

**Zum Einfluß von Induktoren auf die Toleranz- und
Resistenzeigenschaften von Weizenpflanzen
gegenüber der Getreideblattlaus *Sitobion avenae* F.**

Von dem Fachbereich Biologie
der Universität Hannover
zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.
genehmigte Dissertation

von

Dipl.-Biol. Martina Galler
geb. am 09.02.1967
in Höxter

2001

Referent: Prof. Dr. H.-M. Poehling

Korreferent: Prof. Dr. H. Lehmann

Tag der Promotion: 10.07.2001

Zusammenfassung

Zum Einfluß von Induktoren auf die Toleranz- und Resistenzeigenschaften von Weizenpflanzen gegenüber der Getreideblattlaus *Sitobion avenae* F.

Resistenz und Toleranz, Strategien der Pflanzen einem Erregerangriff zu widerstehen, können konstitutiv vorliegen oder in bestimmten Wirt-Erreger-Systemen induziert werden. Ziel der vorliegenden Arbeit war, zu prüfen, ob die gegenüber Pathogenen beobachteten Eigenschaften von Induktoren auch auf Aphiden übertragen werden können. Der in den Untersuchungen angewandte Induktor B50, Stoffwechselmetabolite eines *Bacillus subtilis*-Isolates, fungiert gegenüber obligat biotrophen Pathogenen sowohl als Resistenz- als auch als Toleranzinduktor. Um die Spezifität einer Induktion zu erfassen und damit Hinweise auf mögliche Mechanismen zu erhalten wurde im Vergleich zu dem mikrobiellen Induktor B50 die Wirkung des synthetischen Induktors Bion[®] überprüft. Die Toleranz wurde anhand von Wachstums- und Ertragsparametern der Pflanzen, die Resistenz anhand von Entwicklungsparametern der Aphiden erfaßt. Untersuchungen zu den primären Stoffwechselprodukten des Weizens im Jungpflanzenstadium und zur Ernährungsphysiologie der Aphiden sollten dazu beitragen, Ursachen der beobachteten Toleranz- und Resistenzeffekte aufzuzeigen.

Für den Induktor B50 konnten toleranz- und resistenzinduzierende Eigenschaften gegenüber *Sitobion avenae* nachgewiesen werden. Eine Toleranzdetermination war sowohl anhand von Ertragsparametern als auch anhand von Wachstumsparametern im Jungpflanzenstadium möglich. Im Vergleich zu B50 war nach einer Bion[®]-Applikation nur anhand von Ertragsparametern ein toleranzinduzierender Einfluß gegenüber Aphiden zu beobachten. Bion[®] induzierte keine Resistenz gegenüber *S. avenae*. Die physiologischen Untersuchungen im Jungpflanzenstadium von Weizen zeigten, daß Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen der Pflanze nicht als Erklärung für die nach Befall beobachteten Wachstumsreduktionen und Toleranzreaktionen herangezogen werden können. Der unterschiedliche Saccharosegehalt im jüngsten Blatt nach einer Bion[®]-Behandlung weist jedoch wieder auf die unterschiedliche Wirksamkeit der Induktoren hin. Beide Induktoren nahmen keinen Einfluß auf die Zusammensetzung primärer Nahrungskomponenten der Aphiden. Nach einer B50-Behandlung war anhand des Probe- und Saugverhaltens jedoch eine verminderte Phloemsaftaufnahme von *S. avenae* zu verzeichnen.

Schlagworte: Induzierte Toleranz, Induzierte Resistenz, *Sitobion avenae*

Abstract

Influence of inducers on tolerance and resistance of wheat against the grain aphid *Sitobion avenae* F.

Resistance and tolerance are important strategies of the plant to withstand infections of pathogens and infestations by herbivores. Both characteristics can be either genetically determined or in some host-parasite systems induced by external factors. The aim of this study was to investigate whether inducers, with known effects on pathogens, also induce resistance and/or tolerance against aphids. Two different inducers were used: B50, metabolites of *Bacillus subtilis*, confers resistance and tolerance against obligate biotrophic pathogens. In addition the synthetic inducer Bion[®] was investigated with regard to specificity of an induction and in order to elucidate possible mechanisms. Growth and yield parameters of wheat were used to determine tolerance. Data on aphid growth and reproduction was used to estimate resistance effects. Investigations of the primary metabolites of wheat seedlings, on the probing behaviour of aphids and the composition of excreted honeydew were used to study the mechanisms of resistance and/or tolerance induction.

B50 induced both tolerance and resistance to *Sitobion avenae*. Tolerance could be documented by both yield and growth parameters, the latter for seedlings only. In contrast, following a Bion[®]-treatment tolerance effects could only be observed using yield data. Furthermore, a Bion[®]-induction did not result in any resistance effects. Growth reductions of wheat caused by an infestation with *S. avenae* and tolerance effects could not be explained by changes in the sink-source relationship of the plants. The altered sucrose content in the youngest leaf of Bion[®] treated plants indicate different effects of the two inducers. B50 and Bion[®] had no influence on the composition of primary food compounds of aphids. However, investigations on the probing behaviour showed, that a B50 treatment lead to a reduced phloem sap ingestion by *S. avenae*.

Keywords: induced tolerance, induced resistance, *Sitobion avenae*

Inhaltsverzeichnis:

1. Einleitung	1
2. Allgemeine Versuchsbedingungen	7
2.1 Induktion.....	7
2.1.1 Induktoren.....	7
2.1.2 Induktorapplikation	8
2.2 Pflanzenanzucht und Kulturbedingungen.....	9
2.2.1 Gewächshausversuche	9
2.3 Schaderreger	9
2.3.1 Aphiden	9
2.3.2 <i>Erysiphe graminis</i> DC f. sp. <i>tritici</i>	10
2.4 Überprüfung der Wirksamkeit der Induktion	10
2.5 Statistische Auswertung	11
3. Einfluß von Induktoren auf die Schadwirkung eines Aphidenbefalls in Weizen - Toleranzeffekte	12
3.1 Einleitung	12
3.2 Material und Methoden	15
3.2.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase.....	15
3.2.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus	15
3.2.1.2 Ertragsversuche im Freiland.....	17
3.2.1.3 Statistische Auswertung.....	24
3.2.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium	24
3.2.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter	25
3.2.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter	27
3.2.2.3 Statistische Auswertung	29
3.3 Ergebnisse.....	30
3.3.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase.....	30
3.3.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus	30
3.3.1.2 Ertragsversuche im Freiland.....	35
3.3.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium	45
3.3.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter	45
3.3.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter	53
3.4 Diskussion	56
3.5 Literatur – Toleranzeffekte.....	72
4. Einfluß von Induktoren auf Wirtswahl und Entwicklung von Getreideaphiden an Weizenpflanzen - Resistenzeffekte.....	80
4.1 Einleitung	80
4.2 Material und Methoden	83
4.2.1 Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland	84
4.2.1.1 Erfassung der Getreideaphiden	84
4.2.1.2 Erfassung der Mumiendichte	85
4.2.1.3 Statistische Auswertung	85

4.2.2	Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	85
4.2.2.1	Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von <i>S. avenae</i>	85
4.2.2.2	Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	87
4.2.2.3	Statistische Auswertung.....	90
4.3	Ergebnisse.....	91
4.3.1	Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland.....	91
4.3.1.1	Erfassung der Getreideaphiden.....	91
4.3.1.2	Erfassung der Mumiendichte.....	94
4.3.2	Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	96
4.3.2.1	Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von <i>S. avenae</i>	96
4.3.2.2	Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	98
4.4	Diskussion.....	103
4.5	Literatur.....	112
5.	Einfluß von Induktoren auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizenpflanzen und auf die Ernährungsphysiologie von <i>S. avenae</i>.....	120
5.1	Einleitung.....	120
5.2	Material und Methoden.....	124
5.2.1	Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizen – physiologische Toleranzparameter.....	124
5.2.1.1	Einfluß der Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen.....	126
5.2.1.2	Statistische Auswertung.....	129
5.2.2	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von <i>S. avenae</i>	129
5.2.2.1	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von <i>S. avenae</i>	129
5.2.2.2	Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von <i>S. avenae</i>	134
5.2.2.3	Statistische Auswertung.....	135
5.3	Ergebnisse.....	135
5.3.1	Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite – physiologische Toleranzparameter.....	135
5.3.2	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von <i>S. avenae</i>	142
5.3.2.1	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von <i>S. avenae</i>	142
5.3.2.2	Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von <i>S. avenae</i>	144
5.4	Diskussion.....	147
5.5	Literatur.....	157
6.	Schlußbetrachtung.....	164
7.	Zusammenfassung.....	170
8.	Literatur.....	172
9.	Anhang.....	179

Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
Aqua Bidest.	Aqua bidestillata
Aqua dest.	Aqua destillata
B50	extrazelluläre Stoffwechselprodukte eines <i>Bacillus subtilis</i> -Isolates
BTH	Benzo (1,2,3) thiadiazol-7-thiocarbonsäure S-methyl-ester
EC	internationaler Dezimalcode zur Kennzeichnung der Entwicklungsstadien von Getreide (EUCARPIA)
EPG	Electrical Penetration Graph
FG	Frischgewicht
HPLC	Hochdruckflüssigkeitschromatographie
Kap.	Kapitel
n	Stichprobenzahl
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
RGR	relative Wachstumsrate
r_m	„intrinsic rate of natural increase“ (Populationswachstum)
S.E.	Standardfehler
Tab.	Tabelle
TG	Trockengewicht
TKG	Tausendkorngewicht
TM	Trockenmasse
\bar{x}	arithmetisches Mittel

1. Einleitung

Toleranz und Resistenz sind wichtige Strategien von Pflanzen, um dem Einfluß von Schadern zu widerstehen. Die beiden Strategien sind durch eine unterschiedliche Funktion gekennzeichnet. Während die Toleranz Eigenschaften umfaßt, die dazu beitragen die Leistungsfähigkeit der Pflanzen nach einem Erregerangriff zu erhalten oder sogar zu steigern, wirken sich Resistenzeigenschaften der Pflanzen auf den Schaderreger aus. Somit wird Toleranz an der Leistungsfähigkeit der Pflanzen, am Ertrag, Resistenz dagegen am Befall gemessen. In der Literatur werden jedoch die Begriffe Toleranz und Resistenz häufig sehr unterschiedlich verwandt. Viele Autoren, die sich mit den Resistenz- und Toleranzeigenschaften von Pflanzen gegenüber Insekten befassen, bezeichnen die Toleranz als einen Mechanismus der Resistenz (Kogan & Ortman, 1978; Rosenthal & Kotanen, 1994; Unger & Quisenberry, 1997). So differenzieren z.B. Kogan & Ortman (1978) die pflanzliche Resistenz gegenüber Insekten in drei Hauptbereiche: 1. Antixenosis, ein Bereich der sich auf das Verhalten der Insekten, auf ihre Wirtsfindung und Wirtswahl bezieht, 2. Antibiosis, Eigenschaften, die den Metabolismus des Insektes, seine Entwicklung und Reproduktion beeinflussen, und 3. Toleranz, welche unabhängig von der Herbivorenreaktion ist und als eine adaptive Überlebensstrategie der Pflanzen angesehen wird, um einem Herbivorenbefall zu widerstehen. Unabhängig von der Zuordnung der Toleranz und Resistenz wird jedoch die Trennung anhand der unterschiedlichen Funktionen der verschiedenen Strategien beibehalten. In den vorliegenden Untersuchungen wurden Toleranz und Resistenz nach Aust et al. (1993) begrifflich voneinander abgegrenzt und nur die Antixenosis und die Antibiosis als Resistenzeigenschaften der Pflanzen gegenüber Herbivoren bezeichnet.

Die pflanzlichen Schutzreaktionen gegenüber Herbivoren können konstitutiv vorliegen oder fakultativ induziert werden (Ciepiela, 1989; Karban & Baldwin, 1997; Agrawal & Karban, 2000). Dabei können induzierte Reaktionen und konstitutive Eigenschaften der Pflanzen denselben Effekt gegenüber Herbivoren besitzen. Velozo et al. (1999) zeigten, daß ein Befall mit *Schizaphis graminum* in zwei anfälligen Gerstensorten eine Zunahme im Gehalt an Graminen induzierte, während in einer resistenten Sorte bereits konstitutiv ein hoher Graminegehalt vorlag. Dieses Alkaloid wird im Zusammenhang mit Resistenz gegenüber Aphiden diskutiert (Corcuera, 1993; Ahman et al., 2000). Während das Phänomen der induzierten Resistenz in einer Vielzahl verschiedener Pflanze-Herbivor-Verbindungen gezeigt

wurde (Karban & Myers, 1989; Baldwin et al., 1994; Karban & Baldwin, 1997), gibt es nur wenige Untersuchungen, die sich mit der induzierten Toleranz gegenüber Herbivoren beschäftigen (Wittmann & Schönbeck, 1996; Agrawal, 1998; Agrawal, 2000).

Hinsichtlich induzierter Reaktionen gegenüber Herbivoren besitzt die induzierte Resistenz nach einem Primärbefall die größte Bedeutung. So waren induzierte Reaktionen für viele Ökologen von Interesse, da sie einen potentiellen Mechanismus darstellen, um die über viele Jahre wiederkehrenden Populationszyklen von Forstinsekten zu erklären (Baltensweiler et al., 1977; Karban & Myers, 1989; Trewella et al., 1997). Induzierte Reaktionen nach einem Primärbefall wurden aber auch in acker- und gartenbaulichen Kulturen z.B. gegenüber Spinnmilben (Karban & Carey, 1984; Karban & English-Loeb, 1990), Lepidopteren-Larven (McCloud & Baldwin, 1997; Cipollini & Redman, 1999) und Aphiden (Wool & Hales, 1996) beobachtet. Im Gegensatz zu einem Primärbefall mit Herbivoren gibt es nur wenige Untersuchungen, in denen auch eine Primärinfektion mit Pathogenen zu einer induzierten Reaktion gegenüber Herbivoren führte. So zeigten McIntyre et al. (1981), daß die Reproduktion von *Mycus persicae* auf Tabakpflanzen reduziert war, die vorher mit TMV inokuliert waren. Stout et al. (1999) wiesen nach, daß eine Infektion mit *Pseudomonas syringae* systemisch Resistenz gegenüber *Helicoverpa zea* induzierte. Pathogene und Herbivore aktivieren in der Regel unterschiedliche Signalwege und rufen damit verschiedene Reaktionen bei den Wirtspflanzen hervor (Fidantsef et al., 1999). Dies könnte eine Ursache dafür sein, daß die Primärinfektion mit dem Pathogen häufig zu keiner Resistenzinduktion gegenüber Herbivoren führt und ebenso der Herbivorenbefall keinen Einfluß auf einen folgenden Pathogenbefall besitzt. Nach einem Pathogenbefall wird überwiegend der Salizylsäure-Signalweg und nach Verwundung der Pflanzen durch einen Herbivorenbefall der Octadecanoidweg aktiviert (Enyedi et al., 1992; Farmer & Ryan, 1992; Mauch-Mani & Métraux, 1998). Damit sind Salizylsäure gegenüber Pathogenen und Jasmonat gegenüber Herbivoren wichtige Komponenten bei der Resistenzausbildung. Die Zuordnung der beiden Signalwege bzw. ihrer Komponenten hinsichtlich ihrer Wirkungsweise gegenüber Pathogenen und Herbivoren ist jedoch nicht als absolut zu sehen. So beobachteten Havlicková et al. (1998) nach einem *Rhopalosiphum padi*-Befall einen Anstieg im Salizylsäuregehalt von Weizenpflanzen, der bei resistenten Pflanzen stärker ausgeprägt war. Stout et al. (1999) nahmen an, daß die nach einem Befall mit *H. zea* beobachtete induzierte Resistenz gegenüber *P. syringae* zum Teil auf Reaktionen beruhte, die auf den Octadecanoid-Signalweg zurückzuführen sind. Schweizer et al. (1993) zeigten, daß

die Applikation von Jasmonat zu einer Resistenz an Gerste gegenüber dem Pathogen *E. graminis* führte. Neuere Untersuchungen weisen aber auch darauf hin, daß sich die beiden Signalwege bzw. Salizylat und Jasmonat gegenseitig beeinflussen können. Thaler et al. (1999) führten die beobachtete verminderte Resistenzwirkung an Tomaten gegenüber *Spodoptera exigua* und *P. syringae* bei gleichzeitiger Applikation von Jasmonat und BTH, einem abiotischen Induktor, der die Funktion von Salizylsäure besitzt, auf eine gegenseitige Beeinträchtigung der Signalwege zurück. Eine Aktivierung des einen Signalweges kann dazu beitragen, daß die Aktivierung des anderen Signalweges unterdrückt wird (Fidantsef et al., 1999). Dies könnte bedeuten, daß der Einsatz von Induktoren einerseits eine Befallsminderung z.B. gegenüber Pathogenen bewirkt, andererseits aber zu einer erhöhten Anfälligkeit z.B. gegenüber Herbivoren führt. Untersuchungen zur Wirksamkeit von Induktoren müßten demnach nicht nur den jeweiligen Zielorganismus betreffen, sondern auch andere Schaderreger einschließen.

Neben biologischen Verfahren der Induktion, in denen ein Primärbefall mit Herbivoren oder eine Primärfektion mit Pathogenen resistenzinduzierende Reaktionen bewirken, werden abiotische Induktoren verwandt, zu denen auch die bereits genannten Induktoren BTH bzw. Salizylsäure und Jasmonat zählen. Während gegenüber Pathogenen eine Vielzahl verschiedener abiotischer Induktoren eingesetzt werden (Kessmann et al., 1994; Schneider & Ullrich, 1994; Steiner & Schönbeck, 1995; Siegrist et al., 1998), fungiert bei Herbivoren hauptsächlich Jasmonat als abiotischer Induktor (Thaler et al., 1996; Avdiushko et al., 1997; Cipollini & Redman, 1999). Abiotische Induktoren, die gegenüber Pathogenen wirksam sind, wie z.B. 2,6-Dichlorisonicotinsäure (INA) oder BTH, führen häufig zu typischen Abwehrreaktionen, die auch nach einer Primärfektion mit Pathogenen zu beobachten sind. Hier sind z.B. Hypersensitivitätsreaktionen, aber auch die Expression von PR-Proteinen („pathogenesis-related-proteins“) zu nennen (Kogel et al., 1994; Stadnik & Buchenauer, 1999; Schweizer et al., 1999). Schönbeck et al. (1980) konnten zeigen, daß Stoffwechselmetabolite von *Bacillus subtilis* eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber obligat biotrophen Pathogenen besaßen. Dieser Induktor, als B50 bezeichnet, führte jedoch nicht zur Ausbildung von Hypersensitivitätsreaktionen und ist ebenfalls ohne Einfluß auf die Aktivität spezifischer PR-Proteine. Dies läßt vermuten, daß die beobachtete resistenzinduzierende Wirkung von B50 auf einem anderen Wirkmechanismus beruht. Der gegenüber Herbivoren häufig verwandte abiotische Induktor Jasmonat wirkt als Signal für die Expression einer Vielzahl von Proteinen, die mit

der pflanzlichen Resistenz gegenüber Insekten in Verbindung gebracht werden, wie z.B. Proteinaseinhibitoren oder Polyphenoloxidasen (Farmer & Ryan, 1992; Corcuera, 1993).

Die beschriebenen Untersuchungen beziehen sich alle auf die induzierte Resistenz, nicht auf die induzierte Toleranz. Zur induzierten Toleranz liegen bislang nur wenige Untersuchungen vor, und diese befassen sich hauptsächlich mit der toleranzinduzierenden Wirkung gegenüber Pathogenen (Kehlenbeck et al., 1994; Seidel, 1996). Wittmann & Schönbeck (1996) konnten jedoch am System *R. padi*/Weizen zeigen, daß B50 nicht nur gegenüber obligat biotrophen Pathogenen sondern auch gegenüber Aphiden als Toleranzinduktor fungieren. Im Gegensatz zu den obligat biotrophen Systemen konnte in diesem System jedoch keine Resistenz induziert werden.

In den vorliegenden Untersuchungen sollte gezeigt werden, ob die von Wittmann & Schönbeck (1996) beobachteten Eigenschaften des Induktors B50 gegenüber einem *R. padi*-Befall auch auf andere Aphidenarten übertragen werden können. Für die Untersuchungen wurde die Große Getreideblattlaus, *Sitobion avenae* F., ausgewählt, da sie ein wichtiger Schädling im Getreideanbau ist und sich von *R. padi* anhand der Saugortpräferenz unterscheidet. Während *R. padi* unter natürlichen Bedingungen überwiegend die vegetativen Bereiche der Pflanze besiedelt und bereits in einem sehr frühen Entwicklungsstadium schädigt, befällt *S. avenae* überwiegend das Fahnenblatt und die Ähre. Diese unterschiedliche Saugortpräferenz bietet die Möglichkeit zu prüfen, ob die Induktion durch den Saugort der Aphiden beeinflusst wird. Im Vergleich zu dem mikrobiellen Induktor wurde die Wirkung des synthetischen Induktors Bion[®] (BTH) getestet. Da dieser Induktor unter verschiedenen Produktnamen geführt wird (Bion[®], Actigard[®]), und häufig auch die Reinsubstanz (BTH) zum Einsatz kommt, wurde im folgenden bei Literaturangaben immer BTH zur Bezeichnung des Induktors verwandt. BTH besitzt im Vergleich zu B50 nicht nur gegenüber obligat biotrophen Pathogenen eine resistenzinduzierende Wirkung, sondern verfügt über ein breiteres Wirkungsspektrum (Friedrich et al., 1996; Cole, 1999; Anfoka, 2000). Weiterhin scheint die resistenzinduzierende Wirkung von B50 und BTH gegenüber *E. graminis* auf unterschiedlichen Wirkmechanismen zu beruhen (Saile, 1999). Ob BTH auch toleranzinduzierende Eigenschaften gegenüber Pathogenen oder Herbivoren besitzt, ist nicht bekannt. Einige Arbeiten, in denen die Wirksamkeit von BTH gegenüber Pathogenen untersucht wurde, weisen jedoch eher auf das Gegenteil hin, da in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren, wie z.B. der Pflanzenart, ihrer Entwicklung oder der eingesetzten Induktorkonzentration

phytotoxische Reaktionen oder Wachstumsreduktionen nach einer Behandlung auftraten (Cole, 1999; Godard et al., 1999). In den vorliegenden Untersuchungen sollte deshalb geprüft werden, ob sich eine Bion[®] (BTH) Behandlung im System *S. avenae*/Weizen auf den Ertrag und auf das Wachstum der Pflanzen auswirkt und damit vielleicht die Kompensationsfähigkeit der Pflanzen vermindert oder ob durch die Induktion Toleranz induziert wird. Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit der Pflanzen bekommen auch im Hinblick auf Resistenzreaktionen eine immer größere Bedeutung. So wird in einigen Untersuchungen nach einer Induktion nicht nur die Befallsreduktion erfaßt, sondern auch die durch die Abwehrreaktionen für die Pflanzen entstehenden „Kosten“ berücksichtigt (Thaler, 1999a; Agrawal, 2000; Baldwin & Hamilton, 2000). Von Interesse war in den vorliegenden Untersuchungen weiterhin, ob der gegenüber Pathogenen eher als „Generalist“ zu bezeichnende Induktor Bion[®] sich im Vergleich zu dem „Spezialisten“ B50 unterschiedlich auf das Wachstum der Weizenpflanzen nach einem Herbivorenbefall auswirkt. Die Untersuchungen sollten zeigen, ob Abwehrreaktionen induziert werden, die für die Pflanzen mit „Kosten“ verbunden sind und damit die Leistungsfähigkeit der Pflanzen beeinträchtigen. Neben der Auswirkung einer Bion[®]-Behandlung auf das Pflanzenwachstum und den Ertrag wurden aber auch Befallsparameter erfaßt, um zu prüfen, ob der Induktor eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* besitzt. So zeigten Inbar et al. (1998), daß BTH nicht nur eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber Pathogenen, sondern auch gegenüber Insekten aufweist. Weiterhin aktiviert BTH den Salizylsäure-Signalweg, und wie bereits oben erwähnt weisen einige Untersuchungen darauf hin, daß sich der Salizylsäure-Signalweg und der Octadecanoidweg gegenseitig beeinflussen können (Fidantsef et al., 1999). In den vorliegenden Untersuchungen sollte deshalb geprüft werden, ob Bion[®] Resistenz oder eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber *S. avenae* induziert.

Die beschriebenen induzierten Reaktionen gegenüber Herbivoren bzw. ihren natürlichen Gegenspielern gehen häufig auf einen Primärbefall mit Milben (Karban, 1990; Dicke et al., 2000) oder beißenden Insekten wie z.B. Lepidopteren-Larven (Mc Cloud & Baldwin, 1997; Röse et al., 1998) zurück. Die Wirksamkeit einer Induktion gegenüber Phloemsaugern wie z.B. Aphiden wurde bislang weniger betrachtet (Gianoli & Niemeyer, 1998). Auch der gegenüber Herbivoren eingesetzte abiotische Induktor Jasmonat, der im Zusammenhang mit Wundreaktionen in der Pflanze diskutiert wird, wurde bislang hauptsächlich bei beißenden Insekten untersucht (Avdiushko et al., 1997; Thaler, 1999b).

In den vorliegenden Untersuchungen wurde zunächst überprüft, ob B50 und Bion[®] im System *S. avenae*/Weizen als Toleranz- und/oder Resistenzinduktor gegenüber *S. avenae* wirksam sind. Im weiteren sollten Analysen zu den primären Stoffwechselprodukten des Weizens im Jungpflanzenstadium und zur Ernährungsphysiologie der Aphiden dazu beitragen mögliche Ursachen der beobachteten Effekte aufzuzeigen.

2. Allgemeine Versuchsbedingungen

2.1 Induktion

2.1.1 Induktoren

Es wurden zwei chemische Induktoren eingesetzt: der mikrobielle Induktor B50 und der synthetische Induktor Bion[®].

B50:

Bacillus subtilis (Ehrenberg) Cohn, Isolat B50, bildet in Flüssigkultur extrazelluläre Stoffwechselprodukte, welche eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber obligat biotrophen Pathogenen aufweisen (Schönbeck et al., 1980). Wittmann & Schönbeck (1996) zeigten, daß B50 auch Toleranz gegenüber *E. graminis* und *R. padi* induziert.

Die Bakterien entstammten der Mikroorganismensammlung des Institutes für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz der Universität Hannover. Für die Kultur von *B. subtilis* wurden synthetische Nährmedien folgender Zusammensetzung verwendet (modifiziert nach Schlegel, 1985):

<u>Synthetisches Nährmedium:</u>			<u>Spurenelementlösung:</u>		
Na ₂ HPO ₄ * 2 H ₂ O	0,5	g	ZnSO ₄ * 7 H ₂ O	0,1	g
KH ₂ PO ₄	0,29	g	MnCl ₂ * 4 H ₂ O	0,03	g
NH ₄ Cl	0,6	g	H ₃ BO ₃	0,3	g
NaCl	0,1	g	CoCl ₂ * 6 H ₂ O	0,2	g
MgSO ₄ * 7 H ₂ O	0,2	g	CuSO ₄ * 5 H ₂ O	0,015	g
CaCO ₃	0,022	g	NiCl ₂ * 6 H ₂ O	0,020	g
Saccharose	5,0	g	Na ₂ MoO ₄ * 3 H ₂ O	0,030	g
Hefeextrakt	0,5	g			
Eisencitratlösung (3,8 mM)	5,0	ml	Aqua dest. ad 1000 ml		
Spurenelementlösung	1,0	ml			
pH 7,8 (mit NaOH eingestellt)					
Aqua dest. ad 1000 ml					

Den autoklavierten Nährmedien wurden für die Schrägröhrchen- und Agarplattenkulturen zur Erhaltung von *B. subtilis* 20 g Agar/l zugegeben. Die Induktorproduktion erfolgte in einem 4 l Fermenter (Fa. Schütt, Göttingen). Hierzu wurden 4 l Nährlösung mit bakterienbewachsenen Agarplättchen angeimpft und bei 28 °C, 1-3 l Luftzufuhr/min und 300 U/min inkubiert. Nach einer Kulturdauer von 72 h wurden die Bakterien durch Zentrifugation (7000 U/min, 10 min, 4 °C) und Sterilfiltration (Millipore XX8000230) von dem Kulturfiltrat getrennt. Anschließend konnte durch fraktionierte Acetonfällung ein protein- und kohlenhydrathaltiges Präzipitat gewonnen werden (Steiner, 1990). Diese gereinigte Induktorfraktion wurde gefriergetrocknet und bei -20 °C gelagert.

Bion[®]:

Der synthetische Induktor Bion[®] (BTH; Benzo (1,2,3) thiadiazol-7-thiocarbonsäure S-methylester) ist ein bei der Biologischen Bundesanstalt registriertes Pflanzenstärkungsmittel der Fa. Novartis. Der Wirkstoff gehört zur Gruppe der Benzothiadiazole. Seine Wirkungsweise beruht auf dem Prinzip der systemisch aktivierten Resistenz (Görlach et al., 1996). Im Gegensatz zu B50 verfügt Bion[®] über ein breiteres Wirkungsspektrum gegenüber Pathogenen (Friedrich et al., 1996).

2.1.2 Induktorapplikation

Die Applikation beider Induktoren auf die Pflanzen erfolgte in wässriger Lösung. B50 wurde ohne Zugabe von Formulierungsstoffen in den Gewächshausversuchen in einer 1:3 Verdünnung und in den Freilandversuchen in einer 1:5 Verdünnung der ursprünglichen Konzentration eingesetzt. Bei Bion[®] (WG-50-Granulat) betrug die Konzentration der ausgebrachten Lösung in den Gewächshausversuchen 0,1 g/l. In den Freilandversuchen lag eine Aufwandmenge von 60 g/ha vor. Die Kontrollpflanzen (unbehandelte Pflanzen) wurden entsprechend mit Wasser behandelt. Die Applikation der jeweiligen Induktorlösung erfolgte in den Gewächshausversuchen mit einem Handsprühgerät, in den Freilandversuchen mit einem 5 l Drucksprühgerät. Beide Applikationstechniken gewährleisteten eine gute Benetzung der Pflanzen.

Das Zeitintervall von der Induktion bis zum nachfolgenden Schaderregerbefall betrug bei den Gewächshausversuchen zwischen drei und vier Tagen.

2.2 Pflanzenanzucht und Kulturbedingungen

2.2.1 Gewächshausversuche

Die Untersuchungen erfolgten mit Ausnahme der Versuche zur sortenspezifischen Toleranz und Resistenz auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus'. Für die Ertragshebung im Gewächshaus waren Merkmale wie eine geringe Pflanzenlänge und eine verringerte vegetative Wachstumsphase, die diese Sorte auszeichnen, förderlich. Zur Determination der Entwicklungsstadien der Pflanzen wurden die EC-Stadien nach Zadoks et al. (1974) eingesetzt. Die Anzucht und Kultur der Pflanzen erfolgte im Gewächshaus bei 20-24 °C und einer relativen Luftfeuchte von 50-80%. Eine Zusatzbeleuchtung mit Natriumdampflampen (Philips SGR 102/400) gewährleistete auch in den Wintermonaten eine Photoperiode von 16 h. Bei der Anzucht der Pflanzen wurden insektenpathogene Nematoden, *Steinernema feltae* L., zugegeben, um einem Trauermückenbefall vorzubeugen.

Die weiteren Kulturbedingungen sowie die Kulturführung der Freilanduntersuchungen werden in den einzelnen Versuchsbeschreibungen aufgeführt.

2.3 Schaderreger

2.3.1 Aphiden

Erhaltung und Vermehrung von *Rhopalosiphum padi* L. und *Sitobion avenae* F. (grüner, anholozyklischer Klon) erfolgte mit Ausnahme der Versuche zur sortenspezifischen Resistenz und Toleranz auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' (EC11). In wöchentlichem Abstand wurde Weizen in einer Dichte von 10-15 Körnern/Topf (11^{er}) in Einheitserde (Fruhsdorfer) ausgesät und nach einer 7-tägigen Anzucht in die Blattlausvermehrung überführt. Für die Dauerzuchten wurden die Blattläuse in gazebespannten Zuchtkäfigen (90 × 60 × 70 cm) in einem klimatisierten Raum bei 20 ± 1 °C, 50-60% relativer Luftfeuchte und 18 h künstlicher Beleuchtung (Natriumdampflampen, Philips SGR 102/499) vermehrt. In einigen Versuchen, z.B. für die Bestimmung der Entwicklungs- und Reproduktionsparameter der Aphiden, wurden synchronisierte Aphiden benötigt. Die Synchronisation erfolgte in Plexiglaszylindern (30 cm hoch, 12 cm Durchmesser) auf ca. 10 Weizenpflanzen pro Topf (12^{er}). Dazu wurden 5 alate Imagines pro Pflanze in einem Clip-Käfig an das Primärblatt der

Pflanzen für 24 h fixiert, anschließend sowohl die Clip-Käfige als auch die adulten Tiere entfernt sowie die Pflanzen mit einem Plexiglaszylinder umgeben. Die abgesetzten Larven verblieben bis zum Adultstadium auf den Pflanzen und wurden dann in den Untersuchungen eingesetzt.

2.3.2 *Erysiphe graminis* DC f. sp. *tritici*

Erysiphe graminis DC f. sp. *tritici* (Em. Marchal) diente in den Versuchen zur Überprüfung der Induktionswirkung. Eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber *E. graminis* ist sowohl für B50 (Schönbeck et al., 1982; Kehlenbeck et al., 1994) als auch für Bion[®] (Görlach et al., 1996; Stadnik & Buchenauer, 1999) in zahlreichen Arbeiten beschrieben worden.

Die Erhaltung und Vermehrung von *E. graminis* erfolgte im Gewächshaus auf einem Gemisch anfälliger Weizensorten (EC15).

2.4 Überprüfung der Wirksamkeit der Induktion

Die Überprüfung der Induktion erfolgte an Pflanzen der Sorte 'Remus', die nicht in die eigentlichen Versuche integriert waren. Diese Pflanzen (EC12) wurden zusammen mit den Versuchspflanzen induziert und nach 3-4 Tagen mit Konidien von *E. graminis* inokuliert. Zur Inokulation der Pflanzen sollten nur Konidien eingesetzt werden, die nicht älter als 24 h sind. Ältere Konidien wurden von den Inokulumpflanzen deshalb durch Abschütteln einen Tag vor Versuchsbeginn entfernt. Zwei bis drei Töpfe mit jeweils ca. 10 Inokulumpflanzen wurden in einer Inokulationskammer erhöht positioniert und für mindestens 12 h akklimatisiert. Die randomisierte Aufstellung der Pflanzen in der Inokulationskammer und die Verwirbelung der Sporen (30 sec) durch einen Ventilator gewährleisteten eine gleichmäßige Verteilung der Konidien auf den Pflanzen. Nach der Inokulation verblieben die Pflanzen für mindestens 2 h in der Kammer. Dann wurden sie von den Versuchspflanzen getrennt im Gewächshaus weiterkultiviert, um eine Infektion dieser Pflanzen mit *E. graminis* zu vermeiden.

Eine Befallsquantifizierung erfolgte 7-10 Tage nach der Inokulation durch Auszählen der Kolonien von *E. graminis*, die sich auf der Ober- und Unterseite der Primär- und Sekundärblätter der Weizenpflanzen gebildet hatten.

Von dieser allgemeinen Beschreibung abweichende Bedingungen werden in den jeweiligen Versuchen gesondert aufgeführt.

2.5 Statistische Auswertung

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programm Systat 5.03. In den Tabellen und Abbildungen des Ergebnisteils markieren unterschiedliche Buchstaben signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Behandlungen. Das Signifikanzniveau betrug bei allen statistischen Analysen $p < 0,05$.

Die eingesetzten Testverfahren werden bei den einzelnen Versuchsbeschreibungen genannt.

3. Einfluß von Induktoren auf die Schadwirkung eines Aphidenbefalls in Weizen - Toleranzeffekte

3.1 Einleitung

Toleranz ist die Fähigkeit einer Pflanze, Schaderregerbefall oder die Einwirkung abiotischer Schadfaktoren unter geringerer Einbuße an Lebens- und Leistungsfähigkeit zu überstehen als sensible Pflanzen bei gleicher Belastungsintensität (Aust et al., 1993). Rosenthal & Kotanen (1994) beschreiben die Toleranz gegenüber einem Herbivorenbefall als eine komplexe Eigenschaft, die durch die Wechselwirkung von inneren und äußeren Faktoren beeinflusst wird. Während die inneren Faktoren durch die Pflanze selbst bestimmt werden, beinhalten die äußeren Faktoren ein breites Spektrum an Variablen, wie z.B. die Verfügbarkeit von Ressourcen und die Art des Herbivorenbefalls. Sortenabhängige Toleranzeigenschaften gegenüber Pathogenen werden häufig beschrieben (Kramer et al., 1980; Clarke, 1986; Zuckerman et al., 1997). So zeigten Roberts et al. (1984), daß tolerante Weizensorten in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium der Pflanzen die durch einen Befall mit *Puccinia recondita* verursachten Ertragsverluste kompensieren konnten. Während Toleranzreaktionen nach einem Herbivorenbefall vor allem mit phytophagen Nematoden untersucht wurden (Dale et al., 1988; Evans & Haydock, 1990; Trudgill, 1991; Calvet et al., 1995), so ist hinsichtlich der Toleranz gegenüber Insekten nur wenig bekannt. Böhnke (1992) beobachtete z.B. an *Vicia faba* sortenspezifische Toleranzunterschiede gegenüber *Aphis fabae* und Wilson & Peters (1973) zeigten an *Zea mays*, daß nach einem Befall mit *Diabrotica* spp. auftretende Reduktionen im Wurzel- und Sproßwachstum bei toleranten Pflanzen vermindert waren.

Neben den sortenspezifischen Eigenschaften der Pflanzen könnten auch induzierte Reaktionen dazu beitragen, die Leistungsfähigkeit der Pflanzen nach einem Schaderregerbefall zu erhalten. So ist bekannt, daß ein Primärbefall Resistenz in Pflanzen induzieren kann. Diese biologischen Verfahren sind sowohl für Pathogene (Kúc et al., 1975; Tuzun & Kloepper, 1995; Lyngs Jørgensen et al., 1998) als auch für tierische Schaderreger (Karban & Myers, 1989; Wool & Hales, 1996; Agrawal & Karban, 2000) beschrieben worden. Reduktionen im Schaderregerbefall, die nach einer Resistenzinduktion auftreten, gewährleisten jedoch nicht immer eine verbesserte Ertragsleistung der Pflanzen. Ressourcen der Pflanze werden für Abwehrreaktionen eingesetzt und stehen damit nicht für das Wachstum und die Reproduktion

zur Verfügung (Karban & Baldwin, 1997). Für die Landwirtschaft ist die Induktion jedoch nur dann von Bedeutung, wenn sie die Produktivität und den Wert der Pflanze steigert (Lyon et al., 1995). Deshalb sollte bei einer Resistenzinduktion nicht nur die Befallsreduktion im Vordergrund stehen, sondern auch die Leistungsfähigkeit der Pflanzen berücksichtigt werden. Ob eine Primärinfektion oder ein Primärbefall neben der Resistenz auch Toleranz induzieren kann, wurde bisher nur wenig untersucht. Griesbach et al. (2000) beobachteten nach einer Präinokulation mit einem avirulenten *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*-Stamm, daß Tomatenpflanzen gegen eine Schädigung durch virulente Isolate weitgehend geschützt waren. Weiterhin zeigten einige induzierte Pflanzen auch Toleranzeigenschaften, da sie bei ähnlichen Bakterienkonzentrationen eine geringere Symptomausprägung im Vergleich zu den unbehandelten Pflanzen besaßen. Aus den Untersuchungen von Agrawal (1998) wird deutlich, daß ein früher Befall mit *Pieris rapae*-Larven an *Raphanus sativus* nicht nur Resistenz gegenüber beißenden Herbivoren und phloemsaugenden Aphiden induzieren kann, sondern auch die Leistungsfähigkeit der Pflanzen nach einem Befall dieser Herbivoren steigert. Die Anwendung von biologischen Verfahren zur Induktion ist jedoch häufig schwierig, deshalb ist unter praxisrelevanten Gesichtspunkten der Einsatz abiotischer Induktoren von größerer Bedeutung (Kessman et al., 1994; Thaler, 1999). In einigen Arbeiten konnte gezeigt werden, daß abiotische Induktoren, die als Resistenzinduktoren gegenüber Pathogenen wirksam sind, auch toleranzinduzierende Eigenschaften aufweisen. So bewirkten Extrakte aus *Reynoutria sachalinensis* sowohl eine resistenz- als auch eine toleranzinduzierende Wirkung gegenüber *Sphaerotheca fuliginea* an Gurken (Konstantinidou-Doltsinis & Schmitt, 1998). An Gerstenpflanzen konnte gezeigt werden, daß nach Behandlung mit Sekundärmetaboliten von *B. subtilis* (B50) geringere Ertragsreduktionen infolge eines Befalls mit *E.graminis* auftraten (Steiner et al., 1988; Kehlenbeck et al., 1994; Gernns, 2000). Wittmann & Schönbeck (1995) beobachteten am System *R. padi*/Weizen, daß B50 nicht nur gegenüber obligat biotrophen Pathogenen, sondern auch gegenüber Aphiden als Toleranzinduktor fungiert. Im Gegensatz zu den Pathogenen konnte gegenüber *R. padi* keine Resistenz induziert werden. Während der mikrobielle Induktor B50 eine resistenzinduzierende Wirkung ausschließlich gegenüber obligat biotrophen Pathogenen besitzt, scheint solch eine Erregerspezifität bei der Toleranzinduktion nicht vorzuliegen. Gegenüber perthotrophen Pathogenen konnte Wittmann (1995) jedoch weder eine Resistenz- noch eine Toleranzinduktion nach einer B50-Applikation beobachten.

Die der Toleranz zugrundeliegenden Mechanismen sind bislang noch weitestgehend unbekannt. Rosenthal & Kotanen (1994) unterscheiden bei den inneren Toleranzfaktoren physiologische und morphologische Komponenten. Zu den physiologischen Faktoren zählen z.B. die von Kral (1993) und Haile et al. (1999) beobachtete Fähigkeit toleranter Pflanzen, Reduktionen in der Photosyntheseleistung der Pflanzen nach einem Aphidenbefall auszugleichen. Weiterhin gehören zu den physiologischen Faktoren die Speicherung von Reserveassimilaten, ihre Remobilisierung und vor allem der Einfluß von Source-Sink-Beziehungen. Als eine morphologische Komponente der Toleranz nennen Rosenthal & Kotanen (1994) die Anzahl pflanzlicher Meristeme. So bezeichnen z.B. Trumble et al. (1993) den Verlust der Apikaldominanz zugunsten eines verstärkten Wachstums nicht apikaler Meristeme als einen wichtigen Kompensationsmechanismus der Pflanze gegenüber einem Herbivorenbefall.

Die Kornertragsleistung von Getreide wird sowohl durch die Assimilatversorgung in der Wachstumsperiode zwischen Ährenanlage und Blüte als auch durch die Assimilateinlagerung während der Kornfüllungsphase bestimmt (Stoy, 1973). Ein Aphidenbefall kann die Ertragsleistung des Getreides maßgeblich beeinträchtigen (Wratten, 1978; George & Gair, 1979; Gray et al., 1990). Im Gegensatz zur Resistenz sind Toleranzeigenschaften von Pflanzen gegenüber Aphiden bisher wenig untersucht worden. Der Grund dafür kann in dem Zeitaufwand zur Bestimmung von Ertragsparametern sowie der hohen Variabilität von Toleranzreaktionen liegen. Bei einer sich kontinuierlich reproduzierenden Aphidenart ist es wesentlich schwieriger, die Toleranzeigenschaften einer Pflanze zu quantifizieren als ihre Antibiosis- und Antixenoseeigenschaften zu ermitteln (Reese et al., 1994). Die Erfassung von Toleranzeigenschaften im Jungpflanzenstadium könnte dazu beitragen, Nachweisverfahren der Toleranz zu verkürzen. Im Zusammenhang mit Aphidenbefall werden in der Literatur Methoden beschrieben, die eine Toleranzdetermination im Jungpflanzenstadium anhand von befallsbedingten Frisch- und Trockengewichtsreduktionen der Pflanzen ermöglichen (Dixon et al., 1990a; Robinson et al., 1991; Reese et al., 1994; Lamb & MacKay, 1995).

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es zu zeigen, ob die von Wittmann & Schönbeck (1995) beobachteten Toleranzeigenschaften des mikrobiellen Induktors B50 gegenüber *R. padi* artspezifisch sind oder auf andere Aphidenarten, wie z.B. *S. avenae*, übertragen werden können. Weiterhin sollte geprüft werden, ob eine Induktorspezifität vorliegt. Hierzu wurde im Vergleich zu B50 der synthetische Induktor Bion[®] getestet.

Die Determination der Toleranz erfolgte zum einen durch Ertragshebungen, zum anderen wurden Parameter erfaßt, mit denen Toleranz im Jungpflanzenstadium nachgewiesen werden kann. Die Untersuchungen sollten Hinweise geben auf die Möglichkeiten einer Toleranzinduktion im Jungpflanzenstadium und auf geeignete Verfahren zur frühzeitigen Erhebung von Toleranzeigenschaften bei einem *S. avenae*-Befall. Parameter, die während der Ertragsbildung erfaßt wurden, wie die Ährenentwicklung oder das Gewicht von Fahnenblatt und oberstem Internodium, sollten dazu beitragen, erste Informationen zu möglichen Mechanismen der Toleranz zu erhalten.

3.2 Material und Methoden

Die Determination der Toleranz erfolgte in den Versuchen zum einen anhand von quantitativen und qualitativen Ertragsparametern der Weizenpflanzen, zum anderen anhand von vegetativen Wachstumsparametern im Jungpflanzenstadium. Als Schadinsekt fungierte in diesen Untersuchungen hauptsächlich die Große Getreideblattlaus *S. avenae*. Um Toleranz- und Resistenzeffekte gegeneinander abzugrenzen, wurde neben den Pflanzenparametern immer auch die Intensität des Aphidenbefalls erfaßt.

3.2.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase

Zur Überprüfung der toleranzinduzierenden Eigenschaften wurde zunächst der mikrobielle Induktor B50 unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus getestet. Weitere Untersuchungen im Freiland sollten zeigen, ob eine Wirksamkeit dieses Induktors auch unter praxisrelevanten Bedingungen vorliegt. In diese Versuche wurde der synthetische Induktor Bion[®] als Vergleich zu B50 miteinbezogen. Da Aphiden den Ertrag nicht nur quantitativ beeinträchtigen können, wurde in den Freilandversuchen an ausgewählten Proben der Einfluß von Befall und Induktion auf die Ertragsqualität überprüft. Als Qualitätsparameter fungierten dabei der Stärke- und Stickstoffgehalt der Weizenkörner.

3.2.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus

Versuchsdurchführung

Die Versuche zur Ertragshebung wurden im Gewächshaus unter den im Kapitel 2.2.1 beschriebenen Bedingungen durchgeführt. Die Pflanzen wurden in 40 l Töpfen in gedämpftem Kompost bis zur Vollreife kultiviert, nach Bedarf gewässert und jede Pflanze wöchentlich mit

10 ml einer 0,8%igen Nitrophoska Lösung (BASF, N:P:K:Mg = 12:12:17:2) gedüngt. Im ersten Versuch war aufgrund eines beginnenden Mehlnaubefalls eine Fungizidapplikation zu EC49 notwendig. Um einen freien Befall der Aphiden zu gewährleisten und Insektizidbehandlungen der unbefallenen Pflanzen zu vermeiden, wurden die Pflanzen eines Topfes mit einem PVC-Zylinder (100 cm hoch, Durchmesser: 58 cm) umgeben. In den Versuchen erfolgte eine viermalige Induktion mit B50 (Tab. 1). Eine Infektion mit *E. graminis* diente im 2. und 3. Versuch zur Überprüfung der Induktionswirksamkeit (Kap. 2.4). Der Befall mit *S. avenae* wurde im ersten Versuch (1996) sehr früh initiiert. Dabei wurden zwei synchronisierte L₄-Larven je Pflanze auf das Sekundärblatt mit einem Clip-Käfig aufgebracht und nach einer Etablierungszeit von 24 h freier Befall gewährt. Aufgrund des starken Befalls 1996 wurde in den Wiederholungsversuchen 1997 das Versuchsdesign etwas abgewandelt. Die Aphiden wurden zu einem späteren Entwicklungszeitpunkt der Pflanzen und in einer geringeren Dichte in den Versuchen eingesetzt (Tab. 1). Die Befallsquantifizierung erfolgte in allen Versuchen zu EC71. Während im ersten Versuch die Anzahl der Apteren und die Aphidentrockenmasse der beiden oberen Blattetagen und der Ähre bestimmt wurde, wurde im 2. und 3. Versuch dagegen nur der Befall des Fahnenblattes und der Ähre berücksichtigt. Um eine zu starke Beeinträchtigung der Ertragskomponenten in den mit Aphiden befallenen Varianten zu vermeiden, wurde nach Erhebung der Befallsparameter der gesamte Versuch mit einem Insektizid behandelt.

Es wurden drei Versuche zur Ertragshebung im Gewächshaus in einer Blockanlage mit vier Wiederholungen durchgeführt. Ein Block bestand aus vier Töpfen bzw. Zylindern und ein Zylinder umfaßte die Pflanzen einer Variante. Es lagen vier Varianten vor:

Variante	1	2	3	4
Induktion	-	-	B50	B50
Aphidenbefall	-	+	-	+

(- / + = ohne / mit)

In jedem Block war jede Variante einmal vertreten und innerhalb eines Blockes waren die Varianten zufällig verteilt. Eine Übersicht der Versuchsabläufe ist in der Tabelle 1 dargestellt.

Quantitative Ertragsparameter

Die Bestimmung der Ertragsparameter erfolgte zur Vollreife nach einer Trocknung (40 °C) des Pflanzenmaterials. Dabei wurden zum einen früh determinierte Parameter wie die Anzahl

der Nebenhalm und Ähren je Pflanze und die Anzahl der Körner je Ähre ermittelt. Zum anderen wurden das Strohgewicht, der Kornertrag der Ähren und das Tausendkorngewicht (TKG) erfaßt. Für die Ertragsquantifizierung wurde der mittlere Ertrag der ährentragenden Halme einer Pflanze herangezogen.

Tab. 1: Übersicht der Versuchsabläufe zu den Untersuchungen der Ertragshebung im Gewächshaus (Zylinderversuche).

Versuchsanlage	Blockanlage (n = 4)		
	1 14.05.96-15.08.96	2 31.01.97-02.06.97	3 15.09.97-20.01.98
Pflanzen / Zylinder	10	16	16
B50 - Applikation: (1:3 Verdünnung)	EC 15, 32, 49, 59	EC 32, 49, 58, 69	EC 32, 49, 58, 69
Befall mit <i>S. avenae</i> Initialbefall	EC 15 - EC 71 zwei L ₄ je Pflanze	EC 58 - EC 71 20 Alate je Zylinder	EC 58 - EC 71 20 Alate je Zylinder
Quantifizierung des Befalls	EC 71 Anzahl und Trockenmasse der Aphiden von Fahnenblatt und Ähre (1. Versuch: zusätzlich von dem zweitobersten Blatt)		
Insektizid-Applikation: Pirimor (Pirimicarb)	EC 71		
Fungizid-Applikation: Simbo (Fenpropimorph/ Epoconazol)	EC 49	-	-

3.2.1.2 Ertragsversuche im Freiland

Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen wurden 1997 und 1998 auf einer Versuchsfläche der Universität Hannover an der Sommerweizensorte 'Remus' durchgeführt. Zur Beschreibung der Witterungsverhältnisse wurde am Standort die Temperatur mit einem Datalogger (Tinytalk-Termistor; Hersteller Orion Group; $\pm 0,4$ °C) registriert und die tägliche Niederschlagsmenge erfaßt. Die Daten hierzu sind in der Abbildung 1 dargestellt.

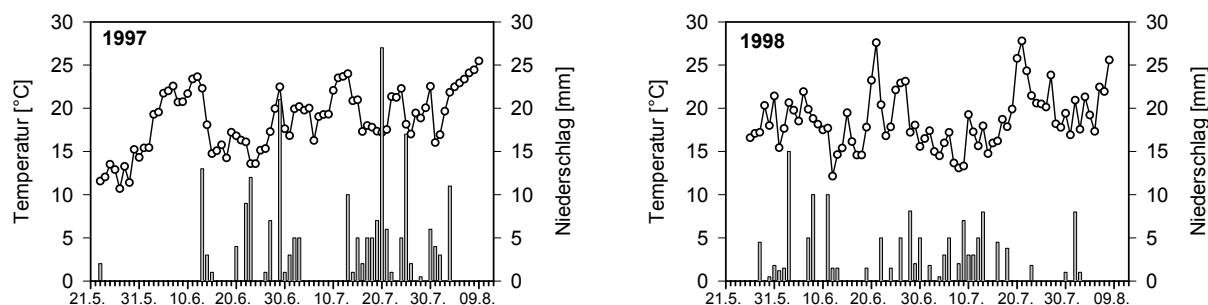


Abb. 1: Tagesmittelwerte der Lufttemperaturen in 2 m Höhe (Linie) und Niederschläge (Säulen) für den Versuchszeitraum von Mai (21.05.) bis August (09.08.) in den Jahren 1997 und 1998.

Die Versuche wurden als Blockanlage (Lateinisches Quadrat) mit sechsfacher Wiederholung angelegt (Tab. 2). Jeder Block enthielt 6 Parzellen. Die Parzellengröße betrug 17,5 m² und der Abstand zwischen den Parzellen 0,4 m. Eine Parzelle umfaßte die Pflanzen einer Variante. Insgesamt wurden die folgenden 6 Varianten untersucht:

Variante	1	2	3	4	5	6
Induktion	-	-	B50	B50	Bion [®]	Bion [®]
Aphidenbefall	-	+	-	+	-	+

(- / + = ohne / mit)

Ein zusätzlicher 7. Block diente zur Überprüfung der Induktorwirkung anhand der resistenz-induzierenden Wirkung von B50 und Bion[®] gegenüber *E. graminis*. In diesem Block lagen jeweils 2 Parzellen einer Variante vor, deren Pflanzen unbehandelt bzw. mit B50 oder Bion[®] behandelt wurden.

Es wurden 200 Körner/m² in einem Reihenabstand von 10 cm ausgesät. Die Düngung erfolgte in drei Gaben mit insgesamt 120 kg/ha Stickstoff als Nitrophoska (N:P:K:Mg = 12:12:17:2). Zur Unkrautbekämpfung wurde in beiden Jahren das Herbizid Pointer (Tribenuron) eingesetzt. Aufgrund der Witterung war in beiden Jahren eine geringe Befallsentwicklung mit *E. graminis* zu verzeichnen, so daß eine Fungizidapplikation nur einmalig notwendig war (Tab. 2). Dabei wurde der gesamte Versuch mit Ausnahme des 7. Blockes mit dem Fungizid Opus top (Epoconazol/Fenpropimorph) behandelt.

Zur Induktion wurde B50 in einer Aufwandmenge von 500 l/ha und Bion[®] mit 60g/ha eingesetzt. Bion[®] wurde nur zu EC32 und B50 zu EC32 sowie zur Blüte (EC61-EC65) appliziert. Die verbleibenden „unbehandelten“ Parzellen (Kontrolle) wurden mit Wasser behandelt. Die

Lösungen wurden auf alle Pflanzen einer Parzelle aufgebracht und es wurde jeweils die gesamte Pflanze behandelt. Aufgrund des geringen natürlichen Infektionsdruckes waren sowohl 1997 als auch 1998 zusätzliche Inokulationen des 7. Blockes mit *E. graminis* erforderlich. Dies erfolgte zu EC34 durch Abschütteln von Mehltausporen befallener Pflanzen aus der Erhaltungszucht (Kap. 2.3.2). In jeder Parzelle des 7. Blockes wurden 10 Weizenhalme (Triebe 1. Ordnung) markiert, um anhand der Anzahl der Mehltaukolonien der beiden obersten Blattoberflächen den *E. graminis* Befall zu bestimmen. Dies erfolgte wöchentlich zwischen EC65 und EC77.

Zur Erfassung der Ertragsparameter wurden in der Diagonalen jeder Parzelle des 1. bis 6. Blockes 1997 10 Weizenhalme (Triebe 1. Ordnung) und 1998 20 Weizenhalme markiert. In den aphidenbefallenen Parzellen wurde an diesen Halmen wöchentlich die Populationsentwicklung der am häufigsten auftretenden Getreideaphiden, *S. avenae*, *Metopolophium dirhodum* und *R. padi* erfaßt. Aufgrund der Witterung war in beiden Versuchsjahren ein geringer Aphidenbefall zu verzeichnen. Deshalb wurden zu EC69 (1997) bzw. zu EC71 (1998) 5 adulte Aphiden aus der Erhaltungszucht auf die Ähren der markierten Pflanzen aufgebracht, um einen höheren Befallsdruck und damit eine Ertragsrelevanz des Befalls zu gewährleisten. Die Etablierung der Aphiden erfolgte mit Hilfe eines 15 cm langen Schlauches aus Nylonstrumpfgewebe, welcher mit einem dünnen Draht verschlossen für 24 h an der Pflanze befestigt wurde. Der geringe Aphidenbefall führte dazu, daß eine Insektizidbehandlung der aphidenfreien Parzellen nur einmalig mit Pirimor (Pirimicarb) erforderlich war (Tab. 2).

Sowohl bei den Induktionen als auch bei den Fungizid- und Insektizidbehandlungen verhinderte eine Abschirmung mit einer Kunststoff-Folie (1,5 m hoch) die Abdrift der Lösungen auf die jeweils nicht zu behandelnden Parzellen. Zum Schutz vor Vogelfraß wurde die gesamte Versuchsanlage von ca. 2,5 m hohen Drahtgittern und einem Vogelschutznetz (Maschenweite 2 cm) umgeben. Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Versuchsabläufe.

Tab. 2: Pflanzenbauliche Maßnahmen und Versuchsabläufe in den Untersuchungen zur Ertragshebung im Freiland (1997 und 1998).

Versuchsanlage	Lateinisches Quadrat (n = 6)			
	1997		1998	
Versuch	Remus		Remus	
Sommerweizensorte	Remus		Remus	
Aussaart	02.04.		02.04.	
Saatstärke	200 Körner/m ²		200 Körner/m ²	
<u>Stickstoffdüngung</u>				
Nitrophoska (N:P:K:Mg = 12:12:17:2)	02.04.97	30 kg N/ha	02.04.98	30 kg N/ha
	20.05.97	40 kg N/ha	20.05.98	40 kg N/ha
	14.06.97	50 kg N/ha	14.06.98	50 kg N/ha
<u>Herbizid</u>				
Pointer (Tribenuron)	20.05.97	25 g/ha	14.05.98	25 g/ha
<u>Fungizid</u>				
Opus top (Epoconazol/Fenpropimorph)	20.06.97	1,0 l/ha	15.06.98	1,0 l/ha
<u>Insektizid</u>				
Pirimor (Pirimicarb) Einsatz: aphidenfreie Parzellen	03.07.97	300 g/ha	01.07.98	300 g/ha
<u>Induktion</u>				
B50	24.05.97	500 l/ha	26.05.98	500 l/ha
	16.06.97	500 l/ha	18.06.98	500 l/ha
Bion [®]	24.05.97	60 g/ha	26.05.98	60 g/ha
Mit Ausnahme der Fungizidapplikation gelten alle durchgeführten Maßnahmen auch für den 7. Block				

Erfassung von ertragsrelevanten Parametern

Der Einfluß des Aphidenbefalls auf die Ährenentwicklung wurde im Freiland anhand der Trocken- und Frischgewichte der Ähren erfaßt. 1997 wurden die Trockengewichte der Ähren zur Anthesis und zur Milchreife sowie das Frischgewicht zur Gelbreife ermittelt. 1998 wurden die Probenahmen um einen Probetermin erweitert, indem zwischen früher (EC61) und später Anthesis (EC69) differenziert wurde. Zur Prüfung eines Einflusses von Aphidenbefall und Induktion auf den Wassergehalt der Ähren wurde 1998 zu allen Terminen auch das Frischgewicht der Ähren bestimmt. Bei den ersten beiden Probenahmen wurden 1997 20 Pflanzen und 1998 10 Pflanzen pro Parzelle in die Untersuchungen einbezogen. Die Befallsquantifizierung erfolgte dabei anhand der Aphidentrockenmasse der Ähren, wobei keine Differenzierung zwischen den Blattlausarten vorgenommen wurde. Aufgrund des geringen Befalls mit

M. dirhodum (Tab.15) wurde der Befall des Fahnenblattes nicht berücksichtigt. Die insgesamt geringe Befallsentwicklung bewirkte, daß 1997 zu EC83 und 1998 zu EC75 und EC83 keine Befallsquantifizierungen anhand der Aphidentrockenmasse mehr möglich waren. Zu diesen Terminen wurden auf einer Fläche von 0,25 m²/Parzelle alle ährentragenden Halme geerntet und 1997 aus den 10 schwersten, 1998 aus den 20 schwersten Ähren einer Probenahme das arithmetische Mittel des Frisch- bzw. Trockengewichtes gebildet. Dieses wurde für den Vergleich der Ährengewichte zwischen den Varianten herangezogen. Da in allen Parzellen zum Zeitpunkt der Probenahme noch unreife Nebenhalme vorlagen, wurden nur jeweils die schwersten Ähren einer Probenahme berücksichtigt, um zu gewährleisten, daß nur vollständig entwickelte Ähren in die Untersuchungen einbezogen wurden. 1997 erfolgten die Probenahmen an sechs und 1998 an zwei zufällig ausgewählten Bereichen jeder Parzelle.

Die für das Wachstum des Weizenkornes benötigten Assimilate müssen überwiegend nach der Blüte bereitgestellt werden. Bei unbegranntem Weizen kommt nicht der Ähre, sondern dem Fahnenblatt eine bedeutende Rolle bei der Bereitstellung von Assimilaten für die Kornbildung zu (Thorne, 1965). Als Speicherort für Assimilate fungiert bei Getreidepflanzen vor allem das oberste Internodium. Zum Zeitpunkt der Blüte wurde deshalb in beiden Versuchen der Einfluß von Befall und Induktion auf das Trockengewicht des Fahnenblattes und des oberen Abschnittes des obersten Internodiums (10 cm) erfaßt. 1997 wurde zusätzlich ab EC32 alle zwei Wochen die Halmlänge der markierten Pflanzen ermittelt, um zu prüfen, ob die Induktion sich auf das Wachstum der Pflanzen auswirkt.

Quantitative Ertragsparameter

Als quantitative Ertragsparameter fungierten die Bestandesdichte als ährentragende Halme/m², der Stroh- und Kornertrag der Pflanzen, die Kornanzahl je Ähre und das Tausendkorngewicht (TKG). In jeder Parzelle (17,5 m²) wurden auf vier zufällig ausgewählten Flächen mit einer Größe von 0,25 m² die Anzahl der ährentragenden Halme ermittelt und anhand des arithmetischen Mittels die Bestandesdichte/m² berechnet. Zur Bestimmung des Einzelpflanzenertrages wurden 1997 alle 10 markierten Weizenhalme einer Parzelle herangezogen. 1998 wurden dagegen aufgrund des geringen Aphidenbefalls von den 20 markierten Halmen 10 Halme ausgewählt. Während bei den befallsfreien Pflanzen die Auswahl zufällig erfolgte, kamen bei den aphidenbefallenen Pflanzen diejenigen Halme zur Auswertung, deren Ähren

die höchsten Befallsintensitäten aufwiesen. Das Pflanzenmaterial wurde bei einer Kornfeuchte von 10% geerntet und anschließend bis zur Gewichtskonstanz bei 40 °C getrocknet.

Die Quantifizierung des Aphidenbefalls erfolgte mit der von Wratten et al. (1979) entwickelten Formel zur Berechnung von Blattlausindizes. Dabei wurden die Aphiden jedoch nicht entsprechend ihres Entwicklungsstadiums unterschiedlich gewichtet. In diesen Index fließen kumulativ sowohl die Höhe als auch die Dauer des Befalls mit ein.

$$\text{Index} = \sum_1^{k-1} \left(\frac{t_n}{2} \cdot (x_n + x_{n+1}) \right)$$

k = Gesamtanzahl der Bonituren
 x = Aphidenanzahl
 n = Boniturtermin
 t_n = Zeit [d] zwischen zwei Boniturterminen

Es wurden Blattlausindizes für den *S. avenae*-Befall der Ähre und für den *M. dirhodum*-Befall des Fahnenblattes ermittelt. Aufgrund des geringen Anteils von *S. avenae* auf der Fahne bzw. von *M. dirhodum* auf der Ähre wurde dieser Befall nicht berücksichtigt. Da die dritte Aphidenart im Getreide *R. padi* in beiden Versuchsjahren nur vereinzelt auftrat, hatte dieser Befall ebenfalls keine Ertragsrelevanz.

Der Einfluß der Induktion auf die quantitativen Ertragsparameter und auf die Pflanzenlänge wurde 1997 von Scheinhütte (1998) ermittelt.

Qualitative Ertragsparameter

Die Untersuchungen zur Kornqualität umfaßten die Bestimmung des Stärke- und Stickstoffgehaltes der Weizenkörner. Dabei wurden jeweils die Körner von 5 Pflanzen pro Parzelle in die Untersuchungen einbezogen. Aufgrund des geringen Aphidenbefalls in beiden Versuchsjahren wurden bei den befallenen Pflanzen nur die Pflanzen mit den höchsten Aphidendichten berücksichtigt. Zusätzlich zu den Kornproben wurden auch die Ähren zum Zeitpunkt Anthesis (EC61) aus dem Freilandversuch von 1998 in die Untersuchungen einbezogen. Dabei sollte bei befallsfreien und aphidenbefallenen Pflanzen ein ähnliches Ährentrockengewicht vorliegen. Die getrockneten Korn- und Ährenproben wurden zu einem feinem Mehl vermahlen, welches als Ausgangsmaterial für die weiteren Analysen diente.

Stickstoffgehalt

Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes erfolgte nach Kjeldahl (Bremner & Mulvaney, 1982). Bei den Kornproben wurde 100 mg des fein gemahlene Ausgangsmaterials mit 250 mg Natriumthiosulfat, 250 mg Salicylsäure, einer halben Kjeldahltablette (Merck, 1.15348) sowie 5 ml Schwefelsäure (96 %ig) versetzt und für 12 h inkubiert. Danach erfolgte der Aufschluß der Proben für 45 min bei 450 °C im Heizblock (Aufschlußblock „Digestion System 12, 1009 Digester“; Fa. Tecator). Nach Abkühlen der Proben wurden diese im Wasserdampfdestillationsautomat („Vadopest 3 automatic“, Fa. Gerhard) destilliert. Hier wurden automatisch 10 ml Aqua dest. und 45 ml 33 %-ige Natronlauge zugegeben. Dabei wurde das Ammonium aus der Pflanzenprobe als Ammoniak in die Titrationsvorlage, bestehend aus 10 ml 4 %iger Borsäure und 0,5 ml Tashiro-Mischindikator (Merck, 1.06130), überführt. Im dritten Schritt des Verfahrens, der Titration, wurde mit 0,1 N Schwefelsäure die Titrationsvorlage rücktitriert. Aus der verbrauchten Säuremenge, deren Normalität und dem Äquivalentgewicht des Stickstoffes läßt sich der Stickstoffgehalt der Probe in mg/100 mg Trockengewicht ermitteln. Bei den Ährenproben wurden nur 50 mg des fein gemahlene Pflanzenmaterials eingesetzt.

Stärkegehalt

Die Stärkedetermination erfolgte anhand ihres Bausteines, dem Monosaccharid Glucose. Daher war es notwendig, zunächst alle löslichen Kohlenhydrate aus dem Pflanzenmaterial zu entfernen. In Anlehnung an eine Methode von Heisterüber et al. (1994) wurden 100 mg des Ausgangsmaterials mit 5 ml wässrigem Ethanol (80%) für 30 min bei 80 °C im Wasserbad inkubiert und die Proben anschließend 10 min bei 4000g zentrifugiert. Der Überstand wurde verworfen und die alkoholische Extraktion zweimal wiederholt. Die in dem verbleibenden Sediment enthaltene Stärke wurde, modifiziert nach einer Methode von MacRae (1971), hydrolysiert. Zur Quellung der Stärke wurden 50 mg des getrockneten Sediments mit 10 ml Aqua bidest. vermischt und für 3 h bei 100 °C im Wasserbad inkubiert. Nach dem Abkühlen der Proben erfolgte die enzymatische Stärkehydrolyse durch die Zugabe von 10 ml einer in 0,2 M Natriumacetatpuffer suspendierten Amyloglucosidase (1 U/ml) für 40 h bei 60 °C im Wärmeschrank. Nach Zentrifugation bei 3000g für 20 min wurde im Überstand die freigesetzte Glucose kolorimetrisch nach einer Methode von Hendrix (1993) bestimmt. Diese Methode basiert auf einer Farbreaktion, die an die enzymatische Umsetzung von Glucose zu 6-Phosphogluconat durch eine Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase gekoppelt ist. Zur Bestimmung des Glucosegehaltes wurden definierte Volumina des Überstandes in Mikrotiterplatten

pipettiert, getrocknet (55 °C, 24h), mit 20 µl Aqua bidest. wieder angelöst und durch Zugabe von 100 µl Enzymreagenzlösung (Glucose kit, Sigma Nr. 115-A) die Enzymreaktion gestartet. Nach einer Inkubationszeit von 15 min bei 37 °C wurde der gebildete Farbstoffkomplex im ELISA-Photometer bei 492 nm gemessen.

3.2.1.3 Statistische Auswertung

Nach Prüfung aller Versuchsdaten auf Normalverteilung wurden Daten, deren Verteilung einer Normalverteilung entsprach oder nach einer logarithmischen ($\log(x + 1)$) - oder Quadratwurzel - Transformation an diese angepaßt werden konnte, mit Hilfe einer ANOVA mit anschließendem Mittelwertsvergleich nach Scheffé analysiert. Bei nicht normalverteilten Stichproben wurde der H-Test nach Kruskal-Wallis, bei signifikanten Abweichungen ($p < 0.05$) Einzelvergleiche zwischen allen Varianten mit dem U-Test nach Mann-Whitney durchgeführt und diese nach Bonferroni korrigiert (Sokal & Rohlf, 1995). Für einen paarweisen Vergleich der Varianten hinsichtlich der Befallsintensität, gemessen als Aphidentrockenmasse, wurde in den Gewächshausversuchen der t-Test herangezogen. Die Regressionsanalysen zum Einfluß der Befallsdichte auf den Kornertrag der Ähre wurden mit dem Programm Systat 5.03 durchgeführt.

3.2.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium

Eine Toleranzdetermination im Jungpflanzenstadium kann anhand vegetativer Parameter der Pflanzen erfolgen. Im Zusammenhang mit Aphidenbefall werden in der Literatur verschiedene „Toleranzindizes“ beschrieben, bei denen Reduktionen im Gewicht der Pflanzen bezogen auf die Befallsstärke als Maß der Toleranz fungieren (Dixon et al., 1990a,b; Lamb & MacKay, 1995). In dem von Reese et al. (1994) beschriebenen Nachweis der Toleranz wird das Verhältnis im Pflanzengewicht von unbefallenen und aphidenbefallenen Pflanzen als Toleranzmarker eingesetzt. Die Befallsstärke wird in diesem Nachweisverfahren nicht berücksichtigt.

In den vorliegenden Untersuchungen sollte geprüft werden, ob die Induktoren, B50 und Bion[®], eine toleranzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* an Weizenpflanzen im Jungpflanzenstadium besitzen und welche Parameter zur Erfassung der Toleranz herangezogen werden können. Da die Untersuchungen zur Toleranzdetermination in der Ertragsbildungsphase zeigten, daß die Induktoren an der Sommerweizensorte ‘Remus’ gegenüber *S. avenae*

Toleranz induzieren können (Kap. 3.3.1), wurde diese Weizensorte auch für die Untersuchungen im Jungpflanzenstadium eingesetzt. Ob diese Sorte konstitutiv über Toleranzeigenschaften gegenüber *S. avenae* verfügt, ist nicht bekannt. Deshalb wurde weiterhin in einem Sortenvergleich getestet, ob die Sommerweizensorte ‘Remus’ als tolerant oder als sensibel gegenüber *S. avenae* einzustufen ist.

3.2.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter

Versuchsdurchführung

Es wurden drei Versuche zur Wirksamkeit von B50 und zwei Versuche zur Wirksamkeit von Bion[®] im Gewächshaus unter den im Kapitel 2.2.1 beschriebenen Bedingungen durchgeführt. Die Aussaat der Pflanzen erfolgte in Einheitserde (Fruhstorfer Erde Typ P) zu 4 Körnern pro Topf (11^{er}). Nach 7 Tagen wurden zwei Pflanzen pro Topf für die Versuche ausgewählt und die anderen Pflanzen entfernt. Die Bestimmung der befallsbedingten Reduktionen im Pflanzengewicht erforderten eine Anlage des Versuches in Blöcken. In jedem Block traten vier Varianten, mit jeweils 8 bzw. 12 Pflanzen pro Variante (Tab. 3) auf, die innerhalb eines Blockes zufällig verteilt waren. Es wurden folgende Varianten untersucht:

Versuch 1 bis 3

Variante	1	2	3	4
Induktion	-	-	B50	B50
Aphidenbefall	-	+	-	+

Versuch 4 und 5

1	2	5	6
-	-	Bion [®]	Bion [®]
-	+	-	+

(- / + = ohne / mit)

Eine Übersicht über die Anzahl der Wiederholungen und den Versuchsaufbau gibt die Tabelle 3. Die Induktion (Kap. 2.1.2) erfolgte im Zweiblattstadium der Pflanzen. Die Wirksamkeit der Induktoren wurde anhand ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis* überprüft (Kap. 2.4). Vier Tage nach der Induktion wurden synchronisierte adulte *S. avenae* mit einem Clip-Käfig auf das Sekundärblatt der Versuchspflanzen aufgekäfigt. Um die Beeinträchtigung der Assimilationsintensität auszugleichen, wurde das Sekundärblatt der aphidenfreien Pflanzen ebenfalls mit einem Clip-Käfig versehen.

Hinsichtlich des Initialbefalls unterschieden sich die Versuche. Im ersten und zweiten Versuch wurden 2 bzw. 3 Imagines von *S. avenae* eingesetzt, und die Schadphase betrug

7 Tage (Tab. 3). In den Versuchen 3 bis 5 betrug der Initialbefall bei der Hälfte der Pflanzen 5 Imagines von *S. avenae* und die Schadphase 7 Tage. Bei den verbleibenden Pflanzen wurden 3 Imagines bei einer Schadphase von 14 Tagen eingesetzt.

Das Frischgewicht der Pflanzen und die Aphidenanzahl wurden bei Versuchsende, 7 bzw. 14 Tage nach Befallsbeginn, ermittelt und nach Trocknung des Materials bis zur Gewichtskonstanz bei 40 °C die Aphidentrockenmasse und das Trockengewicht der Pflanzen erfaßt.

Tab. 3: Übersicht über den Aufbau der Versuche zur Prüfung der toleranzinduzierenden Wirkung der Induktoren (B50, Bion[®]) gegenüber *S. avenae* an Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' im Jungpflanzenstadium.

Versuchsanlage	Blockanlage				
	induziert B50			induziert Bion [®]	
Versuch	1	2	3	4	5
Anzahl der Blöcke	8	14	10	9	7
Anzahl der Pflanzen/Variante/Block	8	8	12	12	12
Befall mit <i>S. avenae</i> Initialbefall (Aphidenanzahl)					
7 Tage Schadphase	2	3	5	5	5
14 Tage Schadphase			3	3	3

Vegetative Wachstumsparameter

Die Bestimmung der Toleranzparameter erfolgte anhand der arithmetischen Mittelwerte des Frisch- und Trockengewichtes der unbefallener und aphidenbefallenen Pflanzen eines Blockes. Aus der Differenz zwischen dem Frisch- und Trockengewicht der Pflanzen wurde der absolute Wassergehalt ermittelt. Da innerhalb eines Versuches keine signifikanten Unterschiede in der Befallsintensität, gemessen als Aphidentrockenmasse, zwischen unbehandelten und induzierten Pflanzen auftraten (Tab. 18, Tab. 19), wurde zunächst die absolute Reduktion im Trockengewicht nach Aphidenbefall erfaßt. Aufgrund der hohen Variabilität in den befallsbedingten Gewichtsreduktionen wurde im weiteren das Verhältnis der Reduktionen zum jeweiligen Aphidenbefall bestimmt und als Toleranzparameter die „Biomass conversion ratio“ nach Lamb & MacKay (1995) berechnet. Ein hoher Index verweist auf geringe Toleranzeigenschaften, ein niedriger Index auf hohe Toleranzeigenschaften.

Der Index wird folgendermaßen berechnet:

$$\text{Index} = \frac{W_c - W_i}{a}$$

W_c = Trockengewicht unbefallener Pflanzen [mg]
 W_i = Trockengewicht befallener Pflanzen [mg]
 a = Aphidentrockenmasse [mg]

Weiterhin wurde die Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen in Anlehnung an Reese et al. (1994) als Toleranzmarker eingesetzt.

3.2.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter

In den sortenspezifischen Untersuchungen sollte geprüft werden, ob zwischen verschiedenen Weizensorten im Jungpflanzenstadium Unterschiede in den Toleranzeigenschaften gegenüber *S. avenae* vorliegen. Die Auswahl der Vergleichssorten war schwierig, da in der Literatur keine Hinweise zu *S. avenae* toleranten Weizensorten vorliegen. Es wurde die Sommerweizensorte ‘Kalistos’ eingesetzt, welcher Toleranzeigenschaften gegenüber Getreideaphiden zugesprochen werden (mdl. Mitteilung, Spanakakis, Fa. Strube Saatzeitung KG) sowie die Winterweizensorte ‘Kanzler’, die als anfällig gegenüber Getreideaphiden beschrieben wird (Krüssel et al., 1997).

Versuchsdurchführung

Die Versuchsdurchführung erfolgte weitestgehend wie bereits unter 3.2.2.1 beschrieben. Es wurden zwei Versuche in einer Blockanlage durchgeführt. In beiden Versuchen wurden 10 Blöcke mit jeweils 8 Pflanzen pro Variante angelegt. Es lagen folgende 6 Varianten vor:

Variante	1	2	3	4	5	6
Sorte	‘Remus’	‘Remus’	‘Kalistos’	‘Kalistos’	‘Kanzler’	‘Kanzler’
Aphidenbefall	-	+	-	+	-	+

(- / + = ohne / mit)

Da Aphiden durch die Wirtspflanzen auf denen sie vermehrt wurden beeinflusst werden können, und die Sorte ‘Remus’ in den Sortenvergleich integriert war, wurden die für diesen Versuch benötigten Aphiden abweichend von den allgemeinen Versuchsbedingungen nicht auf der Sorte ‘Remus’, sondern auf der Sommerweizensorte ‘Tinos’ herangezogen und

synchronisiert. Untersuchungen zu den Entwicklungsparametern von *S. avenae* zeigten, daß sich die Aphiden auf der Sommerweizensorte ‘Remus’ schneller entwickelten als auf der Winterweizensorte ‘Kanzler’ (Kap. 4., Tab. A 6, Tab. A 7). Bei der Sorte ‘Kalistos’ lagen keine Informationen zu den Resistenzeigenschaften gegenüber *S. avenae* vor. Um zu große Unterschiede in der Befallsintensität zu vermeiden, wurden deshalb auf der Sorte ‘Remus’ 3 aptere Imagines und auf den anderen beiden Sorten 5 aptere Imagines von *S. avenae* bei einer Schadphase von 7 Tagen eingesetzt. Bei den Pflanzen, die einer Schaddauer von 14 Tagen ausgesetzt waren, wurden an Stelle der apteren Imagines alate Aphiden verwandt, um zu Beginn des Versuches die Befallsentwicklung etwas zu vermindern. Ungeflügelte Aphiden sind im Vergleich zu geflügelten Aphiden fruchtbarer (Wratten, 1977). Die Aphiden wurden 12 Tage nach Aussaat der Pflanzen (EC12) auf das Sekundärblatt aufgekäfigt und die Schadphase betrug bei der Hälfte der Pflanzen 7 Tage und bei den verbleibenden Pflanzen 14 Tage. Die Befallsintensität wurde anhand der Aphidentrockenmasse von *S. avenae* am Ende des Versuches erfaßt.

Vegetative Wachstumsparameter

Zur Bestimmung der Toleranz wurden zunächst, wie unter 3.2.2.1 beschrieben, die Frisch- und Trockengewichte sowie der Wassergehalt der Pflanzen ermittelt. Da die Pflanzen in Abhängigkeit von der jeweiligen Sorte unterschiedliche Frisch- und Trockengewichte aufwiesen, wurde als Toleranzindex hier jedoch nicht die „Biomass conversion ratio“ nach Lamb & MacKay (1995) ermittelt, sondern der von Robinson et al. (1991) beschriebene Index. Bei diesem Index wird das Verhältnis zwischen der befallsbedingten Reduktion im Gewicht der Pflanzen und dem Gewicht unbefallener Pflanzen in Beziehung zur Aphidentrockenmasse gesetzt. Der Index berechnet sich wie folgt:

$$\text{Index} = \frac{(W_c - W_i)}{a \cdot W_c} \cdot 100$$

W_c = Trockengewicht unbefallener Pflanzen [mg]
 W_i = Trockengewicht befallener Pflanzen [mg]
 a = Aphidentrockenmasse [mg]

Weiterhin wurde die Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen zur Erfassung der Toleranz herangezogen.

3.2.2.3 Statistische Auswertung

Die Daten zu den befallsbedingten Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen, zum Wassergehalt der Pflanzen und zu den berechneten Toleranzindizes, konnten nicht an eine Normalverteilung angepaßt werden. Deshalb wurde für die Auswertung der H-Test nach Kruskal-Wallis mit anschließendem Mann-Whitney U-Test und Bonferroni-Korrektur herangezogen. Die Befallsintensitäten, gemessen anhand der Aphidentrockenmasse, wurden einem t-Test bzw. einer ANOVA mit anschließendem Mittelwertsvergleich nach Tukey unterzogen. Die Analysen zur Beziehung zwischen dem Gewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen und zur Beziehung zwischen der Befallsintensität und den befallsbedingten Reduktionen im Frischgewicht der Pflanzen erfolgte mit dem Programm Systat 5.03.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase

Der Ertrag wird quantitativ durch zwei Teilgrößen bestimmt: einerseits der Zahl der Körner/Fläche und andererseits dem durchschnittlichen Gewicht dieser Körner, dem Tausendkorngewicht (TKG). Die Kornzahl ihrerseits beruht auf der Zahl der ährentragenden Halme und der Zahl der Körner pro Ähre. Während die beiden letztgenannten Parameter zu den früh determinierten Parametern der Ertragsbildung zählen, wird das Korngewicht erst spät in der Pflanzenentwicklung im Zuge der Kornfüllung determiniert. Aus dem Verhältnis von Korn- und Strohertrag (Ernteindex) läßt sich die Effizienz der Pflanzen erkennen, aus der vorliegenden vegetativen Pflanzenmasse (Stroh) Kornträge zu bilden. Neben der quantitativen Erfassung der Ertragskomponenten ist auch die Ertragsqualität entscheidend. Diese wird maßgeblich durch den Stickstoff- und Stärkeanteil des Weizenkornes bestimmt.

3.3.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus

Die drei Versuche im Gewächshaus unterschieden sich zum einen in der Dauer und in der Intensität des *S. avenae*-Befalls, zum anderen wurden sie zu unterschiedlichen Zeitpunkten durchgeführt. Während beim 1. Versuch die gesamte Pflanzenentwicklung, der natürlichen Entwicklung im Freiland entsprechend, im Frühjahr/Sommer erfolgte, wurden der 2. und 3. Versuch im Winter bzw. Herbst durchgeführt. Die Wirksamkeit des Induktors B50 wurde im 2. und 3. Versuch anhand eines *E. graminis*-Befalls überprüft (Kap. 2.4). In beiden Versuchen war eine signifikante Befallsreduktion zu beobachten: Sie betrug im 2. Versuch 16% und im 3. Versuch 31%.

Aufgrund eines beginnenden Thripsbefalls konnten im 3. Versuchsansatz bei der aphidenbefallenen B50-Variante nur 3 Wiederholungen und somit nur 48 Pflanzen in die Auswertung einbezogen werden.

Quantitative Ertragsparameter

Im 1. Versuch führte der frühe Befall mit *S. avenae* zu einer signifikanten Erhöhung in der Anzahl der Nebenhalme (Tab. 4). Ein Einfluß des Befalls auf die Zahl ährentragender Halme war jedoch nicht zu beobachten. Im Gegensatz dazu war bei einem späten Aphidenbefall im

3. Versuch eine signifikante Reduktion in der Anzahl der ährentragenden Halme je Pflanze bei den unbehandelten Pflanzen zu verzeichnen (Tab. 4). Die Induktion mit B50 nahm keinen Einfluß auf diese Parameter.

Tab. 4: Einfluß einer B50-Applikation und eines Befalls mit *S. avenae* auf die Bestockungsintensität von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' und die Anzahl ährentragender Halme je Pflanze unter Gewächshausbedingungen (Versuch 1-3; $\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch	1 14.05.96 - 15.08.96			2 31.01.97 - 02.06.97			3 15.09.97 - 20.01.98		
	Anzahl/Pflanze [n]			Anzahl/Pflanze [n]			Anzahl/Pflanze [n]		
	n	Neben- halme	Ähren	n	Neben- halme	Ähren	n	Neben- halme	Ähren
befallsfrei, unbehandelt	40	3,5 ± 0,2 b	4,1 ± 0,2 a	63	4,2 ± 0,2 a	3,8 ± 0,2 a	64	4,0 ± 0,1 a	3,3 ± 0,1 a
befallsfrei, induziert; B50	40	3,3 ± 0,2 b	4,0 ± 0,1 a	63	4,7 ± 0,2 a	4,5 ± 0,2 a	64	4,0 ± 0,1 a	3,4 ± 0,2 a
Aphidenbefall, unbehandelt	40	4,4 ± 0,2 a	4,6 ± 0,2 a	62	4,2 ± 0,2 a	3,6 ± 0,2 a	58	3,6 ± 0,1 a	2,6 ± 0,2 b
Aphidenbefall, induziert; B50	38	4,6 ± 0,2 a	4,4 ± 0,2 a	59	4,3 ± 0,2 a	3,6 ± 0,2 a	48	3,6 ± 0,1 a	2,7 ± 0,2 ab

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Die Ergebnisse des 1. und 2. Versuches zeigen, daß durch den starken Aphidenbefall die Kornanzahl und der Kornertrag je Ähre sowie das Tausendkorngewicht (TKG) bei den unbehandelten Pflanzen signifikant reduziert wurden (Tab. 5, Tab. 6). Im 3. Versuch führte der Befall dagegen nur zu einer signifikanten Reduktion des Tausendkorngewichtes (Tab. 7). Neben den Veränderungen in den generativen Pflanzenparametern bewirkte der frühe Aphidenbefall im 1. Versuch auch eine signifikante Reduktion in der vegetativen Pflanzenmasse. Das Verhältnis von Korn- und Strohertrag war sowohl im 1. als auch im 2. Versuch signifikant reduziert (Tab. 5, Tab. 6).

Die Induktion mit B50 zeigte im 2. Versuch (Tab. 6) signifikant geringere Reduktionen in der Kornanzahl und dem Kornertrag der Ähren nach Aphidenbefall. Resistenzeffekte des Induktors auf einen *S. avenae*-Befall kommen hier nicht zum Tragen, da durch die Induktion keine Reduktionen in der Befallsintensität, gemessen als Aphidentrockenmasse, zu beobachten waren (Tab. 8). Im 1. und 3. Versuch waren anhand der Ertragsparameter keine Unterschiede nach Aphidenbefall zwischen induzierten und unbehandelten Pflanzen zu verzeichnen (Tab. 5, Tab. 7). Anhand der Befallsintensität wird jedoch deutlich, daß in beiden Versuchen signifikant höhere Aphidentrockenmassen und damit ein höherer Befallsdruck auf den induzierten

Pflanzen vorlag (Tab. 8). Die Induktion führte, mit Ausnahme des 2. Versuches, wo nach Aphidenbefall auf den induzierten Pflanzen ein höheres Strohgewicht vorlag, zu keinen Veränderungen im Strohgewicht der Pflanzen. In keinem der drei Versuche war ein Einfluß der Induktion auf die Ertragsparameter der befallsfreien Pflanzen zu beobachten.

Tab. 5: Einfluß einer B50-Applikation und eines Befalls mit *S. avenae* auf den Strohertrag, den Korn-ertrag je Ähre; das Tausendkorngewicht (TKG) und das Verhältnis von Korn-ertrag zu Strohertrag von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Gewächshausbedingungen (Versuch 1, 14.05.96 - 15.08.96; $\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch 1		Strohgewicht	Körner/ Ähre	Korn-ertrag/ Ähre	TKG	Ähren-/ Strohgewicht
	n	[g]	[n]	[g]	[g]	
befallsfrei, unbehandelt	40	0,59 ± 0,01 b	16,2 ± 0,6 a	0,53 ± 0,02 a	33,0 ± 0,5 a	0,69 ± 0,02 a
befallsfrei, induziert; B50	40	0,66 ± 0,02 a	16,1 ± 0,5 a	0,55 ± 0,02 a	34,4 ± 0,5 a	0,63 ± 0,02 a
Aphidenbefall, unbehandelt	40	0,40 ± 0,01 c	8,8 ± 0,5 b	0,25 ± 0,01 b	29,1 ± 0,7 b	0,46 ± 0,02 b
Aphidenbefall, induziert; B50	38	0,41 ± 0,01 c	9,0 ± 0,5 b	0,25 ± 0,01 b	28,4 ± 1,0 b	0,46 ± 0,03 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 6: Einfluß einer B50-Applikation und eines Befalls mit *S. avenae* auf den Strohertrag, den Korn-ertrag je Ähre, das Tausendkorngewicht (TKG) und das Verhältnis von Korn-ertrag zu Strohertrag von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Gewächshausbedingungen (Versuch 2, 31.01.97 – 02.06.97; $\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch 2		Strohgewicht	Körner/ Ähre	Korn-ertrag/ Ähre	TKG	Ähren-/ Strohgewicht
	n	[g]	[n]	[g]	[g]	
befallsfrei, unbehandelt	64	0,86 ± 0,02 ab	13,3 ± 0,5 a	0,51 ± 0,02 a	37,9 ± 0,7 a	0,60 ± 0,02 a
befallsfrei, induziert; B50	64	0,80 ± 0,02 b	11,8 ± 0,6 ab	0,44 ± 0,02 a	38,4 ± 0,6 a	0,55 ± 0,02 a
Aphidenbefall, unbehandelt	64	0,78 ± 0,03 b	7,6 ± 0,6 c	0,10 ± 0,01 c	14,3 ± 0,7 b	0,17 ± 0,03 b
Aphidenbefall, induziert; B50	59	0,93 ± 0,03 a	10,2 ± 0,7 b	0,15 ± 0,01 b	14,5 ± 0,7 b	0,17 ± 0,01 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 7: Einfluß einer B50-Applikation und eines Befalls mit *S. avenae* auf den Strohertrag, den Korn-ertrag je Ähre, das Tausendkorngewicht (TKG) und das Verhältnis von Korn-ertrag zu Strohertrag von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Gewächshausbedingungen (Versuch 3, 15.09.97 – 20.01.98; $\bar{x} \pm$ S.E.).

Versuch 3	n	Strohgewicht [g]	Körner/ Ähre [n]	Korn-ertrag/ Ähre [g]	TKG [g]	Ähren-/ Strohgewicht
befallsfrei, unbehandelt	64	0,65 ± 0,02 a	5,1 ± 0,3 a	0,16 ± 0,01 a	30,7 ± 0,8 a	0,21 ± 0,01 a
befallsfrei, induziert; B50	64	0,66 ± 0,02 a	5,7 ± 0,3 a	0,17 ± 0,01 a	29,7 ± 0,8 a	0,23 ± 0,01 a
Aphidenbefall, unbehandelt	58	0,63 ± 0,01 a	5,7 ± 0,4 a	0,15 ± 0,01 a	25,6 ± 1,0 b	0,21 ± 0,02 a
Aphidenbefall, induziert; B50	48	0,63 ± 0,01 a	5,3 ± 0,4 a	0,13 ± 0,01 a	24,3 ± 0,9 b	0,17 ± 0,01 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 8: Aphidentrockenmasse von *S. avenae* auf unbehandelten und mit B50-behandelten Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Gewächshausbedingungen (Versuch 1-3; $\bar{x} \pm$ S.E.; Versuch 1: Aphidentrockenmasse der Aphiden auf den beiden oberen Blättern und der Ähre, Versuch 2-3: Aphidentrockenmasse der Aphiden auf dem Fahnenblatt und der Ähre, TM = Trockenmasse).

Versuch	1 14.05.96 – 15.08.96		2 31.01.97 – 02.06.97		3 15.09.97 – 20.01.98	
	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]
unbehandelt	40	57,6 ± 2,2 b	53	21,3 ± 1,0 a	54	6,5 ± 0,6 b
induziert; B50	40	69,9 ± 2,8 a	51	23,0 ± 1,0 a	48	9,8 ± 0,8 a

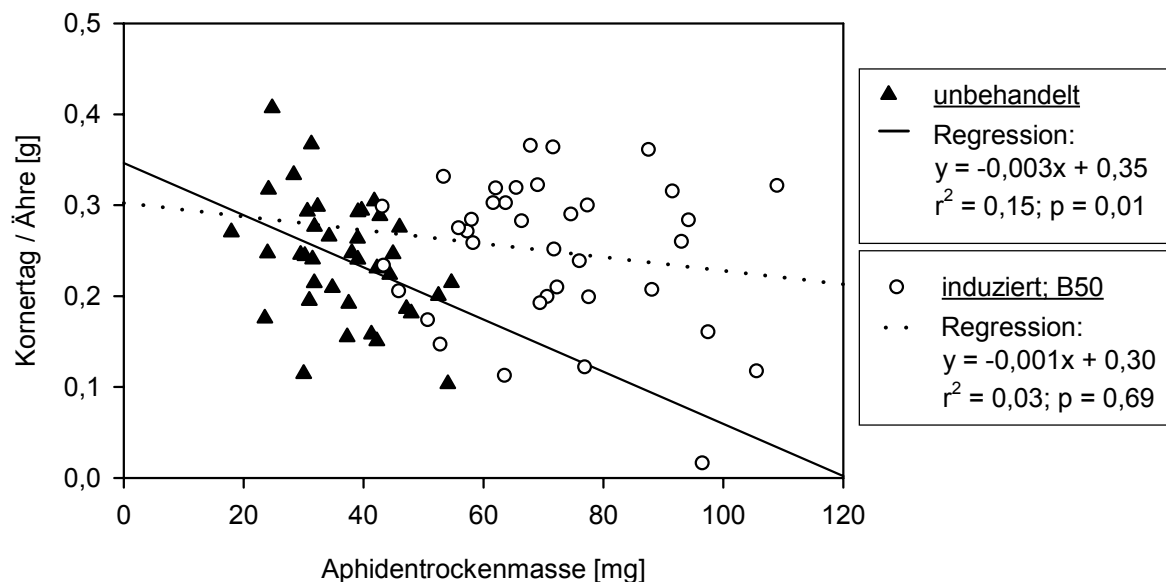
Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (t-Test, $p < 0,05$).

Befalls-Verlust-Relationen

Um den Einfluß eines *S. avenae*-Befalls auf die Ertragsleistung von unbehandelten und induzierten Pflanzen unabhängig von unterschiedlichen Befallsintensitäten vergleichen zu können, wurden für die beiden ersten Versuche Befalls-Verlust-Relationen ermittelt. Für den 3. Versuch war dieses aufgrund der vorliegenden geringen Befallsintensitäten nicht möglich. Im 1. Versuch wurde der *S. avenae*-Befall der beiden oberen Blätter und der Ähre, im 2. Versuch nur der Befall der Ähre in Beziehung zum Korn-ertrag gesetzt. Die Regressionsanalysen zeigen, daß in beiden Versuchen bei den unbehandelten Pflanzen eine signifikante

negative Korrelation zwischen der Befallsintensität und dem Kornertrag der Ähren bestand, während bei den induzierten Pflanzen diese Beziehung nicht vorlag (Abb. 2 A/B).

A: Versuch 1



B: Versuch 2

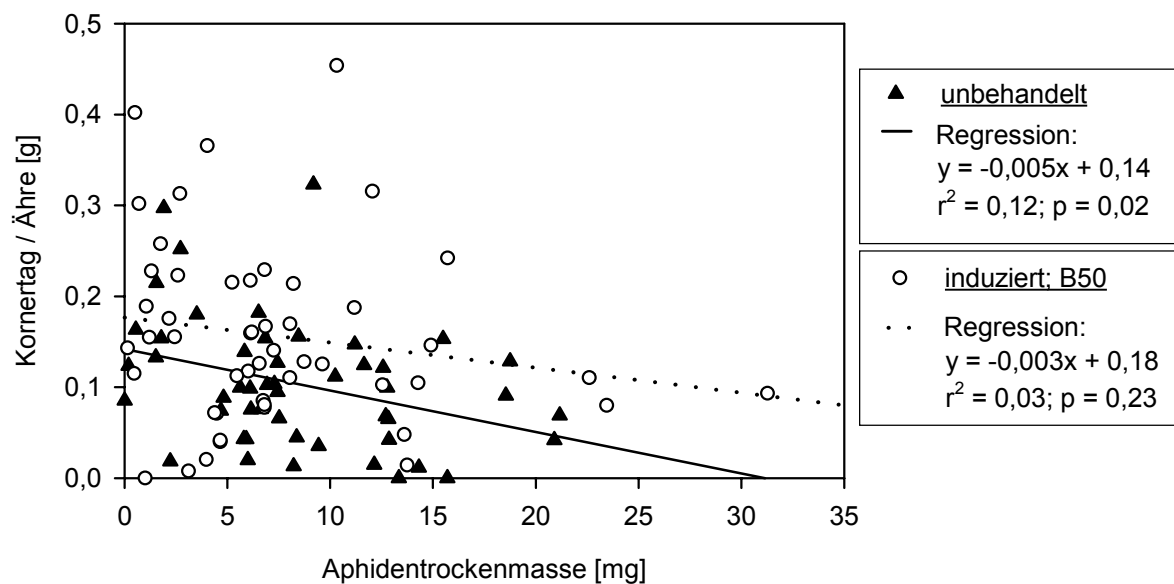


Abb. 2: Beziehung zwischen dem *S. avenae*-Befall und dem Kornertrag pro Ähre bei unbehandelten und induzierten (B50) Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Gewächshausbedingungen (A: Versuch 1 ; B: Versuchs 2).

3.3.1.2 Ertragsversuche im Freiland

Untersuchungen im Freiland sollten zeigen, ob Induktoren (B50, Bion[®]) unter praxisrelevanten Bedingungen einen Einfluß auf den Befall und die Schadwirkung von Getreideaphiden nehmen. Neben Einzelpflanzenenerträgen wurde in diesen Untersuchungen auch die Ertragsqualität und die Ährenentwicklung der Weizenpflanzen berücksichtigt.

Die Wirksamkeit der Induktoren wurde anhand eines *E. graminis*-Befalls überprüft. Dieser war sowohl 1997 als auch 1998 sehr gering ausgeprägt. 1997 betrug die Anzahl an Mehltaukolonien auf den unbehandelten Pflanzen maximal 16 Kolonien pro Pflanze, 1998 waren es 58 Kolonien pro Pflanze. In beiden Versuchsjahren führten sowohl die Applikation von B50 als auch von Bion[®] ab EC69 zu einer signifikanten Reduktion im Befall mit *E. graminis*. Die Reduktionen nach einer Behandlung mit Bion[®] waren stärker ausgeprägt als nach einer Behandlung mit B50. 1997 lagen die Reduktionen nach einer B50-Applikation zwischen 78% und 91%, nach einer Behandlung mit Bion[®] zwischen 90% und 95%. 1998 war der *E. graminis*-Befall nach einer B50-Behandlung um ca. 50% und nach einer Bion[®]-Behandlung um ca. 70% vermindert.

Erfassung von ertragsrelevanten Parametern

Die Untersuchungen zur Ährenentwicklung zeigen, daß der Aphidenbefall bei den unbehandelten Pflanzen im Versuchsjahr 1997 zu EC65 und EC75 zu einem signifikant geringeren Trockengewicht der Ähren führte (Tab. 9). 1998 lag ein signifikanter Unterschied nur zu EC69 vor (Tab. 10). Auch auf den induzierten Pflanzen waren Reduktionen im Ährentrockengewicht nach Befall zu verzeichnen. Die induzierten Pflanzen wiesen jedoch nach einem Befall im Vergleich zu den unbehandelten aphidenbefallenen Pflanzen, mit Ausnahme der Bion[®]-Behandlung zu EC75 im Jahre 1997, tendenziell höhere Ährentrockengewichte auf. Ein signifikant geringerer Aphidenbefall war 1997 auf den B50 behandelten Pflanzen zu EC75 zu beobachten (Tab. 11). In der Befallsintensität, gemessen als Aphidentrockenmasse auf der Ähre, waren zwischen den beiden Versuchsjahren große Unterschiede zu beobachten (Tab. 11). Der Aphidenbefall der untersuchten Ähren war 1997 im Vergleich zu 1998 deutlich stärker ausgeprägt.

Tab. 9: Einfluß von Induktoren (B50, Bion®) und Aphidenbefall auf das Ährengewicht von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zu verschiedenen Entwicklungsstadien des Weizens unter Freilandbedingungen im Jahr 1997 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; TG = Trockengewicht; FG = Frischgewicht).

Versuch 1997	Anthesis EC 65		Milchreife EC 75		Gelbreife EC 83	
	n	Ähren-TG [g]	n	Ähren-TG [g]	n	Ähren-FG [g]
befallsfrei, unbehandelt	119	0,91 ± 0,02 a	119	2,12 ± 0,03 ab	36	3,05 ± 0,11 a
befallsfrei, induziert; B50	119	0,95 ± 0,03 a	120	2,19 ± 0,04 a	36	3,11 ± 0,12 a
befallsfrei induziert; Bion®	119	0,89 ± 0,02 ab	120	2,24 ± 0,04 a	36	3,27 ± 0,09 a
Aphidenbefall, unbehandelt	118	0,71 ± 0,02 c	92	1,82 ± 0,05 c	36	2,99 ± 0,08 a
Aphidenbefall, induziert; B50	104	0,80 ± 0,03 bc	68	1,86 ± 0,06 bc	36	3,16 ± 0,09 a
Aphidenbefall, induziert; Bion®	118	0,79 ± 0,03 bc	89	1,80 ± 0,04 c	36	3,10 ± 0,11 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,003$).

Tab. 10: Einfluß von Induktoren (B50, Bion®) und Aphidenbefall auf das Ährengewicht von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zu verschiedenen Entwicklungsstadien des Weizens unter Freilandbedingungen im Jahr 1998 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; TG = Trockengewicht).

Versuch 1998	Anthesis EC 61		Anthesis EC 69		Milchreife EC 75		Gelbreife EC 83	
	n	Ähren-TG [g]	Ähren-TG [g]	n	Ähren-TG [g]	Ähren-TG [g]	Ähren-TG [g]	
befallsfrei, unbehandelt	60	0,36 ± 0,01 a	0,80 ± 0,02 a	12	1,49 ± 0,06 a	2,04 ± 0,07 a		
befallsfrei, induziert; B50	60	0,37 ± 0,01 a	0,80 ± 0,02 a	12	1,52 ± 0,06 a	2,08 ± 0,05 a		
befallsfrei, induziert; Bion®	60	0,36 ± 0,01 a	0,79 ± 0,02 ab	12	1,50 ± 0,05 a	1,91 ± 0,06 a		
Aphidenbefall, unbehandelt	60	0,36 ± 0,01 a	0,74 ± 0,02 b	12	1,30 ± 0,11 a	1,87 ± 0,11 a		
Aphidenbefall, induziert; B50	60	0,37 ± 0,01 a	0,80 ± 0,02 ab	12	1,50 ± 0,08 a	1,96 ± 0,11 a		
Aphidenbefall, induziert; Bion®	60	0,35 ± 0,01 a	0,77 ± 0,02 ab	12	1,55 ± 0,04 a	1,97 ± 0,07 a		

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,003$).

Tab. 11: Trockenmasse der Aphiden auf Ähren von unbehandelten und induzierten (B50, Bion®) Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zu verschiedenen Entwicklungsstadien des Weizens unter Freilandbedingungen in den Jahren 1997 und 1998 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; TM = Trockenmasse).

Versuch	1997				1998			
	Anthesis EC 65		Milchreife EC 75		Anthesis EC 61		Anthesis EC 69	
	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]
unbehandelt	118	3,93 ± 0,39 a	92	3,86 ± 0,48 a	60	0,45 ± 0,06 a	60	1,43 ± 0,15 a
induziert; B50	104	3,32 ± 0,30 a	68	1,96 ± 0,24 b	60	0,45 ± 0,04 a	60	1,40 ± 0,16 a
induziert; Bion®	118	4,52 ± 0,41 a	89	3,42 ± 0,39 a	60	0,55 ± 0,05 a	60	1,64 ± 0,17 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

In den 1998 durchgeführten Untersuchungen wurde neben dem Trockengewicht der Ähren auch das Frischgewicht ermittelt, um zu prüfen, ob Aphidenbefall oder Induktion Einfluß auf den Wassergehalt der Ähren nehmen. Mit Ausnahme der ersten Probenahme waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten im Wassergehalt der Ähren zu verzeichnen (Tab. 12). Zum Zeitpunkt der frühen Anthesis (EC61) führte der Aphidenbefall zu einer Reduktion im Wassergehalt der Ähren, welches am deutlichsten bei den unbehandelten Pflanzen ausgeprägt war. Seneszenz und Abreife der Pflanzen wurden anhand des Vergilbungsgrades des Fahnenblattes und des oberen Sproßabschnittes zur Gelbreife (EC83) erfaßt. In beiden Versuchsjahren waren keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten im Vergilbungsgrad zu beobachten (Tab. A. 1).

Tab. 12: Einfluß von Induktoren (B50, Bion[®]) und Aphidenbefall auf den Wassergehalt der Ähren von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zu verschiedenen Entwicklungsstadien des Weizens unter Freilandbedingungen im Jahr 1998 ($\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch 1998		Anthesis EC61	Anthesis EC69		Milchreife EC75	Gelbreife EC83
	n	Wasseranteil/- Ähre [%]	Wasseranteil/- Ähre [%]	n	Wasseranteil/- Ähre [%]	Wasseranteil/- Ähre [%]
befallsfrei, unbehandelt	60	75,8 ± 0,2 ab	71,6 ± 0,2 a	12	57,0 ± 1,3 a	37,3 ± 1,4 a
befallsfrei, induziert; B50	60	75,6 ± 0,2 ab	71,4 ± 0,3 a	12	56,0 ± 0,7 a	35,1 ± 1,7 a
befallsfrei, induziert; Bion [®]	60	76,0 ± 0,2 a	70,8 ± 0,2 a	12	55,1 ± 0,7 a	32,2 ± 2,7 a
Aphidenbefall, unbehandelt	60	74,0 ± 0,2 b	71,1 ± 0,3 a	12	58,0 ± 1,6 a	34,2 ± 3,1 a
Aphidenbefall, induziert; B50	60	75,1 ± 0,2 b	70,8 ± 0,2 a	12	57,3 ± 0,7 a	34,3 ± 1,9 a
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	60	75,4 ± 0,2 ab	71,0 ± 0,2 a	12	55,9 ± 0,6 a	33,9 ± 1,7 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,003$).

Die Bestimmungen der Trockenmasse des obersten Internodiumabschnittes (10 cm) zur Blüte zeigen, daß der Aphidenbefall 1997 bei den unbehandelten Pflanzen zu einer signifikanten Reduktion im Trockengewicht des Internodiumabschnittes führte (Tab. 13). 1998 traten dagegen keine Unterschiede auf. Bei den induzierten Pflanzen lag 1997 auf den aphidenbefallenen Pflanzen im Vergleich zu den unbefallenen Pflanzen ebenfalls ein vermindertes Gewicht des obersten Internodiumabschnittes vor (Tab. 13). Die Unterschiede waren jedoch nicht signifikant. Das Trockengewicht des Fahnenblattes wurde bei den unbehandelten Pflanzen durch den Befall nicht signifikant verändert. Auch die Behandlung mit B50 nahm keinen Einfluß auf diesen Parameter. Die mit Bion[®] behandelten Pflanzen wiesen 1997 im Vergleich zu den anderen Behandlungen geringere Fahnenblatttrockengewichte auf, wobei ein signifikanter Unterschied nur zwischen der aphidenbefallenen induzierten Variante (Bion[®]) und der befallsfreien unbehandelten Variante vorlag (Tab. 13).

1997 wurde zusätzlich die Halmlänge während der gesamten Sproßentwicklung der Pflanzen erfaßt. Ein Einfluß des Aphidenbefalls auf das Sproßwachstum war nicht zu erwarten, da der Befall erst nach Abschluß des Längenwachstums auftrat. Deshalb sind in der Abbildung 3 nur

die Halmlängen unbefallener Pflanzen dargestellt. Die Induktorapplikation führte zu keiner Veränderung im Längenwachstum der Pflanzen (Abb. 3).

Tab. 13: Einfluß von Induktoren (B50, Bion[®]) und Aphidenbefall auf das Trockengewicht (TG) des Fahnenblattes und des oberen Internodienabschnittes (10 cm) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zum Zeitpunkt der Blüte unter Freilandbedingungen in den Jahren 1997 und 1998 ($\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch	1997 Anthesis (EC65)				1998 Anthesis (EC69)			
	Fahnenblatt		Internodium		Fahnenblatt		Internodium	
	n	TG [mg]	n	TG [mg]	n	TG [mg]	n	TG [mg]
befallsfrei, unbehandelt	119	124 ± 3 a	60	75 ± 1 ab	60	69 ± 2 a	28	68 ± 1 a
befallsfrei, induziert; B50	119	121 ± 3 ab	60	75 ± 1 ab	60	67 ± 3 a	29	68 ± 1 a
befallsfrei induziert; Bion [®]	119	116 ± 3 ab	60	76 ± 1 b	60	66 ± 2 a	30	66 ± 1 a
Aphidenbefall, unbehandelt	117	120 ± 3 ab	60	68 ± 1 c	60	69 ± 2 a	30	67 ± 1 a
Aphidenbefall, induziert; B50	104	123 ± 3 ab	60	71 ± 1 ac	60	70 ± 2 a	30	67 ± 1 a
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	118	110 ± 3 b	60	71 ± 1 abc	60	66 ± 2 a	30	66 ± 1 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

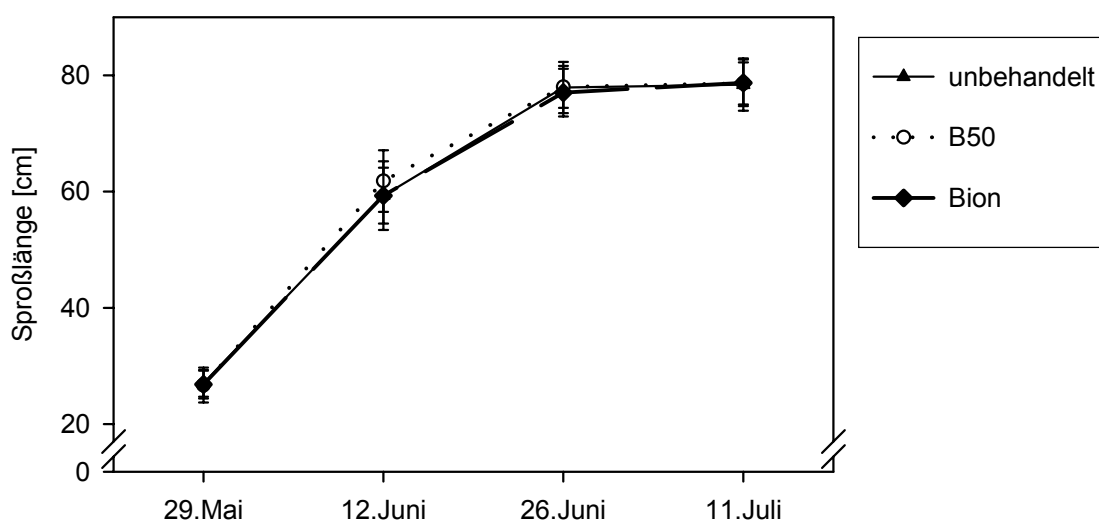


Abb. 3: Einfluß von Induktoren (B50, Bion[®]) auf das Längenwachstum des Sprosses von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Freilandbedingungen im Jahr 1997 ($\bar{x} \pm S.E.$; $n = 60$; Scheffé, $p < 0,05$).

Quantitative Ertragsparameter

In beiden Versuchsjahren (1997, 1998) konnte gezeigt werden, daß die Induktion mit B50 und Bion[®] keine Auswirkungen auf die Bestockungsfähigkeit der Weizenpflanzen hatte. Bei der Anzahl ährentragender Halme/m² traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Varianten auf (Tab. 14).

Tab. 14: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) auf die Anzahl ährentragender Weizenhalme/m² in befallsfreien und aphidenbefallenen Versuchspartzen in den Jahren 1997 und 1998 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; n = 6).

Versuch	1997	1998
	Anzahl ährentragender Halme/m ² [n]	Anzahl ährentragender Halme/m ² [n]
befallsfrei, unbehandelt	437,2 ± 6,7	483,3 ± 22,3
befallsfrei, induziert; B50	419,0 ± 10,1	498,3 ± 31,1
befallsfrei, induziert; Bion [®]	446,2 ± 12,5	456,7 ± 18,9
Aphidenbefall, unbehandelt	438,8 ± 10,2	503,3 ± 34,6
Aphidenbefall, induziert; B50	430,3 ± 7,4	485,0 ± 28,4
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	441,7 ± 9,8	475,0 ± 14,5

(Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, p < 0,003).

Die Versuche in den Jahren 1997 und 1998 unterschieden sich vor allem in der Höhe des Aphidenbefalls von Fahnenblatt und Ähre (Tab. 15). Wie bereits bei den Untersuchungen zur Ährenentwicklung anhand der Aphidentrockenmasse gezeigt (Tab. 11), weisen auch die ermittelten Blattlausindizes darauf hin (Tab. 15), daß 1997 im Vergleich zu 1998 eine wesentlich höhere Befallsintensität und damit eine stärkere Schadwirkung durch den Aphidenbefall vorlag. Dies wird auch anhand der Einzelpflanzenertäge deutlich. Während 1997 bei den aphidenbefallenen Pflanzen signifikante Reduktionen in den Ertragsparametern, der Kornanzahl/Ähre, dem Kornertrag/Ähre und dem TKG zu verzeichnen waren (Tab. 16), führte der Befall 1998 zu keinen signifikanten Ertragsreduktionen (Tab. 17). Signifikant geringere Reduktionen in der Ertragsleistung nach Aphidenbefall waren bei den induzierten Pflanzen im Jahr 1997 zu beobachten. Beide Induktoren, B50 und Bion[®], zeigten dabei eine ähnliche Wirksamkeit. 1998 traten nach einer B50-Applikation tendenziell verminderte

Ertragsreduktionen auf, die Bion[®]-Behandlung nahm keinen Einfluß (Tab. 17). Ein signifikanter Einfluß der Induktoren auf die Ertragsparameter unbefallener Pflanzen war nicht zu verzeichnen.

Im Unterschied zu den beschriebenen Reduktionen im Korntrag führte der Aphidenbefall 1997 bei den induzierten Pflanzen zu einem signifikant höheren Strohgewicht im Vergleich zu den aphidenfreien unbehandelten Pflanzen (Tab. 16). Aufgrund des erhöhten Strohgewichtes unterschied sich deren Ernteindex (Ähren/Strohgewicht) trotz höherer Kornträge nicht signifikant von den aphidenbefallenen unbehandelten Pflanzen. Bei den aphidenfreien Pflanzen wiesen 1997 nur die mit Bion[®] behandelten Pflanzen ein höheres Strohgewicht auf. 1998 waren keine signifikanten Unterschiede im Strohgewicht und im Ernteindex zu verzeichnen (Tab. 17).

Tab. 15: Blattlausindizes von *S. avenae* auf der Ähre und *M. dirhodum* auf dem Fahnenblatt von unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' in den Jahren 1997 und 1998 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$).

Versuch	1997			1998		
	Aphidenindex			Aphidenindex		
	n	<i>S. avenae</i> Ähre	<i>M. dirhodum</i> Fahnenblatt	n	<i>S. avenae</i> Ähre	<i>M. dirhodum</i> Fahnenblatt
unbehandelt	60	377,7 ± 28,2 ab	64,8 ± 10,0 a	57	92,5 ± 11,1 a	31,1 ± 6,0 a
induziert; B50	60	320,7 ± 20,7 b	72,2 ± 11,9 a	60	77,0 ± 10,3 a	16,3 ± 4,2 ab
induziert; Bion [®]	60	385,4 ± 22,2 a	51,7 ± 10,0 a	58	101,7 ± 14,3 a	11,3 ± 3,2 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 16: Einfluß einer Induktion (B50, Bion[®]) und eines Aphidenbefalls auf den Strohertrag, den Korn-
ertrag je Ähre, das Tausendkorngewicht (TKG) und das Verhältnis von Korn-ertrag zu Stroher-
trag von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Freilandbedingungen im Jahr 1997
($\bar{x} \pm S.E.$).

Freilandversuch 1997	n	Strohgewicht [g]	Körner/ Ähre [n]	Korn-ertrag/ Ähre [g]	TKG [g]	Ähren-/ Strohgewicht
befallsfrei, unbehandelt	60	1,14 ± 0,02 b	40,9 ± 0,6 a	1,67 ± 0,04 a	40,7 ± 0,6 ab	1,47 ± 0,03 a
befallsfrei, induziert; B50	60	1,17 ± 0,02 b	40,9 ± 0,5 a	1,68 ± 0,03 a	41,1 ± 0,4 a	1,44 ± 0,02 a
befallsfrei, induziert; Bion [®]	60	1,23 ± 0,02 a	41,8 ± 0,6 a	1,77 ± 0,03 a	42,3 ± 0,4 a	1,45 ± 0,02 a
Aphidenbefall, unbehandelt	60	1,15 ± 0,02 ab	38,6 ± 0,6 b	1,51 ± 0,03 b	39,0 ± 0,4 b	1,31 ± 0,02 b
Aphidenbefall, induziert; B50	60	1,24 ± 0,02 a	42,3 ± 0,8 a	1,75 ± 0,04 a	41,4 ± 0,4 a	1,42 ± 0,02 ab
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	60	1,23 ± 0,02 a	41,4 ± 0,5 a	1,71 ± 0,03 a	41,3 ± 0,4 a	1,40 ± 0,02 ab

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 17: Einfluß einer Induktion (B50, Bion[®]) und eines Aphidenbefalls auf den Strohertrag, den Korn-
ertrag je Ähre, das Tausendkorngewicht (TKG) und das Verhältnis von Korn-ertrag zu Stroher-
trag von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Freilandbedingungen im Jahr 1998
($\bar{x} \pm S.E.$).

Freilandversuch 1998	n	Strohgewicht [g]	Körner/ Ähre [n]	Korn-ertrag/ Ähre [g]	TKG [g]	Ähren-/ Strohgewicht
befallsfrei, unbehandelt	60	1,19 ± 0,02	43,6 ± 0,6	1,92 ± 0,03	43,9 ± 0,3	1,61 ± 0,02
befallsfrei, induziert; B50	60	1,16 ± 0,02	42,6 ± 0,6	1,88 ± 0,03	44,0 ± 0,3	1,59 ± 0,03
befallsfrei, induziert; Bion [®]	60	1,17 ± 0,02	42,3 ± 0,6	1,86 ± 0,03	43,9 ± 0,3	1,60 ± 0,01
Aphidenbefall, unbehandelt	57	1,13 ± 0,02	41,7 ± 0,7	1,79 ± 0,04	43,0 ± 0,4	1,60 ± 0,03
Aphidenbefall, induziert; B50	60	1,17 ± 0,02	43,2 ± 0,7	1,88 ± 0,03	43,7 ± 0,4	1,59 ± 0,03
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	58	1,19 ± 0,02	41,9 ± 0,5	1,80 ± 0,03	43,0 ± 0,3	1,52 ± 0,02

(Scheffé, $p < 0,05$).

Befalls-Verlust-Relationen

Der Aphidenbefall führte nur im Versuchsjahr 1997 zu signifikanten Ertragsreduktionen (Tab. 16). Daher wurden nur für dieses Jahr Befalls-Verlust-Beziehungen ermittelt. Im Gegensatz zu den Gewächshausversuchen (Kap. 3.3.1.1), bei denen die Ertragsreduktionen nur auf den Befall mit *S. avenae* zurückzuführen sind, können im Freiland sowohl *S. avenae* als auch *M. dirhodum* zu den Ertragsreduktionen geführt haben. *S. avenae* besitzt jedoch aufgrund ihrer Saugtätigkeit an der Ähre die größere Bedeutung. Vergleichende Untersuchungen von Wratten (1975) weisen darauf hin, daß ein Ährenbefall durch *S. avenae* zu stärkeren Ertragseinbußen führt als ein Befall des Fahnenblattes durch *M. dirhodum*. Deshalb wurde der Ährenbefall mit *S. avenae* gemessen als Aphidenindex nach Wratten et al. (1979) in Beziehung zum Kornertrag der Ähren gesetzt. Hierzu wurden die Daten anhand des Aphidenbefalles zu Gruppen zusammengefaßt und das arithmetische Mittel der Aphidenindizes und der zugehörigen Kornerträge je Ähre gebildet. Eine Gruppe umfaßt die Daten von 6-8 Einzelpflanzen.

Die Regressionsanalysen zeigen, daß bei den unbehandelten Pflanzen eine negative Korrelation zwischen der Befallsintensität und dem Kornertrag je Ähre bestand. Bei den induzierten Pflanzen konnte solch ein Zusammenhang nicht beobachtet werden (Abb. 4). Die Reduktion im Kornertrag der Einzelpflanzen pro Einheit Blattlausindex betrug bei den unbehandelten Pflanzen 0,2 mg ($r^2 = 0,65$).

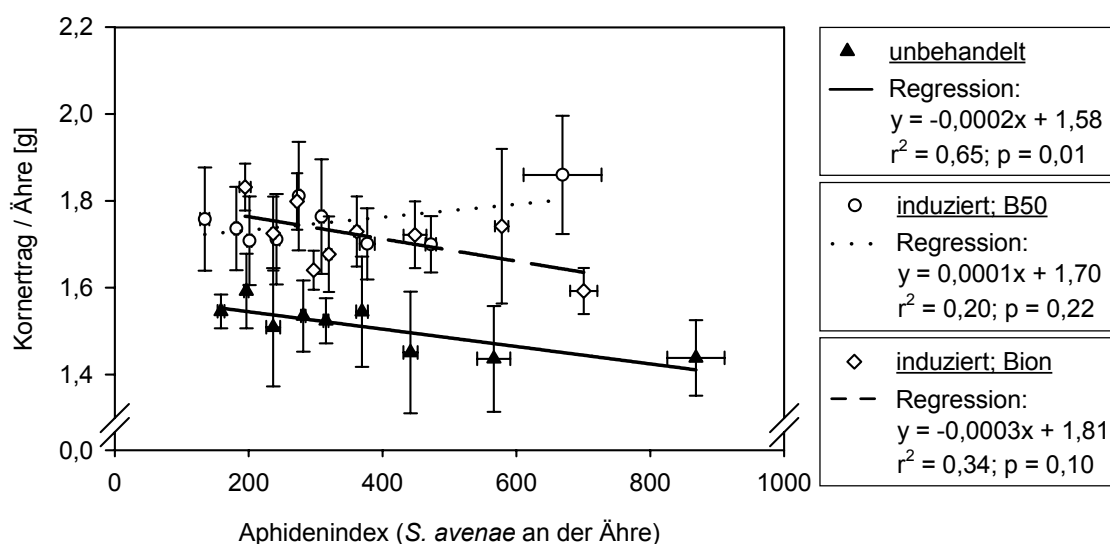
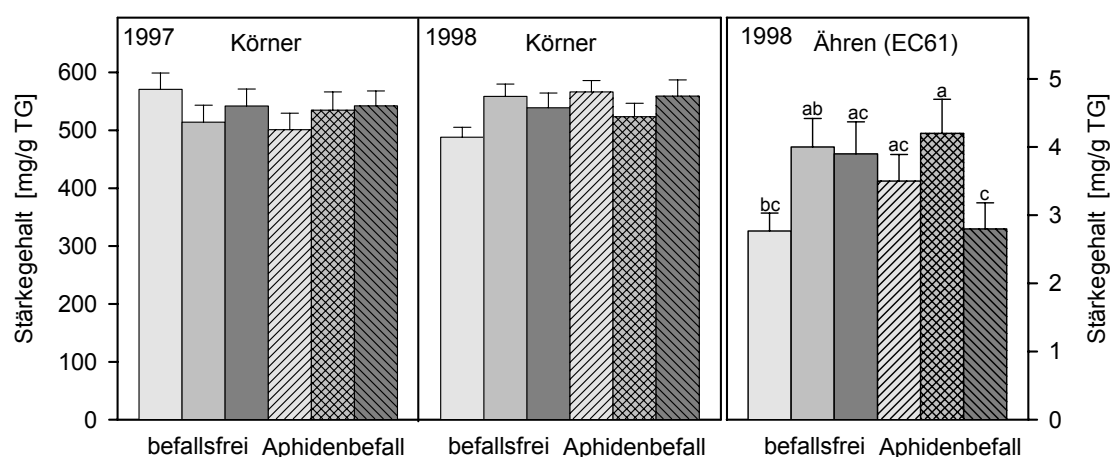


Abb. 4: Beziehung zwischen dem *S. avenae*-Befall der Ähre und dem Kornertrag der Ähre auf unbehandelten und induzierten (B50, Bion®) Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' unter Freilandbedingungen im Jahr 1997 ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; $n = 6-8$).

Qualitative Ertragsparameter

In beiden Versuchsjahren führten weder die Induktion noch der Aphidenbefall zu signifikanten Veränderungen in der Qualität des Kornertrages, die anhand des Stärke- und Stickstoffgehaltes der Körner gemessen wurde (Abb. 5). Zu Beginn der Blüte (EC61) wiesen jedoch die Ähren induzierter (B50) und aphidenbefallener Pflanzen im Vergleich zu den Ähren der unbehandelten aphidenfreien Pflanzen höhere Stärkegehalte auf. Im Stickstoffgehalt war dagegen kein Unterschied zwischen den Behandlungen zu verzeichnen. In der Intensität des Aphidenbefalls unterschieden sich die Behandlungen nicht (Tab. A. 2).

A: Stärkegehalt



B: Stickstoffgehalt

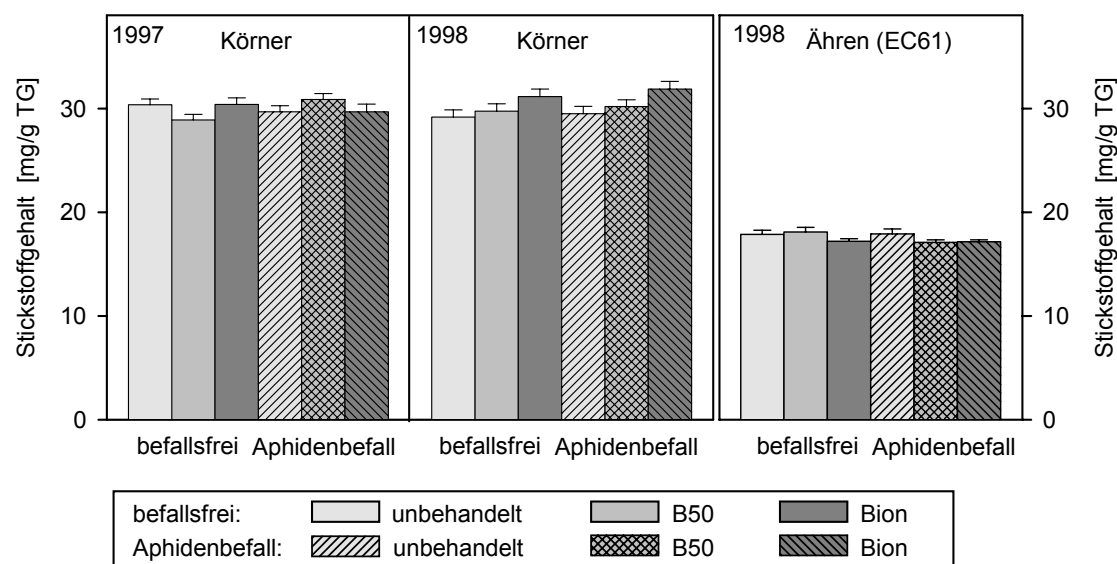


Abb. 5: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) und des Aphidenbefalls auf den Stärke-(A) und Stickstoffgehalt (B) der Weizenkörner (1997 und 1998) und der Ähren zu EC61 (1998) der Sorte 'Remus' unter Freilandbedingungen ($\bar{x} \pm S.E.$; $n_{1997} = 27-30$, $n_{1998} = 25-30$; unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede, Scheffé, $p < 0,05$).

3.3.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium

3.3.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter

S. avenae besiedelt unter natürlichen Bedingungen überwiegend die Ähre und schädigt damit hauptsächlich generative Sproßabschnitte der Pflanze. Deshalb wurde zunächst geprüft, welche Befallsintensität und -dauer bei einem *S. avenae*-Befall notwendig ist, um Reduktionen in der vegetativen Pflanzenmasse von Weizenpflanzen im Jungpflanzenstadium zu erreichen. Weiterhin wurde untersucht, ob die Induktoren B50 und Bion[®], denen anhand der Ertragsparameter in den Freilanduntersuchungen toleranzinduzierende Eigenschaften gegenüber *S. avenae* zugesprochen werden können, auch im Jungpflanzenstadium der Weizenpflanzen eine Wirkung besitzen. Die Überprüfung der Wirksamkeit der Induktoren erfolgte anhand ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis*. Die Untersuchungen zeigten, daß nach einer Applikation bei beiden Induktoren eine signifikant geringere Anzahl an Mehltau kolonien zu beobachten war. Nach einer Behandlung mit dem Induktor B50 betrug die Reduktionen im Befall mit *E. graminis* zwischen 11% (1. Versuch) und 60% (3. Versuch), nach einer Bion[®]-Behandlung ca. 70%.

Die vorliegenden Versuche 1 bis 3 unterscheiden sich hinsichtlich des Aphidenbefalls mit *S. avenae* sowohl in der Höhe des Initialbefalls als auch in der Befallsdauer. Diese beiden Parameter bedingen unterschiedliche Befallsintensitäten in den einzelnen Versuchsansätzen, die in Tabelle 18 anhand der zu Versuchsende gemessenen Aphidentrockenmassen dargestellt sind. Der unterschiedliche Initialbefall von 2, 3 oder 5 Aphiden führte in den Versuchen bei einer Schadphase von 7 Tagen bei den unbehandelten Pflanzen zu verschiedenen Aphidentrockenmassen (Tab. 18), die zwischen allen Befallsintensitäten signifikant waren ($p < 0,001$). Diese unterschiedlichen Befallsintensitäten hatten jedoch keinen signifikanten Einfluß auf die Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen (2 Aphiden: 4 ± 2 mg, $n = 8$; 3 Aphiden: 5 ± 1 mg, $n = 14$; 5 Aphiden: 6 ± 3 mg, $n = 10$; Abb. 6). Im Unterschied dazu führte bei einem Initialbefall von 3 Aphiden der länger andauernde Befall (14 Tage) mit *S. avenae* zu signifikant größeren Reduktionen in der Pflanzentrockenmasse der unbehandelten Pflanzen (7 Tage (Versuch 2): 5 ± 1 mg, $n = 14$; 14 Tage (Versuch 3): 26 ± 7 mg, $n = 10$; $p < 0,005$; Abb. 6). Weiterhin wiesen die Pflanzen signifikant höhere Aphidentrockenmassen auf (7 Tage: ATM = $2,98 \pm 0,14$ mg, $n =$; 14 Tage: ATM = $5,61 \pm 0,44$ mg, $n = 10$; $p < 0,001$).

In keinem Versuchsansatz konnten signifikant unterschiedliche Aphidentrockenmassen zwischen induzierten (B50, Bion[®]) und unbehandelten Pflanzen beobachtet werden (Tab. 18, Tab. 19). Anhand der Abb. 6 wird deutlich, daß die Induktion mit B50 oder Bion[®] auch keinen signifikanten Einfluß auf die befallsbedingten Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen nahm. Eine Ausnahme bildet der 3. Versuch, da hier die mit B50 induzierten Pflanzen nach einer Schadphase von 7 Tagen sogar höhere Reduktionen als die unbehandelten Pflanzen aufwiesen. Zu diesem Zeitpunkt betrug die Trockenmasse der aphidenfreien Pflanzen nach Induktion 0,075 g und war damit deutlich höher als die Trockenmasse der aphidenfreien unbehandelten Pflanzen mit nur 0,062 g. Nach einem 14-tägigen Befall lagen bei den aphidenfreien Pflanzen keine Unterschiede mehr im Trockengewicht der Pflanzen vor. Nach einer B50-Applikation waren tendenziell verminderte Reduktionen im Gewicht der Pflanzen zu verzeichnen. Für die Frischgewichte waren ähnliche Reduktionen zu beobachten; jedoch lag hier eine wesentlich größere Streuung der Daten vor.

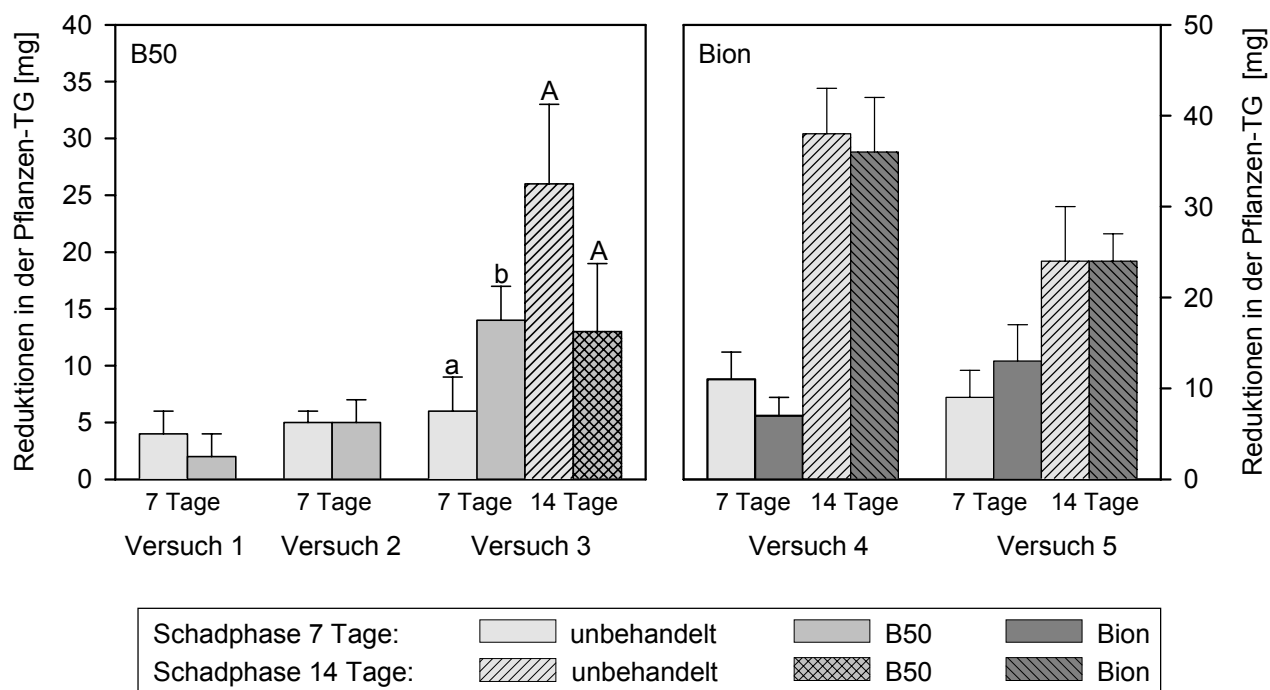


Abb. 6: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) auf befallsbedingte Reduktionen im Trockengewicht (TG) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' im Jungpflanzenstadium nach einer 7- und 14-tägigen Schadphase von *S. avenae*. Der Initialbefall betrug in den ersten beiden Versuchen 2 bzw. 3 adulte Aphiden, in den Versuchen 3 bis 5 bei einer Schadphase von 7 Tagen 5 adulte Aphiden, und bei einer Schadphase von 14 Tagen 3 adulte Aphiden ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; B50: $n_{\text{Versuch1}} = 8$, $n_{\text{Versuch2}} = 14$, $n_{\text{Versuch3}} = 10$; Bion[®]: $n_{\text{Versuch4}} = 9$, $n_{\text{Versuch5}} = 7$, unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede, Mann-Whitney U-Test, $p < 0,05$).

Tab. 18: Trockenmasse der Aphiden auf dem Sekundärblatt von unbehandelten und mit B50 behandelten Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* ($\bar{x} \pm S.E.$; TM = Trockenmasse).

Versuch	1 (n = 8)	2 (n = 14)	3 (n = 10)	
Initialbefall	2 Aphiden	3 Aphiden	5 Aphiden	3 Aphiden
Schadphas	7 d	7 d	7 d	14 d
	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]
unbehandelt	1,37 ± 0,09	2,98 ± 0,08	4,03 ± 0,16	5,61 ± 0,44
induziert; B50	1,50 ± 0,10	2,92 ± 0,07	4,29 ± 0,15	5,20 ± 0,37

(t-Test, $p < 0,05$).

Tab. 19: Trockenmasse der Aphiden auf dem Sekundärblatt von unbehandelten und mit Bion[®] behandelten Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* ($\bar{x} \pm S.E.$; TM = Trockenmasse).

Versuch	4 (n = 9)		5 (n = 7)	
Initialbefall	5 Aphiden	3 Aphiden	5 Aphiden	3 Aphiden
Schadphas	7 d	14 d	7 d	14 d
	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]
unbehandelt	3,64 ± 0,16	5,63 ± 0,30	5,48 ± 0,15	6,38 ± 0,21
induziert; Bion [®]	3,52 ± 0,14	5,14 ± 0,24	5,03 ± 0,26	6,98 ± 0,28

(t-Test, $p < 0,05$)

Im weiteren wurde als Toleranzindex in Anlehnung an die Methode von Robinson et al. (1991) und Lamb & MacKay (1995) der Quotient aus der befallsbedingten Reduktion im Trockengewicht der Pflanzen (mg) und der jeweiligen Befallsintensität, der Aphidentrockenmasse (mg), gebildet. Der Vergleich der Toleranzindizes von unbehandelten und induzierten Pflanzen zeigt wie bei den absoluten Reduktionen (Abb. 6) keinen deutlichen Einfluß der Induktion (Tab. 20, Tab. 21). Während bei B50 tendenziell, mit Ausnahme der im 3. Versuch nach einer 7-tägigen Schadphase beobachteten Verminderung, geringere Reduktionen pro Aphideneinheit vorlagen, führte die Induktion mit Bion[®] zu keiner einheitlichen Veränderung.

Tab. 20: Toleranzindizes von unbehandelten und mit B50 behandelten Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* (Index = „Biomass conversion ratio“ nach Lamb & MacKay (1995); $\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch	1 (n = 8)	2 (n = 14)	3 (n = 10)	
Schadphas	7 d	7 d	7 d	14 d
	Index	Index	Index	Index
unbehandelt	3,35 ± 1,68 a	1,94 ± 0,57 a	1,66 ± 0,74 b	4,36 ± 1,00 a
induziert; B50	1,68 ± 1,14 a	1,78 ± 0,62 a	3,29 ± 0,72 a	2,56 ± 1,40 a

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Mann-Whitney U-Test, $p < 0,05$).

Tab. 21: Toleranzindizes von unbehandelten und mit Bion[®] behandelten Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* (Index = „Biomass conversion ratio“ nach Lamb & MacKay (1995); $\bar{x} \pm S.E.$).

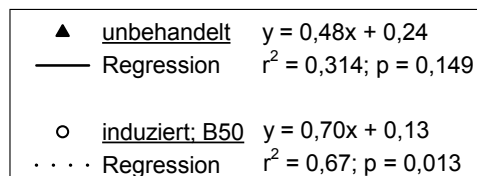
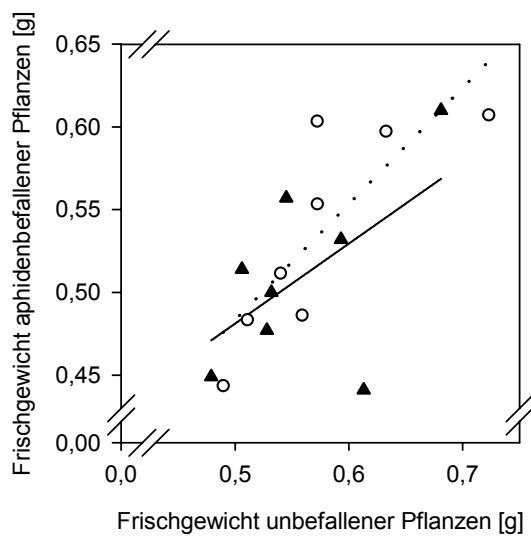
Versuch	4 (n = 9)		5 (n = 7)	
Schadphas	7 d	14 d	7 d	14 d
	Index	Index	Index	Index
unbehandelt	3,3 ± 0,91	7,46 ± 1,21	1,59 ± 0,57	5,04 ± 1,52
induziert; Bion [®]	2,1 ± 0,79	7,52 ± 1,54	2,84 ± 1,0	3,49 ± 0,46

(Mann-Whitney U-Test, $p < 0,05$)

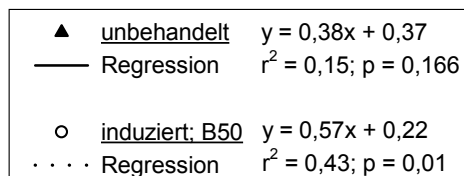
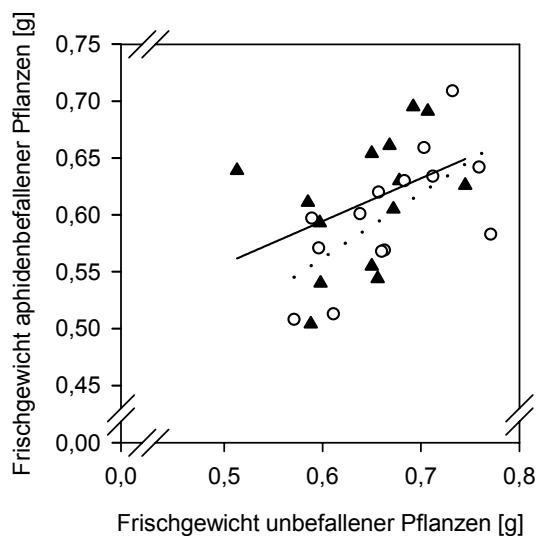
Anhand der Toleranzindizes wird deutlich, daß vor allem bei einer Schadphase von 7 Tagen eine große Variabilität in den Trockengewichtsreduktionen vorlag (Tab. 20, Tab. 21). Reese et al. (1994) verweisen darauf, daß eine Toleranzdetermination anhand von befallsbedingten Reduktionen im Gewicht der Pflanzen schwierig ist, wenn nur geringe Differenzen im Gewicht zwischen unbefallenen und befallenen Pflanzen oder sehr hohe Befallsintensitäten vorliegen. Da der *S. avenae*-Befall in den vorliegenden Untersuchungen nur zu geringen Reduktionen im Gewicht der Pflanze führte, wurde im weiteren in Anlehnung an Reese et al. (1994) die Steigung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen als Toleranzmarker herangezogen. Eine Steigung von 1,0 charakterisiert dabei eine hohe Toleranz und eine Steigung von annähernd null eine geringe bzw. keine Toleranz.

Die Analysen (Abb. 7 A, B) zeigen, daß bei einer Befallsdauer von 7 Tagen in den ersten beiden Versuchen bei den unbehandelten Pflanzen im Gegensatz zu den induzierten Pflanzen (B50) kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen bestand. In den Abbildungen 7 (C) und 8 (A, B) ist die Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen nach einer Befallsdauer von 7 und 14 Tagen dargestellt. In diesem Zeitraum bestand sowohl bei den unbehandelten als auch bei den induzierten Pflanzen ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen. Der Befall mit *S. avenae* führte bei den unbehandelten Pflanzen zu einer Reduktion in der Frischgewichtszunahme. Nach einer B50-Applikation zeigten die Pflanzen dagegen diese befallsbedingte Reduktion nicht (Abb. 7 C). Der Unterschied in der Steigung der Funktionen beider Behandlungen war signifikant ($p < 0,03$). Im Gegensatz dazu nahm die Behandlung mit Bion[®] keinen Einfluß auf die befallsbedingten Reduktionen im Frischgewicht der Pflanzen (Abb. 8 A, B).

A: Versuch 1



B: Versuch 2



C: Versuch 3

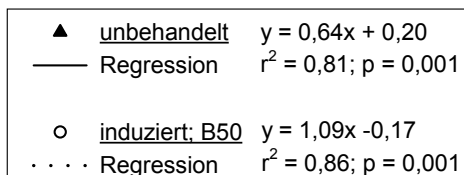
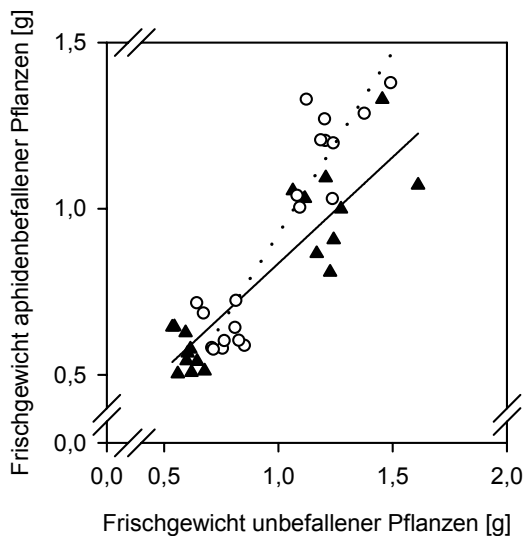


Abb. 7: Einfluß der Induktion (B50) auf die Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae*.

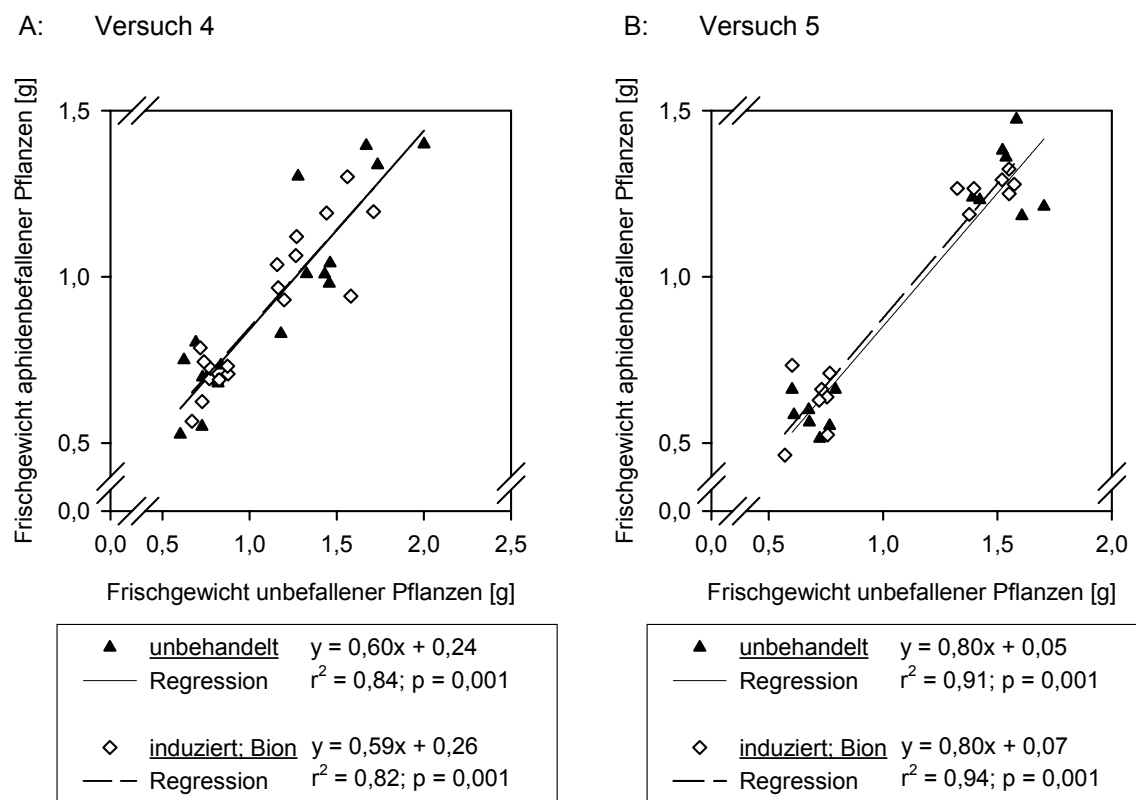


Abb. 8: Einfluß der Induktion (Bion[®]) auf die Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae*.

In der Beziehung der Trockengewichte zwischen unbefallenen und befallenen Pflanzen war nur im 3. Versuch ein Unterschied zwischen induzierten (B50) und unbehandelten Pflanzen zu verzeichnen. Eine Ursache für die unterschiedlichen Ergebnisse zwischen den Frisch- und Trockengewichten der Pflanzen liegt darin begründet, daß der Befall mit *S. avenae* vor allem den Wassergehalt der Pflanzen reduzierte (Tab. 22, Tab. 23).

Da bei der Beziehung zwischen dem Gewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen die Befallsintensität nicht berücksichtigt wird, kann nicht zwischen auftretenden Antibiosis- und Toleranzeffekten differenziert werden. In den vorliegenden Untersuchungen lag jedoch kein signifikanter Unterschied in der Aphidentrockenmasse von unbehandelten und induzierten Pflanzen vor (Tab. 18, Tab. 19). Weiterhin war nur im 2. Versuch nach einer 7-tägigen und im 5. Versuch nach einer 14-tägigen Schadphase bei den unbehandelten Pflanzen ein signifikanter Zusammenhang zwischen der Aphidentrockenmasse und der Reduktion im Frischgewicht der Pflanzen zu verzeichnen (Tab. A. 3).

Tab. 22: Einfluß der Induktion (B50) und des Befalls mit *S. avenae* auf den Wassergehalt von Weizenpflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach 7- und 14-tägigem Aphidenbefall ($\bar{x} \pm$ S.E.).

Versuch	1	2	3	
	(n = 8)	(n = 14)	(n = 10)	
Schadphase	7 d	7 d	7 d	14 d
	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]
befallsfrei, unbehandelt	0,502 ± 0,011 a	0,589 ± 0,009 a	0,537 ± 0,012 b	1,128 ± 0,050 a
befallsfrei, induziert; B50	0,517 ± 0,011 a	0,609 ± 0,009 a	0,681 ± 0,021 a	1,058 ± 0,026 a
Aphidenbefall, unbehandelt	0,465 ± 0,012 a	0,562 ± 0,009 a	0,508 ± 0,017 b	0,907 ± 0,045 b
Aphidenbefall, induziert; B50	0,481 ± 0,012 a	0,548 ± 0,009 a	0,564 ± 0,016 b	1,016 ± 0,041 ab

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,008$).

Tab. 23: Einfluß der Induktion (Bion[®]) und des Befalls mit *S. avenae* auf den Wassergehalt [mg] (Differenz zwischen dem Frisch- und Trockengewicht) von Weizenpflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' nach 7- und 14-tägigem Aphidenbefall ($\bar{x} \pm$ S.E.).

Versuch	4		5	
	(n = 9)		(n = 7)	
Schadphase	7 d	14 d	7 d	14 d
	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]	Wassergehalt [mg]
befallsfrei, unbehandelt	0,669 ± 0,023 a	1,340 ± 0,069 a	0,646 ± 0,024 a	1,347 ± 0,050 a
befallsfrei, induziert; Bion [®]	0,699 ± 0,021 a	1,229 ± 0,060 a	0,633 ± 0,034 a	1,278 ± 0,038 a
Aphidenbefall, unbehandelt	0,613 ± 0,029 a	1,031 ± 0,063 ab	0,551 ± 0,039 a	1,093 ± 0,030 b
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	0,629 ± 0,020 a	0,973 ± 0,038 b	0,516 ± 0,026 a	1,102 ± 0,025 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,008$).

3.3.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter

Die Bestimmungen der Pflanzengewichte zeigten, daß bei den unbehandelten Pflanzen Unterschiede im Trockengewicht der Sorten vorlagen. Die Sorte ‘Kalistos’ besaß im Vergleich zu den Sorten ‘Remus’ und ‘Kanzler’ das höchste Trockengewicht (Tab. A. 4). Aufgrund der unterschiedlichen Pflanzengewichte wurde für die Toleranzdetermination deshalb der Toleranzindex nach Robinson et al. (1991) ermittelt, da hier die befallsbedingte Reduktion im Trockengewicht der Pflanzen zu dem jeweiligen Gewicht unbefallener Pflanzen in Beziehung gesetzt wird.

Die Sorte ‘Kalistos’ weist im Vergleich zu den Sorten ‘Remus’ und ‘Kanzler’ nach einer Schadphase von 7 Tagen signifikant höhere Aphidentrockenmassen auf (Tab. 24). Trotz des geringeren Initialbefalls lagen nach einer 14-tägigen Schadphase auf der Sorte ‘Remus’ höhere Aphidentrockenmassen vor. Dies deutet darauf hin, daß die Sommerweizensorte ‘Remus’ im Vergleich zu den beiden anderen Sorten anfälliger gegenüber *S. avenae* ist. Es war kein signifikanter Unterschied zwischen den untersuchten Sorten in dem ermittelten Toleranzindex nach Robinson et al. (1991) zu beobachten (Tab. 25) und ebenso lagen keine Unterschiede in der Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen vor (Abb. 9).

Tab. 24: Trockenmasse der Aphiden auf dem Sekundärblatt der Sommerweizensorten ‘Remus’ und ‘Kalistos’ sowie der Winterweizensorte ‘Kanzler’ nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; n = 10; TM = Trockenmasse).

Versuch	1		2	
	7 d	14 d	7 d	14 d
Schadphas	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]	Aphiden-TM [mg]
‘Remus’	3,18 ± 0,15 a	5,14 ± 0,22 a	2,64 ± 0,12 a	5,67 ± 0,31 a
‘Kalistos’	3,95 ± 0,13 b	5,06 ± 0,23 a	3,65 ± 0,18 b	4,40 ± 0,31 b
‘Kanzler’	3,49 ± 0,11 a	4,57 ± 0,20 a	2,75 ± 0,13 a	4,80 ± 0,29 ab

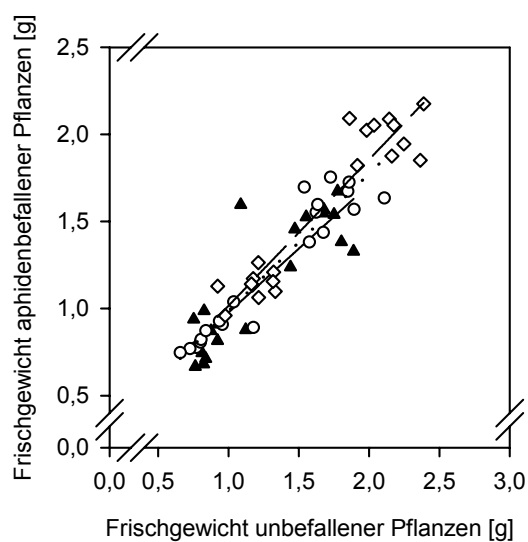
Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Tukey, p < 0,05).

Tab. 25: Toleranzindizes der Sorten 'Remus', 'Kalistos' und 'Kanzler' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae* (Toleranzindex nach Robinson et al. (1991); $\bar{x} \pm S.E.$; n = 10).

Versuch	1		2	
	7 d	14 d	7 d	14 d
	Index	Index	Index	Index
'Remus'	1,03 ± 1,63	2,09 ± 0,67	2,63 ± 2,08	2,00 ± 0,61
'Kalistos'	1,14 ± 0,96	1,44 ± 0,71	1,55 ± 0,97	3,91 ± 1,02
'Kanzler'	0,68 ± 0,75	2,07 ± 0,94	5,24 ± 1,07	2,30 ± 0,62

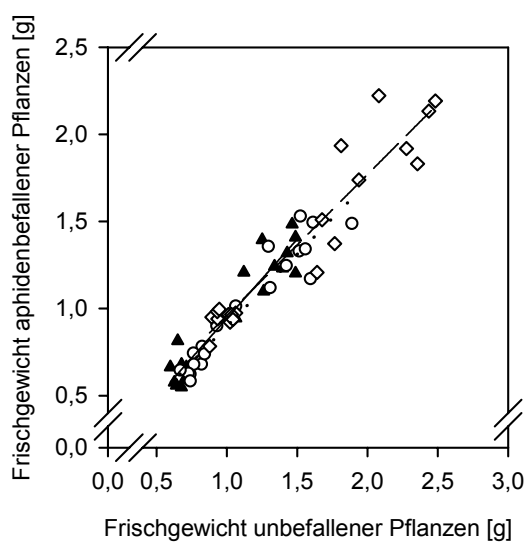
(Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$)

A: Versuch 1



▲ <u>Remus</u>	$y = 0,73x + 0,24$
— Regression	$r^2 = 0,73; p = 0,001$
○ <u>Kanzler</u>	$y = 0,80x + 0,20$
···· Regression	$r^2 = 0,91; p = 0,001$
◇ <u>Kalistos</u>	$y = 0,84x + 0,18$
--- Regression	$r^2 = 0,89; p = 0,001$

B: Versuch 2



▲ <u>Remus</u>	$y = 0,91x + 0,04$
— Regression	$r^2 = 0,90; p = 0,001$
○ <u>Kanzler</u>	$y = 0,83x + 0,07$
···· Regression	$r^2 = 0,91; p = 0,001$
◇ <u>Kalistos</u>	$y = 0,81x + 0,15$
--- Regression	$r^2 = 0,91; p = 0,001$

Abb. 9: Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen der Weizensorten 'Remus', 'Kalistos' und 'Kanzler' nach einem 7- und 14-tägigen Befall mit *S. avenae*.

In beiden Versuchen führte der Aphidenbefall bei den untersuchten Sorten zu Reduktionen im Wassergehalt, die jedoch nicht signifikant waren (Tab. 26).

Es konnte kein Zusammenhang zwischen der Befallsintensität, gemessen als Aphidentrockenmasse, und den Reduktionen im Frischgewicht der Pflanzen beobachtet werden (Tab. A. 5).

Tab. 26: Einfluß des *S. avenae*-Befalls auf den Wassergehalt [mg] (Differenz zwischen dem Frisch- und Trockengewicht) von Weizenpflanzen der Sorten 'Remus', 'Kalistos' und 'Kanzler' ($\bar{x} \pm S.E.$; $n = 10$).

Sorte	'Remus'		'Kalistos'		'Kanzler'	
	7d	14d	7d	14d	7d	14d
Schadphase	Wassergehalt [mg]		Wassergehalt [mg]		Wassergehalt [mg]	
Versuch 1						
befallsfrei	0,79 ± 0,03	1,46 ± 0,07	1,08 ± 0,04	1,94 ± 0,05	0,79 ± 0,05	1,59 ± 0,05
Aphidenbefall	0,75 ± 0,03	1,35 ± 0,04	1,04 ± 0,02	1,83 ± 0,03	0,79 ± 0,03	1,46 ± 0,04
Versuch 2						
befallsfrei	0,62 ± 0,02	1,20 ± 0,04	0,89 ± 0,02	1,85 ± 0,09	0,71 ± 0,02	1,33 ± 0,06
Aphidenbefall	0,59 ± 0,03	1,13 ± 0,05	0,86 ± 0,02	1,64 ± 0,10	0,64 ± 0,03	1,18 ± 0,05

Für jeden Versuch wurde jeweils der Wassergehalt unbefallener Pflanzen mit dem Wassergehalt aphidenbefallener Pflanzen einer Sorte verglichen (Mann-Whitney U-Test, $p < 0,05$).

3.4 Diskussion

Die Untersuchungen zu den Toleranzeigenschaften der Induktoren B50 und Bion[®] haben gezeigt, daß der mikrobielle Induktor B50 bei einem *S. avenae*-Befall Toleranz in Weizenpflanzen induzieren kann. Dies konnte sowohl anhand der Ertragsparameter unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus als auch unter praxisrelevanten Bedingungen im Freiland beobachtet werden. Auch im Jungpflanzenstadium konnte eine toleranzinduzierende Wirkung von B50 gezeigt werden. Die Eigenschaften des Induktors Bion[®] gegenüber einem *S. avenae*-Befall zeigten sich dagegen nicht so deutlich. In den Freilanduntersuchungen waren 1997 anhand der Ertragsparameter und 1998 anhand der Ährengewichte Toleranzeffekte des Induktors zu verzeichnen. Im Jungpflanzenstadium war jedoch keine toleranzinduzierende Wirkung des Induktors nachzuweisen.

Toleranzdetermination anhand von Ertragsparametern

Aphiden schädigen die Pflanze direkt durch die Entnahme von Phloemsaft und indirekt durch ihre Honigtauexkretion (Rabbinge et al., 1981). Beide Faktoren können Ertragsverluste bedingen. Dabei sind Befallsdauer und -intensität, aber auch der Befallszeitpunkt von Bedeutung. Weiterhin können auch Umweltfaktoren, wie Temperatur- und Lichtverhältnisse sowie die Wasser- und Nährstoffversorgung der Pflanzen, Einfluß auf die Ausprägung der Ertragsverluste nehmen.

In den vorliegenden Untersuchungen führte der Befall mit *S. avenae* an Weizenpflanzen sowohl in den Gewächshausversuchen als auch im Freiland zu Ertragsreduktionen. Diese waren im Gewächshaus wesentlich stärker ausgeprägt. Eine Ursache hierfür könnte die unterschiedliche Prädisposition der Pflanzen sein. Im Vergleich zu den Freilandversuchen wurden in den Gewächshausversuchen insgesamt wesentlich geringere Erträge erzielt. Die geringsten Erträge waren im 3. Versuch, bei dem die gesamte Pflanzenentwicklung in den Wintermonaten erfolgte, zu verzeichnen. Dies deutet darauf hin, daß sich trotz der Zusatzbeleuchtung mit Natriumdampflampen im Gewächshaus der Faktor Licht limitierend auf die Ertragsbildung auswirkte. Verminderte Lichtintensitäten nehmen sowohl Einfluß auf die Kornanzahl/Ähre als auch auf das Gewicht der Körner (Stoy, 1973; Mengel et al., 1984). Als weiterer ertragsbestimmender Faktor ist die Befallsintensität zu nennen. In den Gewächshausversuchen wurden im geschlossenen System des Zylinders sehr schnell hohe Aphidendichten

erreicht, so daß im Vergleich zum Freiland ein höherer Befallsdruck und in dessen Folge eine stärkere Ertragsreduktion vorlag.

Die Höhe des Ertrages wird durch drei Teilgrößen bestimmt: der Anzahl der ährentragenden Halme/Fläche, der Kornanzahl/Ähre und dem Korngewicht. Welche der drei genannten Teilgrößen durch einen Aphidenbefall beeinträchtigt werden, ist maßgeblich durch den Befallszeitpunkt determiniert. So zeigten Wratten & Redhead (1976) an Weizenpflanzen, daß ein Befall mit *S. avenae* oder *M. dirhodum* nach der Blüte zwar das Korngewicht reduzierte, aber keinen Einfluß auf die Kornanzahl/Ähre nahm. Anzahl und Größe der Ähren und damit die potentielle Kornanzahl werden vor allem durch Umweltbedingungen vor der Blüte beeinflusst, das Gewicht der Körner dagegen wird vor allem nach der Blüte, durch die verstärkte Assimilateinlagerung, bestimmt (Stoy, 1973; Sofield et al., 1977).

Befallsbedingte Änderungen in der Anzahl der ährentragenden Halme bzw. Nebenhalme der Pflanzen waren in den vorliegenden Untersuchungen mit Ausnahme des 1. Versuches im Gewächshaus nicht zu erwarten, da *S. avenae* erst zum Zeitpunkt der Blüte in ausreichender Zahl die Pflanzen besiedelte. Deshalb sind die nach einem *S. avenae*-Befall in einem Versuch beobachteten Reduktionen in der Anzahl der ährentragenden Halme der Pflanzen nicht zu erklären. Dagegen könnte die erhöhte Anzahl der Nebenhalme nach einem früh initiierten Befall (EC15) auf Kompensationsreaktionen der Pflanzen zurückzuführen sein. Ein wichtiger Mechanismus, mit welchem Pflanzen den nach Herbivoren-Befall entstehenden Schaden kompensieren können, ist die Verminderung der Apikaldominanz und die damit verbundene Zunahme im Wachstum nichtapikaler Meristeme (Trumble et al., 1993).

Der Befall mit *S. avenae* führte bei den unbehandelten Pflanzen zu Reduktionen im Tausendkorngewicht und mit einer Ausnahme auch zu einer Verminderung in der Kornanzahl/Ähre. Die Ausprägung der Reduktionen war dabei abhängig von der Befallshöhe, der Befallsdauer und dem Befallszeitpunkt. Auch Shaoyou et al. (1986) beobachteten nach einem Befall mit *Macrosiphum avenae* (Synonym: *S. avenae*) an der Ähre signifikante Ertragsreduktionen, die bei einem frühen Befall und hohen Befallsdichten eine stärkere Ausprägung zeigten. War aufgrund eines frühen *S. avenae*-Befalls vor allem die Kornanzahl/Ähre reduziert, zeigte sich im 3. Versuch im Gewächshaus, da der Befall hier nur einen Einfluß auf das Korngewicht hatte, daß erst zur Phase der Kornfüllung Befallsintensitäten erreicht worden waren, die Ertragsrelevanz besaßen. Der geringe Aphidenbefall im Freiland führte in beiden Versuchsjahren zu geringen Ertragsreduktionen, die nur im Versuchsjahr 1997 signifikant waren. Im

Gegensatz zu den Gewächshausversuchen, in denen nur ein Befall mit *S. avenae* vorlag, können im Freiland sowohl *S. avenae* als auch *M. dirhodum* zu den Ertragsreduktionen geführt haben. *M. dirhodum* besitzt jedoch in beiden Versuchsjahren nur eine geringe Bedeutung, da die ermittelten Aphidenindizes im Vergleich zu *S. avenae* wesentlich niedriger waren. *S. avenae* wird aufgrund ihrer Saugortpräferenz, sie besiedelt überwiegend die Ähre, eine größere Bedeutung zugemessen (Wratten, 1978; Niehoff & Stäblein, 1998).

Die Ausprägung eines durch Aphidenbefall entstehenden Schadens wird neben befallsbestimmenden Faktoren wie z.B. der Befallsstärke auch entscheidend von den Eigenschaften der Pflanzen beeinflusst. Tolerante Pflanzen besitzen die Fähigkeit durch abiotische und biotische Streßfaktoren verursachte Beeinträchtigungen auszugleichen (Seidel, 1996). Im Zusammenhang mit Aphidenbefall werden in der Literatur konstitutiv vorliegende Toleranzeigenschaften der Pflanzen beschrieben (Böhnke, 1992; Kral, 1993, Papp & Mesterházy, 1996; Möwes et al., 1997). Toleranz kann jedoch ebenso wie Resistenz auch induziert werden (Wittmann & Schönbeck, 1996; Agrawal, 1998).

Sowohl in den Gewächshaus- als auch in den Freilanduntersuchungen führte die Applikation mit B50 nach einem *S. avenae*-Befall unter Berücksichtigung der Befallsintensitäten zu verminderten Ertragsreduktionen. Diese beruhten auf einer gesteigerten Kornanzahl/Ähre oder auf einem höheren Tausendkorngewicht. In keinem der Versuche war ein Einfluß des Induktors auf die Anzahl der ährentragenden Halme zu verzeichnen. Eine toleranzinduzierende Wirkung des Induktors B50 gegenüber Pathogenen konnte auch von Steiner et al. (1988), Kehlenbeck et al. (1994) und Gernns (2000) gezeigt werden. Sie beobachteten nach einem *E. graminis*-Befall an induzierten Pflanzen geringere Reduktionen in der Ertragsleistung. Wittmann & Schönbeck (1996) beschrieben eine toleranzinduzierende Wirkung von B50 an Weizenpflanzen sowohl gegenüber *E. graminis* als auch gegenüber *R. padi*. Neben einem Einfluß auf die Ertragsleistung beobachteten sie auch geringere Reduktionen im Strohgewicht der Pflanzen. In den vorliegenden Untersuchungen war dagegen kein eindeutiger Einfluß des Induktors auf das Strohgewicht der Pflanzen zu verzeichnen. Allerdings führte der Befall mit *S. avenae* bei einem späten Initialbefall auch in keinem der Versuche zu signifikanten Reduktionen im Strohgewicht der Pflanzen. Der ermittelte Ernteindex wird deshalb vor allem durch den Kornertrag der Pflanzen bestimmt. Im 1. und 3. Gewächshausversuch wiesen die mit B50 behandelten aphidenbefallenen Pflanzen zwar ähnliche Reduktionen im Kornertrag wie die unbehandelten Pflanzen auf, jedoch lagen hier auf den induzierten Pflanzen signifikant höhere

Aphidentrockenmassen vor. Eine Ursache für die höheren Befallszahlen könnte sein, daß durch die Induktion der Pflanzen befallsbedingte Reaktionen, wie z.B. eine durch den Aphidenbefall beschleunigte Seneszenz des Fahnenblattes der Pflanzen (Wratten & Redhead, 1976), verzögert wurden, und demnach die „toleranten“ Pflanzen attraktiver für die Aphiden waren. Jimenez et al. (1989) zeigten an *Medicago sativa*, daß nach einem 19-tägigen Befall mit *Therioaphis maculata* die toleranten Pflanzen im Vergleich zu anfälligen Pflanzen weniger geschädigt waren, aber wesentlich höhere Aphidendichten besaßen. In den vorliegenden Untersuchungen war im Gegensatz zu den Gewächshausversuchen die Befallsintensität im Freiland, gemessen als Aphidenindex, auf den induzierten (B50) Pflanzen reduziert. Damit könnten auch Resistenzeffekte als Ursache für die verminderten Ertragsreduktionen zum Tragen kommen. Die Differenz der Aphidenindizes zwischen unbehandelten und induzierten (B50) Pflanzen betrug im Versuchsjahr 1997 57 Einheiten und im Versuchsjahr 1998 15 Einheiten. Wratten et al. (1979) und Niehoff & Stäblein (1998) konnten auch bei größeren Differenzen in der Intensität eines *S. avenae*-Befalls keine signifikanten Unterschiede in den befallsbedingten Ertragsreduktionen beobachten. Dies deutet darauf hin, daß die beobachteten Unterschiede im Aphidenindex keine Ertragsrelevanz besitzen und demnach die verminderten Ertragsreduktionen auf Toleranzeffekten beruhen.

In dem Freilandversuch konnte nur im Versuchsjahr 1997 anhand der Ertragsparameter auch für den synthetischen Induktor Bion[®] (BTH) eine toleranzinduzierende Wirkung nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu den mit B50 behandelten Pflanzen, die im Freilandversuch 1998 auch bei einem geringen Aphidenbefall tendenziell verminderte Ertragsreduktionen aufwiesen, war dies nach einer Bion[®]-Behandlung nicht zu beobachten. Der Einfluß von BTH auf die Leistungsfähigkeit der Pflanzen wurde bisher nur im Zusammenhang mit seiner resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber Pathogenen beschrieben (Cole, 1999; Tally et al., 1999; Stadnik & Buchenauer, 1999). In diesen Untersuchungen wurden vor allem Effekte des Induktors, wie z.B. phytotoxische Reaktionen, betrachtet, die die Leistungsfähigkeit der Pflanzen einschränken. Die toleranzinduzierenden Eigenschaften dieses Induktors wurden gegenüber Herbivoren bisher nicht untersucht.

Bei unterschiedlichen Befallsintensitäten, wie sie in einigen der hier durchgeführten Versuche beobachtet wurden, ist es schwierig, den Einfluß eines Aphidenbefalls auf die Ertragsleistung der Pflanzen zu bewerten. Deshalb wurde in den Versuchen, in denen ein ausreichender Befall vorlag, Befalls-Verlust-Relationen zwischen dem Korntrag der Ähre und dem Aphidenbefall

ermittelt. Wratten (1978) zeigte, daß nach einem spät auftretenden *S. avenae*-Befall ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Befall der Ähre und dem Korngewicht der Weizenkörner vorlag. Da in den vorliegenden Untersuchungen sowohl die Kornanzahl als auch das Korngewicht nach einem Aphidenbefall reduziert waren, wurde der gesamte Korn-ertrag der Ähre für die Bestimmung der Befalls-Verlust-Relationen herangezogen. Weiterhin wurde in den Gewächshausversuchen für die Befallsquantifizierung nicht nur der Befall der Ähre berücksichtigt, sondern auch der des Fahnenblattes bzw. der beiden obersten Blatt-etagen. *S. avenae* siedelte in diesen Versuchen aufgrund der hohen Befallsdichte sowohl auf der Ähre als auch auf den genannten Blättern. Die geringen r^2 -Werte der ermittelten Regres-sionen in den Gewächshausversuchen weisen bei den unbehandelten Pflanzen darauf hin, daß insgesamt die Beziehung zwischen dem *S. avenae*-Befall und dem Kornertrag der Ähre gering war. Im Zusammenhang mit Aphidenbefall werden Befalls-Verlust-Relationen beschrieben, bei denen eine wesentlich deutlichere Beziehung zwischen Befallsstärke und Ertrag bzw. Ertragsverlust vorliegt (Shaoyou et al., 1986; Niehoff, 1996; Hansen, 2000). Die ermittelten Befalls-Verlust-Relationen der zitierten Arbeiten basieren auf Aphidenindizes, die durch einen starken Aphidenbefall und vor allem durch eine sehr weite Amplitude gekennzeichnet sind.

Während in allen dargestellten Befalls-Verlust-Relationen bei den unbehandelten Pflanzen eine signifikante negative Korrelation zwischen dem *S. avenae*-Befall und dem Kornertrag der Ähre vorlag, war bei den induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen keine Beziehung zu beobachten. Diese Entkopplung von Befallsstärke und Ertrag an Weizenpflanzen nach Induktion mit B50 konnten auch Wittmann & Schönbeck (1995) bei einem Befall von *R. padi* und *E. graminis* zeigen. Auch Kehlenbeck & Schönbeck (1995) und Gernns (2000) beobachteten solch einen Einfluß des Induktors B50 nach einem Befall mit *E. graminis* an Gerstenpflanzen. Gernns (2000) weist jedoch darauf hin, daß B50 bei höheren Befallsstärken zwar den negativen Mehltaeinfluß reduziert, diesen aber nicht vollständig ausgleichen kann.

In der vorliegenden Arbeit führten beide Induktoren, B50 und Bion[®], zu einer Veränderung in den Befalls-Verlust-Beziehungen. Untersuchungen mit definierten Blattlausdichten, wie sie von Niehoff & Stäblein (1998) durchgeführt wurden, könnten dazu beitragen, die Variabilität in den Versuchen zu reduzieren und die Amplitude zwischen den Befallsintensitäten gezielt zu erweitern. Weiterhin müßte geprüft werden, ob auch bei sehr hohen Befallsdichten die Induktion zu einer Entkopplung in der Beziehung zwischen Aphidenbefall und Kornertrag führt.

Ein Aphidenbefall kann nicht nur den Massenertrag der Pflanzen beeinflussen, er kann sich auch auf die Qualität des Ertrages auswirken (Wratten et al., 1979; Lee et al., 1981; Niehoff, 1996). In den vorliegenden Freilandversuchen führte der Aphidenbefall zu keinen Veränderungen im Stickstoff- und Stärkegehalt der Weizenkörner. Nach Wratten (1978) reduziert in einer gemischten Population *S. avenae* an der Ähre den Ertrag und *M. dirhodum* auf den unteren Blättern die Ertragsqualität. Nach einem Aphidenbefall werden Reduktionen in der Ertragsqualität vor allem auf den Stickstoffgehalt der Körner bezogen. Die Blätter sind das Hauptreservoir für Stickstoff während der vegetativen Phase der Pflanzen. Zur Kornfüllung werden diese Reserven remobilisiert und stehen für das Kornwachstum zur Verfügung (Simpson et al., 1983; Guitman et al., 1991). Damit könnten in den Freilandversuchen sowohl der geringe Aphidenbefall, vor allem mit *M. dirhodum*, als auch verstärkte Remobilisierungsprozesse der Pflanze den unveränderten Stickstoffgehalt nach einem Aphidenbefall erklären. Niehoff & Stäblein (1998) beobachteten mit zunehmendem *S. avenae*-Befall sogar einen Anstieg im Proteingehalt von Weizenkörnern. Kehlenbeck et al. (1994) und Gernns (2000) zeigten, daß ein *E. graminis*-Befall zu Reduktionen im Stärkegehalt von Gerstenkörnern führte, welche nach einer B50-Applikation nicht zu beobachten waren. In der vorliegenden Arbeit war ein Einfluß des Aphidenbefalls und der Induktion auf den Stärkegehalt der Ähren nur zu Beginn der Blüte zu verzeichnen. Zu diesem Zeitpunkt war der Gehalt sehr gering und durch eine hohe Variabilität gekennzeichnet. Der zu diesem Zeitpunkt ermittelte Stärkegehalt steht noch nicht im direkten Zusammenhang zur Stärkeakkumulation während der Kornfüllung, da diese erst nach der Blüte beginnt. Neben dem geringen Aphidenbefall und der verstärkten Remobilisierung könnte als weiterer Faktor eine erhöhte Photosyntheseleistung der Pflanzen die Ergebnisse beim Stärkegehalt erklären. Die Assimilate für die Kornfüllung werden von zwei Quellen bereitgestellt: zum einen von gespeicherten Kohlenhydratreserven, die vor der Kornfüllung angelegt wurden, zum anderen von der Photosyntheseleistung der Pflanzen während der Kornfüllung (Gaunt & Wright, 1992).

Im Verlauf der generativen Wachstumsphase stellt die Ähre den stärksten Sink der Pflanzen dar (Stoy, 1973). Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen der Pflanze sind häufig als eine mögliche Ursache für die nach einer B50-Applikation auftretenden Toleranzeigenschaften der Pflanzen gegenüber *E. graminis* diskutiert worden (Kehlenbeck et al., 1994; Wittmann & Schönbeck, 1995). Da *S. avenae* überwiegend an der Ähre siedelt, besteht keine räumliche Trennung zwischen dem pflanzlichen Sink und dem durch Aphidenbefall induzierten Sink. Die Kornausbildung innerhalb einer Ähre erfolgt jedoch nicht gleichzeitig

(Herzog & Stamp, 1983; Aufhammer, 1984), so daß während dieses Verlaufs unterschiedliche Akkumulationszentren (Sinks) vorliegen. Demnach könnte auch in dem System *S. avenae*/Weizen bei induzierten Pflanzen eine erhöhte Kapazität des pflanzlichen Sinks, wie sie Kehlenbeck (1993) diskutiert, dazu beigetragen haben, befallsbedingte Ertragsreduktionen zu vermindern.

In den vorliegenden Untersuchungen sind die Ursachen der verminderten Ertragsreduktion bei induzierten Pflanzen (B50, Bion[®]) nach einem Aphidenbefall nicht bekannt. Mögliche Mechanismen der Toleranz könnten sowohl eine gesteigerte Photosyntheseleistung als auch eine verstärkte Remobilisierung von Reservestoffen sowie Veränderungen im Sink-Source-Gefüge der Pflanzen sein. Untersuchungen zur Ährenentwicklung, zur Ausprägung des Fahnenblattes und des obersten Internodiumabschnittes sollten dazu beitragen, Hinweise auf mögliche Ursachen zu erhalten. Die Untersuchungen zur Ährenentwicklung zeigten, daß in beiden Versuchsjahren der Aphidenbefall im Freiland zu Reduktionen im Trockengewicht der Ähren führte. Zu Beginn der Blüte (EC61) konnte dieses jedoch im Versuchsjahr 1998 nicht beobachtet werden. In diesem Entwicklungsstadium reduzierte der geringe Aphidenbefall hauptsächlich den Wassergehalt der Pflanzen. Die induzierten Pflanzen wiesen nach Befall überwiegend geringere Reduktionen im Trockengewicht der Ähren auf. Kehlenbeck (1993) konnte an mit *E. graminis* befallenen Gerstenpflanzen einen ähnlichen Einfluß einer B50-Applikation auf die Ährenentwicklung beobachten.

Während der Kornfüllung ist neben der Ähre vor allem das Fahnenblatt für die Bereitstellung von Assimilaten für die Kornbildung von Bedeutung. Dabei nehmen einerseits die Photosyntheserate andererseits die Funktionsdauer der Blattflächen Einfluß auf den Ertrag. Eine Verzögerung von Seneszenzreaktionen kann demnach eine längere Assimilatversorgung gewährleisten. In den vorliegenden Versuchen konnten anhand der Vergilbung des Fahnenblattes und des obersten Internodiumabschnittes zum Zeitpunkt der Gelbreife keine Unterschiede in der Seneszenz der Pflanzen nach Induktion beobachtet werden. Auch der Aphidenbefall nahm keinen Einfluß auf diese Parameter. Wratten und Redhead (1976) zeigten, daß ein Befall mit *M. dirhodum* und *S. avenae* die Seneszenz beschleunigt. Damit scheint eine verlängerte Bereitstellung an Assimilaten aufgrund einer verzögerten Seneszenz nicht zu den nach Induktion beobachteten verminderten Ertragsreduktionen beigetragen zu haben. Dagegen beobachteten Steiner et al. (1988) an mit *E. graminis* befallenen Gerstenpflanzen, daß eine Induktorapplikation mit B50 zu Ertragssteigerungen führte, die teilweise auf einer verzögerten

Seneszenz beruhen. Auberginenpflanzen, die mit Bion[®] behandelt wurden, blieben länger grün als unbehandelte Pflanzen (Hijwegen & Termorshuizen, 2000). Eine kontinuierliche Erfassung des Vergilbungsgrades nach der Blüte könnte zeigen, ob zu Beginn der Seneszenz Unterschiede zwischen den Behandlungen vorlagen, die bei einem sehr hohen Vergilbungsgrad bzw. spät in der Pflanzenentwicklung nicht zum Tragen kommen.

Mit dem Beginn der Blattalterung und der damit verbundenen geringeren Photosyntheseleistung der Blätter werden verstärkt Assimilate remobilisiert, die vor der Blüte in den vegetativen Bereichen der Pflanzen gespeichert wurden. Fructane sind dabei die wichtigsten Langzeitspeicher für Kohlenhydrate und werden hauptsächlich in den Internodien der Pflanzen akkumuliert (Schnyder, 1993), wobei in der Fructanakkumulation ein Gradient zwischen Sproßspitze und Sproßbasis vorliegt (Pollock & Cairns, 1991). Damit besitzen vor allem die oberen Internodien eine große Bedeutung bei der Kornfüllung (Evans & Wardlaw, 1986). Bonnett & Incoll (1993) zeigten an Gerste, daß Gewichtsreduktionen bei Fahnenblättern und Internodien gleichzeitig erfolgten. Sie führten die Reduktionen im Fahnenblattgewicht auf eine zunehmende Seneszenz, die Reduktionen im Gewicht der Internodien dagegen auf eine stärkere Remobilisierung von Reserveassimilaten zurück. Diese Remobilisierung von Reserven wird jedoch nicht nur bei Seneszenzreaktionen aktiviert, sondern kann auch unter Streßbedingungen in Pflanzen ausgelöst werden (Evans & Wardlaw, 1986). So zeigte Lowe (1974) an Weizen, daß ein Befall mit *M. dirhodum* Reduktionen im Trockengewicht der beiden obersten Internodien bewirkte. Lowe (1974) führte die nach Befall beobachteten Ertragsverluste hauptsächlich auf den Assimilatentzug durch die Aphiden zurück. Bonnett und Incoll (1993) beobachteten Reduktionen im Gewicht der Internodien nach Beschattung von Gerstenpflanzen, während die Internodien von Pflanzen, deren Ähren entfernt worden waren, ein höheres Gewicht im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen aufwiesen. Sie folgerten aus ihren Untersuchungen, daß eine Reduktion in der Source-Größe eine frühzeitige Mobilisierung von Reserveassimilaten bewirkt, und diese Mobilisierung wird verzögert, wenn die Sink-Größe vermindert wird. In den eigenen Untersuchungen war eine Reduktion im Gewicht des obersten Internodiumabschnittes nach Aphidenbefall im Freilandversuch 1997 zu verzeichnen. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß durch den Aphidenbefall die Source-Größe der Pflanzen reduziert und/oder die Sink-Größe verstärkt wurde, so daß eine vorzeitige Remobilisierung von Speichern erfolgte. Die induzierten Pflanzen wiesen dagegen etwas geringere Reduktionen nach Befall auf. Mögliche Ursachen könnten hierfür

sein, daß induzierte Pflanzen befallsbedingte Reduktionen in der Source-Größe z.B. über eine gesteigerte Photosynthese ausgleichen können oder aufgrund von veränderten Sink-Source-Beziehungen einen durch Aphidenbefall induzierten Sink vermindern. Gernns (2000) zeigte an Gerste, daß mit B50 behandelte Pflanzen die nach einem Befall mit *E. graminis* auftretenden Reduktionen in der Photosyntheseleistung kompensieren konnten.

Reduktionen im Gewicht des Fahnenblattes, wie sie von Bonnett & Incolln (1993) beschrieben wurden, konnten in der eigenen Arbeit nicht beobachtet werden. Auch Lowe (1974) konnte nach Befall von Weizen mit *M. dirhodum* zwar Reduktionen im Trockengewicht der obersten Internodien ermitteln, der Aphidenbefall führte jedoch nicht zu einem verminderten Trockengewicht des Fahnenblattes. In den vorliegenden Untersuchungen wiesen die mit Bion[®] (BTH) behandelten Pflanzen 1997 tendenziell ein etwas geringeres Fahnenblattgewicht auf. Jensen et al. (1998) beobachteten an *Brassica*-Keimlingen, daß mit BTH behandelte Pflanzen schmalere Blätter besaßen, die jedoch eine dunklere Grünfärbung aufwiesen. Eine geringere Blattgröße bedeutet nicht generell auch eine verminderte Leistungsfähigkeit des Blattes. So zeigten Stamp & Herzog (1976), daß eine negative Korrelation zwischen der Fahnenblattgröße und dem Einzelkorngewicht verschiedener Sommerweizensorten bestand.

Die Gewichte des Fahnenblattes und des obersten Internodiumabschnittes wurden in den eigenen Untersuchungen zum Zeitpunkt der Blüte bestimmt, da nur zu diesem Zeitpunkt bei allen Varianten ein ausreichender Aphidenbefall vorlag. Damit kann jedoch keine Aussage darüber getroffen werden, ob zum Zeitpunkt der Blüte die Einlagerung von Assimilaten in die Internodien bereits abgeschlossen war und ob die beobachteten Effekte auf einer Remobilisierung von Assimilaten beruhten. Nach Gaunt & Wright (1992) wird der maximale Gehalt an gespeicherten Reservekohlenhydraten erst nach der Blüte erreicht. Damit müßten die Untersuchungen ebenfalls kontinuierlich erfolgen. Dies würde definierte Aphidendichten voraussetzen, damit bei allen Behandlungen und zu jedem Zeitpunkt ein ausreichender Befall gewährleistet ist.

Zur Bestimmung des Internodiengewichtes wurde nur ein Abschnitt des obersten Internodiums verwendet. Da die verschiedenen Behandlungen zu keinen Unterschieden im Längenwachstum der Pflanzen führten und den beiden oberen Internodien eine besondere Bedeutung in der Akkumulation von Speicherassimilaten zukommt, wurde ein definierter Bereich des obersten Internodiums als ausreichend angesehen, um auftretende Unterschiede im Gewicht der Internodien zu erfassen.

Für beide Induktoren, B50 und Bion[®], konnten keine Stimulierungsreaktionen, wie sie von Seidel et al. (1997) beschrieben wurden, beobachtet werden. Stimulierungsreaktionen sind nach Seidel et al. (1997) Reaktionen der Pflanze, die eine Leistungssteigerung über das Maß befallsfreier Pflanzen hinaus bewirken. In den vorliegenden Untersuchungen war nur das Strohgewicht in zwei Versuchen bei induzierten Pflanzen nach einem Befall mit *S. avenae* gegenüber dem Gewicht unbehandelter aphidenfreier Pflanzen erhöht. Dies zählt nach Seidel et al. (1997) jedoch zu den Kompensationsreaktionen, da nicht das Leistungsvermögen der gesamten Pflanze gesteigert wurde. Ein direkter Effekt der Induktoren auf die Ertragsleistung der Pflanzen lag nicht vor. Bei der Überprüfung der Induktionswirksamkeit anhand eines *E. graminis*-Befalls zeigten beide Induktoren eine gute resistenzinduzierende Wirkung.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß beide Induktoren, B50 und Bion[®], toleranzinduzierende Eigenschaften gegenüber *S. avenae* besitzen. Die Kompensationsfähigkeit einer Pflanze wird nach Rosenheim et al. (1997) durch eine gute Verfügbarkeit an Nährstoffen, Wasser und Licht und einem geringen Grad an interspezifischer Konkurrenz gesteigert. Obwohl in den Gewächshausversuchen keine optimalen Bedingungen für die Ertragsbildung vorlagen, führte die Applikation von B50 zu verminderten Ertragsreduktionen nach einem *S. avenae*-Befall. Der synthetische Induktor Bion[®] wurde nur unter Freilandbedingungen getestet. Eine toleranzinduzierende Wirkung dieses Induktors anhand der Ertragsparameter war jedoch nur in einem Versuchsjahr deutlich zu beobachten. In weiteren Untersuchungen unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus, wie sie für den Induktor B50 beschrieben wurden, müßte geprüft werden, ob Bion[®] auch bei hohen Befalldichten eine toleranzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* besitzt.

Die Erfassung der Toleranz anhand von Ertragsparametern ist sehr zeitintensiv. Verfahren, die eine Toleranzdetermination im Jungpflanzenstadium ermöglichen, könnten das Versuchsdesign straffen und eine größere Anzahl von Testungen ermöglichen.

Toleranzdetermination im Jungpflanzenstadium

Die durch Aphiden verursachten Schäden an Pflanzen sind im Gegensatz zu Schäden, die durch Fraß hervorgerufen werden, häufig nicht direkt erkennbar (Dixon, 1971). Aphiden reduzieren jedoch das Gewicht der Wirtspflanzen (Prüter & Zebitz, 1991; Kral et al., 1993; Riedell & Kieckhefer, 1995; Tollo & Richter, 1997), und demnach kann durch Bestimmung der Frisch- und Trockengewichte der Pflanzen der befallsbedingte Schaden quantifiziert werden.

In den vorliegenden Untersuchungen zur Erfassung der Toleranz im Jungpflanzenstadium führte der Befall mit *S. avenae* zu Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen, unabhängig davon, ob als Initialbefall 2, 3 oder 5 adulte Imagines von *S. avenae* eingesetzt wurden. Nach längerer Befallsdauer (14 Tage) kam es zu stärkeren Einbußen im Gewicht der Pflanzen. Hawkins et al. (1985) zeigten in ihren Untersuchungen an Jungpflanzen von *V. faba*, daß bereits ein geringer Befall mit *Acyrtosiphon pisum* oder *Aphis craccivora* Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen bewirkte. Dabei war weniger die Höhe des Initialbefalls als die Befallsdauer entscheidend. Auch Burd & Burton (1992) weisen darauf hin, daß bei einem Befall von *D. noxia* an Weizen für den entstehenden Schaden vor allem die Befallsdauer und weniger die Befallsstärke von Bedeutung ist.

Bei dem Vergleich eines Befalls mit *M. dirhodum* und *R. padi* zeigten Lamb & MacKay (1995) an verschiedenen Weizensorten, daß sowohl die Aphidenart als auch die Sorte Einfluß auf die befallsbedingten Reduktionen nehmen kann. Damit sind die in der vorliegenden Arbeit beobachteten Gewichtsreduktionen nach einem *S. avenae*-Befall nicht direkt mit den von Lamb & MacKay (1995) beobachteten Reduktionen zu vergleichen. Jedoch deutet deren Höhe (4 - 9 mg) nach einer 7-tägigen Befallsdauer darauf hin, daß auch *S. avenae*, die unter natürlichen Bedingungen überwiegend die Ähre und damit den Kornertrag der Pflanzen schädigt, Reduktionen in der vegetativen Pflanzenmasse bewirkt. Die Verluste im Trockengewicht der Weizenpflanzen betragen in den Untersuchungen von Lamb & MacKay (1995) bei einem Initialbefall von einer adulten Aphide pro Pflanze und 6-tägiger Schadphase nach einem *M. dirhodum*-Befall zwischen 1 und 4 mg und nach einem Befall mit *R. padi* zwischen 4 und 6 mg.

Die Bestimmung der absoluten Reduktionen im Gewicht der Pflanzen zur Erfassung einer Toleranzreaktion ist schwierig, wenn Antibiosiseigenschaften zum Tragen kommen und/oder unterschiedliche Ausgangsgewichte bei den untersuchten Sorten vorliegen (Reese et al., 1994). Im Zusammenhang mit Aphidenbefall werden in der Literatur verschiedene

„Toleranzindizes“ beschrieben, bei denen Reduktionen im Pflanzengewicht bezogen auf die Befallsstärke (Schweissing & Wilde, 1979; Lamb & MacKay, 1995) und bezogen auf das jeweilige Gewicht der Pflanzen (Dixon et al., 1990a, b; Robinson et al., 1991) als Maß der Toleranz fungieren. Als weitere Parameter werden häufig die Höhe der Pflanzen bzw. das Sproßwachstum zur Toleranzdetermination herangezogen (Jimenez et al., 1989; Robinson et al., 1990, 1991; Kindler et al., 1995). In den vorliegenden Untersuchungen wurde das Sproßwachstum nicht berücksichtigt, da bei einer relativ kurzen Befallsdauer von 7 bzw. 14 Tagen kein deutlicher Einfluß des *S. avenae*-Befalls auf das Längenwachstum des Sprosses zu erwarten war. In den beiden ersten Versuchen wurde deutlich, daß unabhängig vom Initialbefall nach einer 7-tägigen Schadphase mit *S. avenae* nur geringe Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen und somit eine hohe Variabilität in den ermittelten Toleranzindizes vorlagen. Um stärkere Ertragsreduktionen zu erhalten, wurde deshalb in den weiteren Versuchen zusätzlich die Reduktion nach einer 14-tägigen Befallsdauer erfaßt.

Eine Ursache für die vor allem nach einer Schadphase von 7 Tagen beobachtete hohe Variabilität in den Toleranzindizes könnte das inhomogene Ausgangsmaterial sein. Von den 4 Pflanzen eines Topfes wurden nach visueller Bonitur jeweils 2 Pflanzen, die eine ähnliche Entwicklung zeigten, für den Versuch ausgewählt. In den Untersuchungen von Lamb & MacKay (1995) wurde jeweils nur das Gewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen miteinander verglichen, die zu Beginn des Versuches ähnliche Pflanzenlängen aufwiesen. Auch bei Kindler et al. (1995) und Dixon et al. (1990b) erfolgte die Auswahl der Versuchspflanzen anhand der Pflanzenlänge. Trotz der vermutlich größeren Homogenität des Pflanzenmaterials wies die von Lamb & MacKay (1995) ermittelte „Biomass conversion ratio“ ebenfalls eine große Variabilität auf.

Im Vergleich zu den Untersuchungen von Robinson et al. (1991) und Kindler et al. (1995), in denen nach Befall mit *D. noxia* die Reduktionen im Trockengewicht der Pflanzen bis zu 60% betrugen, waren die nach einem *S. avenae*-Befall beobachteten Reduktionen von maximal 25% wesentlich geringer ausgeprägt. Reese et al. (1994) verweisen darauf, daß die Toleranzdetermination anhand der genannten Toleranzindizes schwierig ist, wenn der Befall nur geringe Reduktionen im Gewicht der Pflanzen bedingt. Sie zeigten an Hirsekeimlingen, daß die Beziehung zwischen dem Gewicht unbefallener und mit *S. graminum* befallener Pflanzen eine Differenzierung zwischen anfälligen und toleranten Pflanzen ermöglicht. Die Methode von Reese et al. (1994) wurde zur Quantifizierung des durch einen *S. avenae*-Befall hervorgerufenen Schadens herangezogen. Es konnte gezeigt werden, daß ein *S. avenae*-Befall bei

den unbehandelten Pflanzen zu einer Reduktion im Frischgewicht führte. Diese Reduktionen im Frischgewicht beruhten nach einer 14-tägigen Befallsdauer vor allem auf einem verminderten Wassergehalt. Das Getreideaphiden den Wassergehalt der Wirtspflanzen reduzieren können, wurde auch von Havlíčková (1995), Burd & Burton (1992) und Kral (1993) beobachtet.

Sowohl die oben beschriebenen Gewichtindizes als auch die von Reese et al. (1994) beschriebene Methode wurden entwickelt, um Toleranzeigenschaften von Pflanzen gegenüber Aphiden bereits im Jungpflanzenstadium zu erkennen. In vielen Arbeiten konnten anhand der genannten Indizes tolerante Pflanzen von anfälligen Pflanzen differenziert werden (Jimenez et al., 1989; Robinson et al., 1990, 1991; Dixon et al., 1990a,b; Reese et al., 1994). In den vorliegenden Untersuchungen wurden die genannten Methoden eingesetzt, um zu prüfen, ob Induktoren (B50, Bion[®]) Toleranz im Jungpflanzenstadium von Weizen gegenüber *S. avenae* induzieren können, bzw. ob Toleranz bereits im Jungpflanzenstadium erfaßt werden kann. Die Ergebnisse zeigten, daß eine Induktorspezifität vorlag. Pflanzen, die mit dem mikrobiellen Induktor B50 behandelt worden waren, wiesen überwiegend eine geringere „Biomass conversion ratio“ auf, was auf eine toleranzinduzierende Wirkung dieses Induktors hinweist. Aufgrund der bereits beschriebenen hohen Variabilität waren diese Unterschiede jedoch nicht signifikant. Weiterhin konnte aber auch anhand der Beziehung zwischen dem Frischgewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen gezeigt werden, daß nach einer B50-Behandlung befallsbedingte Reduktionen im Wachstum der Pflanzen vermindert waren. Dies deutet ebenfalls darauf hin, daß der Induktor B50 Toleranz gegenüber *S. avenae* im Jungpflanzenstadium von Weizenpflanzen der Sorte ‘Remus’ induzieren kann. Im Gegensatz dazu führte die Induktion mit dem synthetischen Induktor Bion[®] zu keiner einheitlichen Veränderung in der „Biomass conversion ratio“. Desweiteren wiesen die mit Bion[®] behandelten Pflanzen nach einem *S. avenae*-Befall ähnliche Wachstumsreduktionen wie die unbehandelten Pflanzen auf, so daß keine Toleranz nachgewiesen werden konnte. Toleranzinduzierende Eigenschaften von B50 im Jungpflanzenstadium von Weizen konnten auch von Wittmann & Schönbeck (1995) gegenüber *R. padi* gezeigt werden. Über die toleranzinduzierende Wirkung von BTH im Jungpflanzenstadium ist nichts bekannt. Die vorliegenden Untersuchungen weisen darauf hin, daß die Applikation mit B50 oder Bion[®] im Jungpflanzenstadium nach einem *S. avenae*-Befall einen unterschiedlichen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen nimmt. Die beiden Induktoren unterscheiden sich auch in ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber

Pathogenen. Während B50 nur gegenüber obligat biotrophen Pilzen wirksam ist (Schönbeck et al., 1980), besitzt BTH ein breiteres Wirkungsspektrum (Friedrich et al., 1996; Benhamou & Bélanger, 1998; Tosi et al., 1999). Dies weist darauf hin, daß B50 und BTH unterschiedliche Mechanismen zur Pathogenabwehr aktivieren. Obwohl in den vorliegenden Untersuchungen sowohl die ermittelten Aphidentrockenmassen als auch die Untersuchungen zu den Entwicklungsparametern der Aphiden (Kap. 4) darauf hindeuten, daß der Induktor Bion[®] keine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* besitzt, könnten durch die Induktion Prozesse aktiviert worden sein, die zunächst Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen nehmen. Saile (1999) beobachtete an Gerste, daß BTH im Gegensatz zu B50 die Enzymaktivität der Plasmalemma-ATPase unabhängig von einer Mehltauinokulation stimulierte. Sie deutete dieses als möglichen Hinweis auf energieverbrauchende Prozesse bei der Etablierung einer Abwehrbereitschaft gegenüber einem möglichen Pathogenangriff unabhängig von der Ernährungsweise des Erregers. Godard et al. (1999) zeigten an *Brassica oleracea*, daß eine BTH-Applikation den Befall mit *Peronospora parasitica* verminderte, gleichzeitig aber auch zu Reduktionen im Wachstum der Pflanzen führte, welche besonders im Keimlingsstadium der Pflanzen ausgeprägt waren. Eigenschaften von Pflanzen, die sie besitzen, um sich gegenüber einem Befall zu schützen, können Kosten verursachen (Karbon & Baldwin, 1997). Kern et al. (1987) beobachteten nach einer Infektion mit *E. graminis* im vegetativen Stadium an resistenten Gerstenpflanzen einen verminderten Assimilatexport aus dem infizierten Blatt und erklärten dieses mit energieverbrauchenden Abwehrreaktionen der Pflanze. Haile et al. (1999) zeigten, daß Antibiosiseigenschaften von Weizenpflanzen gegenüber *Diuraphis noxia* mit physiologischen Kosten für die Pflanzen verbunden sind. Auch im Zusammenhang mit induzierter Resistenz werden Abwehrreaktionen beschrieben, die für die Pflanzen Kosten verursachen (Zangerl, 1999; Baldwin & Hamilton, 2000).

Auffällig war in den vorliegenden Versuchen, daß im Gegensatz zu den beobachteten Toleranzeigenschaften von B50 im 3. Versuch die mit B50 induzierten Pflanzen nach einer 7-tägigen Schadphase stärkere Verluste im Gewicht der Pflanzen aufwiesen. Von den beiden ersten Versuchen unterschied sich dieser Versuch in der Höhe des Initialbefalls. Wie bereits erwähnt, nahm die Höhe des Initialbefalls keinen signifikanten Einfluß auf die befallsbedingten Reduktionen. Dies deutet darauf hin, daß der höhere Initialbefall von 5 Aphiden im 3. Versuch nicht in direktem Zusammenhang mit den stärker ausgeprägten befallsbedingten Reduktionen steht. Auch hier könnte es eine indirekte Ursache sein, daß der höhere Befall zu

Veränderungen in den Pflanzen führt, die zunächst Kosten verursachen und die Wachstumsleistung der Pflanzen reduzieren. Die Wirkung von B50 bei einem Initialbefall von 5 Aphiden wurde jedoch nur in einem Versuch getestet. Deshalb müßte in weiteren Untersuchungen geprüft werden, ob unterschiedliche Aphidendichten von *S. avenae* bei einer relativ kurzen Befallsdauer Einfluß auf die Wirksamkeit des Induktors nehmen.

Die Untersuchungen zu den Toleranzeigenschaften der Sorten 'Remus', 'Kalistos' und 'Kanzler' geben keinen Hinweis darauf, ob die Sommerweizensorte 'Remus' als sensibel oder tolerant einzustufen ist. Es lagen zwischen den Sorten keine Unterschiede in den befallsbedingten Reduktionen im Gewicht der Pflanzen vor. Die ermittelten Aphidentrockenmassen weisen jedoch darauf hin, daß die Sorte 'Remus' eine geeignetere Wirtspflanze für *S. avenae* ist als die beiden anderen Sorten. Trotz des unterschiedlichen Initialbefalls, auf der Sorte 'Remus' wurden 3 Imagines und auf den anderen beiden Sorten 5 Imagines eingesetzt, waren nach einer 14-tägigen Schadphase keine Unterschiede mehr in der Befallsintensität zwischen den Sorten zu verzeichnen.

Im Vergleich zu den Versuchen, in denen der Einfluß einer Induktion überprüft wurde, führte der Befall mit *S. avenae* trotz ähnlicher Befallsintensitäten in den Sortenversuchen bei der Sorte 'Remus' zu geringeren Reduktionen im Wassergehalt und im Trockengewicht der Pflanzen. Dies macht deutlich, daß neben der Höhe des Befalls bzw. der Befallsdauer noch andere Faktoren Einfluß auf den entstehenden Schaden nehmen. Damit können sowohl der befallsbedingte Schaden als auch die Toleranzeigenschaften der Pflanzen immer nur relativ erfaßt werden. Zuckerman et al. (1997) beschreiben Toleranz als ein relatives Phänomen, abhängig von der Befallsstärke, der Entwicklung der Pflanzen und ihrer Umgebung. Hoffmann & Kolb (1998) verweisen darauf, daß bei einer Charakterisierung von BYDV-toleranten Sorten immer die Umgebung berücksichtigt werden muß, in welcher die Sorte bewertet wurde.

Die Determination von Toleranz gegenüber *S. avenae* im Jungpflanzenstadium anhand von Toleranzindizes, die sich auf befallsbedingte Frisch- bzw. Trockengewichtsreduktionen beziehen, ist schwierig. Da *S. avenae* unter natürlichen Bedingungen auf dem Fahnenblatt und der Ähre siedelt und demnach erst zu einem späten Entwicklungsstadium die Pflanzen schädigt, sind vor allem Auswirkungen eines *S. avenae*-Befalls auf Ertragsparameter untersucht worden (Wratten, 1978; Rossing, 1991; Möwes et al., 1997). Die beschriebenen Toleranzindizes wurden im Getreide dagegen häufig verwendet, um die Auswirkungen eines

Befalls von *D. noxia* (Robinson et al., 1990, 1991; Kindler et al., 1995) und *S. graminum* (Dixon, 1990a, b, Reese et al., 1994) zu erfassen. Im Gegensatz zu *S. avenae* injizieren diese beiden Aphidenarten während des Saugvorgangs phytotoxische Substanzen in das Wirtsgewebe (Burd & Burton, 1992; Al-Mousawi et al., 1983) und rufen damit sehr schnell Symptome in Form von Chlorosen und Nekrosen auf den befallenen Blättern hervor und schädigen dadurch maßgeblich das Pflanzenwachstum. Unterschiede zwischen toleranten und sensiblen Pflanzen sind damit wesentlich deutlicher ausgeprägt als nach einem *S. avenae*-Befall. Der von Reese et al. (1994) präferierte Toleranzindikator, die Beziehung zwischen dem Gewicht unbefallener und aphidenbefallener Pflanzen, scheint jedoch auch im System *S. avenae*/Weizen ein geeigneter Parameter zu sein um Toleranzeigenschaften der Pflanzen zu erfassen.

Untersuchungen im Jungpflanzenstadium können zeigen, welches Potential eine Pflanze besitzt, um befallsbedingte Schäden zu kompensieren. Ob dieses Potential über die gesamte Entwicklung der Pflanzen erhalten bleibt und damit generell als ein Indikator für Toleranz eingesetzt werden kann, müßte im System *S. avenae*/Weizen erst noch gezeigt werden. So beobachteten z.B. Rosenheim et al. (1997), daß Baumwollpflanzen nur in der prä-reproduktiven Phase den Schaden eines *Aphis gossypii*-Befalls vollständig kompensieren können. Die in den vorliegenden Untersuchungen nach einer Bion[®]-Behandlung auftretenden unterschiedlichen Effekte des Induktors im Jungpflanzenstadium und während der Ertragsbildungsphase der Pflanzen deuten darauf hin, daß neben dem Wachstum der Pflanzen noch andere Komponenten, wie z.B. eine verstärkte Einlagerung oder Remobilisierung von Speichern, von Bedeutung sind. Die Mechanismen der Toleranz sind jedoch weitestgehend unbekannt (Haile et al., 1999).

3.5 Literatur – Toleranzeffekte

Agrawal, A.A., 1998: Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.

Agrawal, A.A. & Karban, R., 2000: Specificity of constitutive and induced resistance: pigment glands influence mites and caterpillars on cotton plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 39-49.

Al-Mousawi, A.N., Richardson, P.E. & Burton, R.L., 1983: Ultrastructural studies of greenbug (Hemiptera: Aphididae) feeding damage to susceptible and resistant wheat cultivars. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 76: 964-971.

Aufhammer, W., 1984: Die Reservestoffspeicherung in der Weizenpflanze in Form von Korn-ertrag in Abhängigkeit von regulierenden Beziehungen zwischen den einzelnen Speicherorten. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 97: 225-239.

Aust, H.-J., Bochow, H., Buchenauer, H., Klingauf, F., Niemann, P., Petzold, R., Poehling, H.-M., Scheinpflug, H. & Schönbeck, F., 1993: Glossar Phytomedizinischer Begriffe.- In: Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft 3, 2. Erg. Aufl. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Baldwin, I.T. & Hamilton, W., 2000: Jasmonate-induced responses of *Nicotiana sylvestris* results in fitness costs due to impaired competitive ability for nitrogen. *J. Chem. Ecol.* 26: 915-952.

Benhamou, N. & Bélanger, R.R., 1998: Benzothiadiazole-mediated induced resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* in tomato. *Plant Physiol.* 118: 1203-1212.

Böhnke, B., 1992: Toleranz von *Vicia faba* gegenüber *Aphis fabae* - Stabilität und Ursachen.- Diss. Univ. Hannover.

Bonnett, G.D. & Incoll, L.D., 1993: Effects on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain-filling. I. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *J. Exp. Bot.* 44: 75-82.

Bremner, J.M. & Mulvaney, C.S., 1982: Nitrogen-Total. In: Page, A.L., Miller, R.H. & Keeny, D.R. (Eds.). *Agronomy Monograph no.9. Methods of soil analysis part 2. Chemical and microbiological properties.* ASA Inc., Madison: 595-624.

Burd, J.D. & Burton, R.L., 1992: Characterization of plant damage caused by Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 85: 2017-2022.

Calvet, C., Pinochet, J., Camprubi, A. & Fernández, C., 1995: Increased tolerance to the root-lesion nematode *Pratylenchus vulnus* in mycorrhizal micropropagated BA-29 quince root-stock. *Mycorrhiza* 5: 253-258.

Clarke, D.D., 1986: Tolerance of parasites and disease in plants and its significance in host-parasite interactions. *Adv. Plant Pathol.* 5: 161-197.

Cole, D.L., 1999: The efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance, against bacterial and fungal diseases of tobacco. *Crop Protection* 18: 267-273.

Dale, M.F.B., Phillips, M.S., Ayres, R.M., Hancock, M., Holliday, M., Mackay, G.R. & Tones, S.J., 1988: The assessment of the tolerance of partially resistant potato clones to damage by the potato cyst nematode *Globodera pallida* at different sites and in different years. *Ann. Appl. Biol.* 113: 79-88.

Dixon, A.F.G., 1971: The role of aphids in wood formation II. The effect of the lime aphid, *Eucallipterus tiliae* (L.) (Aphididae) on the growth of lime, *Tilia vulgaris* (Hayne): *J. Appl. Ecol.* 8: 393-399.

Dixon, A.G.O., Bramel-Cox, P.J. & Harvey, T.L., 1990a: Parallel analysis of resistance in sorghum to greenbug biotype E: Antibiosis and tolerance. *Crop Sci.* 30: 1055-1059.

Dixon, A.G.O., Bramel-Cox, P.J., Reese, J.C. & Harvey, T.L., 1990b: Mechanisms of resistance and their interactions in twelve sources of resistance to biotype E greenbug (Homoptera: Aphididae) in sorghum. *J. Econ. Entomol.* 83: 234-240.

Evans, K. & Haydock, P.P.J., 1990: A review of tolerance by potato plants of cyst nematode attack, with consideration of what factors may confer tolerance and methods of assaying and improving it in crops. *Ann. Appl. Biol.* 117: 703-740.

Evans, L.T. & Wardlaw, J.F., 1986: Aspects of the comparative physiology of grain yield in cereals. *Adv. Agron.* 28: 301-359.

Friedrich, L., Lawton, K., Ruess, W., Masner, P., Specker, N., Gut Rella, M., Meier, B., Dincher, S., Staub, T., Uknes, S., Métraux, J.-P., Kessmann, H. & Ryals, J., 1996: A benzothiadiazole derivative induces systemic acquired resistance in tobacco. *The Plant Journal* 10: 61-70.

Gaunt, R.E. & Wright, A.C., 1992: Disease-yield relationship in barley. II. Contribution of stored stem reserves to grain filling. *Plant Pathol.* 41: 688-701.

George, K.S. & Gair, R., 1979: Crop loss assessment on winter wheat attacked by the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), 1974-77. *Plant Pathol.* 28: 143-149.

Gernns, H., 2000: Mechanismen der induzierten Kompensationsfähigkeit von Pflanzen gegenüber Schäden durch den obligat biotrophen Pilz *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Ém. Marchal. Diss. Univ. Hannover.

Godard, J.-F., Ziadi, S., Monot, C., Corre, D.L. & Silué, D., 1999: Benzothiadiazole (BTH) induces resistance in cauliflower (*Brassica oleracea* var *botrytis*) to downy mildew of crucifers caused by *Peronospora parasitica*. *Crop Protection* 18: 397-405.

-
- Gray, M.E., Hein, G.L., Walgenbach, D.D. & Elliot, N.C., 1990: Effects of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) on winter and spring wheat infested during different plant growth stages under greenhouse conditions. *J. Econ. Entomol.* 83: 2434-2442.
- Griesbach, E., Eisbein, K., Krämer, I., Müller, J. & Völksch, B., 2000: Induction of resistance to bacterial pathogens in the pathosystem tomato/*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* I. Characterization of the resistance induction. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 107: 449-463.
- Guitman, M.R., Arnozis, P.A. & Barneix, A.J., 1991: Effect of source-sink relations and nitrogen nutrition on senescence and N remobilization in the flag leaf of wheat. *Physiol. Plant.* 82: 278-284.
- Haile, F.J., Higley, L.G., Ni, X. & Quisenberry, S.S., 1999: Physiological and growth tolerance in wheat to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) injury. *Environ. Entomol.* 28: 787-794.
- Hansen, L.M., 2000: Establishing control threshold for bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) by aphid-days. *Crop Protection* 19: 191-194.
- Havlícková H., 1995: Some characteristics of flag leaves of two winter wheat cultivars infested by rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker). *Z. PflKrankh. PflSchutz* 102: 530-535.
- Hawkins, C.D.B., Aston, M.J. & Whitecross, M.I., 1985: Aphid-induced changes in growth indices of three leguminous plants: unrestricted infestation. *Can. J. Bot.* 63: 2454-2459.
- Heisterüber, D., Schulte, P. & Moerschbacher, B.M., 1994: Soluble carbohydrates and invertase activity in stem rust-infected, resistant and susceptible near-isogenic wheat leaves. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 44: 111-123.
- Hendrix, D.L., 1993: Rapid extraction and analysis of nonstructural carbohydrates in plant tissues. *Crop Sci.* 33: 1306-1311.
- Herzog, H. & Stamp, P., 1983: Dry matter and nitrogen accumulation in grains at different ear positions in 'Gigas', semidwarf and normal spring wheats. *Euphytica* 32: 511-520.
- Hijwegen, T. & Termorshuizen, A.J., 2000: Retarded development of *Verticillium* wilt in eggplant after application of Bion[®] oder Oryzalin[®]. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 107: 267-273.
- Hoffmann, T.K. & Kolb, F.L., 1998: Effects of barley yellow dwarf virus on yield and yield components of drilled winter wheat. *Plant Disease* 82: 620-624.
- Jensen, B.D., Olumide Latunde-Dada, A., Hudson, D. & Lucas, J.A., 1998: Protection of brassica seedlings against downy mildew and damping-off by seed treatment with CGA 245704, an activator of systemic acquired resistance. *Pesti. Sci.* 52: 63-69.
- Jimenez, H.O., Caddel, J.L., Berberet, R.C. & McNew, R.W., 1989: Indices of plant damage and heritability of tolerance to the spotted alfalfa aphid in alfalfa. *Crop Sci.* 29: 1337-1340.

-
- Karban, R. & Myers, J.H., 1989: Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- Karban, R. & Baldwin, I.T., 1997: Induced responses to herbivory. University of Chicago Press. Chicago.
- Kehlenbeck, H., 1993: Zur Ertragsbildung induziert resistenter Wintergerste und Erbsen nach Mehltaubefall. Diss. Univ. Hannover.
- Kehlenbeck, H., Krone, C., Oerke, E.-C. & Schönbeck, F., 1994: The effectiveness of induced resistance on yield of mildewed barley. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 101: 11-21.
- Kern, M., Ibenthal, W.-D. & Heitefuss, R., 1987: Assimilatverteilung in Sommergerstensorten mit unterschiedlicher Resistenz gegenüber dem Echten Mehltau (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*). *J. Phytopathol.* 119: 319-332.
- Kessman, H., Staub, T., Hofmann, C., Maetzke, T., Herzog, J., Ward, E., Uknes, S. & Ryals, J., 1994: Induction of systemic acquired resistance in plants by chemicals. *Annu. Rev. Phytopathol.* 32: 439-459.
- Kindler, S.D., Springer, T.L. & Jensen, K.B., 1995: Detection and characterization of the mechanisms of resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in tall wheatgrass. *J. Econ. Entomol.* 88: 1503-1509.
- Konstantinidou-Doltsinis, S. & Schmitt, A., 1998: Impact of treatment with plant extracts from *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai on intensity of powdery mildew severity and yield in cucumber under high disease pressure. *Crop Protection* 17: 649-656.
- Kral, G., 1993: Zur Toleranz von Sommergerste gegenüber *Erysiphe graminis* und *Rhopalosiphum padi* sowie anderen Streßfaktoren. Diss. Univ. Hannover.
- Kral, G., Oerke, E.-C. & Zebitz, C.P.W., 1993: Toleranz von Sommergerste gegenüber den Schaderregern *Rhopalosiphum padi* und *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. *Mitt. DGaaE.* 8: 899-902.
- Kramer, T., Gildemacher, B.H., Van Der Ster, M. & Parlevliet, J.E., 1980: Tolerance of spring barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei*. *Euphytica* 29: 209-216.
- Krüssel, S., Hasken, K.-H., Ulber, B. & Poehling, H.-M., 1997: Auswirkungen von Extensivierungsmaßnahmen auf Getreideblattläuse und deren natürliche Gegenspieler im Winterweizen. In: Gerowitt, B. & Wildenhayn, M. (Eds.). *Ökologische und ökonomische Auswirkungen von Extensivierungsmaßnahmen im Ackerbau. –Ergebnisse des Göttinger INTEX-Projektes-1990-94.* Forschungs- und Studienzentrum Landwirtschaft und Umwelt, Göttingen.
- Kúc, J., Shockley, G. & Kearney, K., 1975: Protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol Plant Pathol.* 7: 195-199.

-
- Lamb, R.J. & MacKay, P.A., 1995: Tolerance of antibiotic and susceptible cereal seedlings to the aphids *Metopolophium dirhodum* and *Rhopalosiphum padi*. *Ann. Appl. Biol.* 127: 573-583.
- Lee, G., Stevens, D.J., Stokes, S. & Wratten, S.D., 1981: Duration of cereal aphid populations and the effects on wheat yield and breadmaking quality. *Ann. Appl. Biol.* 98: 169-178.
- Lowe, H.J.B., 1974: Effects of *Metopolophium dirhodum* on spring wheat in the glasshouse. *Plant Pathol.* 23: 136-140.
- Lyngs Jørgensen, H.J., Stephensen Lübeck, P., Thordal-Christensen, H., de Neergaard, E. & Smedegaard-Petersen, V., 1998: Mechanisms of induced resistance in barley against *Drechslera teres*. *Phytopathol.* 88: 698-707.
- Lyon, G.D., Reglinski, T. & Newton, A.C., 1995: Novel disease resistance compounds: the potential to „immunize“ plants against infection. *Plant Pathol.* 44: 407-427.
- MacRae, J.C., 1971: Quantitative measurement of starch in very small amounts of leaf tissues. *Planta* 96: 101-108.
- Mengel, K., Judel, G.K., Friedrich, B. & Möcklinghoff, G., 1984: Stärkebildung im Weizenkorn im Verlaufe der Kornfüllungsphase. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 97: 197-210.
- Möwes, M., Freier, B. & Heimann, J., 1997: Variation in yield loss per aphid-day due to *Sitobion avenae*-infestation in high yielding winter wheat. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 104: 569-575.
- Niehoff, B., 1996: Untersuchungen zum Einfluß gestaffelter Aufwandmengen der Insektizide Pirimor und Karate auf die Populationsdynamik von Getreideblattläusen in Winterweizen unter besonderer Berücksichtigung von Nebenwirkungen auf ausgewählte Nutzarthropoden. *Diss. Univ. Göttingen*.
- Niehoff, B. & Staebelin, J., 1998: Vergleichende Untersuchungen zum Schadpotential der Getreideblattlausarten *Metopolophium dirhodum* (Wlk.) und *Sitobion avenae* (F.) in Winterweizen. *J. Appl. Entomol.* 122: 223-229.
- Papp, M. & Mesterházy, Á., 1996: Resistance of winter wheat to cereal leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) and bird cherry-oat aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 89: 1649-1657.
- Pollock, C.J. & Cairns, A.J., 1991: Fructan metabolism in grasses and cereals. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 77-101.
- Prüter, C. & Zebitz, C.P.W., 1991: Effects of *Aphis fabae* and *Uromyces viciae-fabae* on the growth of a susceptible and an aphid resistant cultivar of *Vicia faba*. *Ann. Appl. Biol.* 119: 215-226.
- Rabbinge, R., Drees, E.M., Van Der Graf, M., Verberne, F.C.M. & Wesselo, A., 1981: Damage effects of cereal aphids in wheat. *Neth. J. Plant Pathol.* 87: 217-232.

-
- Reese, J.C., Schwenke, J.R., Lamont, P.S. & Zehr, D.D., 1994: Importance and quantification of plant tolerance in crop pest management programs for aphids: Greenbug resistance in sorghum. *J. Agric. Entomol.* 11: 255-270.
- Riedell, W.E. & Kieckhefer, R.W., 1995: Feeding damage effects of three aphid species on wheat root growth. *J. Plant Nutrition* 18: 1881-1891.
- Roberts, J.J., Hendricks, L.T. & Patterson, F.L., 1984: Tolerance to leaf rust in susceptible wheat cultivars. *Phytopathol.* 74: 349-351.
- Robinson, J., Calhoun, D.S., Burnett, P.A. & Vivar, H.E., 1990: Relative level of tolerance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in five barley genotypes in Mexico. In: Peters, D.C., Webster, J.A. & Chlouber, C.S. (Eds.). *Aphid plant interactions: populations to molecules*. Agric. Expt. Station, Oklahoma State Univ., USA: 273.
- Robinson, J., Vivar, H.E., Burnett, P.A. & Calhoun, D.S., 1991: Resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in barley genotypes. *J. Econ. Entomol.* 84: 674-679.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R., Goodell, P.B., Grafton-Cardwell, E.E. & Leigh, T.F., 1997: Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 45-63.
- Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M., 1994: Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Tree* 9: 145-148.
- Rossing, W.A.H., 1991: Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 3. Calculation of damage at various attainable yield levels. *Neth. J. Plant Pathol.* 97: 87-103.
- Saile, H., 1999: Vergleichende Untersuchungen zu Wirkmechanismen induzierter Resistenz in zwei Wintergerstensorten gegenüber *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* (Em. Marchal). Diss. Univ. Hannover.
- Scheinhütte, S., 1998: Induzierte Toleranz und Resistenz gegenüber Aphiden an der Sommerweizensorte 'Remus'. Diplomarbeit Univ. Hannover.
- Schnyder, H., 1993: The role of carbohydrate storage and redistribution in the source-sink relations of wheat and barley during grain filling - a review. *New Phytol.* 123: 233-245.
- Schönbeck, F., Dehne, H.-W. & Beicht, W., 1980: Untersuchungen zur Aktivierung unspezifischer Resistenzmechanismen in Pflanzen. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 87: 654-666.
- Schweissing, F.C. & Wilde, G., 1979: Temperature and plant nutrient effects on resistance of seedlings sorghum to the greenbug. *J. Econ. Entomol.* 72: 20-23.
- Seidel, P., 1996: Pflanzliche Toleranz gegenüber Streß - eine ungenutzte Reserve im Pflanzenschutz? *Nachr. Bl. dt. PflSchutzdienst* 48: 52-59.

-
- Seidel, P., Détrie, A.-M. & Heise, S., 1997: Toleranzinduktion durch Resistenzinduktoren und Pflanzenstärkungsmittel - Nachweis und Bewertung. Berichte aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft 28.
- Shaoyou, L., Stoltz, R.L. & Xinzhi, N., 1986: Damage to wheat by *Macrosiphum avenae* (F.) (Homoptera: Aphididae) in Northwest China. J. Econ. Entomol. 79: 1688-1691.
- Simpson, R.J., Lambers, H. & Dalling, M.J., 1983: Nitrogen redistribution during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.). Plant Physiol. 71: 7-14
- Sofield, I., Evans, L.T., Cook, M.G. & Wardlaw, I.F., 1977: Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. Aust. J. Plant Physiol. 4: 785-797.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1995: Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3rd edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Stadnik, M.J. & Buchenauer, H., 1999: Control of wheat diseases by a benzothiadiazole-derivative and modern fungicides. Z. PflKrankh. PflSchutz 106: 466-475.
- Stamp, P. & Herzog, H., 1976: Untersuchungen zur Fahnenblattalterung und zum Kornwachstum einiger deutscher Sommerweizensorten (*Triticum aestivum* L.). Z. PflKrankh. PflSchutz 330-338.
- Steiner, U., Oerke, E.-C. & Schönbeck, F., 1988: Zur Wirksamkeit der induzierten Resistenz unter praktischen Anbaubedingungen. IV. Befall und Ertrag von Wintergerstensorten mit induzierter Resistenz und nach Fungizidbehandlung. Z. PflKrankh. PflSchutz 95: 506-517.
- Stoy, V., 1973: Assimilatbildung und -verteilung als Komponente der Ertragsbildung beim Getreide. Angew. Botanik 47: 17-26.
- Tally, A., Oostendorp, M., Lawton, K., Staub, T. & Bassi, B., 1999: Commercial development of elicitors of induced resistance to pathogens. In: Agrawal, A.A., Tuzun, S. & Bent, E. (Eds.): Induced plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota: 357-360.
- Thaler, J. S., 1999: Induced resistance in agricultural crops: Effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. Environ. Entomol. 28: 30-37.
- Thorne, G.N., 1965: Photosynthesis of ears and flag leaves of wheat and barley. Ann. Bot. 29: 317-329.
- Tollo, B. & Richter, S., 1997: Wachstum und Vermehrung von *Rhopalosiphum padi* auf Wintergerstensorten und deren Beziehung zur Pflanzentoleranz. Arch. Phytopath. Pflanz. 30: 519-532.
- Tosi, L., Luigetti, R. & Zizzerini, A., 1999: Benzothiadiazole induces resistance to *Plasmopara helianthi* in sunflower plants. J. Phytopathol. 147: 365-370.

-
- Trudgill, D.L., 1991: Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. *Annu. Rev. Phytopathol.* 29: 167-192.
- Trumble, J.T., Kolodony, D.M. & Ting, I.P., 1993: Plant compensation for arthropod herbivory. *Ann. Rev. Entomol.* 38: 93-119.
- Tuzun, S. & Kloepper, J., 1995: Practical application and implementation of induced resistance. In: Hammerschmidt, R. & Kúc, J. (Eds.). *Induced resistance to disease in plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands: 152-168.
- Wilson, R.L. & Peters, D.C., 1973: Plant introductions of *Zea mays* as source of corn root-worm tolerance. *J. Econ. Entomol.* 66: 101-104.
- Wittmann, J., 1995: Möglichkeiten und Wirkungsweisen einer Toleranzinduktion gegen Schaderreger. *Diss. Univ. Hannover*.
- Wittmann, J. & Schönbeck, F., 1995: Zur Erkennung induzierter Toleranz im Jungpflanzenstadium. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 102: 407-415.
- Wittmann, J. & Schönbeck, F., 1996: Studies of tolerance induction in wheat infested with powdery mildew or aphids. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 103: 300-309.
- Wool, D. & Hales, D.F., 1996: Previous infestation affects recolonization of cotton by *Aphis gossypii*: Induced resistance or plant damage? *Phytoparasitica* 24: 39-48.
- Wratten, S.D., 1975: The nature of the effects of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on the growth of wheat. *Ann. Appl. Biol.* 79: 27-34.
- Wratten, S.D., 1977: Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum*. *Ann. Appl. Biol.* 85: 319-331.
- Wratten, S.D., 1978: Effects of feeding position of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on wheat yield and quality. *Ann. Appl. Biol.* 90: 11-20.
- Wratten, S.D. & Redhead, P.C., 1976: Effects of cereal aphids on the growth of wheat. *Ann. Appl. Biol.* 84: 437-455.
- Wratten, S.D., Lee, G. & Stevens, D.J., 1979: Duration of cereal aphid populations and the effect on wheat yield and quality. - *Proc. BCPC - Pests and diseases*: 1-8.
- Zangerl, A.R., 1999: Locally-induced responses in plants: The ecology and evolution of restrained defenses. In: Agrawal, A.A., Tuzun, S. & Bent, E. (Eds.): *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota: 231-249.
- Zuckerman, E., Eshel, A. & Eyal, Z., 1997: Physiological aspects related to tolerance of spring wheat cultivars to *Septoria tritici* Blotch. *Phytopathol.* 87: 60-65.

4. Einfluß von Induktoren auf Wirtswahl und Entwicklung von Getreideaphiden an Weizenpflanzen - Resistenzeffekte

4.1 Einleitung

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 (Aust et al., 1993). Im Gegensatz zur Toleranz wurden Resistenzeigenschaften von Pflanzen gegenüber Herbivoren bereits vielfach untersucht (Lowe, 1978; Moharramipour et al., 1997; Sahota et al., 1998; Yenchou et al., 2000). Die pflanzlichen Abwehrreaktionen können dabei konstitutiv vorliegen oder induziert werden (Ciepiela, 1989; Karban & Baldwin, 1997; Ding et al., 2000). Bei den induzierten Reaktionen werden häufig Resistenzeigenschaften der Pflanzen beschrieben, die nach einem Primärbefall mit Herbivoren auftreten (Karbon, 1986; Trehwella et al., 1997; Gianoli & Niemeyer, 1998; Agrawal & Karban, 2000). Im Gegensatz zu dieser biologischen Induktion ist über die Wirkung abiotischer Induktoren gegenüber Herbivoren bisher wenig bekannt. Eine Ausnahme bildet Jasmonat. Jasmonat besitzt eine regulatorische Funktion in der Pflanze und wird vor allem im Zusammenhang mit Abwehrreaktionen, die durch Verwundung der Pflanze induziert werden, diskutiert (Farmer & Ryan, 1992; Baldwin et al., 1994). Durch eine exogene Applikation von Jasmonat oder Methyljasmonat kann eine Verletzung der Pflanzen simuliert und damit Resistenz gegenüber Insekten induziert werden (Avdiusko et al., 1997; Thaler et al., 1996; Thaler, 1999a). Erste Arbeiten weisen darauf hin, daß auch abiotische Induktoren, die überwiegend eine Wirkung gegenüber Pathogenen besitzen, wie z.B. BTH, einen Herbivorenbefall beeinträchtigen können (Inbar et al., 1998). Eine Induktion der Pflanzen kann jedoch auch das Gegenteil bewirken und eine erhöhte Anfälligkeit gegenüber Herbivoren hervorrufen (Messina et al., 1993; Stout et al., 1999). Deshalb ist es notwendig zu prüfen, welchen Einfluß verschiedene Induktoren auf die Anfälligkeit von Pflanzen gegenüber Pathogenen und Herbivoren nehmen.

Der Einfluß induzierter Reaktionen kann gegenüber Herbivoren in direkte und indirekte Effekte differenziert werden (Havill & Raffa, 2000). Während die direkten Effekte Veränderungen in der Pflanze umfassen, die sich auf den Herbivoren direkt auswirken, wie z.B. auf dessen Entwicklung und Reproduktion, nehmen die indirekten Effekte Einfluß auf die

natürlichen Gegenspieler der Herbivoren. Bei den indirekten Effekten ist vor allem die durch Herbivorenbefall induzierte Produktion und Freisetzung von Allelochemikalien, die zu Veränderungen in der Wirtsfindung von Prädatoren und Parasitoiden führen, eingehend untersucht worden (Dicke et al., 1990; Turlings et al., 1990; Röse et al., 1998). Havill & Raffa (2000) konnten zeigen, daß nicht nur die Wirtsfindung von Parasitoiden durch induzierte Reaktionen beeinflußt wird, sondern auch ihre Entwicklung. Ob auch durch abiotische Induktoren Reaktionen in der Pflanze ausgelöst werden, die die Wirksamkeit der natürlichen Gegenspieler der jeweiligen Zielorganismen beeinflussen, ist bislang nur wenig untersucht worden. Thaler (1999b) zeigte jedoch, daß die Induktion von Tomatenpflanzen mit Jasmonat eine stärkere Parasitierung von *S. exigua* zur Folge hatte.

Die Untersuchungen der vorliegenden Arbeit sollten zeigen, ob die beiden Induktoren B50 und Bion[®] (BTH) nur gegenüber Pathogenen wirksam sind oder ob sie auch Resistenz gegenüber tierischen Schaderregern, speziell gegenüber Getreideaphiden, induzieren können. In zahlreichen Arbeiten konnte gezeigt werden, daß B50 (Oerke et al., 1989; Steiner & Schönbeck, 1995; Gernns, 2000) und BTH (Görlach et al., 1996; Schweizer et al., 1999; Dann & Deverall, 2000) resistenzinduzierende Eigenschaften gegenüber Pathogenen besitzen. Über ihre Wirksamkeit gegenüber tierischen Schaderregern ist bisher dagegen wenig bekannt. Für B50 wurde bislang keine Resistenzinduktion gegenüber tierischen Schaderregern beschrieben. Erste Arbeiten zur induzierenden Wirkung von BTH gegenüber Insekten lassen vermuten, daß eine Artspezifität vorliegt. Während Inbar et al. (1998) an Tomatenpflanzen nach einer BTH-Applikation einen resistenzinduzierenden Effekt gegenüber *Liriomyza* spp. beobachteten, konnten Stout et al. (1999) nach einer BTH-Behandlung eine stärkere Anfälligkeit von Tomaten gegenüber *H. zea* nachweisen.

Die in der vorliegenden Arbeit zur Toleranzdetermination im Gewächshaus erfaßten Aphidentrockenmassen (Kap. 3) lassen nicht darauf schließen, daß die Behandlung der Weizenpflanzen mit B50 oder Bion[®] (BTH) zu einer Resistenz oder Anfälligkeit gegenüber *S. avenae* führte. Im Gegensatz dazu weisen die ermittelten Aphidenindizes von *S. avenae* in den Freilandversuchen daraufhin (Kap. 3), daß eine Induktion mit B50 den *S. avenae*-Befall vermindert und damit resistenzinduzierende Eigenschaften gegenüber dieser Aphidenart besitzt. Die Bestimmungen von Aphidentrockenmassen und Aphidenindizes erfolgten in den Toleranzuntersuchungen, um den Befall zu quantifizieren. Zur Bestimmung der resistenzinduzierenden Eigenschaften der Induktoren wurde in den Freilandversuchen die Populations-

entwicklung der Getreideaphiden herangezogen. Da sich die Induktion bzw. die induzierte Resistenz auch auf natürliche Gegenspieler auswirken kann, wurde in den Freilandversuchen die Mumifizierungsrate der Aphiden erfaßt. Diese Untersuchung sollte einen ersten Hinweis darauf geben, ob die Behandlung mit B50 oder Bion[®] Veränderungen auf tri-trophischer Ebene verursacht.

Im Freiland werden sowohl Induktion als auch Aphidenbefall maßgeblich durch Umweltbedingungen beeinflusst, wodurch induzierte Reaktionen der Pflanzen maskiert werden könnten. Deshalb wurden weitere Untersuchungen zur resistenzinduzierenden Wirkung von B50 und Bion[®] (BTH) unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus durchgeführt. Bei Aphiden können sowohl Antixenosis- (Nicol et al., 1992; Cabrera y Poch, 1998) als auch Antibiosiseigenschaften (Webster et al., 1992; Hesler et al., 1999) der Pflanzen zur Ausprägung einer Resistenz beitragen. Beide Formen der Resistenz wurden in den vorliegenden Untersuchungen berücksichtigt.

Wirtswahlversuche mit alaten Imagines von *S. avenae* sollten zeigen, ob die Induktion mit B50 oder Bion[®] (BTH) zu Veränderungen in der Pflanze führt, die sich auf die Wirtspräferenz der Aphiden auswirken. Die Prüfung auf Antibiosis erfolgte anhand der in der Literatur im Zusammenhang mit Resistenz beschriebenen charakteristischen Entwicklungsparameter der Aphiden. Die Zuwachsrate von Aphiden wird sowohl durch ihre Entwicklung als auch durch ihre Reproduktionsrate bestimmt (Dixon, 1987). Dabei sind für Untersuchungen zur Entwicklung der Aphiden Parameter wie das Adultgewicht, die Entwicklungszeit oder die aus diesen Parametern ermittelte „mittlere relative Wachstumsrate“ entscheidend (Van Emden, 1969; Dixon, 1987; Howard & Dixon, 1995). Häufig wird jedoch zur Bestimmung von Antibiosis-Effekten gegenüber Aphiden die Praereproduktionsphase und die effektive Fruchtbarkeit (M_d) ermittelt, um anhand der von Wyatt & White (1977) entwickelten „intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) das Populationswachstum der Aphiden zu bestimmen (Sotherton & Van Emden, 1982; Castro et al., 1996; Hesler et al., 1999).

In der vorliegenden Untersuchung wurden zur Bestimmung der resistenzinduzierenden Wirkung der Induktoren Parameter herangezogen, die Entwicklung und Reproduktionsleistung der Aphiden betreffen. Dixon (1987) verweist darauf, daß die Entwicklungs- und die Reproduktionsrate der Aphiden von internen und externen Faktoren abhängig sind. Zu den internen Faktoren, die die Entwicklung der Aphiden beeinflussen, zählen Geburtsgewicht und Morphe, die sich wiederum indirekt über das Adultgewicht auch auf die Reproduktionslei-

stung der Aphiden auswirken. Bei den externen Faktoren sind vor allem die Temperatur und die Nahrungsqualität von Bedeutung. Damit können Untersuchungen zur Entwicklung und Reproduktion der Aphiden einen Hinweis auf mögliche Veränderungen in der Nahrungsqualität geben.

Der Erfolg einer Induktion kann sowohl durch die Pflanze (Cipollini & Redman, 1999), durch den Herbivoren (Gianoli et al., 1997), durch Umweltbedingungen (Karban, 1987) aber auch maßgeblich durch den eingesetzten Induktor (Inbar et al., 1998) bestimmt werden. Da die Ergebnisse der Freilandversuche auf eine resistenzinduzierende Wirkung des Induktors B50 gegenüber *S. avenae* hindeuten (Kap. 3), wurde zunächst der lokale Einfluß einer B50-Behandlung gegenüber dieser Aphidenart untersucht. Im weiteren wurde die Wirksamkeit von B50 auch gegenüber der Aphidenart *R. padi* getestet, um zu prüfen, ob dieser Induktor artspezifisch wirksam ist.

Die Induktoren B50 und Bion[®] (BTH) besitzen gegenüber Pathogenen sowohl eine lokale als auch eine systemische Wirkung (Görlach et al., 1996; Kraska, 1996; Saile, 1999; Dann & Deverall, 2000). In weiteren Untersuchungen sollte gezeigt werden, ob eine Applikation mit B50 auch systemisch Resistenz gegenüber *S. avenae* induzieren kann und ob eine Induktorspezifität vorliegt. Deshalb wurde im Vergleich zu dem mikrobiellen Induktor B50 der Einfluß des synthetischen Induktors Bion[®] erfaßt.

4.2 Material und Methoden

In den Freilanduntersuchungen 1997 und 1998 wurden neben den toleranzinduzierenden Eigenschaften der Induktoren B50 und Bion[®] auch deren resistenzinduzierende Wirkung gegenüber Getreideaphiden erfaßt. Unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus sollte weiterhin für die Aphidenart *S. avenae* geprüft werden, ob die Induktoren Antixenosis- und Antibiosiseigenschaften der Pflanzen beeinflussen können.

4.2.1 Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland

Sowohl 1997 als auch 1998 wurde die Populationsentwicklung der am häufigsten auftretenden Getreideaphiden, *S. avenae*, *M. dirhodum* und *R. padi*, ermittelt. Neben abiotischen Faktoren und den Antibiosis- und Antixenosiseigenschaften der Pflanze kann der Verlauf eines Aphidenbefalls auch durch das Potential an natürlichen Gegenspielern beeinflusst werden. Weiterhin kann die Induktion der Pflanze sich auf die Wirksamkeit der natürlichen Gegenspieler auswirken. Deshalb wurde in beiden Jahren die Mumifizierungsrate der Aphiden bestimmt. Da die Mumifizierungsrate nur die Relation zwischen der Mumien- und Aphidendichte wiedergibt, ist die Aussagekraft dieses Wertes jedoch sehr begrenzt. So ist die Mumifizierungsrate kein geeigneter Parameter, um die Parasitierungsleistung zu erfassen (Niehoff, 1996). Die Bestimmung der Parasitierungsrate ist unter Freilandbedingungen sehr zeitintensiv und wurde deshalb in den vorliegenden Untersuchungen nicht durchgeführt. Im Vordergrund dieser Arbeit standen der toleranzinduzierende Einfluß der Induktoren und die direkten Effekte einer resistenzinduzierenden Wirkung. Die Bestimmung der Mumifizierungsrate sollte lediglich einen ersten Hinweis darauf geben, ob Parasitoide durch die Induktion beeinflusst werden.

Versuchsdurchführung

Die Versuchsdurchführung ist im Kapitel 3.2.1.2 beschrieben.

4.2.1.1 Erfassung der Getreideaphiden

Zur Erfassung des Befallsverlaufs von *S. avenae*, *M. dirhodum* und *R. padi* wurde in beiden Versuchsjahren nach dem ersten Auftreten der Getreideaphiden im Feld wöchentlich deren Anzahl ermittelt. Dabei wurden der Befall des Fahnenblattes und der Ähre getrennt erfaßt. Der Aphidenbefall in den niedrigeren Blattetagen war so gering, daß er vernachlässigt werden konnte. Weiterhin wurde zwischen adulten Aphiden, getrennt nach apteren oder alaten Imagines, und Larven differenziert. Die Bestimmung erfolgte 1997 an 10 und 1998 an 20 markierten Halmen (Triebe 1. Ordnung) pro Parzelle (Kap. 3.2.1.2).

4.2.1.2 Erfassung der Mumiendichte

Zur Erfassung von möglichen Auswirkungen der Induktion auf Parasitoide von Getreideblattläusen wurden neben der Anzahl der Aphiden auch die Anzahl der Mumien bei der wöchentlichen visuellen Bonitur miterfaßt. Aus den Dichten der Aphiden und Mumien wurde die Mumifizierungsrate (%) nach Niehoff (1996) wie folgt berechnet:

$$m = \left(\frac{M}{M + A} \right) \cdot 100$$

m = Mumifizierungsrate
 M = Anzahl der Mumien / Ähre
 A = Anzahl der Aphiden / Ähre

Da auf den Fahnenblättern zu geringe Aphidendichten auftraten, sind nur Aphiden bzw. Mumien der Ähren berücksichtigt worden.

4.2.1.3 Statistische Auswertung

Die im Freiland erhobenen Daten entsprachen auch nach einer logarithmischen oder einer Winkel-Transformation nicht einer Normalverteilung. Deshalb wurden nichtparametrische Testverfahren angewandt. Die Analyse erfolgte mit dem H-Test nach Kruskal-Wallis. Bei signifikanten Abweichungen ($p < 0,05$) wurden Einzelvergleiche zwischen allen Varianten mit dem U-Test nach Mann-Whitney durchgeführt und diese nach Bonferroni korrigiert (Sokal & Rohlf, 1995).

4.2.2 Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus

4.2.2.1 Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von *S. avenae*

Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen zur Wirtswahl geflügelter Imagines von *S. avenae* wurden im Gewächshaus unter den in Kapitel 2.2.1 beschriebenen Bedingungen an der Sommerweizensorte 'Remus' in Arenaversuchen durchgeführt. Hierzu wurden 10 Weizenkeimlinge in Einheitserde (Fruhsdorfer Erde Typ P) in Petrischalen (16 mm hoch, 94 mm Durchmesser) herangezogen, ausreichend gewässert und aufgrund des geringen Bodenvolumens wöchentlich mit

einer 0,8%-igen Nitrophoska-Lösung (BASF, N:P:K:Mg) gedüngt. Die Induktion mit B50 und Bion[®] (Kap. 2.1.2) erfolgte im Einblattstadium der Pflanzen (EC11). Zur Überprüfung der Wirksamkeit der Induktoren wurde, wie in Kapitel 2.4 beschrieben, ein *E. graminis*-Befall herangezogen. 3 Tage nach der Induktorapplikation wurden 4 bzw. 5 Petrischalen von jeder Behandlung (Kontrolle, B50, Bion[®]) auf einer Plastikfolie randomisiert angeordnet und die einzelnen Arenen durch einen PVC-Zylinder (Durchmesser: 58 cm, 100 cm hoch) nach außen abgeschlossen. Jeder Zylinder enthielt die folgenden 3 Varianten: unbehandelte Pflanzen sowie mit B50 und mit Bion[®] induzierte Pflanzen.

In jeder Arena wurden anschließend alate Imagines von *S. avenae* freigesetzt (Tab. 1). Diese wurden der Dauerzucht entnommen und für mindestens 1 Stunde ohne Nahrung belassen, bevor sie gleichmäßig auf Petrischalen verteilt an zufällig ausgewählten Orten in die Arenen überführt wurden. Nach 6 Tagen wurde die Anzahl an Alaten und Larven von *S. avenae*, die an einer Pflanze siedelten, ermittelt. Insgesamt wurden 4 Versuche zur Wirtswahl von *S. avenae* durchgeführt. Die Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Anzahl der Wiederholungen und die Anzahl der eingesetzten Aphiden in den einzelnen Versuchen.

Tab. 1: Übersicht über die Anzahl der Wiederholungen und den Initialbefall der Aphiden in den Versuchen zur Wirtswahl alater Imagines von *S. avenae*.

Versuch	1	2	3	4
Anzahl der Wiederholungen (Arenen)	8	8	16	12
Anzahl der Pflanzen/Variante/Arena	50	40	40	40
Befall mit <i>S. avenae</i> Initialbefall (Alate)/Arena	40	60	100	100

Parameter zur Bestimmung der Wirtswahl von *S. avenae*

Im Gegensatz zu den in der Literatur beschriebenen Wirtswahlversuchen von Aphiden wurden die vorliegenden Untersuchungen über ein längeren Zeitraum (6 d) durchgeführt. Die Intention war, daß Veränderungen, die nach einer Induktion auftreten können, erst nach einem Befall von Bedeutung sind. Aufgrund der relativ langen Versuchsdauer war eine Bestimmung der Wirtswahl allein anhand der siedelnden Alaten nicht möglich. Es wurde die Gesamtanzahl aphidenbefallener Pflanzen ermittelt (100%) sowie der Anteil befallener Pflanzen der einzelnen Behandlungen bestimmt. Weiterhin wurde in Anlehnung an den von Cabrera y Poch et al.

(1998) beschriebenen Resistenzkoeffizienten die relative Anzahl der abgesetzten Larven pro Pflanze nach folgender Formel ermittelt:

$$L = (N_i / N) / m_i$$

L = relative Anzahl der abgesetzten Larven / Pflanze einer Behandlung
 N_i = Anzahl der Larven / befallener Pflanzen einer Behandlung
 N = Anzahl aller Larven / befallener Pflanzen insgesamt
 m_i = Anzahl aller Pflanzen einer Behandlung

Aufgrund der längeren Versuchsdauer wurde im Gegensatz zu der Berechnung von Cabrera y Poch et al. (1998) die Anzahl der adulten Tiere nicht berücksichtigt bzw. wurde an Stelle der adulten Tiere die Anzahl der befallenen Pflanzen für die Berechnung herangezogen.

4.2.2.2 Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus

Der Einfluß der Induktion auf die Antibiosiseigenschaften der Pflanzen wurde in Gewächshausversuchen an der Sommerweizensorte 'Remus' überprüft. Die Versuchsbedingungen sind im Kapitel 2.2.1 beschrieben. Zunächst wurde die lokale Wirkung des Induktors B50 gegenüber *S. avenae* und *R. padi* untersucht. Resistenz kann jedoch nicht nur lokal, sondern auch systemisch induziert werden. In weiteren Versuchen wurde die systemische Wirkung des Induktors B50 gegenüber *S. avenae* getestet und die Wirkung des synthetischen Induktors Bion[®] im Vergleich zu dem mikrobiellen Induktor überprüft.

Lokale Wirkung einer Induktion mit B50

Versuchsdurchführung

Die Untersuchungen zur lokalen Wirkung von B50 gegenüber *S. avenae* und *R. padi* wurden an Weizen im Jungpflanzenstadium durchgeführt. Die Aussaat erfolgte in Einheitserde (Fruhsdorfer Erde Typ P) zu jeweils 4 Pflanzen pro Topf (11^{er}), von denen 2 Pflanzen für die Untersuchungen ausgewählt wurden. Die anderen Pflanzen wurden entfernt. Im Dreiblattstadium der Pflanzen wurde B50 auf die gesamte Pflanze appliziert (Kap. 2.1). Die Wirksamkeit von B50 wurde anhand seiner resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis* überprüft (Kap. 2.4). Drei Tage nach der Induktion wurden synchronisierte aptere Imagines (< 24 h) in einem Clip-Käfig auf dem Sekundärblatt der Pflanzen angesiedelt. Nach 24 h wurden die adulten Aphiden entfernt und die im Clip-Käfig verbleibenden L₁-Larven bis zu ihrer Entwicklung zum Imago auf den Pflanzen belassen. Mit der Häutung zur Imago wurde

die Morphe ermittelt und das Adultgewicht der Aphiden mit einer Mikrowaage (Typ MC5, Fa. Sartorius) bestimmt. Zur Bestimmung der Reproduktionsleistung wurden einige der adulten Aphiden dann einzeln auf Sekundärblätter von Pflanzen umgesetzt, die je nach Entwicklungszeit der Aphiden 2 bis 5 Tage vorher induziert worden waren und in ihrer Entwicklung den Ausgangspflanzen entsprachen. Der Versuch wurde für jede Aphidenart zweimal durchgeführt. Es wurden in den einzelnen Versuchen jeweils unbehandelte und mit B50 behandelte Pflanzen untersucht. Eine Übersicht über die Anzahl der Wiederholungen und der eingesetzten Aphiden in den einzelnen Versuchen gibt die Tabelle 2.

Tab. 2: Übersicht über die Anzahl der Wiederholungen und die Anzahl der eingesetzten Aphiden in den Versuchen zu den Entwicklungsparametern von *S. avenae* und *R. padi*.

Versuch	<i>S. avenae</i>		<i>R. padi</i>	
	1	2	1	2
Pflanzen / Variante	10	20	20	70
Anzahl der verbleibenden L ₁ -Larven / Blatt	6	6	6	2
Anzahl der umgesetzten adulten Aphiden / Blatt	4	4	4	1

Systemische Wirkung einer Induktion

Versuchsdurchführung

Da *S. avenae* bei natürlichem Befall das Fahnenblatt und die Ähre präferiert, und die Ausprägung von Resistenzeigenschaften vom Entwicklungsstadium der Pflanzen beeinflusst werden kann (Dewar, 1977; Kazemi & Van Emden, 1992), wurden für die Untersuchungen zur systemischen Wirkung der Induktoren Pflanzen zu Beginn der Blüte (EC61) eingesetzt. Der Weizen wurde zu 4 Körner pro Topf (12^{er}) in Einheitserde (Fruhsdorfer Erde Typ P) ausgesät, und jeweils 2 Pflanzen wurden später für die Untersuchungen verwandt. Ab dem Dreiblattstadium wurden die Pflanzen 14-tägig mit einer 0,8%-igen Nitrophoska-Lösung (BASF, N:P:K:Mg) gedüngt. Die Induktion der Weizenpflanzen mit B50 oder Bion[®] (Kap. 2.1) erfolgte zu Beginn der Blüte (EC61). Um die systemische Wirkung der Induktoren zu testen, wurde bei der Applikation das Fahnenblatt und die Ähre der Pflanzen abgedeckt, so daß nur der Sproßabschnitt unterhalb des Fahnenblattes behandelt wurde. 4 Tage nach der Induktion wurden synchronisierte Imagines von *S. avenae* (< 24 h) in einem Clip-Käfig auf dem Fahnenblatt aufgesetzt. Nach 24 h wurde das Gewicht von jeweils 2 der abgesetzten L₁-Larven mit einer Mikrowaage (Typ MC5, Fa. Sartorius) ermittelt, und die gewogenen Larven

wurden erneut in einem Clip-Käfig auf dem Fahnenblatt angesiedelt. Der weitere Versuchsablauf entsprach dem der lokalen Induktorwirkung. Der Versuch zur systemischen Wirkung der Induktoren wurde dreimal durchgeführt, wobei in den ersten beiden Versuchen 20 Pflanzen pro Variante und in dem 3. Versuch 40 Pflanzen pro Variante eingesetzt wurden. In jedem Versuch wurden die folgenden drei Varianten untersucht: unbehandelte Pflanzen sowie mit B50 und mit Bion[®] induzierte Pflanzen. In diesen Versuchen erfolgte keine Überprüfung der Induktionswirksamkeit. Aufgrund des späten Entwicklungsstadiums der Versuchspflanzen (EC61) konnte keine ausreichende Infektion mit *E. graminis* erreicht werden. Eine Überprüfung der Induktionswirksamkeit anhand eines *E. graminis*-Befalls von Jungpflanzen erschien nicht sinnvoll, da eine Induktion auch durch das Alter der Pflanzen beeinflusst werden kann.

Parameter der Populationsentwicklung

Es wurden die Entwicklungszeit von der Geburt (L_1) bis zur Imago und das Adultgewicht der Aphiden ermittelt. In den Untersuchungen zur systemischen Wirkung der Induktion wurde zusätzlich anhand folgender Formel die „relative Wachstumsrate“ (RGR) nach Howard & Dixon (1995) bestimmt.

$$\text{RGR} = (\ln W_t - \ln W_o) / t$$

W_t = Adultgewicht [μg]
 W_o = L_1 -Gewicht [μg]
 t = Entwicklungszeit [d]

Da jeweils 2 L_1 -Larven pro Fahnenblatt vorlagen, wurde für die Berechnung der „relativen Wachstumsrate“ der Mittelwert der L_1 -Gewichte herangezogen.

Zur Bestimmung der Reproduktionsleistung wurde die Praereproduktionszeit und die effektive Fruchtbarkeit (M_d) von den adulten Aphiden erfaßt, die einzeln auf neue Pflanzen umgesetzt worden waren. Die Praereproduktionszeit umfaßt den Zeitraum von der Geburt (L_1) der Aphiden bis zu ihrem ersten Larvenabsatz. Zur Bestimmung der effektiven Fruchtbarkeit (M_d) wurde die Anzahl der Larven ermittelt, die in einem Zeitraum, der dem der Praereproduktionszeit entspricht, abgesetzt wurden. Dafür wurden die Larven täglich gezählt und dann entfernt. Anhand der genannten Parameter wurde nach der von Wyatt & White (1977) entwickelten Formel die „intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) als Maß für das Populationswachstum berechnet. Die Formel lautet:

$$r_m = 0,738 \times (\ln M_d) / d$$

M_d = effektive Fruchtbarkeit
 d = Praereproduktionszeit (d)

4.2.2.3 Statistische Auswertung

Die Daten zu den Wirtswahlversuchen von *S. avenae* konnten nicht durch eine logarithmische oder eine Winkel-Transformation an eine Normalverteilung angepaßt werden. Deshalb wurde zur Auswertung der H-Test nach Kruskal-Wallis herangezogen. Bei signifikanten Abweichungen ($p < 0,05$) erfolgten Einzelvergleiche zwischen allen Varianten mit dem U-Test nach Mann-Whitney, welche nach Bonferroni korrigiert wurden (Sokal & Rohlf, 1995). Die Daten zur Populationsentwicklung der Aphiden im Gewächshaus wurden auf Normalverteilung geprüft. Parameter, deren Verteilung nicht einer Normalverteilung entsprach, konnten durch eine logarithmische Transformation ($\log(x+1)$) an diese angeglichen werden. Vergleiche zwischen zwei Stichproben wurden mit dem t-Test analysiert, und bei mehreren Stichproben erfolgte die Auswertung mit Hilfe einer ANOVA und anschließendem Mittelwertsvergleich nach Scheffé ($p < 0,05$).

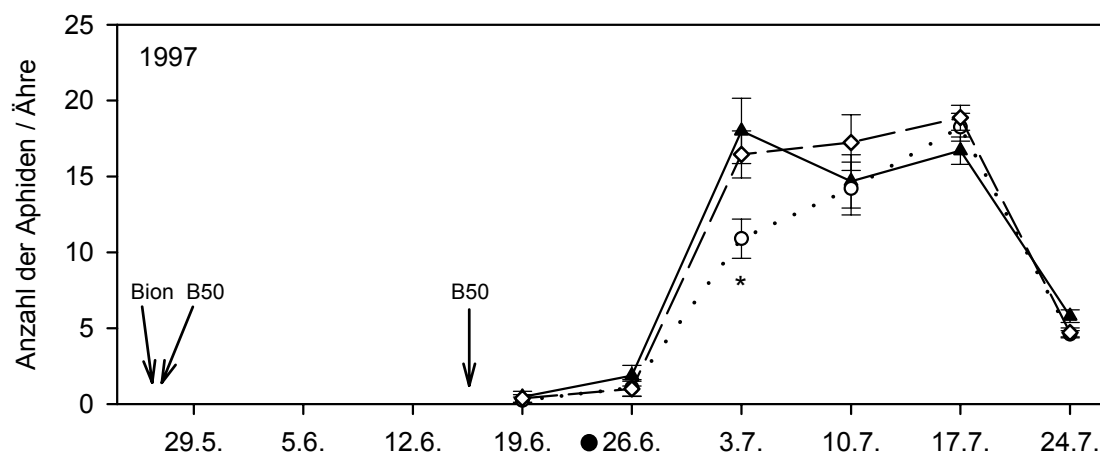
4.3 Ergebnisse

4.3.1 Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland

4.3.1.1 Erfassung der Getreideaphiden

In beiden Versuchsjahren war insgesamt ein geringer Aphidenbefall zu verzeichnen, wobei dieser 1997 deutlich höher war als 1998 (Abb. 1A/B, Abb. 2A/B). Während *M. dirhodum* überwiegend das Fahnenblatt und *S. avenae* die Ähre besiedelte, war *R. padi* von Ende Mai bis Mitte Juni (EC61) bevorzugt auf den vegetativen Bereichen der Pflanze zu finden und trat ab EC65 auch vereinzelt an den Ähren auf. Da der Befall mit dieser Aphidenart in beiden Versuchsjahren sehr gering war (1997: $\bar{x} = 0,13$ *R. padi* / Pflanze; 1998: $\bar{x} = 0,04$ *R. padi* / Pflanze), wurden nur die Befallsverläufe von *S. avenae* an der Ähre und *M. dirhodum* auf dem Fahnenblatt dargestellt (Abb. 1A/B, Abb. 2A/B). Der Vergleich zwischen den beiden Aphidenarten zeigt, daß *S. avenae* höhere Befallsdichten erreichte als *M. dirhodum*. Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß in beiden Jahren aufgrund des geringen Aphidenbefalls zum Ende der Blüte (EC69; EC71) 5 adulte Aphiden von *S. avenae* auf die Ähre gebracht wurden, um den Befallsdruck zu erhöhen. Im Gegensatz zu dem Versuchsjahr 1997, wo die Ausbringung der Aphiden zu einer deutlichen Zunahme in der Aphidendichte führte, war im Jahr 1998 kein Einfluß auf die Befallsintensität zu verzeichnen. Im Versuchsjahr 1998 lag zu EC71 aufgrund der feuchten Witterungsverhältnisse ein hoher Pilzbefall bei den Aphiden vor, so daß die eingesetzten Aphiden schnell infiziert wurden und demnach nicht zum Aufbau einer Population beitragen konnten. Bei beiden Aphidenarten war 1998 bereits zu Beginn der Milchreife (EC71) ein Zusammenbruch in der Blattlauspopulation zu beobachten, während dieses 1997 erst zu Beginn der Gelbreife (EC83) erfolgte (Abb. 1 A/B, Abb. 2 A/B).

A: Freilandversuch 1997



B: Freilandversuch 1998

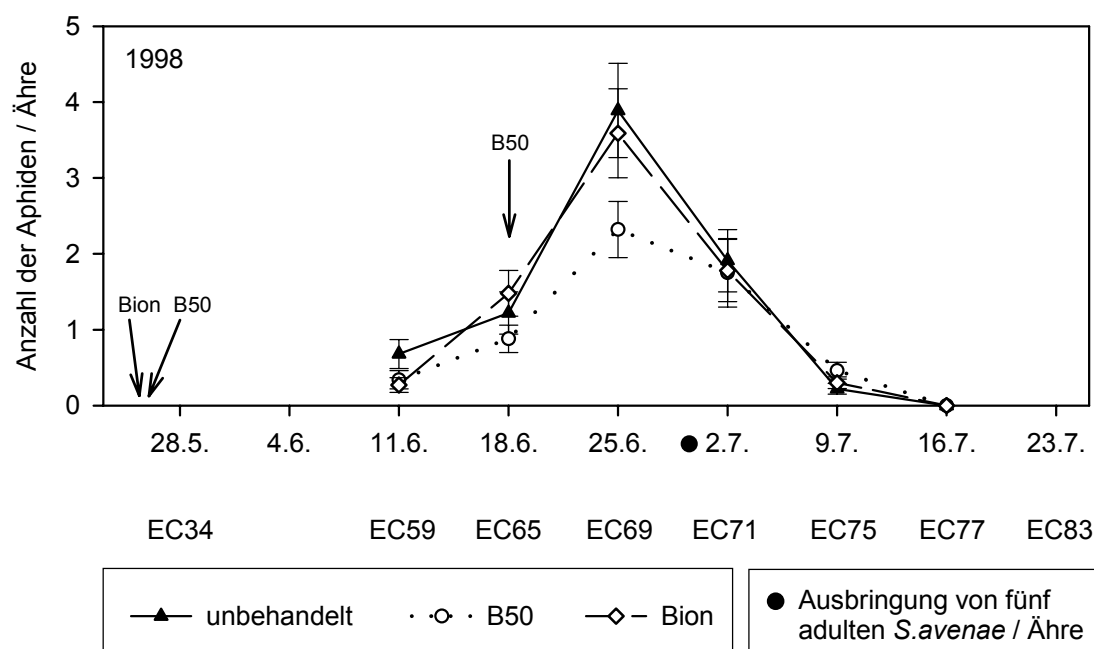
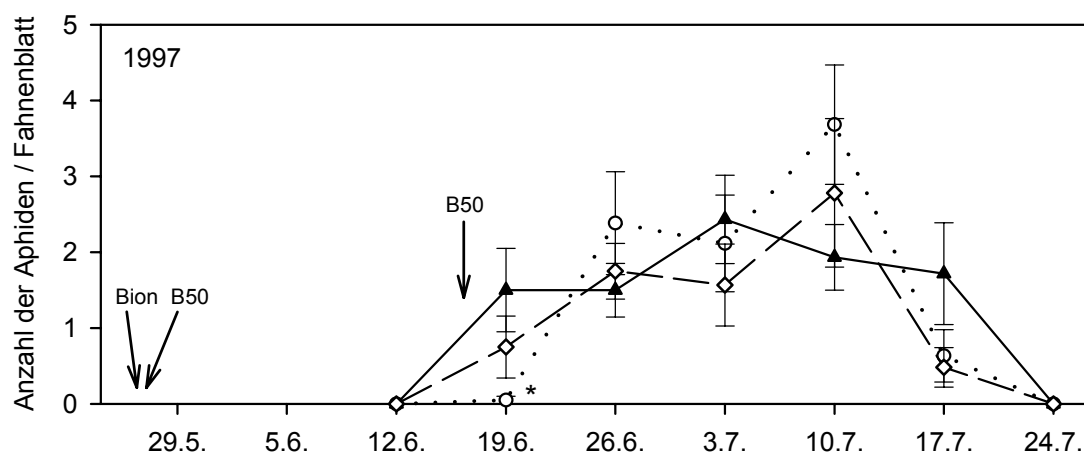


Abb. 1: Einfluß der Induktion (B50, Bion®) auf die Populationsentwicklung von *S. avenae* an Ähren der Sommerweizensorte 'Remus' im Freiland ($\bar{x} \pm S.E.$; $n_{1997} = 60$, $n_{1998} = 120$; * kennzeichnet signifikante Unterschiede: 1997 zwischen der B50-Behandlung und den beiden anderen Behandlungen, Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$), EC-Stadien nach Zadoks et al. (1974).

A: Freilandversuch 1997



B: Freilandversuch 1998

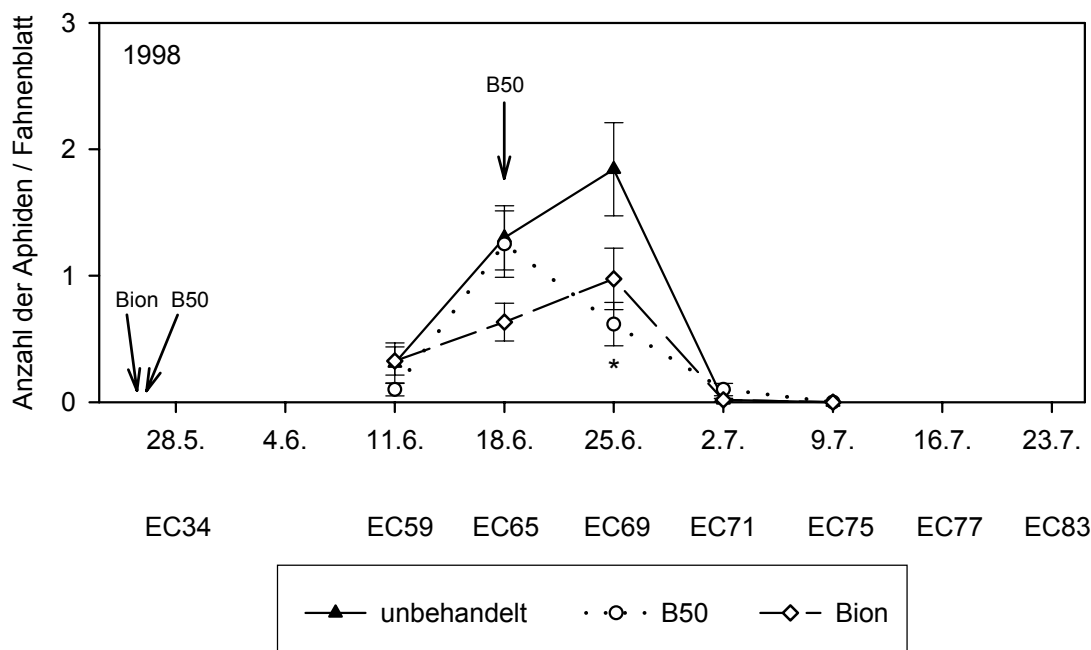


Abb. 2: Einfluß der Induktion (B50, Bion[™]) auf die Populationsentwicklung von *M. dirhodum* auf Fahnenblättern der Sommerweizensorte 'Remus' im Freiland ($\bar{x} \pm S.E.$; $n_{1997} = 60$, $n_{1998} = 120$; * kennzeichnet signifikante Unterschiede: 1997 zwischen der B50-Behandlung und beiden anderen Behandlungen, 1998: zwischen der B50-Behandlung und der unbehandelten Variante, Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$), EC-Stadien nach Zadoks et al. (1974).

Die Befallsverläufe von *S. avenae* an der Ähre weisen darauf hin, daß die beiden Induktoren, B50 und Bion[®], eine unterschiedliche Wirkung auf die Populationsentwicklung dieser Aphidenart besitzen. Während nach einer Bion[®]-Behandlung keine Unterschiede im Befallsverlauf von *S. avenae* zu den unbehandelten Pflanzen auftraten, war nach einer B50-Applikation zu Beginn des Populationswachstums eine geringere Zunahme in der Aphidendichte zu verzeichnen (Abb. 1 A/B). Dies führte dazu, daß zu dem Zeitpunkt, als bei den unbehandelten Pflanzen das Abundanzmaximum der Aphidenpopulation erreicht wurde, eine deutlich geringere Befallsintensität auf den mit B50 behandelten Pflanzen vorlag. 1998 waren aufgrund der geringen Befallsdichte und der damit verbundenen hohen Variabilität in der Aphidenanzahl je Ähre keine signifikanten Unterschiede zu verzeichnen.

Die Wirkung der Induktoren auf die Befallsentwicklung mit *M. dirhodum* ist in den beiden Versuchsjahren unterschiedlich. 1997 führte die Induktion mit B50 zu einer späteren Besiedlung mit *M. dirhodum*, die jedoch durch eine stärkere Zunahme in der Aphidenanzahl ausgeglichen wurde, so daß zu EC75 sogar höhere Aphidendichten vorlagen (Abb. 2 A). 1998 zeigten dagegen die induzierten Varianten B50 und Bion[®] im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen eine geringere Zunahme in der Aphidenanzahl (Abb. 2 B).

Die Überprüfung der Wirksamkeit der Induktoren zeigte, daß B50 und Bion[®] in beiden Versuchsjahren Resistenz gegenüber *E. graminis* induzierten (Kap. 3.3.1.2).

4.3.1.2 Erfassung der Mumiendichte

In beiden Versuchsjahren wurden neben der Aphidendichte auch die Mumienanzahl der Ähren erfaßt, um den Anteil parasitierter Blattläuse zu ermitteln. Es wurden dabei nur Pflanzen in die Auswertung einbezogen, die einen Aphidenbefall bzw. Mumien aufwiesen. Die Ergebnisse zeigen, daß die Mumifizierungsrate in beiden Jahren unterschiedlich war (Abb. 3). Während 1997 die ersten Mumien bei den unbehandelten Pflanzen nach Beginn der Reife auftraten (EC75), setzte die Parasitierung 1998 bereits zur Blüte (EC65) ein. Weiterhin lag in dem Versuchsjahr 1998 eine deutlich höhere Mumifizierungsrate vor (Abb. 3). Im Versuchsjahr 1997 traten die ersten Mumien nach dem Abundanzmaximum der Aphiden auf. Im Gegensatz dazu betrug die Mumifizierungsrate im Jahr 1998 bei den unbehandelten Pflanzen bereits während des Populationswachstums ca. 6% (Abb. 1, Abb. 3).

A: Freilandversuch 1997

B: Freilandversuch 1998

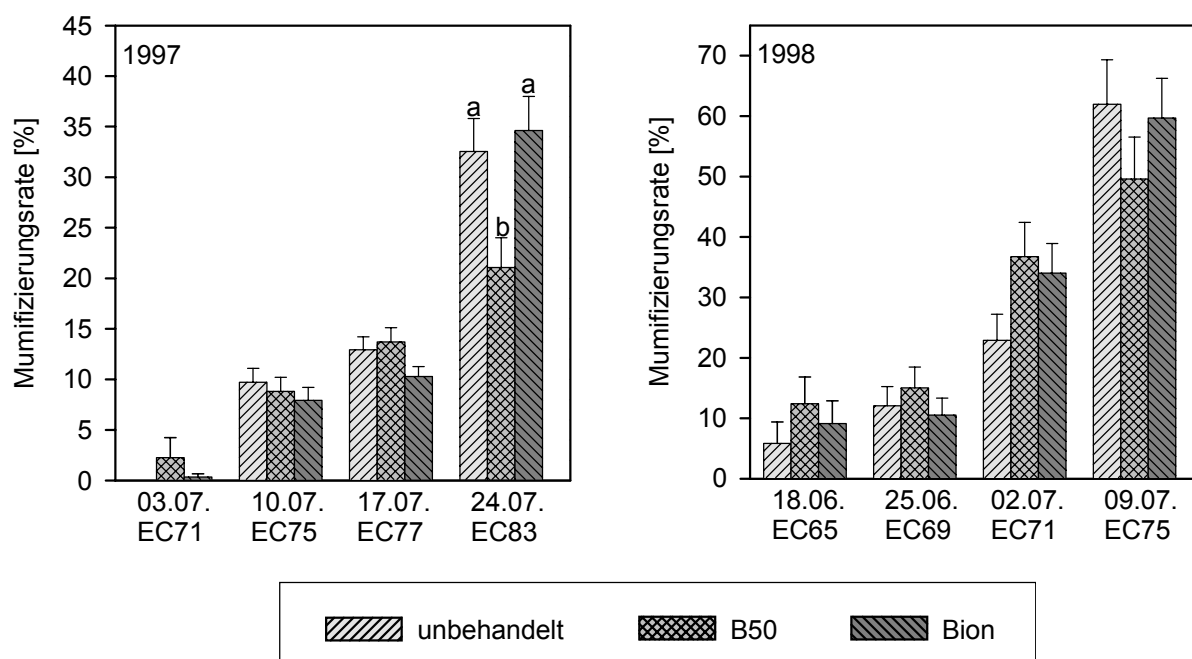


Abb. 3: Einfluß der Induktion (B50, Bion®) auf die Mumifizierungsrate ($m = (M/M + A) \times 100$) von Aphiden, die auf der Ähre der Sommerweizensorte 'Remus' unter Freilandbedingungen siedelten, in den Jahren 1997 (A) und 1998 (B) ($\bar{x} \pm S.E.$; 1997: $n = 60$, 1998: $n_{18.06.} = 40-53$, $n_{25.06.} = 79-84$, $n_{02.07.} = 59-73$, $n_{09.07.} = 39-50$; unterschiedliche Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede, Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$).

Die Induktorbehandlung zeigte keine einheitliche Wirkung auf die Parasitierung. Ein signifikanter Unterschied lag nur 1997 gegen Ende des Untersuchungszeitraumes (EC83) vor. Hier führte die Applikation mit dem Induktor B50 im Vergleich zu den anderen beiden Behandlungen zu einer signifikant geringeren Mumifizierungsrate (Abb. 3). Dies konnte auch 1998 beobachtet werden, jedoch lag in diesem Versuchsjahr kein signifikanter Unterschied vor. Während im Jahre 1997 an den anderen Untersuchungsterminen beide Induktoren zu keiner einheitlichen Veränderung in der Mumifizierungsrate führten, wiesen Aphiden, die auf B50-behandelten Pflanzen siedelten, im Jahre 1998 eine etwas höhere Mumifizierungsrate als die beiden anderen Varianten auf.

4.3.2 Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus

4.3.2.1 Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von *S. avenae*

In allen vier Versuchen war die Anzahl der angebotenen Pflanzen höher als die Anzahl der eingesetzten Aphiden. In den beiden ersten Versuchen war dabei der Initialbefall mit 40 bzw. 60 alaten Imagines von *S. avenae* deutlich geringer als in den letzten beiden Versuchen, in denen 100 alate Aphiden eingesetzt wurden. Dennoch führte der höhere Initialbefall nicht immer zu einem wesentlich höheren Anteil an befallenen Pflanzen (Tab. 3). Im Vergleich zu dem ersten Versuch wurden in den anderen Versuchen jedoch deutlich mehr Larven pro befallener Pflanze abgesetzt (Tab. 3).

Tab. 3: Anteil der aphidenbefallenen Pflanzen [%] und die Anzahl der abgesetzten Larven pro befallener Pflanze in Wirtswahlversuchen mit alaten Imagines von *S. avenae* ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$).

Versuch	1 (n = 8)	2 (n = 8)	3 (n = 16)	4 (n = 12)
Anteil der befallenen Pflanzen [%]	48,4 ± 2,6	69,8 ± 3,9	56,4 ± 3,0	73,0 ± 3,2
Anzahl der abgesetzten Larven / befallener Pflanze	3,6 ± 0,3	6,9 ± 0,5	6,7 ± 0,3	6,3 ± 0,4

Sowohl der Anteil befallener Pflanzen als auch die Anzahl abgesetzter Larven wurden herangezogen, um zu prüfen, ob die Induktion Einfluß auf die Wirtspräferenz von *S. avenae* nimmt. Die Anzahl der abgesetzten Larven einer Behandlung wurde dabei zur durchschnittlichen Larvenanzahl aller befallenen Pflanzen in Beziehung gesetzt sowie zu der vorliegenden gesamten Pflanzenanzahl einer Behandlung (Kap. 4.2.2.1). Der Anteil an den insgesamt befallenen Pflanzen war bei allen drei Varianten (unbehandelt, B50, Bion[®]) ähnlich (Tab. 4). Im 2. und 3. Versuch wurden auf den induzierten Pflanzen (B50, Bion[®]) im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen weniger Larven von *S. avenae* abgesetzt (Tab. 5). Die Unterschiede waren jedoch nicht signifikant.

Die Überprüfung der Induktionswirksamkeit zeigte im 2. Versuch, daß nach einer Induktion keine signifikanten Reduktionen in der Anzahl an Mehltaukolonien vorlagen. Während nach einer B50-Behandlung die Reduktion bei nur 3% lag, betrug sie auf den mit Bion[®] behandel-

ten Pflanzen 11%. Im 3. und 4. Versuch war dagegen nach einer B50-Behandlung in beiden Versuchen eine signifikante Reduktion in der Anzahl der Mehltaukolonien zu verzeichnen. Nach einer Bion[®]-Behandlung lag nur im 4. Versuch ein signifikanter Unterschied vor. B50 führte im 3. Versuch zu einer Befallsreduktion von 28% und im 4. Versuch zu einer 30%-igen Reduktion. Bion[®] wies im 3. Versuch eine Reduktion von 19% und im 4. Versuch von 41% auf. Im 1. Versuch war eine Überprüfung der Induktionswirksamkeit aufgrund eines zu geringen *E. graminis*-Befalls nicht möglich.

Tab. 4: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) auf die Wirtswahl von *S. avenae* an Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus'. Anteil der aphidenbefallenen Pflanzen der einzelnen Behandlungen an den befallenen Pflanzen insgesamt (befallene Pflanzen insgesamt = 100%; $\bar{x} \pm$ S.E.).

Versuch	1	2	3	4
	(n = 8)	(n = 8)	(n = 16)	(n = 12)
	Anteil befallener Pflanzen [%]	Anteil befallener Pflanzen [%]	Anteil befallener Pflanzen [%]	Anteil befallener Pflanzen [%]
unbehandelt	35,5 ± 2,6	34,5 ± 1,8	35,6 ± 1,6	33,1 ± 1,4
induziert; B50	33,8 ± 2,2	34,1 ± 1,8	31,4 ± 2,1	34,4 ± 0,9
induziert; Bion [®]	30,7 ± 1,6	31,4 ± 0,9	33,0 ± 1,9	32,6 ± 1,4

(Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$).

Tab. 5: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) auf die Anzahl der abgesetzten Larven pro Pflanze alater Imagines von *S. avenae* an Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' in Wirtswahlversuchen ($\bar{x} \pm$ S.E.).

Versuch	1	2	3	4
	(n = 8)	(n = 8)	(n = 16)	(n = 12)
	Anzahl der Larven/Pflanze	Anzahl der Larven/Pflanze	Anzahl der Larven/Pflanze	Anzahl der Larven/Pflanze
unbehandelt	0,020 ± 0,001	0,039 ± 0,005	0,049 ± 0,004	0,026 ± 0,002
induziert; B50	0,019 ± 0,002	0,030 ± 0,004	0,037 ± 0,004	0,026 ± 0,002
induziert; Bion [®]	0,018 ± 0,002	0,026 ± 0,002	0,040 ± 0,004	0,026 ± 0,002

(Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,017$).

4.3.2.2 Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus

Lokale Wirkung einer Induktion

In den Tabellen 6 und 7 sind die Ergebnisse der Untersuchungen zur lokalen Wirkung einer Induktion (B50) auf die Entwicklung und Reproduktion apterer Imagines von *S. avenae* und *R. padi* dargestellt. Da sich in diesen Versuchen die Larven nur vereinzelt zu alaten Imagines entwickelten, wurden diese nicht berücksichtigt.

Die beiden Aphidenarten unterschieden sich in ihrer Entwicklung. *R. padi* besaß im Vergleich zu *S. avenae* eine geringere Praereproduktionszeit, eine höhere effektive Fruchtbarkeit und als Folge daraus ein stärkeres Populationswachstum, was sich in einem höheren r_m -Wert („intrinsic rate of natural increase“) äußerte (Tab. 6, Tab. 7). Weiterhin konnte auch bei dem Einfluß der Induktion (B50) auf die Populationsentwicklung der Aphiden zwischen den beiden Aphidenarten differenziert werden. Während sich die Entwicklung von *R. padi* auf unbehandelten Pflanzen und induzierten Pflanzen nicht signifikant voneinander unterschied (Tab. 7), führte die Induktion bei *S. avenae* in beiden Versuchen zu einer signifikanten Reduktion in der effektiven Fruchtbarkeit (M_d) und im zweiten Versuch auch zu einer signifikanten Reduktion im r_m -Wert (Tab. 6). Ferner wiesen Imagines von *S. avenae*, deren Entwicklung auf induzierten Pflanzen erfolgte, ein vermindertes Adultgewicht auf. Dieser Unterschied war jedoch nicht signifikant. Im Gegensatz zu den genannten Parametern war in beiden Versuchen jedoch keine einheitliche Wirkung der Induktion (B50) auf die Entwicklungs- und Praereproduktionszeit von *S. avenae* zu verzeichnen.

Die Überprüfung der Induktion anhand eines *E. graminis*-Befalls zeigte, daß die Behandlung mit B50 in beiden Versuchen zu einer Reduktion in der Anzahl der Mehltaukolonien des Primärblattes führte. Die Unterschiede in der Anzahl der Mehltaukolonien von unbehandelten und behandelten Pflanzen waren jedoch nicht immer signifikant und sehr unterschiedlich ausgeprägt. Die Reduktionen im Befall betrugen zwischen 12% und 60%.

In einem Sortenvergleich wurde geprüft, ob die Sorte ‘Remus’ im Jungpflanzenstadium bereits konstitutiv über Antibiosiseigenschaften gegenüber *S. avenae* verfügt. Die Ergebnisse zeigten, daß die Sommerweizensorte ‘Remus’ im Vergleich zu den Winterweizensorten ‘Kanzler’ und ‘Orestis’ anfälliger gegenüber *S. avenae* ist (Tab. A 6).

Die Untersuchungen zum Sortenvergleich wurden von Hellwig (2001) im Rahmen einer Diplomarbeit durchgeführt.

Tab. 6: Lokale Wirkung einer Induktion (B50) auf die Entwicklungszeit, das Adultgewicht, die Praereproduktionszeit, die effektive Fruchtbarkeit (M_d) und die „Intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) apterer Imagines von *S. avenae* auf der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm S.E.$; r_m -Wert nach Wyatt & White, 1977).

	n	Entwicklungszeit [d]	Adultgewicht [mg]	n	Praereproduktionszeit [d]	effektive Fruchtbarkeit M_d [n]	r_m -Wert
Versuch 1							
unbehandelt	53	8,64 ± 0,13 a	0,93 ± 0,03 a	30	9,53 ± 0,32 a	26,87 ± 1,33 a	0,258 ± 0,006 a
induziert; B50	53	8,39 ± 0,08 a	0,88 ± 0,03 a	28	8,57 ± 0,25 b	19,71 ± 1,34 b	0,254 ± 0,005 a
Versuch 2							
unbehandelt	85	9,08 ± 0,04 a	0,92 ± 0,02 a	61	10,41 ± 0,06 a	27,97 ± 0,87 a	0,235 ± 0,003 a
induziert; B50	79	9,23 ± 0,05 a	0,87 ± 0,02 a	52	10,40 ± 0,08 a	23,73 ± 0,78 b	0,223 ± 0,003 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Varianten eines Versuches (t-Test, $p < 0,05$).

Tab.7: Lokale Wirkung einer Induktion (B50) auf das Adultgewicht, die Praereproduktionsphase, die effektive Fruchtbarkeit (M_d) und die „Intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) apterer Imagines von *R. padi* auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm S.E.$; r_m -Wert nach Wyatt & White, 1977).

	n	Adultgewicht [mg]	n	Praereproduktionszeit [d]	effektive Fruchtbarkeit M_d [n]	r_m -Wert
Versuch 1						
unbehandelt	80	0,55 ± 0,02	42	8,17 ± 0,08	33,60 ± 1,04	0,317 ± 0,004
induziert; B50	96	0,55 ± 0,01	64	8,22 ± 0,07	33,16 ± 1,09	0,312 ± 0,004
Versuch 2						
unbehandelt	114	0,59 ± 0,01	58	7,00 ± 0,00	47,86 ± 1,01	0,407 ± 0,002
induziert; B50	113	0,60 ± 0,01	52	6,98 ± 0,02	48,03 ± 0,88	0,409 ± 0,002

(t-Test, $p < 0,05$).

Systemische Wirkung einer Induktion

Die Untersuchungen zum Einfluß einer systemischen Induktion auf die Populationsentwicklung von *S. avenae* wurden auf dem Fahnenblatt von Weizenpflanzen zum Zeitpunkt der Blüte durchgeführt. In den ersten beiden Versuchen traten neben apteren Imagines auch verstärkt alate Aphiden auf, so daß für beide Morphen eine ausreichende Wiederholungszahl zur Bestimmung der Entwicklungsparameter der Aphiden vorlag.

Der Anteil der alaten Imagines betrug auf den unbehandelten Pflanzen im 1. Versuch 45% und im 2. Versuch 31%. Auf den Pflanzen, die mit dem Induktor B50 behandelt worden waren, entwickelten sich im 1. Versuch ebenfalls 45% der Larven zu geflügelten Imagines. Im 2. Versuch lag dagegen im Vergleich zu den unbehandelten Pflanzen mit 48% ein deutlich höherer Anteil vor. Die Behandlung mit Bion[®] führte in beiden Versuchen im Vergleich zu der unbehandelten Variante mit 55% und 48% zu einem höheren Anteil an geflügelten Imagines von *S. avenae*. Der Vergleich der Morphen zeigt, daß alate Aphiden eine längere Zeit für die Imaginalentwicklung benötigten, ein geringeres Adultgewicht besaßen und demnach auch eine verminderte „relative Wachstumsrate“ (RGR) aufwiesen als aptere *S. avenae* (Tab. 8, Tab. 9).

Ein signifikanter Einfluß der Induktion (B50) auf die Entwicklung der Aphiden war nur im 1. Versuch zu verzeichnen. In diesem Versuch wiesen aptere Aphiden, die auf mit B50 behandelten Pflanzen siedelten, im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen eine signifikant geringere „relative Wachstumsrate“ (RGR) auf (Tab. 8). Die RGR war auf induzierten Pflanzen (B50) jedoch in allen Versuchen reduziert, unabhängig davon, ob sich die Aphiden zu apteren oder alaten Imagines entwickelten (Tab. 8, Tab. 9). Die Parameter Adultgewicht und Entwicklungszeit, aus denen die RGR berechnet wurde, waren dementsprechend ebenfalls verändert. In allen Versuchen besaß *S. avenae* auf den mit B50 behandelten Pflanzen ein geringeres Adultgewicht als auf den unbehandelten Pflanzen, und bei den apteren Imagines lag eine längere Entwicklungszeit vor (Tab. 8). Das Adultgewicht apterer Aphiden, die auf mit Bion[®] behandelten Pflanzen siedelten, war ebenfalls reduziert. Hinsichtlich der Entwicklungszeit der Aphiden führte die Bion[®]-Behandlung zu keiner einheitlichen Veränderung, und die RGR der Aphiden war auf den induzierten Pflanzen nur in den ersten beiden Versuchen vermindert. Ebenso war auch bei den alaten Imagines von *S. avenae* auf den mit Bion[®] behandelten Pflanzen keine eindeutige Veränderung in den genannten Parametern zu beobachten.

Tab. 8: Systemische Wirkung einer Induktion (B50, Bion[®]) auf die Entwicklungszeit, das Adultgewicht und die „relative Wachstumsrate“ (RGR) apterer Imagines von *S. avenae* auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; RGR nach Howard & Dixon, 1995).

	n	L ₁ -Gewicht [mg]	n	Entwicklungszeit [d]	Adultgewicht [mg]	RGR
Versuch 1						
unbehandelt	13	0,050 ± 0,003 a	17	7,06 ± 0,20 a	0,925 ± 0,057 a	0,421 ± 0,018 a
induziert; B50	16	0,059 ± 0,003 a	18	7,56 ± 0,17 a	0,874 ± 0,064 a	0,355 ± 0,016 b
induziert; Bion [®]	13	0,058 ± 0,003 a	15	7,27 ± 0,18 a	0,837 ± 0,053 a	0,369 ± 0,016 ab
Versuch 2						
unbehandelt	18	0,047 ± 0,002	24	7,33 ± 0,10	0,854 ± 0,053	0,396 ± 0,013
induziert; B50	10	0,046 ± 0,003	15	7,47 ± 0,24	0,797 ± 0,067	0,379 ± 0,021
induziert; Bion [®]	10	0,041 ± 0,002	16	7,69 ± 0,24	0,767 ± 0,038	0,390 ± 0,014
Versuch 3						
unbehandelt	37	0,043 ± 0,001	52	7,12 ± 0,05	1,026 ± 0,033	0,444 ± 0,006
induziert; B50	31	0,043 ± 0,001	45	7,18 ± 0,07	1,006 ± 0,034	0,436 ± 0,007
induziert; Bion [®]	34	0,043 ± 0,001	47	7,11 ± 0,06	1,018 ± 0,031	0,444 ± 0,006

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Varianten eines Versuches (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 9: Systemische Wirkung einer Induktion (B50, Bion[®]) auf die Entwicklungszeit, das Adultgewicht und die „relative Wachstumsrate“ (RGR) alater Imagines von *S. avenae* auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; RGR nach Howard & Dixon, 1995).

	n	L ₁ -Gewicht [mg]	n	Entwicklungszeit [d]	Adultgewicht [mg]	RGR
Versuch 1						
unbehandelt	13	0,054 ± 0,005	14	8,21 ± 0,21	0,750 ± 0,054	0,325 ± 0,016
induziert; B50	12	0,058 ± 0,002	15	7,93 ± 0,18	0,720 ± 0,053	0,315 ± 0,013
induziert; Bion [®]	13	0,063 ± 0,003	19	7,58 ± 0,18	0,820 ± 0,032	0,340 ± 0,010
Versuch 2						
unbehandelt	9	0,040 ± 0,004	11	8,27 ± 0,20	0,755 ± 0,028	0,369 ± 0,011
induziert; B50	11	0,040 ± 0,002	14	8,43 ± 0,17	0,673 ± 0,037	0,336 ± 0,016
induziert; Bion [®]	12	0,043 ± 0,002	15	8,47 ± 0,17	0,647 ± 0,046	0,317 ± 0,009

(Scheffé, $p < 0,05$).

Die Reproduktionsparameter apterer Imagines von *S. avenae* deuten darauf hin, daß der Induktor B50 nicht nur lokal, sondern auch systemisch die Reproduktionsleistung der Aphiden vermindern kann (Tab. 10). Die Aphiden auf mit B50 induzierten Pflanzen erreichten in allen drei Versuchen später die reproduktive Phase als Aphiden auf unbehandelten Pflanzen. Weiterhin war die effektive Fruchtbarkeit der Aphiden reduziert und damit auch der aus den beiden genannten Parametern ermittelte r_m -Wert („intrinsic rate of natural increase“) vermindert. Die Behandlung mit Bion[®] führte in den drei Versuchen zu keiner einheitlichen Veränderung in den Reproduktionsparametern (Tab. 10). Aufgrund der geringen Unterschiede und der hohen Variabilität konnten die Unterschiede statistisch nicht abgesichert werden. Die Ergebnisse zu den Reproduktionsparametern alater Imagines von *S. avenae* wurden nicht dargestellt, da keine ausreichende Wiederholungszahl vorlag.

Tab. 10: Systemische Wirkung einer Induktion (B50, Bion[®]) auf die Praereproduktionsphase, die effektive Fruchtbarkeit und die „Intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) apterer Imagines von *S. avenae* auf Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; r_m -Wert nach Wyatt & White, 1977).

	n	Praereproduktionszeit [d]	effektive Fruchtbarkeit M_d [n]	r_m -Wert
Versuch 1				
unbehandelt	11	8,46 ± 0,28	32,82 ± 1,60	0,307 ± 0,009
induziert; B50	11	8,82 ± 0,18	29,36 ± 2,69	0,280 ± 0,012
induziert; Bion [®]	12	8,67 ± 0,23	32,71 ± 2,08	0,296 ± 0,006
Versuch 2				
unbehandelt	16	8,00 ± 0,22	22,06 ± 1,28	0,286 ± 0,009
induziert; B50	9	8,11 ± 0,46	19,00 ± 3,24	0,264 ± 0,023
induziert; Bion [®]	9	7,88 ± 0,35	24,38 ± 2,36	0,299 ± 0,011
Versuch 3				
unbehandelt	22	7,41 ± 0,13	27,00 ± 0,81	0,329 ± 0,006
induziert; B50	21	7,76 ± 0,10	26,48 ± 1,03	0,310 ± 0,004
induziert; Bion [®]	22	7,46 ± 0,11	26,00 ± 0,99	0,322 ± 0,006

(Scheffé, $p < 0,05$).

4.4 Diskussion

Freilanduntersuchungen

In den vorliegenden Freilandversuchen war in den Versuchsjahren 1997 und 1998 nur ein geringer Aphidenbefall zu verzeichnen. Dabei setzte sich die Aphidenpopulation in beiden Jahren überwiegend aus *S. avenae* und *M. dirhodum* zusammen. *R. padi* trat nur vereinzelt auf. Bei beiden Aphidenarten war das Befallsniveau 1998 im Vergleich zu 1997 deutlich geringer ausgeprägt. Abundanz und Artendominanz können regional und von Jahr zu Jahr sehr unterschiedlich sein (Honék, 1985; Niehoff, 1996; Lemke, 1999).

Der Einfluß einer Induktion gegenüber *S. avenae* war in diesen Versuchen abhängig vom applizierten Induktor. Während in beiden Jahren das Populationswachstum von *S. avenae* auf B50-behandelten Pflanzen zu Beginn der Besiedlung reduziert war, besaß Bion[®] (BTH) gegenüber dieser Aphidenart keine resistenzinduzierende Wirkung. Zur Wirksamkeit der Induktion gegenüber der Aphidenart *M. dirhodum* können anhand der vorliegenden Versuche keine Aussagen getroffen werden, da in beiden Jahren eine unterschiedliche Wirkung der Induktion vorlag.

Da induzierte Reaktionen durch Umweltbedingungen beeinflusst werden können, sollten Eigenschaften, die in Labor- und Gewächshausversuchen nachgewiesen wurden, auch im Freiland überprüft werden. So konnte Karban (1986) in Freilandversuchen die vorher in Laborversuchen beobachteten resistenzinduzierenden Effekte eines Primärbefalls mit Spinnmilben (Karbon & Carey, 1984) oder einer mechanischen Verwundung (Karbon, 1985) gegenüber einem nachfolgenden Spinnmilbenbefall bestätigen. Die in der vorliegenden Arbeit eingesetzten Induktoren B50 und Bion[®] (BTH) besitzen sowohl unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus als auch unter Freilandbedingungen eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber Pathogenen (Schönbeck et al., 1982; Kehlenbeck & Schönbeck, 1995; Saile, 1999; Stadnik & Buchenauer, 1999; Lyon & Newton, 1999). Über die Wirksamkeit der Induktoren gegenüber Herbivoren ist wenig bekannt. Während für den Induktor B50 bislang keine Untersuchungen vorliegen, die den Einfluß von B50 gegenüber Herbivoren beschreiben, weisen Untersuchungen unter Freilandbedingungen von Inbar et al. (1998) an Tomaten darauf hin, daß BTH sowohl Resistenz gegenüber Pathogenen als auch gegenüber Insekten induzieren kann. Solch ein Einfluß von Bion[®] (BTH) konnte in der vorliegenden Arbeit gegenüber *S. avenae* nicht bestätigt werden. Für den Induktor B50 konnte dagegen in dieser Arbeit

erstmalig gezeigt werden, daß er eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* im Freiland besitzt.

Induzierte Reaktionen der Pflanze können Herbivoren zum einen direkt beeinträchtigen, indem sie die Entwicklung des Herbivoren beeinträchtigen, zum anderen indirekt, indem sie die Leistung der natürlichen Gegenspieler beeinflussen (Havill & Raffa, 2000). In den vorliegenden Freilandversuchen wurde geprüft, ob sich die Mumifizierungsrate von Aphiden auf induzierten (B50, Bion[®]) und unbehandelten Pflanzen unterschied und sich damit indirekt auf den Herbivorenbefall auswirkte. In beiden Versuchsjahren war während des Zusammenbruchs der Aphidenpopulation der höchste Anteil an Mumien zu verzeichnen. Die hohe Mumifizierungsrate zu diesem Zeitpunkt wird vor allem durch den starken Rückgang in der Aphidenpopulation bestimmt, da die Mumifizierungsrate nur den relativen Anteil der Mumien zur Aphidendichte darstellt. Eindeutige Hinweise eines Einflusses von B50 oder Bion[®] auf die Mumifizierungsrate der Aphiden konnten mit den vorliegenden Untersuchungen nicht erbracht werden. In beiden Jahren wurde jedoch bei abnehmender Aphidendichte, zu EC83 bzw. EC75, auf den mit B50 behandelten Pflanzen im Vergleich zu den beiden anderen Varianten eine geringere Mumifizierungsrate ermittelt. Resistenzeigenschaften der Pflanzen können sich unterschiedlich auf die natürlichen Gegenspieler von Herbivoren auswirken. So können resistente Pflanzen zum einen die Leistung der Gegenspieler vermindern (Havill & Raffa, 2000), zum anderen aber auch diese unterstützen (Fuentes-Contreras & Niemeyer, 1998; Farid et al., 1998). Welche Faktoren die in den vorliegenden Untersuchungen beobachteten Reduktionen in der Mumifizierungsrate bedingen, kann nicht beantwortet werden. Die unter standardisierten Bedingungen nach einer B50-Induktion beobachteten Antibiosiseigenschaften der Weizenpflanzen gegenüber *S. avenae* lassen vermuten, daß die Wirtsqualität ein Faktor sein könnte. Es ist jedoch zu berücksichtigen, daß die Mumifizierungsrate nicht mit der Parasitierungsrate gleichzusetzen ist. Damit ist die Mumifizierungsrate nur ein sehr vager Parameter, um den Einfluß einer Induktion auf Parasitoide abschätzen zu können. Weitere Untersuchungen unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus müßten zeigen, ob die Induktion mit B50 Veränderungen in der Parasitierungsleistung und somit in der Parasitierungsrate bedingt.

Gewächshausuntersuchungen

Eine Resistenz der Pflanzen gegenüber Insekten kann in verschiedenen Stadien der Insekt-Pflanze-Interaktion vorliegen und das Auftreten, die Besiedlung und die Entwicklung einer Insektenpopulation beeinflussen (Dodd & Van Emden, 1979). Antixenosis- und Antibiosiseigenschaften der Pflanzen sind als Resistenzfaktoren gegenüber Aphiden in zahlreichen Arbeiten beschrieben worden (Sotherton & Van Emden, 1982; Poehling & Morvan, 1984; Robinson, 1992; Castro et al., 1994; Hesler et al., 1999).

Die im Freiland nach einer Induktion mit B50 beobachteten Reduktionen im Befall mit *S. avenae* könnten sowohl auf Antixenosis- als auch auf Antibiosiseigenschaften der Pflanzen zurückzuführen sein. Eine größere Bedeutung kommt dabei jedoch den Antibiosiseigenschaften zu, da der Befall im Freiland mit *S. avenae* überwiegend nicht natürlichen Ursprungs war, sondern durch die Ausbringung adulter Aphiden maßgeblich initiiert wurde. Untersuchungen unter standardisierten Bedingungen im Gewächshaus sollten zeigen, ob die Induktoren (B50, Bion[®]) die Wirtqualität verändern und sich dadurch auf die Wirtswahl und Entwicklung von *S. avenae* auswirken.

In den vorliegenden Untersuchungen zur Wirtswahl von *S. avenae* wurde neben dem Anteil der befallenen Pflanzen der verschiedenen Behandlungen auch die Anzahl der abgesetzten Larven berücksichtigt. Cabrera y Poch et al. (1998) verweisen darauf, daß für die Bestimmung der Wirtspräferenz von Aphiden nicht nur die Präferenz der adulten Aphiden, die auf der Pflanze siedeln, herangezogen werden sollte, sondern ebenso die Anzahl der von ihnen abgesetzten Larven. Die eigenen Untersuchungen deuten darauf hin, daß die Induktion mit B50 und Bion[®] keine Antixenosis in den Pflanzen bewirkte. Der Anteil befallener Pflanzen war gleichmäßig auf die drei vorliegenden Varianten (unbehandelt, B50, Bion[®]) verteilt. Unterschiede waren jedoch in der Anzahl der abgesetzten Larven zu verzeichnen. Auf mit B50 oder Bion[®] behandelten Pflanzen lag im Vergleich zu den unbehandelten Pflanzen eine geringere Anzahl an Larven pro Pflanze vor. Ob dieses auf einer beeinträchtigten Reproduktionsleistung oder auf einer verminderten Verweildauer der Aphiden auf den induzierten Pflanzen zurückzuführen ist, kann anhand der Daten nicht beantwortet werden.

Im Vergleich zur Antixenosis kommt der Antibiosis eine größere Bedeutung bei der Ausprägung einer Resistenz gegenüber Aphiden zu. Daß konstitutiv vorliegende Resistenz gegenüber Aphiden häufig auf Antibiosiseigenschaften der Pflanzen beruht, konnte z.B. von Dixon et al. (1990), Smith et al. (1992) und Hesler et al. (1999) gezeigt werden.

Die vorliegenden Untersuchungen zur Antibiosis gliedern sich in zwei Bereiche. Im ersten Abschnitt wurde die Entwicklung der Aphiden und im zweiten Abschnitt ihre Reproduktionsleistung betrachtet. Zur Determination der Entwicklungsparameter wurden neben der Entwicklungszeit, das Adultgewicht und in einigen Versuchen auch die „relative Wachstumsrate“ (RGR) der Aphiden ermittelt. Die Reproduktionsleistung wurde anhand der Praereproduktionszeit, der effektiven Fruchtbarkeit und der „intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) erfaßt. Leather & Dixon (1984) beobachteten, daß zwischen der „mittleren relativen Wachstumsrate“ und der „intrinsic rate of natural increase“ eine Beziehung besteht, da Aphiden, die eine hohe RGR aufweisen, häufig auch über eine gute Reproduktionsleistung verfügen. Weiterhin kann die Größe bzw. das Gewicht der Aphiden ein guter Indikator für ihre Leistung sein, da große Aphiden gewöhnlich fruchtbarer als kleine Aphiden sind (Dixon, 1976).

In den Untersuchungen zur lokalen Wirkung einer Induktion wurden zwei Aphidenarten, *S. avenae* und *R. padi*, getestet. Im Vergleich zu *S. avenae* besaß *R. padi* in diesen Untersuchungen ein wesentlich geringeres Adultgewicht, eine kürzere Praereproduktionszeit und eine höhere effektive Fruchtbarkeit, welches ein stärkeres Populationswachstum (r_m -Wert) zur Folge hatte. Eine verminderte Entwicklungsdauer und eine stärkere Reproduktionsleistung von *R. padi* im Vergleich zu *S. avenae* beobachteten auch Sengonca et al. (1994) und Simon et al. (1990).

Die Wirkung einer Induktion mit B50 war in den vorliegenden Untersuchungen artspezifisch. Während *S. avenae* auf induzierten Pflanzen ein geringeres Adultgewicht aufwies, deutlich weniger Larven absetzte und damit eine verminderte „intrinsic rate of natural increase“ besaß, führte die Induktion mit B50 bei *R. padi* zu keinen Veränderungen in den Entwicklungsparametern und der Reproduktionsleistung. Dies steht in Übereinstimmung mit Untersuchungen von Wittmann (1995), der am System *R. padi*/Weizen zeigte, daß anhand der Aphidentrockenmasse keine Unterschiede in der Aphidendichte zwischen induzierten (B50) und unbehandelten Pflanzen vorlagen. Ein beeinträchtigtes Populationswachstum von *S. avenae* konnte auch von Fiebig (2000) an Weizen nach einer Virusinfektion mit BYD-MAV oder BYD-PAV beobachtet werden. Sotherton & Van Emden (1982) und Sotherton & Lee (1988) zeigten an Weizen, daß bei konstitutiv vorliegender Resistenz die Antibiosis gegenüber *S. avenae* stärker ausgeprägt war als gegenüber *M. dirhodum*. Die Ergebnisse der genannten Untersuchungen könnten ein Hinweis darauf sein, daß *S. avenae* empfindlich auf konstitutive bzw. induzierte Resistenzeigenschaften der Pflanzen reagiert. Resistenz kann jedoch nicht nur artspezifisch

sein, sondern auch bei verschiedenen Klonen einer Art unterschiedlich wirksam werden (Thieme & Heimbach, 1996; Caillaud et al., 1995).

Neben den konstitutiv vorliegenden Resistenzeigenschaften können auch induzierte Eigenschaften eine Spezifität aufweisen. Die induzierte Reaktion kann durch den Herbivoren (Gianoli et al., 1997), aber auch durch die Eigenschaften der Pflanze (Karban & Myers, 1989; Agrawal, 1999) beeinflußt werden. In der Literatur wird vor allem die unterschiedliche Wirksamkeit einer Induktion bzw. ihre Spezifität gegenüber Pathogenen und Herbivoren beschrieben. So zeigten Apriyanto & Potter (1990), daß nach einer Primärinfektion von Gurkenpflanzen mit TNV eine ausreichende Immunisierung gegenüber dem Pathogen, *Colletotrichum lagenarium*, vorlag. Im Gegensatz dazu konnten sie keinen Einfluß des Primärbefalles auf Herbivore wie *Tetranychus urticae*, *Acalymma vittatum* und *Trialeurodes vaporariorum* beobachten. Eine unterschiedliche Wirkung einer Induktion auf Pathogene und Herbivore wurde auch von Ajlan & Potter (1991) beschrieben. Der in den vorliegenden Untersuchungen eingesetzte Induktor B50 besitzt eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber obligat biotrophen Pathogenen (Stenzel et al., 1985; Steiner & Schönbeck, 1995; Saile, 1999). Im Gegensatz dazu war kein resistenzinduzierender Einfluß des Induktors gegenüber der Aphidenart *R. padi* zu beobachten. Die Spezifität des Induktors scheint dabei jedoch nicht auf den Unterschied zwischen Pathogen und Herbivor zurückzuführen zu sein, da sowohl lokal wie auch systemisch eine Applikation mit B50 eine verminderte Entwicklung und Reproduktionsleistung der Aphidenart *S. avenae* zur Folge hatte. Daß eine Induktion nicht generell nur gegenüber Pathogene oder Herbivore wirksam ist, konnten Stout et al. (1999) in ihren Untersuchungen nachweisen. Ein Primärbefall mit *P. syringae* verringerte sowohl die Anfälligkeit von Tomatenpflanzen gegenüber einem Sekundärbefall mit demselben Pathogen als auch gegenüber Larven von *H. zea*. Ein Primärbefall mit dem Herbivor führte ebenfalls bei beiden Schaderregern zu einer Resistenzinduktion. Auch Karban et al. (1987) beschrieben, daß die durch einen Primärbefall mit *Tetranychus turkestanii* induzierten Reaktionen an Baumwolle nicht artspezifisch sind. Fidantsef et al. (1999) nehmen an, daß die unterschiedlichen Reaktionen der Pflanzen auf biologische Induktoren unabhängig von ihrer taxonomischen Stellung auf der Verschiedenheit der von ihnen freigesetzten Signale beruhen.

Neben der Beziehung, die zwischen den Induktoren (abiotisch und biotisch) und dem jeweiligen Pathogen oder Herbivor besteht, sind auch die konstitutiv vorliegenden Eigenschaften der Pflanzen und ihre Prädisposition für die Ausprägung einer induzierten Reaktion von Bedeutung. Ein Aphidenbefall kann in Abhängigkeit von der Sorte unterschied-

liche physiologische Veränderungen, die zur Ausprägung einer Resistenz beitragen können, hervorrufen. Bei einem Vergleich von resistenten und anfälligen Gerstensorten konnten Casaretto & Corcuera (1998) zeigen, daß die nach einem Befall mit *S. graminum* oder *R. padi* in den Blättern beobachtete Akkumulation von Proteinaseinhibitoren bei der resistenten Sorte stärker ausgeprägt war. Die in den vorliegenden Untersuchungen überwiegend eingesetzte Sommerweizensorte 'Remus' war in einem Sortenvergleich anfälliger gegenüber *S. avenae* als die Winterweizensorten 'Orestis' und 'Kanzler'. Weitere Untersuchungen müßten zeigen, ob die resistenzinduzierende Wirkung von B50 gegenüber *S. avenae* sortenspezifisch wirksam ist und vielleicht bei bereits vorliegender konstitutiver Resistenz die beobachteten induzierten Antibiosiseigenschaften deutlicher hervortreten.

In den vorliegenden Untersuchungen zur systemischen Wirkung wurde sowohl der Einfluß einer B50- als auch einer Bion[®]-Behandlung überprüft. In den ersten beiden Versuchen entwickelten sich die Larven von *S. avenae* sowohl zu alaten als auch zu apteren Imagines. Im Gegensatz dazu, traten in den Untersuchungen zur lokalen Wirkung nur vereinzelt alate Aphiden auf. Eine Ursache hierfür könnten die unterschiedlichen Entwicklungsstadien der Pflanzen sein, da mit zunehmendem Pflanzenalter der Anteil geflügelter Aphiden steigt (Watt & Dixon, 1981; Howard & Dixon, 1995). Die beiden Morphen unterschieden sich in den vorliegenden Untersuchungen in ihrer Entwicklung. Die Alaten von *S. avenae* benötigten im Vergleich zu den Apteren eine längere Zeit für die Entwicklung zum Imago, besaßen ein geringeres Adultgewicht und wiesen damit auch eine verminderte „relative Wachstumsrate“ auf. Diese morphenspezifischen Unterschiede entsprechen Beobachtungen von Dixon (1987) und Thieme & Heimbach (1996). Die Untersuchungen zur systemischen Wirkung der Induktoren (B50, Bion[®]) deuten auf eine Induktorspezifität hin. Während nach einer B50-Behandlung die auftretenden Antibiosiseffekte die Ergebnisse zur lokalen Wirkung des Induktors bestätigen, führte die Induktion mit Bion[®] zu keiner einheitlichen Veränderung in den Entwicklungsparametern der Aphiden. Auch im Freiland deutet die unterschiedliche Wirkung von B50 und Bion[®] auf das Populationswachstum von *S. avenae* auf solch eine Induktorspezifität hin. Inbar et al. (1998) zeigten an Tomatenpflanzen, daß BTH ein breites, von taxonomischen Unterschieden unabhängiges Wirkungsspektrum besitzt. In diesen Untersuchungen zeigte der Induktor sowohl eine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber verschiedenen Pathogenen, z.B. *Xanthomonas campestris* und *Alternaria solani*, als auch gegenüber Insekten wie *Liriomyza* spp. und *Bemisia argentifolia*. Der Einfluß des Induktors

war dabei gegenüber *B. argentifolia* wesentlich geringer ausgeprägt. Inbar et al. (1998) vermuten, daß die nach einer BTH-Behandlung induzierten Substanzen nicht im Phloem vorliegen und die Wirksamkeit des Induktors damit von der Fraßstrategie des Insektes bestimmt wird. Aphiden sind ebenso wie *B. argentifolia* Phloemsauger, so daß diese Vermutung auch für die eigenen Versuche zur Erklärung der Induktorspezifität herangezogen werden kann. Über die Mechanismen induzierter Reaktionen ist jedoch noch wenig bekannt.

Die nach Induktion mit B50 beobachtete Beeinträchtigung in der Entwicklung und der Reproduktionsleistung der Aphiden ist im Vergleich zu den in der Literatur beschriebenen Reduktionen bei konstitutiv vorliegender Resistenz (Sotherton & Van Emden, 1982; Niraz et al., 1985; Acreman & Dixon, 1986) gering ausgeprägt. Auch die vorliegenden Untersuchungen zur Entwicklung von *S. avenae* auf verschiedenen Sorten zeigen, daß die Unterschiede in den Entwicklungs- und Reproduktionsparametern von *S. avenae* zwischen der Sommerweizensorte 'Remus' und den Winterweizensorten 'Orestis' und 'Kanzler' größer waren als die durch Induktion hervorgerufenen Veränderungen. Die Induktion mit B50 führte in allen Versuchen vor allem zu einem reduzierten Adultgewicht und einer verminderten Fruchtbarkeit von *S. avenae*. Der Einfluß der Induktion auf die Entwicklungs- und Praereproduktionszeit der Aphiden war in den Versuchen unterschiedlich. In den Untersuchungen zur systemischen Wirkung konnten aufgrund der geringen Unterschiede und der hohen Variabilität die auf induzierten (B50) Pflanzen beobachteten Reduktionen in der Aphidenentwicklung nur für die RGR im ersten Versuch statistisch abgesichert werden. Die geringen Reduktionen in der Entwicklung und Reproduktion der Aphiden deuten darauf hin, daß die induzierten Antibiosiseigenschaften nicht auf Veränderungen von Sekundärmetaboliten beruhen. Sekundäre Substanzen, wie z.B. Phenole (Leszczynski et al., 1985; Havlícková et al., 1998) oder Hydroxaminsäuren (Argandona et al., 1980; Givovich et al., 1994) werden als Resistenzfaktoren gegenüber Aphiden diskutiert und können sowohl konstitutiv vorliegen als auch induziert werden (Gianoli & Niemeyer, 1998; Velozo et al., 1999). Da sie als Deterrent wirksam sein können oder sogar toxisch für die Herbivoren sind, können Sekundärmetabolite der Pflanze das Populationswachstum von Herbivoren entscheidend beeinträchtigen. Neben den sekundären Substanzen wurden aber auch primäre Inhaltsstoffe (Nahrungsqualität) im Zusammenhang mit konstitutiver Resistenz gegenüber Aphiden untersucht (Weibull, 1987; Rahbé et al., 1988; Kazemi & Van Emden, 1992). Die Nahrungsqualität der Wirtspflanzen beeinflusst die Entwicklungszeit, das Adultgewicht, die Reproduktionsrate und die Überlebensdauer der

Aphiden (Dixon, 1987). Aphiden, denen eine hochwertige Nahrungsquelle zur Verfügung steht, entwickeln sich schneller und erreichen ein stärkeres Adultgewicht als Aphiden, die auf Wirten mit niedriger Nahrungsqualität siedeln (Mittler, 1958). Veränderungen in der Nahrungsqualität der Wirtspflanze werden auch als ein möglicher Mechanismus der induzierten Resistenz diskutiert. So vermuten einige Autoren, daß die nach einem Primärbefall beobachtete induzierte Resistenz gegenüber Herbivoren überwiegend auf einer Reduktion in der Nahrungsqualität beruht und weniger durch Veränderungen im Sekundärmetabolismus des Wirtes hervorgerufen wird (Brody & Karban, 1989; Wool & Hales, 1996). Auch Fiebig & Poehling (1998) nehmen an, daß die nach einer BYDV-Infektion an Weizen gegenüber *S. avenae* beobachtete Non-Präferenz und Antibiosis auf eine veränderte ernährungsphysiologische Situation der Aphiden zurückzuführen ist.

Bei einem Aphidenbefall kann ein verstärktes Auftreten von geflügelten Tieren auf veränderte Nahrungsbedingungen hinweisen. Faktoren, wie Besiedlungsdichte, Temperatur, Photoperiode und Wirtsqualität können die Bildung geflügelter Aphiden beeinflussen (Kawada, 1987; Dixon, 1998). Welchem der genannten Faktoren dabei die größte Bedeutung zukommt, wird in der Literatur jedoch kontrovers diskutiert. In den vorliegenden Untersuchungen traten nur in zwei Versuchen eine größere Anzahl an geflügelten Aphiden auf. Im Vergleich zur Wasserbehandlung (Kontrolle), führte die B50-Behandlung in einem Versuch zu einem höheren Anteil an geflügelten Imagines von *S. avenae*. Aphiden, die auf Bion[®] (BTH) behandelten Pflanzen siedelten, entwickelten sich in beiden Versuchen häufiger zu alaten Imagines. In diesen Untersuchungen wurde die Alatenbildung jedoch nicht explizit untersucht, so daß nur der relative Anteil geflügelter Aphiden der einzelnen Varianten des gesamten Versuches ermittelt werden konnte. Daher steht keine ausreichende Wiederholungszahl zur Verfügung, um Aussagen über die Wirkung einer Induktion auf die Morphenbildung zu treffen.

Die systemische Wirkung des Induktors B50 ist ein Nachweis dafür, daß die Reduktionen in der Aphidenleistung nicht auf einer direkten Wirkung von B50, sondern auf einer induzierten Reaktion beruhen. In den Versuchen zur lokalen Wirkung kann trotz des dreitägigen Zeitintervalls zwischen Induktion und Aphidenbefall ein direkter Effekt von B50 auf die Entwicklung von *S. avenae* nicht vollständig ausgeschlossen werden. Die fehlende direkte Wirkung ist jedoch ein wichtiges Kriterium der induzierten Resistenz (Schönbeck et al., 1993; Sticher et al., 1997).

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die Induktion mit B50 an Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' zu einer Antibiosis gegenüber *S. avenae* führte, welche zwar nur gering ausgeprägt war, aber in allen Versuchen auftrat. Im Gegensatz dazu konnte kein Einfluß dieses Induktors auf die Wirtswahl alater *S. avenae* und damit auf die Antixenoseigenschaften der Pflanzen nachgewiesen werden. Beide Eigenschaften, Antibiosis und Antixenosis, können zusammen in einer Pflanze vorliegen, aber auch unabhängig voneinander auftreten (Lowe, 1984; Dixon et al., 1990; Castro et al., 1999). Unger & Quisenberry (1997) beobachteten in Resistenzuntersuchungen an verschiedenen Weizenlinien, daß in einer Weizenlinie sowohl Antibiosis und Antixenosis als auch Toleranz gegenüber *D. noxia* auftrat. Die vorliegenden Untersuchungen zur Antibiosis wurden nur über eine Generation von *S. avenae* durchgeführt. Da bei parthenogenetisch reproduzierenden Aphiden maternale Effekte die Entwicklung und Reproduktion der Aphiden beeinflussen können, wäre in folgenden Generationen die resistenzinduzierende Wirkung von B50 gegenüber *S. avenae* vielleicht stärker ausgeprägt.

4.5 Literatur

Acreman, T.M. & Dixon, A.F.G., 1986: The role of awns in the resistance of cereals to the grain aphid, *Sitobion avenae*. *Ann. Appl. Biol.* 109: 375-381.

Agrawal, A.A., 1999: Induced plant defenses: Evolution of induction and adaptive phenotypic plasticity. In: Agrawal, A.A., Tuzun, S. & Bent, E. (Eds.): *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota: 251-268.

Agrawal, A.A. & Karban, R., 2000: Specificity of constitutive and induced resistance: pigment glands influence mites and caterpillars on cotton plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 39-49.

Ajlan, A.M. & Potter, D.A., 1991: Does immunization of cucumber against anthracnose by *Colletotrichum lagenarium* affect host suitability for arthropods? *Entomol. Exp. Appl.* 58: 83-91.

Apriyanto, D. & Potter, D.A., 1990: Pathogen-activated induced resistance of cucumber: response of arthropod herbivores to systemically protected leaves. *Oecologia* 85: 25-31.

Argandona, V.H., Luza, J.G., Niemeyer, H.M. & Corcuera, L.J., 1980: Role of hydroxamic acids in the resistance of cereals to aphids. *Phytochemistry* 19: 1665-1668.

Aust, H.-J., Bochow, H., Buchenauer, H., Klingauf, F., Niemann, P., Petzold, R., Poehling, H.-M., Scheinpflug, H. & Schönbeck, F., 1993: *Glossar Phytomedizinischer Begriffe*. In: *Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft* 3, 2. Erg. Aufl. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Avdiushko, S.A., Brown, G.C., Dahlman, D.L. & Hildebrand, D.F., 1997: Methyljasmonate exposure induces insect resistance in cabbage and tobacco. *Environ. Entomol.* 26: 642-654.

Baldwin, I.T., Schmelz, E.A. & Ohnmeiss, T.E., 1994: Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris* Spegazzini and Comes. *J. Chemical. Ecol.* 20: 2139-2157.

Brody, A.K. & Karban, R., 1989: Demographic analysis of induced resistance against spider mites (Acari: Tetranychidae) in cotton. *J. Econ. Entomol.* 82: 462-465.

Cabrera y Poch, H.L., Ponz, F. & Fereres, A., 1998: Searching for resistance in *Arabidopsis thaliana* to the green peach aphid *Myzus persicae*. *Plant Science* 138: 209-216.

Caillaud, C.M., Dedryver, C.A., Di Pietro, J.P., Simon, J., Fima, F. & Chaubet, B., 1995: Clonal variability in the response of *Sitobion avenae* (Homoptera: Aphididae) to resistant and susceptible wheat. *Bull. Entomol. Res.* 85: 189-195.

Casaretto, J.A. & Corcuera, L.J., 1998: Proteinase inhibitor accumulation in aphid-infested barley leaves. *Phytochemistry* 49: 2279-2286.

-
- Castro, A.M., Martín, L.M. Martín, A., Arriaga, H.O., Tobes, N. & Almaraz, L.B., 1994: Screening for greenbug resistance in *Hordeum chilense* Roem et Schult.. Plant Breeding 112: 151-159.
- Castro, A.M., Vasicek, A., Ramos, S., Worland, A., Suárez, E., Munoz, M., Giménez, D. & Clúa, A.A., 1999: Different types of resistance against greenbug, *Schizaphis graminum* Rond, and the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* Mordvilko, in wheat. Plant Breeding, 118: 131-137.
- Ciepiela, A., 1989: Changes in phenylalanine and tyrosin content and metabolism in ears of susceptible and aphid resistant winter wheat cultivars upon infestation by *Sitobion avenae*. Entomol. Exp. Appl. 51: 277-281.
- Cipollini, D.F. & Redman, A.M., 1999: Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. J. Chem. Ecol. 25: 271-281.
- Dann, E.K. & Deverall, B.J., 2000: Activation of systemic disease resistance in pea by an avirulent bacterium or a benzothiadiazole, but not by a fungal leaf spot pathogen. Plant Pathol. 49: 324-332.
- Dewar, A.M., 1977: Assessment of methods for testing varietal resistance to aphids in cereals. Ann. Appl. Biol. 87: 183-190.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J. & Posthumus, M.A., 1990: Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. J. Chem. Ecol. 11: 3091-3118.
- Ding, H., Lamb, R.J. & Ames, N., 2000: Inducible production of phenolic acids in wheat and antibiotic resistance to *Sitodiplosis mosellana*. J. Chem. Ecol. 26: 969-985.
- Dixon, A.F.G., 1976: Reproductive strategies of the alate morphs of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi*. J. Anim. Ecol. 45: 817-830.
- Dixon, A.F.G., 1987: Parthenogenetic reproduction and the rate of increase in aphids. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). Aphids: Their biology, natural enemies and control. Vol. A. Elsevier Amsterdam: 269-287.
- Dixon, A.F.G., 1998: Resource tracking: mechanism – polyphenism. In: Dixon, A.F.G. (Eds.) Aphid ecology T.J. International Padstow Cornwall: 100-127.
- Dixon, A.G.O., Bramel-Cox, P.J., Reese, J.C. & Harvey, T.L., 1990: Mechanisms of resistance and their interactions in twelve sources of resistance to biotype E greenbug (Homoptera: Aphididae) in sorghum. J. Econ. Entomol. 83: 234-240.
- Dodd, G.D. & Van Emden, H.F., 1979: Shifts in host plant resistance to the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*) exhibited by Brussels sprout plants. Ann. Appl. Biol. 91: 251-262.

-
- Farid, A., Quisenberry, S.S., Johnson, J.B. & Shafii, B., 1998: Impact of wheat resistance on Russian wheat aphid and a parasitoid. *J. Econ. Entomol.* 91: 334-339.
- Farmer, E.E. & Ryan, C.A., 1992: Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *The Plant Cell* 4: 129-134.
- Fidantsef, A.L., Stout, M.J., Thaler, J.S., Duffey, S.S. & Bostock, R.M., 1999: Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Molec. Plant Pathol.* 54: 97-114.
- Fiebig, M., 2000: Zum Einfluß einer Barley Yellow Dwarf Virus Infektion auf die Wirtseignung ausgewählter Weizensorten für die Getreideblattlaus *Sitobion avenae* F. Diss. Univ. Hannover.
- Fiebig, M. & Poehling, H.-M., 1998: Host-plant and population dynamics of the grain aphid *Sitobion avenae* (F.) on wheat infected with Barley Yellow Dwarf Virus. In: *Integrated Control in Cereal Crops IOBC Bulletin Vol. 21*: 51-62.
- Fuentes-Contreras, E. & Niemeyer, H.M., 1998: DIMBOA glucoside, a wheat chemical defense, affects host acceptance and suitability of *Sitobion avenae* to the cereal aphid parasitoid *Aphidius rhopalosiphi*. *J. Chemical Ecol.* 24: 371-381.
- Gernns, H., 2000: Mechanismen der induzierten Kompensationsfähigkeit von Pflanzen gegenüber Schäden durch den obligat biotrophen Pilz *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Ém. Marchal. Diss. Univ. Hannover.
- Gianoli, E., Caillaud, C.M., Chaubet, B., Di Pietro, J.P. & Niemeyer, H.M., 1997: Variability in grain aphid (Homoptera: Aphididae) performance and aphid-induced phytochemical response in wheat. *Environ. Entomol.* 26: 638-641.
- Gianoli, E. & Niemeyer, H.M., 1998: Allocation of herbivory-induced hydroxamic acids in the wild wheat *Triticum uniaristatum*. *Chemoecology* 8: 19-23.
- Givovich, A., Sandström, J., Niemeyer, H.M. & Pettersson, J., 1994: Presence of a hydroxamic acid glucoside in wheat phloem sap, and its consequences for performance of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae). *J. Chemical. Ecol.* 20: 1923-1930.
- Görlach, J., Volrath, S., Knauf-Beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K.-H., Oostendorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessmann, H. & Ryals, J., 1996: Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *Plant Cell* 8: 629-643.
- Havill, N.P. & Raffa, K.F., 2000: Compounds effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. *Ecol. Entomol.* 25: 171-179.

-
- Havlícková, H., Cvikrová, M., Eder, J. & Hrubcova, M., 1998: Alterations in the levels of phenolics and peroxidase activities induced by *Rhopalosiphum padi* (L.) in two winter wheat cultivars. Z. PflKrankh. PflSchutz 105: 140-148.
- Hellwig, S., 2001: Untersuchungen zu den Resistenzeigenschaften von Weizen gegenüber *Sitobion avenae*. – Vergleich von sortenspezifischer Resistenz und induzierter Resistenz. Diplomarbeit Univ. Hannover.
- Hesler, L.S., Riedell, W.E., Kieckhefer, R.W., Haley, S.D. & Collins, R.D., 1999: Resistance to *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) in wheat germplasm accessions. J. Econ. Entomol. 92: 1234-1238.
- Honék, A., 1985: Temperature and plant vigour influence annual variation of abundance in cereal aphids (Homoptera, Aphididae). Z. PflKrankh. PflSchutz 92: 588-593.
- Howard, M.T. & Dixon, A.F.G., 1995: Factors determining the pest status of the rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker), on winter barley in the United Kingdom. Ann. Appl. Biol. 127: 1-10.
- Inbar, M., Doostdar, H., Sonoda, R.M., Leibe, G.L. & Mayer, R.T., 1998: Elicitors of plant defensive systems reduce insect densities and disease incidence. J. Chem. Ecol. 24: 135-149.
- Karban, R., 1985: Resistance against spider mites in cotton induced by mechanical abrasion. Entomol. Exp. Appl. 37: 137-141.
- Karban, R., 1986: Induced resistance against spider mites in cotton: Field verification. Entomol. Exp. Appl. 42: 239-242.
- Karban, R., 1987: Environmental conditions affecting the strength of induced resistance against mites in cotton. Oecologia 73: 414-419.
- Karban, R. & Carey, J.R., 1984: Induced resistance of cotton seedlings to mites. Science 225: 53-54.
- Karban, R., Adamchak, R. & Schnathorst, W.C., 1987: Induced resistance and interspecific competition between spider mites and a vascular wilt fungus. Science 235: 678-680.
- Karban, R., & Myers, J.H., 1989: Induced plant responses to herbivory. Annu. Rev. Ecol. Syst. 20: 331-348.
- Karban, R. & Baldwin, I.T., 1997: Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago.
- Kawada, K., 1987: Polymorphism and morph determination. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). Aphids: Their biology, natural enemies and control. Vol. A Elsevier Amsterdam: 255-268.
- Kazemi, M.H. & Van Emden, H.F., 1992: Partial antibiosis to *Rhopalosiphum padi* in wheat and some phytochemical correlations. Ann. Appl. Biol. 121: 1-9.

-
- Kehlenbeck, H. & Schönbeck, F., 1995: Effects of induced resistance on disease severity/yield relations in mildewed barley. *J. Phytopathol.* 143: 561-567.
- Kraska, T., 1996: Vergleichende Untersuchungen von Resistenzinduktoren, deren Wirkungsweisen und dem Einfluß auf die DNA-Methylierung. Diss. Univ. Hannover.
- Leather, S.R. & Dixon, A.F.G., 1984: Aphid growth and reproductive rates. *Entomol. Exp. Appl.* 35: 137-140.
- Lemke, A., 1999: Die Bedeutung von eingesäten Krautstreifen in intensiv geführten Winterweizenfeldern für die Populationsdynamik von Spinnen und Getreideblattläusen. Diss. Univ. Hannover.
- Leszczynski, B., Warchok, J. & Niraz, S., 1985: The influence of phenolic compounds on the preference of winter wheat cultivars by cereal aphids. *Insect Sci. Applic.* 6: 157-158.
- Lowe, H.J.B., 1978: Detection of resistance to aphids in cereals. *Ann. Appl. Biol.* 88: 401-406.
- Lowe, H.J.B., 1984: Characteristics of resistance to the grain aphid *Sitobion avenae* in winter wheat. *Ann. Appl. Biol.* 105: 529-538.
- Lyon, G.D. & Newton, A.C., 1999: Implementation of elicitor mediated induced resistance in agriculture. In: Agrawal, A.A., Tuzun, S. & Bent, E. (Eds.): *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, Ecology, and Agriculture*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota: 251-268.
- Messina, F.J., Jones, T.A. & Nelson, D.C., 1993: Performance of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) on perennial range grasses. Effects of previous defoliation. *Environ. Entomol.* 22: 1349-1354.
- Mittler, T.E., 1958: Studies on the nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae). III. The nitrogen economy. *J. Exp. Biol.* 35: 626-638.
- Moharramipour, S., Tsumuki, H., Sato, K. & Yoshida, H., 1997: Mapping resistance to cereal aphids in barley. *Theor. Appl. Genet.* 94: 592-596.
- Nicol, D., Copaja, S.V., Wratten, S.D. & Niemeyer, H.M., 1992: A screen of worldwide wheat cultivars for hydroxamic acid levels and aphid antixenosis. *Ann. Appl. Biol.* 121: 11-18.
- Niehoff, B., 1996: Untersuchungen zum Einfluß gestaffelter Aufwandmengen der Insektizide Pirimor und Karate auf die Populationsdynamik von Getreideblattläusen in Winterweizen unter besonderer Berücksichtigung von Nebenwirkungen auf ausgewählte Nutzarthropoden. Diss. Univ. Göttingen.
- Niraz, S., Leszczynski, B., Ciepiela, A., Urbanska, A. & Warchok, J., 1985: Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids. *Insect Sci. Applic.* 6: 253-257.

Oerke, E.-C., Steiner, U. & Schönbeck, F., 1989: Zur Wirksamkeit der induzierten Resistenz unter praktischen Anbaubedingungen V. Mehltaubefall und Ertrag von Winter- und Sommergerste in Abhängigkeit von der Stickstoffdüngung. Z. PflKrankh. PflSchutz 96: 140-153.

Poehling, H.-M. & Morvan, Y., 1984: Untersuchungen zur Entwicklung von *Aphis fabae* an resistenten und anfälligen Sorten von *Vicia faba*. Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 49: 793-802.

Rahbé, Y., Febvay, G., Delobel, B. & Bournoville, R., 1988: *Acyrtosiphon pisum* performance in response to the sugar and amino acid composition of artificial diets, and its relation to lucerne varietal resistance. Entomol. Exp. Appl. 48: 283-292.

Robinson, J., 1992: Modes of resistance in barley seedlings to six aphid (Homoptera: Aphididae) species. J. Econ. Entomol. 85: 2510-2515.

Röse, U.S.R., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H., 1998: Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist wasps. J. Chem. Ecol. 24: 303-319.

Sahota, T.S., Manville, J.F., Peet, F.G., White, E.E., Ibaraki, A.I. & Nault, J.R., 1998: Resistance against white pine weevil: effects on weevil reproduction and host finding. Can. Entomologist 130: 337-347.

Saile, H., 1999: Vergleichende Untersuchungen zu Wirkmechanismen Induzierter Resistenz in zwei Wintergerstensorten gegenüber *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* (Em. Marchal). Diss. Univ. Hannover.

Schönbeck, F., Dehne, H.-W. & Balder, H., 1982: Zur Wirksamkeit induzierter Resistenz unter praktischen Anbaubedingungen I. Echter Mehltau an Reben, Gurken und Weizen. Z. PflKrankh. PflSchutz 89: 177-184.

Schönbeck, F., Steiner, U. & Kraska, T., 1993: Induzierte Resistenz: Kriterien, Mechanismen, Anwendung und Bewertung. Z. PflKrankh. PflSchutz 100: 541-557.

Schweizer, P., Schlagenhaut, E., Schaffrath U. & Dudler, R., 1999: Different pattern of host genes are induced in rice by *Pseudomonas syringae*, a biological inducer of resistance, and the chemical inducer benzothiadiazole (BTH). Europ. J. Plant Pathol. 105: 659-665.

Sengonca, C., Hoffmann, A. & Kleinhenz, B., 1994: Laboruntersuchungen zur Entwicklung, Lebensweise und Fruchtbarkeit der Getreideblattlausarten *Sitobion avenae* (F.) und *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom., Aphididae) bei verschiedenen tiefen Temperaturen. J. Appl. Entomol. 117: 224-233.

Simon, J.C., Dedryver, C.A., Pierre, J.S., Tanguy, S. & Wegorek, P., 1990: The influence of clone morph on the parameters of intrinsic rate of increase in the cereal aphids *Sitobion avenae* and *Rhopalosiphum padi*. Entomol. Exp. Appl. 59: 211-218.

Smith, C.M., Schotzko, D.J., Zemetra, R.S. & Souza, E.J., 1992: Categories of resistance in plant introductions of wheat resistant to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). J. Econ. Entomol. 85: 1480-1484.

-
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1995: Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3rd edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Sotherton, N.W. & Van Emden, H.F., 1982: Laboratory assessments of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in three *Triticum* species and two modern wheat cultivars. *Ann. Appl. Biol.* 101: 99-107.
- Sotherton, N.W. & Lee, G., 1988: Field assessments of resistance to the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* in old and modern spring-sown wheats. *Ann. Appl. Biol.* 112: 239-248.
- Stadnik, M.J. & Buchenauer, H., 1999: Effects of benzothiadiazole, kinetin and urea on the severity of powdery mildew and yield of winter wheat. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 106: 476-498.
- Steiner, U. & Schönbeck, F., 1995: Induced disease resistance in monocots. In: Hamerschmidt, R. & Kúc, J. (Eds.). *Induced resistance to disease in plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 86-110.
- Stenzel, K., Steiner, U. & Schönbeck, F., 1985: Effect of induced resistance on the efficiency of powdery mildew haustoria in wheat and barley. *Physiol. Plant Pathol.* 27: 357-367.
- Sticher, L., Mauch-Mani, B. & Métraux, J.P., 1997: Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 235-270.
- Stout, M.J., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S. & Bostock, R.M., 1999: Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiol. Molec. Plant Pathol.* 54: 115-130.
- Thaler, J.S., 1999a: Induced resistance in agricultural crops: effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. *Environ. Entomol.* 28: 30-37.
- Thaler, J.S., 1999b: Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399: 686-688.
- Thaler, J.S., Stout, M.J., Karban, R. & Duffey, S.S., 1996: Exogenous jasmonate simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.* 22: 1767-1781.
- Thieme, T. & Heimbach, U., 1996: Development and reproductive potential of cereal aphids (Homoptera: Aphididae) on winter wheat cultivars. . In: *Integrated Control in Cereal Crops IOBC Bulletin Vol. 19*: 1-8.
- Trewhella, K.E., Leather, S.R. & Day, K.R., 1997: Insect induced in lodgepole pine: effects on two pine feeding insects. *J. Appl. Entomol.* 121: 129-136.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H. & Lewis, W.J., 1990: Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250: 1251-1253.

-
- Unger, L.M. & Quisenberry, S.S., 1997: Categorization of six wheat plant introduction lines for resistance to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). *J. Econ. Entomol.* 90: 1408-1413.
- Van Emden, H.F., 1969: Plant resistance to *Myzus persicae* induced by plant regulator and measured by aphid relative growth rate. *Entomol. Exp. Appl.* 12: 125-131.
- Velozo, J.A., Alvarez, R.I., Wächter, G.A., Timmermann, B.N. & Corcuera, L.J., 1999: Increase in gramine content in barley infested by the aphid *Schizaphis graminum* R. *Phytochemistry* 52: 1059-1061.
- Watt, A.D. & Dixon, A.F.G., 1981: The role of cereal growth stages and crowding in the induction of alate in *Sitobion avenae* and its consequences for population growth. *Ecol. Entomol.* 6: 441-447.
- Webster, J.A., Inayatullah, C. & Fargo, W.S., 1992: Variation in fecundity of greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes on resistant and susceptible barley. *J. Econ. Entomol.* 85: 2023-2026.
- Weibull, J., 1987: Seasonal changes in the free amino acids of oat and barley phloem sap in relation to plant growth stage and growth of *Rhopalosiphum padi*. *Ann. Appl. Biol.* 111: 729-737.
- Wittmann, J., 1995: Möglichkeiten und Wirkungsweisen einer Toleranzinduktion gegen Schaderreger. Diss. Univ. Hannover.
- Wool, D. & Hales, D.F., 1996: Previous infestation affects recolonization of cotton by *Aphis gossypii*: Induced resistance or plant damage? *Phytoparasitica* 24: 39-48.
- Wyatt, I.J. & White, P.F., 1977: Simple estimation of increase rates for aphids and tetranychid mites. *J. Appl. Ecol.* 14: 757-766.
- Yencho, G.C., Cohen, M.B. & Byrne, P.F., 2000: Applications of tagging and mapping insect resistance loci in plants. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 393-422.
- Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F., 1974: A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14: 415-421.

5. Einfluß von Induktoren auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizenpflanzen und auf die Ernährungsphysiologie von *S. avenae* – Mögliche Mechanismen der Toleranz- und Resistenzinduktion

5.1 Einleitung

Toleranz- und Resistenzeigenschaften von Pflanzen sind für die verschiedensten Wirt-Parasit-Kombinationen beschrieben worden. Während die Mechanismen von Toleranzreaktionen gegenüber Herbivoren noch weitestgehend unbekannt sind und auch nur wenig untersucht wurden, gibt es eine Vielzahl von Untersuchungen, die sich mit der Ausprägung von konstitutiven und induzierten Resistenzeigenschaften und deren Mechanismen beschäftigen (Niraz et al., 1985; Kazemi & Van Emden, 1992; Fernandes, 1998; Velozo et al., 1999). Eine Ursache hierfür könnte darin liegen, daß bei Resistenzreaktionen häufig bestimmte morphologische oder biochemische Faktoren in der Pflanze vorliegen oder induziert werden, wie z.B. eine verstärkte Ausbildung von Drüsen und Trichomen (Agrawal & Karban, 2000) oder ein höherer Hydroxaminsäuregehalt (Givovich & Niemeyer, 1996), die direkt in Beziehung zu den beobachteten Resistenzeffekten stehen. Toleranzeigenschaften der Pflanzen sind schwieriger nachzuweisen und die ihnen zugrundeliegenden Mechanismen bzw. Veränderungen in der Pflanze beruhen auf komplexen Vorgängen. Als mögliche Ursachen der Toleranz gegenüber Herbivoren werden unter anderem Kompensationsreaktionen, die ein schnelles Regenerationsvermögen der Pflanzen gewährleisten (Trumble et al., 1993), eine Verstärkung des natürlichen Sinks (Böhnke et al., 1992; Wittmann & Schönbeck, 1995), Veränderungen in der Apikaldominanz (Rosenheim et al., 1997), aber auch Reaktionen, die eine Leistungssteigerung über das Maß unbefallener Pflanzen (Überkompensation) bewirken (Belsky, 1986), diskutiert. Welche Faktoren zur Ausprägung einer Toleranz beitragen, wird zum einen durch die jeweilige Wirt-Parasit-Beziehung, zum anderen aber auch entscheidend durch äußere Bedingungen bestimmt. Um Toleranzreaktionen erfassen zu können, muß berücksichtigt werden, welcher Schaden bzw. welche physiologischen Veränderungen durch den Schädling in der Pflanze hervorgerufen werden. So kann ein Aphidenbefall direkt oder durch den von den Aphiden abgegebenen Honigtau die Photosyntheseleistung der Pflanzen vermindern und damit Wachstumsreduktionen und Ertragsverluste bewirken (Hawkins et al., 1985; Rossing & Van de Wiel, 1990; Cabrera et al., 1995). Neben einer Beeinträchtigung der

Photosynthese ist aber nach einem Aphidenbefall vor allem auch eine veränderte Assimilattranslokation in der Pflanze zu beobachten, da Aphiden ebenso wie andere biotrophe Erreger in der Lage sind, einen Sink zu induzieren (Veen, 1985; Burstein et al., 1994). Source-Sink-Beziehungen der Pflanzen können Kompensationsreaktionen maßgeblich beeinflussen (Trumble et al., 1993). Haile et al. (1999) beobachteten, daß die gegenüber *D. noxia* tolerante Weizenlinie nach Entfernen der Aphiden den befallsbedingten Schaden kompensieren konnte. Die Kompensation erfolgte dabei jedoch nicht am befallenen Blatt selbst, sondern an den Blättern, die oberhalb des befallenen Blattes inseriert waren. Haile et al. (1999) führten dieses auf eine veränderte Assimilattranslokation zurück. Auch Wittmann (1995) konnte an Weizen im Jungpflanzenstadium zeigen, daß die nach Induktion mit B50 beobachteten Toleranzeffekte gegenüber *R. padi* auf einem veränderten Assimilattransport bzw. Assimilatbereitstellung beruhten. Der Befall mit *R. padi* führte zu Reduktionen im Saccharose- und Glutaminsäuregehalt des jüngsten Blattes der Pflanzen. Diese befallsbedingten Reduktionen waren auf B50 behandelten Pflanzen vermindert (Wittmann, 1995). Im Getreide bildet die Ähre den stärksten Sink aus. Bei Abwesenheit eines reproduktiven Sinks ist das neu gebildete Gewebe der Pflanzen immer ein stärkerer Sink für Kohlenhydrate als die Wurzeln (Ryle & Powell, 1975). Damit kann im Getreide das jüngste Blatt der Pflanzen herangezogen werden, um Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen aufzuzeigen. So führte Wittmann (1995) die nach Aphidenbefall auftretenden Reduktionen im Saccharose- und Glutaminsäuregehalt des jüngsten Blattes auf Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen und die nach Induktion (B50) beobachteten höheren Gehalte dieser Primärmetabolite auf eine durch Toleranzinduktion gesteigerte Konkurrenzkraft des natürlichen Sinks der Pflanzen zurück. In den vorliegenden Untersuchungen sollte geprüft werden, ob die von Wittmann (1995) beobachtete Wirkung des Induktors B50 spezifisch ist oder auf das System *S. avenae*/Weizen übertragen werden kann.

Neben den Toleranzeffekten traten in den Untersuchungen auch Resistenzeffekte nach einer Induktorbehandlung mit B50 gegenüber *S. avenae* an Weizenpflanzen auf. Resistenzen gegenüber Aphiden werden immer wieder in Zusammenhang mit einer suboptimalen Versorgung der Schädlinge gebracht. Dabei sind Mechanismen in der Pflanze von Bedeutung, die die Nahrungsaufnahme der Aphiden bzw. Nahrungsqualität beeinträchtigen (Weibull, 1987; Caillaud et al., 1994; Trehwella et al., 1997). Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten

sowie zur Honigtauexkretion der Aphiden können dazu beitragen, Hinweise auf eine veränderte Nahrungsaufnahme zu erhalten.

Das Probe- und Saugverhalten ist ein wichtiger Prozeß in der Wirtswahl und Wirtsakzeptanz der Aphiden. Interne Pflanzenfaktoren, mit denen die Stechborsten der Aphiden während der Penetration in der Epidermis, im Mesophyll und im Phloem in Berührung kommen, tragen entscheidend dazu bei, ob eine Pflanze als Wirt akzeptiert wird oder nicht (Risebrow & Dixon, 1986; Montllor, 1991; Prado, 1997). Bei den internen Faktoren sind z.B. die Anatomie der Pflanzen, mechanische Reize, aber vor allem chemische Reize von Bedeutung. Als chemische Faktoren, die das Probe- und Saugverhalten der Aphiden beeinflussen, fungieren überwiegend Sekundärmetabolite der Pflanzen wie z.B. Hydroxaminsäuren (Givovich & Niemeyer, 1996) oder Glucosinolate (Gabrys et al., 1997). Aber auch primäre Nahrungskomponenten der Aphiden, wie Kohlenhydrate und Aminosäuren, können als Phagostimulans oder Deterrens für die Wirtswahl entscheidend sein (Klingauf, 1987). Auf dem Weg von der Epidermis bis zu den Siebelementen werden die Stechborsten überwiegend interzellulär durch das Gewebe bewegt (Tjallingii & Hogen Esch, 1993). Kurze Probestiche gewährleisten jedoch, daß die Stechborsten auch mit chemischen Faktoren, die in der Zelle lokalisiert sind, in Kontakt kommen (Powell, 1991; Tjallingii & Hogen Esch, 1993). Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten der Aphiden können Hinweise darauf geben, wo in der Pflanze Resistenzfaktoren lokalisiert sind.

Für Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten von Aphiden hinsichtlich der Resistenzeigenschaften von Pflanzen wird häufig die Technik des „electrical penetration graphs“ (EPG) (McLean & Kinsey, 1964; Tjallingii, 1978, 1988) eingesetzt (Spiller, 1988; Caillaud et al., 1995; Annan et al., 2000). Eine Methode, die es ermöglicht anhand der Frequenz und Amplitude entstehender elektrischer Signale das Probe- und Saugverhalten der Aphiden auch im Pflanzengewebe zu verfolgen. In den vorliegenden Untersuchungen wurde diese Technik genutzt, um zu prüfen, ob die Induktion zu Veränderungen in der Pflanze führt, die Einfluß auf das Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* nehmen.

Bei Phloemsaugern wird ein großer Teil der aufgenommenen Nahrung wieder als Honigtau ausgeschieden. Der Honigtau der Aphiden ist durch einen hohen Zuckergehalt charakterisiert. Dies deutet darauf hin, daß Aphiden mehr Kohlenhydrate aufnehmen als sie benötigen. Das in der Regel hohe Kohlenhydrat/Stickstoffverhältnis im Phloem läßt vermuten, daß Stickstoff bzw. Aminosäuren der limitierende Faktor bei Phloemsaugern sind. Deshalb

müssen große Mengen an Phloemsaft aufgenommen werden, um den Bedarf an Aminosäuren, die für die Entwicklung und Reproduktion der Aphiden von Bedeutung sind, zu decken. Die überschüssigen Kohlenhydrate werden über den Honigtau wieder abgegeben. Auch die aufgenommenen Aminosäuren werden nur zum Teil von den Aphiden absorbiert. Analysen zum Kohlenhydrat- und Aminosäuregehalt des Honigtaus bieten eine Möglichkeit, Hinweise auf die Nahrungsqualität der Wirtspflanzen zu erhalten. So zeigten Mittler & Meikle (1991) anhand von künstlichen Diäten mit einer unterschiedlichen Saccharosekonzentration, daß ein Anstieg in der Saccharosekonzentration der Diät eine Zunahme in der Zuckerkonzentration im Honigtau von *A. pisum* und *M. persicae* zur Folge hatte. Auch bei den Aminosäuren liegt eine gute Korrelation zwischen dem Gehalt der Aminosäuren im Phloemsaft der Pflanzen und dem Gehalt im Honigtau von Aphiden vor (Auclair, 1958; Douglas, 1993). In den Untersuchungen zur Zusammensetzung des Honigtaus sollte geprüft werden, ob die Induktion eine Veränderung im Kohlenhydrat- und Aminosäuregehalt des Honigtaus von *S. avenae* bedingt, um Rückschlüsse auf die Nahrungsqualität der Wirtspflanzen ziehen zu können.

Die vorangegangenen Untersuchungen (Kap. 3, Kap. 4) haben gezeigt, daß die beiden Induktoren B50 und Bion[®] hinsichtlich ihrer toleranz- und resistenzinduzierenden Eigenschaften eine unterschiedliche Wirkung gegenüber *S. avenae* besitzen. B50 fungierte im System *S. avenae*/Weizen sowohl als Toleranz- wie auch als Resistenzinduktor. Bion[®] dagegen zeigte nur anhand von Ertragsparametern eine toleranzinduzierende Wirkung. Diese unterschiedlichen Reaktionen auf eine Induktorbehandlung bieten eine gute Voraussetzung um Mechanismen der Toleranz- und Resistenzinduktion zu untersuchen. Deshalb wurde in den folgenden Untersuchungen im Vergleich zu B50 auch die Wirkung des Induktors Bion[®] getestet.

5.2 Material und Methoden

5.2.1 Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizen – physiologische Toleranzparameter

Im Jungpflanzenstadium sollte anhand primärer Stoffwechselprodukte des Sink-Organs (jüngstes Blatt) geprüft werden, ob physiologische Parameter, wie z.B. die Zusammensetzung und der Gehalt löslicher Kohlenhydrate und Aminosäuren, zur Determination von Toleranzeigenschaften eingesetzt werden können.

Versuchsdurchführung

Die Versuche wurden im Jungpflanzenstadium an der Sommerweizensorte ‘Remus’ im Gewächshaus unter den in Kapitel 2.2.1 genannten Bedingungen durchgeführt. Die Aussaat erfolgte in Einheitserde (Fruhstorfer Erde Typ P) zu 4 Körnern pro Topf (11^{er}). Nach 7 Tagen wurde auf zwei Pflanzen pro Topf vereinzelt, wobei Pflanzen mit einer ähnlichen Entwicklung für den Versuch ausgewählt wurden. Die Induktion mit B50 und Bion[®] (Kap. 2.1.2) erfolgte im Zweiblattstadium der Pflanzen, und die Wirksamkeit der Induktoren wurde anhand ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis* überprüft (Kap. 2.4). Drei Tage nach der Induktion wurden synchronisierte alate Imagines von *S. avenae* mit einem Clip-Käfig auf das Sekundärblatt der Versuchspflanzen aufgekäfigt. Nach 24 h wurden die alaten Aphiden entfernt. Im 1. Versuch verblieb eine der abgesetzten L₁-Larven und im 2. Versuch verblieben sechs L₁-Larven auf dem Sekundärblatt der Pflanzen. Der Einsatz von Larven sollte dazu beitragen, eine zu große Variabilität in der Befallsdichte zu vermeiden, die bei adulten Imagines aufgrund unterschiedlicher Reproduktionsleistungen auftreten könnte. Um die durch den Clip-Käfig bedingten Verluste an Assimilationsfläche gleich zu halten, wurden auch die aphidenfreien Pflanzen mit einem Clip-Käfig versehen. Die Versuche wurden auch für die Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie der Aphiden, zur Bestimmung der Zusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae* herangezogen (Kap. 5.2.2.2). Für diese Untersuchungen wurden in die Clip-Käfige Folien eingefügt, um den Honigtau der Aphiden aufzufangen.

Es wurden zwei Versuche am System *S. avenae*/Weizen durchgeführt, in denen der Einfluß einer B50- und einer Bion[®]-Behandlung untersucht wurde, und es lagen folgende sechs Varianten mit je 20 Pflanzen pro Variante vor.

Variante	1	2	3	4	5	6
Induktion	-	-	B50	B50	Bion [®]	Bion [®]
Aphidenbefall	-	+	-	+	-	+

(- / + = ohne / mit)

Nach einer Schadphase von 7 Tagen wurden für die physiologischen Bestimmungen die einzelnen Blätter bzw. der Sproß getrennt voneinander in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bei -20 °C bis zur weiteren Analyse gelagert. Die Quantifizierung des Befalls erfolgte anhand der Aphidentrockenmasse. Hierzu wurden die Aphiden einer Pflanze in ein Eppendorf-Cup überführt, für 20 min bei -20 °C gefroren und anschließend bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Das Gewicht der Aphidentrockenmasse wurde mit einer Mikrowaage (Typ MC5, Fa. Sartorius) erfaßt.

Die Bestimmung der physiologischen Parameter erfolgte an 10 zufällig ausgewählten Pflanzen pro Variante. Dabei umfaßten diese Bestimmungen Untersuchungen zum Anteil löslicher Kohlenhydrate (Fructose, Glucose und Saccharose) und Aminosäuren des Sink-Organ (jüngstes Blatt). Das gefrorene Pflanzenmaterial wurde in flüssigem Stickstoff gemörsert, bevor es für die jeweiligen Analysen eingesetzt wurde. Um bei den Untersuchungen des Sink-Organ den Anteil löslicher Kohlenhydrate und Aminosäuren eines Blattes bestimmen zu können, wurde das Pflanzenmaterial für die beiden Analysen aufgeteilt.

Die Probenahmen für die physiologischen Bestimmungen erfolgte in den einzelnen Versuchen jeweils zur gleichen Zeit.

5.2.1.1 Einfluß der Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen

Analyse der löslichen Kohlenhydrate

Extraktion

Die Extraktion der löslichen Zucker erfolgte modifiziert nach einer Methode von Hendrix (1993). Dazu wurde das gemörserte Pflanzenmaterial mit 3 ml 80%-igem Ethanol für 20 min bei 80 °C im Wasserbad inkubiert und die Proben anschließend 10 min bei 3000 g zentrifugiert. Der Überstand wurde in ein Sammelgefäß dekantiert und die alkoholische Extraktion zweimal wiederholt, um die löslichen Kohlenhydrate vollständig aus dem Pelett zu entfernen. Die Extrakte einer Probe wurden vereinigt und das Volumen mit Aqua bidest. auf 10 ml eingestellt. Durch die Zugabe von Aktivkohle wurde das Chlorophyll aus dem Überstand entfernt. Nach einer Zentrifugation für 15 min bei 4000 g wurden die klar erscheinenden alkoholischen Extrakte bis zur weiteren Analyse bei –20 °C gelagert.

Chromatographische Auftrennung

Die löslichen Kohlenhydrate der Blattproben wurden gaschromatographisch analysiert. Dazu wurden definierte Volumina der alkoholischen Extrakte in Vials überführt und als interner Standard 100 µl einer Phenyl-β-D-Glucopyranosid-Lösung (Aqua bidest.; 0,05 mg / ml) zugegeben. Die bei 60 °C für 24 h vollständig getrockneten Proben wurden modifiziert nach Juvik et al. (1982) und Nikolov & Reilly (1983) methyliert.

Methylierung:

60 µl	Trimethylchlorosilazane (Sigma)
40 µl	N,O-Bis-tris-methylsilylacetamid (Sigma)
60 µl	N,O-Bis-(trimethylsilyl)-trifluoracetamid (Fluka)
300 µl	Pyridin (Fluka)

Nach Zugabe der Reagenzien wurden die Vials sofort gasdicht verschlossen, und anschließend wurden die Proben bei 70 °C im Thermoblock für 10 min methyliert. Nachdem die Proben abgekühlt waren, erfolgte ihre gaschromatographische Auftrennung.

Gaschromatographische Auftrennung

Die gaschromatographischen Analysen wurden an einem HP 5890 Serie II (Autosampler HP 7673), der mit einem Flammenionisationsdetektor ausgestattet war, durchgeführt. Die Probenauftrennung erfolgte über eine Kapillarsäule (SPBTM-1, fused silica capillary column 30 m, 0,32 ID, 0,25 µm film, Fa. Supelco). Die Injektortemperatur betrug 250 °C, die Detektortemperatur 300 °C und die Initialtemperatur des Säulenofens 180 °C. Bei einer Analyse wurde die Ofentemperatur nach 5 min über ein Temperaturprogramm in Temperaturschritten von 5 °C/min auf eine Endtemperatur von 280 °C erhöht, diese für 15 min gehalten und mit 10 °C/min wieder auf die Initialtemperatur von 180 °C abgesenkt. Die Flußraten der Gase betragen für das Trägergas Stickstoff 30 ml/min, für Wasserstoff 40 ml/min und für synthetische Luft 400 ml/min.

Die Auswertung der Detektorsignale erfolgte anhand der Software HP 3365 Serie II Chemstation, Version A.03.11. Zur Charakterisierung der Kohlenhydrate wurden die Retentionszeiten von Standardsubstanzen, die nach der oben beschriebenen Methode analysiert wurden, herangezogen. Für die Quantifizierung der Kohlenhydrate wurden die Peakflächen der charakterisierten Substanzen in Beziehung zur Peakfläche des internen Standards (Phenyl-β-D-Glucopyranosid), dessen Konzentration bekannt war, gesetzt.

Analyse der Aminosäuren

Extraktion

Das gemörserte Pflanzenmaterial wurde in 10 ml eisgekühltem Phosphatpuffer nach Sørensen (75 mM, pH 7,0) suspendiert und mit Ultraschall (Branson Sonifier mit Mikrospritze, Stufe 3, 50% Puls) für 30 sec. homogenisiert und aufgeschlossen. Nach einer 15 -minütigen Extraktion im Eisbad wurde die Suspension 12 min bei 30.000 g, 4 °C zentrifugiert und anschließend der Überstand bis zur weiteren Bearbeitung der Proben bei -20 °C gelagert.

Chromatographische Auftrennung

Die Analyse der Aminosäuren erfolgte über eine Hochdruckflüssigkeitschromatographie (HPLC). Zu definierten Volumina der Proben (100 µl bzw. 300 µl) wurde als interner Standard 10 µl Norvalin (0,25 µM/ml), 90 µl einer Pufferlösung (Lösung I) und 200 µl des Dabsylchloridreagenz (Lösung II) zugegeben. Die Derivatisierung erfolgte für 20 min bei 70 °C im Wasserbad. Mit einer Phosphorsäurelösung (Lösung III) wurden die Proben

anschließend auf ein Endvolumen von 1 ml gebracht, gut durchmischt und dann 5 min bei 5000 U/min, 21 °C zentrifugiert. Der Überstand wurde für die Analysen eingesetzt.

Lösung I:	0,1 M Natriumbicarbonat-Lösung pH 9,0 (mit NaOH eingestellt)	
Lösung II:	Dabsylchlorid	1,3 mg
	Acetonitril	1,0 ml
Lösung III:	25 mM Phosphorsäure	90 ml
	Acetonitril	10 ml
	pH 7,0 (mit NaOH eingestellt)	

HPLC-Auftrennung

Die Analyse der Aminosäuren erfolgte an einer HPLC-Anlage der Fa. Sykam (automatischer Probengeber 851-AS (Fa. Jasco), Säulenofen S 4110, Pumpe S 1100, tenärer Niederdruckgradientenmischer S 8110, UV/VIS 201 Detektor (Fa. Linear). Dabei wurden die Aminosäuren anhand eines binären Gradientensystems über eine Grom-Amino-Dabs-Säule (Fa. Sykam, 4 µm, 200 x 4,6 mm), der eine Vorsäule (Fa. Sykam; 10 x 4,6 mm) vorgeschaltet war, bei einer konstanten Ofentemperatur von 45 °C aufgetrennt. Für das Gradientensystem wurden folgende Fließmittel verwendet:

Acetatpuffer:	konz. Essigsäure	1,4 ml
	Acetonitril	180 ml
	pH 6,6 (mit NaOH eingestellt)	
	Aqua bidest. ad 1000 ml	
Acetonitril/2-Propanol:	Acetonitril	400 ml
	2-Propanol	600 ml

Der Acetatpuffer wurde gefiltert (Porengröße: 0,2 µm) und beide Fließmittel vor der Verwendung mindestens 5 min mit Helium begast.

Binärer Gradient:

Zeit [min]	0	4	8	15	27	28	31	32	40
Acetatpuffer [%]	95	95	80	75	40	0	0	95	95
Acetonitril/2-Propanol [%]	5	5	20	25	60	100	100	5	5

Die Durchflußgeschwindigkeit betrug 1 ml/min und die Detektion der Aminosäuren erfolgte bei 436 nm. Als Injektionsvolumen wurden 60 µl der Proben eingesetzt.

Der binäre Gradient wurde ebenso wie die Aufnahme und Auswertung der Chromatogramme durch die Analyse-Software Axxiom (Datenanalyseprogramm 727, Vers. 3.92) im Sykam-Chromatographie-System gesteuert. Für die Identifikation der Aminosäuren wurde ein Standard-Gemisch von 17 Aminosäuren (Fa. Sigma, AA-S-18, 2,5 µM/ml je Aminosäure; Cystin: 1,25 µM/ml) in einer 1:10 Verdünnung verwendet. Die Quantifizierung erfolgte anhand des internen Standards Norvalin (0,25 µM/ml).

5.2.1.2 Statistische Auswertung

Die Daten zu den physiologischen Parametern, zu dem Kohlenhydrat- und Aminosäureanteil bzw. Gehalt des jüngsten Blattes waren normalverteilt oder konnten durch eine logarithmische ($\log(x+1)$)- oder Winkel-Transformation an eine Normalverteilung angepaßt werden. Die Analyse der Daten erfolgte anhand einer ANOVA mit anschließendem Mittelwertsvergleich nach Scheffé.

5.2.2 Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von *S. avenae*

5.2.2.1 Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von *S. avenae*

Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten der Aphiden sollten dazu beitragen, Informationen über die Beziehung zwischen Wirtspflanzen und Aphiden zu erhalten. Aufgrund der Saugtätigkeit der Aphiden, die Nahrungsaufnahme erfolgt im Phloem, ist eine visuelle Beobachtung nur begrenzt möglich. Elektronische Aufnahmen des Penetrationsverhaltens der Aphiden anhand der von McLean & Kinsey (1964) eingeführten und von Tjallingii (1978, 1988) weiterentwickelten Methode des „electrical penetration graph“ (EPG) bieten die Möglichkeit, auch innerhalb des Pflanzengewebes das Probe- und Saugverhalten von Aphiden

zu verfolgen. Die vorliegenden Untersuchungen wurden nach der von Tjallingii (1978, 1988) beschriebenen Methode durchgeführt.

„Electrical Penetration Graph“ (EPG)

Versuchsaufbau

Der Versuchsaufbau für die EPG-Aufnahme entspricht einem Gleichstromkreislauf, in den die Pflanze und die Aphide integriert sind (Abb. 1). Dabei wird die Pflanze über eine Elektrode (Kupferstab, Durchmesser: 2 mm), die im feuchten Bodensubstrat positioniert wird, mit dem Stromkreislauf verbunden. Die Verbindung der Aphide erfolgt über einen dünnen Goldfaden (Durchmesser: 20 μm), der mit wasserlöslichem Leitsilber an ihrem Abdomen befestigt wird. Dieser Goldfaden ist durch einen dünnen Kupferpin über einen Mikromanipulator (Probe) an den Amplifier angeschlossen. Um die Messungen gegen äußere Spannungsfelder abzuschirmen, wurden die Untersuchungen im Faradayschen-Käfig durchgeführt.

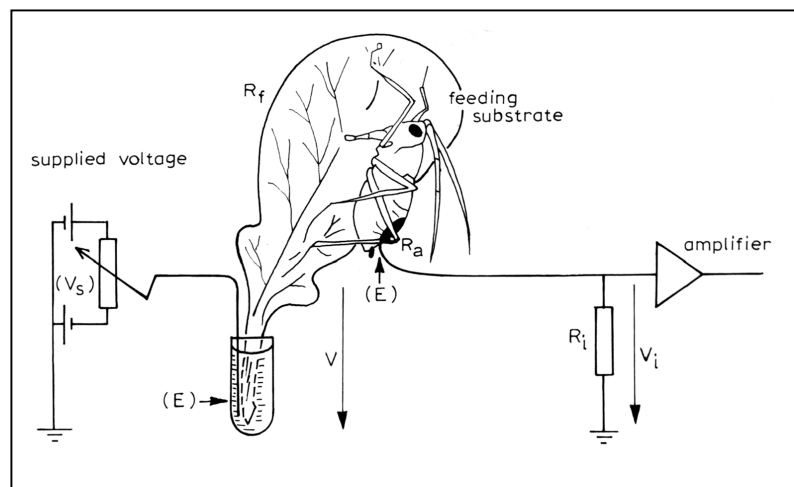


Abb. 1: Darstellung eines EPG-Versuchsaufbaus (Tjallingii, 1988): V_s , regulierbares Potential; E, Elektrodenpotentiale; V, Potential des Stromkreislaufs (Summe von V_s und E); V_i , Signalpotential; R_a , Widerstand der Aphide; R_i , Eingangswiderstand des Amplifiers; R_f , (unwesentlicher) Widerstand des Nährsubstrates.

Beim Einstich des Saugrohres der Aphide in das Pflanzengewebe wird der Stromkreis geschlossen. Die Frequenz und Amplitude der entstehenden elektrischen Signale bedingen in Abhängigkeit von dem Ort, an dem sich das Saugrohr der Aphiden befindet, und von der Probe- und Saugaktivität der Aphiden charakteristische „pattern“ (Tjallingii, 1978, 1990). Dabei kann zwischen 8 verschiedenen „pattern“ differenziert werden. Eine Übersicht der verschiedenen „pattern“ und ihrer Bedeutung hinsichtlich des Probe- und Saugverhaltens der

Aphiden ist in Abbildung 2 und Tabelle 1 dargestellt. Im oberen Bereich der Abbildung 2 ist der zu Beginn der Penetration typische Wechsel zwischen Penetrationsphasen und Phasen, in denen das Saugrohr sich außerhalb des Pflanzengewebes befindet (np = non probing), zu erkennen. Während der Penetration wird zwischen Phasen differenziert, in denen das Saugrohr der Aphiden sich zwischen der Epidermis und den Siebröhren befindet („pattern“: A, B, C), Phasen, in denen die Aphiden aktiv Wasser aus dem Xylem aufnehmen („pattern“: G), und einer Phloemphase, welche in eine Phase der Speichelabgabe („pattern“: E1) und einer Phase der eigentlichen Phloemsaftaufnahme („pattern“: E2) unterteilt wird (Abb. 2, Tab. 1). Weiterhin sind als charakteristisches Element des „pattern“ C viele kurze Phasen zu beobachten, in denen während der interzellulären Penetration des Pflanzengewebes die Zellmembran einzelner Zellen von dem Saugrohr der Aphiden durchstochen wird („pattern: pd; Abb. 2, Tab. 1).

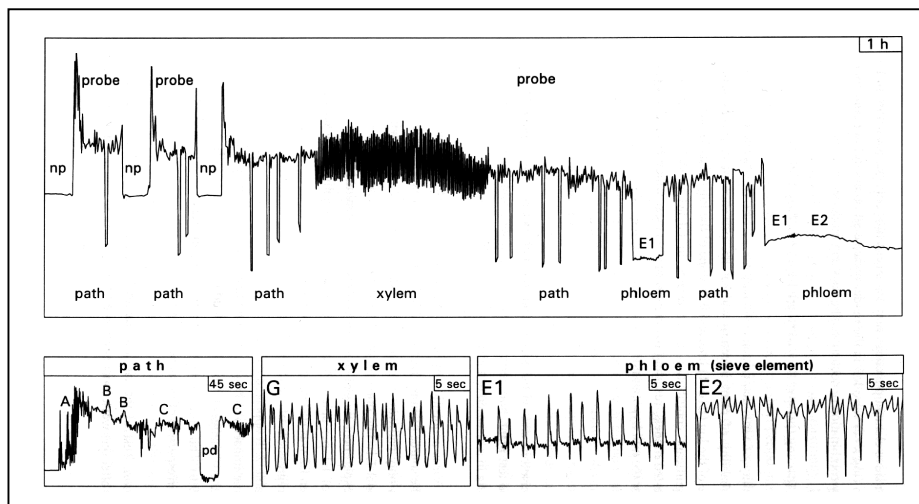


Abb. 2: „Electrical penetration graph“ des Probe- und Saugverhaltens von Aphiden (Prado, 1997).

Tab. 1: Übersicht der im EPG auftretenden „pattern“ und ihre Beziehung zur Lokalisation des Saugrohres der Aphiden im Pflanzengewebe und der Aktivität der Aphiden (modifiziert nach Tjallingii, 1990; Prado, 1997).

<u>EPG-pattern</u>	<u>Pflanzengewebe</u>	<u>Aphidenaktivität</u>
A	Epidermis	elektrischer Kontakt des Saugrohres; an/aus
B	Epidermis / Mesophyll	Bildung der Speichelscheide
C	alle Gewebe	Aktivitäten auf dem Weg des Saugrohres von der Epidermis zum Phloem
pd	lebende Zelle	Saugrohr durchsticht eine Zellmembran
E1	Siebröhren	Speichelabgabe in das Phloem
E2	Siebröhren	passive Phloemsaftaufnahme
F	alle Gewebe	mechanische Arbeit des Saugrohres
G	Xylem	aktive Wasseraufnahme

Versuchsdurchführung

Für die Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten der Aphiden wurden Pflanzen der Sommerweizensorte ‘Remus’ verwendet. Die Aussaat und Kultur der Pflanzen erfolgte wie im Kapitel 5.2.1 beschrieben. Die Pflanzen wurden im Dreiblattstadium mit den Induktoren B50 oder Bion[®] behandelt (Kap. 2.1.2) und 3 bzw. 4 Tage nach der Induktion in den Versuchen eingesetzt. Die Wirksamkeit der Induktoren wurde anhand ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis* überprüft (Kap. 2.4). Es wurde das Probe- und Saugverhalten apterer Imagines von *S. avenae* untersucht.

Vorbehandlung der Aphiden

Für die Untersuchungen wurden synchronisierte aptere Imagines von *S. avenae* eingesetzt, die ein ähnliches Gewicht aufwiesen. Der Goldfaden für die Verbindung der Aphiden mit dem Stromkreislauf wurde mit wasserlöslichem Leitsilber am Abdomen der Aphiden, die mit Hilfe einer Vakuumpumpe arretiert wurden, befestigt. Der Prozeß des „Anleins“ kann Einfluß auf das Probe- und Saugverhalten der Aphiden nehmen und sich so auf die EPG-Aufnahme auswirken (Tjallingii, 1988). Deshalb wurden die Aphiden, bevor sie für die Untersuchungen verwendet wurden, für mindestens 12 h auf einer Weizenpflanze der Sorte ‘Remus’, die nicht in den eigentlichen Versuch integriert war, an die „Leine“ adaptiert.

EPG-Aufnahme

Die EPG-Aufnahmen wurden im Labor bei 20 ± 1 °C unter kontinuierlicher Beleuchtung (3 Biolux-Leuchtstoffröhren, Osram L36W/72) durchgeführt. Die Pflanzen und die „angeleiteten“ Aphiden wurden mit dem Amplifier verbunden, die Aphiden mit Hilfe des Mikromanipulators auf der Blattunterseite des Tertiärblattes der Pflanzen positioniert und die EPG-Aufnahme gestartet. Die vom Amplifier gemessenen elektrischen Spannungen wurden an einen Computer übertragen, in welchem die Digitalisierung der Signale anhand einer integrierten Data Acquisitions Card (DAS-800 Metrabyte, Fa. Keithley-Instruments) erfolgte. Für die Analyse der EPG-Daten wurde die Software Stylet 2.3 (Tjallingii & Mayoral, 1992) eingesetzt.

Das Verhalten der Aphiden wurde 12 h beobachtet. Da diurnale Rhythmen sich auf das Probe- und Saugverhalten der Aphiden auswirken können, erfolgte die Aufnahme in jedem Versuch von 9.00 bis 21.00 Uhr. In einem Versuchsdurchlauf konnten 3 EPG-Aufnahmen durchgeführt werden, so daß in jedem Versuch alle drei Varianten (unbehandelt, B50, Bion[®]) mit einer Wiederholung/Variante gleichzeitig getestet wurden.

Analyse der aufgezeichneten EPG-Daten

Es wurde sowohl die Dauer und Frequenz der Aphidenaktivitäten, in denen keine Penetration (np) erfolgte, als auch die Phasen, in denen eine Penetration vorlag, erfaßt. Dabei wurden die Penetrations-Aktivitäten in die folgenden 5 Phasen differenziert: die Phase, in der sich das Saugrohr zwischen der Epidermis und den Siebröhren befindet (A, B, C), die Phase der Speichelabgabe ins Phloem (E1), der Phloemsaftaufnahme (E2), der Wasseraufnahme im Xylem (G) und einer Phase, die auf „mechanische Schwierigkeiten“ während der Penetration verweist (F). Die zu Beginn der Penetration auftretenden „pattern“ A, B und C wurden zu einer Phase zusammengefaßt, da die „pattern“ A und B nur durch eine sehr kurze Dauer gekennzeichnet waren. Dies wird häufig in der Literatur beschrieben und die Phase allgemein als „pathway“ bezeichnet (Prado, 1997; Ponder et al., 2000). Vor der eigentlichen Phloemsaftaufnahme (E2) ist immer eine Phase der Speichelabgabe (E1) zu beobachten. Der Übergang von der Speichelabgabe (E1) zur eigentlichen Phloemsaftaufnahme (E2) ist bei *S. avenae* zunächst durch eine schnelle Abfolge beider „pattern“ gekennzeichnet, bevor die Phase der längeren Phloemsaftaufnahme beginnt. Diese „Übergangsphase“ wurde der Phase der Speichelabgabe (E1) zugeordnet.

Neben der absoluten Dauer und Anzahl der einzelnen Phasen in den untersuchten 12 h wurden weiterhin folgende Parameter ermittelt: der Beginn der Aufnahme des ersten Phloemkontaktes (1. Auftreten von E1), der Beginn der ersten Phloemsaftaufnahme (1. Auftreten von E2) und der Beginn der ersten länger andauernden Phloemsaftaufnahme (1. Auftreten von E2 > 10 min). Phasen, in denen die Phloemsaftaufnahme länger als 10 min andauert, werden als Kriterium gewertet, daß die Aphiden die Siebelemente akzeptieren (Tjallingii & Mayoral, 1992).

5.2.2.2 Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae*

Neben der Menge des von Aphiden abgegebenen Honigtaus kann auch dessen Zusammensetzung einen Hinweis auf die Nahrungsqualität der Wirtspflanze geben. Dabei sind als Hauptkomponenten des Honigtaus Kohlenhydrate und Aminosäuren von Bedeutung. In den vorliegenden Untersuchungen wurde deshalb geprüft, ob die Induktion der Pflanzen (B50, Bion[®]) Veränderungen in der Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae* bewirkt.

Versuchsdurchführung

Der in diesen Versuchen untersuchte Honigtau wurde in den im Kapitel 5.2.1 beschriebenen Versuchen gesammelt.

Honigtaugewinnung

Die Larven von *S. avenae* wurden in einem Clip-Käfig auf das Sekundärblatt der Pflanzen aufgekäfigt (Kap. 5.2.1). Um den abgegebenen Honigtau der Aphiden aufzufangen, wurde in jeden Clip-Käfig jeweils oberhalb und unterhalb des Blattes eine Folie (Durchmesser: 3 cm) eingefügt. Nach einer 7-tägigen Schadphase (Kap. 5.2.1) wurde der Honigtau mit 2 ml Aqua bidest. von den Folien abgespült, 1,2 ml dieser Lösung in Eppendorf-Cups (1,5 ml) überführt und bei 40 °C getrocknet. Die Quantifizierung der abgegebenen Honigtaumenge erfolgte anhand der Gewichts Differenz zwischen dem leeren Eppendorf-Cup und dem ermittelten Gewicht des Eppendorf-Cups nach Trocknung der Honigtau Lösung. Die Bestimmung erfolgte auf einer Mikrowaage (Typ MC5, Fa. Sartorius). Für die weiteren Analysen wurden die Proben in 25%-igem Ethanol gelöst und anschließend definierte Volumina in Vials (Kohlenhydratbestimmung) bzw. Eppendorf-Cups (Aminosäurebestimmung) überführt.

Die Bestimmung der Kohlenhydrate und Aminosäuren erfolgte wie in Kapitel 5.2.1.1 beschrieben.

5.2.2.3 Statistische Auswertung

Die Daten zum Probe- und Saugverhalten der Aphiden und zur Zusammensetzung des Honigtaus konnten nicht an eine Normalverteilung angepaßt werden. Deshalb wurde zur Auswertung der H-Test nach Kruskal-Wallis herangezogen. Bei signifikanten Abweichungen ($p < 0,05$) erfolgten Einzelvergleiche zwischen den Varianten mit dem U-Test nach Mann-Whitney.

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite – physiologische Toleranzparameter

Die beiden Versuche zur Erfassung der löslichen Kohlenhydrat- und Aminosäuregehalte des Sink-Organs der Weizenpflanzen unterschieden sich vor allem in der Entwicklung des jüngsten Blattes. Während im 1. Versuch nach der 7-tägigen Schadphase das jüngste Blatt (4. Blatt) gerade aus der Blattscheide hervortrat und nur wenig entwickelt war, war das jüngste Blatt (3. Blatt) im 2. Versuch bereits wesentlich weiter in seiner Entwicklung. In beiden Versuchen war bei den mit Bion[®] behandelten Pflanzen auffällig, daß sie im Vergleich zu den anderen beiden Varianten ein deutlich kleineres jüngstes Blatt aufwiesen. Die Induktion führte zu keinen Veränderungen in der Befallsintensität, gemessen anhand der Aphidentrockenmasse (Tab. 2).

Die Überprüfung der Wirksamkeit der Induktoren erfolgte anhand ihrer resistenzinduzierenden Wirkung gegenüber *E. graminis*. Die Behandlung mit den Induktoren führte in allen Versuchen zu einer geringeren Anzahl an Mehltaukolonien. Nach einer Behandlung mit B50 betrug die Reduktionen im *E. graminis*-Befall ca. 30%, nach einer Bion[®]-Behandlung zwischen 60% und 75%. Die Unterschiede in der Anzahl der Mehltaukolonien zwischen induzierten (B50, Bion[®]) und unbehandelten Pflanzen waren mit Ausnahme der B50-Variante im 2. Versuch signifikant.

Tab. 2: Trockenmasse der Aphiden auf dem Sekundärblatt von unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7-tägigen Befall mit *S. avenae* ($\bar{x} \pm S.E.$; TM = Trockenmasse).

Versuch	1		2	
Initialbefall	1-L ₁		6-L ₁	
	n	Aphiden-TM [mg]	n	Aphiden-TM [mg]
unbehandelt	20	0,41 ± 0,02	19	1,96 ± 0,12
induziert; B50	20	0,41 ± 0,02	20	1,99 ± 0,06
induziert; Bion [®]	20	0,38 ± 0,02	19	1,82 ± 0,07

(Scheffé, $p < 0,05$)

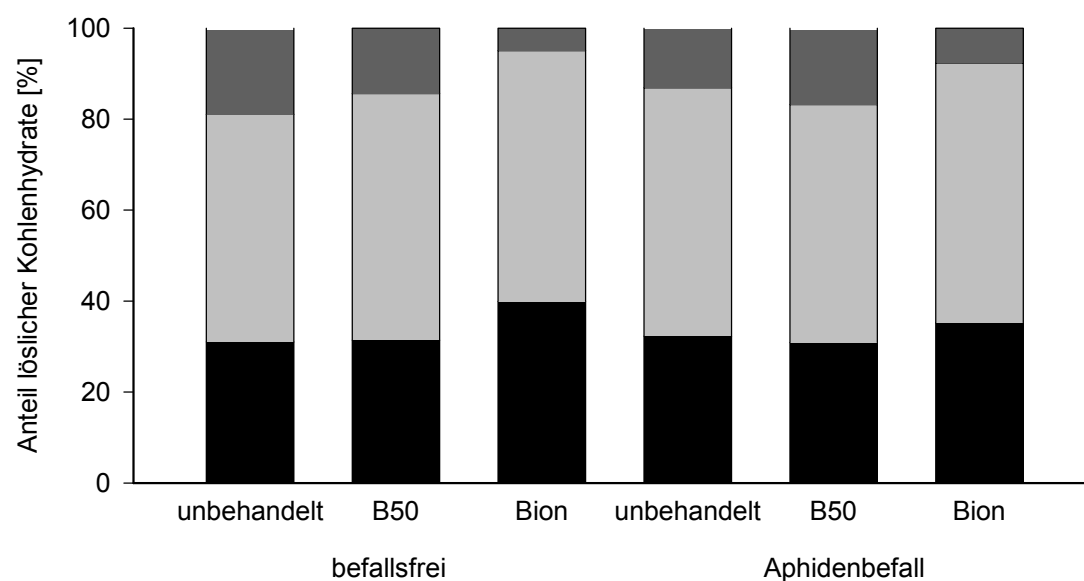
An zufällig ausgewählten Pflanzen einer Variante wurden in beiden Versuchen die Gehalte löslicher Kohlenhydrate (Fructose, Glucose, Saccharose) und Aminosäuren des jüngsten Blattes ermittelt. Bei der Variante Bion[®] konnten im 1. Versuch aufgrund des geringen Blattgewichtes nur 5 Pflanzen in die Auswertung einbezogen werden.

Kohlenhydrate

Fructose-, Glucose-, und Saccharose-Gehalt des jüngsten Blattes

Die Bestimmung der Kohlenhydrate zeigte, daß sich die beiden Versuche in der Zusammensetzung der löslichen Kohlenhydrate Fructose, Glucose und Saccharose des jüngsten Blattes unterschieden (Abb.3 A/B, Abb. 4 A/B). Während im 1. Versuch die Monosaccharide Fructose und Glucose den Hauptanteil stellten, war es im 2. Versuch das Disaccharid Saccharose. Der Aphidenbefall und die Induktion der Pflanzen mit B50 führte in beiden Versuchen weder zu einer Veränderung in der Zusammensetzung (Abb. 3 A/B) noch im Gehalt der Kohlenhydrate (Abb. 4 A/B). Im Gegensatz dazu wiesen Pflanzen, die mit dem Induktor Bion[®] behandelt wurden, im Vergleich zu den anderen Varianten in beiden Versuchen tendenziell einen geringeren Anteil und Gehalt an Saccharose im jüngsten Blatt auf. Weiterhin war bei den mit Bion[®] behandelten Pflanzen vor allem im 2. Versuch auch eine Reduktion im Gesamtgehalt der Kohlenhydrate zu beobachten. Aufgrund der hohen Variabilität konnten die Unterschiede statistisch jedoch nicht abgesichert werden.

A: Versuch 1



B: Versuch 2

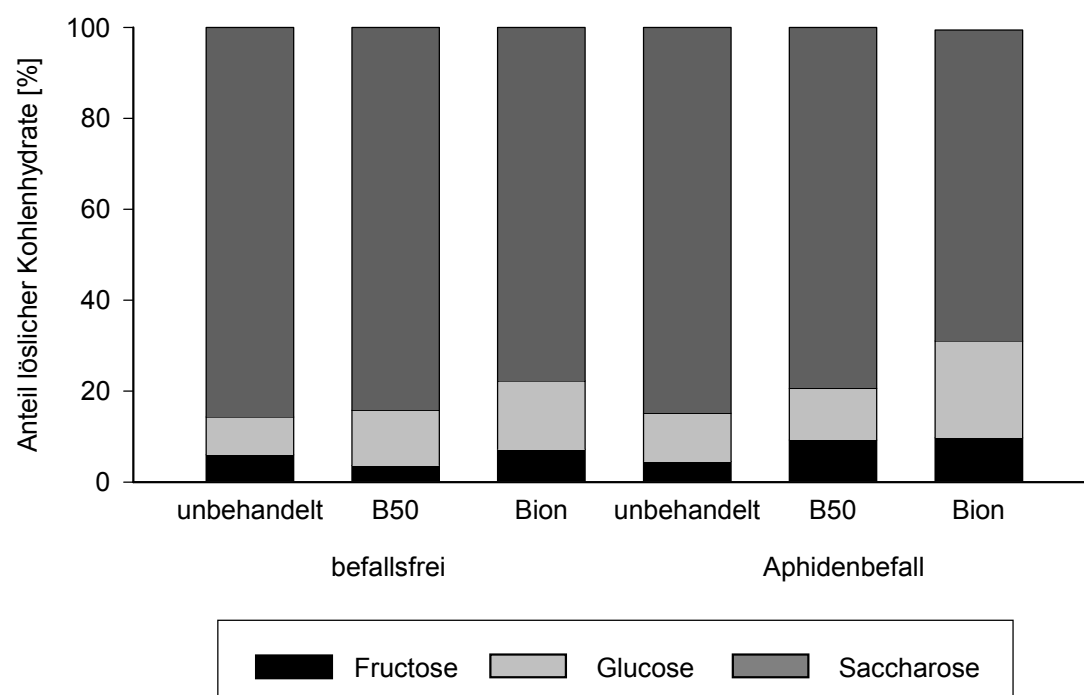
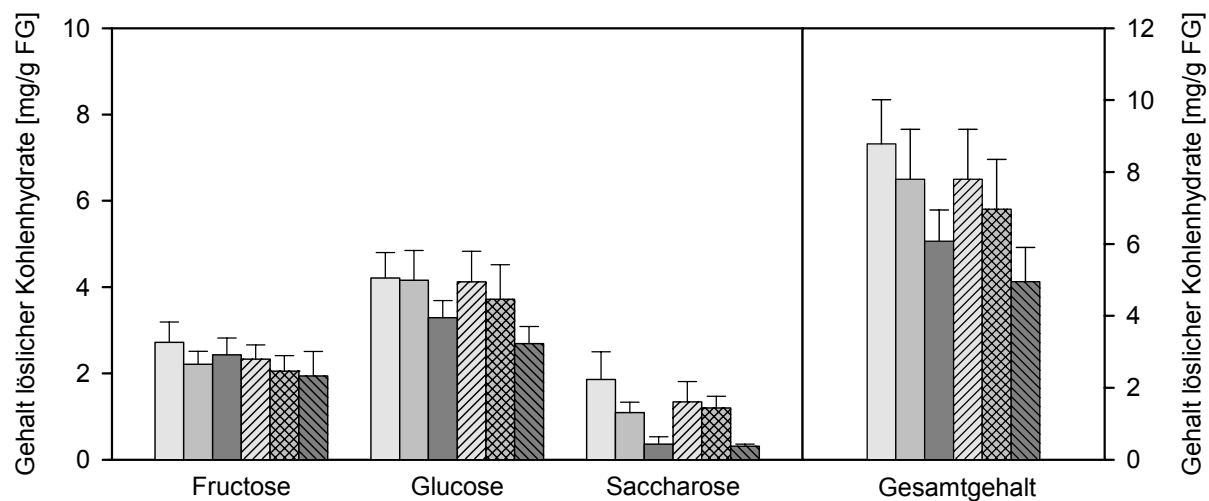


Abb. 3 Einfluß einer Induktion (B50, Bion®) und eines Befalls mit *S. avenae* auf das Verhältnis von Fructose, Glucose und Saccharose des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7-tägigen Aphidenbefall (\bar{x} ; Versuch 1: 4. Blatt, n = 5-10; Versuch 2: 3. Blatt, n = 8-10).

A: Versuch 1



B: Versuch 2

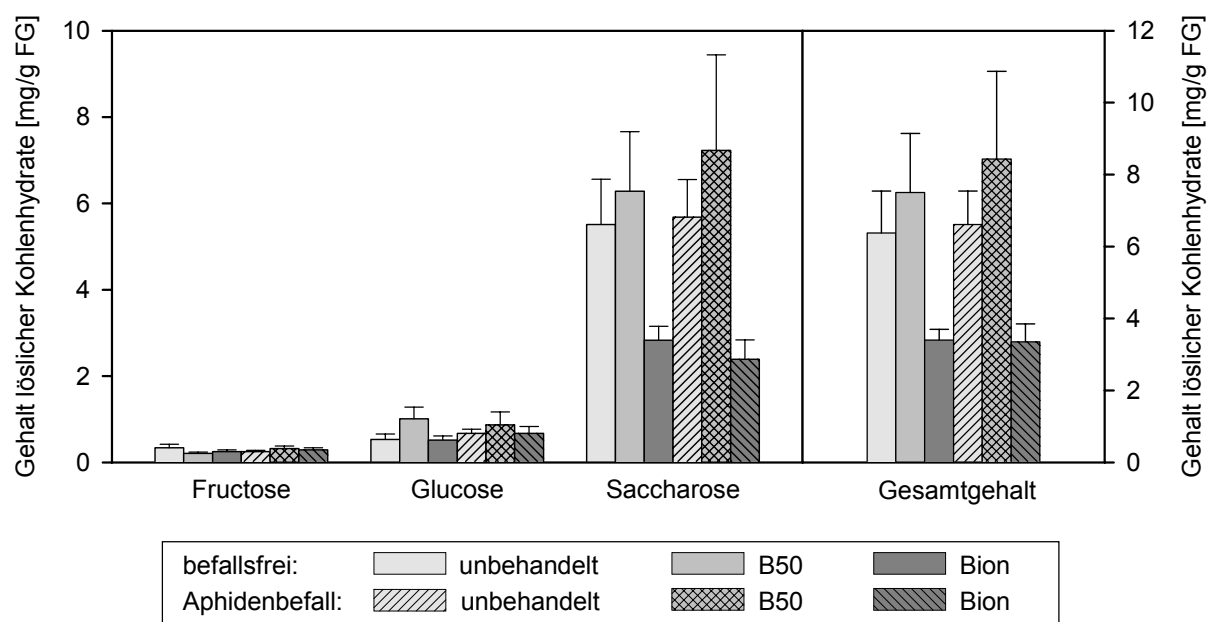


Abb. 4: Einfluß einer Induktion (B50, Bion®) und eines Befalls mit *S. avenae* auf die Gehalte von Fructose, Glucose und Saccharose des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7-tägigen Aphidenbefall ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; Versuch 1: 4. Blatt, $n = 5-10$; Versuch 2: 3. Blatt, $n = 8-10$, Scheffé $p < 0,05$).

Aminosäuren

In den Untersuchungen zum Aminosäuregehalt des jüngsten Blattes konnten 16 Aminosäuren nachgewiesen werden. Dabei waren in beiden Versuchen im jüngsten Blatt der Gehalt an Asparaginsäure im Vergleich zu den anderen Aminosäuren am höchsten sowie der Histidin- und Methioningehalt am geringsten (Tab. 3, Tab. 4). Der Gesamtgehalt der ermittelten freien Aminosäuren war in den Versuchen unterschiedlich. Während der Gesamtgehalt im 1. Versuch zwischen 20 und 30 mg/g FG betrug, lag der Gesamtgehalt im 2. Versuch bei 10 mg/g FG. Der Befall mit *S. avenae* führte bei den unbehandelten Pflanzen im jüngsten Blatt zu keinen signifikanten Veränderungen im Gehalt einzelner Aminosäuren. In beiden Versuchen waren jedoch mit Ausnahme von Asparaginsäure, Serin, Alanin, Prolin und Tyrosin der Gehalt der Aminosäuren im jüngsten Blatt von aphidenbefallenen Pflanzen tendenziell reduziert (Tab. 3, Tab. 4). Auch die Induktion mit B50 hatte im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen keinen signifikanten Einfluß auf den Gehalt einzelner Aminosäuren. In beiden Versuchen war bei den mit B50 behandelten Pflanzen im Vergleich zur unbehandelten Variante mit Ausnahme von Serin, Threonin, Histidin und Asparaginsäure ein höherer Gehalt der einzelnen Aminosäuren zu beobachten. Dabei war im 1. Versuch vor allem der Alaningehalt erhöht. Im Gegensatz dazu wiesen die mit Bion[®] behandelten aphidenfreien Pflanzen im Vergleich zu den mit B50 induzierten Pflanzen sowohl im 1. als auch im 2. Versuch einen geringeren Alaningehalt im jüngsten Blatt auf (Tab. 3, Tab. 4). Weiterhin waren im 1. Versuch die Gehalte an Methionin, Isoleucin, Phenylalanin und Lysin des jüngsten Blattes bei den mit Bion[®] behandelten aphidenbefallenen Pflanzen geringer und der Asparaginsäuregehalt erhöht (Tab. 3).

Tab. 3: Einfluß einer Induktion (B50, Bion®) und eines Befalls mit *S. avenae* auf die Gehalte freier Aminosäuren des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7-tägigen Aphidenbefall ($\bar{x} \pm S.E.$; Versuch 1: 4. Blatt, Initialbefall: 1-L₁-Larve, Ges = Gesamtgehalt).

	befallsfrei			Aphidenbefall		
	unbehandelt (n = 9)	B50 (n = 9)	Bion® (n = 5)	unbehandelt (n = 10)	B50 (n = 10)	Bion® (n = 5)
	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG
Asp	4,32 ± 1,20	8,15 ± 1,47	15,74 ± 4,02	7,94 ± 3,09	11,35 ± 4,17	15,98 ± 4,44
Glu	1,51 ± 0,23	2,31 ± 0,27	1,44 ± 0,20	1,36 ± 0,23	2,20 ± 0,42	1,81 ± 0,24
Ser	1,14 ± 0,16	1,57 ± 0,13	1,38 ± 0,13	1,16 ± 0,19	1,60 ± 0,28	1,38 ± 0,17
Thr	0,96 ± 0,08	1,38 ± 0,12	0,95 ± 0,10	0,92 ± 0,12	1,18 ± 0,08	1,09 ± 0,16
Gly	1,08 ± 0,17	1,50 ± 0,16	0,87 ± 0,10	0,93 ± 0,13	1,35 ± 0,15	0,79 ± 0,06
Ala	1,57 ± 0,14 ab	2,29 ± 0,19 a	0,59 ± 0,14 b	1,61 ± 0,27 ab	2,33 ± 0,17 a	1,43 ± 0,11 ab
Arg	0,70 ± 0,05	0,97 ± 0,12	0,43 ± 0,16	0,68 ± 0,11	0,69 ± 0,14	0,38 ± 0,10
Prol	0,85 ± 0,05	1,13 ± 0,10	0,74 ± 0,12	0,88 ± 0,12	1,14 ± 0,14	0,63 ± 0,09
Val	0,73 ± 0,05 ab	0,94 ± 0,07 a	0,57 ± 0,04 b	0,67 ± 0,07 ab	0,86 ± 0,07 ab	0,59 ± 0,04 ab
Met	0,49 ± 0,03 ab	0,54 ± 0,05 a	0,25 ± 0,09 ab	0,36 ± 0,06 ab	0,50 ± 0,06 a	0,19 ± 0,07 b
Ileu	0,73 ± 0,03 abc	1,00 ± 0,10 a	0,44 ± 0,08 bc	0,62 ± 0,08 bc	0,84 ± 0,07 ab	0,41 ± 0,02 c
Leu	1,36 ± 0,06 ab	2,01 ± 0,22 a	1,33 ± 0,27 ab	1,16 ± 0,16 b	1,66 ± 0,12 ab	1,22 ± 0,07ab
Phe	1,12 ± 0,05 abc	1,65 ± 0,16 a	0,84 ± 0,15 bc	0,99 ± 0,11 bc	1,38 ± 0,10 ab	0,69 ± 0,09 c
Lys	1,63 ± 0,21 abc	1,95 ± 0,15 a	1,08 ± 0,14 bc	1,11 ± 0,09 c	1,86 ± 0,17 ab	0,92 ± 0,04 c
His	0,17 ± 0,04	0,14 ± 0,04	0,25 ± 0,16	0,12 ± 0,04	0,05 ± 0,01	0,13 ± 0,07
Tyr	1,13 ± 0,19	1,76 ± 0,16	1,92 ± 0,38	1,26 ± 0,24	2,21 ± 0,50	2,05 ± 0,47
Ges	19,50 ± 2,31	29,28 ± 2,66	28,82 ± 4,17	21,76 ± 4,19	31,20 ± 5,65	29,69 ± 5,32

Verschiedene Buchstaben in einer Zeile kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab. 4: Einfluß einer Induktion (B50, Bion®) und eines Befalls mit *S. avenae* auf die Gehalte freier Aminosäuren des Sink-Organs (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' nach einem 7-tägigen Aphidenbefall ($\bar{x} \pm S.E.$; Versuch 2: 3. Blatt, Initialbefall: 6-L₁-Larven, Ges = Gesamtgehalt).

	befallsfrei			Aphidenbefall		
	unbehandelt (n = 9)	B50 (n = 10)	Bion® (n = 10)	unbehandelt (n = 10)	B50 (n = 10)	Bion® (n = 10)
	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG	mg/g FG
Asp	4,61 ± 0,41	3,84 ± 0,23	4,81 ± 0,38	4,17 ± 0,22	4,55 ± 0,31	5,21 ± 0,43
Glu	1,30 ± 0,14	1,36 ± 0,10	1,42 ± 0,12	1,20 ± 0,05	1,29 ± 0,05	1,56 ± 0,11
Ser	1,19 ± 0,14	1,15 ± 0,10	1,01 ± 0,11	0,95 ± 0,05	1,27 ± 0,10	1,18 ± 0,11
Thr	0,45 ± 0,07	0,43 ± 0,03	0,35 ± 0,02	0,34 ± 0,02	0,48 ± 0,05	0,43 ± 0,05
Gly	0,36 ± 0,05	0,39 ± 0,03	0,32 ± 0,03	0,31 ± 0,02	0,42 ± 0,03	0,37 ± 0,04
Ala	0,51 ± 0,07 ab	0,55 ± 0,04 ab	0,45 ± 0,04 b	0,56 ± 0,03 ab	0,79 ± 0,08 a	0,66 ± 0,06 ab
Arg	0,11 ± 0,01 ab	0,16 ± 0,03 a	0,07 ± 0,01 b	0,10 ± 0,01 ab	0,18 ± 0,02 a	0,10 ± 0,01 ab
Pro	0,15 ± 0,02	0,21 ± 0,02	0,13 ± 0,02	0,14 ± 0,02	0,27 ± 0,05	0,21 ± 0,05
Val	0,22 ± 0,04	0,26 ± 0,02	0,19 ± 0,02	0,18 ± 0,02	0,30 ± 0,04	0,25 ± 0,04
Met	0,10 ± 0,02	0,11 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0,07 ± 0,02
Ileu	0,20 ± 0,04	0,25 ± 0,02	0,16 ± 0,02	0,16 ± 0,02	0,27 ± 0,04	0,19 ± 0,04
Leu	0,37 ± 0,07	0,47 ± 0,05	0,28 ± 0,04	0,31 ± 0,04	0,50 ± 0,07	0,38 ± 0,08
Phe	0,32 ± 0,05	0,37 ± 0,04	0,25 ± 0,03	0,27 ± 0,03	0,41 ± 0,05	0,32 ± 0,06
Lys	0,37 ± 0,04	0,40 ± 0,04	0,32 ± 0,03	0,28 ± 0,02	0,43 ± 0,04	0,38 ± 0,04
His	0,03 ± 0,02	0,02 ± 0,01	0,08 ± 0,03	0,02 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,03 ± 0,02
Tyr	1,01 ± 0,07	0,87 ± 0,05	1,01 ± 0,09	0,96 ± 0,09	1,21 ± 0,20	1,44 ± 0,23
Ges	11,28 ± 1,03	10,83 ± 0,57	10,88 ± 0,82	10,00 ± 0,42	12,51 ± 0,90	12,76 ± 1,00

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

5.3.2 Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von *S. avenae*

5.3.2.1 Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von *S. avenae*

Die Induktion mit B50 führte zu einer deutlichen Veränderung im Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* (Tab. 5). Während die Dauer der Phloemsaftaufnahme (E2) der Aphiden auf den mit B50 behandelten Pflanzen im Vergleich zu den unbehandelten Pflanzen reduziert war, nahmen die Aphiden häufiger und auch länger aktiv Wasser aus dem Xylem (G) auf. Ein Unterschied in der Anzahl der Phloemkontakte konnte jedoch nicht beobachtet werden. Weiterhin wiesen die Aphiden auf den induzierten Pflanzen (B50) eine längere Dauer im „pathway“ („pattern“ A,B,C) auf. Desweiteren war auch die Phase, in der keine Penetration (np) erfolgte, tendenziell länger als auf den unbehandelten Pflanzen. Im Probeverhalten der Aphiden sind in der Sequenz der Verhaltensabläufe vor allem zwei sogenannte „landmarks“, zum einen die erste Phloemphase und zum anderen die erste länger andauernde Phloemsaftaufnahme, bei der Wirtserkennung und der Wirtsakzeptanz von Bedeutung (Tjallingii, 1994; Prado, 1997). Die Untersuchungen zeigten, daß die Behandlung mit B50 zu keinen signifikanten Veränderungen in diesen Parametern führte. Die Penetration erfolgte aber auf induzierten (B50) Pflanzen später und die Aphiden benötigten mehr Zeit bis zum 1. Phloemkontakt, bis zur 1. Phloemsaftaufnahme und auch bis zur 1. länger andauernden Phloemsaftaufnahme (Tab. 5). Im Gegensatz zu der B50-Behandlung führte die Applikation mit Bion[®] zu keinen signifikanten Veränderungen in der Anzahl und der Dauer der einzelnen Phasen des Probe- und Saugverhaltens von *S. avenae*. Jedoch zeigten auch die Aphiden auf den mit Bion[®] behandelten Pflanzen tendenziell einen häufigeren Xylemkontakt und eine längere Wasseraufnahme aus dem Xylem. Weiterhin erfolgte die 1. Penetration des Blattes auf den induzierten (Bion[®]) Pflanzen signifikant später als auf unbehandelten Pflanzen. Auch die Dauer bis zum 1. Phloemkontakt und bis zur 1. Phloemsaftaufnahme war wie nach einer B50-Behandlung verlängert. Im Gegensatz dazu war die Dauer vom Beginn der EPG-Aufnahme bis zur länger andauernden Phloemsaftaufnahme auf unbehandelten und mit Bion[®] behandelten Pflanzen gleich (Tab. 5).

Die Überprüfung der Induktion anhand eines *E. graminis*-Befalls zeigte, daß die Behandlung mit B50 und Bion[®] zu einer Reduktion in der Anzahl der Mehltaukolonien des Primärblattes führte. Die Unterschiede waren jedoch bei der B50-Variante nicht in allen Versuchen signifi-

kant und sehr unterschiedlich ausgeprägt. Die Reduktionen im Befall betragen nach einer B50-Behandlung zwischen 20% und 80%, nach einer Bion[®]-Behandlung zwischen 60% und 90%.

Tab. 5: Dauer und Anzahl einzelner Phasen (EPG-Parameter) des Probe- und Saugverhaltens von *S. avenae* auf unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' bei einer Beobachtungszeit von 12 h ($\bar{x} \pm S.E.$).

	unbehandelt	B50	Bion [®]
<u>Anzahl der Perioden</u>	n = 15	n = 14	n = 13
keine Penetration (np)	15,4 ± 3,1	16,7 ± 2,5	16,2 ± 2,7
im Gewebe, interzellulär (A,B,C)	21,7 ± 3,3	25,7 ± 3,4	22,3 ± 3,4
Speichelabgabe ins Phloem (E1)	10,8 ± 1,5	10,9 ± 1,0	9,3 ± 2,1
Phloemsaftaufnahme (E2)	5,5 ± 1,0	6,3 ± 0,8	5,6 ± 1,5
alle Gewebe (F)	0,5 ± 0,2	1,4 ± 0,5	0,4 ± 0,2
Wasseraufnahme im Xylem (G)	0,7 ± 0,2 b	2,6 ± 0,6 a	1,3 ± 0,4 ab
<u>absolute Dauer [min]</u>	n = 15	n = 14	n = 13
np	80,3 ± 27,2	104,2 ± 23,5	83,9 ± 18,7
A,B,C	194,5 ± 20,3 a	255,5 ± 29,0 b	209,5 ± 29,4 ab
E1	56,7 ± 6,9	77,6 ± 14,0	62,9 ± 11,0
E2	367,3 ± 39,5 a	234,3 ± 52,8 b	339,7 ± 41,7 a
F	9,7 ± 5,4	15,1 ± 6,8	3,9 ± 2,6
G	11,6 ± 4,3 b	33,3 ± 7,7 a	20,4 ± 5,7 ab
<u>Dauer [min] vom Beginn der EPG-Aufnahme bis zu:</u>	n = 16	n = 15	n = 14
1. Penetration	4,7 ± 1,6 a	17,1 ± 5,8 ab	15,0 ± 6,8 b
1. Phloemkontakt (E1)	78,3 ± 11,1	126,8 ± 27,5	131,4 ± 40,9
1. Phloemsaftaufnahme (E2)	134,6 ± 31,8	207,1 ± 45,0	184,4 ± 46,1
1. längeren E2 (E2 > 10 min)	224,9 ± 42,8	300,9 ± 50,4	226,2 ± 47,0

Verschiedene Buchstaben in einer Zeile kennzeichnen signifikante Unterschiede (Mann-Whitney U-Test, $p < 0,05$).

5.3.2.2 Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae*

Honigtaumenge

In beiden Versuchen waren bezüglich der abgegebenen Honigtaumenge von *S. avenae* anhand des Honigtautrockengewichtes keine signifikanten Unterschiede zwischen unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen zu beobachten (Tab. 6). Im Vergleich zu den anderen beiden Varianten (unbehandelt, Bion[®]) gaben die Larven von *S. avenae* auf B50 behandelten Pflanzen jedoch in der Tendenz mehr Honigtau ab.

Tab. 6: Einfluß einer Induktion (B50, Bion[®]) auf die von *S. avenae*-Larven in 7 Tagen auf dem Sekundärblatt von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' abgegebene Honigtaumenge ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; TG = Trockengewicht).

Versuch	1		2	
Initialbefall	1-L ₁		6-L ₁	
	Honigtau-TG/Pflanze		Honigtau-TG/Pflanze	
	n	[mg]	n	[mg]
unbehandelt	19	0,51 ± 0,07	19	2,79 ± 0,25
induziert; B50	20	0,66 ± 0,11	20	3,04 ± 0,25
induziert; Bion [®]	19	0,58 ± 0,05	19	2,78 ± 0,27

(Scheffé, $p < 0,05$)

Kohlenhydrate

Die Analyse der Kohlenhydrate zeigte, daß im Honigtau von *S. avenae* in beiden Versuchen Saccharose mit ca. 70% den Hauptanteil stellte (Abb. 5). Neben der dominierenden Saccharose wurden im Honigtau Glucose, Fructose und Trehalose nachgewiesen. Dabei betrug der Fructose- und Glucoseanteil zwischen 10-20%. Trehalose hatte mit 1% den geringsten Anteil am Gesamtkohlenhydratgehalt (Abb. 5). Die Zusammensetzung der Kohlenhydrate des Honigtaus von *S. avenae* war in den beiden Versuchen ähnlich. Die Induktion der Pflanzen mit B50 oder Bion[®] führte weder zu einer Veränderung im Anteil (Abb. 5) noch im Gehalt (Tab. 7) einzelner Kohlenhydrate und nahm somit auch keinen Einfluß auf den Gesamtgehalt der untersuchten Kohlenhydrate des Honigtaus von *S. avenae* (Tab. 7).

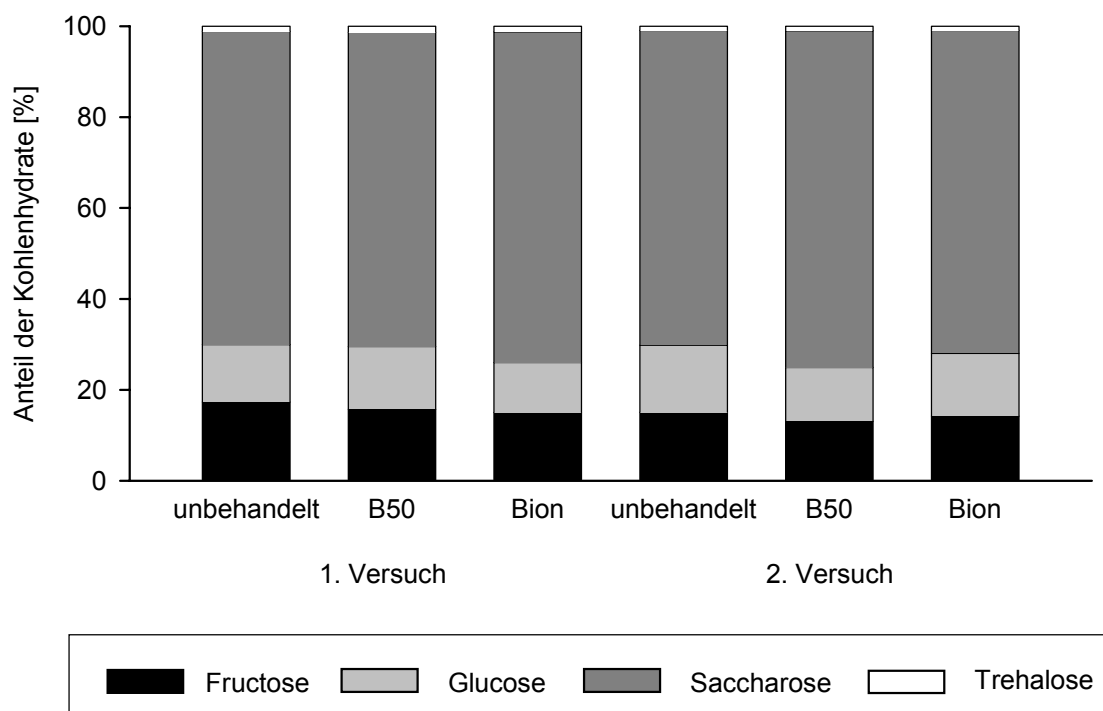


Abb. 5: Anteil einzelner Kohlenhydrate des Honigtaus von *S. avenae* an unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; n = 18-19, Kruskal-Wallis-Test, p < 0,05).

Tab. 7: Gehalt einzelner Kohlenhydrate des Honigtaus von *S. avenae* auf unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; HT = Honigtau).

	n	Fructose [$\mu\text{g}/\text{mg HT}$]	Glucose [$\mu\text{g}/\text{mg HT}$]	Saccharose [$\mu\text{g}/\text{mg HT}$]	Trehalose [$\mu\text{g}/\text{mg HT}$]	Gesamt [$\mu\text{g}/\text{mg HT}$]
Versuch 1						
unbehandelt	18	37,6 \pm 4,6	30,9 \pm 7,0	162,5 \pm 19,5	2,8 \pm 0,3	233,5 \pm 24,0
induziert; B50	16	36,1 \pm 4,9	32,6 \pm 6,8	152,1 \pm 12,9	2,8 \pm 0,2	223,6 \pm 13,1
induziert; Bion [®]	18	31,0 \pm 4,5	23,1 \pm 4,2	145,0 \pm 11,8	2,7 \pm 0,3	201,6 \pm 17,3
Versuch 2						
unbehandelt	18	31,9 \pm 3,6	32,4 \pm 4,9	147,2 \pm 15,4	2,1 \pm 0,3	213,4 \pm 19,5
induziert; B50	19	27,5 \pm 2,5	25,4 \pm 2,9	160,4 \pm 15,2	2,2 \pm 0,3	215,4 \pm 19,7
induziert; Bion [®]	19	29,6 \pm 2,5	28,5 \pm 3,2	159,4 \pm 17,0	2,3 \pm 0,2	219,6 \pm 19,6

(Kruskal-Wallis-Test, p < 0,05).

Aminosäuren

Im Honigtau von *S. avenae* war in beiden Versuchen die Aminosäure Methionin vorherrschend, gefolgt von Asparaginsäure und Isoleucin (Tab. 8). Ebenso wie bei den Kohlenhydraten war zwischen den Varianten (unbehandelt, B50, Bion[®]) kein signifikanter Unterschied in der Aminosäurezusammensetzung und im Gesamtgehalt der Aminosäuren zu beobachten (Tab. 8). Eine Ausnahme bildete allerdings Arginin. In beiden Versuchen war der Gehalt dieser Aminosäure im Honigtau der Aphiden, die auf mit Bion[®] behandelten Pflanzen siedelten, im Vergleich zu den beiden anderen Varianten erhöht. Der Unterschied war im 1. Versuch gegenüber der B50-Variante und im 2. Versuch gegenüber der unbehandelten Variante signifikant (Tab. 8).

Tab. 8: Gehalt einzelner Aminosäuren des Honigtaus von *S. avenae* auf unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; HT = Honigtau, Ges = Gesamtgehalt).

	Versuch 1			Versuch 2		
	unbehandelt (n = 16)	B50 (n = 16)	Bion [®] (n = 17)	unbehandelt (n = 19)	B50 (n = 18)	Bion [®] (n = 17)
	µg/mg HT	µg/mg HT	µg/mg HT	µg/mg HT	µg/mg HT	µg/mg HT
Asp	6,09 ± 0,64	4,75 ± 0,49	5,98 ± 0,60	3,06 ± 0,19	2,93 ± 0,16	3,41 ± 0,24
Glu	0,25 ± 0,07	0,16 ± 0,04	0,39 ± 0,13	0,30 ± 0,05	0,37 ± 0,06	0,29 ± 0,06
Ser	0,88 ± 0,12	0,57 ± 0,06	0,83 ± 0,16	0,63 ± 0,04	0,63 ± 0,05	0,82 ± 0,17
Thr	0,70 ± 0,20	0,24 ± 0,02	0,43 ± 0,06	0,28 ± 0,02	0,30 ± 0,03	0,38 ± 0,05
Gly	0,64 ± 0,14	0,47 ± 0,04	0,93 ± 0,34	0,35 ± 0,03	0,32 ± 0,02	0,34 ± 0,03
Ala	0,23 ± 0,04	0,17 ± 0,02	0,25 ± 0,04	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,02
Arg	0,65 ± 0,12 ab	0,55 ± 0,07 b	0,97 ± 0,17 a	0,27 ± 0,04 a	0,32 ± 0,03 ab	0,44 ± 0,05 b
(-Amib	0,33 ± 0,06	0,27 ± 0,03	0,43 ± 0,05	0,15 ± 0,02	0,15 ± 0,01	0,19 ± 0,02
Prol	0,69 ± 0,14	0,69 ± 0,07	0,84 ± 0,10	0,47 ± 0,06	0,53 ± 0,06	0,65 ± 0,07
Val	1,73 ± 0,20	1,42 ± 0,11	1,64 ± 0,12	1,41 ± 0,09	1,58 ± 0,11	1,40 ± 0,09
Met	8,76 ± 1,06	7,42 ± 0,62	8,93 ± 0,52	7,70 ± 0,57	8,75 ± 0,94	8,23 ± 0,70
Try	0,82 ± 0,10	0,65 ± 0,06	0,79 ± 0,05	0,77 ± 0,06	0,78 ± 0,06	0,79 ± 0,06
Ileu	2,68 ± 0,36	2,23 ± 0,23	2,51 ± 0,23	2,48 ± 0,16	2,58 ± 0,20	2,58 ± 0,20
Leu	0,04 ± 0,01	0,08 ± 0,01	0,07 ± 0,01	0,12 ± 0,02	0,14 ± 0,02	0,13 ± 0,03
Phe	0,15 ± 0,04	0,09 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0,09 ± 0,01	0,10 ± 0,02	0,11 ± 0,03
Cys	0,32 ± 0,05 ab	0,15 ± 0,03 b	0,27 ± 0,04 a	0,28 ± 0,03	0,37 ± 0,06	0,37 ± 0,05
Lys	0,10 ± 0,02	0,11 ± 0,04	0,07 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,13 ± 0,02
His	0,24 ± 0,07	0,12 ± 0,03	0,12 ± 0,02	0,09 ± 0,01	0,10 ± 0,01	0,16 ± 0,02
Tyr	0,24 ± 0,05	0,17 ± 0,03	0,18 ± 0,03	0,20 ± 0,03	0,29 ± 0,04	0,30 ± 0,04
Ges	24,91 ± 2,29	19,93 ± 1,43	25,25 ± 1,45	18,70 ± 1,02	19,33 ± 1,11	19,74 ± 1,24

Verschiedene Buchstaben in einer Zeile kennzeichnen signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test und U-Test, $p < 0,05$).

5.4 Diskussion

Ein Herbivorenbefall kann zu physiologischen Veränderungen in der Pflanzen führen. Diese können sich dabei zum einen auf den Primärstoffwechsel der Pflanzen auswirken (Hawkins et al., 1986; Rossing & Van De Wiel, 1990; Havlíčková, 1995), welches häufig auch zur Ausprägung des durch den Herbivoren verursachten Schadens beiträgt. Zum anderen sind induzierte Reaktionen zu nennen, die im Zusammenhang mit Resistenz gegenüber einem nachfolgenden Herbivorenbefall diskutiert werden (Baldwin et al., 1994; Denno et al., 2000). Induzierte Reaktionen können dabei nicht nur durch einen Primärbefall initiiert werden, sondern auch durch chemische Substanzen ausgelöst werden (Hautala & Holopainen, 1995; Cipollini & Redman, 1999). Zur Wirksamkeit chemischer Induktoren auf den Primär- und Sekundärstoffwechsel der Pflanzen gegenüber einem Herbivorenbefall ist bislang jedoch wenig bekannt.

Toleranzparameter

Ein Befall mit biotrophen Erregern kann die Leistung der Pflanzen maßgeblich beeinträchtigen. Dabei sind vor allem die durch den Erreger entnommenen Assimilate von Bedeutung. So beobachteten Mallott & Davy (1978) und Hawkins et al. (1986), daß die durch einen Aphidenbefall bedingten Reduktionen im Wachstum der Pflanzen auf den Verlust und die veränderte Translokation von Assimilaten zurückzuführen sind. In den vorangegangenen Untersuchungen (Kap.3.3.2) konnte gezeigt werden, daß ein Befall mit *S. avenae* im Jungpflanzenstadium von Weizen zu Reduktionen im Frisch- und Trockengewicht der Pflanzen führt. Mit Analysen zu der Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Sink-Organ (jüngstes Blatt) der Pflanzen sollte geprüft werden, ob der Aphidenbefall Einfluß auf den Gehalt dieser Primärmetabolite nimmt und somit Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen der Pflanze als Erklärung für die nach Aphidenbefall beobachteten Wachstumsreduktionen herangezogen werden können. In Jungpflanzen sind vor allem die noch nicht vollständig entwickelten Blätter der Pflanze vom Kohlenhydratimport abhängig und bilden demnach einen starken Sink aus (Ho, 1988; Turgeon, 1989). In den vorliegenden Versuchen war das Verhältnis der Monosaccharide Glucose und Fructose zu dem Disaccharid Saccharose sehr unterschiedlich. Dies könnte darauf zurückgeführt werden, daß das jeweils untersuchte jüngste Blatt nicht mehr in allen Versuchen als Sink vorlag, sondern bereits Source-Funktionen besaß. Blätter, die sich noch in der Entwicklung befinden, besitzen einen starken

Import an Kohlenhydraten und zeichnen sich durch eine hohe Invertaseaktivität aus, die mit zunehmendem Blattalter abnimmt (Whipps & Lewis, 1981). Frühe Stadien der Blattentwicklung sind demnach durch ein hohes Hexose/Saccharose-Verhältnis gekennzeichnet (Turgeon, 1989). In den eigenen Untersuchungen wird bei einem Vergleich der beiden ersten Versuche deutlich, daß mit zunehmendem Blattalter der Anteil der Saccharose zunahm. Während im 1. Versuch das jüngste Blatt gerade aus der Blattscheide hervortrat, nur wenig entwickelt war und einen geringen Saccharoseanteil aufwies, war das jüngste Blatt im 2. Versuch bereits weiter in seiner Entwicklung und war durch einen wesentlich höheren Saccharoseanteil gekennzeichnet. Auch Hwang et al. (1983) beobachteten an Primärblättern von Gerste mit zunehmendem Blattalter einen Anstieg im Saccharosegehalt.

Die beiden Versuche unterschieden sich nicht nur in der Zusammensetzung der löslichen Kohlenhydrate des jüngsten Blattes, sondern auch im Gesamtgehalt der freien Aminosäuren. Im Vergleich zum 1. Versuch war der Gesamtgehalt freier Aminosäuren im 2. Versuch geringer. Auch hierfür kann das unterschiedliche Blattalter eine Ursache sein. Jüngere Pflanzenteile bzw. jüngere Pflanzen können einen höheren Gehalt an freien Aminosäuren aufweisen als ältere Pflanzenorgane. Eine Reduktion im Gehalt freier Aminosäuren in Abhängigkeit vom Pflanzenalter wurde von Ajayi (1986) an Weizen und von Weibull (1987) an Gerste und Hafer beobachtet.

Aphiden können ebenso wie obligat biotrophe Pathogene in vollständig ausgebildeten Blättern, die als Source fungieren, einen Import von Assimilaten und damit einen Sink induzieren (Wu & Thrower, 1973; Hawkins, 1987). Wenn in einer Pflanze mehrere Sinks vorliegen und die Assimilatversorgung begrenzt ist, kann die Importrate des jeweiligen Sinks als Maß für seine Stärke betrachtet werden (Ho, 1988). Wittmann (1995) beobachtete, daß ein *R. padi*-Befall auf dem Primär- und Sekundärblatt im Jungpflanzenstadium von Weizen sowohl den Saccharose- als auch den Glutaminsäuregehalt des unbefallenen jüngsten Blattes reduzierte. Er führte die beobachteten Reduktionen dieser Primärmetabolite auf Sink-Source-Veränderungen in der Pflanze zurück. Saccharose und Glutamin besitzen als Transportmetabolite für Kohlenhydrate bzw. Stickstoff eine große Bedeutung im Langstreckentransport vom Source zum Sink (Wardlaw, 1974; Whipps & Lewis, 1981; Saarelainen & Mikola, 1987). Im Gegensatz zu den von Wittmann (1995) nach Aphidenbefall beobachteten Veränderungen führte der Befall mit *S. avenae* in den vorliegenden Untersuchungen zu keinen Reduktionen im Gehalt dieser Transportmetabolite.

Dies könnte zum einen darauf zurückzuführen sein, daß bei der verwandten Befallsstärke von *S. avenae* nicht ausreichend Nährstoffe entzogen wurden, um die Assimilatversorgung des jüngsten Blattes zu beeinträchtigen. Der Anteil löslicher Kohlenhydrate des jüngsten Blattes, insbesondere der Saccharose, wurde jedoch auch bei höheren Befalldichten von *S. avenae* (bis zu 16 mg Aphidentrockenmasse/Pflanze) nicht reduziert. Ob dieses auch für den Aminosäuregehalt bzw. deren Zusammensetzung zutrifft, wurde bislang nicht überprüft. Die Untersuchungen deuten darauf hin, daß *S. avenae* im Vergleich zu *R. padi* im Jungpflanzenstadium von Weizen eine geringere Sink-Stärke besitzt.

Unterschiedliche Nahrungsansprüche der beiden Aphidenarten könnten eine mögliche Ursache hierfür sein. Eine Zunahme im Gehalt freier Aminosäuren der Wirtspflanzen förderte die Entwicklung und die Reproduktion von *R. padi* (Weibull, 1987; Kazemi & Van Emden, 1992), während ein höherer Aminosäuregehalt keinen Einfluß auf die Reproduktionsleistung von *S. avenae* nahm (Makkula & Laurema, 1964). Aufgrund des hohen Kohlenhydrat/Stickstoffverhältnisses im Phloem ist in der Regel Stickstoff limitierender Faktor für die Entwicklung und Reproduktion phloemsaugender Insekten. Ein höherer Stickstoffgehalt im Phloem bzw. ein geringerer Stickstoffbedarf von *S. avenae* an diesem für *S. avenae* untypischen Saugort könnten ebenfalls eine reduzierte Entnahme von Nährstoffen wie z.B. Kohlenhydraten (Saccharose) nach sich ziehen und die Sink-Wirkung vermindern. Während *R. padi* unter natürlichen Bedingungen die vegetativen Bereiche der Pflanzen bevorzugt, besiedelt *S. avenae* überwiegend das Fahnenblatt und die Ähre. Wiktelius (1987) führte die beobachtete Saugortpräferenz von *R. padi* an jungen Gerstenpflanzen vor allem untere Bereiche des Sprosses zu besiedeln, auf den hohen Nährstoffgehalt an der Halmbasis der Pflanzen zurück.

Neben dem Nährstoffentzug und der veränderten Translokation von Assimilaten können auch Veränderungen im Phytohormonhaushalt der Pflanzen nach Aphidenbefall eine Ursache von Wachstumsreduktionen sein. Aphiden können mit ihrem Speichel Phytohormone in das Phloem der Pflanzen injizieren (Miles, 1987; Gironse & Bournoville, 1994). Hussain et al. (1973) führten die nach einem Befall mit *M. persicae* beobachteten Reduktionen im Wachstum von *Raphanus sativus*-Keimlingen auf einen veränderten Hormonhaushalt der Pflanzen zurück. Dabei beobachteten sie einen Anstieg im Cytokiningehalt der Wurzel und eine Reduktion von wachstumsfördernden Hormonen im Sproß.

Die beiden eingesetzten Induktoren B50 und Bion[®] zeigten eine unterschiedliche Wirkung auf die Zusammensetzung der löslichen Kohlenhydrate des jüngsten Blattes. Während nach einer

B50-Behandlung keine Veränderungen im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen in der Zusammensetzung und im Gehalt der löslichen Kohlenhydrate zu verzeichnen waren, wiesen die mit Bion[®] behandelten Pflanzen in beiden Versuchen einen geringeren Saccharoseanteil und damit einen höheren Monosaccharidanteil auf. Ob die beobachteten Unterschiede im Saccharosegehalt auf einer Reduktion in der Translokation von Kohlenhydraten und damit einem verminderten Import von Saccharose oder auf einer höheren Invertaseaktivität und damit einer schnelleren Umsetzung des Disaccharides beruhen, kann anhand der vorliegenden Untersuchungen nicht beantwortet werden. Die mit Bion[®] behandelten Pflanzen wiesen jedoch in beiden Versuchen ein wesentlich kleineres Sink-Organ (jüngstes Blatt) als die beiden anderen Varianten auf, so daß auch hier das Entwicklungsstadium des jüngsten Blattes eine Ursache für die beobachteten Unterschiede sein könnte.

Die Induktion mit B50 führte im Vergleich zu unbehandelten Pflanzen ebenso wie bei den löslichen Kohlenhydraten zu keinen signifikanten Veränderungen im Gehalt einzelner Aminosäuren des jüngsten Blattes. Im 1. Versuch lag jedoch bei den induzierten (B50, Bion[®]) Pflanzen im Vergleich zu der unbehandelten Variante ein höherer Asparaginsäuregehalt vor, welches bei den mit Bion[®] behandelten Pflanzen besonders stark ausgeprägt war. Dies könnte im Zusammenhang mit dem geringen Saccharosegehalt des jüngsten Blattes bei den mit Bion[®] behandelten Pflanzen ein Hinweis darauf sein, daß der geringe Kohlenhydratgehalt des jüngsten Blattes ein limitierender Faktor für das Wachstum war. Pflanzen, die mit Bion[®] behandelt worden waren, besaßen im Vergleich zu den beiden anderen Varianten ein sehr kleines Sink-Organ (jüngstes Blatt). Saarelainen & Mikola (1987) beobachteten an Gerstenkeimlingen, daß im Getreide Glutamin als Transportform für Stickstoff fungiert. Asparagin übernimmt dagegen die Funktion der kurzzeitigen Stickstoffspeicherung, wenn nicht ausreichend Kohlenhydrate für das Wachstum der Pflanzen zur Verfügung stehen. Asparaginsäure ist jedoch auch ein wichtiger Ausgangspunkt für die Synthese einer Reihe anderer wichtiger Aminosäuren. Demnach kann eine Anreicherung im Asparaginsäuregehalt auch im Zusammenhang mit einer verminderten Synthese strukturanaloger Aminosäuren stehen. Im weiteren war im 1. Versuch bei den mit Bion[®] behandelten Pflanzen vor allem der Gehalt an Alanin, eine Aminosäure, die zu den frühen Produkten der photosynthetischen Kohlendioxidfixierung zählt, vermindert.

Die Untersuchungen zeigten, daß im System *S. avenae*/Weizen die erfaßten physiologischen Parameter, der Anteil und Gehalt der löslichen Kohlenhydrate und Aminosäuren des jüngsten

Blattes nicht zur Determination von Toleranz im Jungpflanzenstadium herangezogen werden können. Wittmann (1995) beobachtete, daß die nach einem *R. padi*-Befall auftretenden Reduktionen im Saccharose- und Glutaminsäuregehalt des jüngsten Blattes nach B50-Applikation vermindert waren und führte dieses auf eine durch Induktion gesteigerte Konkurrenz- kraft des natürlichen Sinks zurück. In den eigenen Untersuchungen bewirkte der *S. avenae*- Befall keine Reduktionen im Gehalt dieser Metabolite und auch B50 nahm keinen Einfluß auf die Zusammensetzung der löslichen Kohlenhydrate und Aminosäuren des jüngsten Blattes. Weiterhin konnte gezeigt werden, daß die Zusammensetzung der löslichen Kohlenhydrate des jüngsten Blattes ein sehr variabler Parameter ist. Zur weiteren Klärung müßten Analysen des befallenen Blattes zeigen, ob *S. avenae* am Saugort Veränderungen im Primärstoffwechsel oder der Translokation von Assimilaten bewirkt. Havlicková (1995) beobachtete nach einem Befall mit *M. dirhodum* an Weizen eine Akkumulation freier Aminosäuren im befallenen Blatt und führte dieses auf Proteolyse oder einen veränderten Stickstoffmetabolismus des Wirtes zurück. Poehling & Morvan (1984) zeigten, daß ein *Aphis fabae*-Befall Einfluß auf das Aminosäurespektrum von *V. faba* am Saugort besaß. Sie nahmen an, daß diese Veränderungen durch die Nahrungsaufnahme der Aphiden (Sink-Effekte) induziert wurden. Die genannten Untersuchungen wurden unter dem Aspekt von Resistenzeigenschaften der Pflanzen betrachtet und geben keine Hinweise auf mögliche Toleranzreaktionen. Die Mechanismen von Toleranzreaktionen gegenüber Herbivoren wurden bislang wenig untersucht. Haile et al. (1999) vermuten, daß die Toleranz von Pflanzen gegenüber einem Arthropodenbefall auf physiologischen, vor allem die Photosynthese betreffenden Reaktionen der Pflanze beruht. Sie beobachteten an Weizen, daß die nach einem Befall mit *D. noxia* auftretenden Reduktionen in der Photosyntheserate der befallenen Blätter von toleranten Pflanzen nach Entfernen der Aphiden kompensiert werden konnten. Im Vergleich zu anfälligen und toleranten Pflanzen waren dagegen in resistenten Pflanzen (Antibiosis) die beobachteten Reduktionen am stärksten ausgeprägt. Haile et al. (1999) deuteten dies als einen Hinweis darauf, daß durch Abwehrreaktionen (Resistenz) Kosten für die Pflanze entstehen und damit die Kapazitäten für eine Kompensation und Toleranz vermindert werden. Dies könnte eine mögliche Ursache für die in den eigenen Versuchen im Jungpflanzenstadium von Weizen beobachtete Wirkung des Induktors Bion[®] sein. Das jüngste Blatt der mit Bion[®] behandelten Pflanzen war im Vergleich zu den anderen beiden Varianten weniger weit entwickelt und vor allem durch einen geringeren Saccharosegehalt gekennzeichnet. Antibiosisreaktionen gegenüber *S. avenae* können jedoch nicht die Ursache sein, da die beobachteten Unterschiede sowohl an unbefallenen als

auch an aphidenbefallenen Pflanzen auftraten und in vorangehenden Untersuchungen keine resistenzinduzierende Wirkung des Induktors Bion[®] gegenüber *S. avenae* nachgewiesen werden konnte (Kap. 4). Daß eine Bion[®]-Behandlung unabhängig von einem Befall das Wachstum der Pflanzen beeinträchtigen kann, wurde bereits bei den Untersuchungen zur Erfassung von Toleranzeigenschaften der Induktoren im Jungpflanzenstadium diskutiert (Kap. 3.4). Welche physiologischen Veränderungen in der Pflanze diese Reduktionen bedingen, ist nicht bekannt.

Weitere Untersuchungen zur Bereitstellung von Assimilaten, der Photosyntheseleistung der Pflanzen, ihrer Translokation und Speicherung sowie zum Phytohormonhaushalt der Pflanzen könnten Hinweise darauf geben, welche physiologischen Veränderungen in der Pflanze im Zusammenhang mit den nach einem *S. avenae*-Befall auftretenden Wachstumsreduktionen im Jungpflanzenstadium stehen und welche Parameter als Erklärung für die beobachteten Toleranzreaktionen herangezogen werden könnten. Erste Untersuchungen zum Fructangehalt des Sprosses deuten darauf hin, daß weder ein *S. avenae*-Befall noch die Induktion (B50, Bion[®]) Einfluß auf den Gehalt dieses Kohlenhydratspeichers im Jungpflanzenstadium von Weizen nimmt.

Resistenzparameter

Probe- und Saugverhalten von *S. avenae*

Das Probe- und Saugverhalten ist für die Wirtswahl und Wirtsakzeptanz bei Aphiden von Bedeutung. Anhand von EPG-Aufnahmen („electrical penetration graph“, Tjallingii, 1988) können Sequenzen dieses Verhaltens auch im Pflanzengewebe verfolgt werden. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß die Behandlung mit B50 zu einer Reduktion in der Phloemsaftaufnahme von *S. avenae* führte. Dabei war nicht die Anzahl der Phloemkontakte vermindert, sondern deren Dauer war reduziert. Dies weist darauf hin, daß ein bestehender Phloemkontakt bzw. die Aufnahme von Phloemsaft auf den induzierten (B50) Pflanzen schneller unterbrochen wurde. Eine Reduktion in der Phloemsaftaufnahme wurde im Hinblick auf Resistenzeigenschaften von Spiller (1988) bei *M. dirhodum* und *R. padi* auf Weizen sowie von Campbell et al. (1982) bei *S. graminum* an *Sorghum bicolor* beobachtet. Auch Caillaud et al. (1995) zeigten, daß die auftretenden Unterschiede im Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* auf anfälligen und resistenten Weizenpflanzen hauptsächlich die Phloemsaftaufnahme betreffen. Die eigentliche Phloemsaftaufnahme der Aphiden ist ein passiver Prozeß, der jedoch aktiv durch die Aphiden reguliert werden kann (Klingauf, 1987). Die Saftaufnahme

kann dabei durch den Mangel an Phagostimulantien oder der Anwesenheit von deterrenten Substanzen beeinträchtigt werden (Mittler, 1967). Damit könnten beobachtete Reduktion in der Phloemsaftaufnahme von *S. avenae* ein Hinweis darauf sein, daß die Induktion Einfluß auf die Zusammensetzung des Phloemsaftes, auf seine Nahrungsqualität, nimmt. Die Induktion führte jedoch nicht nur zu einer Reduktion in der Phloemsaftaufnahme, sondern auch zu einem späteren ersten Phloemkontakt sowie einer späteren ersten Nahrungsaufnahme. Eine Veränderung nach Induktion (B50) scheint damit nicht nur auf das Phloem begrenzt zu sein. Webster et al. (1993) beobachteten, daß das Probe- und Saugverhalten von *D. noxia* auf einer resistenten Weizenlinie sowohl durch eine längere Zeit bis zur ersten Phloemsaftaufnahme, als auch durch eine verminderte Dauer der Nahrungsaufnahme gekennzeichnet war. Sie führten dieses Verhalten darauf zurück, daß Aphiden auf den resistenten Pflanzen Schwierigkeiten hatten das Phloem zu lokalisieren. Dieses kann so stark ausgeprägt sein, daß kein Phloemkontakt erreicht wird, wie Annan et al. (2000) an Keimlingen einer resistenten Sorte von *Vigna unguiculata* mit *Aphis craccivora* zeigen konnten. Zu den Phloemfaktoren zählen jedoch nicht nur Parameter, die die Phloemsaftaufnahme (E2) der Aphiden betreffen, sondern der Phloemsaftaufnahme ist immer eine Phase der Speichelabgabe (E1) vorgelagert. Dem in dieser Phase abgegebenen wässrigen Speichel werden verschiedene Funktionen zugeschrieben. Die Speichelkomponenten unterstützen die Penetration und können zur Ausprägung des durch Aphiden induzierten Sinks beitragen (Klingauf, 1987). Weiterhin besitzt der Speichel aber auch eine Bedeutung bei der Unterdrückung von Wundreaktionen der Pflanze (Prado, 1997; Cherqui & Tjallingii, 2000). Im Zusammenhang mit konstitutiven Resistenzeigenschaften gegenüber Aphiden wird beschrieben, daß Aphiden auf resistenten Pflanzen einerseits eine verminderte Phloemsaftaufnahme (E2) zeigten, andererseits aber eine verlängerte Speichelabgabe (E1) aufwiesen (Dixon et al., 1990; Webster et al., 1993). In den vorliegenden Untersuchungen lag kein Einfluß der Induktion mit B50 oder Bion[®] auf die Dauer der Speichelabgabe von *S. avenae* vor. Die beobachtete längere Dauer bis zum 1. Phloemkontakt weist darauf hin, daß auf den mit B50 behandelten Pflanzen noch andere Faktoren außerhalb des Phloems von Bedeutung sind. Diese Annahme wird dadurch unterstützt, daß das Saugrohr der Aphiden auf den induzierten Pflanzen (B50) wesentlich länger außerhalb des Phloems, im Bereich zwischen der Epidermis und dem Phloem („pattern“: A,B,C), lokalisiert wurde. Montllor & Tjallingii (1989) beobachteten an zwei Aphidenarten, *M. persicae* und *Nasonovia ribisnigri*, daß auf resistenten Pflanzen von *Lactuca sativa* längere extrazelluläre Phasen („pattern“: C), eine geringere Anzahl an Phloem-

kontakten sowie eine verminderte Phloemsaftaufnahme auftraten. Sie nehmen an, daß sowohl Mesophyll- als auch Phloemfaktoren für die Ausprägung der Resistenz von Bedeutung sind. Während die genannten Veränderungen, die die Dauer und die Anzahl der einzelnen Phasen betreffen, nur nach einer B50-Behandlung auftraten, war die aktive Wasseraufnahme der Aphiden sowohl nach einer B50- als auch nach einer Bion[®]-Applikation erhöht. Signifikante Unterschiede lagen jedoch nur auf den mit B50 behandelten Pflanzen vor. Eine signifikant längere aktive Wasseraufnahme apterer Imagines von *S. avenae* konnte auch von Fiebig (2000) an BYDV infiziertem Weizen beobachtet werden. Eine verstärkte aktive Wasseraufnahme aus dem Xylem der Aphiden erfolgt nach Hungerphasen oder Austrocknung (Montllor & Tjallingii, 1989). Im Zusammenhang mit Resistenz wird der Xylemphase („pattern“: G) jedoch wenig Bedeutung beigemessen.

Die Vorbehandlung der Aphiden, das „Anleinen“, kann das Probe- und Saugverhalten entscheidend beeinflussen. So zeigte Tjallingii (1988), daß die Lebensdauer und Fruchtbarkeit von *A. pisum* und *B. brassicae* durch das „Anleinen“ reduziert wurden. Er führte diese Reduktionen auf eine verminderte Phloemsaftaufnahme zurück. Caillaud et al. (1995) beobachteten, daß der „Anleineffekt“ bei *S. avenae* nur die Dauer bis zur ersten Penetration des Blattes verlängerte, weiterhin aber keinen Einfluß auf das Probe- und Saugverhalten der Aphiden nahm. Sie folgerten daraus, daß bei *S. avenae* die Vorbehandlung der Aphiden für das Probe- und Saugverhalten von geringer Bedeutung ist. Parameter auf resistenten Pflanzen können jedoch überschätzt werden, da „angeleinte“ Aphiden nicht die Möglichkeit haben die Pflanzen zu verlassen. Damit sind die Aphiden durch das Versuchsdesign gezwungen, Pflanzen als Wirte zu akzeptieren, die sie unter natürlichen Bedingungen nicht besiedeln würden (Caillaud et al., 1995). Um „Anleineffekte“ zu minimieren, sollte die Vorbehandlung standardisiert werden und zudem gewährleistet sein, daß sich die Aphiden, bevor sie für die EPG-Aufnahme verwandt werden, von dem Prozeß des „Anleins“ erholen können (Van Helden & Tjallingii, 2000).

Honigtauexkretion von *S. avenae*

Die Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* zeigten, daß die Induktion mit B50 die Dauer der Phloemsaftaufnahme bei einer Beobachtungszeit von 12 h reduzierte. Spiller (1988) verweist darauf, daß anhand der EPG-Beobachtungen nur Aussagen über die Dauer der Phloemsaftaufnahme möglich sind und die Aufnahmerate hierbei nicht berücksichtigt wird. Prado (1997) hingegen beobachtete in vergleichenden Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten und zur Honigtauexkretion von Aphiden (*A. fabae*, *R. padi*), daß für die Regulation der Nahrungsaufnahme der Aphiden die Dauer der Phloemsaftaufnahme der entscheidende Faktor ist und nicht die Aufnahmerate. Die Exkretion von Honigtau erfolgt nur bei einer kontinuierlichen Nahrungsaufnahme der Aphiden (Prado, 1997). Untersuchungen zur Honigtauexkretion von *S. avenae* sollten zeigen, ob die in den vorliegenden Untersuchungen beobachteten Unterschiede in der Phloemsaftaufnahme der Aphiden sich in der Honigtauexkretion widerspiegeln. Im Gegensatz zu der beobachteten verminderten Phloemsaftaufnahme von *S. avenae* auf B50 behandelten Pflanzen steht die in den Versuchen zur Honigtauexkretion ermittelte höhere abgegebene Honigtaumenge auf induzierten (B50) Pflanzen. Bei solch einer eingeschränkten Phloemsaftaufnahme wäre eine Reduktion in der Honigtauexkretion zu erwarten gewesen. Eine Ursache für diese abweichenden Ergebnisse könnte der unterschiedliche Zeitraum sein, in dem die Versuche durchgeführt wurden. Während in den Untersuchungen zum Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* die Beobachtungszeit nur 12 h betrug, beziehen sich die Angaben zur abgegebenen Honigtaumenge auf einen Zeitraum von 7 Tagen. Spiller (1988) beobachtete, daß *M. dirhodum* bei einer Versuchsdauer von 3 h auf anfälligen Weizenpflanzen im Vergleich zu resistenten Pflanzen längere Phloemphasen aufwies. Nach einer Beobachtungszeit von 12 h war dagegen das Gegenteil zu beobachten. In der vorliegenden Arbeit deuten erste Untersuchungen darauf hin, daß nach einer längeren Beobachtungszeit (24 h) die Induktion mit B50 keinen Einfluß mehr auf die Dauer der Phloemsaftaufnahme von *S. avenae* nahm. Damit sind die beobachteten Unterschiede im Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* wahrscheinlich nur zu Beginn der Besiedlung relevant. Die ermittelte abgegebene höhere Honigtaumenge von *S. avenae* auf mit B50 behandelten Pflanzen könnte auf eine verminderte Nahrungsqualität hindeuten. Aber nicht nur die Menge des abgegebenen Honigtaus kann einen Hinweis auf die Nahrungsqualität der Wirtspflanzen geben, sondern auch seine Zusammensetzung. In den vorliegenden Untersuchungen war im Honigtau von *S. avenae* bei allen Varianten Saccharose vorherrschend. Saccharose ist bei vielen Pflanzen der Haupttransportmetabolit für Kohlenhydrate und

demnach nehmen Aphiden auf diesen Pflanzen über den Phloemsaft fast ausschließlich Saccharose auf (Mittler, 1958; Kuo-Sell, 1989; Fiebig, 2000). Während der Gesamtgehalt der Kohlenhydrate im Honigtau in Beziehung zur Kohlenhydratkonzentration der aufgenommenen Nahrung steht (Mittler, 1953), unterscheidet sich die Kohlenhydratzusammensetzung des Honigtaus von der des Phloemsaftes. So konnten in den vorliegenden Untersuchungen im Honigtau von *S. avenae* neben dem Disaccharid Saccharose die Monosaccharide Glucose und Fructose und zu einem geringen Anteil auch das Disaccharid Trehalose nachgewiesen werden. Trehalose wird von den Aphiden zur Osmoregulation synthetisiert. Die Induktion mit B50 und Bion[®] führte weder zu einem veränderten Gesamtkohlenhydratgehalt im Honigtau von *S. avenae* noch nahm sie Einfluß auf die Zusammensetzung der Kohlenhydrate. Ernährungsphysiologisch besitzt der Kohlenhydratgehalt des Phloemsaftes für die Aphiden jedoch eine geringere Bedeutung im Vergleich zu den Aminosäuren, da er in der Regel in ausreichender Menge vorhanden ist. Für die Entwicklung und die Reproduktion von Aphiden ist vor allem der Gehalt und die Zusammensetzung der Aminosäuren im Phloemsaft entscheidend. So weisen resistente Pflanzen im Vergleich zu anfälligen Pflanzen häufig einen geringeren Aminosäuregehalt oder eine veränderte Aminosäurezusammensetzung auf (Niraz et al., 1985; Ciepiela, 1989; Cole, 1997). In den vorliegenden Untersuchungen führte die Induktion aber ebenso wie bei den Kohlenhydraten zu keiner deutlichen Veränderung im Gehalt einzelner Aminosäuren im Honigtau von *S. avenae*. Dieses deutet darauf hin, daß die Induktorbehandlung keinen Einfluß auf den Gehalt primärer Nahrungskomponenten der Aphiden im Phloemsaft der Wirtspflanzen nimmt. Damit können die nach einer B50-Behandlung in den vorangegangenen Untersuchungen beobachteten Antibiosiseffekte (Kap. 4) nicht anhand einer veränderten Nahrungsqualität erklärt werden. Bei den Untersuchungen zur Honigtauexkretion wird jedoch nicht berücksichtigt, daß auch eine unterschiedliche Nahrungsverwertung bei den Aphiden vorliegen kann. So beobachteten Poehling & Morvan (1984) an *V. faba*, daß *A. fabae* auf resistenten Pflanzen eine geringere Effizienz in der Nahrungsverwertung besaß. Damit müßte im weiteren in Phloemsaftanalysen geprüft werden, ob eine Korrelation zwischen der Honigtauzusammensetzung von *S. avenae* und der Aminosäurezusammensetzung bzw. dem Kohlenhydratgehalt des Phloemsaftes der Wirtspflanzen besteht.

5.5 Literatur

Agrawal, A.A. & Karban, R., 2000: Specificity of constitutive and induced resistance: pigment glands influence mites and caterpillars on cotton plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 39-49.

Ajayi, O., 1986: The effect of barley yellow dwarf virus on the amino acid composition of spring wheat. *Ann. Appl. Biol.* 108: 145-149.

Annan, I.B., Tingey, W.M., Schaefers, G.A., Tjallingii, W.F., Backus, E. & Saxena, K.N., 2000: Stylet penetration activities by *Aphis craccivora* (Homoptera: Aphididae) on plants and excised plant parts of resistant and susceptible cultivars of cowpea (Leguminosae). *Ann. Entomol. Soc. America* 93: 133-140.

Auclair, J.L., 1958: Honeydew excretion in the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). *J. Ins. Physiol.* 2: 330-337.

Baldwin, I.T., Schmelz, E.A. & Ohnmeiss, T.E., 1994: Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris* Spegazzini and Comes. *J. Chemical. Ecol.* 20: 2139-2157.

Belsky, A.J., 1986: Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.* 127: 870-892.

Böhnke, B., Oerke, E.-C., Zebitz, P.W. & Schönbeck, F., 1992: Assimilatverteilung in Ackerbohnenarten (*Vicia faba* L. var. *minor*) unterschiedlicher Toleranz gegenüber *Aphis fabae*. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 99: 196-200.

Burstein, M., Wool, D. & Eshel, A., 1994: Sink strength and clone size of sympatric, gall-forming aphids. *Eur. J. Entomol.* 91: 57-61.

Cabrera, H.M., Argandona, V.H., Zúniga, G.E. & Corcuera, L.J., 1995: Effect of infestation by aphids on the water status of barley and insect development. *Phytochemistry* 40: 1083-1088.

Caillaud, C.M., Dedryver, C.A. & Simon, J.C., 1994: Development and reproductive potential of the cereal aphid *Sitobion avenae* on resistant wheat lines (*Triticum monococcum*). *Ann. Appl. Biol.* 125: 219-232.

Caillaud, C.M., Pierre, J.S., Chaubet, B. & Di Pietro, J.P., 1995: Analysis of wheat resistance to the cereal aphid *Sitobion avenae* using electrical penetration graphs and flow charts combined with correspondence analysis. *Entomol. Exp. Appl.* 75: 9-18.

Campbell, B.C., McLean, D.L., Kinsey, M.G., Jones, K.C. & Dreyer, D.L., 1982: Probing behaviour of the greenbug (*Schizaphis graminum*, biotype C) on resistant and susceptible varieties of sorghum. *Entomol. Exp. Appl.* 31: 140-146.

Cherqui, A. & Tjallingii, W.F., 2000: Salivary proteins of aphids, a pilot study on identification, separation and immunolocalisation. *J. Insect Physiol.* 46: 1177-1186.

Ciepiela, A., 1989: Changes in phenylalanine and tyrosine content and metabolism in ears of susceptible and aphid resistant winter wheat cultivars upon infestation by *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.* 51: 277-281.

Cipollini, D.F. & Redman, A.M., 1999: Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. *J. Chem. Ecol.* 25: 271-282.

Cole, R.A., 1997: The relative importance of glucosinolates and amino acids to the development of two aphid pests *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* on wild and cultivated brassica species. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 121-133.

Denno, R.F., Peterson, M.A., Gratton, C., Cheng, J., Langellotto, G.A., Huberty, A.F. & Finke, D.L., 2000: Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81: 1814-1827.

Dixon, A.G.O., Bramel-Cox, P.J. & Reese, J.C., 1990: Feeding behaviour of biotype E greenbug (Homoptera: Aphididae) and its relationship to resistance in sorghum. *J. Econ. Entomol.* 83: 241-246.

Douglas, A.E., 1993: The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecol. Entomol.* 18: 31-38.

Fernandes, G.W., 1998: Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). *Environ. Entomol.* 27: 260-267.

Fiebig, M., 2000: Zum Einfluß einer Barley Yellow Dwarf Virus Infektion auf die Wirtseignung ausgewählter Weizensorten für die Getreideblattlaus *Sitobion avenae* F.. Diss. Univ. Hannover.

Gabrys, B., Tjallingii, W.F. & Van Beek, T.A., 1997: Analysis of EPG recorded probing by cabbage aphid on host plant parts with different glucosinolate contents. *J. Chem. Ecol.* 23: 1661-1673.

Girousse, C. & Bournoville, R., 1994: Role of phloem sap quality and exudation characteristics on performance of pea aphid grown on lucerne genotypes. *Entomol. Exp. Appl.* 70: 227-235.

-
- Givovich, A. & Niemeyer, H.M., 1996: Role of hydroxamic acids in the resistance of wheat to the Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Mordvilko) (Hom., Aphididae). J. Appl. Entomol. 120: 537-539.
- Haile, F.J., Higley, L.G., Ni, X. & Quisenberry, S.S., 1999: Physiological and growth tolerance in wheat to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) injury. Environ. Entomol. 28: 787-794.
- Hautala, E.-L. & Holopainen, J.K., 1995: Gramine and free amino acids as indicators of fluoride-induced stress in barley and its consequences to insect herbivory. Ecotox. Environ. Safety 31: 238-245.
- Havlíčková, H., 1995: Some characteristics of flag leaves of two winter wheat cultivars infested by rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker). Z. PflKrankh. PflSchutz 102: 530-535.
- Hawkins, C.D.B., Aston, M.J. & Whitecross, M.I., 1985: Aphid-induced changes in growth indices of three leguminous plants: unrestricted infestation. Ca. J. Bot. 63: 1454-1459.
- Hawkins, C.D.B., Aston, M.J. & Whitecross, M.I., 1986: Short-term effects of two aphid species on plant growth and root respiration of three leguminous species. Physiol. Plant. 67: 447-452.
- Hawkins, C.D.B., Whitecross, M.I. & Aston, M.J., 1987: The effect of short-term aphid feeding on the partitioning of $^{14}\text{CO}_2$ photoassimilate in three legume species. Can. J. Bot. 65: 666-672.
- Hendrix, D.L., 1993: Rapid extraction and analysis of nonstructural carbohydrates in plant tissues. Crop Sci. 33: 1306-1311.
- Ho, L.C., 1988: Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39:355-378.
- Hussain, A., Forrest, J.M.S. & Dixon, A.F.G., 1973: Changes in growth regulator content of radish seedlings, *Raphanus sativus*, infested with the aphid *Mycus persicae*. Ann. Appl. Biol. 75: 275-284.
- Hwang, B.K., Ibenthal, W.-D. & Heitefuss, R., 1983: Age, rate of growth, carbohydrate and amino acid contents of spring barley plants in relation to their resistance to powdery mildew (*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*). Physiol. Plant Pathol. 22:1-14.
- Juvik, J.A., Stevens, M.A. & Rick, C.M., 1982: Survey of the genus *Lycopersicon* for variability in α -tomatine content. Hort. Sci. 17: 764-766.

-
- Kazemi, M.H. & Van Emden, H.F., 1992: Partial antibiosis to *Rhopalosiphum padi* in wheat and some phytochemical correlations. *Ann. Appl. Biol.* 121: 1-9.
- Klingauf, F.A., 1987: Feeding, adaptation and excretion. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). *Aphids, their biology, natural enemies and control*. Elsevier Amsterdam Vol. 1: 225-253.
- Kuo-Sell, H.-L., 1989: Aminosäuren und Zucker im Phloemsaft verschiedener Pflanzenteile von Hafer (*Avena sativa*) in Beziehung zur Saugortpräferenz von Getreideblattläusen. *J. Appl. Entomol.* 108: 54-63.
- Makkula, M. & Laurema, S., 1964: Changes in the concentration of free amino acids in plants induced by virus diseases and the reproduction of aphids. *Ann. Agr. Fenn.* 3: 265-271.
- Mallott, P.G. & Davy, A.J., 1978: Analysis of effects of the bird cherry-oat aphid on the growth of barley: unrestricted infestation. *New Phytol.* 80: 209-218.
- McLean, D.L. & Kinsey, M.G., 1964: A technique for electronically recording aphid feeding and salivation. *Nature* 202: 1358-1359.
- Miles, P.W., 1987: Feeding process of Aphidoidea in relation to effects on their food-plants. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.) *Aphids, their biology, natural enemies and control*. Vol. 2A Elsevier Amsterdam: 1-21.
- Mittler, T.E., 1953: Amino-acids in phloem sap and their excretion by aphids. *Nature* 172: 207.
- Mittler, T.E., 1958: Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera, Aphididae) II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honeydew. *J. Exp. Biol.* 35: 74-84.
- Mittler, T.E., 1967: Effect of amino acid and sugar concentrations on the food uptake of the aphid *Myzus persicae*. *Entomol. Exp. Appl.* 10: 39-51.
- Mittler, T.E. & Meikle, T., 1991: Effects of dietary sucrose concentration on aphid honeydew carbohydrate levels and rates of excretion. *Entomol. Exp. Appl.* 59: 1-7.
- Montllor, C.B., 1991: The influence of plant chemistry on aphid feeding behaviour. In: Bernays, E. (Eds.). *Insect-plant interactions*. Vol. III, CRC Press: 125-173.
- Montllor, C.B. & Tjallingii, W.F., 1989: Stylet penetration by two aphid species on susceptible and resistant lettuce. *Entomol. Exp. Appl.* 52:103-111.

-
- Nicolov, Z.L. & Reilly, P.J., 1983: Isothermal capillary column gas chromatography of trimethylsilyl disaccharides. *J. Chromatography* 254: 157-162.
- Niraz, S., Leszczynski, B., Ciepiela, A., Urbanska, A. & Warchok, J., 1985: Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids. *Insect Sci. Applic.* 6: 253-257.
- Poehling, H.-M. & Morvan, Y., 1984: Untersuchungen zur Entwicklung von *Aphis fabae* an resistenten und anfälligen Sorten von *Vicia faba*. *Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent* 49: 793-802.
- Ponder, K.L., Pritchard, J., Harrington, R. & Bale, J.S., 2000: Difficulties in location and acceptance of phloem sap combined with reduced concentration of phloem amino acids explain lowered performance of the aphid *Rhopalosiphum padi* on nitrogen deficient barley (*Hordeum vulgare*) seedlings. *Entomol. Exp. Appl.* 97: 203-210.
- Powell, G., 1991: Cell membrane punctures during epidermal penetrations by aphids: consequences for the transmission of two potyviruses. *Ann. Appl. Biol.* 119: 313-321.
- Prado, E., 1997: Aphid-plant interaction at phloem level, a behavioural study. *Diss. Univ. Wageningen*.
- Prado, E. & Tjallingii, W.F., 1997: Aphid activities during sieve element punctures. *Entomol. Exp. Appl.* 72: 157-165.
- Risebrow, A. & Dixon, A.F.G., 1986: Nutritional ecology of phloem-feeding insects. In: Slansky, F. & Rodriguez, J.G. (Eds.). *Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*. John Wileys & Sons, New York: 421-448.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, R.L., Goodell, P.B., Grafton-Cardwell, E.E. & Leigh, T.F., 1997: Plant compensation, natural biological control, and herbivory by *Aphis gossypii* on pre-reproductive cotton: the anatomy of a non-pest. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 45-63.
- Rossing, W.A.H. & Van De Wiel, L.A.J.M., 1990: Simulation of damage in winter wheat caused by the grain aphid *Sitobion avenae*. 1. Quantification of the effects of honeydew on gas exchange of leaves and aphid populations of different size on crop growth. *Neth. J. Plant Pathol.* 96: 343-364.
- Ryle, G.C. & Powell, C.E., 1975: Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. *Ann. Bot.* 39: 297-310.
- Saarelainen, R. & Mikola, J., 1987: Transport-related amino acid metabolism in germinating barley grains. *Physiol. Plant.* 70: 127-132.

Spiller, N.J., 1988: Electronic recording of plant penetration by the cereal aphids *Rhopalosiphum padi* and *Metopolophium dirhodum* on resistant and susceptible wheat seedlings. *Ann. Appl. Biol.* 112: 471-478.

Tjallingii, W.F., 1978: Electronic recording of penetration behaviour by aphids. *Entomol. Exp. Appl.* 24: 521-530.

Tjallingii, W.F., 1988: Electrical recording of stylet penetration activities. In: Minks, A.K. & Harrewijn, P. (Eds.). *Aphids their biology, natural enemies and control*. Elsevier Amsterdam Vol. B: 95-108

Tjallingii, W.F., 1990: Continuous recording of stylet penetration activities by aphids. In: Campbell, R.K. & Eikenbary, R.D. (Eds.). *Aphid-plant genotype interactions*. Elsevier Amsterdam: 89-99.

Tjallingii, W.F., 1994: Sieve element acceptance by aphids. *European J. Entomol.* 91: 47-52.

Tjallingii, W.F. & Mayoral, A., 1992: Criteria for host-plant acceptance by aphids. In: Menken, S.B.J., Visser, J.H. & Harrewijn, P. (Eds.). *Insect-plant relationships*. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht: 280-282.

Tjallingii, W.F. & Hogen Esch, Th., 1993: Fine structure of aphid stylet routes in plant tissues in correlation with EPG signals. *Physiol. Entomol* 18: 317-328.

Trewhella, K.E., Leather, S.R. & Day, K.R., 1997: Insect induced resistance in lodgepole pine: effects on two pine feeding insects. *J. Appl. Entomol.* 121: 129-136.

Trumble, J.T., Kolodny-Hirsch, D.M. & Ting, I.P., 1993: Plant compensation for arthropod herbivory. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 93-119.

Turgeon, R., 1989: The sink-source transition in leaves. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 119-138.

Van Helden, M. & Tjallingii, W.F., 2000: The use of electrical penetration graphs in plant resistance research. In: Walker, G.P. & Backus, E.A. (Eds.). *Principles and applications of electronic monitoring and other techniques in the study of homopteran feeding behaviour*. Thomas Say Publ. Entomol.: Proceedings.

Veen, B.W., 1985: Photosynthesis and assimilate transport in potato with top-roll disorder caused by the aphid *Macrosiphum euphorbiae*. *Ann. Appl. Biol.* 107: 319-323.

Velozo, J.A., Alvarez, R.I., Wächter, G.A., Timmermann, B.N. & Corcuera, L.J., 1999: Increase in gramine content in barley infested by the aphid *Schizaphis graminum* R. *Phytochemistry*, 52: 1059-1061.

-
- Wardlaw, I.F., 1974: Phloem transport: physical chemical or impossible. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25: 515-539.
- Webster, J.A., Porter, D.R., Baker, C.A. & Mornhinweg, D.W., 1993: Resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) in barley: Effects on aphid feeding. *J. Econ. Entomol.* 86: 1603-1608.
- Weibull, J., 1987: Seasonal changes in the free amino acids of oat and barley phloem sap in relation to plant growth stage and growth of *Rhopalosiphum padi*. *Ann. Appl. Biol.* 111:729-737.
- Whipps, J.M. & Lewis, D.H., 1981: Patterns of translocation, storage and interconversion of carbohydrates. In: Ayres, P.G. (Eds.). *Effects of disease on the physiology of the growing plant.* Cambridge University Press: 47-83.
- Wikteliuss, S., 1987: Distribution of *Rhopalosiphum padi* (Homopter: Aphididae) on spring barley plants. *Ann. Appl. Biol.* 110: 1-7.
- Wittmann, J., 1995: Möglichkeiten und Wirkungsweisen einer Toleranzinduktion gegen Schaderreger. *Diss. Univ. Hannover.*
- Wittmann, J. & Schönbeck, F., 1995: Zur Erkennung induzierter Toleranz im Jungpflanzenstadium. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 102: 407-415.
- Wu, A. & Thrower, L.B., 1973: Translocation into mature leaves. *Plant Cell Physiol.* 14: 1225-1228.

6. Schlußbetrachtung

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluß des mikrobiellen Induktors B50 und des synthetischen Induktors Bion[®] auf die Toleranz- und Resistenzeigenschaften von Pflanzen der Sommerweizensorte 'Remus' gegenüber *S. avenae* untersucht.

Toleranz- und Resistenzeigenschaften der Pflanzen wirken sich unterschiedlich auf die Pflanze-Herbivor-Interaktion aus. Während bei der Toleranz die Leistungsfähigkeit der Pflanzen im Vordergrund steht, sind Resistenzeigenschaften der Pflanzen auf die Reduktion des Befalls, also auf den Schädling, ausgerichtet. Diese unterschiedlichen Funktionen der beiden Strategien beinhalten Vor- aber auch Nachteile, wenn sie in Pflanzenschutzverfahren integriert werden. So können beide Strategien dazu beitragen, den Einsatz von Pflanzenschutzmitteln zu reduzieren, die Resistenz durch eine Befallsreduktion und die Toleranz durch eine Kompensation des entstehenden Schadens. Dieses bietet die Möglichkeit Schadensschwellen zu erhöhen. Ein Nachteil der Resistenz liegt vor allem darin, daß durch den Selektionsdruck eine schnelle Adaptation der Schaderreger erfolgen kann. Weiterhin können Resistenzeigenschaften der Pflanzen auch die natürlichen Gegenspieler der Herbivoren beeinträchtigen. Zum einen wird den natürlichen Gegenspielern durch die Befallsreduktion die Nahrung entzogen, zum anderen können aber auch Sekundärmetabolite resistenter Pflanzen, die über die Nahrung aufgenommen werden, toxisch für die natürlichen Gegenspieler sein (Martos et al., 1992). Die genannten Nachteile der Resistenz sind bei einer Toleranz nicht zu beobachten. Da die Toleranz keinen Einfluß auf den Befall nimmt, wird der Selektionsdruck gegenüber dem Schädling vermindert bzw. es liegt kein Selektionsdruck vor. Auch auf tritrophischer Ebene kann Toleranz dazu beitragen die Effizienz von Prädatoren und Parasitoiden zu verbessern und stabilere Nützlings-Schädlings-Interaktionen zu generieren oder zu erhalten (Dixon et al., 1990). Damit wird die Toleranz im Vergleich zur Resistenz als eine stabilere Strategie der Pflanzen angesehen einem Befall zu widerstehen (Mussel, 1980; Unger & Quisenberry, 1997). Der fehlende Einfluß auf den Schaderreger ist zum einen von Vorteil, zum anderen ist dieses auch ein bedeutender Nachteil toleranter Pflanzen. So können tolerante Pflanzen ein enormes Potential an Schaderregern aufweisen und damit bei angrenzenden sensiblen Pflanzen zu hohen Ertragsverlusten führen (Mussell, 1980). Deshalb sollten Toleranzeigenschaften der Pflanzen mit Resistenzeigenschaften verbunden werden. Castro et al. (1994) verweisen darauf, daß die Kombination von Toleranz- und Resistenzeigenschaften entscheidend dazu beitragen kann, Resistenzen gegenüber *S. graminum* und *D. noxia* über einen längeren Zeit-

raum zu erhalten. Unger & Quisenberry (1997) zeigten, daß eine Kombination verschiedener Eigenschaften möglich ist. Sie beobachteten, daß in einer Weizenlinie konstitutiv sowohl Resistenzfaktoren wie Antixenosis und Antibiosis als auch Toleranz gegenüber *D. noxia* vorlag. Ein weiterer Nachteil toleranter Pflanzen ist, daß sie häufig als minder leistungsfähig bezeichnet werden, da sie ohne Einwirkung eines Streßfaktors nicht ihr gesamtes Leistungsvermögen ausschöpfen, um so noch über Reserven zu verfügen, die unter ungünstigen Bedingungen zur Erhaltung der Leistungsfähigkeit beitragen (Gaunt, 1981). Sink-limitierte Pflanzen besitzen im Vergleich zu source-limitierten Pflanzen stärker die Fähigkeit einen Verlust an Assimilationsfläche zu kompensieren (Kramer et al., 1980; Trumble et al., 1993). Die Selektion und Züchtung von Nutzpflanzen erfolgte maßgeblich anhand von Parametern, die die Ertragsleistung betreffen. Dabei wurden Parameter, die die Ertragssicherheit gewährleisten, wie z.B. Toleranz- und Resistenzeigenschaften der Pflanzen, weniger berücksichtigt. So ist eine Vielzahl von Pflanzen source-limitiert und verfügt demnach nur über eine geringe Kompensationsfähigkeit (Trumble et al., 1993). Eine Möglichkeit ein hohes Ertragspotential mit ertragssichernden Faktoren zu verbinden, bietet die Integration von Pflanzenschutzverfahren, die auf induzierter Resistenz und Toleranz beruhen.

Eine Immunisierung von Pflanzen gegenüber Pathogenen und Herbivoren konnte in einer Vielzahl verschiedener Wirt-Parasit-Beziehungen beobachtet werden (Kúć, 1995; Steiner & Schönbeck, 1995; Karban & Baldwin, 1997; Zehnder et al., 1999). Ein bedeutender Vorteil induzierter Reaktionen ist, daß Abwehrreaktionen der Pflanze erst dann aktiviert werden, wenn ein Befall vorliegt (Karbon & Baldwin, 1997). Dadurch können Ressourcen der Pflanzen in Abwesenheit eines Schaderregers für Wachstum und Reproduktion genutzt werden. Weiterhin kann die Anwendung von Induktoren dazu beitragen, daß der Selektionsdruck reduziert und dadurch die Ausbildung von Fungizid- oder Insektizidresistenzen verzögert wird (Lyon et al., 1995). Induktoren besitzen in der Regel direkt keinen negativen Effekt auf die natürlichen Gegenspieler der Herbivoren und können somit in Kombination mit biologischen Pflanzenschutzverfahren eingesetzt werden und diese sogar unterstützen. Bei vielen Pflanzen werden Abwehrreaktionen gegenüber Herbivoren über den Octadecanoidweg induziert. Dieser Signalweg ist z.B. auch in die Produktion von Volatilen involviert, die als „attractants“ für natürliche Gegenspieler der Herbivoren fungieren können (Thaler, 1999b). Ein wesentlicher Nachteil im Einsatz von Induktoren liegt in ihrer Wirkungssicherheit. So zeigte Karban (1987) an Baumwolle, daß in verschiedenen Versuchen der Primärbefall mit

T. turkestanii einen unterschiedlichen Einfluß auf einen nachfolgenden Befall mit *T. urticae* hatte. Der Primärbefall bewirkte in einigen Versuchen eine bis zu 4-fache Reduktion des nachfolgenden Befalls, während in anderen Versuchen keine Reduktion vorlag. Im Vergleich zu den biologischen Verfahren kann der Einsatz von abiotischen Induktoren dazu beitragen, die Variabilität zu vermindern. Eine Induktion durch einen Primärbefall ist unter praxisrelevanten Bedingungen häufig nicht durchführbar bzw. können die Pflanzen durch die Induktion geschädigt werden, wenn der Primärbefall mit Schaderregern erfolgt. Deshalb ist der Einsatz von abiotischen Induktoren von großer Bedeutung. Im Vergleich zu Pathogenen ist die Wirksamkeit abiotischer Induktoren gegenüber Herbivoren nur wenig untersucht. Daher ist es notwendig, vor allem auch im Hinblick darauf, daß eine Induktion eine erhöhte Anfälligkeit zur Folge haben kann, daß die Wirkung abiotischer Induktoren gegenüber Herbivoren überprüft wird.

In den vorliegenden Untersuchungen wurden zwei abiotische Induktoren, B50 und Bion[®], gegenüber *S. avenae* an Weizen getestet. Die Ergebnisse zeigen, daß die Induktoren eine unterschiedliche Wirkung aufwiesen. Für B50 konnte sowohl im Jungpflanzenstadium des Weizens als auch anhand von Ertragsparametern ein toleranzinduzierender Einfluß nachgewiesen werden. Weiterhin war auch eine resistenzinduzierende Wirkung dieses Induktors gegenüber *S. avenae* zu beobachten. Im Gegensatz dazu konnte für den synthetischen Induktor Bion[®] ein toleranzinduzierender Einfluß nur anhand von Ertragsparametern erfaßt werden. Eine resistenzinduzierende Wirkung lag dagegen nicht vor. Zur Erklärung für diese Induktorspezifität könnte die unterschiedliche Wirksamkeit dieser beiden Induktoren gegenüber Pathogenen herangezogen werden. B50 besitzt ein spezifisches Wirkungsspektrum, der Induktor ist nur gegenüber obligat biotrophen Pathogenen wirksam. Im Vergleich zu anderen Induktoren, wie z.B. 2,6-Dichlorisonikotinsäure (INA) oder BTH, führt B50 nicht zur Ausbildung von Hypersensitivitätsreaktionen oder zur verstärkten Expression von PR-Proteinen. Vielmehr wird sein Wirkmechanismus im Hinblick auf die Spezifität im Zusammenhang mit einer veränderten Nährstoffverfügbarkeit für Pathogene diskutiert (Steiner & Schönbeck, 1995; Saile, 1999).

Aphiden sind als Phloemsaugler, ebenso wie obligat biotrophe Pathogene auf die Bereitstellung von Nährstoffen durch den Wirt angewiesen. Damit könnten Veränderungen in der Zusammensetzung oder Verfügbarkeit von Nährstoffen die Entwicklung und Reproduktion von Aphiden beeinträchtigen. Der resistenzinduzierende Einfluß von B50 scheint jedoch

artspezifisch zu sein, da kein Einfluß der Induktion auf die Entwicklung und Reproduktion von *R. padi* beobachtet werden konnte. Dies deutet darauf hin, daß noch andere Faktoren als nur die Ernährungsweise der Aphiden von Bedeutung sind. Interessant wäre zu prüfen, ob B50 auch gegenüber beißenden Insekten Resistenz induzieren kann. Im Gegensatz zu B50 wirkt Bion[®] (BTH) gegenüber einem breiteren Spektrum von Pathogenen, die nicht durch eine einheitliche Ernährungsweise charakterisiert werden können. Dieser Induktor entspricht in seiner Funktion Salizylsäure, einer wichtigen Komponente des Salizylat-Signalweges, durch den eine Vielzahl von Abwehrreaktionen gegenüber Pathogenen aktiviert werden. Bion[®] zeigte keine resistenzinduzierende Wirkung, aber er führte auch zu keiner erhöhten Anfälligkeit gegenüber *S. avenae*. Die beobachteten Unterschiede in den Toleranzreaktionen im Jungpflanzenstadium könnten auch auf der verschiedenen Wirkungsweise der Induktoren beruhen. Im Gegensatz zu B50 scheint die Wirkung von Bion[®] gegenüber Pathogenen darauf zu beruhen, daß Abwehrreaktionen aktiviert werden. Abwehrreaktionen können jedoch „Kosten“ für die Pflanzen verursachen und demnach nicht zu einer Ausprägung von Toleranzeigenschaften beitragen. Obwohl Bion[®] keine resistenzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* besitzt, könnten durch die Induktion Prozesse aktiviert worden sein, die zunächst Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen nehmen.

Eine toleranzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* konnte für B50 und Bion[®] anhand der Ertragsparameter beobachtet werden. Ob dieser Einfluß auf Kompensationsreaktionen zurückzuführen ist, die die Photosyntheseleistung der Pflanzen oder Sink-Source-Beziehungen betreffen oder auf einer veränderten Speicherung bzw. Remobilisierung von Reserven beruhen, kann anhand der vorliegenden Ergebnisse nicht beantwortet werden.

Die Mechanismen induzierter Resistenz und Toleranz gegenüber Herbivoren sind bislang noch weitestgehend unbekannt. Kenntnisse über Mechanismen können jedoch dazu beitragen, Hinweise darüber zu erhalten, welche Induktoren bei verschiedenen Pflanze-Herbivor-Beziehungen wirksam sind und damit einen effektiven Einsatz in der Praxis gewährleisten. Als ein möglicher Mechanismus von Toleranzreaktionen werden Veränderungen in den Sink-Source-Beziehungen der Pflanzen diskutiert. So führte Wittmann (1995) die nach einer B50-Applikation im Jungpflanzenstadium von Weizen beobachtete Toleranz gegenüber *R. padi* auf eine gesteigerte Konkurrenzkraft des natürlichen Sinks zurück. In den vorliegenden Untersuchungen führte weder der Befall noch die Induktion mit B50 zu einer Veränderung in der Zusammensetzung und im Gehalt löslicher Kohlenhydrate und Aminosäuren des Sink-Organs

(jüngstes Blatt) der Weizenpflanzen. Dies steht im Gegensatz zu den Untersuchungen von Wittmann (1995), der zeigen konnte, daß die nach einem Befall mit *R. padi* auftretenden Reduktionen im Saccharose- und Glutaminsäuregehalt des jüngsten Blattes nach einer B50-Applikation vermindert waren. Dies weist darauf hin, daß physiologische Veränderungen in der Pflanze nach einem Aphidenbefall artspezifisch sein können. Die Induktorspezifität wird anhand des Saccharosegehaltes des jüngsten Blattes deutlich. Während B50 zu keiner Veränderung im Saccharosegehalt führte, wiesen die mit Bion[®] behandelten Pflanzen unabhängig vom *S. avenae*-Befall einen geringeren Saccharosegehalt auf. Anhand der in den vorliegenden Untersuchungen erfaßten Parameter konnten keine Aussagen über mögliche Toleranzmechanismen im System *S. avenae*/Weizen getroffen werden. Weitere Untersuchungen zur Photosyntheseleistung der Pflanzen, der Translokation und Speicherung von Assimilaten sowie zum Phytohormonhaushalt könnten Hinweise darauf geben, welche physiologischen Veränderungen ein *S. avenae*-Befall in der Pflanze bedingt und welche Parameter als Erklärung für die nach Induktion mit B50 auftretenden Toleranzeffekte herangezogen werden könnten.

Neben den toleranzinduzierenden Eigenschaften konnte für den Induktor B50 auch ein resistenzinduzierender Einfluß gegenüber *S. avenae* beobachtet werden. Veränderungen im Probe- und Saugverhalten der Aphiden zeigten, daß zumindest zu Beginn der Besiedlung die Induktion mit B50 zu einer verminderten Wirtsakzeptanz führte. Die Aphiden benötigten länger bis sie das Phloem erreichten, und die Dauer der Phloemsaftaufnahme war reduziert. Dies läßt vermuten, daß sowohl Mesophyll- als auch Phloemfaktoren für die Ausprägung der Resistenz von Bedeutung sind. Auch anhand des Probe- und Saugverhaltens der Aphiden wird wieder die unterschiedliche Wirkungsweise der beiden Induktoren deutlich. Im Gegensatz zu B50 nahm die Behandlung mit Bion[®] keinen deutlichen Einfluß auf das Probe- und Saugverhalten von *S. avenae*. Die Untersuchungen zur Zusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae* deuten darauf hin, daß Veränderungen in der Zusammensetzung primärer Nahrungskomponenten der Aphiden, Kohlenhydrate und Aminosäuren, nicht die Ursache für die nach einer B50-Behandlung beobachteten Antibiosiseffekte gegenüber *S. avenae* sind. Hier müßten jedoch Phloemsaftanalysen folgen, um zu prüfen, ob nicht auf den induzierten Pflanzen eine unterschiedliche Nahrungsverwertung bei den Aphiden vorliegt.

Anhand der vorliegenden Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß B50 nicht nur gegenüber Pathogenen wirksam ist, sondern auch toleranz- und resistenzinduzierende Eigenschaften gegenüber Aphiden besitzt. Die Induktion von Toleranz und Resistenz gegenüber verschie-

denen Schaderregern kann für den Einsatz abiotischer Induktoren in der Praxis von Interesse sein. Im Vergleich mit konstitutiver Resistenz sind jedoch die beobachteten Reduktionen in der Aphidenentwicklung nach einer B50-Behandlung gering ausgeprägt. Damit trägt die resistenzinduzierende Wirkung von B50 gegenüber *S. avenae* nicht entscheidend zur Ertragsicherheit bei. Auch die beobachtete toleranzinduzierende Wirkung führte vor allem bei hohen Befallsdichten nicht zu einer ausreichenden Kompensation des befallsbedingten Schadens. Eine praktische Anwendung von B50 hinsichtlich seiner Wirkung gegenüber *S. avenae* ist somit nicht von Bedeutung.

7. Zusammenfassung

In den vorliegenden Untersuchungen wurde geprüft, ob die gegenüber Pathogenen beobachteten toleranz- und resistenzinduzierenden Eigenschaften von Induktoren auf Aphiden übertragen werden können. Als Induktoren wurden der mikrobielle Induktor B50 (Stoffwechselprodukte eines *Bacillus subtilis*-Isolates), der sowohl resistenz- als auch toleranzinduzierende Eigenschaften gegenüber obligat biotrophen Pathogenen besitzt, und der synthetische Induktor Bion[®], dessen resistenzinduzierende Wirkung gegenüber Pathogenen ein breites Wirkungsspektrum umfaßt, miteinander verglichen. Ziel der Arbeit war, Erkenntnisse zu den Mechanismen von Toleranz- und Resistenzinduktion zu gewinnen und Parameter zu charakterisieren, mit denen eine Determination beider Eigenschaften möglich ist. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an der Sommerweizensorte 'Remus' mit der Großen Getreideblattlaus *Sitobion avenae* F. durchgeführt.

Die Ergebnisse lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

Toleranzeffekte

- Der Befall mit *S. avenae* führte zu Ertragsreduktionen, die sowohl auf einer verminderten Kornanzahl/Ähre als auch auf einem reduzierten Korngewicht beruhten. Nach einer B50-Applikation traten in Abhängigkeit von der Befallsdichte verminderte Ertragsreduktionen auf. Auch für den Induktor Bion[®] konnte anhand von Ertragsparametern eine toleranzinduzierende Wirkung gegenüber *S. avenae* beobachtet werden. Beide Induktoren führten zu einer Veränderung in den Befalls-Verlust-Relationen, da nach Induktion eine Entkopplung von Befallsstärke und Ertrag vorlag.
- Ein direkter Effekt der Induktoren auf die Ertragsleistung der Pflanzen lag nicht vor.
- Die Qualität des Kornertrages, gemessen anhand des Stickstoff- und Stärkegehaltes der Weizenkörner, wurde weder durch den Aphidenbefall noch durch die Induktion beeinflusst.
- Während der Ertragsbildungsphase waren nach einem *S. avenae*-Befall Reduktionen im Trockengewicht der Ähren zu beobachten. Beide Induktoren führten überwiegend zu verminderten Verlusten.
- Zur Determination von Toleranz im Jungpflanzenstadium wurden Toleranzindizes, die sich auf Frisch- bzw. Trockengewichtsreduktionen beziehen, herangezogen.

-
- Der Befall mit *S. avenae* führte zu Reduktionen im Gewicht der Pflanzen. Im Jungpflanzenstadium lag hinsichtlich der toleranzinduzierenden Wirkung von B50 und Bion[®] eine Induktorspezifität vor. Während nach einer B50-Behandlung befallsbedingte Wachstumsreduktionen vermindert waren, nahm die Bion[®]-Behandlung keinen Einfluß.

Resistenzeffekte

- Der Induktor B50 wies einen resistenzinduzierenden Einfluß gegenüber *S. avenae* auf. Dies konnte sowohl unter Freilandbedingungen anhand der Populationsentwicklung von *S. avenae* als auch in Gewächshausversuchen anhand von Entwicklungsparametern der Aphiden gezeigt werden. Antibiosiseffekte gegenüber *S. avenae* wurden sowohl lokal als auch systemisch induziert. Die Induktion mit B50 war artspezifisch, da Entwicklung und Reproduktionsleistung von *R. padi* nicht durch eine Induktion beeinträchtigt wurden. Auch eine Induktorspezifität war zu beobachten. Bion[®] zeigte weder im Freiland noch in den Untersuchungen zum Populationswachstum der Aphiden im Gewächshaus einen resistenzinduzierenden Einfluß.
- Beide Induktoren führten nicht zur Ausbildung von Antixenosiseigenschaften gegenüber *S. avenae*.

Mögliche Mechanismen

- Im Jungpflanzenstadium von Weizen nahmen weder der *S. avenae*-Befall noch die Induktion mit B50 Einfluß auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Sinkorgans (jüngstes Blatt) der Pflanzen. Veränderungen im Sink-Organ bzw. in den Sink-Source-Beziehungen der Pflanzen können somit nicht als Erklärung für die beobachteten Wachstumsreduktionen und Toleranzreaktionen herangezogen werden. Die Applikation mit Bion[®] führte unabhängig von dem Aphidenbefall zu einer Reduktion im Saccharosegehalt des jüngsten Blattes.
- Nach einer B50-Behandlung war zu Beginn der Besiedlung ein deutlich verändertes Probe- und Saugverhalten von *S. avenae* zu beobachten. Die Induktion mit Bion[®] nahm dagegen keinen Einfluß. Untersuchungen zur Zusammensetzung des Honigtaus von *S. avenae* geben keinen Hinweis darauf, daß Veränderungen in der Zusammensetzung primärer Nahrungskomponenten der Aphiden eine Ursache für die nach einer B50-Behandlung beobachteten Antibiosiseffekte gegenüber *S. avenae* sind.

8. Literatur

Agrawal, A.A., 1998: Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.

Agrawal, A.A., 2000: Benefits and costs of induced plant defenses for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae). *Ecology* 81: 1804-1813.

Agrawal, A.A. & Karban, R., 2000: Specificity of constitutive and induced resistance: pigment glands influence mites and caterpillars on cotton plants. *Entomol. Exp. Appl.* 96: 39-49.

Ahman, I, Tuveesson, S. & Johansson, M., 2000: Does indole alkaloid gramine confer resistance in barley to aphid *Rhopalosiphum padi*. *J. Chem. Ecol.* 26: 233-255.

Anfoka, G.H., 2000: Benzo-(1,2,3)-thiadiazole-7-carbothioic acid S-methyl ester induces systemic resistance in tomato (*Lycopersicon esculentum*. Mill cv. Vollendung) to Cucumber mosaic virus. *Crop Protection* 19: 401-405.

Aust, H.-J., Bochow, H., Buchenauer, H., Klingauf, F., Niemann, P., Petzold, R., Poehling, H.-M., Scheinpflug, H. & Schönbeck, F., 1993: Glossar Phytomedizinischer Begriffe.- In: Schriftenreihe der Deutschen Phytomedizinischen Gesellschaft 3, 2. Erg. Aufl. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

Avdiushko, S.A., Brown, G.C., Dahlman, D.L. & Hildebrand, D.F., 1997: Methyl jasmonate exposure induces insect resistance in cabbage and tobacco. *Environ. Entomol.* 26: 642-654.

Baldwin, I.T., Schmelz, E.A. & Ohnmeiss, T.E., 1994: Wound-induced changes in root and shoot jasmonic acid pools correlate with induced nicotine synthesis in *Nicotiana sylvestris* Spegazzini and Comes. *J. Chem. Ecology* 20: 2139-2157.

Baldwin, I.T. & Hamilton, W., 2000: Jasmonate-induced responses of *Nicotiana sylvestris* results in fitness costs due to impaired competitive ability for nitrogen. *J. Chem. Ecol.* 26: 915-952.

Baltensweiler, W., Benz, G., Bovey, P. & Delucchi, V., 1977: Dynamics of larch bud moth populations. *Ann. Rev. Entomol.* 22: 79-100.

Castro, A.M., Martín, L.M., Martín, A., Arriaga, H.O., Tobes, N. & Almaraz, L.B., 1994: Screening for greenbug resistance in *Hordeum chilense* Roem et Schult.. *Plant Breeding* 112: 151-159.

-
- Ciepiela, A., 1989: Changes in phenylalanine and tyrosine content and metabolism in ears of susceptible and aphid resistant winter wheat cultivars upon infestation by *Sitobion avenae*. Entomol. Exp. Appl. 51: 277-281.
- Cipollini, D.F. & Redman, A.M., 1999: Age-dependent effects of jasmonic acid treatment and wind exposure on foliar oxidase activity and insect resistance in tomato. J. Chem. Ecol. 25: 271-281.
- Cole, D.L., 1999: The efficacy of acibenzolar-S-methyl, an inducer of systemic acquired resistance, against bacterial and fungal diseases of tobacco. Crop Protection 18: 267-273.
- Corcuera, L.J., 1993: Biochemical basis for the resistance of barley to aphids. Phytochemistry 33: 741-747.
- Dicke, M., Schütte, C. & Dijkman, H., 2000: Change in behavioural response to herbivore-induced plant volatiles in a predatory mite population. J. Chem. Ecol. 26: 1497-1514.
- Dixon, A.G.O., Bramel-Cox, P.J., Reese, J.C. & Harvey, T.L., 1990: Mechanisms of resistance and their interactions in twelve sources of resistance to biotype E greenbug (Homoptera: Aphididae) in sorghum. J. Econ. Entomol. 83: 234-240.
- Enyedí, A.J., Yalpani, N., Silverman, P. & Raskin, I., 1992: Signal molecules in systemic plant resistance to pathogens and pests. Cell 70: 879-886.
- Farmer, E.E. & Ryan, C.A., 1992: Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. The Plant Cell 4: 129-134.
- Fidantsef, A.L., Stout, M.J., Thaler, J.S., Duffey, S.S. & Bostock, R.M., 1999: Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. Physiol. Molec. Plant Pathol. 54: 97-114.
- Friedrich, L., Lawton, K., Ruess, W., Masner, P., Specker, N., Gut Rella, M., Meier, B., Dinchler, S., Staub, T., Uknes, S., Métraux, J.-P., Kessmann, H. & Ryals, J., 1996: A benzothiadiazole derivative induces systemic acquired resistance in tobacco. The Plant Journal 10: 61-70.
- Gaunt, R.E., 1981: Disease tolerance – an indicator of thresholds? Phytopathol. 71: 915-916.
- Gianoli, E. & Niemeyer, H.M., 1998: Allocation of herbivory-induced hydroxamic acids in the wild wheat *Triticum uniaristatum*. Chemoecology 8: 19-23.

Godard, J.-F., Ziadi, S., Monot, C., Le Corre, D. & Silué, D., 1999: Benzothiadiazole (BTH) induces resistance in cauliflower (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) to downy mildew of crucifers caused by *Peronospora parasitica*. *Crop Protection* 18: 397-405.

Görlach, J., Volrath, S., Knauf-Beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K.-H., Oostendorp, M., Staub, T., Ward, E., Kessmann, H., & Ryals, J., 1996: Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *The Plant Cell* 8: 629-643.

Havlícková, H., Cvikrová, M., Eder, J. & Hrubcová, M., 1998: Alterations in the levels of phenolics and peroxidase activities induced by *Rhopalosiphum padi* (L.) in two winter wheat cultivars. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 105: 140-148.

Inbar, M., Doostdar, H., Sonoda, R.M., Leibe, G.L. & Mayer, R.T., 1998: Elicitors of plant defensive systems reduce insect densities and disease incidence. *J. Chem. Ecol.* 24: 135-149.

Karban, R., 1987: Environmental conditions affecting the strength of induced resistance against mites in cotton. *Oecologia* 73: 414-419.

Karban, R., 1990: Herbivore outbreaks on only young trees: testing hypotheses about aging and induced resistance. *Oikos* 59: 27-32.

Karban, R. & Carey, J.R., 1984: Induced resistance of cotton seedlings to mites. *Science* 225: 53-54.

Karban, R. & Myers, J.H., 1989: Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.

Karban, R. & English-Loeb, G.M., 1990: A „Vaccination“ of Willamette spider mites (Acari: Tetranychidae) to prevent large populations of pacific spider mites on grapevines. *J. Econ. Entomol.* 83: 2252-2257.

Karban, R. & Baldwin, I.T., 1997: Induced plant responses to herbivory. University of Chicago Press. Chicago, IL.

Kehlenbeck, H., Krone, C., Oerke, E.-C. & Schönbeck, F., 1994: The effectiveness of induced resistance on yield of mildewed barley. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 101: 11-21.

Kehlenbeck, H. & Schönbeck, F., 1995: Effects of induced resistance on disease severity/yield relations in mildewed barley. *J. Phytopathol.* 143: 561-567.

Kessman, H., Staub, T., Hofmann, C., Maetzke, T., Herzog, J., Ward, E., Uknes, S. & Ryals, J., 1994: Induction of systemic acquired disease resistance in plants by chemicals. *Annu. Rev. Phytopathol.* 32: 439-459.

-
- Kindler, S.D., Springer, T.L. & Jensen, K.B., 1995: Detection and characterization of the mechanisms of resistance to Russian wheat aphid (Homoptera: Aphidiae) in tall wheatgrass. *J. Econ. Entomol.* 88: 1503-1509.
- Kogan, M. & Ortman, E.F., 1978: Antixenosis-a new term proposed to define Painter's „nonpreference“ modality of resistance. *ESA Bulletin* 24: 175-176.
- Kogel, K.-H., Beckhove, U., Dreschers, J., Münch, S. & Rommé, Y., 1994: Acquired resistance in barley. *Plant Physiol.* 106: 1269-1277.
- Kramer, T., Gildemacher, B.H., Van Derster, M. & Parlevliet, J.E., 1980: Tolerance of spring barley cultivars to leaf rust, *Puccinia hordei*. *Euphytica* 29: 209-216.
- Krone, C., 1994: Zum Einfluß Induzierter Resistenz auf die 'sink-source'-Beziehungen zwischen Echtem Mehltau und Wintergerste. *Diss. Univ. Hannover*.
- Kúc, J., 1995: Induced systemic resistance – an overview. In: Hammerschmidt, R. & Kúc, J. (Eds.). *Induced resistance to disease in plants*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands: 169-175.
- Lyon, G.D., Reglinski, T. & Newton, A.C., 1995: Novel disease control compounds: the potential to 'immunize' plants against infection. *Plant Pathol.* 44: 407-427.
- Martos, A., Givovich, A. & Niemeyer, H.M., 1992: Effect of DIMBOA, an aphid resistance factor in wheat, on the aphid predator *Eriopis connexa* Germar (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Chem. Ecol.* 18: 469-479.
- Mauch-Mani, B. & Métraux, J.-P., 1998: Salicylic acid and systemic acquired resistance to pathogen attack. *Ann. Botany* 82: 535-540.
- McCloud, E.S. & Baldwin, I.T., 1997: Herbivory and caterpillar regurgitans amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but not nicotine in *Nicotiana sylvestris*. *Planta* 203: 430-435.
- McIntyre, J.L., Dodds, J.A. & Hare, J.D., 1981: Effects of localized infections of *Nicotiana tabacum* by tobacco mosaic virus on systemic resistance against diverse pathogens and an insect. *Phytopathol.* 71: 297-301.
- Mussel, H., 1980: Tolerance to disease. In: Horsfall, J.G. & Cowling, E.B. (Eds.). *Plant Disease*. Academic press Vol. V: 39-52.
- Reese, J.C., Schwenke, J.R., Lamont, P.S. & Zehr, D.D., 1994: Importance and quantification of plant tolerance in crop pest management programs for aphids: greenbug resistance in sorghum. *J. Agric. Entomol.* 11: 255-270.

-
- Röse, U.S.R., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H., 1998: Specificity of systemically released cotton volatiles as attractants for specialist and generalist parasitic wasps. *J. Chem. Ecol.* 24: 303-319.
- Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M., 1994: Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Tree* 9: 145-148.
- Saile, H., 1999: Vergleichende Untersuchungen zu Wirkmechanismen Induzierter Resistenz in zwei Wintergerstensorten gegenüber *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* (Em. Marchal). Diss. Univ. Hannover.
- Schlegel, H.G., 1985: Allgemeine Mikrobiologie. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Schneider, S. & Ullrich, W.R., 1994: Differential induction of resistance and enhanced enzyme activities in cucumber and tobacco caused by treatment with various abiotic and biotic inducers. *Physiol. Molec. Plant Pathol.* 45: 291-304.
- Schönbeck, F., Dehne, H.-W. & Beicht, W., 1980: Untersuchungen zur Aktivierung unspezifischer Resistenzmechanismen in Pflanzen. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 87: 654-666.
- Schönbeck, F., Dehne, H.-W. & Balder, H., 1982: Zur Wirksamkeit induzierter Resistenz unter praktischen Anbaubedingungen. I. Echter Mehltau an Reben, Gurken und Weizen. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 89: 177-184.
- Schweizer, P., Gees, R. & Moesinger, E., 1993: Effect of jasmonic acid on the barley (*Hordeum vulgare* L.) / Powdery mildew (*Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*) interaction. In: Fritig, B. & Legrand, M. (Eds.). Mechanisms of plant defense responses. Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 351.
- Schweizer, P., Schlagenhauf, E., Schaffrath, U. & Dudler, R., 1999: Different patterns of host genes are induced in rice by *Pseudomonas syringae*, a biological inducer of resistance, and the chemical inducer benzothiadiazole (BTH). *Europ. J. Plant Pathol.* 105: 659-665.
- Seidel, P., 1996: Pflanzliche Toleranz gegenüber Streß – eine ungenutzte Reserve im Pflanzenschutz. *Nachr. Bl. dt. PflSchutzdienst* 48: 52-59.
- Siegrist, J., Mühlenbeck, S. & Buchenauer, H., 1998: Cultured parsley cells, a model system for the rapid testing of abiotic and natural substances as inducers of systemic acquired resistance. *Physiol. Molec. Plant Pathol.* 53: 223-238.
- Stadnik, M.J. & Buchenauer, H., 1999: Accumulation of autofluorogenic compounds at the penetration site of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* is associated with both benzothiadiazole-induced and quantitative resistance of wheat. *J. Phytopathol.* 147: 615-622.

Steiner, U., 1990: Charakterisierung der biologisch aktiven Komponenten des Resistenz induzierenden Kulturfiltrates von *Bacillus subtilis*. Mitt. a. d. Biol. Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft 266: 292.

Steiner, U. & Schönbeck, F., 1995: Induced resistance in monocots. In: Hammerschmidt, R. & Kúc, J. (Eds.). Induced resistance to disease in plants, Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 86-110.

Stout, M.J., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S. & Bostock, R.M., 1999: Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. Physiol. Molec. Plant Pathol. 54: 115-130.

Thaler, J.S., 1999a: Induced resistance in agricultural crops: Effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. Environ. Entomol. 28: 30-37.

Thaler, J.S., 1999b: Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. Nature 399: 686-688.

Thaler, J.S., Stout, M.J., Karban, R. & Duffey, S.S., 1996: Exogenous jasmonates stimulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. J. Chem. Ecol. 22: 1767-1781.

Thaler, J.S., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S. & Bostock, R.M., 1999: Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. J. Chem. Ecol. 25: 1597-1609.

Trehwella, K.E., Leather, S.R. & Day, K.R., 1997: Insect induced resistance in lodgepole pine: effects on two pine feeding insects. J. Appl. Entomol. 121: 129-136.

Trumble, J.T., Kolodny-Hirsch, D.M. & Ting, I.P., 1993: Plant compensation for arthropod herbivory. Annu. Rev. Entomol. 38: 93-119.

Unger, L.M. & Quisenberry, S.S., 1997: Categorization of six wheat plant introduction lines for resistance to the Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae). J. Econ. Entomol. 90: 1408-1413.

Velozo, J.A., Alvarez, R.I., Wächter, G.A., Timmermann, B.N. & Corcuera, L.J., 1999: Increase in gramine content in barley infested by the aphid *Schizaphis graminum* R. Phytochemistry, 52: 1059-1061.

Wittmann, J., 1995: Möglichkeiten und Wirkungsweisen einer Toleranzinduktion gegen Schaderreger. Diss. Univ. Hannover.

Wittmann, J. & Schönbeck, F., 1996: Studies of tolerance induction in wheat infested with powdery mildew or aphids. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 103: 300-309.

Wool, D. & Hales, D.F., 1996: Previous infestation affects recolonization of cotton by *Aphis gossypii*: Induced resistance or plant damage? *Phytoparasitica* 24: 39-48.

Zadoks, J.C., Chang, T.T. & Konzak, C.F., 1974: A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.* 14: 415-421.

Zehnder, G.W., Yao, C., Murphy, J.F., Sikora, E.R., Kloepper, J.W., Schuster, D.J. & Polston, J.E., 1999: Microbe-induced resistance against pathogens and herbivores: evidence of effectiveness in agriculture. In: Agrawal, A.A., Tuzun, S. & Bent, E. (Eds.). *Induced plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, Ecology and Agriculture*. American Phytopathological Society Press, St. Paul Minnesota: 335-355.

9. Anhang

Tab.A.1: Einfluß der Induktion (B50, Bion[®]) und des Aphidenbefalls auf die Seneszenz von Weizenpflanzen der Sorte 'Remus' gemessen anhand des Vergilbungsgrades des Fahnenblattes und des obersten Internodiums zum Zeitpunkt der Gelbreife (EC83) unter Freilandbedingungen in den Jahren 1997 und 1998 ($\bar{x} \pm S.E.$).

Versuch	1997			1998		
		Vergilbung [%]			Vergilbung [%]	
	n	Fahnenblatt	oberstes Internodium	n	Fahnenblatt	oberstes Internodium
befallsfrei, unbehandelt	36	91,1 ± 2,6	82,1 ± 3,4	12	82,5 ± 6,3	88,0 ± 2,7
befallsfrei, induziert; B50	36	89,6 ± 3,1	83,3 ± 4,0	12	93,7 ± 2,8	91,0 ± 3,0
befallsfrei induziert; Bion [®]	36	85,8 ± 3,0	80,0 ± 3,9	12	93,7 ± 3,4	85,6 ± 4,7
Aphidenbefall, unbehandelt	36	93,6 ± 1,9	80,4 ± 3,3	12	90,8 ± 4,3	86,0 ± 6,1
Aphidenbefall, induziert; B50	36	93,7 ± 1,9	85,3 ± 2,8	12	91,0 ± 2,5	88,8 ± 2,9
Aphidenbefall, induziert; Bion [®]	36	88,8 ± 3,0	76,9 ± 4,4	12	95,4 ± 1,5	91,9 ± 2,4

(Kruskal-Wallis-Test und U-Test, Korrektur nach Bonferroni, $p < 0,003$)

Tab.A.2: Blattlausindizes und Aphidentrockenmassen auf den unbehandelten und induzierten (B50, Bion[®]) Weizenähren (Kornproben), die für die Stickstoff- und Stärkebestimmung ausgewählt wurden ($\bar{x} \pm S.E.$; $n_{1997} = 30$, $n_{1998} = 28-30$).

Versuch	Kornproben		Ährenproben (EC61)
	1997 Aphidenindex <i>S. avenae</i> Ähre	1998 Aphidenindex <i>S. avenae</i> Ähre	1998 Aphiden- trockenmasse [mg]
unbehandelt	476,4 ± 45,2	130,0 ± 17,6	0,71 ± 0,08
induziert; B50	389,3 ± 32,7	107,9 ± 18,3	0,63 ± 0,05
induziert; Bion [®]	474,8 ± 33,0	107,8 ± 19,7	0,78 ± 0,05

(Scheffé, $p < 0,05$)

Tab.A.3: Beziehung zwischen der Intensität des Aphidenbefalls (*S. avenae*) gemessen als Aphidentrockenmasse und der befallsbedingten Reduktion im Frischgewicht der Pflanzen (Versuch 1-2: Schadphase 7 Tage; Versuch 3-5: Schadphase 7 und 14 Tage).

	Schadphase	Regressionsgleichungen		
<u>Versuch 1</u> (n = 8)				
unbehandelt	7 d	$0,0028x + 0,046$	$r^2 = 0,001$	$p = 0,969$
induziert; B50	7 d	$0,0073x + 0,028$	$r^2 = 0,005$	$p = 0,865$
<u>Versuch 2</u> (n = 14)				
unbehandelt	7 d	$-0,0707x + 0,248$	$r^2 = 0,471$	$p = 0,007$
induziert, B50	7 d	$-0,0094x + 0,0947$	$r^2 = 0,004$	$p = 0,581$
<u>Versuch 3</u> (n = 10)				
unbehandelt	7 d	$-0,0439x + 0,2092$	$r^2 = 0,072$	$p = 0,454$
	14 d	$0,0287x + 0,0529$	$r^2 = 0,061$	$p = 0,491$
induziert; B50	7 d	$0,0056x + 0,1010$	$r^2 = 0,001$	$p = 0,936$
	14 d	$0,0501x - 0,2345$	$r^2 = 0,212$	$p = 0,181$
<u>Versuch 4</u> (n = 9)				
unbehandelt	7 d	$-0,0505x + 0,2362$	$r^2 = 0,156$	$p = 0,293$
	14 d	$-0,0517x + 0,6512$	$r^2 = 0,187$	$p = 0,244$
induziert; Bion®	7 d	$0,0095x + 0,0443$	$r^2 = 0,0074$	$p = 0,826$
	14 d	$-0,0323x - 0,4544$	$r^2 = 0,0556$	$p = 0,542$
<u>Versuch 5</u> (n = 7)				
unbehandelt	7 d	$-0,0942x - 0,4166$	$r^2 = 0,188$	$p = 0,331$
	14 d	$-0,1663x + 1,3041$	$r^2 = 0,626$	$p = 0,034$
induziert; Bion®	7 d	$0,0138x + 0,0076$	$r^2 = 0,014$	$p = 0,799$
	14 d	$0,0159x + 0,0930$	$r^2 = 0,022$	$p = 0,750$

Tab.A.4: Trockengewichte aphidenfreier Weizenpflanzen der Sorten 'Remus', 'Kalistos' und 'Kanzler', 19 und 26 Tage nach Aussaat der Pflanzen ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; n = 40, TG = Trockengewicht).

Versuch	Versuch 1		Versuch 2	
	19	26	19	26
Tage nach der Aussaat	TG [g]	TG [g]	TG [g]	TG [g]
'Remus'	0,077 ± 0,002 c	0,151 ± 0,004 b	0,060 ± 0,002 c	0,132 ± 0,004 b
'Kalistos'	0,101 ± 0,003 a	0,184 ± 0,004 a	0,084 ± 0,001 a	0,197 ± 0,007 a
'Kanzler'	0,081 ± 0,003 b	0,163 ± 0,004 b	0,070 ± 0,001 b	0,149 ± 0,004 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab.A.5: Beziehung zwischen der Intensität des Aphidenbefalls (*S. avenae*) gemessen als Aphidentröcknungsmasse [mg] und der befallsbedingten Reduktion im Frischgewicht der Pflanzen, nach einer Schadphase von 7 und 14 Tagen (n = 10).

	Schadphase	Regressionsgleichungen		
<u>Versuch 1</u>				
'Remus'	7 d	0,125x – 0,351	$r^2 = 0,379$	$p = 0,058$
	14 d	0,066x – 0,211	$r^2 = 0,027$	$p = 0,648$
'Kalistos'	7 d	0,052x – 0,157	$r^2 = 0,012$	$p = 0,766$
	14 d	-0,111x + 0,693	$r^2 = 0,195$	$p = 0,202$
'Kanzler'	7 d	0,026x - 0,077	$r^2 = 0,011$	$p = 0,773$
	14 d	-0,036x + 0,311	$r^2 = 0,025$	$p = 0,661$
<u>Versuch 2</u>				
'Remus'	7 d	-0,062x + 0,200	$r^2 = 0,116$	$p = 0,337$
	14 d	-0,006x + 0,111	$r^2 = 0,005$	$p = 0,850$
'Kalistos'	7 d	0,008x + 0,006	$r^2 = 0,011$	$p = 0,770$
	14 d	-0,040x + 0,418	$r^2 = 0,065$	$p = 0,479$
'Kanzler'	7 d	-0,025x + 0,148	$r^2 = 0,117$	$p = 0,334$
	14 d	0,036x – 0,004	$r^2 = 0,087$	$p = 0,410$

Tab.A.6: Entwicklungszeit, Adultgewicht und „relative Wachstumsrate“ (RGR) apterer Imagines von *S. avenae* auf Pflanzen der Sommerweizensorte ‘Remus’ und den Winterweizensorten ‘Orestis’ und ‘Kanzler’ ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; RGR nach Howard & Dixon, 1995).

	n	L ₁ -Gewicht [mg]	Entwicklungszeit [d]	Adultgewicht [mg]	RGR
Versuch 1					
‘Remus’	34	0,056 ± 0,002 a	8,47 ± 0,12 a	1,09 ± 0,06 a	0,353 ± 0,009 a
‘Orestis’	36	0,056 ± 0,002 a	8,75 ± 0,09 a	0,76 ± 0,04 b	0,297 ± 0,008 b
‘Kanzler’	36	0,059 ± 0,002 a	8,44 ± 0,11 a	0,74 ± 0,05 b	0,296 ± 0,009 b
Versuch 2					
‘Remus’	34	0,062 ± 0,003 ab	7,41 ± 0,10 a	1,26 ± 0,04 a	0,410 ± 0,008 a
‘Orestis’	29	0,055 ± 0,003 b	7,69 ± 0,12 a	1,05 ± 0,06 b	0,386 ± 0,014 ab
‘Kanzler’	31	0,068 ± 0,004 a	7,58 ± 0,13 a	0,99 ± 0,05 b	0,357 ± 0,009 b

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede innerhalb eines Versuches (Scheffé, $p < 0,05$).

Tab.A.7: Praereproduktionszeit, effektive Fruchtbarkeit und „intrinsic rate of natural increase“ (r_m -Wert) apterer Imagines von *S. avenae* auf Pflanzen der Sommerweizensorte ‘Remus’ und den Winterweizensorten ‘Orestis’ und ‘Kanzler’ ($\bar{x} \pm \text{S.E.}$; r_m -Wert nach Wyatt & White, 1977).

	n	Praereproduktionszeit [d]	effektive Fruchtbarkeit M _d [n]	r_m -Wert
Versuch 1				
‘Remus’	29	9,10 ± 0,14 a	30,48 ± 1,28 a	0,277 ± 0,006 a
‘Orestis’	34	9,24 ± 0,10 a	24,50 ± 0,86 b	0,254 ± 0,003 b
‘Kanzler’	34	9,15 ± 0,14 a	23,50 ± 1,08 b	0,252 ± 0,007 b
Versuch 2				
‘Remus’	32	8,22 ± 0,13 a	33,13 ± 1,00 a	0,314 ± 0,004 a
‘Orestis’	27	8,30 ± 0,13 a	26,30 ± 1,40 b	0,285 ± 0,009 b
‘Kanzler’	31	8,20 ± 0,09 a	28,10 ± 1,33 b	0,295 ± 0,008 ab

Verschiedene Buchstaben in einer Spalte kennzeichnen signifikante Unterschiede innerhalb eines Versuches (Scheffé, $p < 0,05$).

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. H.-M. Poehling für die Ermöglichung der Arbeit und die mir jederzeit gewährte Unterstützung.

Herrn Prof. Dr. H. Lehmann danke ich herzlich für die Übernahme des Korreferates.

Weiterhin möchte ich mich bei Herrn Dr. H. v. Alten und Herrn Dr. C. Borgemeister für ihre Hilfsbereitschaft und die wertvollen Anregungen bedanken.

Ganz herzlich bedanke ich mich bei Simone Arndt, Sabrina Goerlich, Sonja Hellwig, Tanja Iken, Katharina Raupach, Sonja Scheinhütte, Jennifer und Stephanie für ihre tatkräftige, zuverlässige und flexible Unterstützung.

An dieser Stelle gilt mein Dank auch Herrn Arndt, Frau Breier, Frau Fleischmann, Frau Geisler, Frau Röder und Herrn Seelbinder, die mir stets mit ihrer Hilfe zur Seite standen.

Allen Mitarbeitern des Institutes für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz danke ich für die kollegiale Zusammenarbeit, die Hilfsbereitschaft und die angenehme Arbeitsatmosphäre. Mein besonderer Dank gilt dabei Maxi Fiebig, Andrea Raps, Henrike Saile und Beate Schulte, deren Freundschaft die Zeit in Hannover auszeichnete.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die finanzielle Unterstützung.

Besonders bedanken möchte ich mich an dieser Stelle bei Herrn K. Hofmann sowie meinen Eltern für die vielfältige und liebevolle Unterstützung.

Inhaltsverzeichnis:

1. Einleitung	1
2. Allgemeine Versuchsbedingungen	7
2.1 Induktion	7
2.1.1 Induktoren	7
2.1.2 Induktorapplikation	8
2.2 Pflanzenanzucht und Kulturbedingungen	9
2.2.1 Gewächshausversuche	9
2.3 Schaderreger	9
2.3.1 Aphiden	9
2.3.2 <i>Erysiphe graminis</i> DC f. sp. <i>tritici</i>	10
2.4 Überprüfung der Wirksamkeit der Induktion	10
2.5 Statistische Auswertung	11
3. Einfluß von Induktoren auf die Schadwirkung eines Aphidenbefalls in Weizen - Toleranzeffekte	12
3.1 Einleitung	12
3.2 Material und Methoden	15
3.2.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase	15
3.2.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus	15
3.2.1.2 Ertragsversuche im Freiland	17
3.2.1.3 Statistische Auswertung	24
3.2.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium	24
3.2.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter	25
3.2.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter	27
3.2.2.3 Statistische Auswertung	29
3.3 Ergebnisse	30
3.3.1 Determination der Toleranz in der Ertragsbildungsphase	30
3.3.1.1 Ertragsversuche im Gewächshaus	30
3.3.1.2 Ertragsversuche im Freiland	35
3.3.2 Determination der Toleranz im Jungpflanzenstadium	45
3.3.2.1 Einfluß der Induktion auf vegetative Wachstumsparameter	45
3.3.2.2 Sortenspezifischer Einfluß auf vegetative Wachstumsparameter	53
3.4 Diskussion	56
3.5 Literatur – Toleranzeffekte	72
4. Einfluß von Induktoren auf Wirtswahl und Entwicklung von Getreideaphiden an Weizenpflanzen - Resistenzeffekte	80
4.1 Einleitung	80
4.2 Material und Methoden	83
4.2.1 Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland	84
4.2.1.1 Erfassung der Getreideaphiden	84
4.2.1.2 Erfassung der Mumiendichte	85
4.2.1.3 Statistische Auswertung	85
4.2.2 Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden	

	im Gewächshaus.....	85
4.2.2.1	Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von <i>S. avenae</i>	85
4.2.2.2	Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	87
4.2.2.3	Statistische Auswertung.....	90
4.3	Ergebnisse.....	91
4.3.1	Untersuchungen zur Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Freiland.....	91
4.3.1.1	Erfassung der Getreideaphiden.....	91
4.3.1.2	Erfassung der Mumiendichte.....	94
4.3.2	Untersuchungen zur Wirtswahl und Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	96
4.3.2.1	Einfluß der Induktion auf die Wirtswahl alater Imagines von <i>S. avenae</i>	96
4.3.2.2	Einfluß der Induktion auf die Populationsentwicklung von Getreideaphiden im Gewächshaus.....	98
4.4	Diskussion.....	103
4.5	Literatur.....	112
5.	Einfluß von Induktoren auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizen- pflanzen und auf die Ernährungsphysiologie von <i>S. avenae</i>.....	120
5.1	Einleitung.....	120
5.2	Material und Methoden.....	124
5.2.1	Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite von Weizen – physiologische Toleranzparameter.....	124
5.2.1.1	Einfluß der Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Sink-Organ (jüngstes Blatt) von Weizenpflanzen.....	126
5.2.1.2	Statistische Auswertung.....	129
5.2.2	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von <i>S. avenae</i>	129
5.2.2.1	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von <i>S. avenae</i>	129
5.2.2.2	Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von <i>S. avenae</i>	134
5.2.2.3	Statistische Auswertung.....	135
5.3	Ergebnisse.....	135
5.3.1	Einfluß der Induktion auf primäre Stoffwechselmetabolite – physiologische Toleranzparameter.....	135
5.3.2	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten und die Honigtauexkretion von <i>S. avenae</i>	142
5.3.2.1	Einfluß der Induktion auf das Probe- und Saugverhalten von <i>S. avenae</i>	142
5.3.2.2	Einfluß einer Induktion auf die Kohlenhydrat- und Aminosäurezusammensetzung des Honigtaus von <i>S. avenae</i>	144
5.4	Diskussion.....	147
5.5	Literatur.....	157
6.	Schlußbetrachtung.....	164
7.	Zusammenfassung.....	170
8.	Literatur.....	172
9.	Anhang.....	179

