



Mehltau-befallenes Weizenblatt (mikroskopisch) mit sporulierendem Mehltaupilz. Die vom Pilz gebildeten hochinfektiosen Sporen werden wie Perlen an einer Kette nach Reifung abgeschnürt und können neue Pflanzen befallen.

Die Pflanze wehrt sich selbst

Resistenzaktivierung in Kulturpflanzen

Was für den Menschen seit den ersten erfolgreichen Schutzimpfungen gegen Pocken durch Edward Jenner vor zwei Jahrhunderten selbstverständlich ist, kann auch auf Pflanzen übertragen werden: Schutz gegen Infektionskrankheiten durch Aktivierung natürlicher Abwehrreaktionen. Bei wachsender Weltbevölkerung und weltweit sinkenden Anbauflächen eröffnet das neue Prinzip der systemisch aktivierten Resistenz vielversprechende Perspektiven für einen umweltschonenden und dennoch effektiven Pflanzenschutz.

Karl-Heinz Kogel, Uli Beckhove, Birgit Jarosch, Ralph Hückelhoven, Ruth Schiffer, Katrin Beßer, Gregor Langen und Michael Korell

Wenn Pflanzen von Pilzen, Bakterien oder Viren angegriffen werden, reagieren sie häufig mit der Bildung lokaler Nekrosen, d.h. einem schnellen Absterben des befallenen Gewebebereichs um die Infektionsstelle. Diese Nekrosen können die weitere Entwicklung des Krankheitserregers verhindern. Zusätzlich wird aber auch ein Signalstoff produziert, der die natürlichen Abwehrmechanismen in der gesamten Pflanze aktiviert – ähnlich wie nach einer Impfung. Genau dieser Signalstoff wurde identifiziert und kann in etwas veränderter Form im Pflanzenschutz verwendet werden. Dieses als Resi-

stanzaktivierung oder „systemisch aktivierte Resistenz“ (SAR) bezeichnete Phänomen wird am Institut für Phytopathologie und Angewandte Zoologie des Fachbereichs Agrarwissenschaften und Umweltsicherung mit zell- und molekularbiologischen Methoden untersucht und parallel im Feldanbau mit dem Ziel einer breiten praktischen Anwendung überprüft. Eine Abkehr vom Prinzip der direkten Bekämpfung von Krankheitserregern mit Pestiziden hin zu einer gezielten Aktivierung des natürlichen pflanzlichen Abwehrsystems könnte den Pflanzenschutz revolutionieren.

30 Prozent der Welternte gehen verloren

Trotz großartiger Erfolge der Landwirtschaft in unserem Jahrhundert, wie der Verdopplung der Weizenproduktion seit den sechziger Jahren, hungern heute nach neuesten Erhe-

bungen der Welternährungsorganisation (FAO) weltweit etwa 800 Millionen Menschen. Die Ernährungslage wird sich in Zukunft kaum entschärfen, denn die Bevölkerung wird bis zum Jahre 2050 von heute sechs Milliarden auf etwa zehn Milliarden Menschen zunehmen, die verfügbare Anbaufläche aber bei etwa 1,4 Milliarden Hektar konstant bleiben, wenn nicht – etwa durch Bodenerosion – sogar abnehmen. Im Kontext dieser Zahlen muß zudem bedacht werden, dass trotz intensiver Pflanzenschutzmaßnahmen jährlich noch etwa 30 Prozent der Welternte alleine durch biotische Schadensursachen wie phytopathogene Viren, Bakterien und Pilze, aber auch Unkräuter und tierische Schädlinge wie Insekten verloren gehen (Abbildung 1, [1]). Nach Einschätzung der meisten Fachleute kann eine ausreichende Versorgung nur durch weitere Optimierung traditioneller Pflanzenbauverfahren und Entwicklung qualita-

tiv neuartiger Pflanzenschutzprinzipien gewährleistet werden. Der Resistenzforschung kommt in diesem Bereich eine wesentliche Bedeutung zu, weil die gezielte Nutzung natürlicher Krankheitsresistenzen wesentlich zu einer nachhaltigen, umweltschonenden Landwirtschaft beitragen kann. Unter Phytomedizinern ist der Begriff der „Resistenzaktivierung“ in den Mittelpunkt der Diskussion gerückt: Das zentrale Ziel des Pflanzenschutzes ist nicht die direkte Bekämpfung der Krankheitserreger, sondern ihre Kontrolle über eine Aktivierung des natürlichen pflanzlichen Resistenzpotentials.

Ein chemischer „Pflanzenaktivator“

Bereits zu Beginn unseres Jahrhunderts haben Wissenschaftler bemerkt, dass eine Pflanze, die eine erste Infektion erfolgreich überstanden hat, gegen einen zweiten Befall resistenter ist [2]. Lange Zeit ist dieses Phänomen nicht verstanden und

weitgehend ignoriert worden. Heute weiß man, dass die erhöhte Widerstandsfähigkeit auf einer Aktivierung zellulärer Abwehrsysteme beruht, eine Erkenntnis, die bisher für den praktischen Pflanzenschutz nicht genutzt werden konnte. Krankheitserreger zum Schutz der Pflanzen aufs Feld zu bringen, birgt das große Risiko, die Pflanzen zu schädigen und folglich Ertrag und Qualität der Ernte zu gefährden. Neuerdings ist es aber gelungen, den natürlichen Prozeß der Resistenzaktivierung mit Hilfe moderner Wirkstoffe zu simulieren: Statt mit einem Pathogen wird die Pflanze präventiv mit einem sogenannten chemischen „Pflanzenaktivator“ behandelt. Daraus entwickelte sich das neue Pflanzenschutzprinzip der „systemisch aktivierten Resistenz“ (SAR), das 1996 mit der Markteinführung von Bion®, einem nach diesem Prinzip arbeitenden Wirkstoff der Firma Novartis, zunächst in

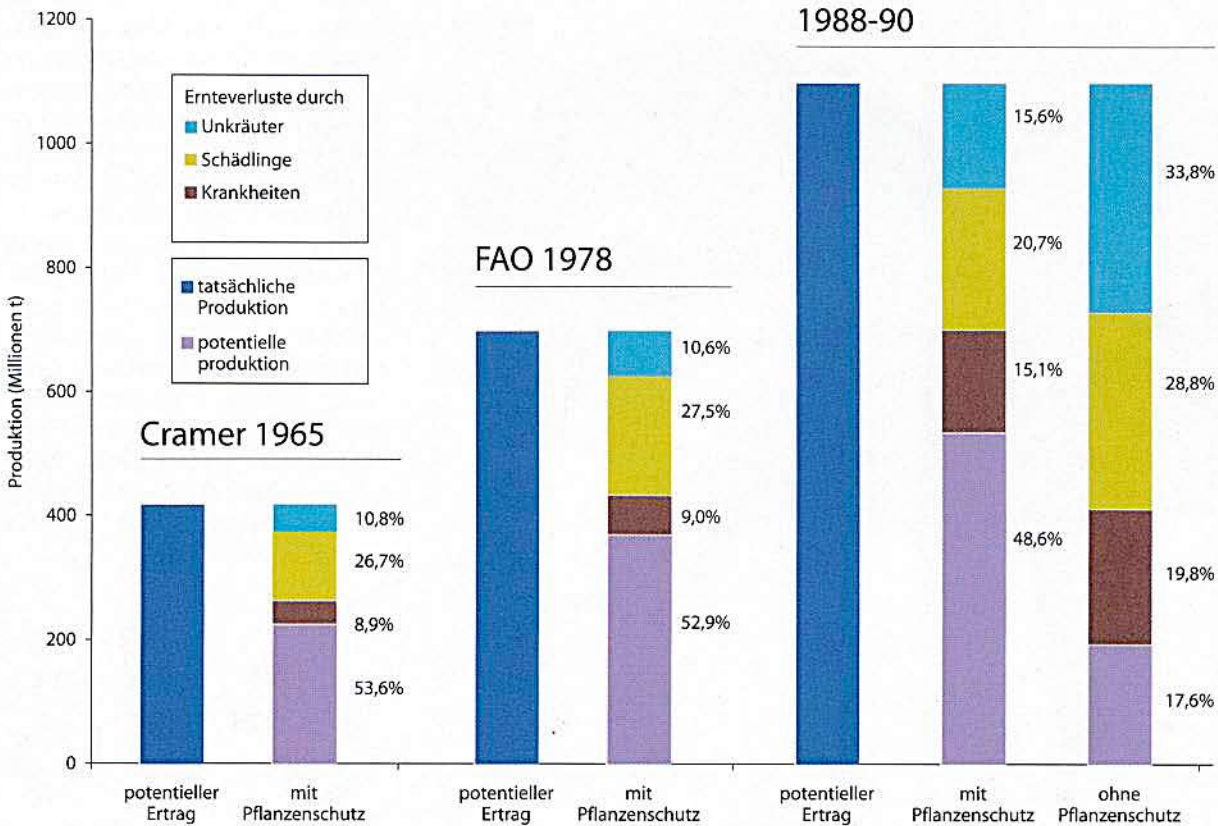


Abbildung 1: Die Bedeutung des Pflanzenschutzes am Beispiel Reis: Der potentielle Ernteertrag wird aufgrund von Ernteverlusten durch Unkräuter, Schädlinge und Krankheitserreger im engeren Sinn (Viren, Bakterien, Mikropilze) niemals erreicht. Zwar ist die tatsächliche Produktion in den letzten 25 Jahren erheblich gestiegen, die Verlustraten jedoch

liegen trotz erheblicher Anstrengungen im Pflanzenschutz – heute wie in den sechziger Jahren – bei etwa 50 Prozent der potentiellen Produktion. Ohne Pflanzenschutz ist Reisanbau praktisch unmöglich (Verlustrate über 80 Prozent). Bei den meisten Kulturpflanzen liegt die Verlustrate trotz Pflanzenschutz bei etwa 30 Prozent.

Deutschland und der Schweiz realisiert wurde [3]. Ähnlich wie nach „biologischer Aktivierung“ mit abgeschwächten Krankheitserregern wird durch die Behandlung von Pflanzen mit diesem Wirkstoff ein breiter und – besonders vorteilhaft – ein langandauernder Schutz gegen phytopathogene Viren, Bakterien und Pilze erzielt [4]. Zum Verständnis des Prinzips ist zu bedenken, dass die Substanzen selbst keine direkte toxische Aktivität gegen die Krankheitserreger zeigen. Die Wirkung entfaltet sich über den pflanz-

lichen Stoffwechsel, was auch die vergleichsweise niedrige Aufwandmenge von 30 Gramm (!) pro Hektar erklärt. Gerade dieser Aspekt macht das Prinzip auch aus ökologischer Sicht für den Kulturpflanzenbau besonders interessant.

Salicylsäure vollbringt Wunder

Eine Schlüsselfunktion bei der Entwicklung der neuen SAR-Technologie hatte die Aufklärung der Bedeutung von Salicylsäure für die Krankheitsresistenz von Pflanzen. Der breiten Öffentlichkeit ist diese

Substanz in etwas abgeänderter Form als „Aspirin“ zur Linderung von Kopfschmerzen oder zur Prophylaxe gegen Herzinfarkt bekannt. Die Bezeichnung Salicylsäure leitet sich von *Salix* (lat. für Weide) ab, da sie in der Rinde dieses Baumes, die seit alters her als Heilmittel verwendet wird, in besonders großen Mengen vorkommt und daraus erstmalig isoliert wurde. Dass Salicylsäure in Pflanzen eine ganz zentrale Rolle als Signalmolekül bei der Abwehr von Krankheitserregern spielt, ist allerdings eine neue Erkenntnis: Die Fährte dazu wurde in den sechziger Jahren durch Experimente an Tabakpflanzen aufgenommen: Beimpft man ein Blatt dieser Pflanze mit einem Virus, z. B. dem Tabakmosaikvirus, wird die ganze Pflanze nicht nur gegen eine weitere Infektion „immun“, sondern man beobachtet überraschenderweise in der gesamten Pflanze einschließlich nachwachsender Pflanzenteile, also systemisch, eine Akkumulation von Salicylsäure (Abbildung 2). Dieses Phänomen legte die Frage nahe, ob die Substanz tatsächlich die Ursache für die Ausprägung der Krankheitsresistenz ist. Einen schlüssigen Beweis dafür lieferten Experimente mit transgenen Pflanzen, die zusätzlich ein bakterielles Gen für Salicylathydroxylase, ein Salicylsäure-abbauendes Enzym, enthielten: Diese Pflanzen waren nicht mehr in der Lage Salicylsäure anzureichern und konnten als Konsequenz daraus keinen Schutz gegen Krankheiten aufbauen – im Gegenteil, die Pflanzen erwiesen sich als sehr krankheitsanfällig. Eine weitere Beobachtung war in diesem Zusammenhang wichtig: Besprüht man normale

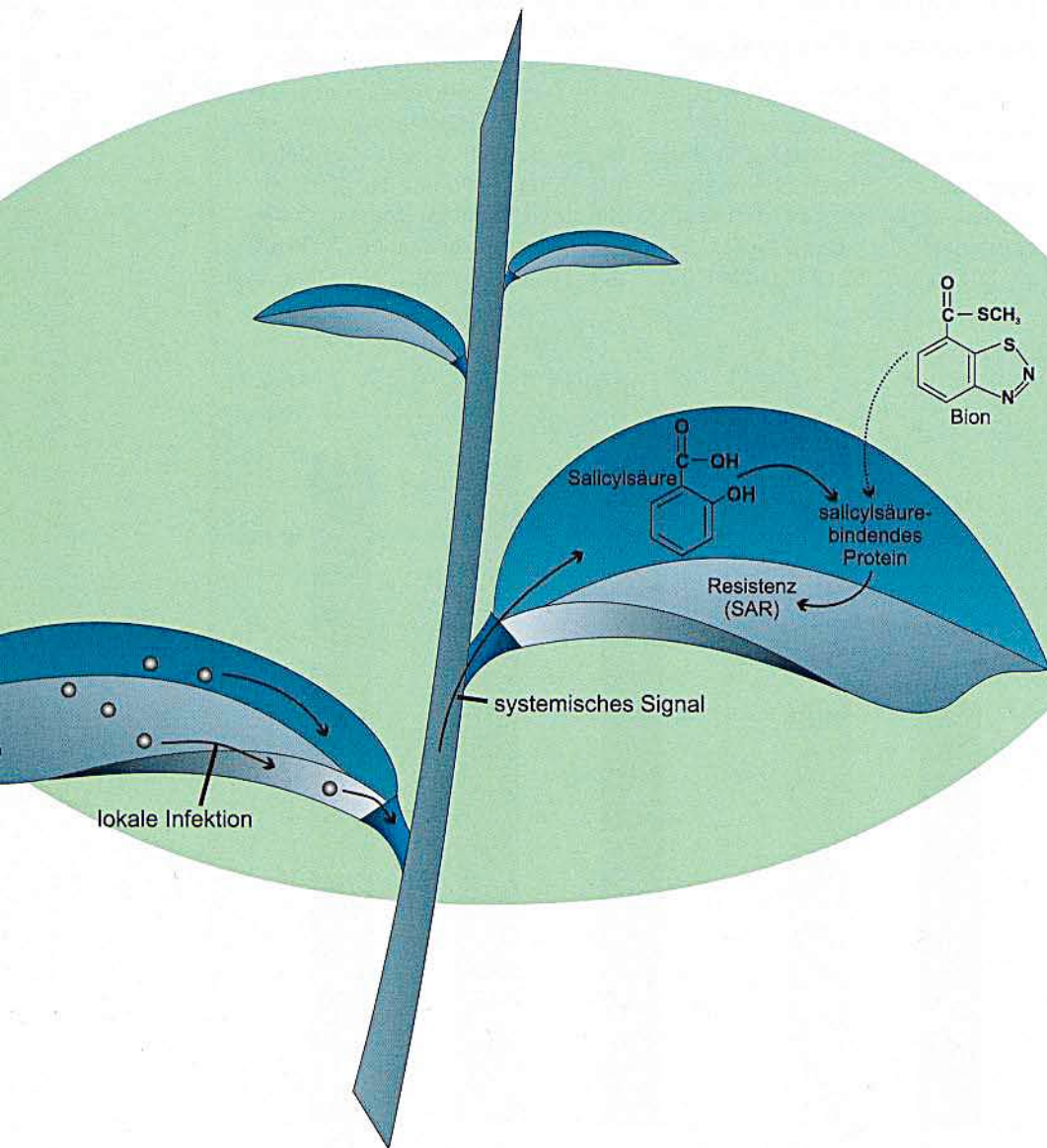


Abbildung 2: Nach einer lokalen Infektion durch einen Mikroorganismus entsteht ein Botenstoff, der in der gesamten Pflanze (systemisch) verbreitet wird und zur verstärkten Bildung von Salicylsäure führt. Salicylsäure seinerseits aktiviert Abwehrprozesse in der Pflanze, die damit insgesamt widerstandsfähiger gegenüber weiteren Infektionen wird. Die Aufklärung des Botenstoffes ist eine der vielen brennenden wissenschaftlichen Fragen, die einer Klärung harren.

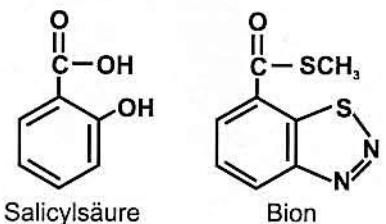


Abbildung 3: Die Salicylsäure ist der natürlich vorkommende „Pflanzenaktivator“, das Bion, ein Benzothiadiazol, ihr synthetisches Pendant, das dieselben Reaktionen in der Pflanze auslösen kann (siehe Abb. 2).

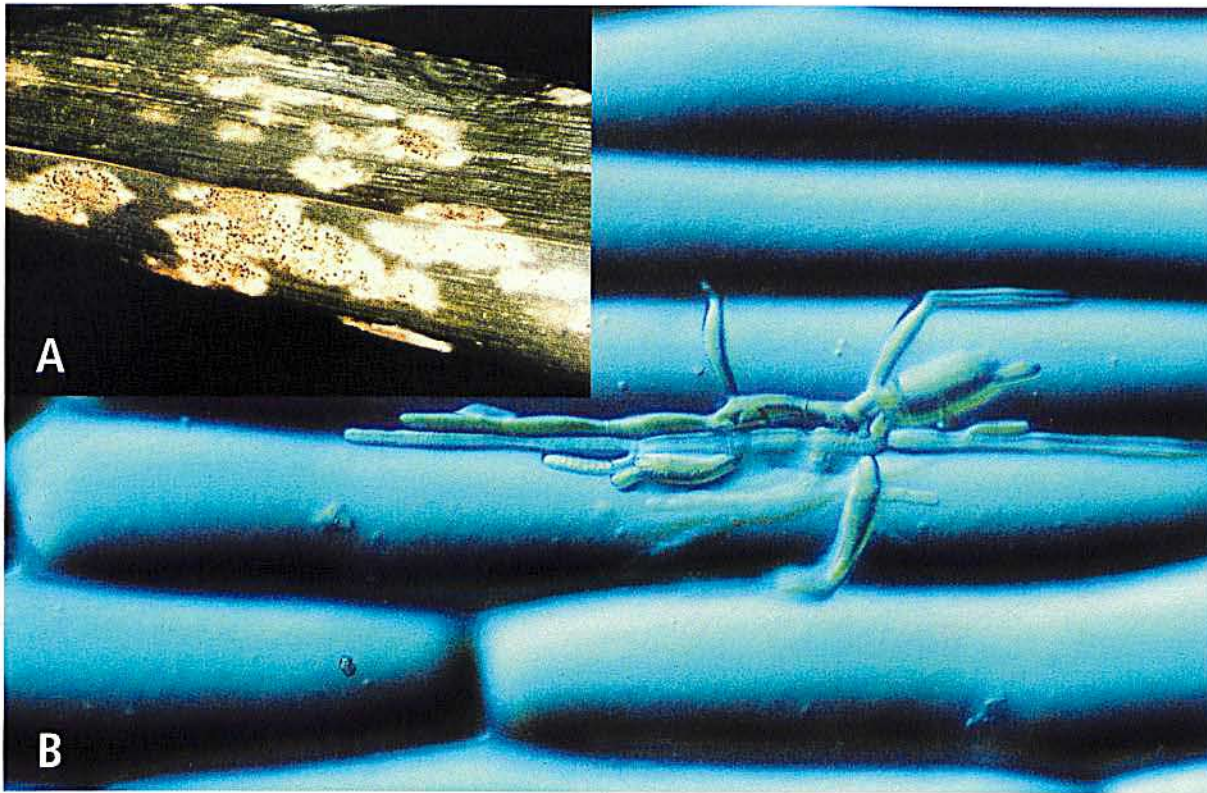


Abbildung 4: Symptome einer Mehltau-Infektion auf einem Weizenblatt. (A) Der weiße Überzug wird von den Hyphen und Sporen des Pilzes gebildet. (B) Diese pilzlichen Strukturen werden unter dem Lichtmikroskop auf dem Hintergrund der Pflanzenzellen gut sichtbar. Deutlich zu sehen ist auch das fingerförmig gelappte Haustorium, das in die Pflanzenzelle eindringt und sich von dieser ernährt.

Pflanzen mit Salicylsäure oder stellt sie in eine Umgebung mit hoher Konzentration an Methylsalicylsäure, einem flüchtigen Derivat der Salicylsäure, erhöht sich ihre Widerstandsfähigkeit – der Befall mit Krankheitserregern wird reduziert. Offensichtlich ist Salicylsäure nicht nur eine Schlüsselsubstanz für die Ausprägung der pflanzlichen Krankheitsresistenz, sondern könnte zusätzlich auch eine Signalfunktion bei der „zwischenpflanzlichen Kommunikation“ haben, denn kranke Pflanzen scheiden ebenfalls Methylsalicylsäure aus. Es ist gut vorstellbar, dass dieses Signal zu einer erhöhten Abwehrbereitschaft im Pflanzenbestand führt.

Wie wirken nun moderne Pflanzenaktivatoren? Wir wissen heute, dass diese Substanzen natürliche Salicylsäure imitieren und denselben

Wirkort haben (Abbildung 2). Die chemische Ähnlichkeit zwischen Salicylsäure und den heute bekannten künstlichen Pflanzenaktivatoren, wie dem kommerziellen Produkt Bion® (chemisch: ein Benzothiadiazol [BTH]) ist evident (Abbildung 3). Chemische Pflanzenaktivatoren simulieren also eine biologische Resi-

**Der Natur abgeschaut:
Pflanzenaktivatoren schützen Pflanzen
auf demselben biochemischen Weg wie
die natürlich vorkommende Salicylsäure**

stanzaktivierung, indem sie selbst die Rolle der Salicylsäure übernehmen. Als Folge werden spezifische Prozesse in Gang gesetzt, die zu einer erfolgreichen Abwehr der Krank-

heitserreger führen. Welche Abwehrmöglichkeiten hat eine Pflanze?

Pflanzliche Abwehrsysteme haben sich im Verlaufe der Evolution entwickelt

Selbst in fachverwandten Kollegenkreisen trifft man heute noch auf ein leichtes Erstaunen, wenn von pflanzlichen „Abwehrsystemen“ gegen Krankheitserreger die Rede ist. Selbstverständlich besitzen Pflanzen kein dem tierischen Immunsystem auch nur ansatzweise vergleichbares Abwehrsystem. Trotzdem sind die pflanzlichen Mechanismen, die sich im Verlaufe der Jahrmillionen

währenden Koevolution im permanenten Kontakt mit unterschiedlichen Mikroorganismen entwickelt haben, äußerst effektiv und weisen zudem eine sehr hohe Spezifität auf.

Prof. Kogel, Jahrgang 1956, studierte an der RWTH Aachen Biologie und Sozialwissenschaften. Nach dem Diplom in Biologie promovierte er von 1981 bis 1984 an der RWTH Aachen über Strategien der Erkennung zwischen Pflanze und ihren Krankheitserregern. Nach dem Studium schloß sich ein 1-jähriger Post-Doc Aufenthalt bei Prof. Sharon am Weizman Institute of Science in Rehovot, Israel, an. Von 1984 bis 1988 war er wissenschaftlicher Angestellter am Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung in Köln-Vogelsang. Nach einer mehrjährigen Unterbrechung der wissenschaftlichen Karriere durch eine Tätigkeit als Patentanwalt habilitierte er an der RWTH Aachen über die biochemischen Mechanismen der Krankheitsentwicklung. Seit Ende 1996 ist Prof. Kogel geschäftsf. Direktor am Institut für Phytopathologie und Angewandte Zoologie (IPAZ) der Universität.

Einen Hinweis darauf gibt z. B. die Tatsache, dass die Atmosphäre über einem Pflanzenbestand große Mengen an unterschiedlichsten Mikroben enthält, die unter normalen Bedingungen keine Gefahr für die Pflanzen darstellen. Nur wenigen Mikroorganismen ist es mittels hochkomplexer Mechanismen gelungen, pflanzliche Schutzbarrieren zu überwinden und damit zu echten Krankheitserregern zu werden. Die Arbeits-

gruppe „Phytopathologie“ hat sich nach meiner Berufung an die Universität Gießen und vorher an der RWTH Aachen sehr intensiv mit diesen Abwehrsystemen beschäftigt. Einige zentrale Aspekte sollen hier an einer agronomisch bedeutsamen Pflanzenkrankheit, dem Getreidemehltau, dargelegt werden (Abbildung 4a und b).

Wenn Krankheitserreger wie der Mehлтаupilz ein Weizenblatt attackieren, beobachtet man häufig, dass

die Pflanze an den Infektionsstellen physikalische und chemische „Barrieren“ aufbaut (Abbildung 5). Der Pilz versucht seinerseits diese Barrieren durch physikalische (Druck) oder biochemische Mittel (Zellwandhydrolysierende Enzyme) zu überwinden. Ob die Pflanze den Angriff erfolgreich abwehren kann, und damit gesund bleibt, hängt davon ab, wer den „molekularen Wettlauf“ gewinnt: Ist der Erreger in der Lage, die induzierten Barrieren zu überwinden, bevor sie „undurchdringbar“ werden, dann kann er sich durch das gesamte Blatt ausbreiten, so dass sichtbare Krankheitssymptome auftreten (siehe Abbildung 4a). Die Situation wird allerdings durch zusätzliche Abwehrmöglichkeiten der Pflanze noch komplexer: Ist die erste physikalische Barriere durchbrochen worden, gelangt der Erreger zwar in das Zellinnere, doch er wird durch einen weiteren sehr effektiven Abwehrmechanismus, dem gezielten, schnellen Absterben der befallenen Pflanzenzelle, daran gehindert, sich vom Zellsaft zu ernähren. In diesem Fall spricht man von einem „programmierten“ oder „hypersensitiven Zelltod“ (Abbildung 6). Ein wahrhaft altruistisches Verhalten der einzelnen Zellen im Blattgewebe: Eine Zelle opfert sich, um den Gesamtorganismus zu retten! Noch effektiver wird die pflanzliche Abwehrreaktion dadurch, dass Barrierebildung und „programmierter Zelltod“ durch chemische Abwehrkomponenten ergänzt werden. In den der Infektionsstelle benachbarten Zellen werden zum Beispiel niedermolekulare antimikrobielle Substanzen, genannt Phytoalexine, gebildet. Außerdem kann man eine verstärkte Aktivierung von pflanzlichen „Abwehr“-Genen und in der Konsequenz eine Anhäufung von entsprechenden „Abwehr“-Proteinen nachweisen. So beobachtet man häufig die Bildung der Enzyme Chitinase und Glukanase, die in der Lage sind, Pilzhyphe zu zersetzen. (Abbildung 7).

Pflanzen haben also offensichtlich sehr effektive molekulare Mechanismen entwickelt, um sich gegen eindringende Krankheitserreger zu wehren. Die nach dem Prinzip der SAR arbeitenden modernen Pflanzenaktivatoren nutzen dieses natürliche

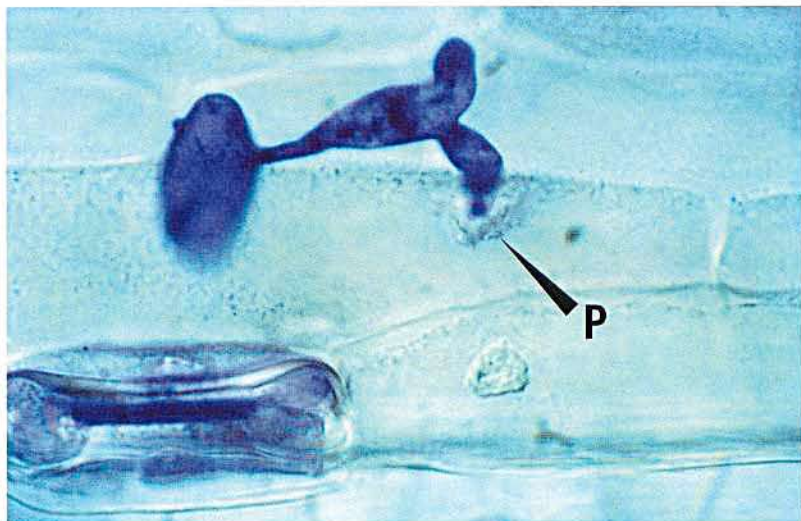


Abbildung 5: Falls eine Pflanze mit einem „Pflanzenaktivator“ wie dem Bion behandelt wird, kann der Mehлтаupilz nicht mehr in die Pflanzenzellen eindringen. Schnell hat die Pflanze dann an der attackierten Stelle einen undurchdringbaren Zellwandpfropfen (Papille: P) aus Kohlenhydraten und Lignin gebildet.

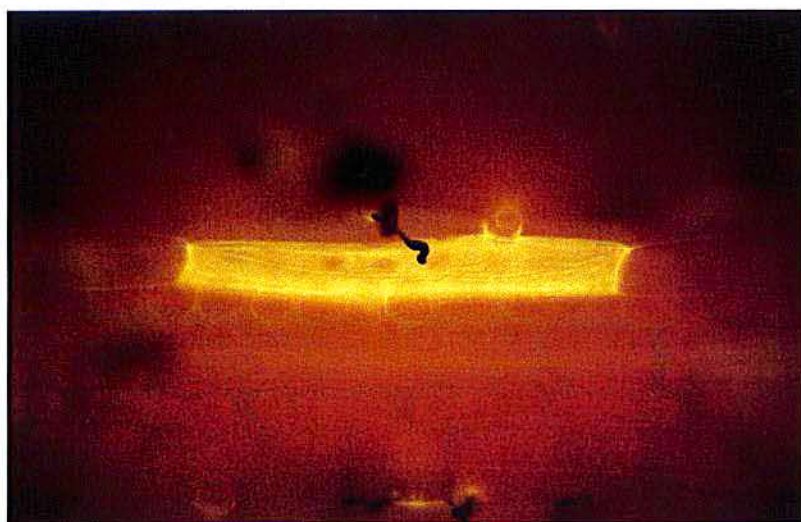


Abbildung 6: Hypersensitiver Zelltod einer Pflanzenzelle nach Angriff durch den Mehлтаupilz: Die attackierte Zelle (gelb) stirbt wenige Minuten nach Kontakt mit dem Pilz ab und verhindert dadurch, dass ihr Zellsaft von dem Mikroorganismus als Nahrungsquelle genutzt werden kann.

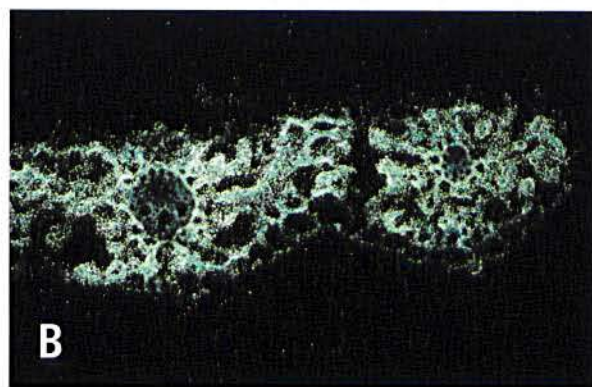
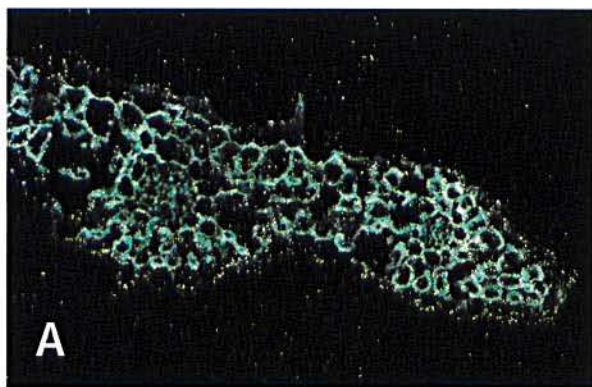


Abbildung 7: Mikroskopischer Nachweis der „Aktivität“ von Genen an einem Weizenblatt-Querschnitt vor (A) und nach Behandlung (B) mit dem Pflanzenaktivator Bion. Hier wurde die sogenannte „in situ Hybridisierungsmethode“ verwendet. Weiße „Körner“ deuten auf die Aktivität des Abwehrgens „Chitinase“ hin, dessen Produkt Pilzhyphe n wände zersetzen kann.

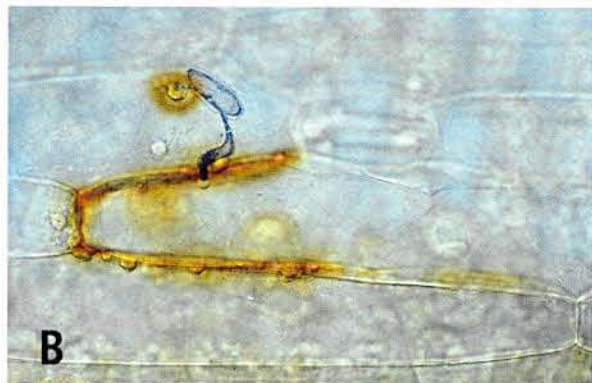


Abbildung 8: Massive Bildung von Sauerstoffradikalen an Mehltau-Infektionsstellen von Blättern, die vorher mit Pflanzenaktivator behandelt wurden. (A) Bildung von $O_2^{\bullet -}$ (blaue Körnung) an der Kontaktstelle zwischen Zellmembran und pilzlicher Infektionshyph e führt in der Folge zu Zelltod. (B) Bildung von H_2O_2 (braune Körnung) an der Infektionsstelle führt zu einer Zellwandverstärkung (Pfropfenbildung).

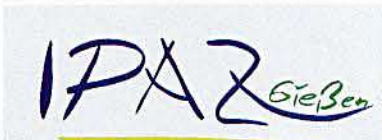
Abwehrpotential, indem sie quantitativ verstärkend auf Barrierebildung, „programmierten Zelltod“ und Anhäufung antimikrobieller Proteine wirken. Aus phytomedizinischer Sicht von größter Bedeutung ist die Frage, wie diese molekularen Abwehrmechanismen in den einzelnen Zellen gesteuert werden.

Reaktive Sauerstoffspezies als Signale für Zelltod

Abwehr von potentiellen Pathogenen ist eine essentielle Eigenschaft des lebenden Organismus. Die Forschung in diesem Bereich ist auch

deshalb besonders interessant, weil hier eine Schnittstelle zwischen Phytomedizin und der modernen Humanmedizin besteht. Ein gutes Beispiel, wie wir Pflanzenwissenschaftler von unseren Kollegen lernen konnten, ist die Aufklärung von molekularen Prozessen beim Auslösen des „programmierten Zelltods“. Wie in speziellen Abwehrzellen des Immunsystems der Säuger spielen auch bei Pflanzen reaktive Sauerstoffmoleküle wie das Superoxidradikal ($O_2^{\bullet -}$) oder Wasserstoffperoxid (H_2O_2) eine wichtige Rolle. Diese kurzlebigen, in großen Mengen für

Zellen toxische Verbindungen werden nach Behandlung der Pflanze mit Pflanzenaktivatoren sehr schnell verstärkt gebildet. Beim Überschreiten einer bestimmten Schwellenwertkonzentration wird der Zelltod wahrscheinlich über eine Zellmembranschädigung herbeigeführt. Die Anhäufung von Sauerstoffradikalen konnte mit Hilfe eines Spezialmikroskops gerade in den Getreidezellen nachgewiesen werden, die vom Mehltaupilz attackiert worden waren (Abbildung 8a und b, [5]). Heute wissen wir, dass Sauerstoffradikale nicht nur die Auslöser für Zell-



www.uni-giessen.de/~gh1009/ipaz/home.htm

tod sind. H_2O_2 , zum Beispiel, dient auch als Substrat für spezielle Enzyme, die am Aufbau der oben beschriebenen Barrieren beteiligt sind. Diese Enzyme haben die Aufgabe, freie Proteine in der pflanzlichen Zellwand zu vernetzen.

Perspektive für eine interdisziplinäre Resistenzforschung

Die Ergebnisse der Grundlagenforschung geben Anlaß zur Hoffnung, dass die SAR als ein effektives Pflanzenschutzprinzip etabliert werden kann und traditionelle Pflanzenschutzverfahren optimal ergänzt. Der Einsatz der SAR ist aus phytomedizinischer Sicht vor allem bei den Pflanzenkrankheiten angezeigt, die sich heute einer Kontrolle durch bekannte Technologien weitgehend entziehen. Dies betrifft z.B. einige ökonomisch bedeutsame virale und bakterielle Erkrankungen unserer Kulturpflanzen. Nach den ersten Erfahrungen im praktischen Feldanbau liegt ein Problem derzeit darin, dass Pflanzenaktivatoren gegenüber einigen Erregern noch nicht so effektiv wie moderne Fungizide wirken. Neuere Erkenntnisse zeigen, dass die Effektivität der Wirkstoffe stark durch die Umwelt beeinflusst wird. Welche Faktoren dies genau sind, ist bisher jedoch nicht bekannt. Wenig erstaunlich ist, dass zudem genetische Faktoren auf die Wirksamkeit des neuen Pflanzenschutzprinzips Einfluß nehmen. So werden einige Getreidesorten erheblich stärker aktiviert als andere. Um das Ziel einer breiten Anwendung der neuen Technologie im Agrobereich zu erreichen, bedarf es eines interdisziplinären Forschungsansatzes, der sich den ernährungsphysiologischen, bodenbiologischen, klimati-

schen und genetischen Einflußfaktoren der SAR widmen sollte.

Diesen Fragestellungen wird sich auch eine interdisziplinäre Arbeitsgruppe im neuen Interdisziplinären Forschungszentrum für Umweltsicherung (IFZ) der Universität annehmen. Der Vorteil des Standortes Giessen liegt in der Möglichkeit, die hier traditionell starke Seite der angewandten Agrarwissenschaften mit jüngst entwickelten biochemischen und molekularbiologischen Ansätzen zu befruchten. Damit ergibt sich die in der Bundesrepublik Deutschland einzigartige Möglichkeit, eine agronomisch äußerst relevante Fragestellung gebündelt an einem Hochschulort von den spezifischen Laborexperimenten bis zur unabhängigen Prüfung im Feldanbau zu bearbeiten. •

LITERATUR

- [1] Oerke E-C (1994) Estimated crop losses due to pathogens, animal pests and weeds. In: Crop Production and Crop Protection, Amsterdam: Elsevier, eds: Oerke, Dehne, Schönbeck, Weber, pp 72-741.
- [2] Cester K S (1933) The problem of acquired physiological immunity in plants. Quarterly Review of Biology 8, 275-324.
- [3] Görlach J, Volrath S, Knauf-Beiter G, Hengy G, Beckhove U, Kogel KH, 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.
- [4] Sticher L, Mauch-Mani B, Métraux JP (1997) Systemic acquired resistance 35, 235-270.
- [5] Hückelhoven R, Kogel KH (1998) Tissue-specific superoxide generation at interaction sites in resistant and susceptible near-isogenic barley lines attacked by the powdery mildew fungus (*Erysiphe graminis* f.sp. *hordei*). MPMI 11, 292-300.

JUSTUS-LIEBIG-
UNIVERSITÄT
GIESSEN



Prof. Dr. Karl-Heinz Kogel

Institut für Phytopathologie und
Angewandte Zoologie
Ludwigstraße 23
35390 Giessen
Telefon (0641) 99-374 90
Fax (0641) 99-374 99