

Institut für Pflanzenkrankheiten
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

**Pflanzenmorphologische und -physiologische Untersuchungen zur Toleranz in der
Wirt-Parasit-Interaktion *Beta vulgaris* - *Heterodera schachtii***

Inaugural-Dissertation

zur
Erlangung des Grades
Doktor der Agrarwissenschaften
(Dr. agr.)
der
Hohen Landwirtschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Bonn

vorgelegt am 29.07.2004

von

Katherine Gierth

aus

Straßburg, Frankreich

Referent: Prof. Dr. R. A. Sikora

Koreferent: Prof. Dr. J. Léon

Tag der mündlichen Prüfung: 12.11.2004

Diese Dissertation ist auf dem Hochschulschriftenserver der ULB Bonn

http://hss.ulb.uni-bonn.de/dis_online elektronisch publiziert

Veröffentlichung: 2005

Morphological and physiological studies of tolerance in sugar beet to the cyst nematode *Heterodera schachtii*

Tolerance is the ability of a host genotype to withstand or recover from the damaging effects of nematode attack and yield well. Resistance describes the effects of host genes to restrict or prevent nematode multiplication in a host species. To investigate the underlying mechanisms of tolerance three cultivars of sugar beet were chosen, 'Penta' (intolerant), 'Nematop' (tolerant) and Stru1915 (tolerant). Greenhouse experiments with increasing densities of *Heterodera schachtii* were conducted and growth of roots was measured with a rootscanner. This method allows screening for tolerance on young plants within the first 6 - 8 weeks. Following nematode attack, total root length and number of lateral and fine roots were much higher for the tolerant cultivars 'Nematop' and Stru1915 than for the intolerant cultivar 'Penta'. Furthermore tolerant sugar beets showed a better compensatory root growth, rooted deeper and had a more branched root system. Under nematode attack tolerant plants developed more lateral and fine roots allowing them to remove more water and nutrients from soil. Histological studies showed severe damages of the root tissues of intolerant plants after nematode attack. The syncytia were extended reaching into the vascular system thus interfering with water and nutrient uptake. The syncytia of tolerant and resistant sugar beets were restricted to the outer layer of the cortical cells far away from vascular system. Regarding physiological mechanisms, no correlation between tolerance and photosynthesis was found. All sugar beet cultivars showed high rates of photosynthesis independent from high or low initial nematode densities. Nematode infested intolerant plants showed alterations of the primary metabolism. Glucose concentration increased compared to sucrose in intolerant sugar beets but remained unchanged in tolerant plants. Glutamic acid revealed to be unsuitable for assessing tolerance, i. e. tolerant sugar beets yielded well despite low contents of glutamic acid in leaves similar to those found in intolerant sugar beets.

Recherches morphologiques et physiologiques sur la tolérance de l'hôte *Beta vulgaris* face au parasite *Heterodera schachtii*

La tolérance décrit la capacité du génome d'une variété de plante de moins souffrir de l'attaque des nématodes et de donner des rendements satisfaisants même en sol infesté, tandis que les gènes de résistance permettent aux plantes de culture d'empêcher la multiplication des nématodes. Des recherches sur la tolérance ont été conduites sur trois variétés de betterave sucrière, 'Penta' (intolérante), 'Nematop' (tolérante) et Stru1915 (tolérante). Des essais sous serre avec différentes densités de *Heterodera schachtii* et l'emploi du scanner pour mesurer le développement des racines ont permis d'établir une nouvelle méthode de sélection des plantes tolérantes dès les premières semaines de la pousse. Surtout la longueur des racines et le nombre de racines latérales avaient augmenté chez les plantes des variétés tolérantes 'Nematop' et Stru1915 suivant l'attaque de *Heterodera schachtii* par rapport aux plantes de la variété intolérante 'Penta'. En plus les betteraves sucrières tolérantes développaient une meilleure pousse compensatoire et avaient des racines plus profondes et plus branchues, ce qui leur permettait de retirer plus d'eau et de nutriment du sol. Des recherches anatomiques ont montrées les dommages causés aux tissus de la racine des plantes intolérantes par l'attaque des nématodes. Les syncytia remplissaient de vastes espaces de la racine et s'étendaient jusqu'à l'intérieur des conduits fasciculaires. Par contre les syncytia des plantes tolérantes et résistantes n'occupaient que des tissus à l'extérieur du cortex loin de la stèle. En regardant la physiologie, aucune corrélation na pu être établie entre la tolérance et la photosynthèse. Toutes les variétés de betterave sucrière avaient des taux élevés de photosynthèse indépendamment des densités des nématodes dans le sol. En revanche le métabolisme des plantes intolérantes montrait des anomalies après l'attaque de *Heterodera schachtii*. Les plantes intolérantes avaient des taux de glucose plus élevés comparé aux taux de saccharose que les plantes intolérantes. Les taux des plantes tolérantes restaient inchangés. L'acide glutamique s'est révélé inapte pour caractériser la tolérance. Les betteraves sucrières gardaient des rendements satisfaisants malgré des taux d'acide glutamique peu élevés dans les feuilles comme ceux des plantes intolérantes.

Pflanzenmorphologische und -physiologische Untersuchungen zur Toleranz in der Wirt-Parasit-Interaktion *Beta vulgaris* - *Heterodera schachtii*

Als Toleranz bezeichnet man die Eigenschaft von Kulturpflanzen auch bei Nematodenbefall stabile und sichere Erträge zu produzieren im Gegensatz zu empfindlichen Pflanzen. Dagegen beschreibt die Resistenz die Fähigkeit einer Kulturpflanze, die Vermehrung der Schaderreger zu verhindern. In der vorliegenden Arbeit wurde Toleranz an den Zuckerrübensorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) untersucht. Topfversuche mit steigenden *Heterodera schachtii*-Dichten und der Einsatz des Wurzelscanners zur Erfassung verschiedener Wurzelparameter erwiesen sich als ein neues, geeignetes Screeningverfahren für Toleranz bei Jungpflanzen. Es zeigte sich, dass insbesondere die Gesamtwurzellänge und die Anzahl von Seiten- und Feinwurzeln nach Befall mit *H. schachtii* bei der toleranten Sorte 'Nematop' bzw. der Hybride Stru1915 deutlich erhöht war gegenüber der empfindlichen Sorte 'Penta'. Festgestellt wurde ferner, dass tolerante Zuckerrüben über ein besseres Kompensationswachstum verfügten sowie den Boden intensiver und tiefer zu durchwurzeln und somit Wasser und Nährstoffe besser aufnehmen konnten. Histologische Untersuchungen zeigten, dass Nematodenbefall an der Zuckerrübenwurzel bei den empfindlichen Pflanzen schwere Schäden im Wurzelgewebe verursacht. Ausgedehnte Syncytien füllen stellenweise das Leitbündel vollständig aus. Demgegenüber wurden bei toleranten und resistenten Zuckerrüben die Syncytien bevorzugt am äußeren Rand der Wurzelrinde angelegt, so dass die Leitgefäße in ihrer Funktion unbeeinträchtigt blieben. Es zeigte sich kein Zusammenhang zwischen Toleranz und der Leistungsfähigkeit der Photosynthese. Alle Zuckerrübenkultivare wiesen bei niedrigen und hohen Ausgangsbefallsdichten eine hohe Nettophotosynthese auf. Untersuchungen zum Primärstoffwechsel der Zuckerrübenpflanzen bei *H. schachtii*-Befall zeigten, dass bei empfindlichen Pflanzen der Kohlenhydrathaushalt durch den *H. schachtii*-Befall verändert wird. Die Glucosegehalte waren im Verhältnis zu den Saccharosegehalten erhöht. Demgegenüber zeigten tolerante Pflanzen einen ungestörten Kohlenhydratstoffwechsel. Der Glutaminsäuregehalt eignete sich nicht zur Charakterisierung von Toleranz. Tolerante Rüben bleiben ertragsstabil, obwohl sie ähnlich wie empfindliche Rüben bei *H. schachtii*-Befall reduzierte Glutaminsäuregehalte in den Blättern aufwiesen.

INHALTSVERZEICHNIS

Abkürzungsverzeichnis	III
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	7
2.1 <i>Beta vulgaris</i>	7
2.2 <i>Heterodera schachtii</i>	7
2.2.1 Herkunft und Zucht	7
2.2.2 Zystenextraktion und Larvengewinnung	7
2.2.3 Inokulation	8
2.3 Pflanzenmorphologische Untersuchungen	8
2.3.1 Jungpflanzenwachstum	8
2.3.2 Einfluss steigender Nematodendichten	9
2.3.3 Durchwurzelungstiefe	10
2.3.4 Kompensationswachstum	11
2.3.5 Lichtmikroskopie	12
2.3.5.1 Untersuchungen 4 Tage nach Inokulation mit <i>Heterodera schachtii</i>	12
2.3.5.2 Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit <i>Heterodera schachtii</i>	13
2.4 Pflanzenphysiologische Untersuchungen	16
2.4.1 Glucose/Saccharose-Verhältnis	16
2.4.2 Glutaminsäure	18
2.4.3 Photosynthese	19
2.4.3.1 Messungen im Freiland	19
2.4.3.2 Messungen im Gewächshaus	20
2.4.3.3 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Freiland	20
2.4.3.4 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Gewächshaus	21
2.5 Statistik	21

3 Ergebnisse	22
3.1 Pflanzenmorphologische Untersuchungen	22
3.1.1 Jungpflanzenwachstum	22
3.1.2 Einfluss steigender Nematodendichten	34
3.1.3 Durchwurzelungstiefe	42
3.1.4 Kompensationswachstum	47
3.1.5 Lichtmikroskopie	52
3.1.5.1 Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation mit <i>Heterodera schachtii</i>	52
3.1.5.2 Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit <i>Heterodera schachtii</i>	54
3.2 Pflanzenphysiologische Untersuchungen	57
3.2.1 Glucose/Saccharose-Verhältnis	57
3.2.2 Glutaminsäure	64
3.2.3 Photosynthese	66
3.2.3.1 Messungen im Freiland	66
3.2.3.2 Messungen im Gewächshaus	68
3.2.3.3 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Freiland	70
3.2.3.4 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Gewächshaus	72
4 Diskussion	74
5 Zusammenfassung	90
6 Literaturverzeichnis	93
7 Anhang	102

Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
ADP	Adenosindiphosphat
ATP	Adenosintriphosphat
E+L	Eier und Larven
FG	Frischgewicht
h	Stunde (engl.: hour)
INT	Jodnitrotetrazoliumchlorid
J_{CO_2}	Netto-CO ₂ -Aufnahme
$J_{CO_2} \text{ max}$	Netto-CO ₂ -Aufnahme bei Lichtsättigung
L ₂	infektiöses 2. Larvenstadium von <i>Heterodera schachtii</i>
MgSO ₄	Magnesiumsulfat
µl	Mikroliter
mM	Millimolarität
mmol	Millimol
µmol	Mikromol
N	Stickstoff
NAD ⁺	Nicotinamid-adenin-dinucleotid (oxidierte Form)
NADH	Nicotinamid-adenin-dinucleotid (reduzierte Form)
NADP ⁺	Nicotinamid-adenin-dinucleotid-phosphat (oxidierte Form)
NADPH	Nicotinamid-adenin-dinucleotid-phosphat (reduzierte Form)
nm	Nanometer
NPK	Dreinährstoffdünger, der Stickstoff, Phosphat, Kalium enthält
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung (engl.: photosynthetic active radiation)
P _f	Endpopulation (engl.: final population)
P _i	Ausgangspopulation (engl.: initial population)
rF	relative Luftfeuchte
rpm	Umdrehungen pro Minute (engl.: rotations per minute)
Tab.	Tabelle
UV	ultraviolettes Licht
ZnCl ₂	Zinkchlorid
∅	Durchmesser
ρ	Dichte

1 Einleitung

Der Rübenzystennematode *Heterodera schachtii* Schmidt verursacht schwere Schäden im Zuckerrübenanbau. Neben Zuckerrüben werden auch Senf, Raps, Kohl und zahlreiche weitere Pflanzen aus der Familie der Chenopodiaceen und der Brassicaceen von *H. schachtii* befallen. Etwa 80 % der Arten aus diesen Familien sind Wirtspflanzen für diesen Wurzelparasiten. Im Zuckerrübenanbau ist *H. schachtii* einer der bedeutendsten Schaderreger mit Ertragsverlusten unter mitteleuropäischen Bedingungen von bis zu 25 % (SCHLANG 1991).

H. schachtii hat eine hohe Vermehrungsrate mit etwa 300 Eiern pro Zyste und 2 - 3 Generationen pro Jahr (RASKI 1950). Typische Symptome *H. schachtii*-befallener Zuckerrüben sind welkende Blätter, eine beinig wachsende schlecht entwickelte Rübe, mit einem starken Wurzelbart an Fein- und Seitenwurzeln. Die eingedrungenen L₂-Larven des Rübenzystennematoden initiieren die Bildung eines Syncytiums in den Wurzeln, was den interzellulären und den vasculären Transport von Wasser und Nährstoffen behindert (BLEVEZACHEO & ZACHEO 1987, WYSS 1997). Bei Wasserstress können befallene Pflanzen den Wasserverlust durch Transpiration schlechter kompensieren als befallsfreie Pflanzen.

Eine chemische Bekämpfung der Nematoden mit Bodenentseuchungsmitteln ist wegen ökotoxikologischer und humanmedizinischer Bedenken in Deutschland nicht mehr zugelassen. Eine gute Reduzierung der Nematodenpopulation kann durch eine weite Fruchtfolge mit mindestens 4 Jahren Anbaupause von Wirtspflanzen erzielt werden.

In engen Zuckerrübenfruchtfolgen stellt der Anbau resistenter Zwischenfrüchte heute das gängigste biologische Bekämpfungsverfahren dar. Resistente Zwischenfrüchte reduzieren den *H. schachtii*-Besatz um ca. 80 % und tragen somit zur Ertragssicherung in engen Fruchtfolgen bei. Weite Fruchtfolgen sind häufig aus wirtschaftlichen Gründen nicht tragbar (STEUDEL et al. 1989).

Mit den seit Ende der 90er Jahre verfügbaren nematodenresistenten Zuckerrübensorten steht eine weitere Bekämpfungsmöglichkeit dieses Schaderregers zur Verfügung. Der Begriff Resistenz bezeichnet die Fähigkeit eines Wirtsgenoms, die Nematodenvermehrung einzuschränken bzw. zu verhindern (COOK & EVANS 1987, TRUDGILL 1991).

Das Gegenteil von Resistenz ist Anfälligkeit. Ob sich eine Sorte anfällig oder resistent erweist, wird in einem standardisierten Resistenzprüfungsverfahren ermittelt. Die Entscheidung orientiert sich an der Nematodenvermehrung (MÜLLER 1989).

Resistenzen gegenüber Nematoden wurden in allen 4 Sektionen (Vulgares, Corollinae, Nanae, Procumbentes) der Gattung *Beta* gefunden. Eine Resistenz gegenüber *H. schachtii* war nur in den drei Arten der Sektion Procumbentes (*B. procumbens*, *B. patellaris*, *B. webbiana*) zu finden (JUNG & WRICKE 1987). Die Nematodenresistenz aus *B. procumbens* wurde durch Hybridisierung auf das Zuckerrübengenom übertragen (SAVITSKY 1975). SAVITSKY gelang 1978 erstmalig die Züchtung einer diploiden Hybride, welche zusätzlich zum Kulturrübengenom den resistenztragenden Chromosomenabschnitt aus der Wildrübe *B. procumbens* enthielt. Die Resistenz ist monogen und wird dominant vererbt (KLEINE et al. 1997). Heute stehen mindestens zwei qualitativ verschiedene Resistenzgene aus *Beta procumbens* zur Verfügung, die als Hs1^{pro-1} bzw. Hs2^{pro-7} bezeichnet werden (LANGE et al. 1993). Untersuchungen zur näheren Charakterisierung dieser Gene mit Hilfe von vier Pathotypen haben zu der Annahme geführt, dass außer dem für die Züchtung bisher verwendeten Resistenzgen Hs1^{pro-1} auf Chromosom 7 von *Beta procumbens* noch das Gen Hs2^{pro-7} liegt. Hs2^{pro-7} deckt einen anderen Virulenzbereich ab (MÜLLER 1992). Die aus Wildrüben eingekreuzten Resistenzgene wirken sehr spezifisch und können durch entsprechende Virulenzgene der Nematoden überwunden werden. Es ist abzusehen, dass diese monogenen Resistenzen gegen *Heterodera schachtii* nur begrenzte Zeit genutzt werden können, wenn nicht sorgsam auf ein gutes Resistenzmanagement geachtet wird. Resistente Sorten dürfen in Fruchtfolgen nur bei Bedarf und im Wechsel mit anfälligen angebaut werden, um den Aufbau resistenter *Heterodera schachtii*-Populationen zu verhindern.

Nematodenresistenz allein schützt die Zuckerrüben nicht vor Schaden durch Nematodenbefall, da resistente Pflanzen durch die gleiche Anzahl an Nematoden befallen werden wie anfällige Pflanzen (YU & STEELE 1981, HEIJBOEK et al. 1988, TRUDGILL 1991). Gerade Zuckerrüben reagieren aber sehr empfindlich auf eine Beschädigung der Pfahlwurzel durch Nematodenbefall, da sich aus der Pfahlwurzel die Rübe als Ernteprodukt entwickelt. Im Idealfall würde eine resistente Sorte keinen Schlupfreiz oder keine Anlockung ausüben bzw. eine Einwanderung verhindern und dadurch vollkommen befallsfrei bleiben. Ein solcher Befallsschutz gekoppelt mit Resistenz wurde bisher gegenüber Nematoden nicht festgestellt. Alle in der Gattung *Beta* bisher bekannten Resistenzgene lassen die Einwanderung in die Wurzel zu, was zu einer deutlichen Schädigung der Pflanze führt (MÜLLER

1998). Hinzu kommt, dass sich auch an resistenten Sorten einzelne fertile Weibchen entwickeln.

Während die Resistenz die Nematodenentwicklung und -vermehrung einer Sorte charakterisiert, wird mit Toleranz die Reaktion der Wirtspflanze auf Nematodenbefall beschrieben (COOK & EVANS 1987). Toleranz ist definiert als die Eigenschaft einer Pflanzenart oder -sorte, auf Nematodenbefall nicht oder weniger stark mit Krankheitssymptomen und/oder Ertragsminderungen zu reagieren als eine empfindliche Pflanzenart oder -sorte (HEIJBROEK et al. 1977, MÜLLER 1989, EVANS & HAYDOCK 1990, TRUDGILL 1991, BARKER 1993). An der Ausprägung der Toleranz sind vermutlich mehrere Gene beteiligt (MÜLLER 1998, COOK & EVANS 1987, WALLACE 1987a).

Die Toleranz wird unabhängig von der Resistenz vererbt. Toleranz und Resistenz von Kulturpflanzen gegenüber Nematoden beschreiben zwei unterschiedliche Phänomene, die nicht gekoppelt sein müssen (LAUENSTEIN 1997). Die verschiedenen Kombinationsmöglichkeiten lassen sich anschaulich in einer Vierfeldertafel (Tab. 1) darstellen (TRUDGILL 1991, BARKER 1993).

Tab. 1: Charakterisierung der Wirtspflanze in Abhängigkeit von Ertrag und Nematodenvermehrung

		Ertrag	
		gut	schlecht
Nematodenvermehrung	gut	tolerant & anfällig	empfindlich & anfällig
	schlecht	tolerant & resistent	empfindlich & resistent

Im Gegensatz zu den resistenten Zwischenfrüchten sind Ertrag und Qualität bei den resistenten Zuckerrüben von sehr großer Bedeutung. Deshalb wurde bei der Züchtung darauf geachtet, dass neben der Resistenz keine wertmindernden Eigenschaften aus der Wildrübe in die Kultursorten übertragen werden. Aus Kreuzungen zwischen *Beta vulgaris* und *Beta maritima* konnten tolerante Genotypen selektiert werden (HEIJBROEK et al. 1977).

Aus Rückkreuzungen wurde geschlossen, dass die Toleranz dominant vererbt wird. Die toleranten Linien hatten schmalere Blätter, dickere Blattadern und kleinere Stomata. Bei hoher Strahlungsintensität und hohen Temperaturen schlossen sich die Stomata schneller. Bei mittlerem bis hohem Nematodenbefall übertrafen diese Linien gängige Zuckerrübensorten im Ertrag. Unter befallsfreien Bedingungen fielen ihr Wurzelgewicht und der Ertrag aber geringer aus, es sei denn, die Wasserverfügbarkeit wurde zum limitierenden Faktor (HEIJBROEK et al. 1977).

Während Sorten mit monogen vererbter Resistenz zur Selektion von Pathotypen führen können, ist dies bei Toleranz nicht der Fall. Toleranten Pflanzen reagieren selbst auf Befall mit verschiedenen Nematoden der Gattung *Heterodera* tolerant (BOERMA & HUSSEY 1984). Deswegen sollte in einer Fruchtfolge mit neuen Pflanzensorten darauf geachtet werden, häufig tolerante Sorten nutzen zu können. Für ein gutes Ertragsmanagement sollte nicht in jedem Zuckerrübenjahr auf resistente Sorten zurückgegriffen werden müssen. So wird man den Selektionsdruck verringern, der neue Pathotypen aufkommen lässt (LAUENSTEIN 1997, MÜLLER 1998). Da die meisten Wildarten der Kulturpflanzen tolerant und anfällig sind, sind sie auch geeignete Wirtspflanzen für die jeweiligen Nematoden, mit denen sie vergesellschaftet sind (WALLACE 1987a). Zu beachten bleibt, dass das leistungsfähigere Wurzelsystem der toleranten Wirtspflanze den Nematoden besser vermehrt, so dass die Toleranz nur in Kombination mit einer wirksamen Bekämpfung, sinnvoll einzusetzen wäre (KOENNING et al. 1992). Das Ziel in der Züchtung sind resistente Sorten mit hoher Toleranz.

Manche Nematoden wie die Zystennematoden der Gattungen *Heterodera* und *Globodera* lassen oft nur geringe Krankheitssymptome erkennen. Dabei kann es schwer fallen, zu einem frühen Zeitpunkt des Befalls, eine Aussage über die Toleranzreaktion der Pflanze zu machen, da Toleranz über den relativen Ertrag verschiedener Genotypen unter vergleichbarem Nematodenbefall ausgedrückt wird. Wenn in einem Züchtungsprogramm auf Toleranz gegenüber *Heterodera schachtii* hin selektiert wird, so können in einer frühen Testphase keine aussagefähigen Ertragsversuche realisiert werden, zum einen weil nicht ausreichend Saatgut vorhanden sein wird und zum anderen wegen des hohen Aufwands und der Kosten, die bei Versuchen mit mehreren Varianten entstehen. In der Praxis erfolgt die Bewertung der Leistungsfähigkeit durch Ertragsversuche bei unterschiedlichem Ausgangsbefall (LAUENSTEIN 1997, MÜLLER 1998). Effiziente Testverfahren, mit deren Hilfe Toleranz frühzeitig erkannt werden kann, fehlen.

Toleranz gegenüber pflanzenparasitären Nematoden ist erst ansatzweise untersucht. So beschreiben EVANS & HAYDOCK (1990) und MULDER (1994), dass tolerante Kartoffelpflanzen ein größeres und leistungsfähigeres Wurzelsystem haben. Die Fähigkeit zum Kompensationswachstum, um Mangelstoffe in besonderem Maße aufnehmen zu können, ist ein Mechanismus, der bei Kartoffeln auf Toleranz schließen lässt. Empfindliche Pflanzen mit einer schlechteren Wurzelentwicklung bei Nematodenbefall haben in der Regel einen schwächer entwickelten Spross. Die Größe des Sprosses der Kartoffeln, der vom Wurzelsystem versorgt wird, ist ein Hinweis auf ein gut funktionierendes Wurzelsystem (DALE & BROWN 1998). Weitere Eigenschaften, die auf Toleranz hinweisen, sind die Photosyntheseleistung und die Akkumulation von Trockenmasse. Die Assimilationsleistung empfindlicher Kartoffelpflanzen ist geringer, sie akkumulieren weniger Trockenmasse, der Bedeckungsgrad ist niedriger und die Seneszenz setzt früher ein, was den Ertrag mindert (MULDER 1994, EVANS & HAYDOCK 1990, LAUENSTEIN 1997). Als potentielle Merkmale zur frühen Charakterisierung der Toleranz werden sowohl bei Kartoffeln (EVANS et al. 1975) wie bei Sojabohnen (POSKUTA et al. 1986) die stomatäre Leitfähigkeit, die Photosyntheserate, der Chlorophyllgehalt und der Calciumgehalt im Blatt diskutiert.

Auch eine schnelle Gewebeerneuerung in den geschädigten Wurzelbereichen kann ein wichtiges Merkmal der Toleranz sein. Bei *Heterodera glycines*-befallenen Sojabohnen verhindert sie Sekundärinfektionen im Bereich der Wunden und trägt somit zu einem gesünderen Wurzelsystem bei (BOERMA & HUSSEY 1984). In toleranten Sojabohnen wurde weiterhin beobachtet, dass das Syncytium primär in der Wurzelrinde statt im Zentralzylinder angelegt wurde, so dass Wasser- und Nährstofftransport durch die Wurzel weniger stark beeinflusst waren (JOHNSON et al. 1993). Anfällige und empfindliche Kartoffelsorten hatten nach Befall mit Zystennematoden weiträumige Nekrosen um das Nährzellengewebe herum. Diese Nekrosen traten erst auf, nach dem die Nematoden ihre Entwicklung abgeschlossen hatten. Tolerante Hybride der Kartoffel zeigten zu jedem Zeitpunkt der Nematodenentwicklung nur eine leichte Nekrotisierung um das Nährzellengewebe, aber ein stark wachsendes Kallusgewebe nach Abschluss der Nematodenentwicklung, wenn sich dieser vom Nährzellengewebe löst (EVANS & HAYDOCK 1990, MULDER 1994).

Zu den biochemischen Faktoren, die in Zusammenhang mit Toleranz diskutiert werden, zählt die Abscisinsäure. Abscisinsäure ist ein Pflanzenhormon, dessen Konzentration zunimmt, wenn die Pflanze unter Stress ist. Die proportionale Veränderung der Abscisinsäure-Gehalte zwischen leicht und schwer befallenen Pflanzen war bei toleranten Pflanzen geringer als bei empfindlichen, wie VOLKMAR (1991a) an *H. avenae*-befallenem Weizen beobachtet hat und EVANS & HAYDOCK (1990) von *G. pallida*-befallenen Kartoffeln be-

schreiben. Pflanzen, die eine erhöhte Toleranz gegenüber abiotischem Stress aufwiesen, zeigen eine induzierte Veränderung der 'sink-source' Beziehungen, hin zu einem verstärkten 'sink' und einer höheren Biomassebildung (SEIDEL 1996). Eine erhöhte Toleranz gegenüber biotischem Stress, die sich in dieser induzierten Veränderung der 'sink-source' Beziehungen gezeigt hat, fanden WITTMANN & SCHÖNBECK (1995) an Weizenpflanzen, die von biotrophen Pilzen oder Schadinsekten befallen waren.

Um eine Grundlage zu schaffen, das Phänomen der Toleranz in der Wirt-Parasit-Interaktion *Beta vulgaris* - *Heterodera schachtii* zu einem frühen Zeitpunkt der Pflanzenentwicklung besser zu verstehen, wurden in der vorliegenden Arbeit Fragestellungen zu folgenden Themenkomplexen bearbeitet:

- 1.) Ist die Toleranzreaktion der Zuckerrübe schon zu einem frühen Zeitpunkt der Pflanzenentwicklung erkennbar?
- 2.) Verändert sich die Toleranzreaktion mit steigenden Nematodendichten oder bricht die Toleranz bei zu hoher Schaderregerdichte zusammen?
- 3.) Gibt es morphologische und anatomische Veränderungen in den Wurzeln, die zu Beginn des Parasitierungsverhältnisses erkennbar sind und zeigen die Pflanzen ein Kompensationswachstum?
- 4.) Sind physiologische Veränderungen, wie zum Beispiel bei der photosynthetischen Aktivität und im Primärstoffwechsel zu beobachten?

2 Material und Methoden

2.1 *Beta vulgaris*

Alle Versuche zur Toleranz gegenüber dem Rübenzystemnematoden *H. schachtii* wurden an der Zuckerrübe (*Beta vulgaris* L. var. *altissima* Döll) durchgeführt. Die Zuckerrüben waren im Ertragsversuch auf dem Feld auf ihre Toleranz (oder Empfindlichkeit) gegenüber *H. schachtii* getestet worden. Verwendet wurden die folgenden Sorten bzw. Hybride:

'Penta' (Syngenta Seeds GmbH, Kleve), empfindlich und anfällig

'Nematop' (Syngenta Seeds GmbH, Kleve), tolerant und resistent

Stru1915 (Strube-Diekmann, Sülbeck), tolerant und anfällig

Es wurde jeweils pilliertes Saatgut für alle Versuche verwendet.

2.2 *Heterodera schachtii*

2.2.1 Herkunft und Zucht

Die *H. schachtii*-Population stammte aus den Zuchten des Institutes für Pflanzenkrankheiten der Universität Bonn. Die Vermehrung von *H. schachtii* erfolgte an Winterraps der Sorte 'Akela' (Feldsaaten Freudenberger GmbH & Co. KG, Krefeld) bzw. an Zuckerrüben der Sorte 'Penta'. Der Raps bzw. die Zuckerrüben wurden in Sand angezogen. Zwei Wochen nach der Saat wurden die Sämlinge in 1 l Töpfe mit Sand pikiert. Nach weiteren 2 Wochen wurden die Pflanzen mit 5 ml einer Larvensuspension (1000 L₂-Larven/ml) inokuliert. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode. Sie wurden bei Bedarf gegossen und zweimal die Woche mit 20 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt. Acht bis 10 Wochen nach Nematodeninokulation war die Entwicklung der Nematoden abgeschlossen und aus dem Boden konnten Zysten für die Gewinnung neuer Larven extrahiert werden.

2.2.2 Zystenextraktion und Larvengewinnung

Die Extraktion von *H. schachtii*-Zysten aus dem Boden erfolgte nach der Nasssiebmethode (modifiziert nach HOOPER & EVANS 1993). Der Erdballen mit den Wurzeln einer Raps- pflanze bzw. Zuckerrübe wurden in einem 10 l Eimer mit Wasser aufgeschwemmt und der Überstand sofort über eine Kombination von Analysensieben (Retsch, Haan) mit den Maschenweiten 800 µm und 250 µm geschüttet. Der Vorgang wurde so lange wiederholt, bis keine schwimmenden Partikel mehr im Überstand vorhanden waren. Bestandteile auf dem 800 µm-Sieb wurden verworfen. Auf dem 250 µm-Sieb befanden sich die Zysten zusammen mit weiteren organischen Bestandteilen und Bodenpartikeln. Zur weiteren Auf-

reinigung der Zysten wurde der Rückstand des 250 µm-Siebes mit Hilfe einer Spritzflasche mit gesättigtem MgSO₄ (ρ: 1,28 g/ml) (Merck, Darmstadt) in 100 ml-Reagenzgläser (Ø 2,5 cm) überführt. Die Reagenzgläser wurden mit MgSO₄ bis zum Rand gefüllt. Bei dieser spezifischen Dichte der MgSO₄-Lösung wandern die Zysten nach oben während Bodenpartikel und ein Teil der organischen Substanz absinken. Nach 5 min wurde das obere Drittel des Überstandes mit den schwimmenden Zysten über ein 250 µm-Sieb gegeben und die Zysten sorgsam mit Wasser gewaschen.

Die Gewinnung infektiöser L₂-Larven aus den Zysten erfolgte nach der Siebschalenmethode nach Oostenbrink. Hierzu wurden die *H. schachtii*-Zysten auf ein Sieb (Ø 15 cm) mit Milchfilter verteilt. Das Sieb wurde in eine Plastischale gesetzt und zwecks Schlupfstimulation mit einer 5 mM ZnCl₂-Lösung (WHITNEY & DONEY 1970) angestaut, so dass das Filterpapier gut befeuchtet war. Nach 24 h wurde die ZnCl₂-Lösung durch Wasser ersetzt. Nach 48 h und 72 h wurden das Wasser mit den frisch geschlüpften L₂-Larven über ein 25 µm-Sieb gegeben. Abschließend wurden die L₂-Larven vom Sieb in Leitungswasser überführt und auf die gewünschte Dichte eingestellt. War ein sofortiger Einsatz der *H. schachtii*-Larven im Versuch nicht möglich, wurden diese maximal 7 Tage bei 6°C aufbewahrt.

2.2.3 Inokulation

Für die Inokulation von *H. schachtii*-Larven in den Versuchen wurden die Nematoden auf 1000 Larven/ml eingestellt. Um die gewünschte Inokulumsdichte zu erreichen, wurden entsprechende Mengen der Larvensuspension auf die Bodenoberfläche der Versuchstöpfe pipettiert. Für die Versuche mit unterschiedlichen Nematodendichten wurde die Nematodensuspension auf 200, 400, 600, 800 und 1000 L₂-Larven/ml eingestellt.

2.3 Pflanzenmorphologische Untersuchungen

2.3.1 Jungpflanzenwachstum

In 10 cm Töpfe gefüllt mit 300 ml Sand wurden jeweils 3 Zuckerrübensamen gesät. Der zuerst aufgelaufene Sämling wurde für die Untersuchungen genommen, die übrigen wurden entfernt. Für das Experiment wurden die anfällige und empfindliche Sorte 'Penta', die resistente und tolerante Sorte 'Nematop' und die anfällige und tolerante Hybride Stru1915 verwendet.

Zwei Wochen nach der Aussaat wurden die Versuchspflanzen mit 2400 *H. schachtii*-Larven in 2,4 ml Wasser inokuliert. Die Kontrollpflanzen blieben unbehandelt. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode. Sie wurden bei Bedarf gegossen und zweimal pro Woche mit 10 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

Der Versuch wurde nach 1, 2, 3, 4, 5, 6 und 7 Wochen ausgewertet. Pro Termin und Variante wurden 5 Wiederholungen ausgewertet. Am Auswertungstermin wurde jeweils der Spross von den Wurzeln getrennt und die Wurzeln über einem 1000 µm-Sieb von anhaftendem Sand sauber gewaschen. Das Spross- und Wurzelfrischgewicht wurde bestimmt. Die Wurzeln wurden danach in einer durchsichtigen Plexiglaswanne mit Wasser ausgebreitet, auf einen Flachbettscanner mit Durchlicht gegeben und gescannt. Mit Hilfe der Software WinRhizo Pro (Version 3.10a, Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada) wurden die Gesamtwurzellänge, das Wurzelvolumen, die Wurzeloberfläche, die Anzahl Wurzelspitzen, sowie der durchschnittliche Wurzeldurchmesser ermittelt.

2.3.2 Einfluss steigender Nematodendichten

Die Versuche wurden in Faltschachteln mit Löss durchgeführt. Vor Versuchsbeginn wurde der Löss angefeuchtet und mit Steiner-Lösung (800 ml/10 l Löss) gedüngt und gelagert. Nach zwei Tagen wurde der Löss auf 10 mm gesiebt und in 100 ml fassende Faltschachteln gefüllt. Die Faltschachteln wurden in Kisten aufgestellt. Für jede der zu untersuchenden Nematodendichten von 0, 200, 400, 600, 800 und 1000 *H. schachtii*-Larven wurden 50 Faltschachteln pro Zuckerrübenvariante angelegt. Pro Faltschachtel wurde ein Samen mittig in 0,5 cm Tiefe gesät. Folgende Zuckerrübensorten bzw. -hybride wurden untersucht: 'Penta' (anfällig und empfindlich), 'Nematop' (resistent und tolerant) und Stru1915 (anfällig und tolerant).

Vierzehn Tage nach der Saat wurde 1 cm neben dem Keimling mit einem Pflanzstab ein 1,5 cm tiefes Loch gestochen. In das Loch wurde 1 ml Larvensuspension mit 200, 400, 600, 800 oder 1000 L₂-Larven/ml pipettiert. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode. Sie wurden bei Bedarf gegossen und einmal in der Woche mit 2 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

Sechs Wochen nach Larveninokulation wurde der Versuch ausgewertet. Die Faltschachteln wurden in einen Eimer Wasser gegeben und das Wurzelsystem vorsichtig vom Löss getrennt und gewaschen. Der Spross wurde mit einem Skalpell abgetrennt. Von Spross und Wurzel wurden die Frischgewichte bestimmt. Danach wurden die Wurzeln wie unter 2.3.1 beschrieben gescannt und auf folgende Parameter ausgewertet: Gesamtwurzellänge, Wurzelvolumen, Wurzeloberfläche, Anzahl Wurzelspitzen und durchschnittlicher Wurzeldurchmesser.

2.3.3 Durchwurzelungstiefe

Für die Untersuchung zur Durchwurzelungstiefe wurden Kunststoffrohre von 55 cm Länge und 5 cm Durchmesser in 10 cm Stücke geschnitten, wobei das obere Stück inklusive eines 5 cm hohen Gießrandes 15 cm maß. Die einzelnen Teile wurden wieder mit Paketband zusammen geklebt. Von unten wurden die Rohre mit Fliegengitter verschlossen, damit der Sand nicht durchfiel. Die Rohre wurden bis zu 50 cm Höhe mit Sand gefüllt. Der Sand wurde befeuchtet und nachdem er sich gesetzt hatte, erneut mit Sand auf 50 cm aufgefüllt. Die Kunststoffrohre wurden im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode aufgestellt. Die Pflanzen wurden bei Bedarf gegossen und einmal in der Woche mit 2 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

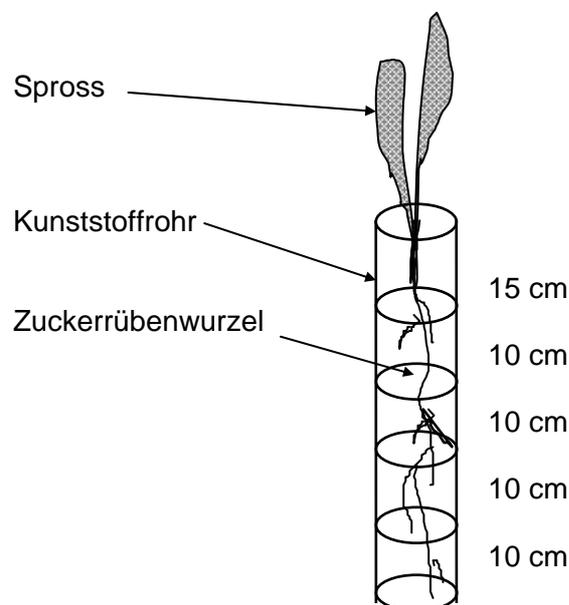


Abb. 1: Aufbau des Kunststoffrohrs für die Kultur von Zuckerrübenpflanzen zur Untersuchung der Durchwurzelungstiefe.

Von den zu untersuchenden Zuckerrübensorten 'Penta' (anfällig und empfindlich), 'Nematop' (resistent und tolerant) und der Hybride Stru1915 (anfällig und tolerant) wurden Samen zum Vorkeimen in Schalen (\varnothing 13 cm) mit Sand gegeben und ins Gewächshaus gestellt. Nach 10 Tagen wurde in jedes Versuchsgefäß ein Sämling pikiert. Pro Sorte bzw. Hybride blieben 10 Zuckerrüben unbehandelt und 10 wurden 7 Tage nach dem Pikieren mit 2000 *H. schachtii*-Larven inokuliert. Hierzu wurden 2 ml der L₂-Larven-Suspension mit 1000 Individuen/ml auf die Bodenoberfläche appliziert.

Sechs Wochen nach Larveninokulation wurde der Versuch ausgewertet. Der Spross wurde mit einem Skalpell abgetrennt. Die mit Paketband zusammengehaltenen Rohrabschnitte wurden mit einem Messer durchtrennt. Aus jedem einzelnen Rohrabschnitt wurden die Wurzeln über einem 1000 μ m-Sieb von anhaftendem Sand sauber gewaschen. Das Spross- und Wurzelfrischgewicht wurde bestimmt. Danach wurden die Wurzeln wie unter 2.3.1 beschrieben gescannt und auf folgende Parameter ausgewertet: Gesamtwurzellänge, Wurzelvolumen, Wurzeloberfläche, Anzahl Wurzelspitzen und durchschnittlicher Wurzelradius.

2.3.4 Kompensationswachstum

Das Kompensationswachstum der Zuckerrüben wurden an den Sorten 'Penta' (anfällig und empfindlich), 'Nematop' (resistent und tolerant) und der Hybride Stru1915 (anfällig und tolerant) untersucht. Die Samen wurden zum Vorkeimen in Schalen in feuchtem Sand ausgelegt. Nach 14 Tagen wurden die Sämlinge möglichst vorsichtig von Sand frei gewaschen. Für jede Sorte wurde von 10 Pflanzen etwa 50 % der Hauptwurzel mit einer Rasierklinge abgetrennt. Diese 10 beschädigten Pflanzen und jeweils 10 unbehandelte Kontrollpflanzen wurden wieder in Töpfe (\varnothing 10 cm) mit Sand eingepflanzt. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode. Sie wurden nach Bedarf gegossen und zweimal die Woche mit 10ml eines zweiprozentigen NPK-Düngers (18 + 14 + 18) gedüngt.

Sechs Wochen nach Behandlung wurde der Versuch ausgewertet. Der Spross wurde von den Wurzeln getrennt. Die Wurzeln wurden über einem 1000 μ m-Sieb von anhaftendem Sand sauber gewaschen. Das Spross- und Wurzelfrischgewicht wurde bestimmt. Danach wurden die Wurzeln wie unter 2.3.1 beschrieben gescannt und folgende Parameter ermittelt: Gesamtwurzellänge, Wurzelvolumen, Wurzeloberfläche, Anzahl Wurzelspitzen und durchschnittlicher Wurzelradius.

2.3.5 Lichtmikroskopie

Es sollte untersucht werden, inwieweit das schlechte Wurzelwachstum der empfindlichen Pflanzen möglicherweise auf eine Nekrosereaktion um die eingedrungenen L₂-Larven herum zurückzuführen ist. Um mit histologischen Methoden die Nekrosereaktionen nach Befall mit *H. schachtii* bei toleranten und empfindlichen Sorten zu untersuchen, wurden Zuckerrübensämlinge 7 Tage nach Inokulation präpariert.

Weiterhin sollte anhand von histologischen Untersuchungen geklärt werden, ob sich die Lage des Syncytiums im Wurzelgewebe toleranter Zuckerrüben von empfindlichen Zuckerrüben unterscheidet. Zu diesem Zweck wurden Untersuchungen an Pflanzen 35 Tage nach Inokulation durchgeführt.

2.3.5.1 Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*

In eine Plastikschiene mit Klarsichtdeckel (20 cm x 10 cm x 5 cm) wurde gefaltetes Keimprüfpapier nach Neeb (Schleicher und Schuell, Dassel) ausgelegt. Jeweils 2 bis 3 Samen wurden in eine Falte gelegt, was 20 Samen pro Prüfpapier entsprach. Das Papier wurde gut befeuchtet. Pro Variante wurde eine Schiene angesetzt. Folgende Sorten bzw. Hybride wurden untersucht 'Penta' (anfällig und empfindlich), 'Nematop' (resistent und tolerant) und Stru1915 (anfällig und tolerant).

Für die so vorgezogenen Sämlinge wurden kleine feuchte Kammern hergestellt, die eine einfache Pflanzenkultur ohne Erde und ohne steriler *in vitro*-Systeme erlauben sollten. So sollte eine erfolgreiche Nematodeninokulation gewährleistet sein, die Ausprägung der Toleranzreaktion nicht durch Sterilkultur und künstliche Nährlösungen beeinträchtigt werden und die mikroskopische Schnitte nicht durch an der Wurzel anhaftende Bodenpartikel beschädigt werden. Als feuchte Kammern wurden Petrischalen in folgender Weise präpariert.

In einer Petrischale (Ø 9 cm) aus Kunststoff (Sarstedt, Nümbrecht) wurden Paraffinpellets (Histosec® von Merck, Darmstadt) bei 56-58°C geschmolzen, bis die Schale randvoll mit Paraffin gefüllt war. Nach dem das Paraffin erkaltet war, konnten mit einem in der Flamme erwärmten Skalpell kleine Blöcke von 1 cm x 1 cm x 1,5 cm ausgeschnitten werden. Mit einer erwärmten Glaspipette wurde ein Loch durch das Blöckchen (Ø 0,3 cm) geschmolzen. Der Block wurde in einer neuen Petrischale (Ø 9 cm) am Boden angeschmolzen, etwa 1,5 cm vom Petrischalenrand entfernt. 10 Tage alte Zuckerrübensämlinge wurden

vorsichtig durch das Loch geschoben. Jede Seite der Wurzel wurde mit einem angefeuchteten Filterpapier (\varnothing 7 cm), (Schleicher und Schuell, Dassel) bedeckt. Die feuchte Kammer wurde mit Gummiringen zusammen gehalten und senkrecht in einer größeren feuchten Kammer im Gewächshaus aufgestellt. Die Wurzeln sollten durch teilweise aufgeklebte schwarze Folie auf den feuchten Kammern möglichst dunkel gehalten werden.

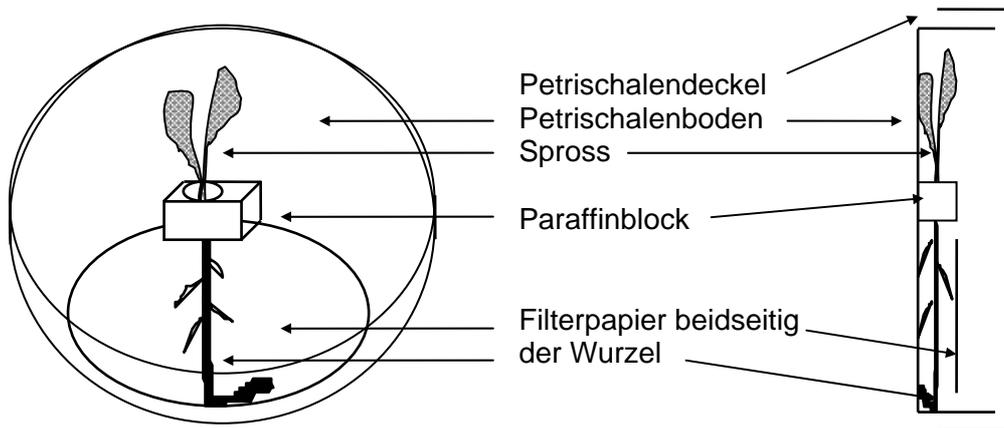


Abb. 2: Aufbau der feuchten Kammern für eine substratfreie Kultur von Zuckerrübensämlingen

Vier Tage später wurden die präparierten Petrischalen geöffnet. Für die Nematodeninokulation wurde 1 ml einer L₂-Larvensuspension mit 1.000 *H. schachtii*-Larven, entlang der Wurzel pipettiert. Nach weiteren 24 h wurden die Petrischalen geschlossen. Alle 2 Tage wurde die Feuchtigkeit des Filterpapiers kontrolliert und bei Bedarf mit Leitungswasser erneut angefeuchtet. Sieben Tage nach Inokulation wurden die Wurzeln der Zuckerrübenpflanzen fixiert und wie unter 2.3.5.2 beschrieben präpariert.

2.3.5.2 Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*

Die Anzucht der Pflanzen und Inokulation mit *H. schachtii* wurde in 100 ml fassende Faltschachteln mit Sand durchgeführt. Die Faltschachteln wurden in Kisten aufgestellt. Pro Faltschachtel wurde ein Samen mittig in 0,5 cm Tiefe gesät. Folgende Zuckerrübensorten bzw. -hybride wurden untersucht: 'Penta' (anfällig und empfindlich), 'Nematop' (resistent und tolerant) und Stru1915 (anfällig und tolerant). Vierzehn Tage nach der Saat wurde 1 cm neben dem Keimling mit einem Pflanzstab ein 1,5 cm tiefes Loch gestochen. In das Loch wurde 1 ml Larvensuspension mit 1000 L₂-Larven/ml pipettiert. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h Photoperiode. Sie wurden bei Bedarf gegossen und einmal in der Woche mit 2 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

Fünf Wochen nach Larveninokulation wurden die Pflanzen aus den Faltschachteln in einen Eimer Wasser gegeben und das Wurzelsystem vorsichtig vom Sand getrennt und gewaschen. Der Spross wurde mit einem Skalpell abgetrennt. Danach wurden die Wurzeln in 2 cm langen Stücken geschnitten, fixiert und präpariert.

Fixieren, Entwässern und Einbetten

Aus den feuchten Kammern wurden die Wurzeln der Zuckerrübensämlinge mit einer Rasierklinge abgeschnitten und in 1,5 cm lange Stücke geteilt. Präpariert wurden für jede zu untersuchende Zuckerrübensorte bzw. -hybride eine *H. schachtii*-befallene Pflanze und eine nicht behandelte Kontrollpflanze. Die Wurzelstücke wurden in AFE (70% Ethanol - 40 % Formaldehyd - Eisessig, im Verhältnis 90 : 5 : 5) (GERLACH 1984) für mindestens 24 h fixiert. Wenn nötig konnten sie darin auch länger bei + 6°C aufbewahrt werden (modifiziert nach BRAUNE et al. 1990, GERLACH 1984).

Entwässert wurden die Proben in 90 % Ethanol für 12 h. Dem Ethanol wurde 0,5 % Eosin gelblich (C.I. Nr. 45380 Merck, Darmstadt) zugesetzt, um die farblosen Wurzeln zum Schluss im trüben Einbettmedium sichtbar machen zu können. Im Anschluss wurde noch zwei mal mit 90 % Ethanol gewaschen. Als Intermedium wurde Terpeneol (Chroma GmbH & CO. KG., Münster) verwendet. Für 12-24 h wurden die Proben mit 90 % Ethanol : Terpeneol im Mischungsverhältnis 2: 1 infiltriert, für 12-24 h mit 90 % Ethanol : Terpeneol, 1: 1 und für 12-24 h mit 90 % Ethanol : Terpeneol, 1: 2. Danach wurden die Objekte zweimal für 24 h in Terpeneol überführt.

Eingebettet wurden die Wurzeln in Histosec[®] (Merck, Darmstadt). Pellets dieses Paraffins wurden in Petrischalen (Ø 7 cm) aus Kunststoff (Sarstedt, Nümbrecht) bei 56-58°C geschmolzen. Vor dem Überführen der Wurzelproben aus dem Terpeneol in das flüssige Paraffin wurden sie im Wasserbad auf 70°C erwärmt. Nach 24 h Stunden Infiltration wurde das Paraffin bei Raumtemperatur erstarrt (modifiziert nach BRAUNE et al. 1990, GERLACH 1984)

Schneiden

Die in Paraffin eingebetteten Zuckerrübenwurzeln wurden auf kleine Holzklötzchen (2 cm x 2 cm x 1 cm) aufgeblickt und mit einer Rasierklinge getrimmt. Mit Hartmetallmessern (Typ C) konnten von den Präparaten am Schlittenmikrotom (R. Jung 15000, Heidelberg) Semidünnschnitte gemacht werden. Die Schnitte wurden auf einem Wasserfilm auf mit Eiweißglycerin (GERLACH 1984) bestrichenen Objektträgern aufgefangen, ausgerichtet und auf dem Strecktisch bei 35-40°C gespreitet. Im Wärmeschrank bei 45-50°C wurden die Schnitte fixiert (BRAUNE et al. 1990).

Entparaffinieren und Färben

Um die Schnitte färben zu können, wurden sie zunächst über eine Alkoholreihe entparaffiniert. Die Waschreihe bestand aus folgenden Schritten, zwei mal Xylol, zwei mal Isopropanol 100 %, wässriges Isopropanol 96 %, 92 %, 80 %, 70 %, 50%, 30 %, Aqua_{reinst.}, jeweils für 1½-2 min. Die Wurzelschnitte wurden 1 h mit einer Übersichtsfärbung behandelt, um eine leichtere und schnellere Auswertung der Schnitte zu ermöglichen. Die Zellwände färbten sich dabei blau, die Tracheen rosa, die Nematoden tiefrot und nekrotische Zellen gelb, grün oder tiefrot. Die Farblösung bestand aus einem Gemisch von 0,5 % Aqua Safranin O (C.I. Nr. 50240, Chroma GmbH & CO. KG., Münster) und 0,5 % Astrablau FM (Chroma GmbH & CO. KG., Münster) in 0,5 % Essigsäure im Verhältnis 1: 5 (GERLACH 1984). Im Anschluss wurden die Objektträger mit Leitungswasser gespült und über die umgekehrte Alkoholwaschreihe in Xylol überführt, bevor die Deckgläser mit Canadabalsam echt (Chroma GmbH & CO. KG., Münster) verschlossen werden konnten.

Auswertung am Lichtmikroskop

Ausgewertet wurden die Dünnschnitte am Lichtmikroskop Leitz DM RB (Leica, Bensheim) im Hellfeld. Die Dokumentation erfolgte mit der Kamera Hitachi /HV-C 20A, deren Bilder digitalisiert und mit Hilfe der Software Diskus (Version 4.20, technisches Büro Hilgers, Königswinter) ausgewertet wurden.

Die lichtmikroskopischen Versuche und Präparationen wurden 5 mal durchgeführt, 3 mal wurden die Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation wiederholt, 2 mal die Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation.

2.4 Pflanzenphysiologische Untersuchungen

2.4.1 Glucose-Saccharose-Verhältnisse

Eine ausgewogene Verteilung der Assimilate ist für eine gute Pflanzenentwicklung unerlässlich. Pflanzenparasitäre Nematoden entziehen über die Bildung eines spezifischen Nährgewebes der Pflanze Assimilate zum Aufbau ihrer eigenen Biomasse. Diese Nematoden-induzierten 'sinks' konkurrieren mit pflanzeigenen 'sinks' wie Blattneubildung, Bildung von Blüten, Samen und Rübenkörper um die Assimilate. Im folgenden wurde untersucht, inwieweit sich die Verteilung verschiedener Zucker nach *H. schachtii*-Befall zwischen empfindlichen und toleranten Zuckerrüben unterscheidet.

Als wichtigste Transportform der Zucker spielt die Saccharose eine bedeutende Rolle im Kohlenhydratstoffwechsel der Pflanzen. Saccharose ist aber auch die Speicherform der Kohlenhydrate im Rübenkörper der Zuckerrüben. Damit ist eine Unterscheidung von Transportform und Speicherform bei der Zuckerrübe nicht möglich. An den beiden Zuckerrübensorten 'Penta' und 'Nematop' bzw. der Hybride Stru1915 wurde 1, 2, 3, 4, 5 und 6 Wochen nach Befall mit *H. schachtii* der Gehalt an den löslichen Kohlenhydraten Glucose und Saccharose im Spross und in der Wurzel gemessen und mit nicht befallenen Zuckerrüben verglichen. Pro Variante und Auswertungstermin wurden 5 Pflanzen ausgewertet.

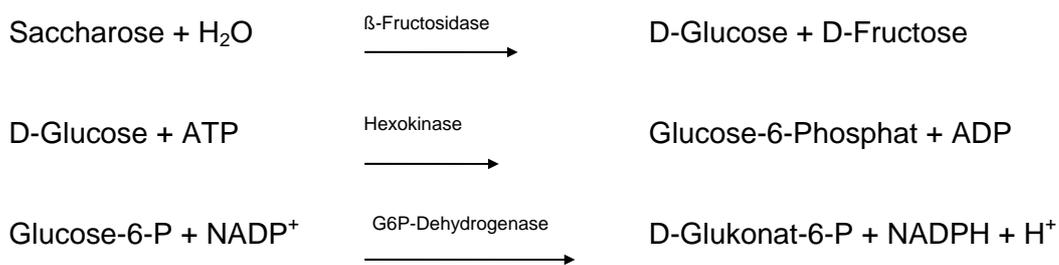
In 10 cm Töpfe mit einem Volumen von 300 ml, die mit angefeuchtetem Sand gefüllt waren, wurden jeweils 3 Zuckerrübensamen gesät. Nach dem Auflaufen wurden die Sämlinge vereinzelt.

Zwei Wochen nach der Aussaat wurden die Versuchspflanzen mit 2400 *H. schachtii*-Larven in 2,4 ml Wasser inokuliert. Die Kontrollpflanzen blieben unbehandelt. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25°C und 16 h künstlicher Beleuchtung. Sie wurden bei Bedarf gegossen und zwei mal die Woche mit 10 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

Zur Probennahme wurde das Wurzelsystem der Pflanzen über einem 1000 µm-Sieb sorgsam ausgewaschen, um keine Feinwurzeln zu verlieren. Der Spross wurde mit einem Skalpell abgetrennt und das Spross- und Wurzelfrischgewicht bestimmt. Anschließend wurde das Spross- und Wurzelmaterial in Tüten eingeschweißt und bei -20°C aufbewahrt bis zur weiteren Verarbeitung.

Die Extraktion löslicher Kohlenhydrate erfolgte modifiziert nach der Methode von HEISTERHÜBER et al. 1994 und HENDRIX 1993. Hierzu wurde 1,0 g gefrorenes Sprossmaterial bzw. 0,3-1,0 g gefrorenes Wurzelmaterial in flüssigem Stickstoff gemörsert und in 3 ml 80 %igem Ethanol für 20 min im Wasserbad inkubiert. Nach Dekantierung des Überstandes in ein Sammelgefäß wurde das Sediment erneut zweimal mit je 3 ml Aqua_{reinst.} in der oben genannten Weise extrahiert. Die gesammelten Extrakte wurden zur Entfernung des Chlorophylls mit einer Spatelspitze Aktivkohle gemischt und 20 min bei 4000 rpm zentrifugiert. Der Überstand wurde abgetrennt, auf 10 ml mit Aqua_{reinst.} aufgefüllt und bei -18°C eingefroren. Vor Messung der Gehalte an löslichen Kohlenhydraten wurden die Extrakte der 5 Wiederholungen pro Termin und Sorte bzw. Hybride vereinigt.

Die Gehalte an Glucose und Saccharose wurden über eine enzymatische Bestimmung der Glucose erfasst. Die Bestimmung der Saccharose erfolgte indirekt durch Inkubation mit β -Fructosidase (37°C, 5 min). Aus der Differenz der D-Glucose-Konzentration vor und nach enzymatischer Inversion wurde der Gehalt an Saccharose errechnet.



Die während der Oxidation der D-Glucose mit einer Dehydrogenase (20-25°C, 15 min) gebildete Menge des reduzierten Co-Faktors NADPH ist der D-Glucose-Menge äquivalent. Aufgrund der Absorption bei 340 nm wurde die Menge an NADPH im Fotometer (UV / Visible - Spektrophotometer Ultrospec III[®], Pharmacia) bestimmt.

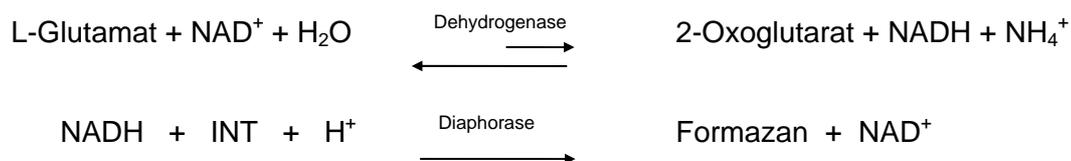
Definierte Volumina der Extrakte wurden in Einwegküvetten für das Fotometer pipettiert, wegen des hohen Anteils an Ethanol eingetrocknet (55°C, 24 h) und erneut in 100 μ l Aqua_{reinst.} gelöst. Die Messung erfolgte mittels einer Saccharose / D-Glucose-Bestimmung (BOEHRINGER MANNHEIM Nr. 139 041, von R-Biopharm GmbH, Darmstadt), mit der über die Extinktionsdifferenzen des NADPH vor und nach den enzymatischen Reaktionen die Konzentration der löslichen Kohlenhydrate in der Probe berechnet wurde.

2.4.2 Glutaminsäure

In den jungen Blättern der Zuckerrübe ist die Glutaminsäure ein guter Indikator für den N-Ernährungszustand der Pflanze. Ihre Gehalte weisen eine deutliche Beziehung zur Ertragsbildung auf. Für die Bestimmung der Glutaminsäuregehalte in den Blättern wurden die Versuchspflanzen wie unter 2.4.1 beschrieben mit *H. schachtii* inokuliert und beprobt.

Die Extraktion des Pflanzenmaterials für die enzymatische Bestimmung der L-Glutaminsäure mit Hilfe des Fotometers erfolgte modifiziert nach der L-Glutaminsäure-Bestimmung (BOEHRINGER MANNHEIM Nr. 139 092, von R-Biopharm GmbH, Darmstadt). Hierzu wurde 1,0 g gefrorenes Sprossmaterial in flüssigem Stickstoff gemörsert und in 3 ml 80 %igem Ethanol bei 80°C für 20 min im Wasserbad inkubiert. Nach Dekantierung des Überstandes in ein Sammelgefäß wurde das Sediment erneut zweimal mit je 3 ml Aqua_{reinst.} in der oben genannten Weise extrahiert. Die gesammelten Extrakte wurden zur Entfernung des Chlorophylls mit einer Spatelspitze Aktivkohle gemischt und 20 min bei 4000 rpm zentrifugiert. Der Überstand wurde abgetrennt, auf 10 ml aufgefüllt und bei -18°C eingefroren. Vor Messung der Gehalte an Glutaminsäure wurden die Extrakte der 5 Wiederholungen pro Termin und Sorte bzw. Hybride vereinigt.

Der Gehalt an L-Glutaminsäure wurde nach enzymatischer Reaktion und Bildung eines photometrisch messbaren Farbkomplexes bestimmt. Bei der oxidativen Desaminierung des L-Glutamats zu 2-Oxoglutarat wurde der Co-Faktor NADH gebildet. Mit NADH wurde in Gegenwart von Diaphorase INT (Jodnitrotetrazoliumchlorid) zu einem Formazan umgesetzt, welches im sichtbaren Bereich bei 492 nm gemessen wurde.



Definierte Volumina der Extrakte wurden in Einwegküvetten für das Fotometer pipettiert, eingetrocknet (55°C, 24 h) und erneut in 200 µl Aqua_{reinst.} gelöst. Sämtliche Reagenzien des L-Glutamat-Tests (BOEHRINGER MANNHEIM Nr. 139 092, von R-Biopharm GmbH, Darmstadt) bis auf die Dehydrogenase wurden mit der Probenlösung in die Küvetten gemischt, auf 20-25°C erwärmt und wegen dem lichtempfindlichen INT möglichst lichtgeschützt gehandhabt. Nach Zugabe der Dehydrogenase (15 min, 20-25°C) wurde der orange-rote Farbkomplex bei 492 nm im Fotometer (UV / Visible - Spektrofotometer Ultrospec III[®], Pharmacia) gemessen.

Mit dieser kolorimetrischen Bestimmung des in äquivalenten Mengen gebildeten Co-Enzyms NADH vor und nach den enzymatischen Reaktionen wurde die Konzentration der Aminosäure in der Probenlösung berechnet.

2.4.3 Photosynthese

Um die Photosynthese und die Transpiration von Blättern *H. schachtii*-befallener Zuckerrüben zu untersuchen, wurden Porometermessungen im Freiland und unter Laborbedingungen an empfindlichen und toleranten Sorten durchgeführt.

2.4.3.1 Messungen im Freiland

Die Porometermessungen im Freiland wurden bei der Außenstelle der Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Eldorf bei Köln durchgeführt. Es handelte sich dabei um einen Ertragsversuch zur Untersuchung der Toleranz. Die Feldversuche wurden 1999 innerhalb der Fruchtfolge Winterweizen-Wintergerste-Zwischenfrucht-Zuckerrübe angelegt. Über die Wahl der Zwischenfrüchte (anfällig-resistent) wurde die Besatzdichte von *H. schachtii* in mehreren Stufen (von niedrig bis hoch) eingestellt. Der Versuch wurde als randomisierter Block mit 36 Einzelparzellen von 4,5 m x 5,0 m angelegt. Nach dem Zwischenfruchtanbau wurden die Besatzdichten mit *H. schachtii* ermittelt. Für die Porometermessungen wurden Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Sorte 'Penta', der resistenten und toleranten Sorte 'Nematop' und der anfälligen und toleranten Hybride Stru1915 ausgewählt. Die Messungen wurden auf zwei benachbarten Einzelparzellen mit niedrigem P_i -Wert (258 E+L/100 ml Boden) und mit hohem P_i -Wert (5859 E+L/100 ml Boden) durchgeführt. Um die aktuelle Photosyntheserate zu bestimmen, wurden an je drei Blättern von 2 Pflanzen je einer Zuckerrübensorte, bzw. -hybride Messungen unter natürlichen Bedingungen im Freiland am 6. August 1999 um 8h45 bei niedrigem P_i -Wert, um 10h15 bei hohem P_i -Wert und um 11h45 wieder bei niedrigem P_i -Wert vorgenommen.

Photosynthese und Transpiration wurden mit einem tragbaren Porometer vom Typ CIRAS (PPSystems, Hitchin, Hertfordshire, UK) mit einer Blattküvette vom Typ PLC-B gemessen. Dazu wurde die jeweils rechte Blattspreite eines voll entwickelten sonnenständigen Rübenblattes seitlich in die Blattküvette mit einem Ausschnitt von 2,5 cm² eingespannt. Der Grenzschichtwiderstand in der Küvette betrug bei Ventilation 0,32 m² s mol⁻¹ und die Durchflussrate wurde auf 220 ml min⁻¹ eingestellt. Das Messprinzip entsprach einem 'offenen Messsystem'. Mit Hilfe einer CO₂-Kartusche und Natronkalk-Absorbern wurde die CO₂-Konzentration in der Blattküvette konstant auf 380 µL CO₂ L⁻¹ eingestellt. Equilibration mit Drierite sorgte für eine für konstante Luftfeuchte von 50 % rF. Mit dem Porometer wurden die CO₂-Konzentration (ppm), der Wasserdampfpartialdruck (mbar), die Lichtein-

strahlung ($\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), die Lufttemperatur in der Küvette ($^{\circ}\text{C}$) gemessen und die Photosyntheserate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und die Transpirationsrate ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) berechnet.

2.4.3.2 Messungen im Gewächshaus

Jeweils 3 Zuckerrübensamen einer Sorte wurden in angefeuchtetem Sand in 10 cm Töpfe mit einem Volumen von 300 ml ausgelegt. Nach Auflauf wurden die Pflanzen vereinzelt. Für das Experiment wurden die anfällige und empfindliche Sorte 'Penta', die resistente und tolerante Sorte 'Nematop' und die anfällige und tolerante Hybride Stru1915 verwendet. Zwei Wochen nach der Aussaat wurden die Versuchspflanzen mit 2400 *H. schachtii*-Larven in 2,4 ml Wasser inokuliert. Die Pflanzen standen im Gewächshaus bei 16-25 $^{\circ}\text{C}$ und 16 h Photoperiode. Sie wurden bei Bedarf gegossen und zweimal die Woche mit 10 ml einer zweiprozentigen NPK-Düngerlösung (18 + 14 + 18) gedüngt.

Sechs Wochen nach Inokulation wurden Photosynthese und Transpiration mit einem tragbaren Porometer vom Typ CIRAS (PPSystems, Hitchin, Hertfordshire, UK) mit einer Blattküvette vom Typ PLC-B gemessen wie unter 2.4.3.1 beschrieben. Die noch kleinen Zuckerrübenblätter wurden von der Blattspitze aus mit der Mittelrippe in die Blattküvette eingespannt. Um die aktuelle Photosyntheserate zu bestimmen, wurden an je drei Blättern von 2 Pflanzen je einer Zuckerrübensorte, bzw. -hybride die Messungen an den Versuchspflanzen unter natürlichen Bedingungen im Freien am 24. April 2002 um 9:30, 11:30 und 15:00 vorgenommen. Mit dem Porometer wurden die CO_2 -Konzentration (ppm), der Wasserdampfpartialdruck (mbar), die Lichteinstrahlung ($\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), die Lufttemperatur in der Küvette ($^{\circ}\text{C}$) gemessen und die Photosyntheserate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und die Transpirationsrate ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) berechnet.

2.4.3.3 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Freiland

Die Lichtsättigungskurven für die CO_2 -Aufnahme wurden im Freiland am 6. 8. 1999 an Versuchspflanzen der anfälligen und empfindlichen Sorte 'Penta', der resistenten und toleranten Sorte 'Nematop' und der anfälligen und toleranten Hybride Stru1915 gemessen. Die Messungen wurden mit einem tragbaren Porometer vom Typ CIRAS (PPSystems, Hitchin, Hertfordshire, UK) mit einer Blattküvette vom Typ PLC-B durchgeführt wie unter 2.4.3.1. beschrieben. Die Lichtintensität variierte mit der Tageszeit. Mit dem Porometer wurde die Netto- CO_2 -Aufnahme gemessen. Aus der graphischen Darstellung der Photosyntheserate in Abhängigkeit von der Lichtintensität wurden die maximale Netto- CO_2 -Aufnahme, die Lichtintensität bei Lichtsättigung, die halbmaximale CO_2 -Aufnahme und der Lichtkompensationspunkt ermittelt.

2.4.3.4 Lichtsättigungskurve von Zuckerrüben im Gewächshaus

Die Lichtsättigungskurven für die CO₂-Aufnahme wurden im Gewächshaus am 24. 4. 2002 an Versuchspflanzen der anfälligen und empfindlichen Sorte 'Penta', der resistenten und toleranten Sorte 'Nematop' und der anfälligen und toleranten Hybride Stru1915 gemessen. Die Messungen wurden mit einem tragbaren Porometer vom Typ CIRAS (PPSystems, Hitchin, Hertfordshire, UK) mit einer Blattküvette vom Typ PLC-B durchgeführt wie unter 2.4.3.2. beschrieben. Die Netto-CO₂-Aufnahme, die Lichtintensität bei Lichtsättigung, die halbmaximale CO₂-Aufnahme und der Lichtkompensationspunkt wurden ermittelt wie in 2.4.3.3 beschrieben.

2.5 Statistische Auswertung

Die pflanzenmorphologischen Untersuchungen zum Jungpflanzenwachstum, Kompensationswachstum und zur Durchwurzelungstiefe wurden zweimal in voneinander unabhängigen Versuchen durchgeführt, ebenso die pflanzenphysiologischen Untersuchungen zu den Glucose/Saccharose-Verhältnis und zur Glutaminsäure. Der Versuch zu den steigenden Nematodendichten wurde einmal durchgeführt mit 50 Wiederholungen pro Variante. Die Wiederholungszahlen der einzelnen Varianten in einem Versuch werden bei den entsprechenden Ergebnissen angegeben. Bei den Versuchen zum Kompensationswachstum und zur Durchwurzelungstiefe mit 2 Stichproben wurde der t-Test nach STUDENT für Varianzhomogenität bzw. Varianzheterogenität eingesetzt. Signifikante Unterschiede zwischen beiden Varianten wurden entsprechend mit einem Stern markiert, wobei * = signifikante ($P \leq 0,05$) Unterschiede ausdrückt. Falls die Daten weder Varianzhomogenität noch Normalverteilung aufwiesen, wurde auf die Anwendung von Signifikanztests verzichtet und lediglich die Darstellung der arithmetischen Mittel und der Standardabweichung gewählt. Zu dem Biotest mit steigenden Nematodendichten wurden Regressionsgeraden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet.

Bei den pflanzenphysiologischen Untersuchungen zu Glucose/Saccharose-Gehalten und Glutaminsäure-Gehalten wurde wegen des Aufwandes zur Untersuchung der Proben mit Mischproben gearbeitet, so dass keine weitere statistische Bearbeitung der Daten möglich war.

3 Ergebnisse

3.1 Pflanzenmorphologische Untersuchungen

3.1.1 Jungpflanzenwachstum

An den beiden Zuckerrübensorten 'Penta' und 'Nematop' sowie der Hybride Stru1915 wurde über 7 Wochen nach Befall mit *H. schachtii* die Toleranzreaktion der Wirtspflanze anhand verschiedener Wachstumsparameter untersucht. Zur besseren Darstellung wurden die Kurvenverläufe der Sorten bzw. Hybride in den Abbildungen 3 bis 9 jeweils getrennt dargestellt.

Sprossfrischgewicht

Unter befallsfreien Bedingungen lag das Sprossfrischgewicht zur 7. Auswertungswoche am höchsten bei den Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' (7,01 g), gefolgt von den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' (5,99 g) und der toleranten Hybride Stru1915 (5,63 g) (Abb. 3). Bei Befall mit *H. schachtii* war das Sprossfrischgewicht bei allen Zuckerrüben reduziert. Im Vergleich befallener und nicht befallener Zuckerrüben war die Differenz des Sprossfrischgewichtes am höchsten bei den Pflanzen der Sorte 'Penta' (- 53 %) und deutlich niedriger bei den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' (- 27 %) und der toleranten Hybride Stru1915 (- 29 %).

Wurzelfrischgewicht

Die befallsfreien Pflanzen der Sorte 'Penta' hatten zum letzten Auswertungstermin das höchste Wurzelfrischgewicht (4,15 g) (Abb. 4). Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' erreichten 2,56 g, die der Hybride Stru1915 2,64 g. Bei *H. schachtii*-Befall reagierten die Pflanzen der Sorte 'Penta' empfindlich und erreichten nur ein Gewicht von 2,09 g, was einer Reduzierung von 50 % gegenüber den befallsfreien Pflanzen entsprach. Bei der toleranten Sorte 'Nematop' stieg das Wurzelfrischgewicht bei Befall mit *H. schachtii* sogar geringfügig auf 2,70 g an, was einer Zunahme von 5 % entspricht. Das Wurzelfrischgewicht der toleranten Hybride Stru1915 betrug unter Nematodenbefall 2,95 g und war damit sogar 12 % höher als bei den befallsfreien Pflanzen.

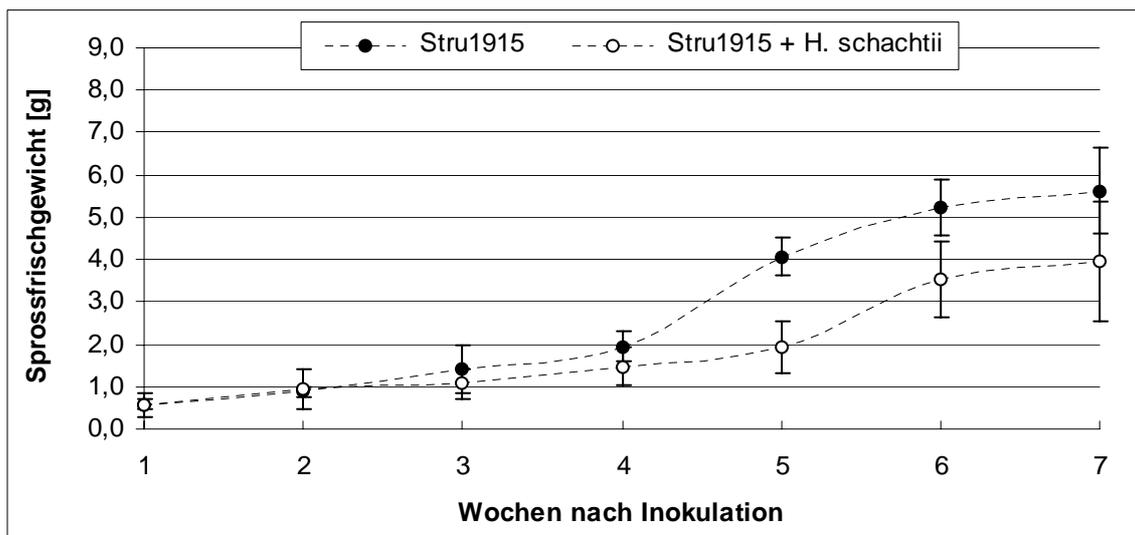
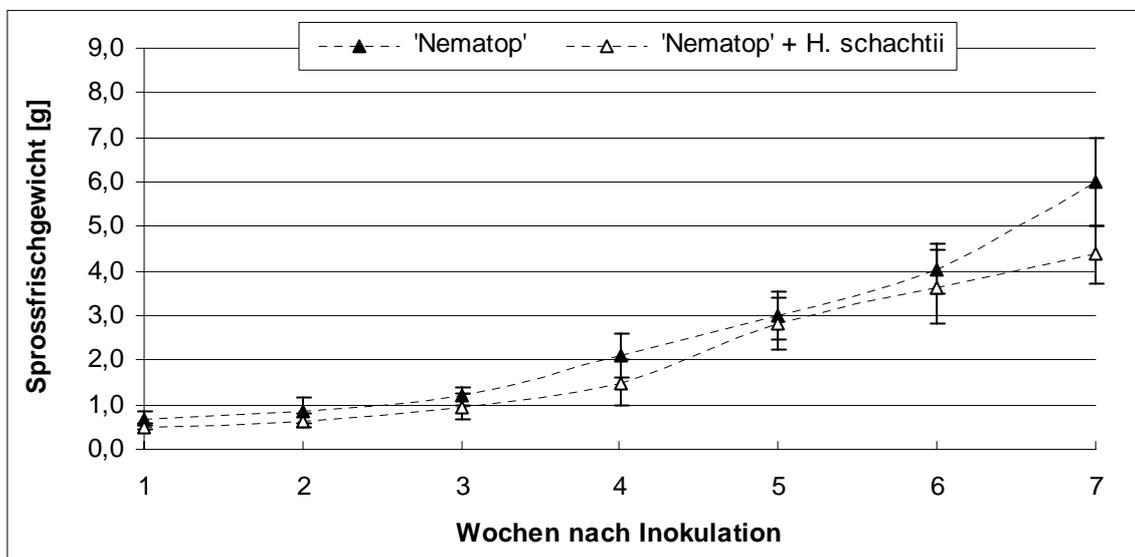
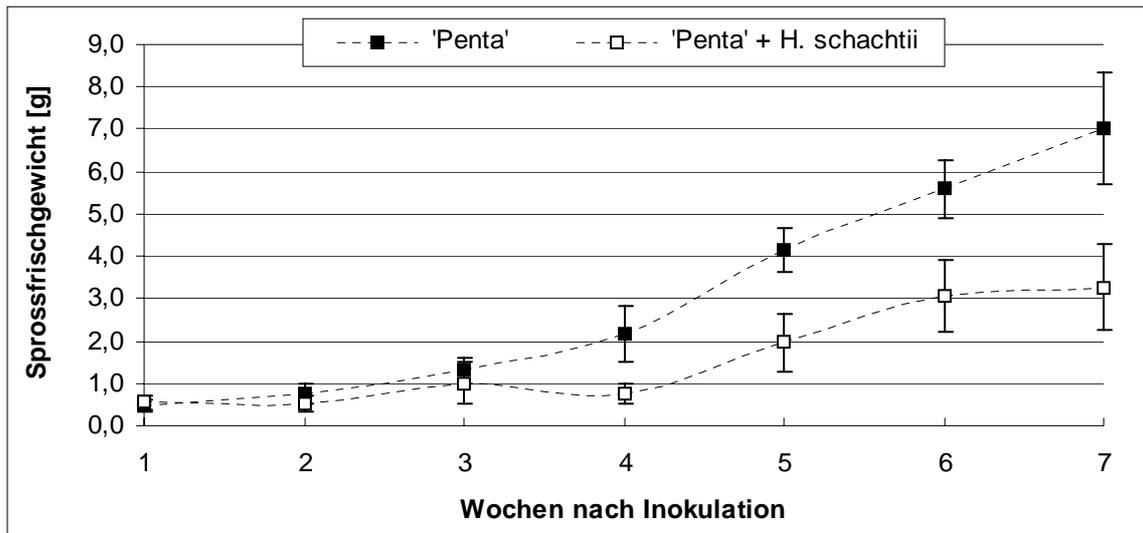


Abb. 3: Entwicklung des Sprossfrischgewichtes junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

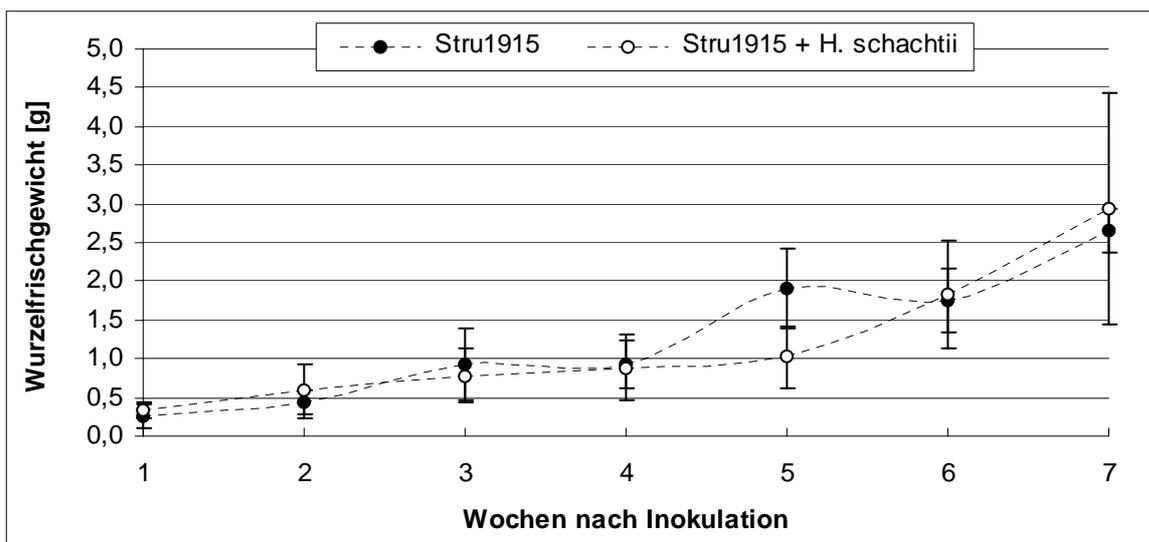
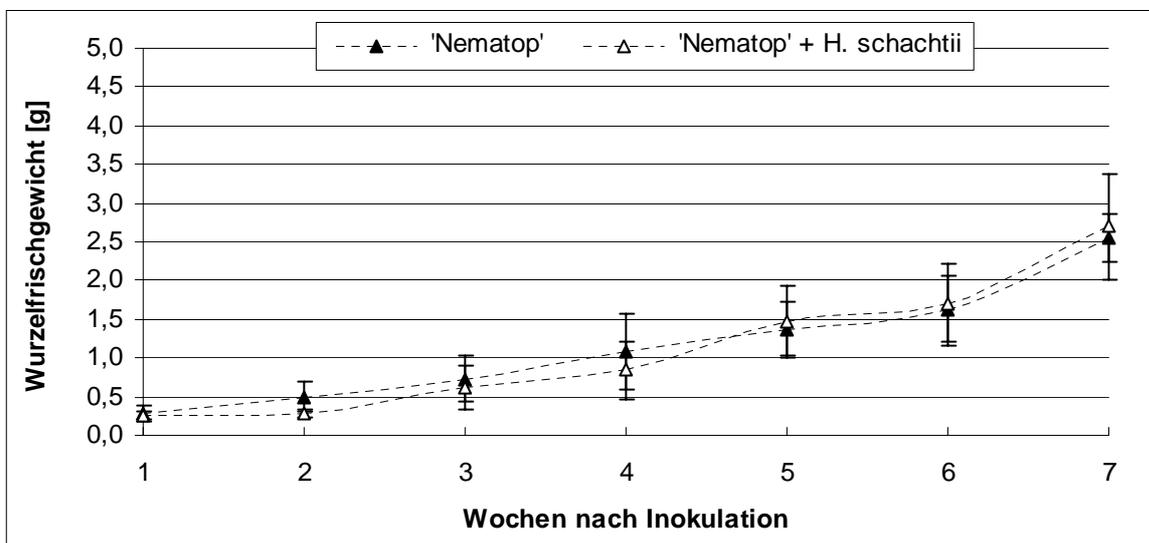
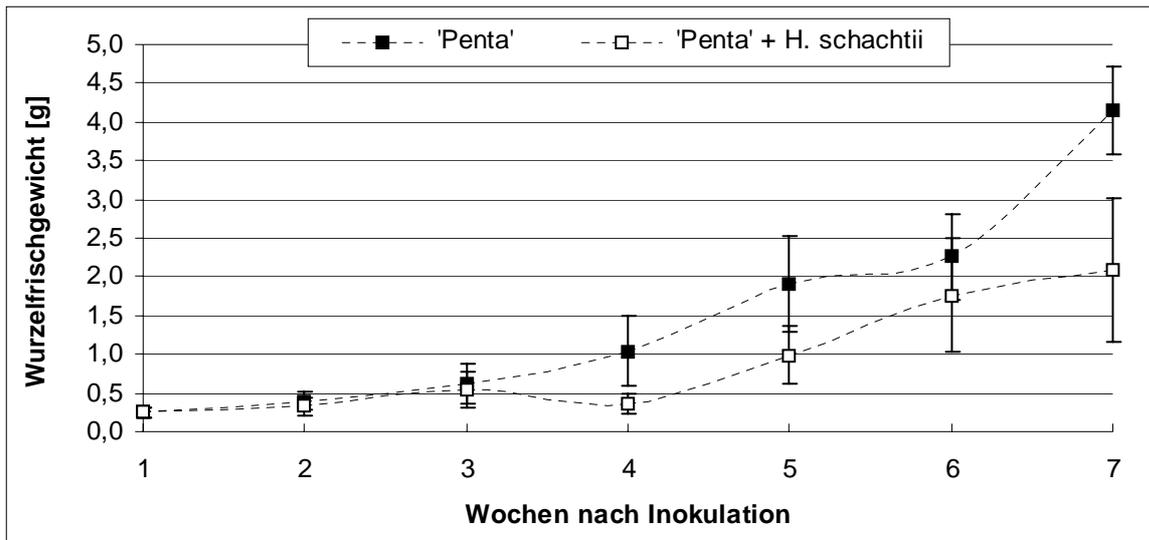


Abb. 4: Entwicklung des Wurzelfrischgewichtes junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

Gesamtwurzellänge

Bis zur 7. Auswertungswoche stieg die Gesamtwurzellänge der Sorte 'Penta' unter befallsfreien Bedingungen auf 3164 cm an (Abb. 5). Die Pflanzen der Sorte 'Nematop' erreichten eine Wurzellänge von 2460 cm, gefolgt von der Hybride Stru1915 mit 1907 cm. Bei *H. schachtii*-Befall hatte die empfindliche Sorte 'Penta' eine Gesamtwurzellänge von 2021 cm, was einem Rückgang von 36 % entspricht. Tolerant zeigten sich die Pflanzen der Sorte 'Nematop', deren Wurzellänge nach *H. schachtii*-Befall auf 2745 cm anstieg (+ 12 %). Bei den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 betrug die Wurzellänge 1683 cm und lag damit 12 % niedriger als bei den befallsfreien Pflanzen.

Wurzelvolumen

Die befallsfreien Pflanzen der Sorte 'Penta' hatten bis zum Versuchsende ein Wurzelvolumen von 2,62 cm³ erreicht (Abb. 6). Demgegenüber lagen das Wurzelvolumen der Pflanzen der Sorte 'Nematop' bei 2,05 cm³ und das der Hybride Stru1915 bei 1,67 cm³. Auf *H. schachtii*-Befall reagierten die Pflanzen der Sorte 'Penta' empfindlich und das Wurzelvolumen betrug nur 1,72 cm³. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten bei *H. schachtii*-Befall annähernd das gleiche Wurzelvolumen (2,06 cm³) wie die befallsfreien Pflanzen. Bei der Hybride Stru1915 lag das Wurzelvolumen unter *H. schachtii*-Befall mit 2,07 cm³ sogar höher als bei den befallsfreien Pflanzen (1,66 cm³).

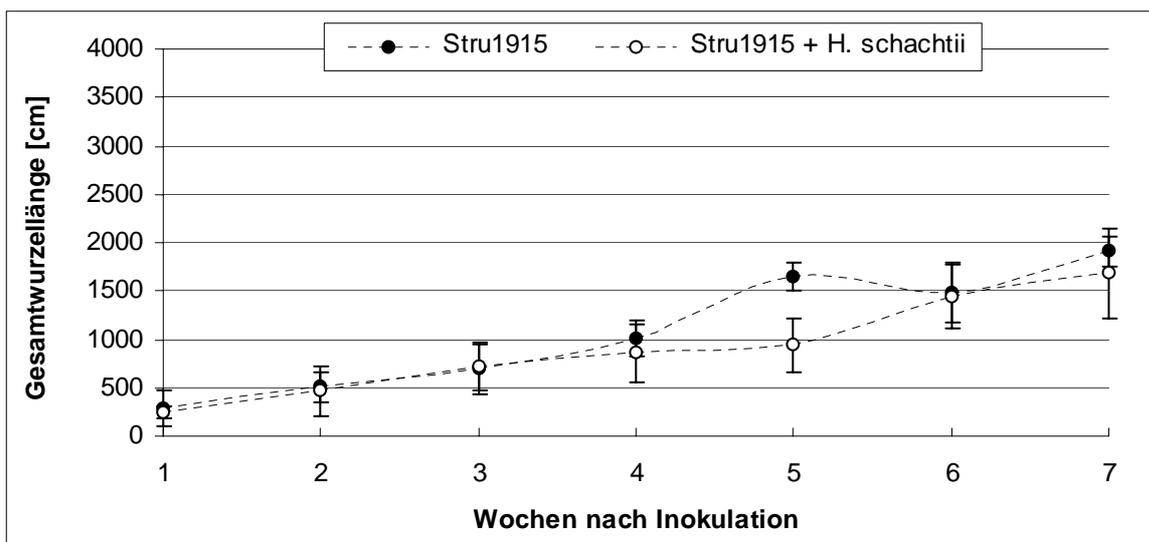
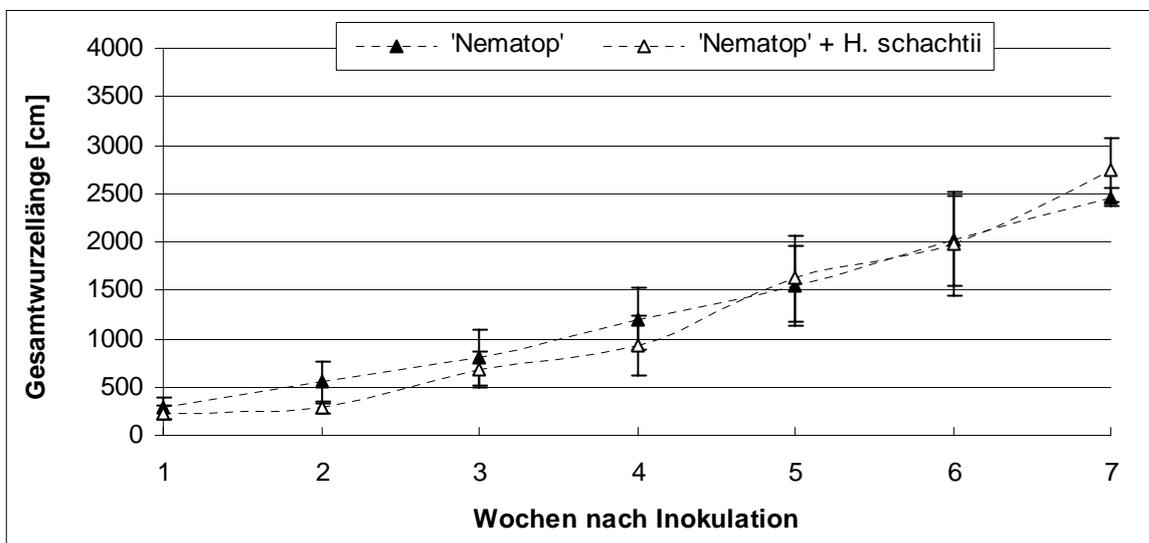
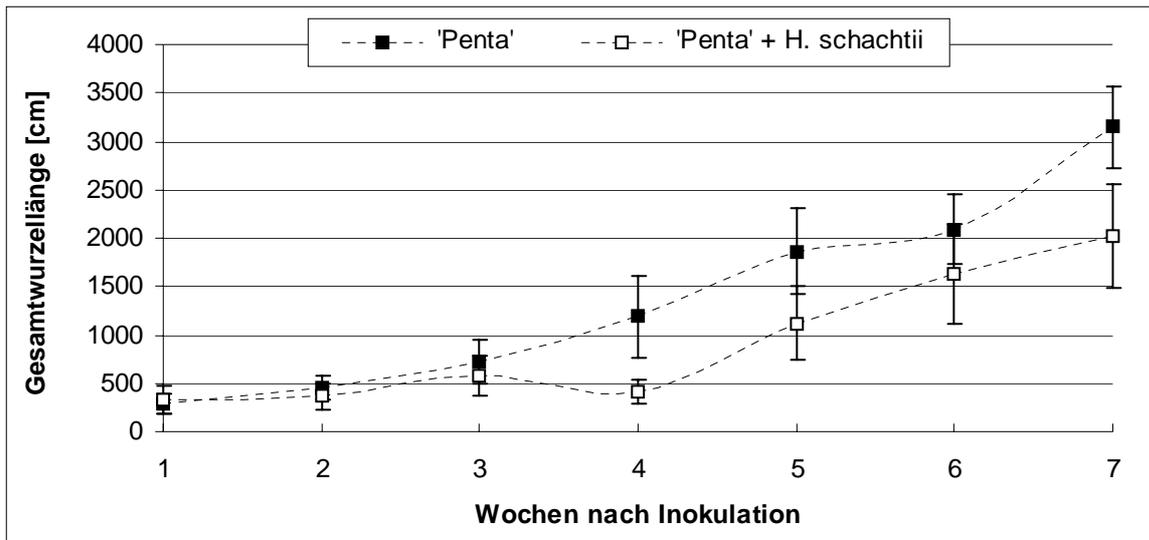


Abb. 5: Entwicklung der Gesamtwurzellänge junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

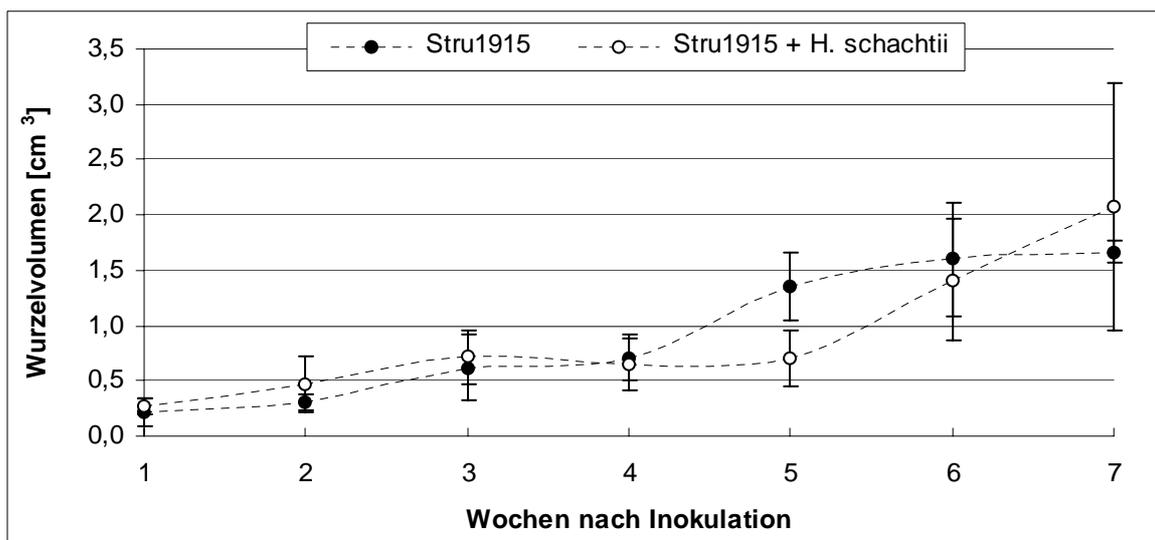
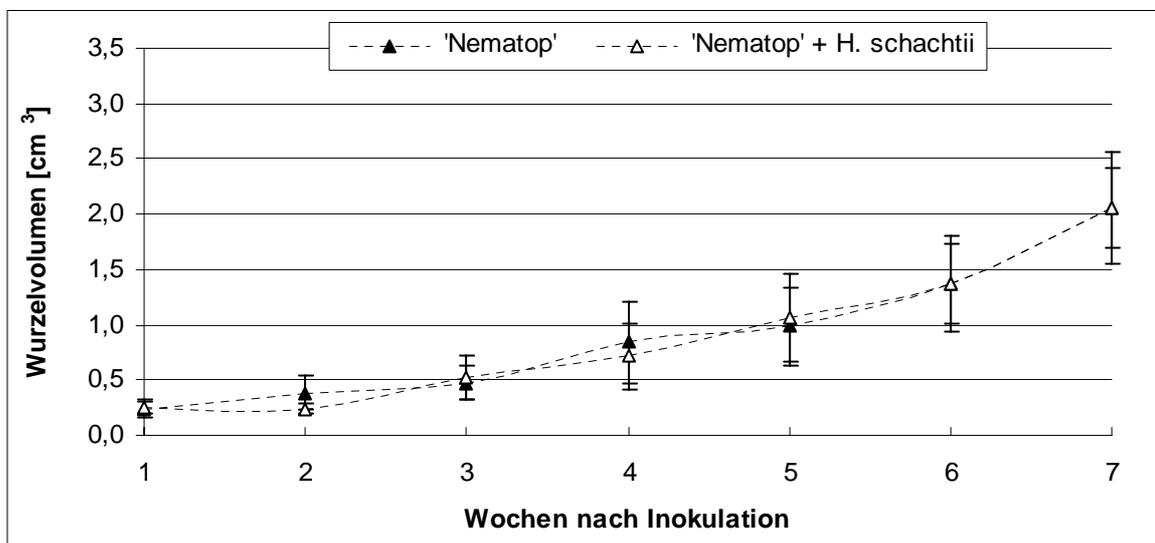
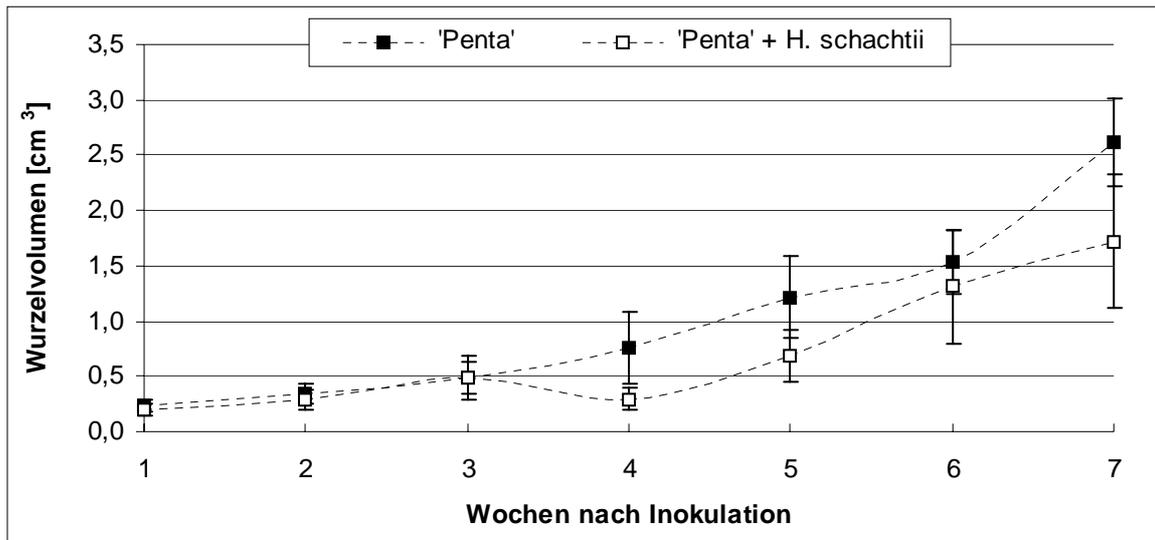


Abb. 6: Entwicklung des Wurzelvolumens junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

Wurzeloberfläche

Bis zur 7. Auswertungswoche erreichten die Kontrollpflanzen der Sorte 'Penta' eine Wurzeloberfläche von 318 cm² (Abb. 7). Die Pflanzen der Sorte 'Nematop' hatte 247 cm², die der Hybride Stru1915 197 cm² Wurzeloberfläche. Bei *H. schachtii*-Befall hatte die Wurzeloberfläche der empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' auf 206 cm² abgenommen, wohingegen die Wurzeloberfläche der toleranten Sorte 'Nematop' (263 cm²) und der toleranten Hybride Stru1915 (201 cm²) geringfügig anstieg.

Anzahl Wurzelspitzen

Zur 7. Auswertungswoche hatten die Zuckerrüben der Sorte 'Penta' im Schnitt 8809 Wurzelspitzen (Abb. 8). Die Pflanzen der Sorte 'Nematop' zählten 5121, die der Hybride Stru1915 4201 Wurzelspitzen. Bei *H. schachtii*-Befall verringerte sich die Anzahl der Wurzelspitzen der empfindlichen Sorte 'Penta' auf 5210, wohingegen sie bei der toleranten Sorte 'Nematop' auf 6058 anstieg. Bei der Hybride Stru1915 lag die Anzahl an Wurzelspitzen bei *H. schachtii*-Befall mit 3864 geringfügig niedriger als bei Nichtbefall.

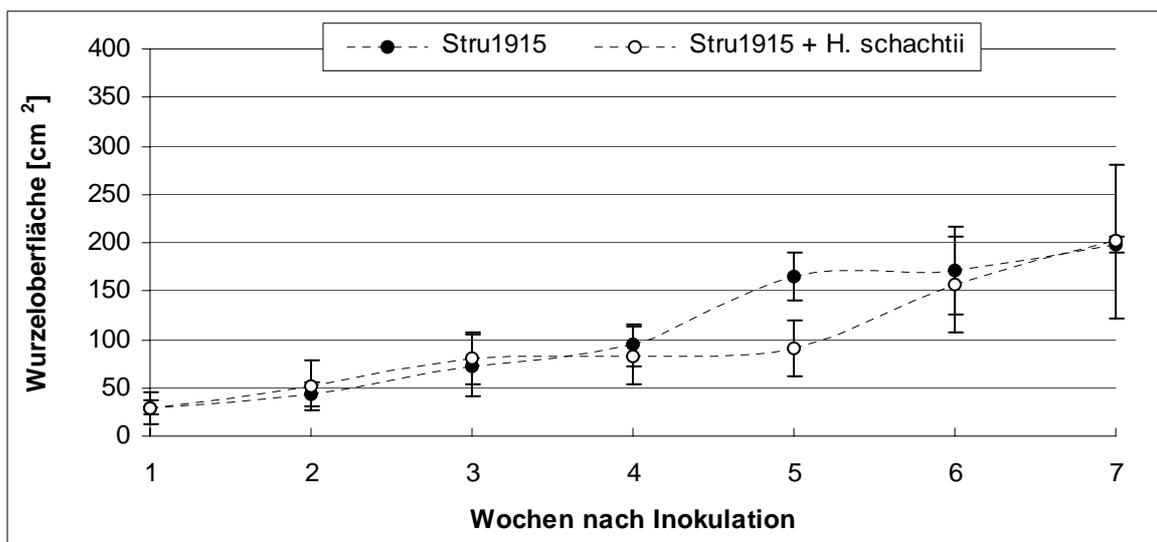
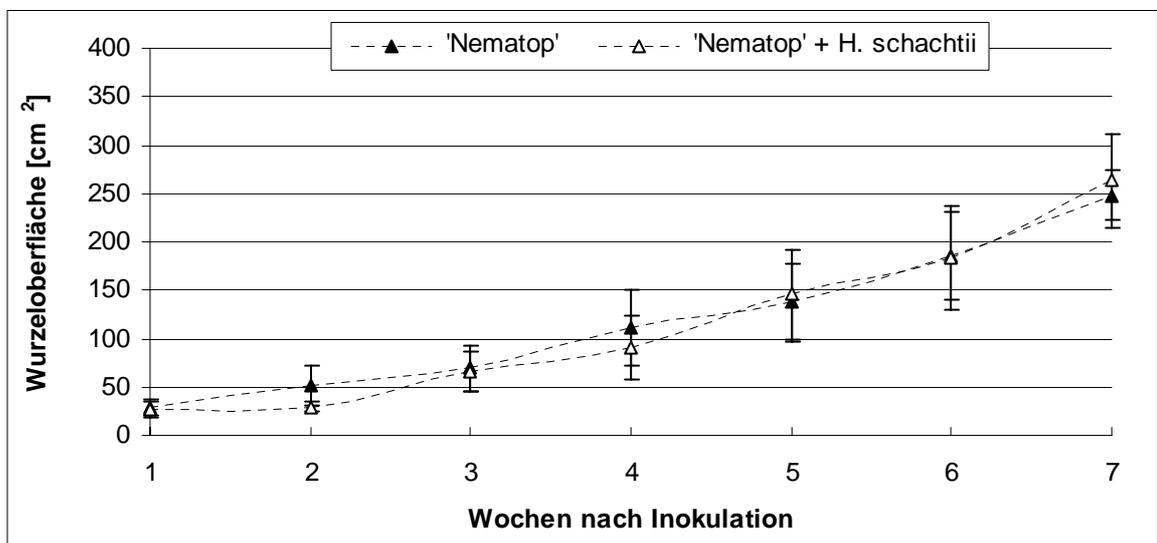
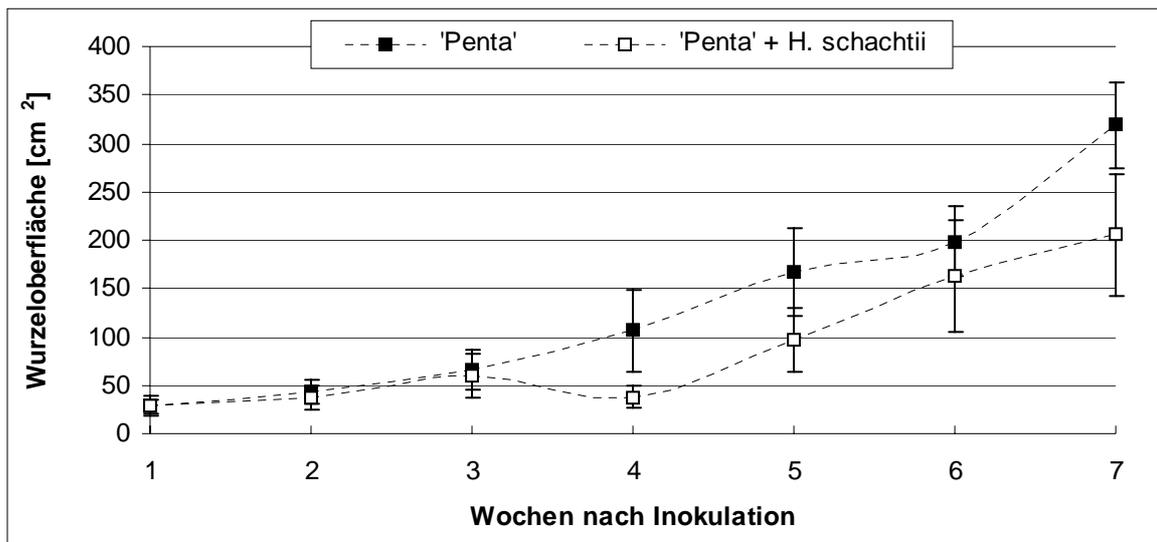


Abb. 7: Entwicklung der Wurzeloberfläche junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 5$).

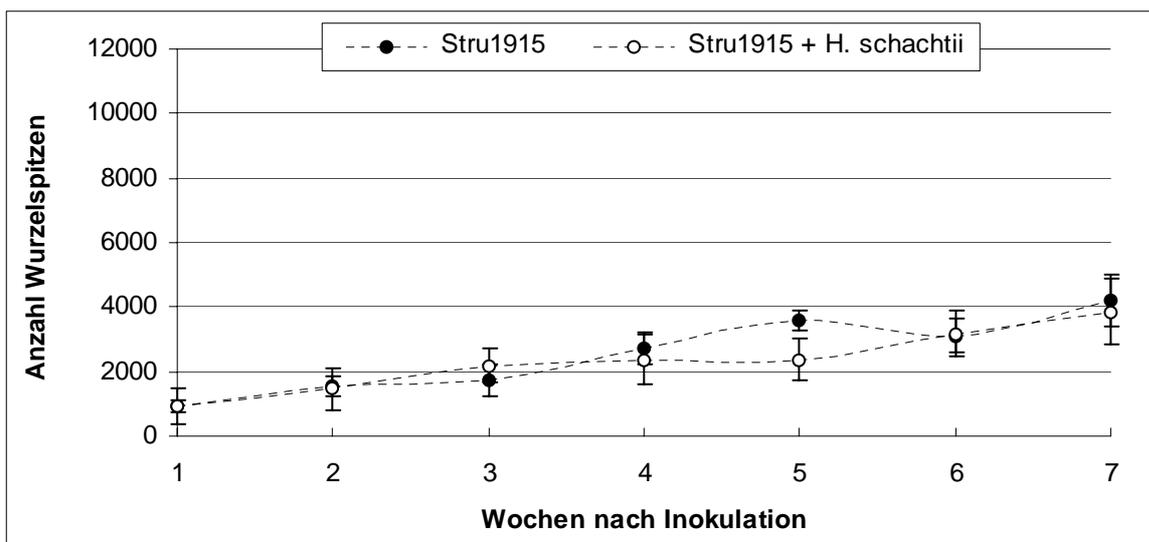
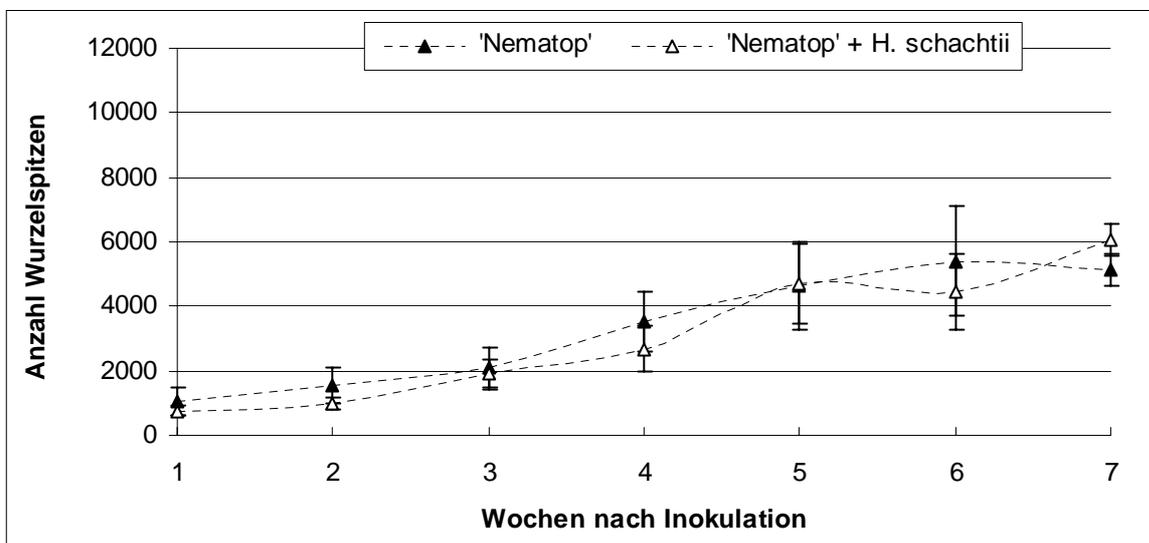
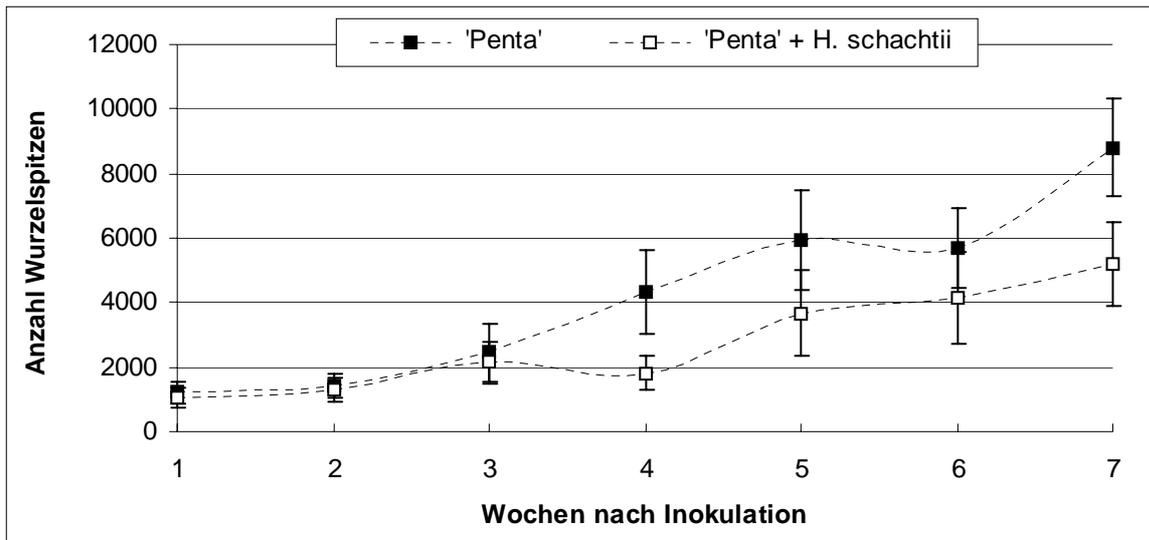


Abb. 8: Entwicklung der Wurzelspitzenanzahl junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

Durchschnittlicher Wurzeldurchmesser

Der durchschnittliche Wurzeldurchmesser der Sorte 'Penta' betrug unter befallsfreien Bedingungen in der 1. Auswertungswoche 0,034 cm. Im weiteren Verlauf nahm er ab und erreichte in der 4. Auswertungswoche einen Tiefpunkt mit 0,028 cm, um dann bis zum Versuchsende wieder auf 0,033 cm anzusteigen (Abb. 9). Auch für die Sorte 'Nematop' folgten die Werte des durchschnittlichen Wurzeldurchmessers dieser Parabel mit einem Minimum in der 4. Auswertungswoche. Der Wurzeldurchmesser nach 1, 4 und 7 Wochen betrug 0,034 cm, 0,029 cm bzw. 0,032 cm. Die größten Schwankungen im Wurzeldurchmesser zeigten sich bei der Hybride Stru1915. Die entsprechenden Wurzeldurchmesser bei Stru1915 nach 1, 4 und 7 Wochen betrugen 0,034 cm, 0,029 cm und 0,034 cm. Bei *H. schachtii*-Befall hatten die empfindlichen Zuckerrüben der Sorte 'Penta' in der 1. Woche nach Nematodeninokulation einen geringeren Wurzeldurchmesser (0,031 cm) als in der Kontrolle. Bis zur 4. Woche nahm der Wurzeldurchmesser auf ein Maximum von 0,033 cm zu, um danach bis zur 7. Woche wieder auf 0,031 cm abzunehmen. Die Werte für den durchschnittlichen Wurzeldurchmesser der Zuckerrüben der toleranten Sorte 'Nematop' folgten einer Parabel mit einem Minimum in der 5. Auswertungswoche (0,028 cm). In den ersten 4 Wochen hatten die Pflanzen bei *H. schachtii*-Befall einen höheren Wurzeldurchmesser als in der Kontrolle. Zum Ende des Versuchs lag der Wurzeldurchmesser etwas unter dem der Kontrollpflanzen (0,030 cm). Die Pflanzen der Hybride Stru1915 hatten zu Versuchsbeginn einen hohen durchschnittlichen Wurzeldurchmesser (0,038 cm), der zwischen dem 4. und 5. Auswertungstermin auf 0,031 cm zurückging und 7 Wochen nach Inokulation wieder auf 0,036 anstieg.

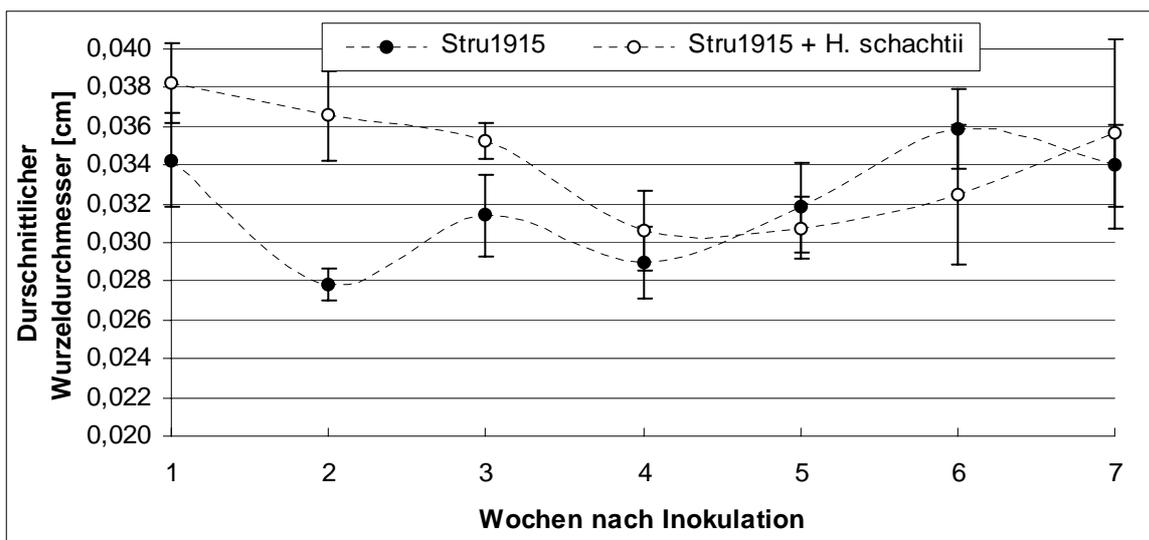
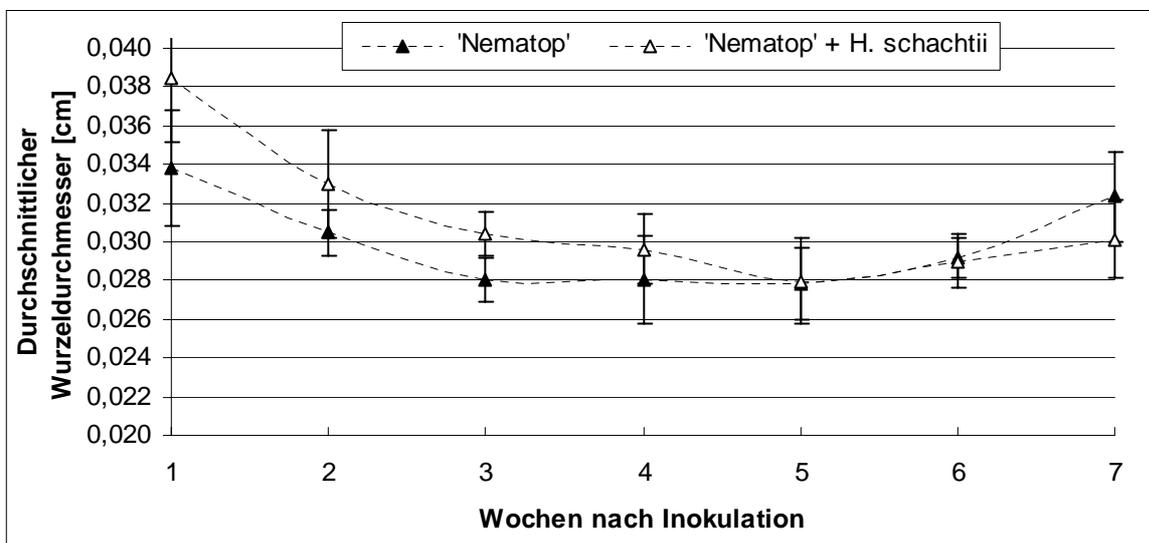
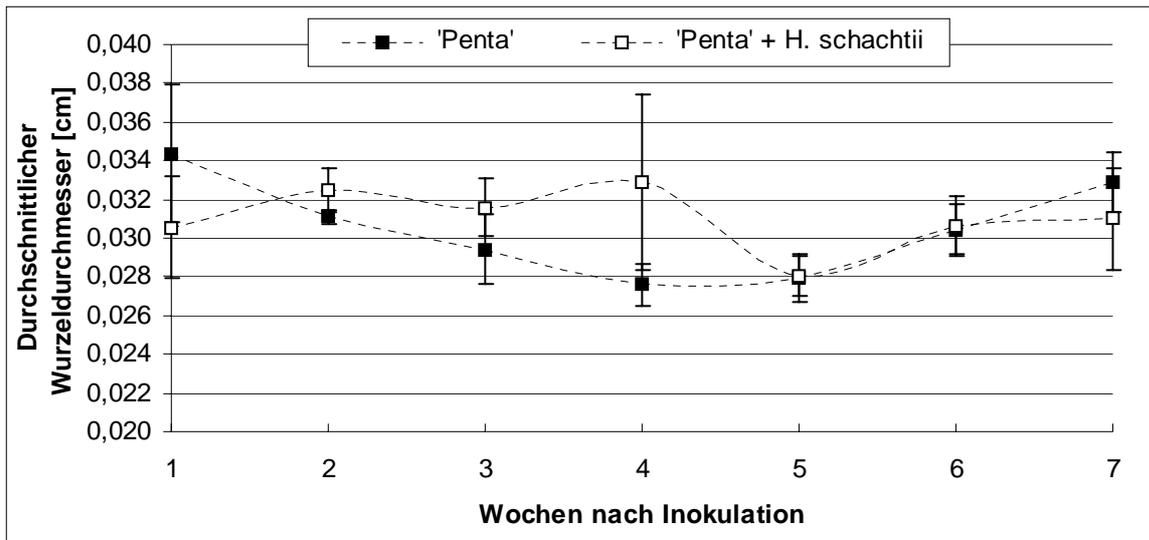


Abb. 9: Entwicklung des durchschnittlichen Wurzeldurchmessers junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 7 Wochen (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 5).

Die relativen Unterschiede der verschiedenen pflanzlichen Wachstumsparameter gegen Versuchsende wurden für die unterschiedlichen Sorten bzw. Hybride in Tabelle 2 zusammengefasst. Bei den empfindlichen Zuckerrüben der Sorte 'Penta' zeigte sich bei *H. schachtii*-Befall gegen Versuchsende sowohl im Spross- (- 53 %) als auch im Wurzelfrischgewicht (- 50 %) eine deutliche Reduzierung gegenüber den befallsfreien Pflanzen (Tab. 2). Im Spross der toleranten Zuckerrüben 'Nematop' (- 27 %) und Stru1915 (- 29 %) war eine geringere Wachstumsdepression zu verzeichnen. In der Wurzel der toleranten Zuckerrüben wurden sogar Zuwächse im Frischgewicht bei Befall mit *H. schachtii* im Vergleich zu den befallsfreien Pflanzen beobachtet. Bei den verschiedenen Parametern zur Beschreibung der Wurzelmorphologie der Jungpflanzen (Gesamtwurzellänge, Wurzelvolumen, Wurzeloberfläche, Anzahl an Wurzelspitzen), zeigte sich bei den empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' Unterschiede zwischen Befall und Nichtbefall mit *H. schachtii* von - 34 % bis - 41 %. Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' bzw. der Hybride Stru1915 lagen die Werte der entsprechenden Parameter zwischen - 12 % und + 24 %.

Tab. 2: Zusammenfassende Darstellung der relativen Unterschiede verschiedener pflanzlicher Wachstumsparameter 7 Wochen nach Befall bzw. Nichtbefall mit *Heterodera schachtii* bei den Sorten 'Penta' und 'Nematop', bzw. der Hybride Stru1915.

	'Penta' (empfindlich)	'Nematop' (tolerant)	Stru1915 (tolerant)
Sprossfrischgewicht [g]	- 53 %	- 27 %	- 29 %
Wurzelfrischgewicht [g]	- 50 %	+ 5 %	+ 12 %
Gesamtwurzellänge [cm]	- 36 %	+ 12 %	- 12 %
Wurzelvolumen [cm ³]	- 34 %	± 0 %	+ 24 %
Wurzeloberfläche [cm ²]	- 35 %	+ 6 %	+ 2 %
Anzahl Wurzelspitzen	- 41 %	+ 18 %	- 8 %

3.1.2 Einfluss steigender Nematodendichten

Die Untersuchungen sollten zeigen, ob die Toleranzreaktion der beiden Zuckerrübensorten 'Penta' und 'Nematop' bzw. der Hybride Stru1915 von der Schaderregerdichte abhängt.

In einigen Faltschachteln liefen keine Zuckerrüben auf. Ein Zusammenhang zwischen der Behandlung und der Sorte bzw. Hybride konnte bezüglich der Anzahl aufgelaufener Pflanzen nicht festgestellt werden. Die in die Versuchsauswertung eingegangene Anzahl Pflanzen ist Tabelle 3 zu entnehmen.

Zur besseren Veranschaulichung der Ergebnisse wurden für die verschiedenen Parameter die Regressionsgeraden berechnet und dargestellt. Die Mittelwerte der zugrunde liegenden Daten sind für die beiden Sorten bzw. die Hybride in Anhang 1 - 3 aufgeführt.

Tab. 3: Anzahl aufgelaufener Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' und 'Nematop' und der Hybride Stru1915, 6 Wochen nach Inokulation mit 0, 200, 400, 600, 800 oder 1000 *Heterodera schachtii*-L₂-Larven/100 ml Boden.

	Anzahl Larven von <i>Heterodera schachtii</i>					
	0	200	400	600	800	1000
'Penta' (empfindlich)	42	46	46	48	46	42
'Nematop' (tolerant)	42	47	47	44	40	41
Stru1915 (tolerant)	44	41	44	42	43	40

Sprossfrischgewicht

Die Ergebnisse des Sprossfrischgewichtes in Abhängigkeit vom Ausgangsbefall mit *H. schachtii* sind in Abbildung 12 dargestellt. Für die empfindliche Sorte 'Penta' war eine negative Korrelation zwischen dem Sprossfrischgewicht und steigendem P_i -Wert erkennbar. Für die anderen Varianten wurde gleichfalls eine lineare Regressionsgerade berechnet. Das Sprossfrischgewicht der toleranten Sorte 'Nematop' nahm mit steigendem P_i -Wert zu und lag bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden geringfügig höher als in der befallsfreien Variante. Für die Hybride Stru1915 zeigte die lineare Regressionsgerade eine vergleichbar negative Steigung ($-0,001x$) wie für die Sorte 'Penta'. Gegenüber 'Penta' lag das Sprossfrischgewicht der Hybride Stru1915 jedoch auf einem höheren Niveau.

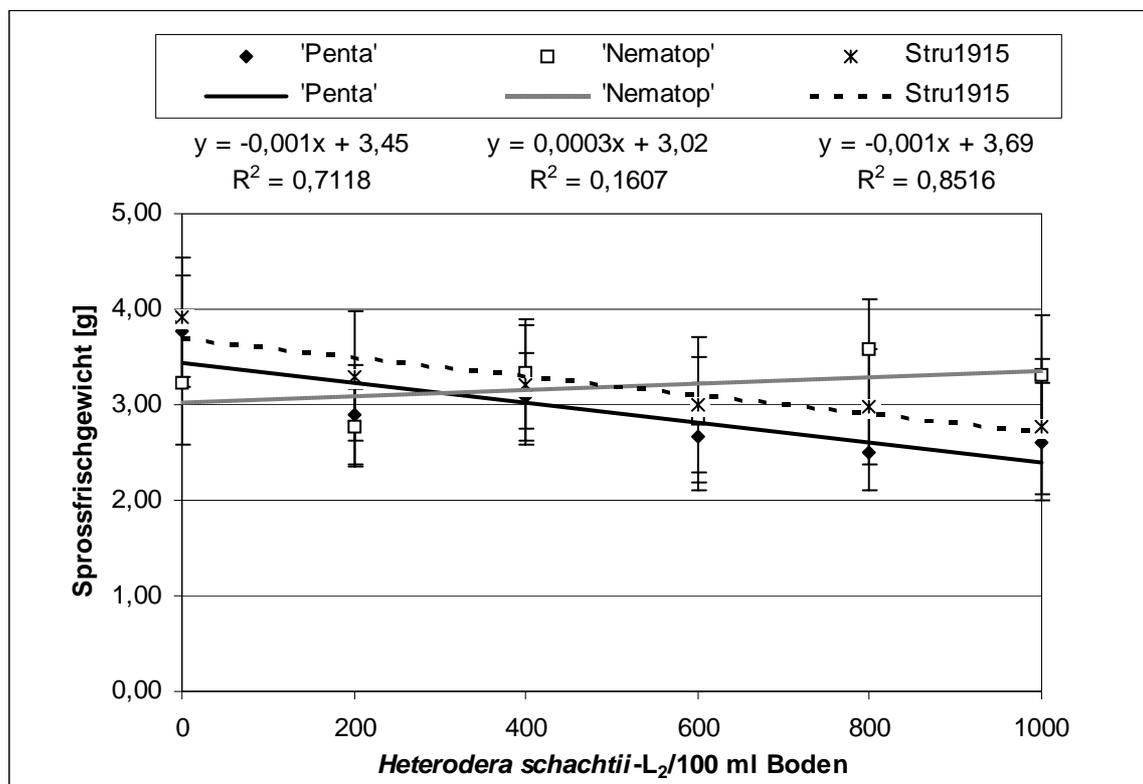


Abb. 12: Einfluss des P_i -Wertes auf das Sprossfrischgewicht junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

Wurzelfrischgewicht

Bei der empfindlichen Sorte 'Penta' nahm das Wurzelfrischgewicht mit zunehmendem P_i -Wert ab (Abb. 13). Die Differenz zwischen befallsfreien Pflanzen und Pflanzen mit einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden betrug 53 %. Für die tolerante Sorte 'Nematop' betrug das Wurzelfrischgewicht in der Kontrolle 0,54 g, und bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden 0,53 g. Die Ergebnisse zeigen keine lineare Korrelation ($R^2 = 0,0406$). Das geringste Wurzelfrischgewicht hatten die Pflanzen bei einem P_i -Wert von 400 L_2 -Larven/100 ml Boden (0,32 g). Die Pflanzen der Hybride Stru1915 reagierten bis zu einem P_i -Wert von 600 L_2 -Larven/100 ml tolerant. Danach nahm das Wurzelfrischgewicht mit weiter steigendem P_i -Wert stark ab.

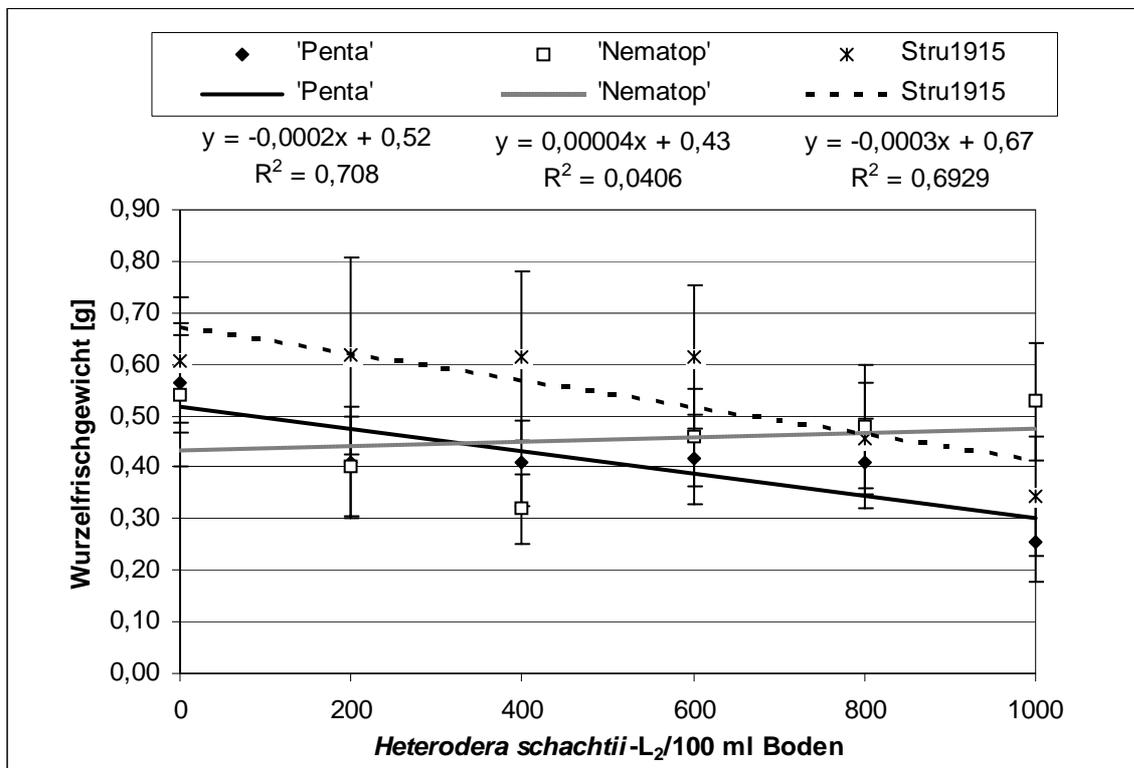


Abb. 13: Einfluss des P_i -Wertes auf das Wurzelfrischgewicht junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

Gesamtwurzellänge

Die Ergebnisse der Gesamtwurzellänge in Abhängigkeit vom P_i -Wert sind in Abbildung 14 dargestellt. Die Gesamtwurzellänge der Zuckerrüben der empfindlichen Sorte 'Penta' nahm mit zunehmendem P_i -Wert rapide ab ($-0,5779$). Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten in der Kontrolle eine Gesamtwurzellänge von 995 cm. Bei dem P_i -Wert von 200 L_2 -Larven/100 ml Boden verringerte sich die Wurzellänge (779 cm), nahm aber bis zu einem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden wieder zu (1038 cm). Die Gesamtwurzellänge der Zuckerrüben der toleranten Hybride Stru1915 nahm mit zunehmendem P_i -Wert ab, aber mit geringerer Steigung ($-0,3122$) als bei den Pflanzen der Sorte 'Penta'.

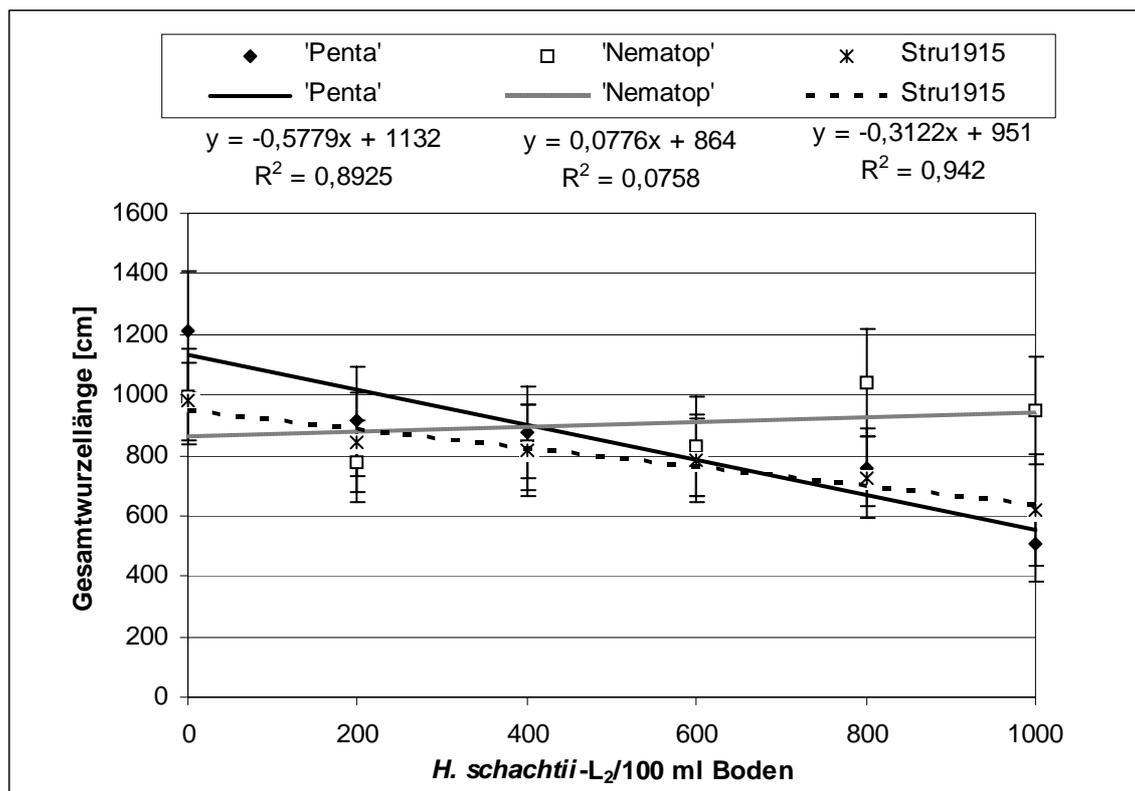


Abb. 14: Einfluss des P_i -wertes auf die Gesamtwurzellänge junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

Wurzelvolumen

Die Ergebnisse des Wurzelvolumens in Abhängigkeit vom P_i -Wert sind in Abbildung 15 dargestellt. In der Kontrolle hatten die Pflanzen der Sorte 'Penta' im Mittel ein Wurzelvolumen von $0,78 \text{ cm}^3$, was bei einem P_i -Wert von 400 L_2 -Larven/100 ml Boden auf $0,54 \text{ cm}^3$ abnahm. Bei dem P_i -Wert 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden erreichte die Wurzelmasse ein Volumen von $0,71 \text{ cm}^3$. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten in der Kontrolle ein Wurzelvolumen von $0,73 \text{ cm}^3$. Bei einem P_i -Wert von 200 L_2 -Larven/100 ml Boden betrug es nur $0,54 \text{ cm}^3$ und bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden erreichte es den höchsten Wert mit $0,87 \text{ cm}^3$. Die Zuckerrüben der Hybride Stru1915 hatten in der Kontrolle ein Wurzelvolumen von $0,76 \text{ cm}^3$. Bei einem P_i -Wert von 600 L_2 -Larven/100 ml Boden betrug es $0,69 \text{ cm}^3$, bei dem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden $0,80$. Das niedrigste Wurzelvolumen wurde bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden ($0,45 \text{ cm}^3$) gemessen.

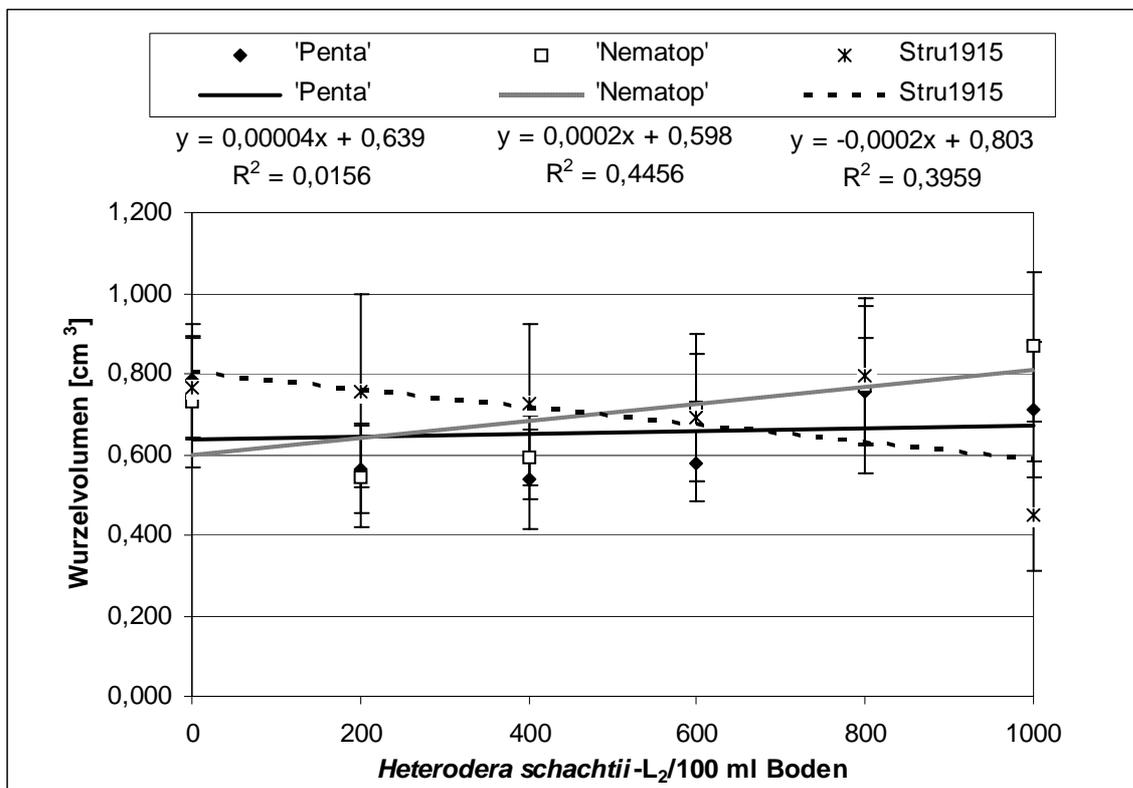


Abb. 15: Einfluss des P_i -wertes auf das Wurzelvolumen junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

Wurzeloberfläche

Mit steigendem P_i -Wert nahm die Wurzeloberfläche der Sorte 'Penta' leicht ab ($y = -0,0286x + 95,756$) (Abb. 16). In der Kontrolle betrug die Wurzeloberfläche im Mittel $108,19 \text{ cm}^2$, bei 200 L_2 -Larven/100 ml Boden $79,85 \text{ cm}^2$ und bei 600 L_2 -Larven/100 ml Boden $75,32 \text{ cm}^2$. Die toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' hatten in der Kontrolle ($94,22 \text{ cm}^2$) eine größere Wurzeloberfläche als bei einem P_i -Wert von 200 L_2 -Larven/100 ml Boden ($72,02 \text{ cm}^2$). Mit zunehmendem P_i -Wert erhöhte sich die Wurzeloberfläche auf $97,97 \text{ cm}^2$ bei einem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden bzw. auf $100,3 \text{ cm}^2$ bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden. Die Ergebnisse für die Wurzeloberfläche der Hybride Stru1915 folgen einer lineare Regressionsgeraden ($y = -0,029x + 96,56$) mit ähnlicher Steigung und Achsenabschnitt wie bei der Sorte 'Penta'.

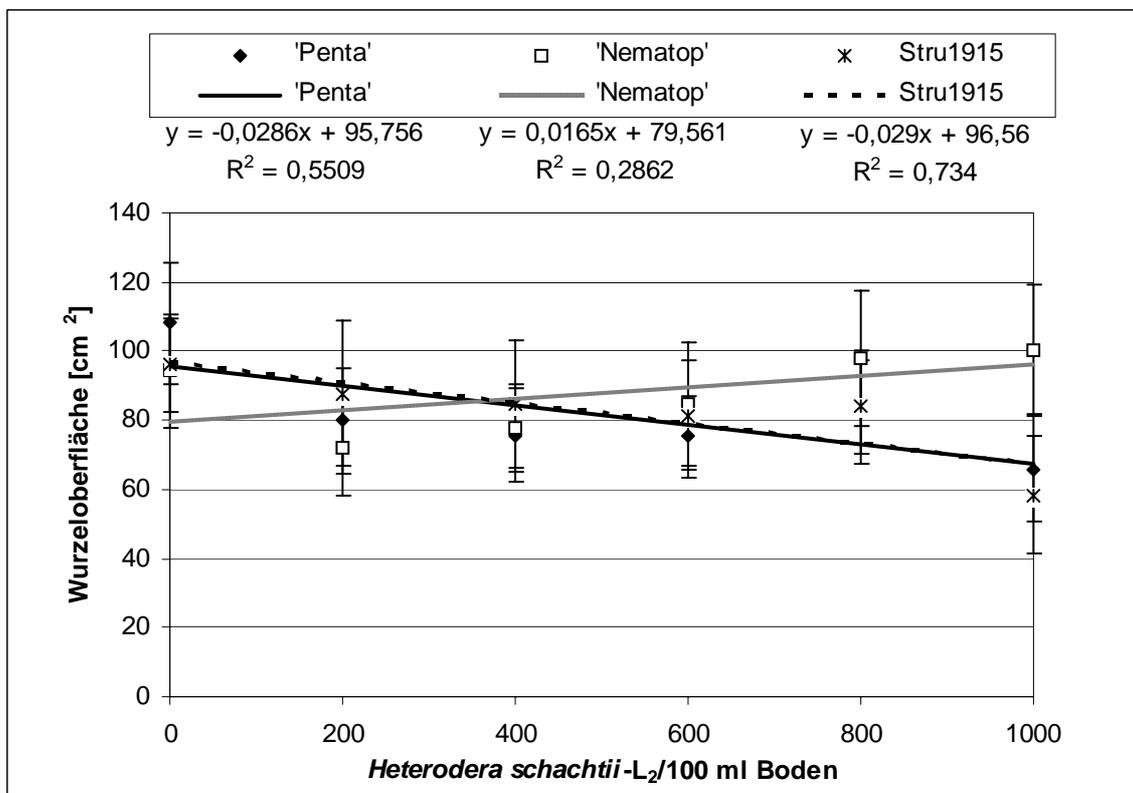


Abb. 16: Einfluss des P_i -wertes auf die Wurzeloberfläche junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

Anzahl Wurzelspitzen

Die Ergebnisse für die Anzahl Wurzelspitzen in Abhängigkeit vom P_i -Wert sind in Abbildung 17 dargestellt. Für die Werte der empfindlichen Sorte 'Penta' wurde eine lineare Regressionsgerade berechnet, deren Steigung (- 2,6453) die Abnahme an Wurzelspitzen der Pflanze mit zunehmendem P_i -Wert zeigt. Die Pflanzen hatten ein weniger verzweigtes Wurzelsystem mit weniger Seitenwurzeln. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten mit steigendem P_i -Wert einen geringeren Abnahme an Wurzelspitzen als die Pflanzen der Sorte 'Penta' von der Kontrolle (3238) bis zu einem P_i -Wert von 600 L_2 -Larven/100 ml Boden (2372). Bei dem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden war die Anzahl an Wurzelspitzen wieder höher (3143). Die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 hatten bei niedrigen P_i -Werten die geringste Anzahl an Wurzelspitzen. Mit steigendem P_i -Wert nahm bei den toleranten Pflanzen die Anzahl Wurzelspitzen weniger ab als bei der empfindlichen Sorte 'Penta'.

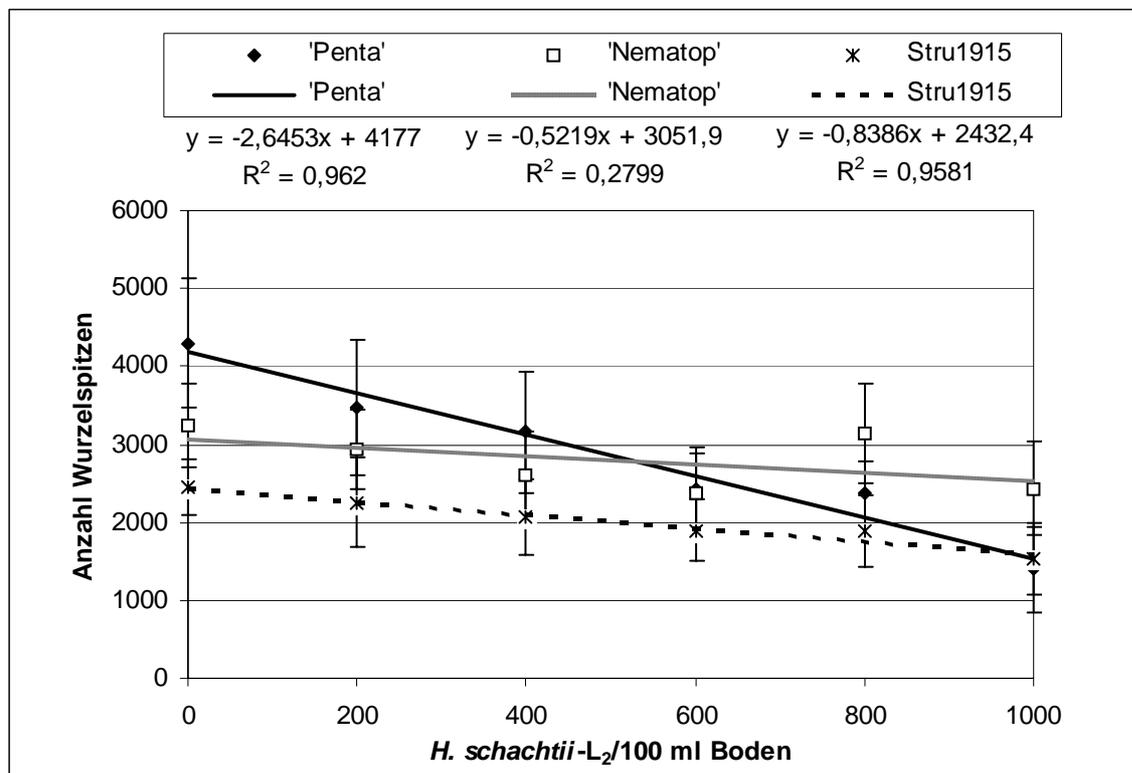


Abb. 17: Einfluss des P_i -wertes auf die Anzahl an Wurzelspitzen junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 40-48).

Durchschnittlicher Wurzeldurchmesser

Die Ergebnisse des durchschnittlichen Wurzeldurchmessers in Abhängigkeit vom P_i -Wert sind in Abbildung 18 dargestellt. Der durchschnittliche Wurzeldurchmesser der Zuckerrüben der empfindlichen Sorte 'Penta' nahm mit steigendem P_i -Wert zu ($y = 0,00001x + 0,0253$; $R^2 = 0,7467$). Bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden erreichte der durchschnittliche Wurzeldurchmesser 0,044 cm. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten bei einem P_i -Wert von 1000 L_2 -Larven/100 ml Boden im Schnitt einen Wurzeldurchmesser von 0,034 cm. Die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 erreichten ihren höchsten Wurzeldurchmesser bei einem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden (0,037 cm). Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' ($R^2 = 0,4301$) und der Hybride Stru1915 ($R^2 = 0,0875$) bestand keine lineare Korrelation zwischen steigender Nematodendichte und durchschnittlichem Wurzeldurchmesser.

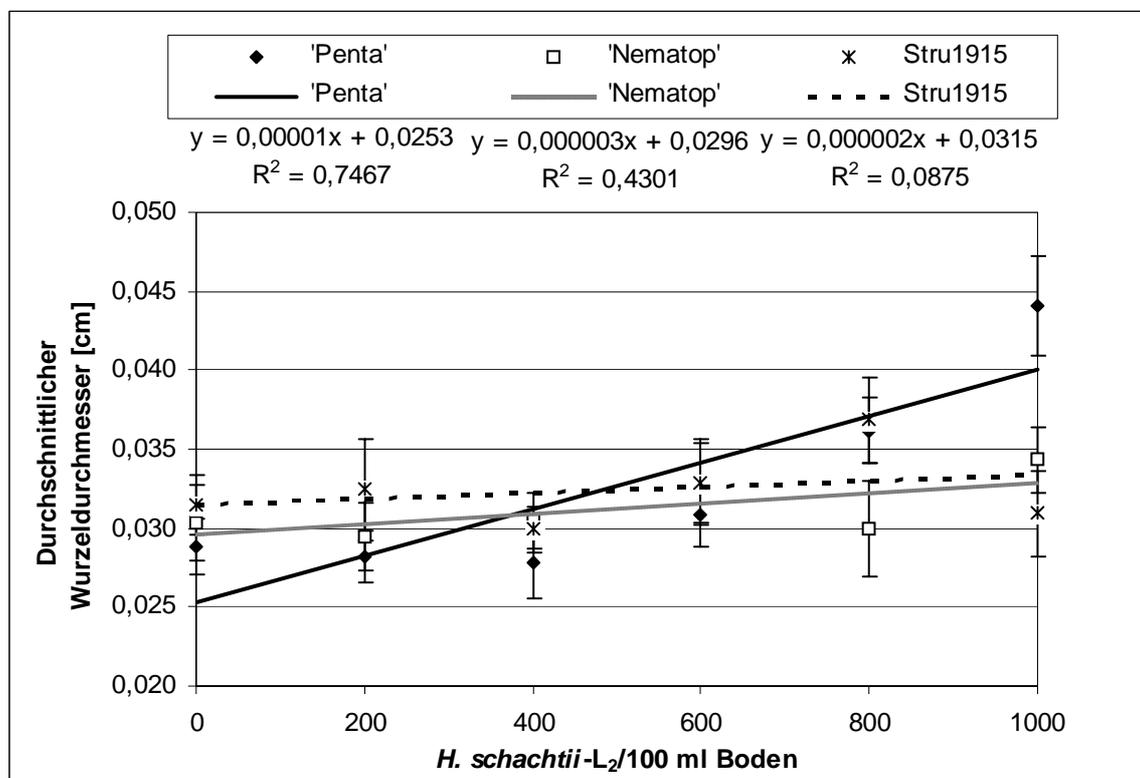


Abb. 18: Einfluss des P_i -wertes auf den durchschnittlichen Wurzeldurchmesser junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 40-48$).

3.1.3 Durchwurzelungstiefe

Die Untersuchungen sollten zeigen, ob tolerante Zuckerrüben bei Befall mit *H. schachtii* ein verstärktes Wurzelwachstum in tieferen Bodenschichten zeigen.

Bei den unbehandelten Varianten konnten 8 von 10 Pflanzen ausgewertet werden. Bei den mit *H. schachtii*-inokulierten Pflanzen konnten 3 Pflanzen der Sorte 'Penta', 5 der Sorte 'Nematop' bzw. 6 der Hybride Stru1915 ausgewertet werden.

Sprossfrischgewicht

In Abwesenheit von einem *H. schachtii*-Befall war das Sprossfrischgewicht der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 0,53 g deutlich niedriger als bei der toleranten Sorte 'Nematop' mit 1,01 g und der toleranten Hybride Stru1915 mit 1,08 g (Abb. 19). Auch bei *H. schachtii*-Befall fiel das Sprossfrischgewicht der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 0,14 g niedriger aus als bei der toleranten Sorte 'Nematop' mit 0,45 g und der toleranten Hybride Stru1915 mit 0,28 g.

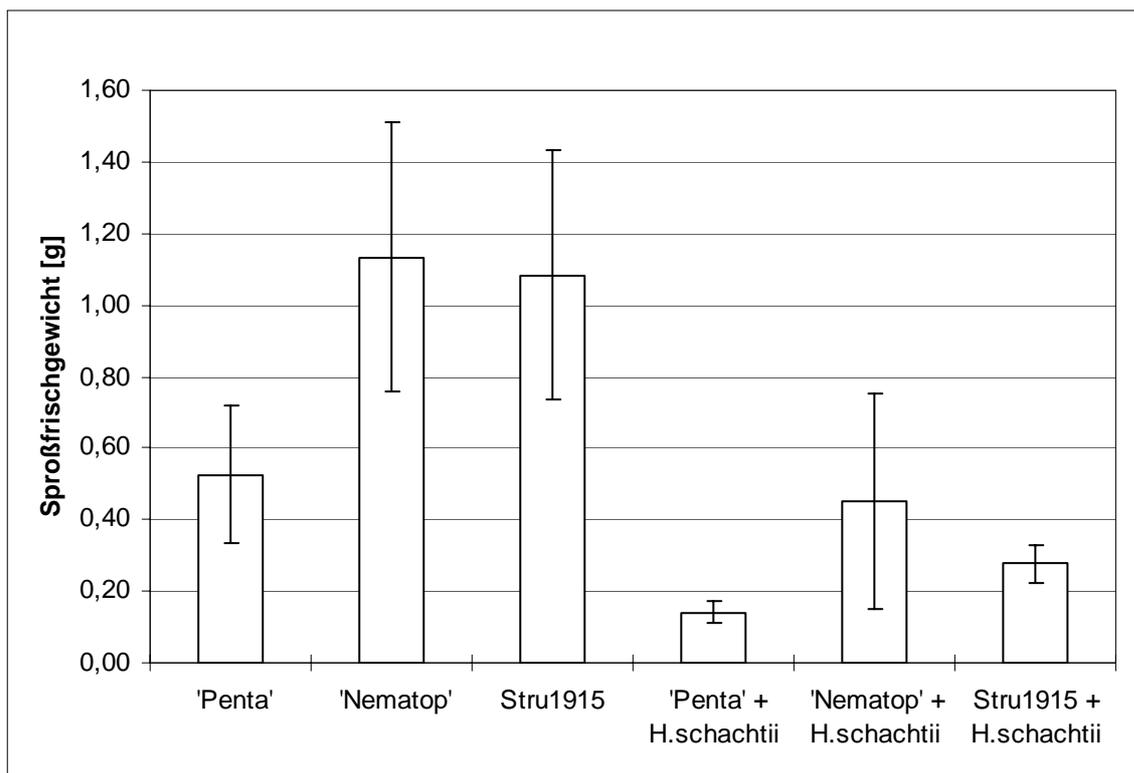


Abb. 19: Einfluss eines *Heterodera schachtii*-Befalls mit auf das Sprossfrischgewicht [g] junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybride Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3-8).

Wurzelfrischgewicht

Das Wurzelfrischgewicht der Zuckerrüben lag in Abwesenheit eines *H. schachtii*-Befalls am höchsten bei der toleranten Hybride Stru1915 (0,21 g), gefolgt von der toleranten Sorte 'Nematop' (0,16 g) und der empfindlichen Sorte 'Penta' (0,08 g). Unter Nematodenbefall entwickelte sich das Wurzelsystem aller Pflanzen deutlich geringer. Das niedrigste Wurzelfrischgewicht wurde bei der empfindlichen Sorte 'Penta' (0,01 g) beobachtet. Das Wurzelfrischgewicht der toleranten Hybriden Stru1915 bzw. der toleranten Sorte 'Nematop' betrug 0,02 g und 0,08 g.

Weiterhin zeigte sich, dass das Wurzelfrischgewicht der Zuckerrüben mit zunehmender Bodentiefe abnahm (Abb. 20). Das höchste Wurzelfrischgewicht wurde bei allen Varianten in den obersten 10 cm gemessen und betrug in Abwesenheit von *H. schachtii* für die Pflanzen der Sorte 'Penta' 0,06 g, der Sorte 'Nematop' 0,9 g und der Hybride Stru1915 0,17 g. Durch Nematodenbefall wurde das Wurzelfrischgewicht der beiden Sorten und der Hybride erheblich reduziert. So war das Wurzelfrischgewicht bei der empfindlichen Sorte 'Penta' (0,01 g) und der toleranten Hybride Stru1915 (0,02 g) auf die oberen 10 cm beschränkt. Bei der toleranten Sorte 'Nematop' betrug das Wurzelfrischgewicht in den oberen 10 cm 0,05 g. Nur die Pflanzen der Sorte 'Nematop' wuchsen bis in 40 cm Tiefe.

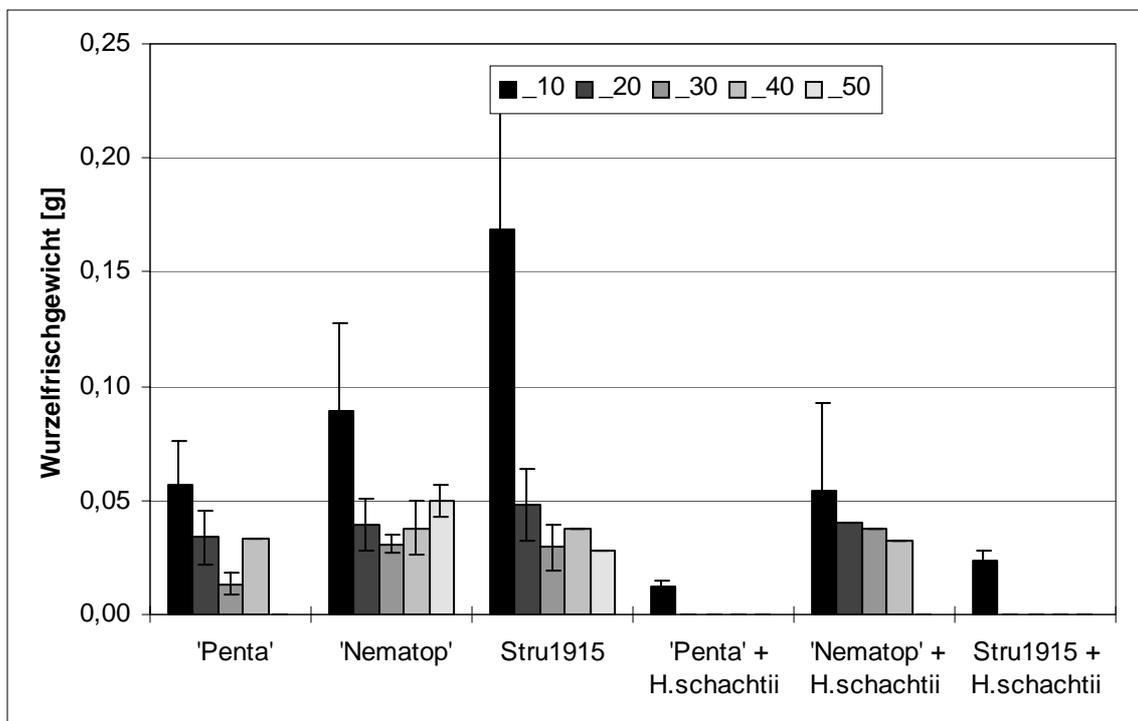


Abb. 20: Einfluss eines *Heterodera schachtii*-Befalls auf die Durchwurzelungstiefe der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant). Dargestellt ist das Wurzelfrischgewicht [g] in den Bodentiefen 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50 cm (von links nach rechts) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3-8).

Gesamtwurzellänge

Die Gesamtwurzellänge für die gesamte Bodentiefe lag in Abwesenheit eines *H. schachtii*-Befalls am höchsten bei der toleranten Hybride Stru1915 (356 cm), gefolgt von der toleranten Sorte 'Nematop' (126 cm) und am niedrigsten bei der empfindlichen Sorte 'Penta' (116 cm). Unter Nematodenbefall entwickelte sich das Wurzelsystem aller Pflanzen deutlich schlechter. Die niedrigste Gesamtwurzellänge wurde bei der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 21 cm beobachtet, gefolgt von der toleranten Hybride Stru1915 mit 39 cm und der toleranten Sorte 'Nematop' mit 126 cm.

Die Wurzellänge nahm mit zunehmender Bodentiefe ab (Abb. 21). Die höchste Wurzellänge wurde in Abwesenheit von *H. schachtii* in den obersten 10 cm Boden gemessen und betrug für die Pflanzen der Sorte 'Penta' 76 cm, der Sorte 'Nematop' 191 cm und der Hybride Stru1915 305 cm. Durch Nematodenbefall wurde die Wurzellänge aller Sorten erheblich reduziert. So war die Wurzellänge bei der empfindlichen Sorte 'Penta' (21 cm) und der toleranten Hybride Stru1915 (39 cm) auf die oberen 10 cm beschränkt. Bei der toleranten Sorte 'Nematop' betrug die Wurzellänge in den oberen 10 cm Tiefe 108 cm, in 20 cm Bodentiefe 66 cm, in 30 cm Tiefe 16 cm und in 40 cm Tiefe 9 cm.

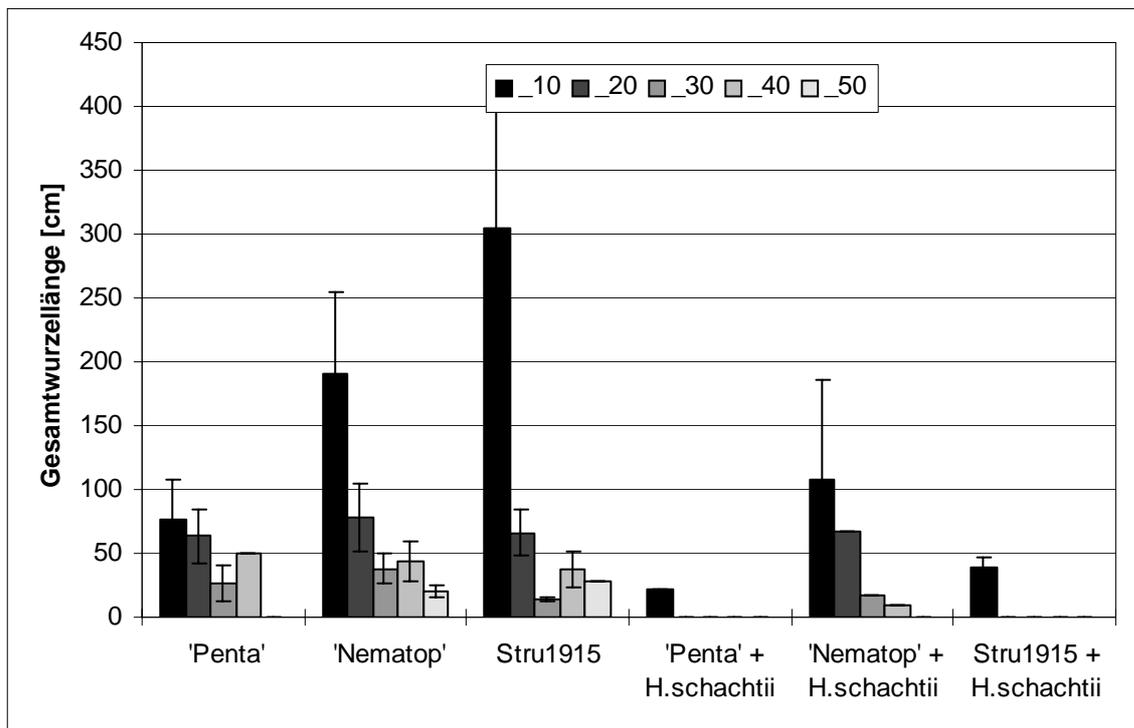


Abb. 21: Einfluss eines *Heterodera schachtii*-Befalls auf die Durchwurzelungstiefe der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant). Dargestellt ist die Gesamtwurzellänge [cm] in den Bodentiefen 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50 cm (von links nach rechts) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3-8).

Anzahl Wurzelspitzen

Die Anzahl an Wurzelspitzen in dem Versuch zur Durchwurzelungstiefe der Zuckerrüben nahm mit zunehmender Bodentiefe ab (Abb. 22). Die größte Anzahl an Wurzelspitzen wurde in Abwesenheit von *H. schachtii* in den obersten 10 cm Boden gemessen und betrug 2911 ('Penta'), 1506 (Stru1915) und 1206 ('Nematop'). Durch Nematodenbefall wurde die Anzahl an Wurzelspitzen aller Sorten erheblich eingeschränkt. So war die Anzahl an Wurzelspitzen bei der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 68 und der toleranten Hybriden Stru1915 mit 142 auf die oberen 10 cm beschränkt. In den oberen 10 cm hatten die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' 478 Wurzelspitzen. In 20 cm Bodentiefe fanden sich für die Sorte 'Nematop' 114 Wurzelspitzen, in 30 cm Tiefe 65 und in 40 cm Tiefe 39 Wurzelspitzen.

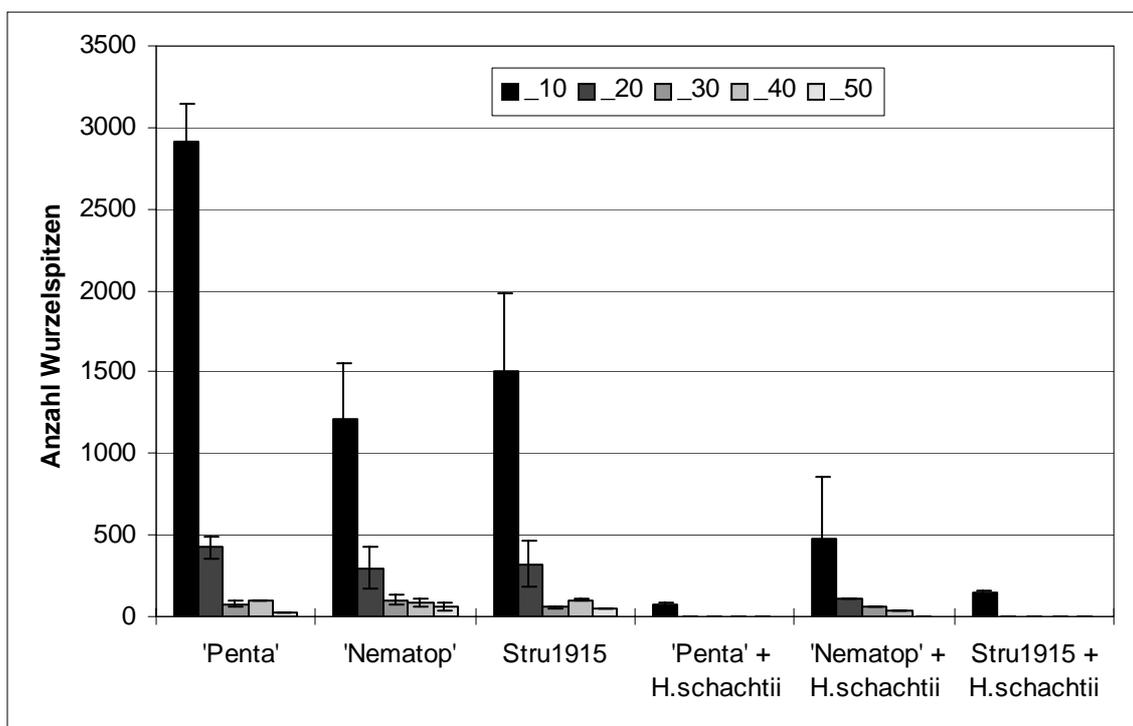


Abb. 22: Einfluss eines *Heterodera schachtii*-Befalls auf die Durchwurzelungstiefe der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant). Dargestellt ist die Anzahl an Wurzelspitzen in den Bodentiefen 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50 cm (von links nach rechts) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3-8).

Durchschnittlicher Wurzeldurchmesser

In Abwesenheit eines *H. schachtii*-Befalls nahm der durchschnittliche Wurzeldurchmesser mit den zunehmenden Bodentiefen etwas zu (Abb. 23). Während in 10 cm Bodentiefe der durchschnittliche Wurzeldurchmesser für die untersuchten Zuckerrüben noch 0,025 cm ('Penta'), 0,023 cm ('Nematop') und 0,027 cm (Stru1915) betrug, waren es in 30 cm Tiefe 0,037 cm ('Penta'), 0,034 cm ('Nematop') und 0,056 cm (Stru1915). Ihren höchsten durchschnittlichen Wurzeldurchmesser erreichte die tolerante Sorte 'Nematop' (0,055 cm) in 50 cm Bodentiefe. In 50 cm Tiefe hatte der durchschnittliche Wurzeldurchmesser der Hybride Stru1915 wieder etwas abgenommen (0,041 cm). Durch Nematodenbefall wurde die Durchwurzelung des Bodens bei allen Sorten erheblich eingeschränkt. Der durchschnittliche Wurzeldurchmesser in den oberen 10 cm war für alle Zuckerrübenvarianten etwas höher als bei den Kontrollpflanzen in der gleichen Bodentiefe. Den höchsten Wurzeldurchmesser hatte die tolerante Hybride Stru1915 mit 0,034 cm, gefolgt von der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 0,033 cm und der toleranten Sorte 'Nematop' mit 0,030 cm. Mit zunehmender Bodentiefe wurzelte nur noch die tolerante Sorte 'Nematop'. Die Pflanzen dieser Sorte hatten in 40 cm Bodentiefe den höchsten durchschnittlichen Wurzeldurchmesser mit 0,070 cm.

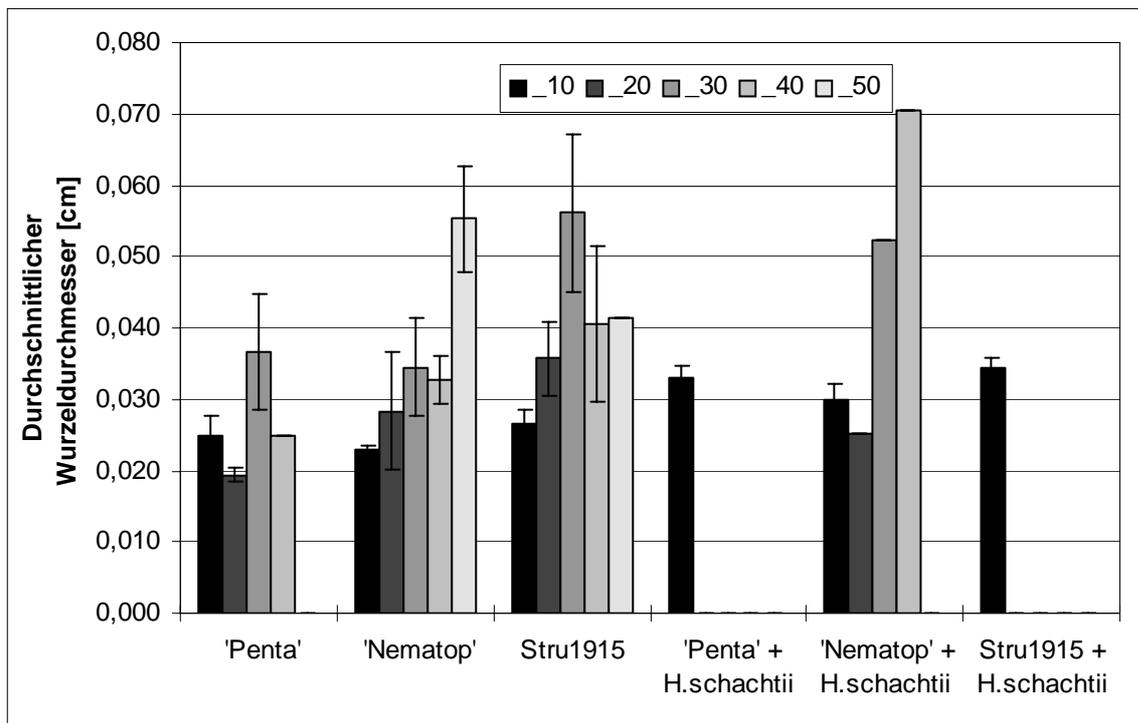


Abb. 23: Einfluss eines *Heterodera schachtii*-Befalls auf die Durchwurzelungstiefe der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant). Dargestellt ist den durchschnittlichen Wurzeldurchmesser in den Bodentiefen 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50 cm (von links nach rechts) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 3-8).

3.1.4 Kompensationswachstum

Um die Fähigkeit zum Kompensationswachstum der jungen Zuckerrübenpflanzen zu untersuchen, wurde an den Sämlingen mit einer Rasierklinge die Hälfte der Pfahlwurzel entfernt. Von den unbehandelten Varianten konnten alle 10 Pflanzen ausgewertet werden. Bei den Pflanzen mit der beschädigten Pfahlwurzel konnten 9 Pflanzen der Sorte 'Penta', 10 der Sorte 'Nematop', bzw. 8 der Hybride Stru1915 ausgewertet werden.

Sprossfrischgewicht

In der Kontrolle wies die empfindliche Sorte 'Penta' mit 3,77 g das höchste Sprossfrischgewicht auf, gefolgt von der toleranten Sorte 'Nematop' mit 3,70 g und der Hybride Stru1915 mit 2,76 g (Abb. 24). Durch Entfernen eines Teils der Pfahlwurzel wurde das Sprossfrischgewicht der Sorte 'Penta' um 19 % reduziert. Demgegenüber führte die Behandlung bei der toleranten Sorte 'Nematop' und bei der toleranten Hybride Stru1915 zu einer Förderung des Sprosswachstums um 7 % bzw. 15 %.

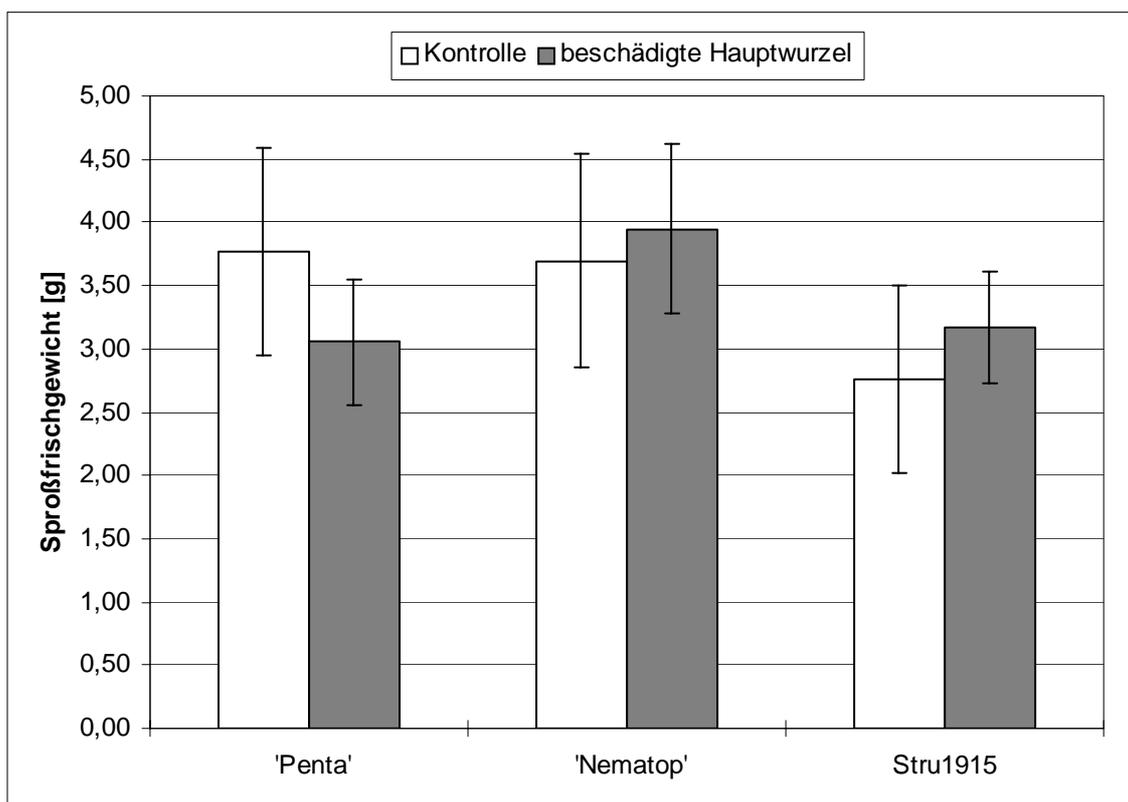


Abb. 24: Einfluss einer mechanischen Beschädigung der Hauptwurzel auf das Sprossfrischgewicht der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 8-10).

Wurzelfrischgewicht

Ein tendenziell ähnliches Bild wie im Sprossfrischgewicht zeigte sich auch im Wurzelfrischgewicht (Abb. 25). In der Kontrolle wies die empfindliche Sorte 'Penta' ein Wurzelfrischgewicht von 0,40 g auf. Das Wurzelfrischgewicht der toleranten Sorte 'Nematop' betrug 0,41 g, das der toleranten Hybride Stru1915 0,36 g. Mit dem Abtrennen der Hälfte der Pfahlwurzel wurde das Wurzelfrischgewicht von 'Penta' um 35 % reduziert, wohingegen es bei der toleranten Sorte 'Nematop' und der toleranten Hybride Stru1915 zu einer Steigerung des Wurzelfrischgewichtes von 85 % bzw. 6 % kam

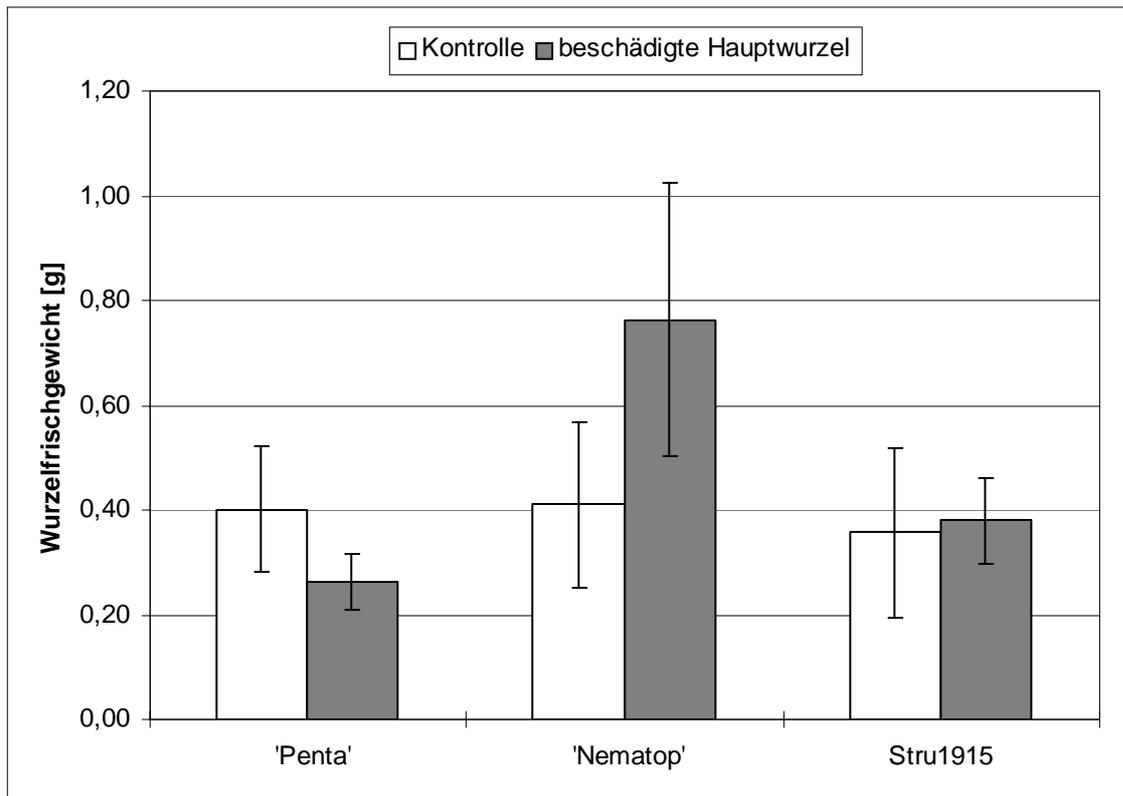


Abb. 25: Einfluss einer mechanischen Beschädigung der Hauptwurzel auf das Wurzelfrischgewicht der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 8-10$).

Gesamtwurzellänge

In der Kontrolle wies die empfindliche Sorte 'Penta' (582 cm) die größte Wurzellänge auf, gefolgt von der toleranten Sorte 'Nematop' (526 cm) und der Hybride Stru1915 (305 cm) (Abb. 26). Wurde ein Teil der Pfahlwurzel entfernt, kam es zur nachfolgenden Förderung der Wurzellänge bei der toleranten Sorte 'Nematop' um 33 % und bei der toleranten Hybride Stru1915 um 30 %. Demgegenüber wurde die Wurzellänge der empfindlichen Sorte 'Penta' durch die Behandlung um 28 % reduziert.

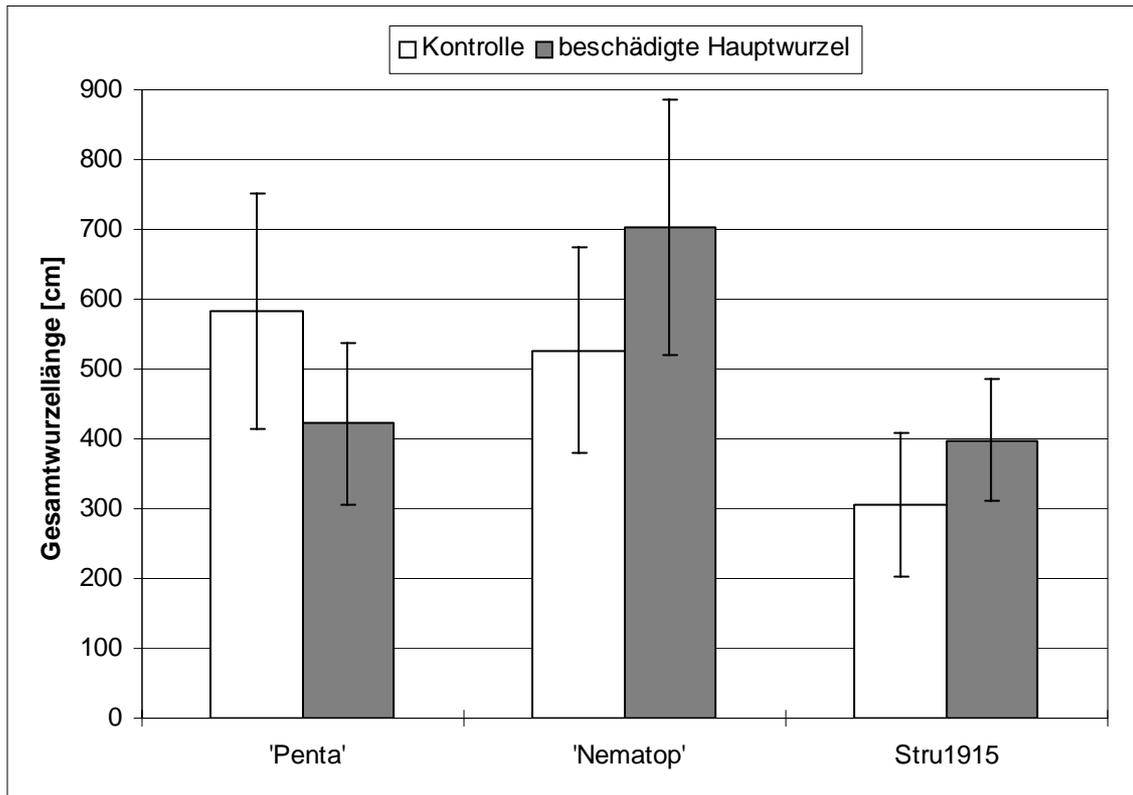


Abb. 26: Einfluss einer mechanischen Beschädigung der Hauptwurzel auf die Gesamtwurzellänge der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 8-10).

Anzahl an Wurzelspitzen

In der Kontrolle wies die empfindliche Sorte 'Penta' (1228) die höchste Anzahl an Wurzelspitzen auf, gefolgt von der toleranten Sorte 'Nematop' (1137) und der Hybride Stru1915 (510) (Abb. 27). Wurde ein Teil der Pfahlwurzel entfernt, kam es zur nachfolgenden Förderung der Wurzellänge bei der toleranten Sorte 'Nematop' um 55 % und bei der toleranten Hybride Stru1915 um + 19 %. Demgegenüber war die Anzahl an Wurzelspitzen der empfindlichen Sorte 'Penta' um 11 % reduziert.

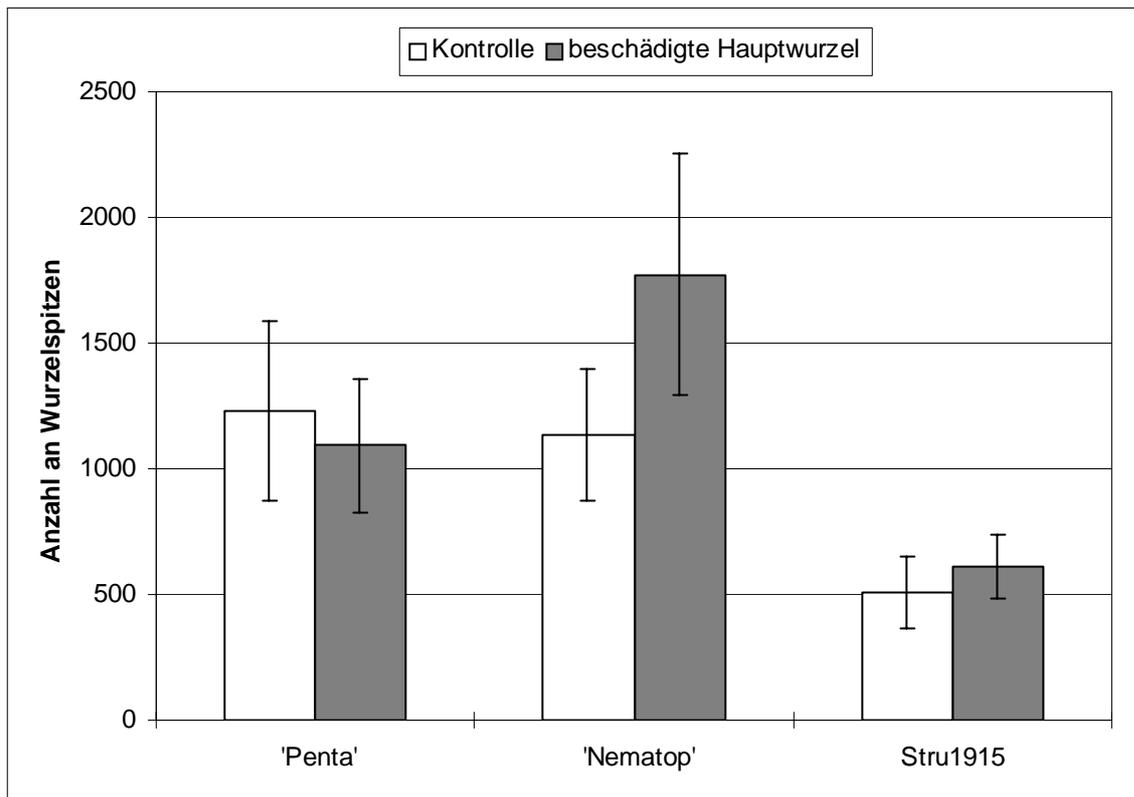


Abb. 27: Einfluss einer mechanischen Beschädigung der Hauptwurzel auf die Anzahl an Wurzelspitzen der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 8-10$).

Durchschnittlicher Wurzeldurchmesser

In der Kontrolle wies die empfindliche Sorte 'Penta' einen durchschnittlichen Wurzeldurchmesser von 0,025 cm auf (Abb. 28). Der durchschnittliche Wurzeldurchmesser der toleranten Sorte 'Nematop' betrug 0,024 cm, der der toleranten Hybride Stru1915 0,028 cm. Mit dem Abtrennen der Hälfte der Pfahlwurzel kam es zu einer Reduzierung des Wurzeldurchmessers bei allen Zuckerrübenvarianten. Bei 'Penta' lag der durchschnittliche Wurzeldurchmesser 1,6 % unterhalb der Kontrolle. Bei der toleranten Sorte 'Nematop' war der durchschnittliche Wurzeldurchmesser um 5,8 % reduziert und bei der toleranten Hybride Stru1915 um 2,1 %.

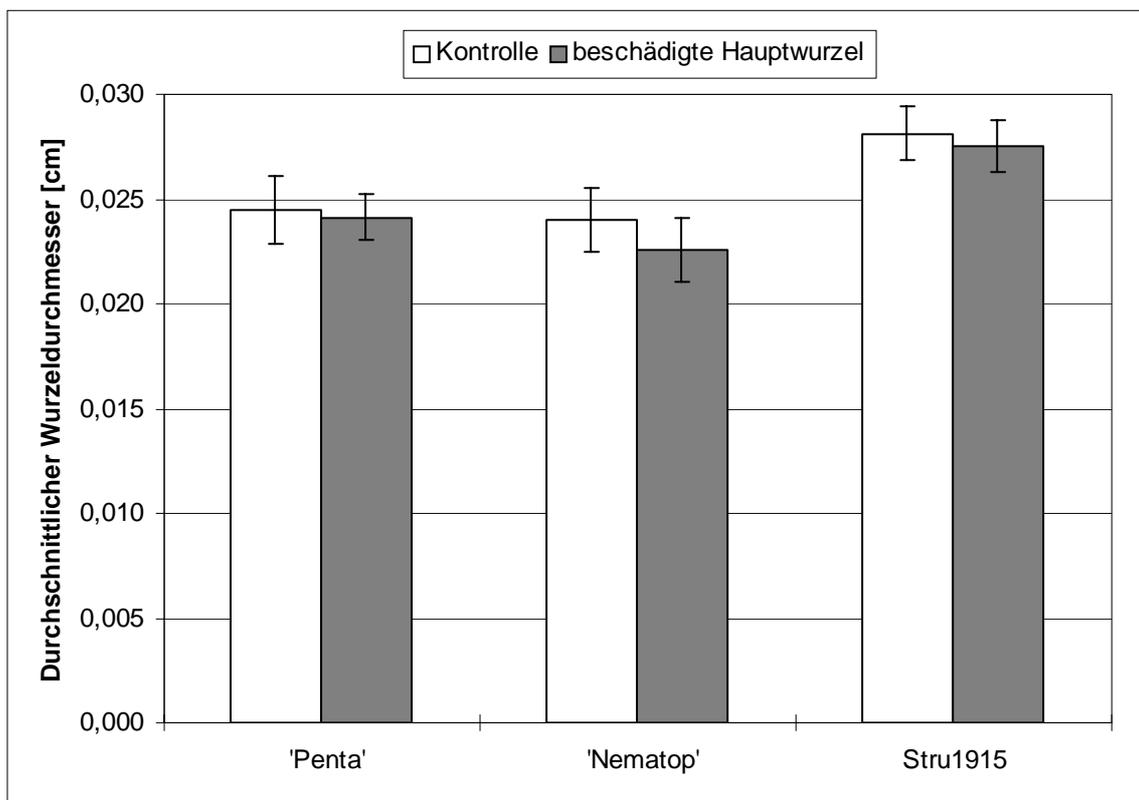


Abb. 28: Einfluss einer mechanischen Beschädigung der Hauptwurzel auf den durchschnittlichen Wurzeldurchmesser der Zuckerrüben 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant), Stru1915 (tolerant) (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, n = 8-10).

3.1.5 Lichtmikroskopie

Vergleichende Untersuchungen an Wurzeln befallener und nicht befallener Pflanzen sollten zeigen, inwieweit es durch den Befall mit *H. schachtii* zu Gewebeveränderungen an empfindlichen und toleranten Zuckerrüben kommt.

3.1.5.1 Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*

Sieben Tage nach Nematodeninokulation konnten zahlreiche infektiöse Larven von *H. schachtii* im Wurzelgewebe der empfindlichen und anfälligen Zuckerrübensorte 'Penta' festgestellt werden. Nach der Eindringung durchwanderten die *H. schachtii*-Larven intrazellulär die Zellen der Wurzelrinde. Es wurde aber keine sichtbare pflanzliche Reaktion im Lichtmikroskop beobachtet (Abb. 29 A). Mit Beginn ihrer parasitierenden Lebensweise setzten sich die *H. schachtii*-Larven innerhalb der Wurzelrinde nahe dem Zentralzylinder fest (Abb. 29 B). Die Tiere waren zumeist parallel zur Wurzelachse orientiert, wobei der Schwanz zur Wurzelspitze gerichtet war (Abb. 29 C). Es wurden die Bildung von Zellwandauflagerungen und ein Absterben der Nachbarzellen beobachtet (Abb. 29 D). Die Kopfregion der parasitierenden *H. schachtii*-Larven war dicht umgeben von mehreren Schichten nekrotisierter Zellen (Abb. 29 B, Abb. 29 C, Abb. 29 D). In den nicht mit *H. schachtii*-Larven inokulierten Pflanzen waren keine nekrotischen Zellen oder Zellwandauflagerungen in der Wurzelrinde nahe dem Zentralzylinder zu erkennen (Abb. 30 A, Abb. 30 B).

Bei den Präparaten der toleranten und resistenten Sorte 'Nematop' und der toleranten und anfälligen Hybride Stru1915 wurden 7 Tage nach Inokulation keine Larven in den Wurzeln gefunden.

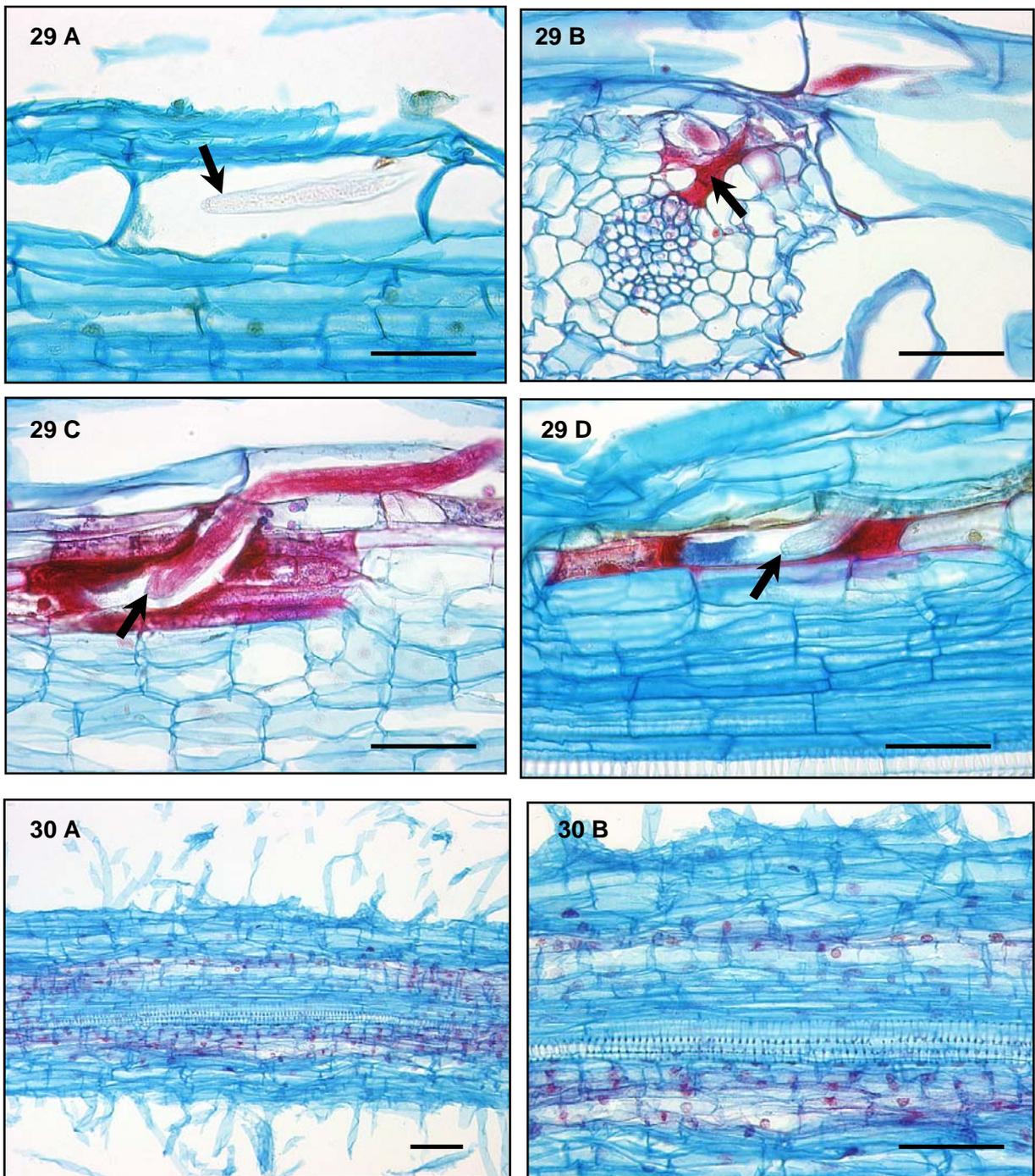


Abb. 29 A-D: Längsschnitt durch die Wurzel von Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Zuckerrübensorte 'Penta' 7 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*: (A) intrazellulär wandernde *Heterodera schachtii*-Larve (→) in der Wurzelrinde, ohne sichtbare pflanzliche Reaktion der Zuckerrüben; (B) Querschnitt der Seitenwurzel, die im Rindengewebe Zellwandauflagerungen dicht am Zentralzylinder zeigt, verursacht durch eine *Heterodera schachtii*-Larve (→); (C) und (D) Zellwandauflagerungen und abgestorbene Nachbarzellen um die Kopfreion einer *Heterodera schachtii*-Larve (→) während der Induktionsphase des Syncytiums am Zentralzylinder. (Maßstab = 50 µm)

Abb. 30 A-B: Längsschnitt durch die Wurzel von Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Zuckerrübensorte 'Penta' mit einer Übersicht der Gewebe der Kontrollpflanzen ohne *H.schachtii*-Inokulation dicht hinter der Wurzelspitze. (Maßstab = 50 µm)

3.1.5.2 Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*

Anhand von histologischen Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit *H. schachtii* wurden die Lage und Entwicklung der Syncytien untersucht.

An den Wurzeln der anfälligen und empfindlichen Zuckerrübenpflanzen der Sorte 'Penta' hatten sich die Nematoden zu adulten Tieren entwickelt. Im Wurzellängsschnitt konnten zahlreiche voll entwickelte *H. schachtii*-Weibchen beobachtet werden (Abb. 31 A). Die Weibchen traten entlang der Wurzel wie auch direkt an den Wurzelspitzen auf (Abb. 31 B). Der Hinterleib der Weibchen brach aus den Wurzeln aus, während sie mit ihrer Kopfregion in der Wurzelrinde verblieben. Um die Kopfregion waren die Zellen der Wirtspflanze nekrotisiert. Unter den günstigen Gewächshausbedingungen entwickelte sich eine Generation von *H. schachtii* schnell und die Körper mancher Weibchen waren schon nach 35 Tagen mit neuen Eiern angefüllt (Abb. 31 C). Deutlich zu erkennen waren die ausgedehnten Syncytien mit den partiell aufgelösten Zellwänden, dem dichten Cytoplasma und den zahlreichen vergrößerten Zellkernen (Abb. 31 D). Die Syncytien reichten vom Rand des Leitbündels bis weit in das Leitbündel hinein. In manchen Fällen erfüllte das Syncytium sogar das gesamte Leitbündel. Die Gewebe des Leitbündels waren alle Teil des Syncytiums geworden mit Ausnahme der Tracheen des Xylems, die das Nährgewebe noch durchzogen.

In den Pflanzen, die nicht mit *H. schachtii* inokuliert worden waren, wurden keine Veränderungen des Wurzelgewebes festgestellt (Abb. 32 A, Abb. 32 B).

Bei den Pflanzen der toleranten und resistenten Sorte 'Nematop' wurden 35 Tage nach Inokulation einzelne Nematoden gefunden. Die Weibchen waren verkümmert. Die Syncytien waren sehr klein, nekrotisiert und umgeben von nekrotischen Zellen der Wurzelrinde. Die *H. schachtii*-Individuen und ihre kleinen Syncytien befanden sich nur am äußeren Rand der Wurzelrinde. Sie reichten nicht an das Leitbündel heran. Die Leitbündel blieben unbeschädigt (Abb. 33 A, Abb. 33 B).

Bei den untersuchten Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 wurden auch 35 Tage nach Inokulation keine Nematoden in der Wurzel gefunden. Es konnten keine Aussagen zu der Reaktion der Pflanzen auf *H. schachtii*-Befall auf morphologischer Ebene gemacht werden.

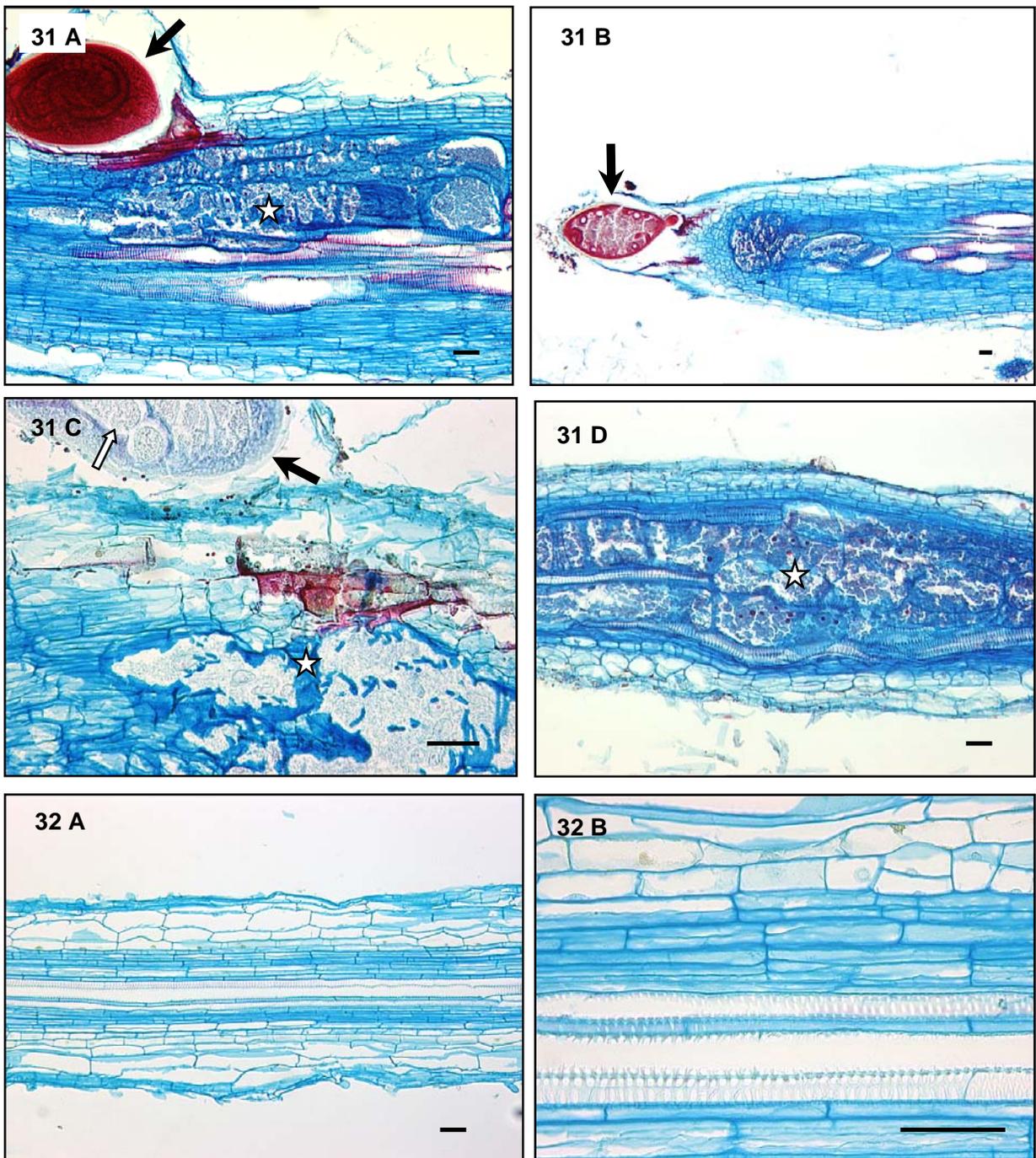


Abb. 31 A-D: Längsschnitt durch die Wurzel von Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Sorte 'Penta' 35 Tage nach Inokulation: (A) voll entwickeltes *Heterodera schachtii*-Weibchen (→) in der Wurzelrinde, Syncytium (☆) grenzt an das Leitbündel; (B) Weibchen (→) an der Wurzelspitze; (C) *Heterodera schachtii*-Weibchen (→) gefüllt mit Eiern (⇔); (D) Syncytium (☆), was das gesamte Leitbündel ausfüllt. (Maßstab = 50µm)

Abb. 32 A-B: Längsschnitt durch die Wurzel von Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Zuckerrübensorte 'Penta' mit einer Übersicht der Gewebe der Kontrollpflanzen ohne *H.schachtii*-Inokulation 5 cm von der Wurzelspitze entfernt. (Maßstab = 50µm)

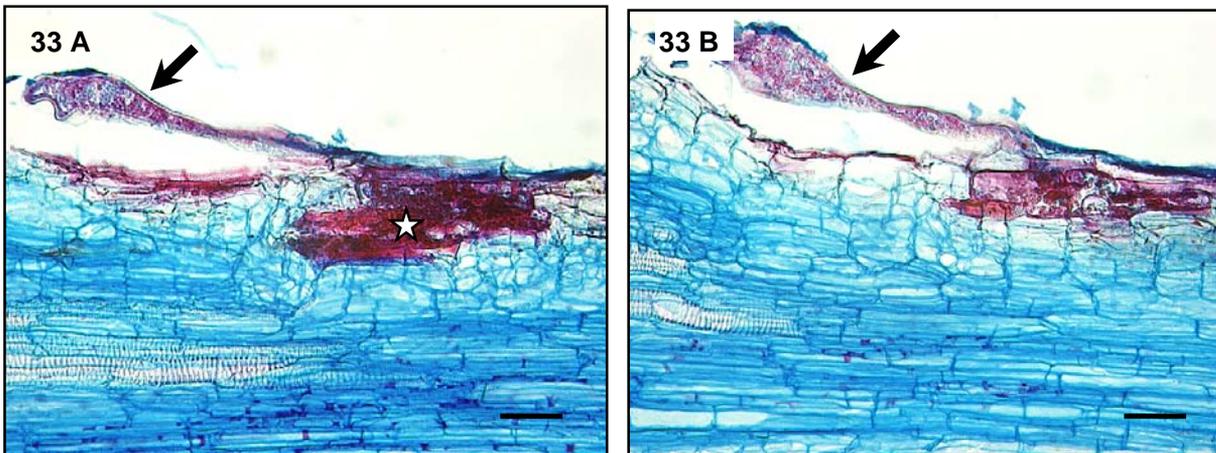


Abb. 33 A-B: Längsschnitt durch die Wurzel von Zuckerrüben der resistenten und toleranten Sorte 'Nematop' 35 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*: (A) verkümmertes *Heterodera schachtii*-Weibchen (➡), Syncytium (☆) nur schwach entwickelt und nekrotisiert. (B) Der Nematode (➡) und das Nährgewebe beschädigen nur das Rindengewebe. Das Leitbündel ist unbeeinträchtigt. (Maßstab = 50 µm)

3.2 Pflanzenphysiologische Untersuchungen

3.2.1 Glucose/Saccharose-Verhältnis

An den beiden Zuckerrübensorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) wurde über 6 Wochen nach *H. schachtii*-Befall der Gehalt an den löslichen Kohlenhydraten Glucose und Saccharose im Spross und in der Wurzel gemessen.

Saccharosegehalte im Spross

Der Saccharosegehalt im Spross stieg über die Zeit an. In der ersten Auswertungswoche wurden unter befallsfreien Bedingungen die höchsten Saccharosegehalte mit 0,768 mg/g FG bei den Pflanzen der Sorte 'Penta' gemessen, gefolgt von den Pflanzen der Hybride Stru1915 mit 0,545 mg/g FG und den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 0,371 mg/g FG (Tab. 4). Auch in der 6. Auswertungswoche hatten die Pflanzen der Sorte 'Penta' den höchsten Gehalt an Saccharose im Spross mit 6,084 mg/g FG, gefolgt von den Pflanzen der Hybride Stru1915 mit 5,976 mg/g FG und den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 4,077 mg/g FG. Bei *H. schachtii*-Befall hatten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' eine Woche nach Nematodeninokulation von allen Varianten die höchsten Saccharosegehalte im Spross mit 1,125 mg/g FG. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten 0,748 mg/g FG Saccharose im Spross und die Pflanzen der Hybride Stru1915 0,366 mg/g FG. Sechs Wochen nach Nematodeninokulation hatten die empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' die geringsten Saccharosegehalte im Spross (4,266 mg/g FG). Die Saccharosegehalte der toleranten Sorte 'Nematop' betragen 4,703 mg/g FG und die der toleranten Hybride Stru1915 4,798 mg/g FG.

Tab. 4: Entwicklung der Menge an Saccharose [mg/g FG] im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen.

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	0,768	1,300	0,795	3,725	3,120	6,084
'Nematop'	0,371	1,200	1,200	1,688	1,680	4,077
Stru1915	0,545	0,909	3,780	2,163	2,166	5,976
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	1,125	1,270	2,291	0,151	2,374	4,266
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	0,748	1,154	3,023	0,996	1,844	4,703
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	0,366	0,960	1,012	3,874	3,621	4,798

Glucosegehalte im Spross

Der Glucosegehalt im Spross stieg über die Zeit an. In der ersten Auswertungswoche wurden unter befallsfreien Bedingungen die höchsten Glucosegehalte mit 1,033 mg/g FG bei den Pflanzen der Sorte 'Penta' gemessen, gefolgt von den Pflanzen der Hybride Stru1915 mit 0,490 mg/g FG und den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 0,488 mg/g FG (Tab. 5). In der 6. Auswertungswoche hatten die Pflanzen der Sorte 'Nematop' den höchsten Glucosegehalt im Spross mit 1,818 mg/g FG, vor den Pflanzen der Sorte 'Penta' mit 1,644 mg/g FG und denen der Hybride Stru1915 mit 1,628 mg/g FG. Bei *H. schachtii*-Befall hatten die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 den größten Glucosegehalt im Spross mit 1,751 mg/g FG. Der Glucosegehalt der empfindlichen Sorte 'Penta' betrug bei *H. schachtii*-Befall 1,676 mg/g FG und bei der toleranten Hybride Stru1915 1,251 mg/g FG. Sechs Wochen nach Nematodeninokulation hatten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' den höchsten Glucosegehalt im Spross mit 4,017 mg/g FG gefolgt von den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 mit 2,295 mg/g FG. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' hatten zu diesem Zeitpunkt von den befallenen Varianten den geringsten Glucosegehalt im Spross mit 2,295 mg/g FG.

Tab. 5: Entwicklung der Menge an Glucose [mg/g FG] im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen.

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	1,033	1,134	0,963	1,932	1,138	1,644
'Nematop'	0,488	1,046	0,976	1,089	0,774	1,817
Stru1915	0,490	1,183	2,256	1,426	1,235	1,628
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	1,676	0,947	1,573	0,761	1,416	4,017
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	1,251	0,389	4,018	1,019	0,590	2,295
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	1,751	1,071	1,219	2,209	1,309	3,665

Saccharosegehalte in der Wurzel

In der Zuckerrübenwurzel stieg der Saccharosegehalt in den 6 Wochen der Untersuchung stark an. In der ersten Auswertungswoche wurden unter befallsfreien Bedingungen die höchsten Saccharosegehalte mit 0,429 mg/g FG bei den Pflanzen der Sorte 'Penta' gemessen, gefolgt von den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 0,215 mg/g FG und den Pflanzen der Hybride Stru1915 mit 0,158 mg/g FG (Tab. 6). Bis zur 6. Auswertungswoche hatte sich der Saccharosegehalt in den Wurzeln erheblich erhöht. Die Pflanzen der Sorte 'Penta' hatten den höchsten Gehalt an Saccharose mit 20,843 mg/g FG, gefolgt von den Pflanzen der Hybride Stru1915 mit 14,696 mg/g FG und den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 14,696 mg/g FG. Bei *H. schachtii*-Befall hatten die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 eine Woche nach Inokulation die größte Saccharosemenge in der Wurzel mit 1,352 mg/g FG. Die Saccharosemenge der empfindlichen Sorte 'Penta' betrug bei *H. schachtii*-Befall 0,893 mg/g FG und 0,596 mg/g FG bei der toleranten Sorte 'Nematop'. Sechs Wochen nach Nematodeninokulation hatten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' die höchste Saccharosemenge in der Wurzel mit 10,407 mg/g FG gefolgt von den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 mit 8,610 mg/g FG und den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' mit 5,909 mg/g FG.

Tab. 6: Entwicklung der Menge an Saccharose [mg/g FG] in der Wurzel junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen.

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	0,429	1,001	2,488	5,918	4,614	20,843
'Nematop'	0,215	2,226	2,192	2,477	1,246	11,144
Stru1915	0,158	1,350	3,600	2,100	6,032	14,696
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	0,893	2,646	1,657	0,281	0,464	10,407
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	0,596	0,883	5,096	1,895	2,784	5,909
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	1,352	2,181	0,364	6,602	6,103	8,610

Glucosegehalte in der Wurzel

Auch der Gehalt an Glucose in den Wurzeln nahm über 6 Wochen zu. In der ersten Auswertungswoche wurden unter befallsfreien Bedingungen die höchsten Glucosegehalte mit 0,299 mg/g FG bei den Pflanzen der Sorte 'Penta' gemessen, gefolgt von den Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 0,167 mg/g FG und den Pflanzen Hybride Stru1915 mit 0,083 mg/g FG (Tab. 7). In der 6. Auswertungswoche waren es die Pflanzen der Hybride Stru1915, die mit 2,194 mg/g FG den höchsten Gehalt an Glucose hatten. Die Pflanzen der Sorte 'Penta' hatten 1,727 mg/g FG Glucose in der Wurzel und die Pflanzen der Sorte 'Nematop' 1,567 mg/g FG. Bei *H. schachtii*-Befall hatten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' eine Woche nach Inokulation den höchsten Gehalt an Glucose in der Wurzel mit 0,636 mg/g FG von allen Varianten, gefolgt von den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' mit 0,358 mg/g FG und den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 mit 0,523 mg/g FG. Sechs Wochen nach Inokulation hatten die Wurzeln der empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' den höchsten Glucosegehalt mit 2,032 mg/g FG. Die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 hatten einen Glucosegehalt von 1,774 mg/g FG, die Pflanzen der Sorte 'Nematop' 1,727 mg/g FG.

Tab. 7: Entwicklung der Menge an Glucose [mg/g FG] in der Wurzel junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	0,299	1,467	0,446	0,673	1,207	1,727
'Nematop'	0,167	1,392	0,976	0,736	0,618	1,567
Stru1915	0,083	1,282	2,127	0,390	0,945	2,194
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	0,636	1,548	1,442	0,074	1,309	2,032
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	0,358	0,519	0,961	0,802	0,759	1,727
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	0,523	1,819	1,973	1,619	0,755	1,774

Glucose/Saccharose-Verhältnis im Spross

Als weiterer Parameter wurde das Glucose/Saccharose-Verhältnis betrachtet. Zur Darstellung des Glucose/Saccharose-Verhältnisses wurden Regressionsgeraden berechnet. Da die Proben gepoolt wurden und pro Termin nur ein Messwert vorlag, konnte keine gesicherte Korrelation berechnet werden. Ziel war es, tendenzielle Veränderungen im Kohlenhydratstoffwechsel empfindlicher und toleranter Pflanzen über die Zeit aufzuzeigen. Diese Regressionsgeraden sind für die Zuckerrüben mit und ohne Inokulation von *H. schachtii* jeweils getrennt dargestellt. Die zugrunde liegenden Einzelwerte sind in Anhang 4 (Spross) und 5 (Wurzel) aufgeführt.

Die Ergebnisse für das Glucose/Saccharose-Verhältnis im Spross unter befallsfreien Bedingungen sind in Abbildung 34 dargestellt. Die stärkste Abnahme des Glucose/Saccharose-Verhältnisses wurde bei der Sorte 'Penta' beobachtet, gefolgt von der Sorte 'Nematop' und der Hybride Stru1915. Bei *H. schachtii*-Befall lies sich für die empfindlichen Sorte 'Penta' eine Zunahme im Glucose/Saccharose-Verhältnis feststellen (Abb. 35). Demgegenüber nahm das Glucose/Saccharose-Verhältnis bei den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' geringfügig und bei den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 deutlich ab.

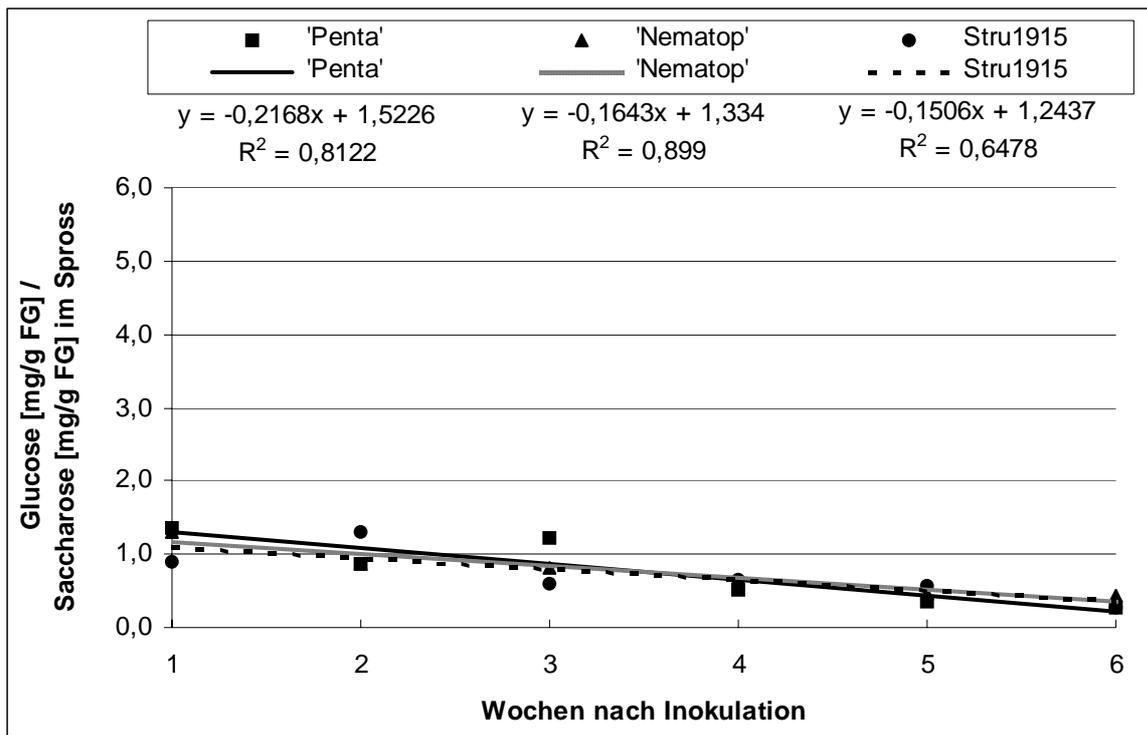


Abb. 34: Glucose/Saccharose-Verhältnis im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) über 6 Wochen ohne Inokulation mit *Heterodera schachtii*.

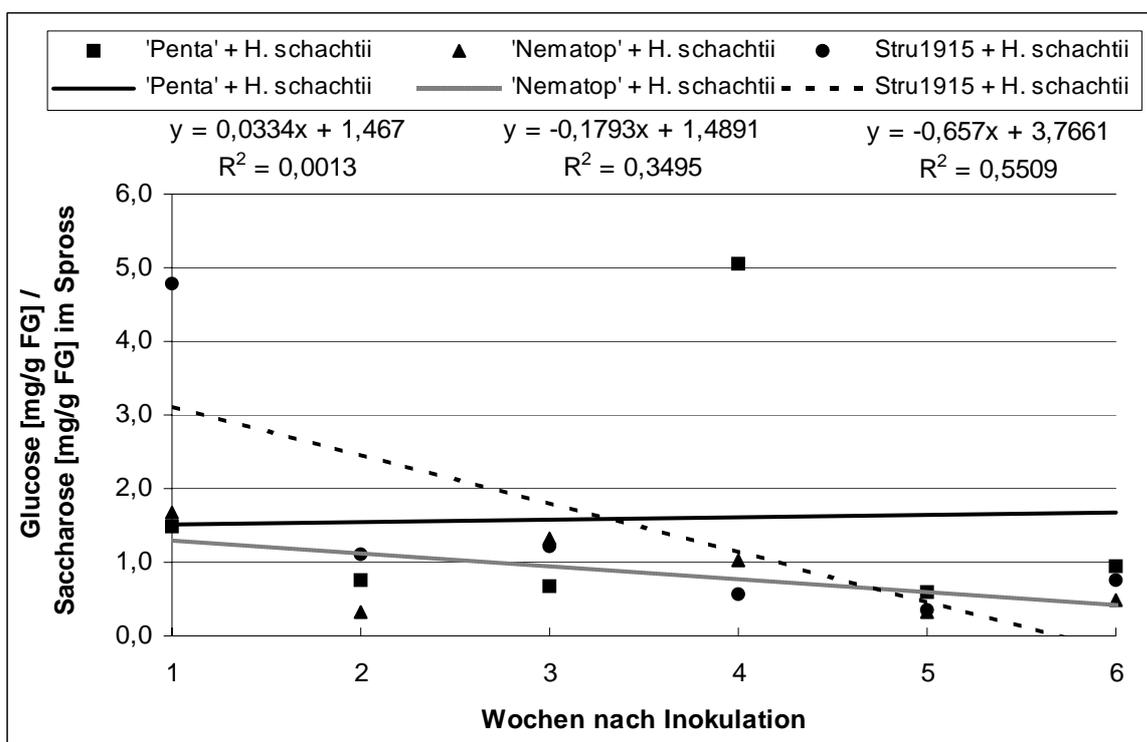


Abb. 35: Glucose/Saccharose-Verhältnis im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) über 6 Wochen nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*.

Glucose/Saccharose-Verhältnis in der Wurzel

Ohne *H. schachtii*-Befall zeigten alle drei Zuckerrübenvarianten eine Abnahme im Glucose/Saccharose-Verhältnis in der Wurzel von der ersten bis zur sechsten Auswertungswocche (Abb. 36). Die stärkste Abnahme hatten die Pflanzen der Sorte 'Penta', gefolgt von den Pflanzen der Hybride Stru1915 und denen der Sorte 'Nematop'. Bei *H. schachtii*-Befall wurde für die empfindliche Sorte 'Penta' eine Zunahme im Glucose/Saccharose-Verhältnis in der Wurzel festgestellt (Abb. 37). Demgegenüber nahm das Glucose/Saccharose-Verhältnis bei den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' geringfügig und bei den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 deutlich ab.

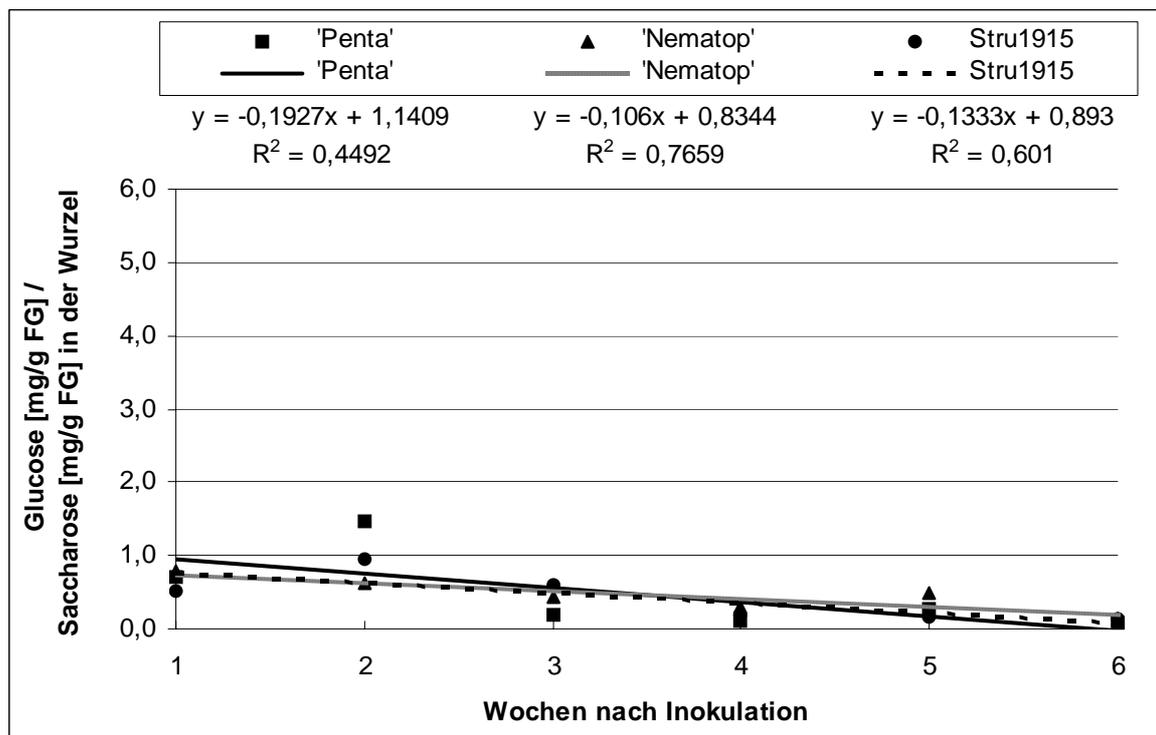


Abb. 36: Glucose/Saccharose-Verhältnis in der Wurzel junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) über 6 Wochen ohne Inokulation mit *Heterodera schachtii*.

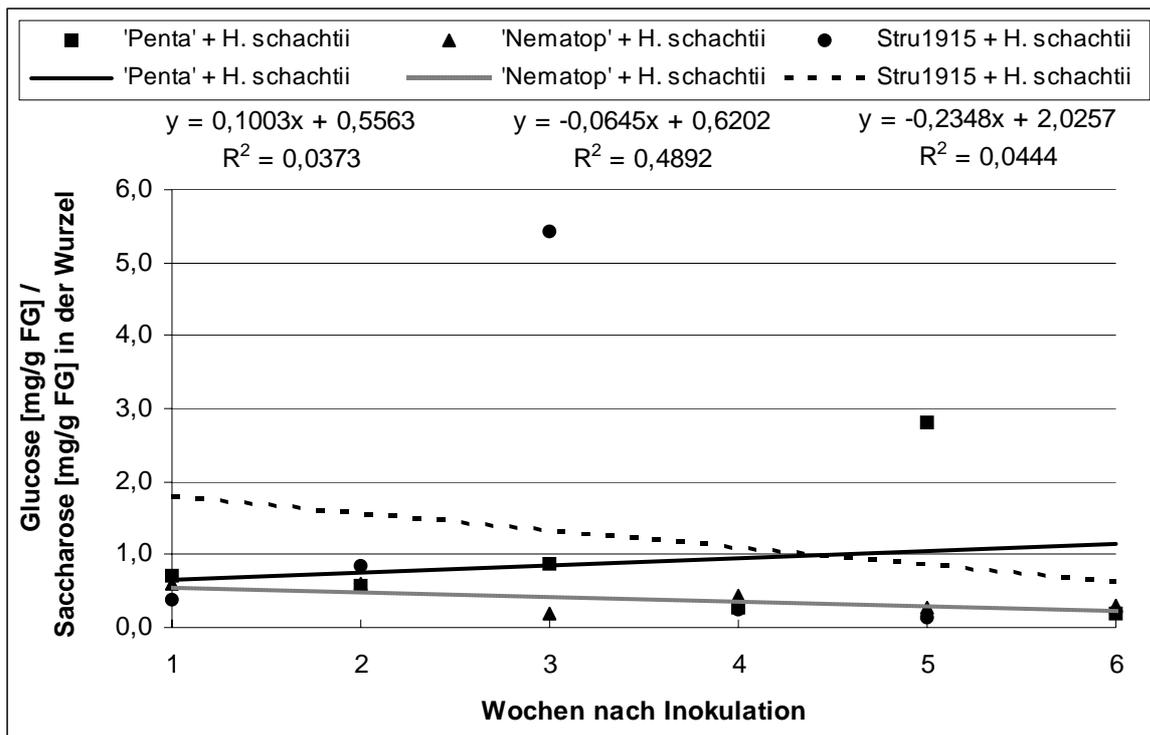


Abb. 37: Glucose/Saccharose-Verhältnis in der Wurzel junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) über 6 Wochen nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*.

3.2.2 Glutaminsäure

An den beiden Zuckerrübensorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) bzw. der Hybriden Stru1915 (tolerant) wurde über 6 Wochen nach Befall mit *H. schachtii* der Gehalt an Glutaminsäure im Spross gemessen.

Die Ergebnisse der Glutaminsäuregehalte bei Nichtbefall und Befall mit *H. schachtii* sind in den Abbildung 38 bzw. 39 dargestellt. Es wurden lineare Regressionsgeraden berechnet, die für alle Varianten eine Anpassung von $R^2 > 0,5$ hatten. Für die Werte aller Varianten mit und ohne Inokulation von *H. schachtii* lies sich eine Zunahme des Gehaltes an Glutaminsäure in den ersten 6 Wochen feststellen.

Unter befallsfreien Bedingungen zeigten die Pflanzen der Hybride 1915 die höchste Zunahme des Gehaltes an Glutaminsäure im Spross von der ersten (0,079 mg/g FG) zur sechsten Auswertungswoche (1,022 mg/g FG) (Abb. 38). Die entsprechenden Werte für die Sorte 'Penta' betragen 0,064 mg/g FG in der ersten und 0,983 mg/g FG in der sechsten Woche. Die geringste Zunahme an Glutaminsäure im Spross zeigten die Pflanzen der Sorte 'Nematop' mit 0,144 mg/g FG in der ersten und 0,845 mg/g FG in der sechsten Auswertungswoche.

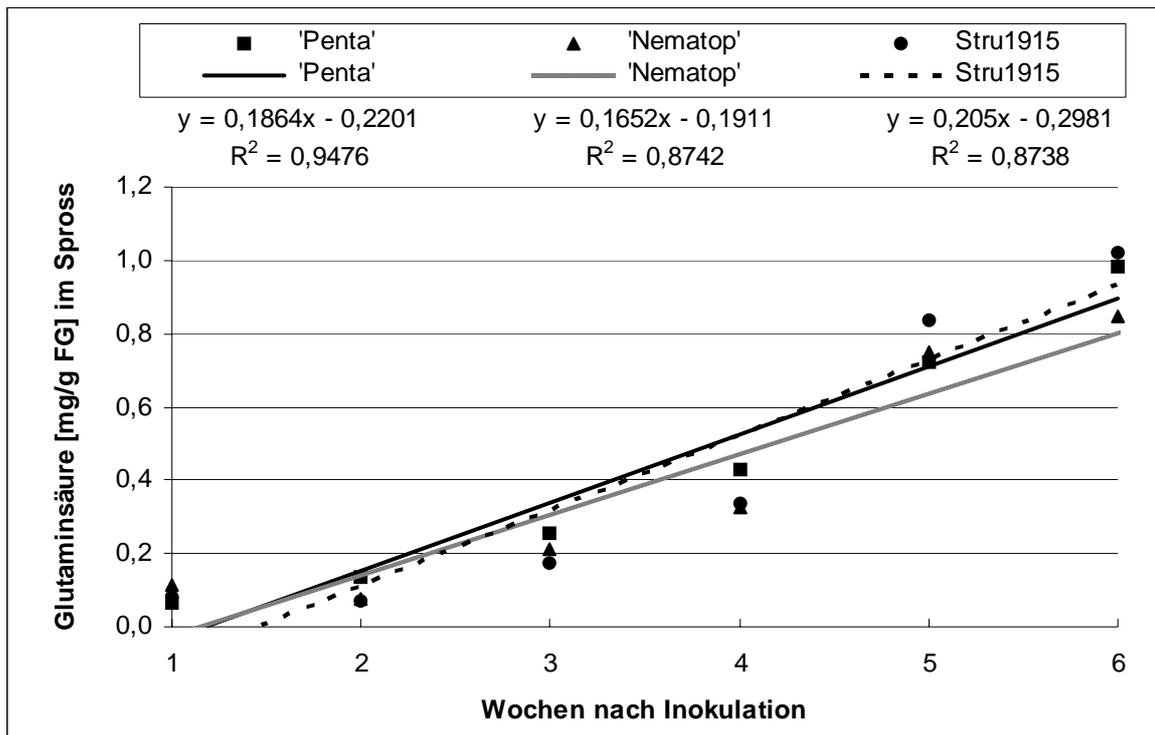


Abb. 38: Entwicklung des Glutaminsäuregehaltes im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen.

Bei *H. schachtii*-Befall entwickelte sich die Zunahme an Glutaminsäure im Spross bei den Zuckerrübensorten bzw. der Hybride weit langsamer als unter Nichtbefall (Abb. 39). Die höchste Zunahme an Glutaminsäure wurde im Spross der Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 von der ersten (0,072 mg/g FG) zur sechsten Woche (0,304 mg/g FG) nach *H. schachtii*-Inokulation festgestellt. Im Spross der Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' betrug der Gehalt an Glutaminsäure eine Woche nach *H. schachtii*-Inokulation 0,072 mg/g FG und stieg bis 6 Wochen nach Inokulation auf 0,304 mg/g FG an. In der ersten Woche nach *H. schachtii*-Inokulation betrug der Gehalt an Glutaminsäure im Spross der Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' 0,079 mg/g FG, nach der sechsten Woche 0,313 mg/g FG.

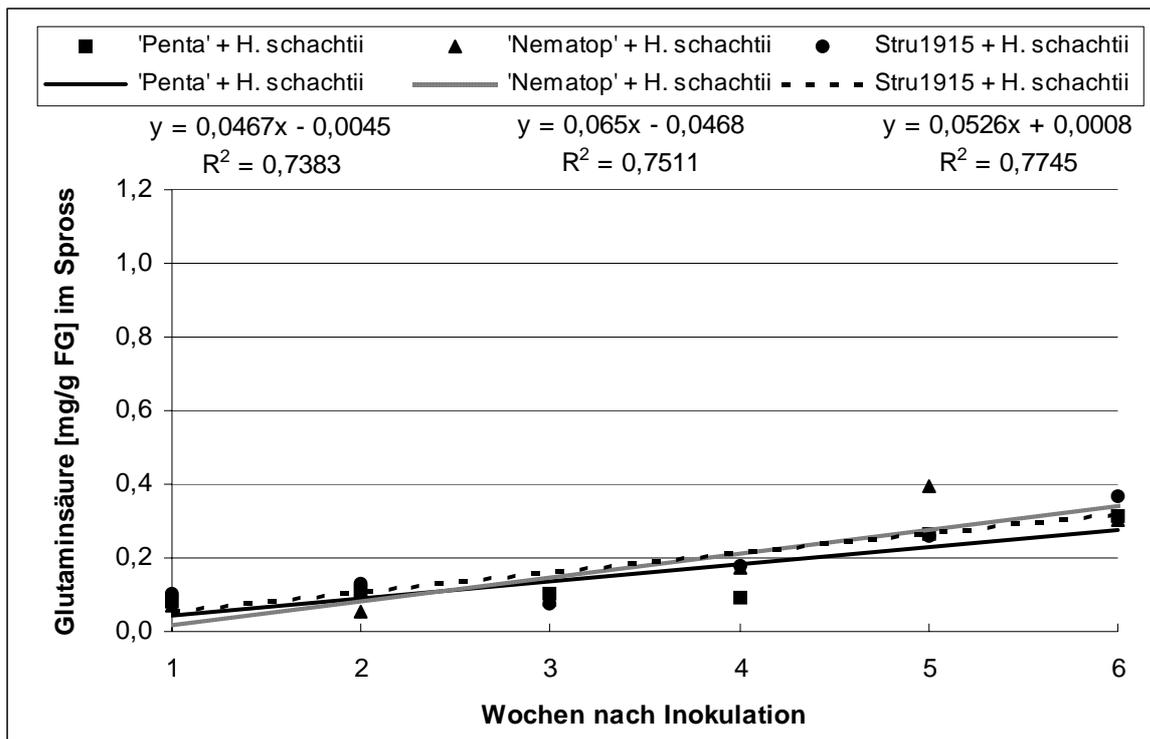


Abb. 39: Entwicklung des Glutaminsäuregehaltes im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich), 'Nematop' (tolerant) und der Hybride Stru1915 (tolerant) nach Inokulation mit *Heterodera schachtii* über 6 Wochen.

3.2.3 Photosynthese

3.2.3.1 Messungen im Freiland

Alle Messungen der Photosyntheserate im Freiland erreichten hohe Werte (25-50 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Morgens stieg die Photosyntheserate bei beiden Zuckerrübensorten bzw. der Hybride mit Zunahme der Sonnenstrahlung zwischen 8:45 und 11:45 auf allen Parzellen an, selbst bei hoher Nematodendichte (Abb. 40). Die Messungen der Photosyntheserate erfolgte um 8:45 und 11:45 auf einer Parzelle mit niedrigem P_i -Wert von 258 E+L und um 10:15 auf einer Parzelle mit hohem P_i -Wert von 5859 E+L. Folgende Ergebnisse wurden erreicht. Die Photosyntheserate der empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' betrug um 8:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) 29 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 620 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) 49 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 1100 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) 51 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 1300 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' lag die Photosyntheserate um 8:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) bei 31 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 720 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) bei 37 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 1020 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) bei 52 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 1450 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die Photosyntheserate der toleranten Pflanzen der Hybride Stru1915 erreichte um 8:45

($P_i = 258 \text{ E+L}$) $34 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $840 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) $46 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $1270 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) $39 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $1100 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

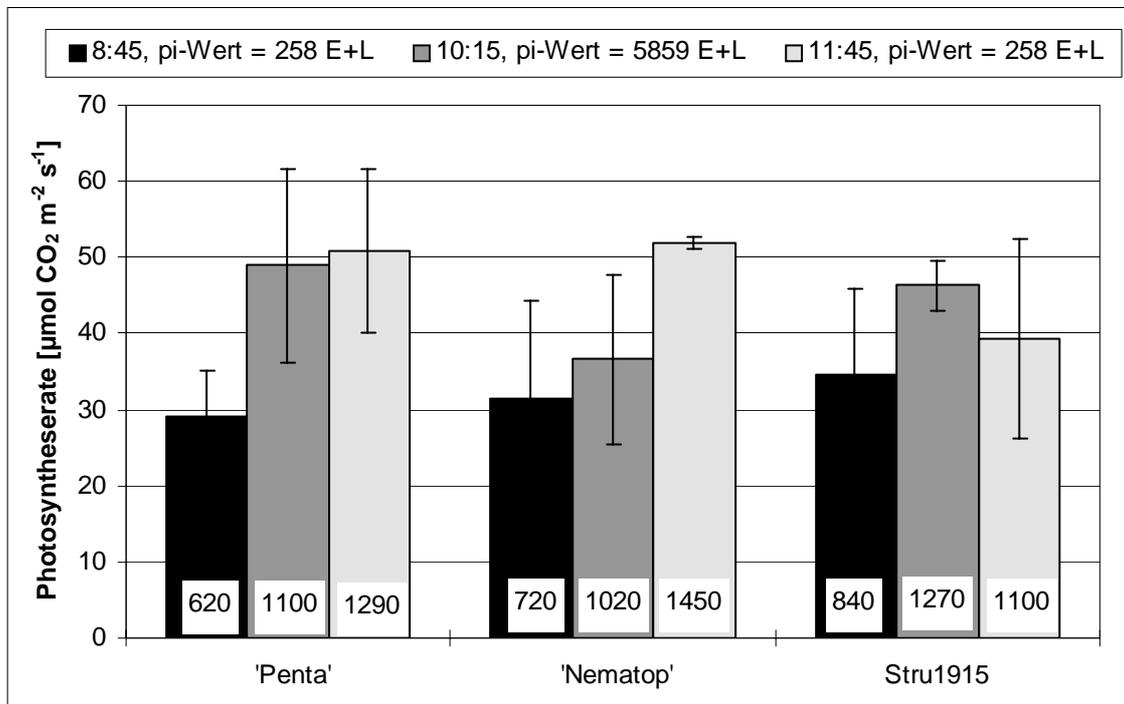


Abb. 40: Photosyntheserate von Zuckerrübenblättern mit Angabe von Lichteinstrahlung in $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant). Die Messungen erfolgten am 6. 8. 1999 im Freiland um 8:45 auf einer Parzelle mit dem P_i -Wert von 258 E+L, um 10:15 auf einer Parzelle mit dem P_i -Wert von 5859 E+L und um 11:45 auf der Parzelle mit dem P_i -Wert von 258 E+L. Die jeweilige Lichteinstrahlung in $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ist in den Balken eingetragen. (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 6$).

Die Messungen der Transpirationsrate im Freiland lagen auf hohem Niveau und reichten bis $10 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei den Messungen zeigte die Transpirationsrate morgens schon einen kontinuierlichen Rückgang bei den beiden Zuckerrübensorte sowie der Hybride (Abb. 41). Die Messungen der Transpirationsrate erfolgte wie die Messungen der Photosyntheserate um 8:45 und 11:45 auf einer Parzelle mit niedrigem P_i -Wert von 258 E+L und um 10:15 auf einer Parzelle mit hohem P_i -Wert von 5859 E+L. Folgende Ergebnisse wurden erreicht. Die Transpirationsrate der empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' betrug um 8:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) $9,3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 19°C Temperatur, um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) $8,8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 25°C und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) $7,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 28°C . Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' lag die Transpirationsrate um 8:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) bei $10,2 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 21°C Temperatur, um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) bei $7,7 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 25°C und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) bei $7,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 28°C . Die Transpirationsrate der toleranten Pflanzen der Hybride Stru1915

erreichte um 8:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) $7,1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei einer Temperatur von 23°C , um 10:15 ($P_i = 5859 \text{ E+L}$) $7,1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 26°C und um 11:45 ($P_i = 258 \text{ E+L}$) $6,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei 29°C .

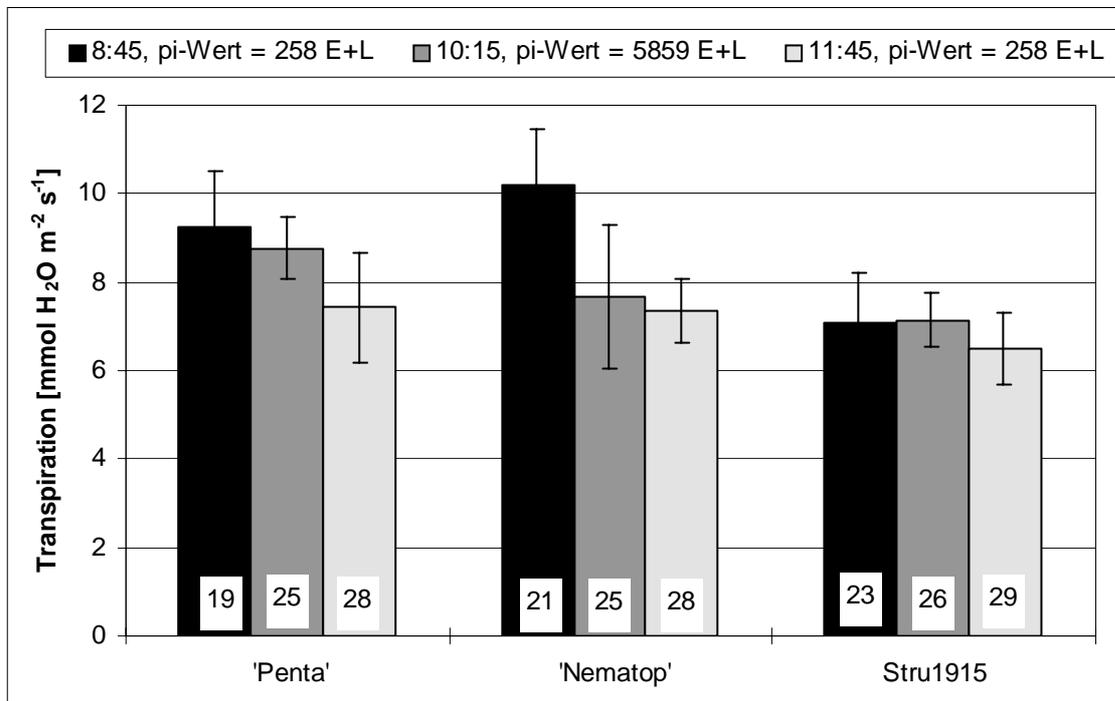


Abb. 41: Transpiration von Zuckerrübenblättern mit Angabe der Blatttemperatur in $^\circ\text{C}$ der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant), gemessen am 6. 8. 1999 im Freiland um 8:45 auf einer Parzelle mit dem P_i -Wert von 258 E+L, um 10:15 auf einer Parzelle mit dem P_i -Wert von 5859 E+L und um 11:45 auf der Parzelle mit dem P_i -Wert von 258 E+L. Die jeweilige Temperatur in $^\circ\text{C}$ ist in den Balken eingetragen. (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 6$).

3.2.3.2 Photosyntheserate im Gewächshaus

Die Photosyntheserate stieg bei allen im Gewächshaus angezogenen Zuckerrüben entsprechend dem Tagesgang morgens an und fiel nachmittags ab (Abb. 42). Die Messung der Photosynthese erfolgte um 9:30, um 11:30 und um 15:00 an Zuckerrübenpflanzen mit einem P_i -Wert von 800 L₂-Larven/100 ml Boden. Folgende Ergebnisse wurden erzielt. Die Photosyntheserate der empfindlichen Zuckerrüben der Sorte 'Penta' lag um 9:30 bei $5,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $270 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 11:30 bei $11,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $920 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und nachmittags um 15:00 bei $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $860 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' lag die Photosyntheserate um 9:30 bei $6,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $290 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 11:30 bei $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $710 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und um 15:00 bei $5,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $1100 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Die Photosyntheserate der toleranten Pflanzen der Hybride Stru1915 erreichte um 9:30 $5,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $300 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, um 11:30 $8,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $700 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und um 15:00 $8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei $1130 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

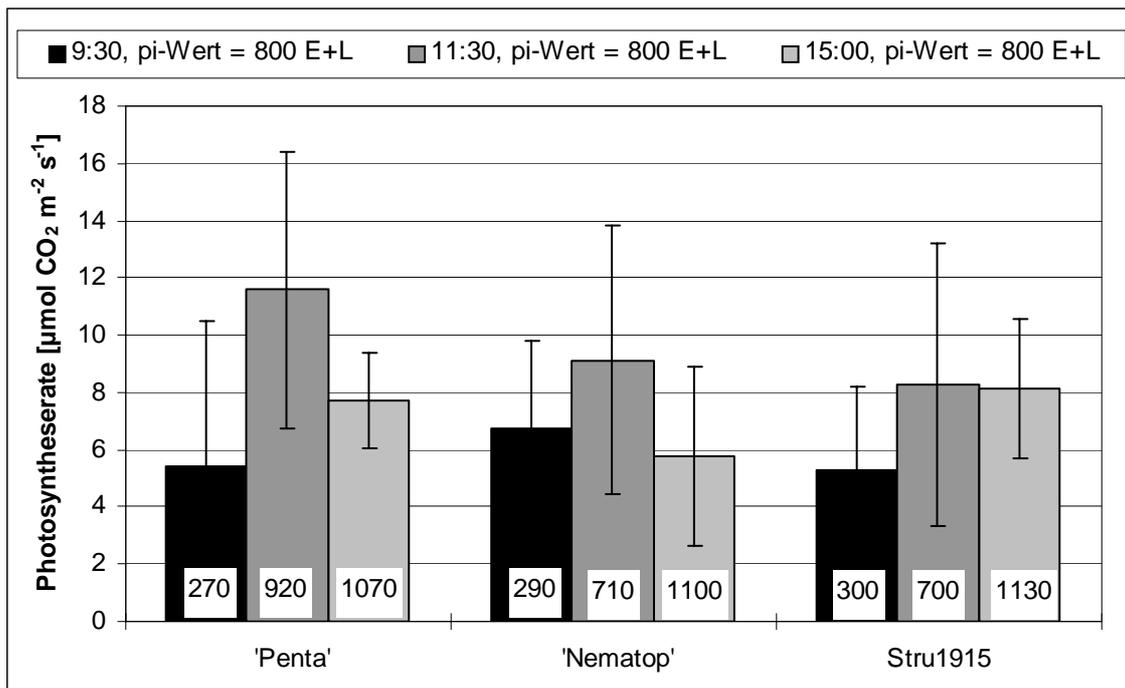


Abb. 42: Photosyntheserate von Zuckerrübenblättern aus Gewächshauskultur mit Angabe von Lichteinstrahlung in $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall. Die Messungen erfolgten am 24. 4. 2002 um 9:30, um 11:30 und um 15:00. Die jeweilige Lichteinstrahlung in $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ist in den Balken eingetragen. (Mittelwerte \pm Standardabweichungen, $n = 6$).

Während bei den Freilandmessungen die Transpirationsrate im Laufe des Morgens zurückgegangen war, so stieg die Transpirationsrate bei den im Gewächshaus gezogenen Zuckerrüben morgens an und nahm bei den Sorten 'Penta' und 'Nematop' nachmittags ab (Abb. 43). Die Messungen der Transpirationsrate erfolgte wie die Messungen der Photosyntheserate um 9:30, um 11:30 und um 15:00 an Zuckerrübenpflanzen mit einem P_i -Wert von 800 L_2 -Larven/100 ml Boden. Folgende Ergebnisse wurden erzielt. Die Transpirationsrate der empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' betrug um 9:30 $1,8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C Temperatur, um 11:30 $2,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C und um 15:00 $1,8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 20°C . Bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' lag die Transpirationsrate um 9:30 bei $2,2 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C Temperatur, um 11:30 bei $2,3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 26°C und um 15:00 bei $1,5 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 20°C . Die Transpirationsrate der toleranten Pflanzen der Hybride Stru1915 erreichte um 9:30 $1,4 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei einer Temperatur von 25°C , um 11:30 $1,7 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 25°C und um 15:00 $2,1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei 21°C .

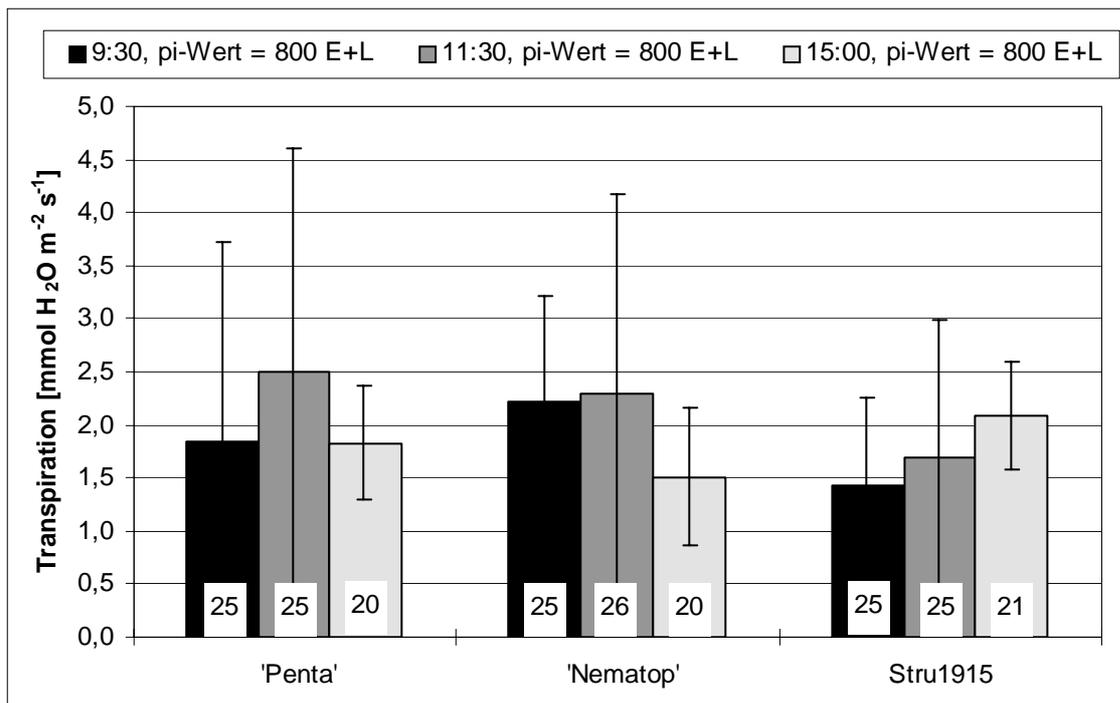


Abb. 43: Transpiration von Zuckerrübenblättern aus Gewächshauskultur mit Angabe der Blatttemperatur in °C der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall, gemessen am 24. 4. 2002 um 9:30, um 11:30 und um 15:00. Die jeweilige Temperatur in °C ist in den Balken eingetragen. (Mittelwerte ± Standardabweichungen, n = 6).

3.2.3.3 Lichtsättigung der Photosynthese (CO₂-Assimilation) von Zuckerrüben im Freiland

Die Lichtsättigungskurve zu den Messungen im Freiland ist in Abbildung 44 dargestellt und die daraus ermittelten Daten in Tabelle 8. Die höchste Photosyntheserate bei Lichtsättigung erzielten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' ($51 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), gefolgt von den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' ($46 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und denen der toleranten Hybride Stru1915 ($44 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' und der toleranten Hybride Stru1915 benötigten die geringsten Lichtintensitäten ($255 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) zum Erreichen der halbmaximalen Netto-CO₂-Aufnahme und waren damit im schwachen Licht am effektivsten. Die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' brauchten dagegen 37 % mehr Licht zur halbmaximalen Netto-CO₂-Aufnahme. Den niedrigsten Lichtkompensationspunkt bei $60 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hatten die Pflanze der empfindlichen Sorte 'Penta' und der toleranten Hybride Stru1915 mit $75 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ gegenüber der toleranten Sorte 'Nematop'. Die größte Lichtmenge zum Erreichen des Lichtkompensationspunktes benötigten die Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' mit $210 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

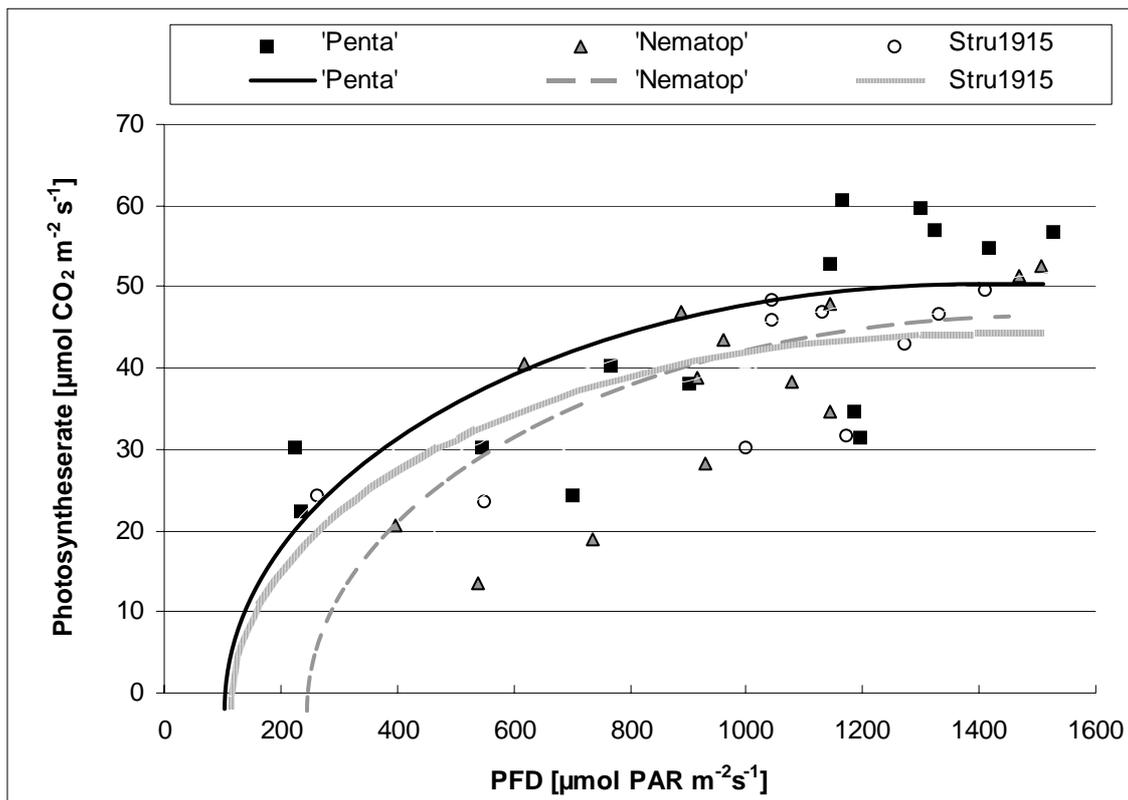


Abb. 44: Lichtsättigungskurve zur Photosynthese von Zuckerrübenblättern der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall am 6. 8. 1999 im Freiland.

Tab. 8: Maximale Netto-CO₂-Aufnahme, Lichtintensität bei Lichtsättigung und halbmaximale CO₂-Aufnahme sowie Lichtkompensationspunkt von Zuckerrüben der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall am 6. 8. 1999 im Freiland.

	'Penta' (empfindlich)	'Nematop' (tolerant)	Stru1915 (tolerant)
J _{CO₂} max (µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	51	46	44
Lichtintensität bei Lichtsättigung der Photosynthese (µmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	1275	1340	1225
Lichtintensität bei J _{CO₂} ½ max (µmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	255	400	255
Lichtkompensationspunkt (µmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	60	210	75

3.2.3.4 Lichtsättigung der Photosynthese (CO₂-Assimilation) von Zuckerrüben im Gewächshaus

Die Lichtsättigungskurve zu den Messungen unter Gewächshausbedingungen ist in Abbildung 45 dargestellt und die daraus ermittelten Daten in Tabelle 9. Die höchste Photosyntheserate bei Lichtsättigung erzielten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' (11,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), gefolgt von den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 (11,3 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und denen der toleranten Sorte 'Nematop' (10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Von den im Gewächshaus angezogenen Pflanzen benötigten die der toleranten Sorte 'Nematop' die geringsten Lichtintensitäten (250 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) zum Erreichen der halbmaximalen Netto-CO₂-Aufnahme. Die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' (255 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und die Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 (280 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) brauchten mehr Licht zur halbmaximalen Netto-CO₂-Aufnahme. Den niedrigsten Lichtkompensationspunkt bei 40 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ hatten die Pflanze der toleranten Sorte 'Nematop'. Etwas größere Lichtmengen zum Erreichen des Lichtkompensationspunktes benötigten die Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' mit 60 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und die der toleranten Hybride Stru1915 mit 75 $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

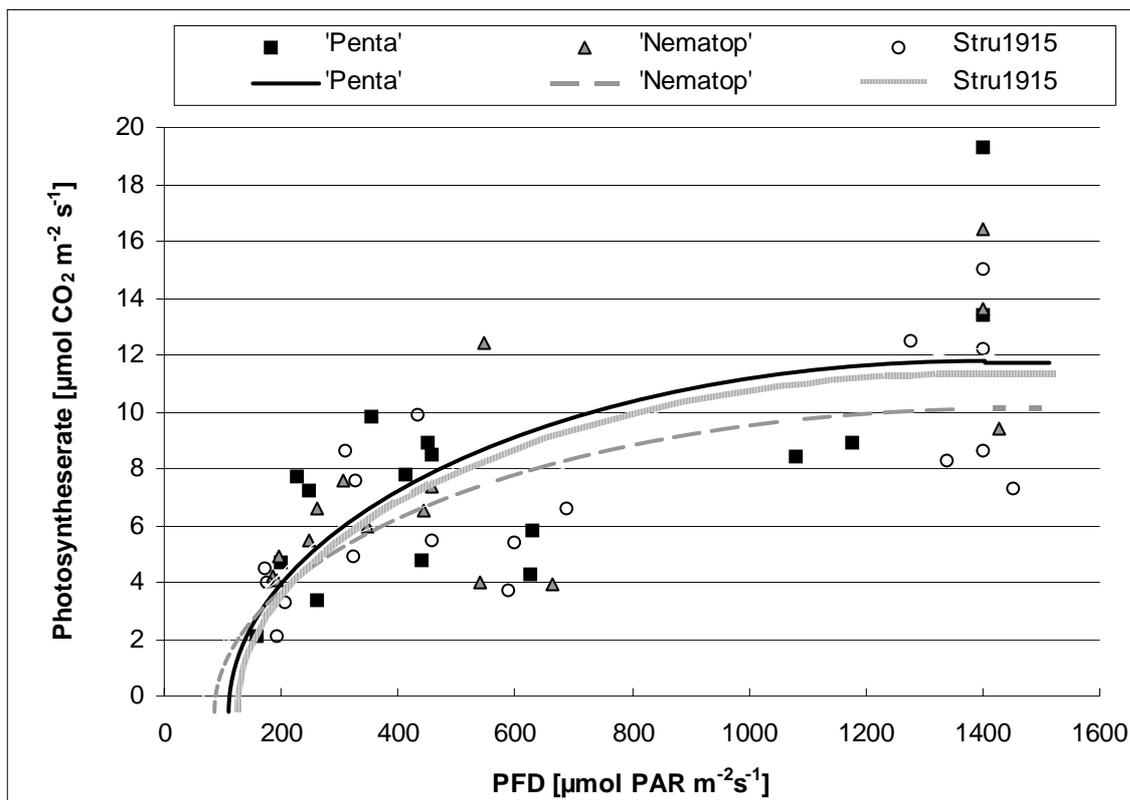


Abb. 45: Lichtsättigungskurve zur Photosynthese von Zuckerrübenblättern der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall am 24. 4. 2002 unter Gewächshausbedingungen.

Tab. 9: Maximale Netto-CO₂-Aufnahme, Lichtintensität bei Lichtsättigung und halbmaximaler CO₂-Aufnahme sowie Lichtkompensationspunkt von Zuckerrüben der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) bei *Heterodera schachtii*-Befall am 24. 4. 2002 unter Gewächshausbedingungen.

	'Penta' (empfindlich)	'Nematop' (tolerant)	Stru1915 (tolerant)
J _{CO₂} max (μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	11,6	10	11,3
Lichtintensität bei Lichtsättigung der Photosynthese (μmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	1225	1250	1200
Lichtintensität bei J _{CO₂} ½ max (μmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	255	250	280
Lichtkompensationspunkt (μmol PAR m ⁻² s ⁻¹)	60	40	75

4 Diskussion

Toleranz ist definiert als die Eigenschaft einer Pflanzenart oder –sorte, auf Nematodenbefall nicht oder weniger stark mit Krankheitssymptomen und/oder Ertragsminderungen zu reagieren als eine empfindliche Pflanzenart oder -sorte (HEIJBROEK et al. 1977, MÜLLER 1989, EVANS & HAYDOCK 1990, TRUDGILL 1991, BARKER 1993).

Um Toleranz von Zuckerrüben gegen *Heterodera schachtii* zu untersuchen, werden Feldversuche durchgeführt (COOK & EVANS 1987), doch ist eine Vergleichbarkeit der Ergebnisse bei unterschiedlichen methodischen Vorgehensweisen nicht immer einfach. Die gängigsten Methoden für Toleranzuntersuchungen sind:

- 1) Vergleich des Ertrages bei Anbau der Kulturpflanzen auf Standorten mit niedrigem und hohem Ausgangsbesatz, wobei beide Standorte sich natürlich in Vorkulturen und dem Bodentyp so ähnlich sein müssen, wie möglich (EVANS & FRANCO 1979, MULDER 1994).
- 2) Versuche, die an schwer verseuchten Standorten durchgeführt wurden, wobei einzelne Parzellen mit Nematiziden behandelt wurden, um dort die Nematodendichte zu verringern und Vergleichskontrollen zu erhalten (WHITEHEAD et al. 1987, DALE et al. 1988, BOERMA & HUSSEY 1984, ANAND & KOENNING 1986).
- 3) Versuche, in denen durch Anbau von Vorfrüchten oder andere Vorbehandlungen unterschiedliche Populationsdichten eingestellt wurden (EVANS 1982, TRUDGILL & COTES 1983a, KOENNING ET AL. 1992, MÜLLER 1998, SCHLANG 2000).

Alle diese vorgeschlagenen Methoden haben Nachteile. Entweder liefern sie nicht immer vollkommen vergleichbare Ergebnisse, weil Nebeneffekte wie z.B. Standortunterschiede bzw. Nematizidbehandlung nicht berücksichtigt werden können oder es vergeht sehr viel Zeit, bis Ergebnisse gewonnen werden können (EVANS & HAYDOCK 1990). Dazu kommt, dass Züchter oft nur wenig Material einer Linie haben, aber die Eigenschaften vieler Linien getestet werden müssen mit so wenig Aufwand wie möglich.

Um Methoden zu erarbeiten, Tests so klein, so einfach und so kostensparend wie möglich durchzuführen, haben TRUDGILL et al. (1985) Versuche auf nematizidbehandelten Parzellen durchgeführt, um Toleranz an Kartoffeln zu untersuchen. Linien mit dem geringsten Ertrag auf der unbehandelten nematodenverseuchten Fläche wurden als empfindlich eingestuft. PHILIPS et al. (1988) schlugen vor, dass man eine große Anzahl von Linien auf

ihre Toleranz hin testen könnte, wenn man auf die nematizidbehandelte Fläche verzichtet und man nur die Erträge auf der nematodenverseuchten Fläche mit denen von bekannten Sorten vergleicht, die als Standard dienen. Sie schlugen auch vor, dass die Anzahl an Wiederholungen erhöht werden könnte, wenn die Parzellengröße verringert wird und eventuell sogar nur Einzelpflanzen herangezogen werden. REESE et al. (1988a, b) haben nach Versuchen mit *Heterodera glycines* an toleranten Sojabohnen ähnliche Schlußfolgerungen gezogen.

Bereits in den sechziger Jahren wurden neben dem Ertrag andere Parameter auf ihre Eignung zur Charakterisierung von Toleranz hin untersucht (HUIJSMAN et al. 1969). Mulder (1994) führte die Ertragsverluste empfindlicher Kartoffeln auf ihr schlechtes Wachstum in der Jugendentwicklung nach Befall mit Kartoffelzystennematoden zurück. An Weizen stellten STANTON und FISHER (1987) fest, dass Toleranz gegenüber *Heterodera avenae* eng korreliert war mit einem guten Wachstum im Jungpflanzenstadium, insbesondere mit dem des 4. Blattes; dem ersten Blatt, was außerhalb des Embryos gebildet wird. Sie schlugen auch die Wurzellänge als geeigneten Parameter zum Einschätzen von Toleranz vor. VOLKMAR (1990) untersuchte die Toleranz von Hafer gegenüber *H. avenae* auf das Pflanzenhormon Abscisinsäure als einen geeigneten Parameter für ein Toleranzscreen im Jungpflanzenstadium. Aber sowohl empfindliche wie tolerante Pflanzen konnten nach Nematodenbefall erhöhte Abscisinsäure-Gehalte aufweisen, selbst wenn bei den toleranten Pflanzen weniger Wachstumsstörungen in der Wurzel auftraten.

Für den Ertrag ist es entscheidend, dass im Spross so wenig Wachstumsstörungen auftreten wie möglich. Die Ertragsausfälle bei empfindlichen Kartoffeln, verursacht durch Kartoffelzystennematoden, erklärt MULDER (1994) fast alle durch die geringere Blattfläche und die damit verbundene geringere Lichtausbeute, geringere Assimilation und geringere Akkumulation von Trockenmasse. Eine direkte Wirkung der Nematoden auf die Ertragsausfälle konnte er nicht entdecken.

Große Unterschiede im Sprossfrischgewicht verschiedener Kartoffelvarianten, die auf Böden mit hoher Befalldichte kultiviert worden waren, wurden von DALE und BROWN (1989) festgestellt. Sie schlugen vor, die Daten zum Sprosswachstum zusammen mit den Ertragsdaten zu erheben, um eine schnelle und einfache Aussage zur Toleranz machen zu können.

BOERMA UND HUSSEY (1984) untersuchten verschiedene *H. glycines*-resistente Genotypen von Sojabohnen auf ihre Ertragsleistung bei Nematodenbefall. Einige der untersuchten Sojabohnen hatten unter *H. glycines*-Befall Erträge, die zu 70-95 % dem Ertragsniveau nicht befallener Kulturen entsprachen. Sie fanden bei diesen toleranten Varianten eine enge Korrelation zwischen hohem Sprosswachstum und gutem Samenertrag.

Somit ergab sich als Ziel der vorliegenden Arbeit, Methoden zu erarbeiten, die schon zu einem frühen Zeitpunkt der Pflanzenentwicklung die Toleranzreaktion der Zuckerrübe erkennen lassen.

Pflanzenmorphologische Untersuchungen

Jungpflanzenwachstum

Versuche zur Pflanzenentwicklung im Jugendstadium konnten einfach und schnell im Gewächshaus durchgeführt werden.

In den pflanzenmorphologischen Untersuchungen wurden zunächst das Sprossfrischgewicht und Wurzelfrischgewicht ermittelt. Bei den Pflanzen der empfindlichen Sorte 'Penta' fiel auf, dass die *H. schachtii*-befallenen Pflanzen gegenüber den unbefallenen Pflanzen in den ersten sieben Wochen bereits ein Wachstumsrückstand von 53 % im Sprossfrischgewicht und von 50 % im Wurzelfrischgewicht akkumuliert hatten. Auch bei den toleranten Zuckerrüben war zu beobachten, dass sich bei *H. schachtii*-Befall der Spross nicht so gut entwickelte wie unter befallsfreien Bedingungen. Der Wachstumsrückstand gegenüber den nicht befallenen Kontrollpflanzen fiel aber geringer aus und betrug nach sieben Wochen bei den Pflanzen der Sorte 'Nematop' nur 27 %, bei denen der Hybride Stru1915 29 %. Parallel wurde bei 'Nematop' und Stru1915 eine Zunahme des Wurzelfrischgewichtes von 5 % bzw. 12 % beobachtet, was vermutlich die Ursache für den geringeren Rückgang des Sprosswachstums dieser Zuckerrüben gegenüber 'Penta' ist.

Mit Hilfe eines Flachbettscanners, Computers und der Software WinRhizo können verschiedenste Wurzelparameter innerhalb kürzester Zeit erhoben werden. Bereits innerhalb von sieben Wochen bzw. neun Wochen nach Befall mit *H. schachtii* konnten deutliche Unterschiede in Wachstum der Pflanzen und Entwicklung des Wurzelsystems zwischen befallenen und nicht befallenen Pflanzen festgestellt werden.

Bei den empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' waren sowohl die Gesamtwurzellänge, das Wurzelvolumen und die Wurzeloberfläche sieben Wochen nach Befall mit *H. schachtii* um ein Drittel reduziert im Vergleich zu den nicht befallenen Pflanzen. Die Anzahl an Wurzelspitzen war sogar um 41 % reduziert. Dies deutet darauf hin, dass sie die für die Aufnahme von Wasser und Mineralstoffen bedeutsamen Seiten- und Feinwurzeln entscheidend reduziert waren.

Demgegenüber kam es bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' zu keiner Reduzierung in Gesamtwurzellänge, Wurzelvolumen oder Wurzeloberfläche nach Nematodenbefall. Vielmehr war das Wurzelsystem toleranter Pflanzen bei *H. schachtii*-Befall sogar stärker ausgebildet. Die Gesamtwurzellänge war um 12 %, die Wurzeloberfläche um 6 % und die Anzahl an Wurzelspitzen um 18 % erhöht, was auf ein ausgeprägtes Kompensationswachstum hindeutet.

Betrachtet man die Wurzelentwicklung über die Zeit, so läßt der hohe durchschnittliche Wurzeldurchmesser unbefallener Zuckerrüben im frühen Jugendstadium vermuten, dass sich zunächst die Pfahlwurzel entwickelte und erst wenige Feinwurzeln vorhanden waren. Mit zunehmendem Alter bis zur 4. Auswertungswoche entwickelte sich zusehends das Feinwurzelsystem und der durchschnittliche Wurzeldurchmesser nahm ab. Ab der 5. Auswertungswoche stieg der Wurzeldurchmesser wieder an, was vermutlich auf ein zunehmendes Dickenwachstum bereits gebildeter Wurzeln im Vergleich zu neu gebildeten Wurzeln zurück zu führen ist.

Demgegenüber zeigten empfindliche Rüben bei *H. schachtii*-Befall eine andere Reaktion. Bis zur 4. Auswertungswoche nahm der durchschnittliche Wurzeldurchmesser zu. Aufgrund des Nematodenbefalls gelang es den empfindlichen Pflanzen nicht, ihr Feinwurzelsystem auszubauen. Sie hatten verglichen mit nicht befallenen Pflanzen relativ mehr dicke Wurzeln. Bei tolerante Rüben war dagegen zu erkennen, dass die Entwicklung der Fein- und Seitenwurzeln durch den Befall mit *H. schachtii* nicht so stark beeinträchtigt wurde, wie bei empfindlichen Rüben und der durchschnittliche Wurzeldurchmesser nahm bis zur 4. Auswertungswoche ab.

Zu grundsätzlich vergleichbaren Ergebnissen jedoch bei Kartoffeln kamen EVANS et al. (1975), EVANS et al. (1977), EVANS (1982), EVANS und HAYDOCK (1990). In ihren zahlreichen Untersuchungen zum Befall von Kartoffeln durch Kartoffelzystennematoden stellten sie fest, dass marktgängige empfindliche Kartoffelsorten bei starkem Nematodenbefall ein weit weniger umfangreiches Wurzelsystem entwickelten als schwach befallene Kartoffeln. Wohingegen tolerante Kartoffeln bei Befall ein ausgedehntes Wurzelsystem entwickelten, insbesondere reich an Feinwurzeln. Weiterhin wurzelten tolerante Kartoffeln tiefer und das Wurzelsystem war stärker verzweigt. Feldversuche zeigten, dass tolerante Kartoffeln bei Befall mit *Globodera* sp. ein fast doppelt so großes Wurzelsystem hatten wie nicht befallene tolerante Kartoffeln, während das empfindlicher Kartoffeln auf die Hälfte im Vergleich zu nicht befallenen Pflanzen reduziert war. Tolerante Kartoffelpflanzen zeichneten sich weiterhin dadurch aus, dass sie insgesamt besser und kräftiger wuchsen. Sie reagierten weniger empfindlich auf Nematoden, sei es nun, weil sie schneller aus dem anfälligen Jugendstadium herauswuchsen, oder weil sie bei Befall schneller mit einem entsprechenden Kompensationswachstum reagierten (TRUDGILL & COTES 1983b, TRUDGILL 1991).

APEL und KÄMPFE (1957a, b) haben an Zuckerrüben, Raps und Senf eine deutliche Abhängigkeit zwischen dem gebotenen Wurzelsystem und der Befallsstärke mit *H. schachtii* beobachtet. Die Anzahl Nematoden war zunächst in der Hauptwurzel größer als in den Seitenwurzeln, da zu Beginn der Pflanzenentwicklung die Hauptwurzel gegenüber den Seitenwurzeln anteilmäßig überwog. Mit fortschreitender Entwicklung nehmen die Seitenwurzeln zu und übertrafen bald an Länge die Hauptwurzel. Jüngere Seitenwurzeln üben gegenüber der älteren Hauptwurzel zusätzlich eine stärkere Attraktion auf die Larven aus, so dass in älteren Pflanzen mehr Larven in den Seitenwurzeln als in der Hauptwurzel sind. In ihren Untersuchungen zur Entwicklung der Zuckerrübe im Freiland beschrieben

Kompensationswachstum

Von zwei Wochen alten Pflanzen wurde die Hälfte der Hauptwurzel abgetrennt, um herauszufinden, wie ausgeprägt ihre Fähigkeit zum Kompensationswachstum ist, und ob es toleranten, schneller als empfindlichen Pflanzen gelingt, ein leistungsfähiges Wurzelsystem zu regenerieren.

Innerhalb von sechs Wochen nach Behandlung hatten tolerante Zuckerrüben den Schaden nicht nur kompensiert, sondern waren in ihrer Entwicklung unbehandelten Pflanzen sogar enteilt. Sie zeichneten sich durch eine höhere Wurzelmasse, ein längeres Wurzelsystem und eine höhere Anzahl an Seiten- und Feinwurzeln aus. Umgekehrt gelang es

den empfindlichen Pflanzen nicht, den Schaden zu kompensieren. Ihre Wurzeln waren sechs Wochen nach Beschädigung schwächer entwickelt im Vergleich zu den unbeschädigten Kontrollpflanzen. Bei Betrachtung des durchschnittlichen Wurzeldurchmessers fiel auf, dass dieser sowohl bei den toleranten wie bei den empfindlichen Zuckerrüben reduziert war, was auf einen höheren Anteil an Feinwurzeln schließen lässt. Auch der Spross toleranter Zuckerrüben war 6 Wochen nach Beschädigung größer als bei unbeschädigten Zuckerrüben. Somit führte das ausgeprägte Kompensationswachstum der Wurzel bei toleranten Pflanzen auch zu einem besser entwickelten Spross als bei empfindlichen Pflanzen.

GRIFFIN (1981) beobachtete in Versuchen zum Einfluss von Beschädigungen am Wurzelsystem von Zuckerrübenkeimlingen während des Umtopfens auf ihr Toleranzverhalten gegenüber *H. schachtii*, dass Zuckerrübensämlinge einen gewissen Verlust ihrer Wurzeln tolerieren, ohne eine Reduzierung des Sprosswachstums zu verursachen.

Zu ähnlichen Schlussfolgerungen kam auch MULDER (1994) in seinen Untersuchungen an Kartoffeln. Tolerante Kartoffelsorten waren gegenüber empfindlichen Sorten eher in der Lage nach Nematodenbefall ihr Wurzelwachstum durch Bildung neuer Wurzeln fortzusetzen. Die neuen Wurzeln wurden kaum befallen, da die Masse der Larven bereits geschlüpft und zuvor in die Wurzeln eingedrungen waren. In der Vergangenheit zeichneten sich die meisten ertragreichen Sorten in Europa durch fehlendes Kompensationswachstum nach Nematodenbefall aus, was zwangsläufig zu einer geringeren Blattentwicklung führte und damit zu einem verminderten Ertrag. Der Züchtung ist es inzwischen gelungen, tolerante Kartoffelsorten zu entwickeln, die selbst bei hohem Nematodenbesatz eine gute Ertragssicherheit gewährleisten (Lauenstein 1997).

Durchwurzelungstiefe

Untersuchungen zur Durchwurzelungstiefe sollten zeigen, in wie weit sich tolerante von empfindlichen Zuckerrüben in der Erschließung tieferer Bodenschichten unterscheiden. Nach WINDT und GLATTKOWSKI (1994) befinden sich etwa 50 % der Gesamtwurzeln, bezogen auf die Länge, in den oberen 30 cm des Bodens. In ungestörtem Zustand können Zuckerrüben bis zu 2 m tief wurzeln.

Alle untersuchten Zuckerrüben hatten das größte Wurzelfrischgewicht, die höchste Gesamtwurzellänge und die höchste Anzahl an Wurzelspitzen in den obersten 10 cm Boden. Die nicht befallenen Zuckerrübenvarianten zeigten grundsätzlich eine bessere Spross- und auch Wurzelentwicklung als mit *H. schachtii* befallene Pflanzen. Unter den nicht be-

fallenen Varianten hatten Pflanzen der Sorte 'Penta' den kleinsten Spross und das kleinste Wurzelsystem. Dies war ein überraschendes Ergebnis, da sich die Sorte 'Penta' in allen anderen durchgeführten Gewächshaus- und Feldversuchen in Abwesenheit von *H. schachtii* als leistungsstarke Sorte gezeigt hatte. Möglicherweise stellten die Versuchsbedingungen für 'Penta' eher einen limitierenden Faktor dar als für die anderen untersuchten Zuckerrüben. Die Versuchsgefäße waren mit 55 cm Länge und 5 cm Durchmesser relativ klein und eine gleichmäßige Durchfeuchtung des Bodens war nicht immer gewährleistet.

CASWELL-CHEN und THOMASON (1993) setzten in ihren Versuchen zum Wurzelvolumen nach *H. schachtii*-Befall Pflanzgefäße von 1,5 m Länge und 15,2 cm Durchmesser ein. In solchen Rohren können sich die Zuckerrübenwurzeln besser entwickeln.

Neben der vermutlich ungünstigen Durchfeuchtung des Bodens traf die *H. schachtii*-befallenen Pflanzen zusätzlich der Nematodenstress, so dass alle Varianten insgesamt ein schlechtes Wachstum aufwiesen. Unter den schwierigen Gegebenheiten zeigte die tolerante Sorte 'Nematop' dennoch das höchste Sprossfrischgewicht und mit 40 cm auch die größte Durchwurzelungstiefe.

Steigende Nematodendichten

Die Untersuchungen mit verschiedenen Nematodendichten sollten zur Klärung folgender Fragen beitragen:

- 1) Wie verhalten sich tolerante und empfindliche Zuckerrüben bei zunehmender Nematodendichte?
- 2) Hängt die Toleranz von der Schaderregerdichte ab? Gibt es eine Nematodendichte, ab der alle Zuckerrüben empfindlich reagieren, eine Toleranzschwelle?

In dem Biotest wurden acht Wochen alte Zuckerrübenpflanzen in 100 ml Töpfen angezogen, mit unterschiedlichen Dichten von *H. schachtii*-Larven inokuliert und auf ihre Spross- und Wurzelentwicklung hin untersucht.

Es zeigte sich, dass die empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' mit zunehmender Nematodendichte ein abnehmendes Sprossfrischgewicht hatten. Gleichzeitig nahm das Wurzelfrischgewicht, die Gesamtwurzellänge und die Anzahl an Wurzelspitzen mit zunehmender Nematodendichte ab. Je höher die Nematodendichte war, desto höher war auch der durchschnittliche Wurzeldurchmesser, was auf einen geringen Anteil an Feinwurzeln hindeutet.

Demgegenüber hatten die toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' unabhängig von der Nematodendichte eine gleichbleibend gute Sprossentwicklung. Auch ihr Wurzelfrischgewicht und die Gesamtwurzellänge blieben unbeeinflusst vom *H. schachtii*-Befall. Es war keine lineare Korrelation zwischen Pflanzenentwicklung und Nematodenbefall zu erkennen. Mit zunehmender Nematodendichte hat die Anzahl an Wurzelspitzen der toleranten Pflanzen nur geringfügig abgenommen, während der durchschnittliche Wurzeldurchmesser leicht zunahm. Daraus ergab sich ein fast gleichbleibend hoher Anteil an Seiten- und Feinwurzeln.

Bei den Pflanzen der toleranten Hybride Stru1915 nahm das Spross- und Wurzelfrischgewicht mit steigendem Nematodenbefall ab, jedoch weniger stark als bei den empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta'. Gesamtwurzellänge und Anzahl an Wurzelspitzen nahmen mit zunehmender Nematodendichte geringfügig ab und der durchschnittliche Wurzeldurchmesser leicht zu. Durch den Nematodenbefall wurde das Wurzelwachstum der toleranten Pflanzen der Hybride Stru1915 gebremst. Das Wurzelsystem war bei Befall kleiner, hatte aber einen relativ hohen Anteil an Seiten- und Feinwurzeln.

Die Frage nach der Toleranzschwelle konnte nicht abschließend beantwortet werden. Während bei der empfindlichen Sorte 'Penta' schlechteres Pflanzenwachstum (Sprossfrischgewicht, Wurzelfrischgewicht, Gesamtwurzellänge, Anzahl Wurzelspitzen) mit zunehmender Nematodendichte korreliert waren, war ein solcher Zusammenhang bei den Pflanzen der toleranten Sorte 'Nematop' selbst bei 1000 Larven/100 ml Boden nicht zu erkennen. Es lies sich nicht klären, ob der Nematodenbesatz nicht hoch genug angesetzt war und deshalb kein Zusammenbrechen der Toleranz zu beobachten war oder die Toleranz wirklich nicht zusammenbricht.

An Kartoffeln konnte MULDER (1994) mit einem ähnlichen Topfversuch im Gewächshaus zeigen, dass sich an verschiedenen Wachstumsparametern die spätere Ertragsleistung von Kartoffelsorten unter Kartoffelzystennematodenbefall gut abschätzen läßt. Insbesondere der Wurzeldurchmesser im Jungpflanzenstadium zeigt eine hohe Korrelation zur Toleranz. Nach OLTHOFF (1983) hängt die Ausprägung der Toleranz auch vom Alter der Pflanzen ab. Untersuchungen an Zuckerrüben in *H. schachtii*-verseuchter Erde zeigten, dass Zuckerrübenpflanzen erst ab einem Alter von zwei Wochen tolerant reagieren. Vermutlich muss sich bei Keimlingen die Fähigkeit von Toleranz erst etablieren. Abgesehen von der extremen Empfindlichkeit von keimenden Zuckerrüben gegenüber Nematodenbefall, konnte kein Hinweis auf eine höhere Ausprägung der Toleranz nach mehr als zwei Wochen entdeckt werden.

Lichtmikroskopie

Bei den endoparasitisch lebenden Zystennematoden bedeutet die Eindringung und das intrazelluläre Wandern der Larven zusammen mit der Bildung des Syncytiums eine beträchtliche Schädigung der Wurzel. Insbesondere kommt es zu Nekrosen (Endo 1964, JOHNSON & FUSHTEY 1966, WYSS & ZUNKE 1986). In der Endodermis oder in den Zellen des Pericycel, seltener auch im Rindengewebe, induziert *H. schachtii* das Nährgewebe. Umgeben von nekrotischen Zellen des Rindengewebes oder der Endodermis, schiebt der Nematode seinen Mundstachel in eine unbeschädigte Zelle, nimmt seine Saugtätigkeit auf (GIPSON et al. 1971, ENDO 1987, WYSS 1992, GRUNDLER & WYSS 1995). Die Entwicklung des Wurzelsystems wird eingeschränkt (PRICE et al. 1983, RAWSTORNE & HAGUE 1986).

– Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii*

Lichtmikroskopische Untersuchungen 7 Tage nach Inokulation mit *H. schachtii* sollten zeigen, ob beim Eindringen und dem Wandern der Larven im Wirtsgewebe bis zur Induktion des Syncytiums in den Wurzeln anatomische Unterschiede zwischen toleranten und empfindlichen Zuckerrüben zu erkennen sind. Hierzu wurden Serienschnitte von fixierten Zuckerrübenwurzeln angefertigt.

In den Wurzeln empfindlicher Zuckerrüben der Sorte 'Penta' wurden zahlreiche *H. schachtii*-Larven gefunden. So lange die *H. schachtii*-Larven die Zellen des Rindengewebes intrazellulär durchwanderten, traten keine Nekrosen im Wirtsgewebe auf. Nekrosen waren nur an Stellen zu sehen, wo die Larven ihr Explorationsverhalten eingestellt hatten und zur parasitierenden Lebensweise übergingen. Ein Vergleich anatomischer Veränderungen mit toleranten Zuckerrüben war leider nicht möglich, da weder bei 'Nematop' noch bei der Hybride Stru1915 *H. schachtii*-Larven im aufgearbeiteten Wurzelgewebe vorhanden waren.

Insgesamt wurden in drei Versuchen 1000 Larven in 1 ml auf die Wurzeln appliziert, um sicher zu gehen, dass Larven in den präparierten Wurzeln zu finden sind. Warum dennoch keine Larven in den Wurzeln von 'Nematop' und Stru1915 gefunden wurden, bleibt ungeklärt. Möglicherweise müßten noch mehr Pflanzen mit noch mehr Larven inokuliert werden.

Bei der Sorte 'Penta' befanden sich 7 Tage nach Inokulation mit *H. schachtii* viele Larven an Verzweigungsstellen von Haupt- und Seitenwurzeln wie auch von YU und STEELE (1981) berichtet wurde. Es lies sich nicht herausfinden, ob das an der einfacheren Penet-

rationsmöglichkeit für die Larven lag, da an diesen Stellen das Gewebe aufgerissen war, oder ob einwandernde Larven die Bildung neuer Seitenwurzeln initiieren.

Die Bedeutung von Nekrosen in Verbindung mit Toleranz wurde ansatzweise an Kartoffeln untersucht. ARNTZEN (1993) beobachtete an toleranten Linien von Kartoffeln, die nur gegenüber einigen Pathotypen von *Globodera* resistent waren, kleine Nekrosen nach Eindringung der Larven des Kartoffelzystennematoden. Die Hauptursache für die extreme Empfindlichkeit mancher Kartoffeln gegenüber Kartoffelzystennematoden ist nach EVANS und HAYDOCK (1990) wahrscheinlich die starke Nekrosebildungen um die eingedrungene Larve. Nekrosebildung tritt auch als Folge von Hypersensitivität bei resistenten Sorten auf (ROSS 1958). Doch handelt es sich hierbei um eine Reaktion der Pflanze mit dem Ziel, die weitere Entwicklung des Nematoden zu stören.

– **Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit *Heterodera schachtii***

Lichtmikroskopische Untersuchungen 35 Tage nach Inokulation mit *H. schachtii* sollten zeigen, ob von der Induktion des Syncytiums bis zum Abschluss der Entwicklung von *H. schachtii* in den Wurzeln anatomische Unterschiede zwischen toleranten und empfindlichen Zuckerrüben zu erkennen sind.

Fünfunddreißig Tage nach Inokulation wurden in den Zuckerrüben der anfälligen und empfindlichen Sorte 'Penta' zahlreiche adulte Weibchen von *H. schachtii* entlang der Wurzel und an der Wurzelspitze gefunden. Die Körper mancher Weibchen enthielten bereits Eier. Im Bereich des Leitbündels wurden gut ausgebildete Syncytien beobachtet. Teilweise füllten die Syncytien das ganze Leitbündel aus. Übereinstimmend zu diesen Beobachtungen beschreibt ENDO (1987), dass Zystennematoden am häufigsten in der Streckungszone der Wurzel eindringen, gelegentlich aber auch die Wurzelspitze befallen können.

In den Zuckerrüben der resistenten und toleranten Sorte 'Nematop' traten zumeist verkümmerte Weibchen von *H. schachtii* auf, bevorzugt im äußeren Rindengewebe. Die Leitbündel waren weder durch die Nematoden noch durch die Syncytien beeinträchtigt.

Eine periphere Lage von Nematode und Syncytium wird als Toleranzreaktion der Wirtspflanze gedeutet, wie von KIM et al. (1986) an Sojabohnen. Die Syncytien in den toleranten und resistenten Zuckerrüben der Sorte 'Nematop' waren klein, wenig ausgedehnt und nekrotisch, was auf eine Resistenzreaktion der Pflanze hindeutet, genauso wie das frühzeitige Verkümmern der Weibchen. Allerdings waren die Syncytien nicht ganz so verkümmert, wie von ENDO (1991) für resistente Sojabohnen beschrieben.

KIM et al. (1986) beschrieben, dass sich bei tolerante Sojabohnen die Syncytien von *H. glycines* nicht im Leitbündel, sondern an dessen Rand und in der Wurzelrinde befanden. JOHNSON et al. (1993) fanden heraus, dass bei *H. glycines*-befallenen Sojabohnen bei schlechter Wasserversorgung die Syncytien primär im Leitbündel angelegt wurden, wohingegen bei guter Wasserversorgung, die meisten Syncytien in der Wurzelrinde lagen. HUIJSMAN et al. (1969) untersuchten Kartoffeln auf Toleranz gegenüber *Globodera rostochiensis*. Ihre Untersuchungen der Wurzel der toleranten Linie Multa zeigten Unterschiede in der Nekrosebildung um die Nährgewebe gegenüber empfindlichen Linien. Empfindliche Pflanzen zeigten ausgedehnte Nekrosen nach Abschluss der Nematodenentwicklung, wohingegen tolerante Pflanzen nur kleine Nekrosen aufwiesen.

Pflanzenphysiologische Untersuchungen

Glucose/Saccharose-Verhältnis

Sedentäre Endoparasiten entziehen der Wirtspflanze über einen langen Zeitraum Assimilate für ihre eigene Ernährung. Dies kann zu erheblichen Veränderungen in der Kohlenhydratverteilung innerhalb der Pflanze führen, wie z. B. die Verlagerung von Assimilation aus dem Spross in das Nährgewebe des Nematoden. Die Assimilate fehlen der Pflanze für ihr eigenes Wachstum (BETKA & WYSS 1982, DROPKIN 1989). GOMMERS und DROPKIN (1975) fanden bei Untersuchungen des *H. glycines*-Befall an der Sojabohne heraus, dass die Syncytien zwar vergleichbare ATP-, Glucose-6-Phosphat und Proteingehalte aufwiesen wie meristematisches Wurzelspitzen-gewebe andererseits aber 4 mal so viel Glucose. Die Aminosäuregehalte waren auch etwas erhöht.

Bisher wurden wenige Untersuchungen zu dem Einfluss von pflanzenparasitären Nematoden auf den Kohlenhydrathaushalt von toleranten Wirtspflanzen durchgeführt. Von Schadinsekten weiß man, dass eine Behandlung der Wirtspflanzen mit Toleranzinduktoren zu einer deutlich niedrigeren Verschiebung des 'sink-source'-Verhältnisses bei Insektenbefall in toleranten Pflanzen führt als in empfindlichen Pflanzen (WITTMANN & SCHÖNBECK 1995).

Eine Vielzahl von Studien zum Kohlenhydrathaushalt von Pflanzen, die von biotrophen Schaderregern, zumeist Pilzen, befallen waren, beschreiben veränderte 'sink-source'-Verhältnisse zugunsten des Pathogens und stark erhöhte Glucosegehalte in befallenen Geweben (HEISTERHÜBER et al. 1994, WHIPPS & LEWIS 1981, FARRAR & LEWIS 1987, MANNERS & GAY 1983). Nach Behandlung von Gerstpflanzen mit Toleranzinduktoren

und Ausprägung der Toleranz kam es nicht mehr zum Abzug der Assimilate aus den beiden oberen Blättern der Gerste zugunsten des biotrophen Pilzes *Erysiphe graminis* (GERNNS 2000).

Als wichtigste Transportform der Zucker spielt die Saccharose eine bedeutende Rolle im Kohlenhydratstoffwechsel der Pflanzen. Saccharose ist aber auch die Speicherform der Kohlenhydrate im Rübenkörper der Zuckerrüben (STRASBURGER 1991, WINNER 1981). Damit ist eine Unterscheidung von Saccharose als Transportform oder Speicherform bei der Zuckerrübe ohne weiteres nicht möglich. Deshalb wurde untersucht, inwieweit sich die Verteilung verschiedener Zucker nach *H. schachtii*-Befall über die Zeit zwischen empfindlichen und toleranten Zuckerrüben unterscheidet.

Bei allen unbefallenen Pflanzen nahm der Gehalt an Glucose und an Saccharose über die Zeit in Spross und Wurzel zu. Während zu Beginn der Auswertung der Glucosegehalt über dem Saccharosegehalt lag, stieg im weiteren Verlauf der Saccharosegehalt sehr viel schneller an und lag gegen Versuchsende über dem Glucosegehalt. Damit nahm die Glucose in ihrer Bedeutung zugunsten der Saccharose ab, wie am abnehmenden Glucose/Saccharose-Verhältnisses zu erkennen war. Bei *H. schachtii*-Befall war in Spross und Wurzel ausschließlich bei den toleranten Pflanzen der Sorte 'Nematop' sowie der Hybride Stru1915 ein abnehmendes Glucose/Saccharose-Verhältnis zu beobachten. Bei den empfindlichen Pflanzen der Sorte 'Penta' nahm das Glucose/Saccharose-Verhältnis bei Befall mit *H. schachtii* zu.

Zunehmende Saccharosegehalte über mehrere Wochen wie bei befallsfreien sowie befallenen toleranten Zuckerrüben lassen auf eine gute Nettoassimilation (AP REES 1984), ein ungestörtes Wachstum und das Speichern von Zucker in der Rübe (LOHAUS et al. 1994) schließen. Demgegenüber bedeutet ein hoher Glucosegehalt, dass Assimilationsprodukte für eine Vielzahl von Stoffwechselfvorgängen zur Verfügung gestellt werden, die mit der Stressbewältigung, den der Nematodenbefall für empfindliche Pflanzen bedeutet, zusammenhängen. Damit stehen der empfindlichen und mit *H. schachtii*-befallenen Zuckerrübe weniger Assimilate zur Verfügung, die in die Rübe eingelagert werden können.

Glutaminsäure

Aus der Gruppe der Aminosäuren wurde die Glutaminsäure näher untersucht. Die Glutaminsäure ist in jungen Blättern der Zuckerrübe der Menge und ihrer physiologischen Bedeutung nach die wichtigste Aminosäure zusammen mit der Asparaginsäure. Die Glutaminsäure zeigt den N-Ernährungszustand der Pflanze zuverlässig an und ihre Gehalte weisen eine deutlichen Beziehung zur Ertragsbildung auf (BURBA & KASTNING 1971, WINNER 1981, LOHAUS, 1994).

Untersuchungen zu Aminosäuregehalten in den Wirtspflanzen bei *H. schachtii*-Befall wurden bisher vor allem an den Wurzeln durchgeführt. Bei Ölrettich und Raps verändern sich die Aminosäuregehalte in Wurzeln bei Befall mit *H. schachtii* signifikant gegenüber unbefallenen Wurzeln. In der Nähe des Syncytiums sind die Glutamin- und Asparagingehalte erheblich reduziert (KRAUTHAUSEN & WYSS 1982). Glutamin und Glutaminsäure nehmen eine wichtige Rolle im Syncytium- und Nematodenstoffwechsel ein, wo sie vermutlich als N-Donor fungieren (BETKA et al. 1991, GRUNDLER et al. 1991).

Bei allen untersuchten Zuckerrübenpflanzen ohne *H. schachtii*-Befall nahm über die sechswöchige Versuchsdauer der Gehalt an Glutaminsäure in den Blättern zu. Bei *H. schachtii*-Befall nahm der Gehalt an Glutaminsäure in den Blättern zwar ebenfalls zu, erreichte aber sowohl für die empfindliche Sorte 'Penta' und die tolerante Sorte 'Nematop' sowie die tolerante Hybride Stru1915 nur knapp die Hälfte der Glutaminsäuregehalte in unbefallenen Zuckerrübenblättern.

Es lies sich nicht nachweisen, dass bei Nematodenbefall die Glutaminsäuregehalte der Blätter mit dem Ertrag positiv korreliert waren. Welche Bedeutung die Glutaminsäure bei toleranten Rüben einnimmt, die selbst unter Nematodenbefall gute Erträge liefern, konnte hier nicht abschließend beantwortet werden.

Photosynthese

Faktoren, die die Wachstumsrate der oberirdischen Pflanzenteile beeinträchtigen, reduzieren die Lichtausbeute und damit die Akkumulation von Trockenmasse. Nach TRUDGILL (1991) sind es mehrere Faktoren, mit denen pflanzenparasitäre Nematoden das Sprosswachstum beeinträchtigen: zunächst die direkte parasitierende Wirkung, also der Entzug von Nährstoffen durch den Parasiten. Dazu kommt der mechanische und physiologische Schaden, der das Wachstum und die Funktion der Wurzel beeinträchtigt (BEEN & SCHOMAKER 1986). Nicht zuletzt muss die gesamte physiologische Wirkung auf das Sprosswachstum betrachtet werden, wie Veränderungen in der Assimilationsleistung, der At-

mung, Trockenmassebildung, sowie weitere Wachstums- und Stoffwechselprozesse. Ein Befall mit Nematoden nimmt über die gesamte Entwicklungsdauer Einfluss auf das Pflanzenwachstum.

Untersuchungen zum *Meloidogyne incognita*-Befall an Wein zeigten, dass mit zunehmendem Nematodenstress die Gesamtproduktivität der Pflanzen sowie die Nettoassimilation signifikant abnahm (MELAKEBERHAN & FERRIS 1989). Demgegenüber zeigten Photosyntheserate, Atmungsrate, stomatärer Widerstand und interne CO₂-Konzentration keine Veränderungen. Ganz anders an Bohnen, wo Inokulumsdichten von 1000 bis 8000 *Meloidogyne incognita*-Larven die Photosyntheseleistungen signifikant reduzierten (MELAKEBERHAN et al. 1984, MELAKEBERHAN et al. 1985). An anfälligen Sojabohnen wurde nach Befall mit *H. glycines* eine rund 30 % geringere Photosyntheserate festgestellt als an unbefallenen Pflanzen (POSKUTA et al. 1986). Untersuchungen von WALLACE (1974) an Tomaten zeigten, dass *Meloidogyne javanica* die Photosynthese und CO₂-Assimilation gegenüber unbefallenen Pflanzen schon bei geringen Inokulumsdichten von 250 Larven/ml reduziert. Erst Inokulumsdichten über 2000 Larven/ml führten zu keiner weiteren Reduzierung von Photosynthese und CO₂-Assimilation. LOVEYS & BIRD (1973) stellten bei *Meloidogyne javanica*-Befall an Tomaten fest, dass nur während der frühen Stadien des Befalls die Photosynthese signifikant reduziert war gegenüber unbefallenen Pflanzen.

Veränderungen im heterotrophen Stoffwechsel der Wurzeln treten zwangsläufig auf, wenn diese von Nematoden befallen sind, die als sedentäre Parasiten eine Kohlenhydratzufuhr für ihren eigenen Kohlenstoffhaushalt benötigen (ZACHEO & BLEVE-ZACHEO 1995). Die Autoren fassen die Veränderungen in den Reaktionen des Energiehaushalts der Wurzel bei Nematodenbefall zusammen. DAVY DE VIRVILLE & PERSON-DEDRYVER (1989) haben an anfälligem gegenüber resistentem Weizen eine erhöhte Wurzelatmung bei *H. avena*-Befall festgestellt. Bei Wurzeln toleranter Weizenpflanzen wurde keine Veränderung der Wurzelatmung nach Nematodenbefall festgestellt. Die Autoren gehen davon aus, dass die Wachstumseigenschaften der Pflanzen die Ursache für ihre Resistenz bzw. Toleranz sind.

Als physiologische Ursache für die schlechten Wachstumsraten der empfindlichen Pflanzen und die unterschiedlichen Photosyntheseraten bei zunehmendem Nematodenbefall wird diskutiert, dass die Nematoden Einfluss auf das Pflanzenwachstum über ein Verändern der Abscisinsäure-Konzentrationen nehmen. Abscisinsäure ist ein Pflanzenhormon, was vermehrt produziert wird, wenn die Pflanzen in Stress kommen.

Der Schaden durch Nematodeneindringung erhöht die Bildung von Abscisinsäure (VOLKMAR 1991) und kann die Photosyntheserate der Blätter beeinträchtigen, wie von Zysten-nematoden (SCHANS & ARNTZEN, 1991) und Gallennematoden (LOVEYS & BIRD 1973) bekannt. Die Mechanismen, die möglicherweise hinter der systemischen Wirkung des Nematodenbefalls in der Wurzel auf die Regulation der Photosynthese stehen könnten, wurden von WALLACE (1987b) diskutiert. Bei toleranten Pflanzen erhöht sich die Abscisinsäure-Konzentration nicht so sehr wie bei empfindlichen (EVANS & HAYDOCK 1990, TRUDGILL 1991, VOLKMAR 1991).

Mit andauernder Trockenheit im Feld welken mit *H. schachtii*-befallene Zuckerrübenpflanzen eher als unbefallene Pflanzen. Bei *H. schachtii*-befallenen Zuckerrüben wird die Wasseraufnahme und der -transport in die oberirdischen Pflanzenteile zum Teil erheblich gestört. Da aber auch physiologisch gesehen der autotrophe Stoffwechsel des Sprosses und der heterotrophe Stoffwechsel der Wurzel eng miteinander verbunden sind, kann der Befall der Wurzeln mit Nematoden das funktionelle Gleichgewicht zwischen Wurzel und Spross beeinträchtigen. Untersuchungen zur Transpirations- und Photosyntheserate an Zuckerrüben geben Auskunft darüber, inwieweit die Assimilationsleistung empfindlicher Zuckerrüben von dem *H. schachtii*-Befall beeinträchtigt ist und welche Rolle die Toleranz dabei spielt.

Die Messungen im Freiland auf Parzellen mit unterschiedlichem Ausgangsbefall von *H. schachtii* wurden an einem warmen sonnigen Tag im August durchgeführt. Da die Temperatur in der Messküvette mittags 30 °C überschritt, konnten die Messungen am Nachmittag nicht fortgesetzt werden. Bei allen Zuckerrüben wurden morgens schon hohe Photosyntheseraten zwischen 29 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ für die empfindliche Zuckerrübe 'Penta' und 31 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und 34 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ für die toleranten Rüben 'Nematop' und Stru1915 gemessen. Mittags bei Lichtsättigung erreichten sowohl die empfindliche wie die tolerante Rübe Photosyntheseraten von 50 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Unter günstigen Bedingungen kann die Zuckerrübe hohe Photosyntheseraten erreichen (KNOF 1987, KELLER et al. 1988, KELLER & LÜTTGE 1991). Die hier beobachteten hohen Werte lassen also vermuten, dass der Nematodenbefall keinen entscheidenden Einfluss auf die Photosyntheseleistung der Pflanze nimmt. Limitiert wurde die Photosynthese durch die Strahlung und die Temperatur. Mit zunehmender Strahlung nahm die Transpiration bei empfindlichen und toleranten Zuckerrüben vergleichbar ab. Mit der Lichtsättigungskurve lassen sich Aussagen über die Leistungsfähigkeit der Photosynthese der einzelnen Zuckerrüben bei unterschiedlichen Lichtbedingungen machen. Die tolerante Sorte 'Nematop' zeichnete sich dadurch aus, dass sie bei geringerer Lichtintensität bereits eine effektivere Photosynthese hat als

die beiden anderen Zuckerrüben. Auch bei den Messungen unter Gewächshausbedingungen war nicht festzustellen, dass der Nematodenbefall Einfluss auf die Photosyntheserate nahm. Demnach besteht vermutlich kein Zusammenhang zwischen der Ertragsstabilität bei Nematodenbefall, der Toleranz und der Photosynthese.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass Toleranz von Zuckerrüben gegenüber *H. schachtii* bereits in den ersten Wochen der Pflanzenentwicklung zu erkennen ist. Ein Bio-test mit jungen Zuckerrübenpflanzen und steigenden Nematodendichten scheint demnach geeignet, Toleranz innerhalb von 8 Wochen zu erfassen. Neuzüchtungen könnten so schneller und kostensparender auf Toleranz geprüft werden. Um die Bewertung der Toleranz ab zu sichern, sollten möglichst verschiedene Toleranzparameter berücksichtigt werden. Als besonders geeignet erwiesen sich das Sprossfrischgewicht sowie verschiedene Wurzelparameter, die mit dem Wurzelscanner routinemäßig erfasst werden können. Sorten, deren Toleranz oder Empfindlichkeit bekannt ist, können Standards für einen Vergleich liefern. Damit lassen sich tolerante Linien früh von empfindlichen unterscheiden.

5 Zusammenfassung

Als Toleranz bezeichnet man die Eigenschaft von Kulturpflanzen auch bei Nematodenbefall stabile und sichere Erträge zu produzieren im Gegensatz zu empfindlichen Pflanzen. Dagegen beschreibt die Resistenz die Fähigkeit einer Kulturpflanze, die Vermehrung der Schaderreger zu verhindern. Ertragsverluste durch pflanzenparasitäre Nematoden sind insbesondere dann zu erwarten, wenn ein Frühbefall mit Nematoden Pflanzenorgane schädigt, aus denen sich das spätere Ernteprodukt entwickelt, wie z.B. die Pfahlwurzel, die den späteren Rübenkörper der Zuckerrübe hervorbringt.

Eine stärkere Berücksichtigung von Toleranz in der Pflanzenzüchtung und der Einsatz toleranter Sorten in integrierten Anbausystemen wird derzeit noch limitiert durch das geringe Wissen bezüglich der Ausprägung von Toleranz in den Sorten unserer Kulturpflanzen sowie durch fehlende Kenntnisse über ihre Ursachen und Wirkungsweise. Vor diesem Hintergrund ergaben sich für die Arbeit folgende Ziele:

- 1) pflanzenmorphologische und -physiologische Grundlagen von Toleranz im System Zuckerrübe - *Heterodera schachtii* zu erarbeiten und
- 2) Toleranzparameter zu benennen, die möglichst frühzeitig erkennbar und mit dem Ertrag positiv korrelierbar sind.

Mithilfe von mehrjährigen Ertragsversuchen im Freiland mit unterschiedlichen Ausgangsbesatzdichten von *Heterodera schachtii* waren Zuckerrübenvarianten auf ihre Toleranz hin charakterisiert worden. Die Versuche zur Toleranz wurden an den Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant) sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) durchgeführt.

In Versuchen mit Jungpflanzen und steigenden Inokulumdichten von *Heterodera schachtii* konnte gezeigt werden, dass sich Toleranz gegenüber Nematodenbefall bei Zuckerrüben bereits im frühen Stadium anhand eines vergleichbar guten oder sogar besseren Spross- und Wurzelfrischgewichts gegenüber nicht befallenen Zuckerrüben ausdrückt. Festgestellt wurde ferner, dass tolerante Zuckerrüben über ein besseres Kompensationswachstum verfügen sowie den Boden intensiver und tiefer durchwurzeln. Sie bilden mehr Seiten- und Feinwurzeln, die ihnen eine bessere Wasser- und Nährstoffaufnahme ermöglichen. Insbesondere die Gesamtwurzellänge und die Anzahl von Seiten- und Feinwurzeln war nach Befall mit *Heterodera schachtii* bei der toleranten Sorte 'Nematop' bzw. Hybride Stru1915 deutlich erhöht gegenüber der empfindlichen Sorte 'Penta'. Der Wurzelscanners erwies sich als hervorragend geeignet zur Erfassung der verschiedenen Wurzelparamete-

ter. Das erlaubt in Zukunft eine schnelle, kostensparende und effektive Prüfung von Züchtungsmaterial auf Toleranz im Vorfeld von Feldversuchen.

Histologische Untersuchungen zeigten, dass Nematodenbefall an der Zuckerrübenwurzel bei den empfindlichen Pflanzen schwere Schäden im Wurzelgewebe verursacht. Intrazellulär wandernde Larven beschädigen das Rindengewebe, die Anlage von Syncytien verursacht Nekrose am Zentralzylinder und ausgedehnte Syncytien füllen stellenweise das Leitbündel vollständig aus. Bei den toleranten und resistenten Zuckerrüben werden die Syncytien am äußeren Rand der Wurzelrinde entfernt vom Zentralzylinder angelegt, so dass in den Leitgefäßen der Transport von Wasser und Mineralstoffen bzw. Assimilaten gewährleistet ist.

Um die physiologischen Prozesse zu verstehen, die Ursache für die Toleranz sein könnten, wurden Messungen der Photosynthese- und der Transpirationsrate durchgeführt. Messungen der Glucose/Saccharose-Verhältnisse und der Glutaminsäuregehalten geben Auskunft über den Einfluss des *H. schachtii*-Befalls auf den Primärstoffwechsel toleranter und empfindlicher Zuckerrübenpflanzen.

Bezüglich pflanzenphysiologischer Parameter ist festzuhalten, dass bei empfindlichen Pflanzen durch *H. schachtii*-Befall die Glucosegehalte im Verhältnis zu den Saccharosegehalten erhöht waren. Demgegenüber zeigten tolerante Pflanzen einen ungestörten Kohlenhydratstoffwechsel.

Es wurde kein Zusammenhang zwischen Toleranz und der Leistungsfähigkeit der Photosynthese festgestellt. Alle Zuckerrübenkultivare wiesen bei niedrigen und hohen Ausgangsbefalldichten eine hohe Nettphotosynthese auf. Eine teilweise beobachtete reduzierte Leistung der befallenen Versuchspflanzen im Winter im Gewächshaus hatte ihre Ursache vor allem in der langsameren und schlechteren Entwicklung der Pflanzen.

Der Glutaminsäuregehalt eignete sich nicht zur Charakterisierung von Toleranz. Hohe Gehalte an Glutaminsäure in jungen Rübenblättern geben Auskunft über die N-Versorgung der Pflanze und sind unter befallsfreien Bedingungen positiv mit dem späteren Ertrag korreliert. Tolerante Rüben bleiben ertragsstabil, obwohl sie ähnlich wie empfindliche Rüben bei *H. schachtii*-Befall reduzierte Glutaminsäuregehalte in den Blättern aufwiesen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit belegen die Bedeutung von Toleranz für die Ertragshöhe und -sicherheit, ermöglichen ein besseres Management von *Heterodera schachtii* in Zuckerrüben und beschreiben Indikatoren für die Früherkennung von Toleranz als Unterstützung für die Pflanzenzüchtung.

6 Literaturverzeichnis

- ANAND, S. C., KOENNING, S. R. (1986): Tolerance of soybean to *Heterodera glycines*. Journal of Nematology 18, 195-199.
- AP REES, T. (1984): Sucrose metabolism In: Lewis, D. H. (ed.): Storage carbohydrates in Vascular Plants. Cambridge University Press: 53-73.
- APEL, A., KÄMPFE, L. (1957a): Beziehung zwischen Wirt und Parasit im Infektionsverlauf von *Heterodera schachtii* Schmidt in kurzfristigen Topfversuchen. I. Infektionsgang bei verschiedenen Wirtspflanzen. Nematologica 2, 132-143.
- APEL, A., KÄMPFE, L. (1957b): Beziehung zwischen Wirt und Parasit im Infektionsverlauf von *Heterodera schachtii* SCHMIDT in kurzfristigen Topfversuchen. II. Haupt- und Nebenwurzelbefall, Geschlechterverhältnis der Adulten und Lagerdichte der Larven. Nematologica 2, 215-227.
- ARNTZEN, F. K. (1993): Some aspects of resistance to and tolerance of potato cyst nematodes in potato. Ph D. Thesis LUW Wageningen, Netherlands: 133 pp.
- ARNTZEN, F. K., VISSER, J. H. M., HOOGENDOORN, J. (1994): The effect of the potato cyst nematode *Globodera pallida* on *in vitro* root growth of potato genotypes, differing in tolerance. Annals of Applied Biology 124 (1), 59-64.
- BEEN, T. H., SCHOMAKER, C. (1986): Quantitative analysis of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with *Globodera pallida* (Stone). Nematologica 32, 339-355.
- BETKA, M., WYSS, U. (1982): Influence of cyst nematode *Heterodera schachtii* on reducing sugars at feeding sites and adjacent root segments. Nematologica 28, 136-137.
- BETKA, M., GRUNDLER, F. W. M., WYSS, U. (1991): Influence of changes in the nurse cell system (syncytium) on the development of the *Heterodera schachtii*. Single amino acids. Phytopathology 81, 75-79.
- BLEVE-ZACHEO, T., ZACHEO, G. (1987): Cytological studies of the susceptible reaction of sugarbeet roots to *Heterodera schachtii*. Physiological and Molecular Plant Pathology 30, 13-25.
- BOERMA, H. R., HUSSEY, R. S. (1984): Tolerance to *Heterodera glycines* in soybean. Journal of Nematology 16, 289-296.
- BARKER, K. R. (1993): Resistance/ tolerance and related concepts/ terminology in plant nematology. Plant Disease 77 (2), 111-113.
- BRAUNE, W., LEMAN, A., TAUBERT, H. (1990): Pflanzenanatomisches Praktikum II - Zur Einführung in den Bau und die Fortpflanzung und Ontogenie der niederen Pflanzen (auch der Bakterien und Pilze) und die Embryologie der Spermatophyta, 3. überarb. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 327-369.

-
- BURBA, M., KASTNING, M. (1971): Stoffwechselfysiologische Untersuchungen an Zuckerrüben während der Vegetationszeit. I. Glutamin, Glutaminsäure, Asparagin und Asparginsäure. Zucker 24, 386-396.
- COOK, R., EVANS, K. (1987): Resistance and tolerance. In: BROWN, R. H., KERRY, B. R. (Eds.): Principles and practice of nematode control in crops. Academic Press: 179-231.
- CASWELL-CHEN, E. P., THOMASON, I. J. (1993): Root volumes occupied by different stages of *Heterodera schachtii* in sugarbeet, *Beta vulgaris*. Fundam. appl. Nematol. 16 (1), 39-42.
- DALE, M. F. B., BROWN J. (1989): The use of foliage assessment to improve the identification of tolerance to damage by nematodes (*Globodera pallida*) in potatoes. Annals of Applied Biology 115: 313- 319.
- DALE, M. F. B., PHILIPPS, 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. Annals of Applied Biology 113: 79-88.
- DALMASSO, A., CASTAGNONE-SERENO, P., ABAD, P. (1992): Tolerance and resistance of plants to nematodes. Knowledge, needs and prospects. Nematologica 38, 466-472.
- DAVY DE VIRVILLE, J., PERSON-DEDRYVER, F. (1989): Growth and respiratory activity of roots of various Triticeae tolerant or resistant to *Heterodera avenae* Woll. with or without infection by the nematode. Revue de Nématologie. 12 (4), 379-386.
- DONEY, D. L., WHITNEY, E. D., STEELE, A. E. (1971): Effect of *Heterodera schachtii* infection on sugar beet leaf growth. Phytopathology 61, 375-380.
- DROPKIN, V. H., (1989): Introduction to Plant Nematology. John Wiley & Sons, New York, USA, 2nd ed., pp. 304.
- ENDO, B. Y. (1964): Penetration and development of *Heterodera glycines* in soybean roots and related anatomical changes. Phytopathology 54, 79-88.
- ENDO, B. Y. (1987): Histopathology and ultrastructure of crops invaded by certain sedentary endoparasitic nematodes. In: VEECH, J. A., DICKSON, D. W. (Eds.): Vistas on Nematology - A commemoration of the 25th anniversary of the Society of Nematologists. Painter Printing Florida, USA: chapter 28, 196-210.
- ENDO, B. Y. (1991): Ultrastructure and initial responses of susceptible and resistant soybean roots to infection by *Heterodera glycines*. Revue de Nématologie 14, 73-94.
- EVANS, K. (1982): Effects of infestation with *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens Ro1 on the growth of four potato cultivars. Crop Protection 1, 169-179.
- EVANS, K., FRANCO, J. (1979): Tolerance to cyst nematode attack in commercial potato cultivars and some possible mechanisms for its operation. Nematologica 25, 153-162.

-
- 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 assaying and improving it in crops. *Annals of Applied Biology* 117, 703-740.
- EVANS, K., PARKINSON, K. J., TRUDGILL, D. L. (1975): Effects of potato cyst nematode on potato plants. III. Effects on the water relations and growth of a resistant and susceptible variety. *Nematologica* 21, 273-280.
- EVANS, K., TRUDGILL, D. L., BROWN, N. J. (1977): Effects of potato cyst nematode on potato plants. V. Root system development in lightly and heavily infested susceptible and resistant varieties and its importance in nutrient and water uptake. *Nematologica* 23, 153-164.
- FARRAR, J. F., LEWIS, D. H. (1987): Nutrient relations in biotrophic infections. In: Pegg, G. F., AYRES, P. G. (eds.): *Fungal Infections of Plants*. Cambridge University Press: 92-132.
- GERLACH, D., (1984): *Botanische Mikrotechnik - Eine Einführung*, 3. unveränd. Aufl. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York: 311pp.
- GERNNS, H. (2000): Mechanismen der induzierten Kompensationsfähigkeit von Pflanzen gegenüber Schäden durch den obligat biotrophen Pilz *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *Em. Marchal*. Dissertation Universität Hannover, TENEA Verlag, Berlin: 140pp.
- GIPSON, I., KIM, K. S., RIGGS, R. D. (1971): An ultrastructural study of syncytium development in soybean roots infected with *Heterodera glycines*. *Phytopathology* 61, 253-346.
- GOMMERS, F. J., DROPKIN, V. H. (1977): Quantitative histochemistry of nematode-induced transfer cells. *Phytopathology* 67, 869-873.
- GRIFFIN, G. D., (1981): The relation ship of plant age, soil temperature, and population density of *Heterodera schachtii* on the growth of sugar beet. *Journal of Nematology* 14, 199-202.
- GRUNDLER, F. W. M., BETKA, M., WYSS, U. (1991): Influence of Changes in the Nurse Cell System (Syncytium) on Sex Determination and Development of the Cyst Nematode *Heterodera schachtii*: Total Amounts of Proteins and Amino Acids. *Phytopathology* 81,70-74.
- GRUNDLER, F. M. W., WYSS, U. (1995): Strategies of root parasitism by sedentary plant parasitic nematodes. In: KOHMOTO, K., SINGH, U. S., SINGH, R. P. (Eds.): *Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases. Histopathological, Biochemical, Genetic and Molecular Bases. Vol II: Eukaryotes*. Oxford, Pergamon: 309-319.
- GUNNING, B. E. S., STEER, M. W. (1996): *Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle - Struktur und Funktion*, 4. überarb. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York: 131pp.
- HENDRIX, D. L. (1993): Rapid extraction and analysis of nonstructural carbohydrates in plant tissues. *Crop Science* 33, 1306-1311.

-
- HEIJBROEK, W., MCFARLANE, J. S., DONEY, D. L. (1977): Breeding for tolerance to beet-cyst eelworm *Heterodera schachtii* Schm. in sugar beet. *Euphytica* 26, 557-564.
- HEIJBROEK, W., ROELANDS, A. J., DE JONG, J. H., VAN HULST, C., SCHOONE, A. H. L., MUNNING, R. G. (1988): Sugar beet homozygous for resistance to beet cyst nematode (*Heterodera schachtii* Schm.), developed from monosomic additions of *Beta procumbens* to *B. vulgaris*. *Euphytica* 38, 121-131.
- HEISTERHÜBER, D., SCHULTE, P. MOERSCHBACHER, B. M. (1994): Soluble Carbohydrates and invertase activity in stem rust-infected, resistant and susceptible near-isogenic wheat leaves. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 45 (2), 111-123.
- HOOPER, D. J., EVANS, K., (1993): Extraktion, Identification and Control of Plant Parasitic Nematodes. In: EVANS, K., TRUDGILL, D. L., WEBSTER, J. M. (ed.): *Plant Parasitic Nematodes in Temperate Agriculture*. Cambridge University Press: chapter 1: 1-60.
- HUIJSMAN, C. A., KLINKENBERG, C. H., DEN OUDEN H. (1969): Tolerance to *Heterodera rostochiensis* Woll. among potato varieties and its relation to certain characteristics of root anatomy. *European Potato Journal* 12, 134-147.
- HUSSEY, R. S., BOERMA, H. R. (1992): Tolerance in soybean. In: RIGGS, R. D., WRATHER, J. A. (Eds.): *Biology and management of the soybean cyst nematode*. American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota, USA: 169-181.
- JOHNSON, A. B., KIM, K. S., RIGGS, R. D., SCOTT, H. D. (1993): Location of *Heterodera glycines*-induced syncytia in soybean as affected by soil water regimes. *Journal of Nematology* 25 (3), 422-426.
- JOHNSON, P. W., FUSHTEY, S. G. (1966): The biology of the oat cyst nematode *Heterodera avenae* in Canada. 2. Nematode development and related anatomical changes in roots of oats and corn. *Nematologica* 12, 630-636.
- JUNG, C., WRICKE, G. (1987): Selection of diploid nematode-resistant sugar beet from monosomic addition lines. *Plant Breeding* 98, 205-214.
- KELLER, P., LÜTTGE, U. (1991): Stress-Physiology of Sugar Beet Plants (*Beta vulgaris* L.) in Relation to *Rhizomania* Disease. I. General Description and Gas Exchange Measurements. *Angewandte Botanik* 65, 59-73.
- KELLER, P., LÜTTGE, U., WANG, X. C., BÜTTNER, G. (1988): Influence of *rhizomania* disease on gas exchange and water relations of a susceptible and a tolerant sugar beet variety. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 34, 379-392.
- KIM, J. H., KIM, K. S., RIGGS, R. D. (1986): Morphological characteristics of syncytia in susceptible hosts infected by soybean cyst nematode. *Phytopathology* 76, 913-917.
- KLEINE, M., CAI, D., KLEIN-LANGHORST, R. M., SANDAL, N. N., SALENTIJN, M. J., HARLOFF, H., KIFLE, S., MARCKER, A., STIEKEMA, W. J., JUNG, C. (1997): Breeding for nematode resistance in sugar beet -A molecular approach. In: FENOLL, C., GRUNDLER, F. M. W., OHL, S. A. (Eds.): *Cellular and Molecular Aspects of Plant-Nematode interactions*. Kluwer Academic Publishers: 177-190.

-
- KÖHLER, W., SCHACHTEL, G., VOLESKE, P. (1995): Biostatistik - Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. 2. Aufl. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York: 285pp.
- KOENNING, S. R., ANAND, S. C., MYERS, G. O. (1992): An alternative method for evaluating soybean tolerance to *Heterodera glycines*. Journal of Nematology 24 (1), 177-182.
- KNOF, G. (1987): Registrierende Messung der relativen Turgidität von Pflanzenblättern unter Feldbedingungen. Arch. Acker- Pflanzenb. Bodenk. - Berlin 31, 105-110.
- KRAUTHAUSEN, H. J., WYSS, U. (1982): Influence of cyst nematode *Heterodera schachtii* on relative changes in the pattern of free aminoacids at feeding sites. Physiological Plant Pathology 21, 425-436.
- LANGE, W., MÜLLER, J., DEBOCK, T. S. M. (1993): Virulence in the beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*) versus some alien genes for resistance in beet. Fundam. Appl. Nematol. 16, 447-454.
- LAUENSTEIN, G. (1997): Untersuchungen zur Resistenz und Toleranz ausgewählter Wirtschaftssorten von Kartoffeln (*Solanum tuberosum* L.) bei Befall mit Kartoffelnematoden (*Globodera pallida* (Stone, 1973) Behrens), Virulenzgruppe Pa2/3. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. Journal of Plant Diseases and Protection 104 (4), 321-335.
- LOHAUS, G., BURBA, M., HEDLT, H. W. (1994): Comparison of the contents of sucrose and amino acids in the leaves, phloem sap and taproots of high and low sugar-producing hybrids of sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Journal of Experimental Botany 44: 277, 1097-1101.
- LOVEYS, B. R., BIRD, A. F. (1973) The influence of nematodes on Photosynthesis in tomato plants. Physiological Plant Pathology 3, 525-529.
- MANNERS, J. M., GAY, J. L. (1983): The Host-Parasite Interface and Nutrient Transfer in Biotrophic Parasitism. In: CALLOW, J. A. (Ed.): Biochemical Plant Pathology. John Wiley & Sons, New York, USA: 163-195.
- MELAKEBERHAN, H., FERRIS, H. (1989): Impact of *Meloidogyne incognita* on Physiological Efficiency of *Vitis vinifera*. Nematologica 30, 213-221.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J. M., BROOKE, R. C. (1984): Improved techniques for measuring the CO₂ exchange rate of *Meloidogyne* infected bean plants. Nematologica 30, 213-221.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J. M., BROOKE, R. C., D' AURIA, J. M. (1985): The influence of *Meloidogyne incognita* on the growth, physiology and nutrient content of *Phaseolus vulgaris*. Physiological Plant Pathology 12, 251-256.
- MILTNER, E. D., KARNOK, K. J., HUSSEY, R. S. (1991): Root responses of tolerance and intolerant soybean cultivars to soybean cyst nematodes. Agronomy Journal 83 (3), 571-576.

-
- MULDER, A. (1994): Tolerance of potato to stress, associated with potato cyst nematodes, drought and pH. An ecophysiological approach. Thesis Wageningen, Netherlands: 190pp.
- MÜLLER, J. (1989): Zur Definition von Resistenz und anderer Fachbegriffe in der Nematologie. Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) 41 (8/9), 137-139.
- MÜLLER, J. (1992): Detection of pathotypes by assessing the virulence of *Heterodera schachtii* populations. Nematologica 38, 50-64.
- MÜLLER, J. (1998): Resistenz und Toleranz gegen Rübenzystennematoden (*Heterodera schachtii*) in Zuckerrübensorten. Zuckerindustrie 123 (9), 688-693.
- OLTHOF, TH. H. A. (1983): Effect of plant age and transplanting damage on sugar beets infected by *Heterodera schachtii*. Journal of Nematology 15 (4), 555-559.
- PHILIPS, M. S., TRUDGILL, D. L., EVANS, K. (1988): The use of single, spaced potato plants to assess their tolerance of damage by potato cyst nematodes. Potato-Research 31 (3), 469-475.
- POSKUTA, J. W., DROPKIN, V. H., NELSON, C. J. (1986): Photosynthesis, photorespiration, and respiration of soybean after infection with root nematode. Photosynthetica 20 (4), 405-410.
- PRICE, N. S., CLARKSON, D. T., HAGUE, N. G. (1983): Effect of invasion by cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) on the growth and development of the seminal roots of oats and barley. Plant Pathology 32, 377-383.
- RADCLIFFE, D. E., HUSSEY, R. S., MCCLENDON, R. W. (1990): Cyst nematode vs. tolerant and intolerant soybean cultivars. Agronomy Journal 82, 855-860.
- RASKI, D. J. (1950): The life history and morphology of the sugar beet nematode *Heterodera schachtii* Schmidt. Phthopathology 40: 135-152.
- RAWSTORNE, D., HAGUE, N. G. M. (1986): The effect of *Heterodera avenae* on the root system of susceptible and resistant oat seedlings. Annals of Applied Biology 108, 89-98.
- REESE, P. F., BOERMA, H. R., HUSSEY, R. S. (1988a): Resource allocation in experiments measuring soybean tolerance to soybean cyst nematode. Crop Science 28, 589-593.
- REESE, P. F., BOERMA, H. R., HUSSEY, R. S. (1988b): Heritability of tolerance to soybean cyst nematode in soybean. Crop Science 28, 594-598.
- ROSS, J. P. (1958): Host-parasite relationship of the soybean cyst nematode in resistant soybean roots. Phytopathology 40, 135-151.
- SAVITSKY, (1975): Hybridization between *Beta vulgaris* and *Beta procumbens* and transmission of nematode (*Heterodera schachtii*) resistance to sugar beet. Can. J. Genet. Cytol. 17, 197-209.

-
- SAVITSKY, (1978): Nematode (*Heterodera schachtii*) resistance and meiosis in diploid plants from interspecific *Beta vulgaris* x *B. procumbens* hybrids. Can. J. Genet. Cytol. 20, 177-186.
- SCHANS, J., ARNTZEN, F. K. (1991): Photosynthesis, transpiration and plant growth characters of different potato cultivars at various densities of *Globodera pallida*. Netherlands Journal of Plant Pathology 97 (5), 297-310.
- SCHLANG, J. (1991): Anbau resistenter Zwischenfrüchte zur biologischen Bekämpfung des Rübenzystennematoden. Zuckerrübe 40, 476-488.
- SCHLANG, J. (2002): Untersuchungen zur Toleranz im System Zuckerrübe *Heterodera schachtii*. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem 376, 299-300.
- SEIDEL, P. (1996): Toleranz von Pflanzen gegen Streß - das Stiefkind der phytopathologischen Forschungen? Berichte aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, 18, 30pp.
- STANTON, J. M., FISHER, J. M. (1987): Field assessment of factors associated with tolerance of wheat to *Heterodera avenae*. Nematologica 33, 357-360.
- STANTON, J. M., FISHER, J. M. (1988): Factors of early growth associated with tolerance of wheat to *Heterodera avenae*. Nematologica 34 (2), 188-197.
- STEUDEL, W., SCHLANG, J., MÜLLER, J. (1989): Untersuchungen zum Einfluß einiger Zwischenfrüchte auf die Abundanzdynamik des Rübenneematoden (*Heterodera schachtii* Schmidt) in einer Zuckerrüben-Getreide-Fruchtfolge. Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes. 41: 199-203.
- STRASBURGER, E., SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A. (1991): Lehrbuch der Botanik. G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York, 33. ed., 1033pp.
- TRUDGILL, D. L., COTES, L. M. (1983a): Tolerance of potato to potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) in field trials with and without nematicides. Annals of applied Biology 102, 373-384.
- TRUDGILL, D. L., COTES, L. M. (1983b): Tolerance of potato to potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) in relation to the growth of the root system. Annals of applied Biology 102, 385-397.
- TRUDGILL, D. L., MATHIAS, P. L. TONES, S. J. (1985): The effect of four rates of the nematocide aldicarb and of different levels resistance and tolerance on the control of potato cyst nematode (*Globodera rostochiensis* and *G. pallida*) and on the yields of potato cultivars. Annals of applied Biology 107, 219-229.
- TRUDGILL, D. L. (1991): Resistance to and tolerance of plant parasitic nematodes in plants. Annu. Rev. Phytopathol. 29, 167-192.
- VOLKMAR, K. M. (1989): Cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) on oats. II Early root development and nematode tolerance. Journal of Nematology 21 (3), 384-391.

-
- VOLKMAR, K. M. (1990): The cereal cyst nematode (*Heterodera avenae*) on oats. Identification of attributes useful in early screening for tolerance to *H. avenae*. Australian Journal of Agricultural Research. 41, 39-49.
- VOLKMAR, K. M. (1991): Abscisic Acid and ethylene increase in *Heterodera avenae*-infected tolerant or intolerant oat cultivars. Journal of Nematology 23 (4), 425-431.
- WALLACE, H. R. (1974): The influence of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, on Photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. Nematologica 20, 27-33.
- WALLACE, H. R. (1987a): A perception of Tolerance. Nematologica 33, 419-432.
- WALLACE, H. R. (1987b): Effect of parasitic nematodes on photosynthesis. In: VEECH, J. A., DICKSON, D. W. (Eds.): Vistas on Nematology - A commemoration of the 25th anniversary of the Society of Nematologists. Painter Printing Florida, USA: chapter 34, 253-259.
- WHIPPS, J. M., LEWIS, D. H. (1981): Patterns of translocation, storage and interconversion of carbohydrates. In: AYRES, P. G. (ed.): Effects of Disease on the Physiology of the Growing Plant. Cambridge University Press: 47-83.
- WHITEHEAD, A. G., TITE, D. J., FRASER, J. E., NICHOLS, A. J. F. (1987): Effects of potato genotype, oxamyl and the numbers of potato cyst-nematodes, *Globodera rostochiensis* or *G. pallida* on tuber yields and nematode increase. Annals of Applied Biology 111, 161-172.
- WHITNEY, E. D., DONEY, D. L. (1970): Large scale Hatching, Disinfection, and Storage of *Heterodera schachtii* Larvae. Phytopathology 60, 1191-1194.
- WINDT, A., GLATTKOWSKI, H. (1994): Wurzelsystem und Wasserverbrauch bei Zuckerrüben. Zuckerrübe 43 (3) 196- 198.
- WINNER, C. (1981): Zuckerrübenanbau. Verlagsunion Agrar, DLG Verlag Frankfurt a. M. 299pp.
- WITTMANN, J., SCHÖNBECK, F. (1995): Zur Erkennung induzierter Toleranz im Jungpflanzenstadium. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 102 (4), 407-415.
- WYSS, U., (1992): Observations on the feeding behaviour of *Heterodera schachtii* throughout development, including events during moulting. Fundam. Appl. Nematol. 15 (1), 75-89.
- WYSS, U. (1997): Root parasitic nematodes - An overview. In: FENOLL, C., GRUNDLER, F. M. W., OHL, S. A. (Eds.): Cellular and Molecular Aspects of Plant-Nematode interactions. Kluwer Academic Publishers: 5-22.

-
- WYSS, U., GRUNDLER, F. M. W. (1997): Infektionsmechanismen des Rübenzystennematoden *Heterodera schachtii*. Vorträge Pflanzenzüchtung 37, 1-17.
- WYSS, U., ZUNKE, U. (1986): Observations on the behaviour of second stage juveniles of *Heterodera schachtii* inside host roots. Revue de Nématologie 9, 153-165.
- YOUNG, L. D. (1998): Breeding for Nematode Resistance and Tolerance. In: BARKER, K. R., PEDERSON, G. A., WINDHAM, G. L. (Eds): Plant and Nematode Interactions. Agronomy Monograph no. 36. American Society of Agronomy, Inc. Madison, Wisconsin, USA, Publishers: 187-207.
- YU, M. H., STEELE, A. E. (1981): Host-parasite interaction of resistant sugarbeet and *Heterodera schachtii*. Journal of Nematology 13 (2), 206-212.
- ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T. (1995): Plant-nematode interactions: histological, physiological and biochemical background. In: KOHMOTO, K., SINGH, U. S., SINGH, R. P. (Eds.): Pathogenesis and Host Specificity in Plant Diseases. Histopathological, Biochemical, Genetic and Molecular Bases. Vol II: Eukaryotes. Oxford, Pergamon: 321-353.

7 Anhang

Anhang 1: Einfluss steigender Nematodendichten auf das Spross- und Wurzelfrischgewicht und die Entwicklung des Wurzelsystems junger Zuckerrübenpflanzen der empfindlichen Sorten 'Penta', 6 Wochen nach Inokulation mit 0, 200, 400, 600, 800 oder 1000 *Heterodera schachtii*-L₂-Larven/100 ml Boden (Mittelwerte).

	Anzahl Larven von <i>Heterodera schachtii</i>					
'Penta' (empfindlich)	0	200	400	600	800	1000
Anzahl Wiederholungen	43	46	46	48	46	42
Sprossfrischgewicht [g]	3,77	2,89	3,08	2,66	2,51	2,61
Wurzelfrischgewicht [g]	0,56	0,41	0,41	0,42	0,41	0,26
Gesamtwurzellänge [cm]	1209	912	874	799	760	506
Wurzelvolumen [cm ³]	0,785	0,565	0,538	0,577	0,758	0,711
Wurzeloberfläche [cm ²]	108,19	79,85	75,67	75,32	83,90	65,76
Anzahl Wurzelspitzen	4297	3470	3160	2426	2378	1395
durchschnittlicher Wurzel-durchmesser [cm]	0,029	0,028	0,028	0,031	0,036	0,044

Anhang 2: Einfluss steigender Nematodendichten auf das Spross- und Wurzelfrischgewicht und die Entwicklung des Wurzelsystems junger Zuckerrübenpflanzen der toleranten Sorte 'Nematop', 6 Wochen nach Inokulation mit 0, 200, 400, 600, 800 oder 1000 *Heterodera schachtii*-L₂-Larven/100 ml Boden (Mittelwerte).

	Anzahl Larven von <i>Heterodera schachtii</i>					
'Nematop' (tolerant)	0	200	400	600	800	1000
Anzahl Wiederholungen	42	47	47	44	40	41
Sprossfrischgewicht [g]	3,24	2,78	3,33	2,85	3,58	3,31
Wurzelfrischgewicht [g]	0,54	0,40	0,32	0,46	0,48	0,53
Gesamtwurzellänge [cm]	995	779	826	829	1039	948
Wurzelvolumen [cm ³]	0,732	0,544	0,592	0,715	0,769	0,867
Wurzeloberfläche [cm ²]	94,22	72,02	77,60	84,67	97,97	100,30
Anzahl Wurzelspitzen	3238	2945	2611	2372	3143	2437
durchschnittlicher Wurzel-durchmesser [cm]	0,030	0,030	0,030	0,033	0,030	0,034

Anhang 3: Einfluss steigender Nematodendichten auf das Spross- und Wurzelfrischgewicht und die Entwicklung des Wurzelsystems junger Zuckerrübenpflanzen der toleranten Hybride Stru1915, 6 Wochen nach Inokulation mit 0, 200, 400, 600, 800 oder 1000 *Heterodera schachtii*-L₂-Larven/100 ml Boden (Mittelwerte).

	Anzahl Larven von <i>Heterodera schachtii</i>					
Stru1915 (tolerant)	0	200	400	600	800	1000
Anzahl Wiederholungen	44	41	44	42	43	40
Sprossfrischgewicht [g]	3,92	3,30	3,21	3,00	2,98	2,77
Wurzelfrischgewicht [g]	0,61	0,62	0,62	0,61	0,46	0,34
Gesamtwurzellänge [cm]	979	845	815	784	726	619
Wurzelvolumen [cm ³]	0,763	0,757	0,724	0,691	0,795	0,448
Wurzeloberfläche [cm ²]	96,04	87,81	84,64	81,46	84,03	58,31
Anzahl Wurzelspitzen	2446	2251	2074	1897	1885	1527
Durchschnittlicher Wurzel- durchmesser [cm]	0,032	0,032	0,030	0,033	0,037	0,031

Anhang 4: Glucose [mg/g FG]/Saccharose [mg/g FG]-Verhältnis im Spross junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen nach Nematodeninokulation.

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	1,344669	0,872392	1,211702	0,518703	0,364613	0,270196
'Nematop'	1,315769	0,871923	0,813453	0,645008	0,460956	0,445638
Stru1915	0,899872	1,301761	0,596942	0,659330	0,570175	0,272492
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	1,489886	0,745525	0,686767	5,042228	0,596477	0,941688
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	1,671880	0,336779	1,329226	1,023201	0,319934	0,488025
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	4,783395	1,115932	1,204345	0,570229	0,361456	0,763862

Anhang 5: Glucose [mg/g FG]/Saccharose [mg/g FG]-Verhältnis in der Wurzel junger Zuckerrübenpflanzen der Sorten 'Penta' (empfindlich) und 'Nematop' (tolerant), sowie der Hybride Stru1915 (tolerant) mit und ohne Inokulation von *Heterodera schachtii* über 6 Wochen nach Nematodeninokulation.

	Wochen nach Inokulation					
	1	2	3	4	5	6
'Penta'	0,696453	1,465183	0,179135	0,113661	0,261635	0,082873
'Nematop'	0,775466	0,625552	0,445254	0,297001	0,495851	0,140641
Stru1915	0,526209	0,949165	0,590695	0,185721	0,156663	0,149284
'Penta' + <i>H. schachtii</i>	0,711930	0,584939	0,870458	0,263104	2,818976	0,195207
'Nematop' + <i>H. schachtii</i>	0,601382	0,588293	0,188615	0,423137	0,272538	0,292338
Stru1915 + <i>H. schachtii</i>	0,387139	0,833896	5,427469	0,245267	0,123652	0,206098

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Richard A. Sikora für die Unterstützung bei der Anfertigung der vorliegenden Arbeit, für die stets motivierenden Diskussionen und seine wertvollen Anregungen, die maßgeblich zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben.

Bei Herrn Prof. Dr. J. Léon möchte ich mich ganz herzlich für das Interesse an meiner Arbeit und für die Übernahme des Koreferats bedanken.

Ein besonderer Dank geht an Dr. J. Hallmann für die vielen fruchtbaren Diskussionen und seine stets gewährte Hilfsbereitschaft während der Durchführung dieser Arbeit. Ferner möchte ich mich bei ihm ganz herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskripts bedanken.

Mein Dank gilt ebenso Herrn Dr. J. Müller und Herrn Dr. J. Schlang von der Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft sowie den Mitarbeitern der Außenstelle in Elsdorf bei Köln, die meine Arbeit sowohl durch ihre Feldversuche zur Toleranz als auch durch zahlreiche interessante Diskussionen ganz wesentlich unterstützt haben.

Herrn Dr. M Blanke danke ich für die Unterstützung bei den Photosynthesemessungen.

Ganz besonders möchte ich mich bei Angelika Nilgen bedanken. Sie hat mich als technische Assistentin tatkräftig und motivierend unterstützt. Ohne ihre wertvolle Erfahrung und Hilfe wären viele Versuche der vorliegenden Arbeit in dieser Form nicht möglich gewesen.

Bedanken möchte ich mich bei allen Mitarbeitern des Institutes für Pflanzenkrankheiten, Mit Ihnen hatte ich die wertvolle Chance, unglaublich nette Menschen aus allen Teilen der Welt kennen lernen zu dürfen. Bei der guten Atmosphäre, der stetige Hilfsbereitschaft habe ich viele Freundschaften gewonnen.

Meiner Familie und meiner Freundin Gesa sei herzlich für die außerlabormäßige Unterstützung gedankt.

Für die finanzielle Unterstützung des Projekts danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.