im Anbauregime nicht vorgesehenen Situation belastet. Ein Schritt in Richtung Ausnutzung von Toleranzeigenschaften könnte die Nutzung der von der Züchtung hervorgebrachten Low-input-Sorten sein. Diese sind durch ein hohes Nährstoffaneignungsvermögen, insbesondere für Stickstoff, charakterisiert. Gleichzeitig wurde auf hohe Resistenzeigenschaften selektiert, um den Bedarf an Pflanzenschutzmitteln zu reduzieren (GARBE und BARTELS, 1995). Wenn gleich hierbei keine Toleranzbewertung an sich erfolgte, könnte ein gutes Nährstoffaneignungsvermögen ein Hinweis auf größere Toleranzfähigkeit sein.

Zu berücksichtigen ist weiterhin, daß sowohl Resistenz als auch Toleranz Resultat des Ablaufens komplexer Prozesse sind, welche im Rahmen der Reaktion der Pflanze auf äußere Einflüsse aktiviert werden. Die Ausprägung der beiden Reaktionsmöglichkeiten Toleranz und Resistenz ist zumeist graduell abgestuft. Eine hundertprozentige Resistenz oder Toleranz wird selten erreicht und ist im Falle der Resistenz auch nicht erwünscht, da eine solche Resistenz oft eher zu brechen ist. Für die Züchtung wäre zu prüfen, Resistenz- und Toleranzeigenschaften gemeinsam zu selektieren. Durch einen gewissen Grad an Resistenz sollten der Stressoreinfluß minimiert werden und die verbleibenden Einflüsse dann toleriert werden (CLARKE, 1984; KRAL, 1993). Das setzt die Kenntnis des Toleranzgrades der Sorten gegenüber den verschiedensten Stressoren im einzelnen und besser noch in Kombination voraus. Zumeist ist die Pflanze von mehreren Stressoren (mehrere Schaderreger, Schaderreger und abiotische Stressoren) betroffen. Es müßte also quasi eine „Streßschwelle“ für die Sorten bekannt sein. Eine weitere Voraussetzung wären aber vertiefte Kenntnisse über Ursachen und Mechanismen der Toleranz. Die gemeinsame Nutzung von Resistenz und Toleranz geht davon aus, daß erst nach der Ausschöpfung der Resistenzmechanismen die Toleranzmechanismen in Kraft treten. Was geschieht

aber, wenn gleichzeitig ein Stressor wirkt, für den Resistenz besteht, und ein anderer, für den dies nicht der Fall ist? Oder wie wirken Resistenzmechanismen auf im Rahmen der Toleranzreaktionen ablaufende Stimulierungsreaktionen, die offensichtlich auf ein Wechselspiel zwischen Wirt und Parasit angewiesen sind und einen gewissen Befallsgrad voraussetzen?

Induktorenanwendung – Resistenzinduktoren und Toleranzinduktoren

Die Anwendung von Resistenzinduktoren erhöht die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen. Dies geschieht nicht nur über eine Reduktion der Befallsstärke (Resistenzinduktion), sondern auch über eine Minderung des Schadens (Toleranzinduktion) (SCHÖNBECK et al., 1993).

Die Fähigkeit zur Induktion von Resistenz durch die als Resistenzinduktoren klassifizierten Substanzen wie z. B. Trigonellin, 2,6-Dichlorisonikotinsäure, Extrakt von *Reynoutria sachalinensis*, *Bacillus subtilis*-Kulturfiltrat B 50 und Oryzemat ist umfangreich untersucht und soll hier nicht diskutiert werden.

Der Aspekt einer Toleranzinduktion durch Resistenzinduktoren ist im Vergleich dazu kaum untersucht, obwohl hier Ansatzpunkte für die Suche nach effektiveren Induktoren liegen können. Substanzen, die nicht nur einen geringeren Befall, sondern auch einen geringeren durch den Restbefall verursachten Schaden bewirken würden, wären nur auf Abwehr des Schaderregers gerichteten Resistenzinduktoren überlegen. Diese neue Betrachtungsweise widerspiegelt sich auch in den seit Anfang der 90er Jahre verstärkt auftretenden Bemühungen, für Resistenzinduktoren eine Toleranzinduktion nachzuweisen (SCHÖNBECK et al., 1993; KEHLENBECK, 1993; KEHLENBECK et al., 1994; WITTMANN und SCHÖNBECK, 1995). Es konnte gezeigt werden, daß einige Resistenzinduktoren Toleranzreaktionen induzieren können. Dies ist bisher nachgewiesen für B 50 (aufgereinigtes Kulturfiltrat von *Bacillus subtilis*) (STEINER, 1990; KEHLENBECK, 1993, WITTMANN und SCHÖNBECK, 1995), Trigonellin (N-Methylnikotinsäure) und einen Gesamtextrakt aus *Reynoutria sachalinensis* (Seidel und Détrie, 1996). Dabei besaßen Trigonellin und *R. sachalinensis*-Gesamtextrakt direkte Wirkungen auf den Ertrag oder das physiologische Leistungsvermögen. Das bedeutet, sie erhöhten das Leistungsniveau der Pflanzen vor einer Inokulation. Sie konnten aber einfache Kompensationsreaktionen auslösen, d. h., im Vergleich zu den Ertrags- oder Leistungswerten der befallenen, nicht induzierten Kontrollen traten geringere Ertrags- oder Leistungsminderungen auf, auch bei gleicher Befallsstärke.

Keiner der bisher getesteten Resistenzinduktoren konnte Wirt-Parasit-System-spezifische manifeste Stimulierungsphasen auslösen oder verstärken. Die Erträge der induzierten, befallenen Pflanze waren niemals höher als die der nicht inokulierten, nicht induzierten (gesunden) Kontrollpflanzen. Zeitweilige Stimulierungsphasen, die physiologische Prozesse und die Trockenmasseproduktion vegetativer Pflanzenteile betrafen, traten hingegen bei Applikation einiger Induktoren auf.

Die gleichzeitige Toleranzinduktion scheint also bei einigen Resistenzinduktoren möglich zu sein und macht diese Induktoren effektiver, vor allem wenn die Befallsreduktion nicht so ausgeprägt ist. Allerdings hängt das Wirksamwerden der Toleranzinduktion stark von der Ontogenese der Pflanze ab (SEIDEL und DÉTRIE, 1995 a). Die generelle Schlußfolgerung, daß Resistenzinduktoren immer auch Toleranz induzieren, läßt sich hingegen nicht ableiten.

Die Induktion oder Verstärkung Wirt-Parasit-System-spezifischer Stimulierungsreaktionen und hier insbesondere der manifesten Stimulierungsphasen sind wahrscheinlich nur mit speziellen „Toleranzinduktoren“ möglich, die noch nicht bekannt sind. Hierfür könnten möglicherweise Stoffe Verwendung finden, die bei Ablauf des allgemeinen Adaptationssyndroms eine Rolle spielen. Das könnten sowohl Signalstoffe als auch adaptive Hormone und Stimuli sein.

Dafür sprechen z. B. die im Wirt-Parasit System-Weizen – *M. nivale* gemachten Beobachtungen (SEIDEL, 1995 a, b; 1996 a und 1996). Ebenso könnten bestimmte Streßmetaboliten, deren Produktion eine Anpassung an Streß ermöglicht, bei exogener Applikation vielleicht auch toleranzinduzierend wirken.

Pflanzenschutzmittelanwendung

Die Beeinflussung der Toleranzreaktionen durch herkömmliche Pflanzenschutzmittel ist nicht untersucht. Somit ist nicht bekannt, ob sie synergistisch, additiv, antagonistisch bzw. überhaupt nicht wirken. Von einigen Pflanzenschutzmitteln ist bekannt, daß sie ihrerseits einen Stressor für die Pflanze darstellen. Es ist vorstellbar, daß z. B. Fungizide durch direkte Bekämpfung des phytopathogenen Pilzes das Zustandekommen von Toleranzreaktionen unterbinden. Andererseits könnten möglicherweise reduzierte Mengen an Fungiziden, nach Ablauf der zeitweiligen Stimulierungsphase angewendet, das Abgleiten der Pflanze in die Erschöpfungsphase vermeiden. Solche Fungizide müßten dann allerdings kurativ und schnell wirken.

Von einigen Fungiziden, z. B. Benzimidazolen, ist bekannt, daß sie unabhängig von der fungiziden Wirkung Erträge zu steigern vermögen. Ursache sind ihre cytokininähnlichen Wirkungen. Sie könnten somit eine Toleranzreaktion im Sinne einer manifesten Stimulierung bzw. „Überkompensation“ ausgelöst haben. Solche, durch Toleranzinduktion verursachten, geringeren Schäden sowie Ertragssteigerungen könnten durch den primären Wirkungsmechanismus von Pflanzenschutzmitteln bisher nicht ausreichend erklärbare Wirkungen, wie sie auch bei manchen Insektiziden oder Herbiziden auftreten, verständlich machen.

Befall-Schaden-Analyse, Schadensprognose

Die Befall-Schaden-Analyse kann in verschiedenen Stufen erfolgen (Abb. 5), wobei gegenwärtig unter praktischen Bedingungen bestenfalls die 1. Stufe mit verschiedenen Erweiterungen realisiert wird. Hierbei wird das an der Pflanze sichtbare Ausmaß der Krankheit (Symptome) erfaßt und dem Schaden (z. B. Korntrag), welcher zur Ernte der Pflanze erhoben wird, gegenübergestellt. Unter Einbeziehung ökonomischer Parameter können ökonomische Schadensschwellenwerte abgeleitet werden. Da diese Beziehungen aber durch verschiedene Einflußfaktoren modifiziert werden, also instabil sind, werden flexible Schadensschwellen entwickelt. Unter Bewertung verschiedener Einflußgrößen, welche auf die Pflanze einwirken, wie z. B. Düngung, andere Krankheitserreger, Unkrautbesatz, bereits erfolgte Pflanzenschutzmaßnahmen und kulturtechnische Maßnahmen sowie Bewertung pflanzeneigener Faktoren (Entwicklungsstadium, Sorteneigenschaften) wird die Pflanze indirekt mit einbezogen. Dies stellt einen Übergang zur 2. Stufe dar (s. Abb. 5). Mit einer für praktische Belange oft hinreichenden Genauigkeit ist so eine Schadensprognose möglich.

Die Beziehungen zwischen sichtbarem Schaden und späterem Ertragsverlust werden jedoch über den aktuellen Zustand sowie akkumulierte Reserven der Pflanze modifiziert. Bei den bisherigen Verfahren wird der aktuelle Zustand der Pflanze nicht berücksichtigt. Die Erfassung populationsdynamischer bzw. epidemiologischer Größen von Schaderregern kann jedoch nur die Resistenz, nicht aber die Toleranz von Wirtspflanzen widerspiegeln, da nur die Resistenz die Enddichte der Erreger mindert, Toleranz hingegen nicht (LAUENSTEIN, 1992). Das bedeutet, die Toleranz der Pflanze wird nicht erfaßt. Da der aktuelle Leistungszustand der Pflanze nicht bekannt ist, wird möglicherweise eine Beeinträchtigung der Leistung abgeleitet, die noch gar nicht eingetreten ist, und auf einen Schaden geschlossen, der unter diesen Bedingungen nicht eintreten wird. Die Auswirkungen der Toleranz auf Schadensschwellen sind nicht untersucht (GAUNT, 1981; KRAL, 1993). Aufgrund der geringeren Schwirung des Befalls in toleranten Pflanzen müßte sich diese nach oben verschieben (KRAL, 1993). Eine aufgetretene, aber in der Befall-

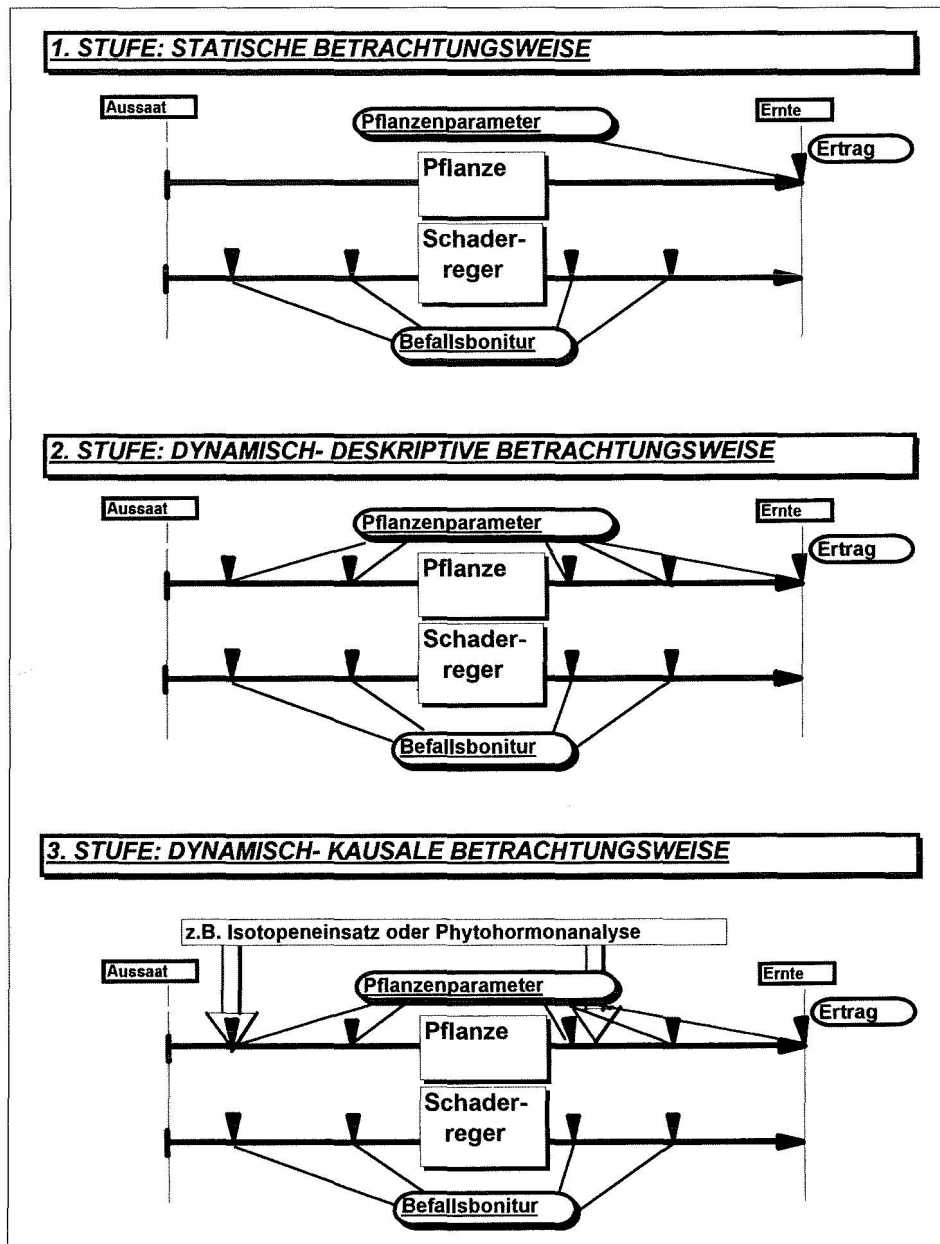


Abb. 5. Methoden der Befall-Schaden-Analyse:

1. Stufe, statische Betrachtungsweise: Der Ertrag wird in das Verhältnis zum Befall gesetzt. Der Befall kann häufiger erhoben werden. Pflanzenparameter werden während der Ontogenese der Wirtspflanze mit Ausnahme der Entwicklungsstadien und des Ertrages nicht erhoben. 2. Stufe, dynamisch-deskriptive Betrachtungsweise: Betrachtung des Ertragsbildungsprozesses mit Hilfe von Zwischenernten, Organfraktionierung und Bilanzierung der Trockenmasse und Inhaltsstoffe über die ganze Pflanze. Es werden Beziehungen zwischen den Änderungen dieser Werte und dem Befall sowie dem Ertrag abgeleitet. 3. Stufe, dynamisch-kausale Betrachtungsweise: Ermittlung der Ursachen für die Reaktionen der Wirtspflanze (Ertrag, Ertragsbildungsprozeß und Leistungsvermögen) auf den Schaderreger z. B. durch Messung der Beeinflussung von Source-Sink-Beziehungen.

Schaden-Analyse nicht berücksichtigte Toleranzreaktion könnte die Vorhersagegenauigkeit über notwendige Pflanzenschutzmaßnahmen beeinträchtigen. Möglicherweise liegt hier eine Ursache für bisher nicht erklärbare Ungenauigkeiten in der Schadensprognose.

Das könnte sich auch in Modellen, welche die Schadwirkung von Krankheiten simulieren, widerspiegeln. In mathematischen Modellen für Wirt-Parasit-Systeme werden die komplexen Wechselbeziehungen auf Hauptwirkungen reduziert wie: Zerstörung der Nährstoffreserven, Verhinderung des Samenstoffwechsels, Unterbrechung der Energiebereitstellung, Unterbrechung des Stofftransportes, Störung der Nährstoffproduktion und Umverteilung der Nährstoffe infolge des Schaderregerbefalls. Das trägt zur Systematisierung bei (GAUNT, 1987) und erfaßt einen Teil der möglichen Wirkungen. Diese Modelle können aber nur dann die Beeinflussung des Ertragsbildungsprozesses real widerspiegeln, wenn die pflanzliche Stoffproduktion durch den Schaderreger nur innerhalb eines bestimmten, festen Rahmens verändert wird. Das passiert jedoch nur, wenn Umverteilungen stattfinden, Fließgeschwindigkeiten verändert werden usw. Das Ausweichen auf Ersatzprozesse, die Stimulierung von Aufnahme, Transport und Speicherprozessen über das Maß

gesunder Pflanzen hinaus und die veränderte Reaktionsnorm der Pflanzen auf Umwelteinflüsse können mit einem solchen Konzept nicht erfaßt werden.

Aus dem dargelegten Wissensstand und aus den in dieser Arbeit entwickelten Bewertungskriterien für Toleranz lassen sich Mindestanforderungen an Modelle ableiten, die Toleranzreaktionen gegenüber Schaderregern widerspiegeln und/oder vorhersagen sollen:

- sie müssen berücksichtigen, daß das Wirt-Parasit-System ein qualitativ neues System darstellt, also nicht die Summe seiner einzelnen Komponenten ist,
- sie müssen die Möglichkeiten zur Erweiterung der Source- und Sink-Kapazität der Pflanze beinhalten, die nach erfolgreicher Infektion aktiviert werden können,
- sie müssen den aktuellen Zustand der Pflanze zu den verschiedenen Ontogenesephasen widerspiegeln,
- sie müssen die Möglichkeit zur Anlage und zum Verbrauch von Reserven enthalten.

Die Erhebung der pflanzlichen Parameter ist noch aufwendiger als die Erhebung der Befallsparameter, die in der Praxis bereits auf Schwierigkeiten stößt. Außerdem werden die für die Charakterisie-

rung der Toleranzreaktionen erforderlichen bzw. ausreichenden Parameter zur Zeit erst erarbeitet (SEIDEL, unveröffentlicht). Dabei können Modelle sehr hilfreich sein. Unter praktischen Bedingungen wäre höchstens ein Modell zu handhaben, welches die Erhebung nur eines Pflanzenmerkmals voraussetzt. Das könnten morphologische, d. h. sichtbare Merkmale oder leicht meßbare Merkmale wie die Halmlänge sein. Voraussetzung ist aber, daß das Modell die Beziehungen dieser Merkmale zu möglichen Toleranzreaktionen widerspiegelt und unter Einbeziehung entsprechend anderer aktueller Eingangsgrößen (Witterung, Kulturmaßnahmen usw.) bewerten kann. Es handelt sich dabei um Eingangsgrößen, welche die Toleranz modifizieren können (KRAL, 1993; GAUNT, 1981). Das wiederum erfordert eine Definition des Toleranzpotentials der Sorten. Bezogen auf die pflanzenseitige Komponente wäre das auch noch vorstellbar. Anhand dieses Toleranzpotentials könnte unter Einbeziehung aller, dieses verstärkenden oder reduzierenden Stressoren eine Streßschwelle definiert werden. Es müßte also zuvor eine Quantifizierung der äußeren Stressoren, der inneren Zustände sowie der spezifischen Vorgeschichte der Kultur vorliegen. Die Faktoren des Schaderregers jedoch, die zeitweilige oder manifeste Stimulierungsphasen auslösen könnten, sind kaum zu erfassen. Das kann nur durch Rückschlüsse aus dem Vergleich gesunder Pflanzen mit kranken Pflanzen erfolgen und setzt ein Erheben dieser Werte in vorhergehenden aufwendigen Untersuchungen voraus, um sie in das Modell zu integrieren.

Nützlingsbewertung

Im Sinne einer Ausnutzung natürlicher Regelmechanismen zur Vermeidung der Anwendung von Pflanzenschutzmitteln werden verschiedene Bewertungsverfahren der biologischen Schädlingskontrolle praktiziert. Ihre Bewertung reduziert sich oftmals auf die Erfassung der Menge vernichteter Schädlinge. Wenn diese biologischen Verfahren aber eine tatsächliche Alternative zu chemischen Pflanzenschutzverfahren sein sollen, müssen nachweisbare und relativ sichere Schadensminderungen mit ihrem Einsatz verbunden sein (FREIER et al., 1994).

In dem System „Weizen-Blattläuse“ besteht eine Abhängigkeit der Ertragsverluste von der Anzahl saugender Blattläuse. Die Ertragsverluste nahmen mit sinkender Abundanz ab, und bei niedrigen Abundanz waren sogar Ertragssteigerungen festzustellen (JAHN, 1984).

Im Komplex „Weizen – Blattlaus – Marienkäfer“ wurde jedoch eine Verschiebung der Befall-Schaden-Beziehung beobachtet. Beim Vergleich der Verluste einer jeweils gleichen Anzahl Blattläuse mit und ohne Marienkäferinsatz waren Unterschiede feststellbar. Die Ertragsverluste durch Blattläuse wurden durch den Marienkäfer-effekt nicht ausgeglichen (FREIER et al., 1994). Die Bestätigung solcher Beobachtungen könnte zu der Schlußfolgerung verleiten, daß die Nützlinge trotz Reduzierung der Schädlinge keinen meßbaren Nutzen bringen. Ebenso vorstellbar wäre aber, daß geringere Leistungsminderungen infolge der Nützlingswirkung eintreten, so daß bei Hinzukommen weiterer Stressoren noch genug Reserven für Toleranzreaktionen vorhanden sind. Für das Auftreten geringerer Leistungsminderungen gibt es Hinweise (FREIER, mündliche Information), die Auswirkungen auf Toleranzreaktionen sind noch zu untersuchen.

Schlußfolgerungen

Die tolerante Pflanze ist durch eine geringere Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit im Vergleich zu intoleranten Pflanzen bei gleicher Befallstärke bzw. Intensität der Einwirkung eines Stressors charakterisiert. In kompatiblen Wirt-Parasit-Beziehungen kann außerdem unter bestimmten Umständen eine das Maß ungestreßter Pflanzen übersteigende Stimulierung des Leistungsvermögens erfolgen.

Über die physiologischen Ursachen der Toleranz sowie den Grad der Toleranz vieler Sorten ist bisher wenig bekannt (KRAL, 1993; CLARKE 1984). Praxisreife Lösungen zur Ausnutzung der Toleranz oder Toleranzinduktion liegen daher noch nicht vor. Die vorhandenen Forschungslücken müssen geschlossen werden. Veränderte Rahmenbedingungen für die pflanzliche Produktion (Überproduktion, gewachsenes Umweltbewußtsein) bedingen ein zunehmendes Interesse am Anbau von toleranten Sorten.

Mögliche relevante Anwendungsgebiete für Erkenntnisse aus einer Erforschung von Toleranzreaktionen und -mechanismen sowie für den Anbau toleranter Pflanzen sind: die Züchtung, die Induktorenanwendung, die Pflanzenschutzmittelanwendung sowie die Befall-Schaden-Analyse und Schadensprognose.

Die Züchtung auf kombinierte Resistenz und Toleranz, wie auch die alleinige Züchtung auf Toleranz könnte neue Perspektiven aufweisen. Letztlich entscheidet das Verhältnis von Input und Output beim Anbau über den Erfolg einer Sorte. Werden die Kosten für intensive Maßnahmen, z. B. durch Einführung von Abgaben für ökologische Belastungen, ergänzt, finden Low-input-Sorten und damit vermutlich tolerantere Sorten größeres Interesse. Bekämpfungslücken, wie sie bei Krankheiten und Schaderregern, gegen die keine Pflanzenschutzmittel zur Verfügung stehen und keine Resistenzen bekannt sind, oder in Kulturen mit geringem Anbauumfang vorhanden sind, könnten durch Anbau toleranter Sorten vermieden werden. Dies ist auch hinsichtlich des Komplexes „Nachwachsende Rohstoffe“ interessant. Zur Umsetzung müßte aber voraussichtlich eine Neubewertung der Kulturarten und Sorten hinsichtlich ihrer Toleranz vorgenommen werden. Voraussetzung hierfür ist die Entwicklung eines effektiven Testsystems.

Die Erforschung der Toleranzmechanismen in Wirt-Parasit-Beziehungen schafft die Voraussetzungen für die Entwicklung von Toleranzinduktoren. Damit könnte eine neue Klasse von Verbindungen entwickelt werden, die sich von bisherigen Pflanzenschutzmitteln unterscheiden und z. B. nicht zur Resistenz der Schaderreger gegen diese Mittel führen würden. Die Toleranzinduktoren würden natürlich ablaufende Prozesse verstärken oder Toleranz zu für die Ertragsbildung kritischen Phasen induzieren können.

Mit zunehmendem Interesse am Anbau toleranter Sorten werden die Wirkungen der vorhandenen Pflanzenschutzmittel auf diese wichtiger. Da die Wirkungen nicht bekannt sind, müssen sie untersucht werden. „Toleranzfreundliche“ Pflanzenschutzmittel könnten dann eine verstärkte Nachfrage erfahren.

Die Ableitung von Befall-Schaden-Beziehungen, welche die Toleranz erfassen und damit prognostizierbar machen, ist gegenwärtig noch nicht oder nur sehr eingeschränkt möglich. In vorhandenen Befall-Schaden-Beziehungen wird die Toleranz aber nicht berücksichtigt und kann sich höchstens in einer Verschiebung äußern. Das könnte Ursache für die bei ihrem Gebrauch auftretende Fehlerquote sein. Die Erstellung toleranzbezogener Befall-Schaden-Beziehungen sowie die Schadensprognose ist zunächst sehr aufwendig. Ihr Vorhandensein könnte aber bei zunehmender Bedeutung des Anbaus toleranter Sorten unter veränderten ökologischen und ökonomischen Rahmenbedingungen essentiell sein.

Die Erforschung von Toleranzmechanismen und -eigenschaften von Pflanzen stellt eine Quelle der Innovation unter dem Aspekt einer praktischen Nutzung dar. Sie ist notwendig und gleichzeitig eine interessante Herausforderung an die gemeinsame Arbeit von Phytopathologen, Pflanzenzüchtern, Pflanzenphysiologen, Molekularbiologen und Mathematikern.

Literatur

AUST, H.-J., H. BOCHOW, H. BUCHENAUER, F. KLINGAUF, P. NIEMANN, R. PETZOLD, H. M. PÖHLING, H. SCHEINPFLUG UND F. SCHÖNBECK: Glossar Phyto-medizinischer Begriffe. In: Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft, Bd. 3, 2. erg. Aufl., Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 1993, 149 S.

- BOWLER, C., L. SLOOTEN, S. VANDENBRANDEN, R. DE RYCKE, J. BOTTERMAN, C. SYBESMA, M. VAN MONTAGU, and D. INZÉ: Manganese superoxide dismutase can reduce cellular damage mediated by oxygen radicals in transgenic plants. *EMBO J.* **10**, 1991, 1723–1732.
- CLARKE, D. D.: Tolerance of parasitic infection in plants. In: Eds.: R. K. S. Wood, G. J. Jellis: *Plant Diseases. Infection, damage and loss*. Oxford, Boston Melbourne, Blackwell Scientific Publications, 1984, 119–127.
- FERGUSON, I. B. and B. K. DROBACK: Calcium and the regulation of plant growth and senescence. *Hort Sci.* **23**, 1988, 262–266.
- FREIER, B., M. MÖWES, H. MASSET and J. HEIMANN: Abschlußbericht an die DFG zum Projekt Fr 959/1–1 (Nutzensschwellen) (1994).
- GARBE, V. and G. BARTELS: Low-input-Sorten schon heute Realität. *Pflanzen-schutzpraxis* **3**, 1995, 7–9.
- GAUNT, R. E.: Disease tolerance – an indicator of thresholds? *Phytopathology* **71**, 1981, 915–916.
- GAUNT, R. E.: A mechanistic approach to yield loss assessment based on crop physiology. In: P. S. Teng (ed.), *Crop loss assessment and pest management*, Minnesota, Proc. of E. C. Stakman Commemorative Symposium, 1987, 150–159.
- GAUNT, R. E. and A. C. WRIGHT: Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathology* **41**, 1992, 688–701.
- GUPTA, A. S., J. L. HEINEN, A. S. HOLADAY, J. J. BURKE, and R. D. ALLEN: Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants that overexpress Cu/Zn SOD dismutase. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **90**, 1993, 1629–1633.
- JAHN, B.: Untersuchungen zur Wechselwirkung zwischen Getreideläusen (*Macrosiphum avenae* (Fabr.)) und Weizenpflanze unter besonderer Berücksichtigung des N-Stoffwechsels. Dissertation MLU Halle – Wittenberg 1984.
- KEHLENBECK, H.: Zur Ertragsbildung induziert resistenter Wintergerste und Erbsen nach Mehltaubefall. Dissertation Universität Hannover 1993.
- KEHLENBECK, H., C. KRONE, E.-C. OERKE, and F. SCHÖNBECK: The effectiveness of induced resistance on yield of mildew barley. *Z. Pflkrankh. Pflschut* **101**, 1994, 11–21.
- KRAL, G.: Zur Toleranz von Sommergerste gegenüber *Erysiphe graminis* und *Rhopalosiphum padi* und anderen Streßfaktoren. Dissertation Universität Hannover 1993.
- LARCHER, W.: Ökophysiologie der Pflanzen. Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 5. Auflage, 1994.
- LAUENSTEIN, G.: 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.
- LESHEM, Y. Y.: Interaction of cytokinins with lipid associated oxy-free radicals during senescence: a prospective mode of cytokinin action. *Can J. Bot.* **62**, 1984, 2943–2949.
- LESHEM, Y. Y.: Membrane phospholipid catabolism and Ca^{2+} activity in control of senescence. *Physiol. Plant.* **69**, 1987, 551–554.
- LEVITT, J.: Responses of plants to environmental stress. 2. Edit. Acad. Press, New York, London, Acad. Press, 1980.
- LIM, L. G. and R. E. GAUNT: The effect of powdery mildew (*E. graminis* f. sp. *hordei*) and leaf rust (*Puccinia hordei*) on spring barley in New Zealand. I. Epidemic development, green leaf area and yield. *Plant Pathol.* **35**, 1986, 44–53.
- MCKERSIE, B. D. and Y. Y. LESHEM: Stress and stress coping in cultivated plants. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London, Kluwer Academic Publishers, 1994, 256 S.
- OERKE, E. C. and F. SCHÖNBECK: Effect of nitrogen and powdery mildew on the yield formation of two winter barley cultivars. *J. Phytopathology* **130**, 1990, 105–113.
- SCHLEE, D.: Ökologische Biochemie. Jena, Stuttgart, New York, Gustav Fischer Verlag 1992.
- SCHÖNBECK, F., U. STEINER und T. KRASKA: Induzierte Resistenz: Kriterien, Mechanismen, Anwendung und Bewertung. *Z. Pflkrankh. Pflschut.* **100**, 1993, 541–557.
- SEIDEL, P.: Untersuchung der Grundlagen der Schädigung von *Drechslera teres* (Sacc.) Shoemaker im N-Stoffwechsel der Sommergerste. Berlin, AdL DDR, Dissertation 1989.
- SEIDEL, P.: Die Wirkungen von *Drechslera teres* (Sacc.) Shoemaker auf die Stickstoffaufnahme und -verteilung in Sommergerste. *Z. Pflkrankh. Pflschut* **99**, 1992, 29–38.
- SEIDEL, P.: 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, Stuttgart, Verlag Eugen Ulmer, 1993, 281–288.
- Seidel, P.: Beeinflussung des N-Haushaltes von Weizen durch eine Inokulation mit *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels et Hallett var. *nivale* Arch. Phytopath. Pflschut **29**, 1995 (a), 507–521.
- SEIDEL, P.: Beeinflussung des Kohlenhydratstoffwechsels von Weizen durch eine Inokulation mit *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels et Hallett var. *nivale*. Arch. Phytopath. Pflschut **30**, 1995 (b), 53–66.
- SEIDEL, P.: 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 Reinhardtsbrunn (Eds.) H. Lyr., P. E. Russel, H. Sisler, Andover, Intercept, 1996 a, 273 ff.
- SEIDEL, P.: Hormonartige Effekte nach Inokulation von Weizenblättern oder -ähren mit *Microdochium nivale* (Fr.) Samuels et Hallett var. *nivale*. Arch. Phytopath. Pflschut, 1996, im Druck.
- SEIDEL, P. und A.-M. DÉTRIE: Die Beeinflussung des N-Haushaltes von Gerste nach Induktion von Resistenz durch Trigonellin und 2,6-Dichlorisonikotinsäure. Arch. Phytopath. Pflschut **29**, 1995 (a), 491–505.
- P. SEIDEL and 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 Reinhardtsbrunn, (Eds.) H. Lyr., P. E. Russel, H. Sisler, Andover, Intercept, 1996, 539 ff.
- SHTIENBERG, D.: Effects of foliar diseases on gas exchange processes: a comparative study. *Phytopathology* **82**, 1992, 760–765.
- STEINER, U.: Charakterisierung der biologisch aktiven Komponenten des Resistenz induzierenden Kulturfiltrates von *Bacillus subtilis*. Mitt. Biol. BundAnst. Ld. und Fortsw. **266**, 1990, 292.
- TAYLOR, G. J.: Maximum potential growth rate and allocation of respiratory energy as related to stress tolerance in plants. *Plant Physiol. Biochem.* **27**, 1989, 650–611.
- WITTMANN J. und F. SCHÖNBECK: Zur Erkennung induzierter Toleranz im Jungpflanzenstadium. *Z. Pflkrankh. Pflschut.* **102**, 1995, 407–415.
- ZOGER, D., D. BEYERSMANN, M. HAGEMANN und L. RENSING: Streßverarbeitung in der Zelle. *Naturwissenschaftliche Rundschau* **45**, 1992, 9–17.
- Pflanzenschutzgesetz: Hrsg. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. Referat Öffentlichkeitsarbeit, Bonn 1991.

Kontaktanschrift: Dr. Petra Seidel, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für integrierten Pflanzenschutz, Stahnsdorfer Damm 81, D-14532 Kleinmachnow.