

Wirtsbesiedlung durch *Plasmopara viticola* bei unterschiedlich anfälligen Wirten

von

H. DENZER¹⁾, G. STAUDT¹⁾ und E. SCHLÖSSER²⁾

¹⁾ Staatliches Weinbauinstitut, Freiburg, Deutschland

²⁾ Justus-Liebig-Universität, Institut für Phytopathologie und angewandte Entomologie, Gießen, Deutschland

Z u s a m m e n f a s s u n g : Mit *Plasmopara viticola* infizierte Blattscheiben von verschiedenen anfälligen Rebsorten und Rebarten wurden nach 6, 24 und 48 h Inkubation fixiert und mit optischen Aufhellern oder Säurefuchsinlösung gefärbt. Die in den Blattscheiben vorgefundenen Entwicklungsstadien des Erregers wurden quantitativ ausgewertet.

Die Resistenz einer Rebsorte hat keinen Einfluß auf die Anlagerung der Zoosporen von *P. viticola* an ihre Spaltöffnungen. Die ersten Behinderungen der Wirtsbesiedlung an resistenten Arten traten auf, wenn der Keimschlauch des Erregers versucht, in die Atemhöhle einzudringen. Bei den verschiedenen Klonen der Arten *Vitis riparia* und *V. rupestris* gelang es *P. viticola* häufig nicht, in der Atemhöhle sichtbare Strukturen zu bilden. Bei *V. riparia* und der pilzresistenten Sorte Fr 946-60 wurde die Erregerentwicklung in der Atemhöhle häufig schon vor der Bildung des Primärhaustoriums behindert. Bei den pilzresistenten Sorten Fr 946-60, Fr 993-60, Castor und SV 5-276 wurde der Erreger meist nach der Bildung eines Haustoriums in der weiteren Entwicklung behindert. In diesem Entwicklungsstadium kam es häufig zu Degenerationserscheinungen an der befallenen Wirtszelle. Bei der Sorte Pollux traten diese Behinderungen später, meist nach Bildung des zweiten Haustoriums, auf.

Host settlement of *Plasmopara viticola* on different susceptible hosts

S u m m a r y : Leaf discs of grapevine varieties and species of various resistance to downy mildew were infected by *Plasmopara viticola*, fixed after 6, 24 and 48 h of incubation and coloured with optical brighteners or fuchsin acid solution. The different stages of infection were investigated qualitatively and quantitatively.

Zoospores of *P. viticola* settled at the stomata of leaves of resistant and susceptible cultivars. The first phenomenon of resistance occurs when the germination tube tries to enter the substomatal hole. In clones of *Vitis riparia* and *V. rupestris* germination tubes of the pathogen were frequently hindered to enter the substomatal hole. In *V. riparia* and the resistant variety Fr 946-60 *P. viticola* was often already stopped before forming a primary haustorium. In the resistant varieties Fr 946-60, Fr 993-60, Castor and SV 5-276 the pathogen was stopped in many cases after the formation of the first haustorium. At this time degeneration of the parasitized host-cells could often be observed. In the resistant variety Pollux cell degenerations mostly occur after the formation of the secondary haustorium.

K e y w o r d s : *Plasmopara viticola*, infectivity, host-parasite interaction, fungus resistant grapevine cultivars.

Einleitung

Durch die Anstrengungen von nunmehr bald 100 Jahren Resistenzzüchtung gegen *Plasmopara viticola* stehen uns heute eine ganze Reihe unterschiedlich resistenter Rebsorten zur Verfügung. Licht- und rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen zeigen, daß die Resistenz dieser Sorten ihre Besiedlung durch den Erreger beeinflusst (DENZER 1991). In der vorliegenden Arbeit soll dargestellt werden, in welchen Stadien der Wirtsbesiedlung die Resistenz verschiedener Rebsorten bzw. Arten von Vitaceen zur Wirkung kommt. Die Besiedlung von Reorganen durch *P. viticola* beginnt mit der Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen. Etwa sechs Stunden nach der Inokulation von Rebblättern mit angekeimten Sporangienlösungen ist bei einer Inkubationstemperatur von 21°C die Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen der Reben abgeschlossen. Danach kann untersucht werden, wieviele Spaltöffnungen pro m² Blattfläche befallen

werden und wieviele Zoosporen sich pro befallener Spaltöffnung und je m² Blattfläche enzystieren. Die enzystierten Zoosporen bilden Keimschläuche und diese dringen in die Atemhöhlen der Reben ein, um sich dort zu etablieren. Ob die Besiedlung der Atemhöhlen gelingt, kann nach 24 h Inkubation beobachtet werden. Um sich mit Nährstoffen zu versorgen, muß der Pilz Haustorien in Wirtszellen bilden können. Nach 48 h Inkubation kann ausgewertet werden, ob es dem Erreger gelang Haustorien zu bilden.

Material und Methoden

R e b e n : Benutzt wurden einjährige Zweiaugenstecklinge folgender Rebsorten: Fr 946-60, Fr 993-60, Pollux, Castor, SV 5-276 (pilzresistente Neuzüchtungen); Müller-Thurgau, Silvaner (anfällige Sorten) und verschiedene Klone einiger Vitaceen-Arten. Die Kultur der Pflanzen er-

Korrespondenz an: Dr. H. DENZER, Offenburger Straße 33, D-79108 Freiburg, Germany.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung des Forschungsrings des Deutschen Weinbaus durchgeführt.

folgte in 5 l Haushaltseimern. Infiziert wurden stets 4 Wochen alte Rebblätter, 10. bis 12. Blatt apikal.

Pilzmaterial: In allen Versuchen diente eine Population von *P. viticola* als Inokulum. Sie wurde zu Beginn des Jahres aus dem Versuchsfeld des Staatlichen Weinbauinstituts Freiburg, Gewann Schlierbergsteige, isoliert. Während der Vegetationsperiode wurde der Pilz an Topfpflanzen der Sorte Müller-Thurgau vermehrt und konserviert.

Methodik der Blattscheibenversuche: Aus Blättern wurden mit einem Edelstahlkorkbohrer Blattscheiben von 10 mm Durchmesser ausgestanzt. Die Blattscheiben wurden mit der Oberseite nach unten in wassergefüllten Petrischalen ausgelegt. Jede Blattscheibe wurde bei Tag mit 6.500 Sporangien inokuliert. Die Inkubation der Blattscheiben erfolgte bei 21 °C und einem 14 h Tag mit 10 klx Quecksilberhochdrucklampen im Klimaschrank.

Lichtmikroskopische Untersuchungen: Die Blattscheiben wurden in 75 %igem Ethanol fixiert und bis zur weiteren Aufarbeitung im Kühlschrank bei 4 °C aufbewahrt. Die Aufarbeitung der Blattscheiben erfolgte unmittelbar vor ihrer Auswertung. Die Blattscheiben der Versuche zur Wirtsbesiedlung wurden nach LANGCAKE und LOWELL (1980) bei 60 °C im Temperaturschrank in einer Lösung von 250 g Chloralhydrat auf 100 ml Wasser entfärbt.

Färbungen: Zur Färbung wurde aus den Blattscheiben der infizierte Bereich herausgeschnitten und 3 h in Säurefuchsinlösung sanft geschüttelt, (GALBIATI 1976). Nach der Färbung wurden die Blattscheiben in Chloralhydratlösung aufbewahrt. Für die Versuche zur Anlagerung der Zoosporen wurden die Blattscheiben mit optischen Aufhellern angefärbt, (ROHRINGER *et al.* 1977; COHEN *et al.* 1987; STAUB *et al.* 1987).

Statistik: In allen Versuchen wurde mit 8 Wiederholungen gearbeitet. Als Wiederholung galten je 3 Blattscheiben eines Rebblattes. Bei den Versuchen zur Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen wurden auf jeder Blattscheibe 250 Stomata ausgewertet. Bei den Versuchen zum Wachstum des Erregers im Blattinnern wurden jeweils 50 Infektionsstrukturen pro Blattscheibe betrachtet. Die statistische Auswertung der Ergebnisse erfolgte je nach Verteilung und Herkunft der Daten mit varianzanalytischen Verfahren, LSD- und SCHEFFÉ-Test, rangvarianzanalytischen Verfahren, FRIEDMAN- mit anschließendem WILCOXEN-WILCOX-Test oder nichtparametrischen Verfahren, KUSKAL-WALLIS-Test mit anschließendem NEMENY-Vergleich. Signifikante Unterschiede werden für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p \leq 0,05$ angegeben.

Ergebnisse

Zoosporenanlagerung: Sporangien von *P. viticola* keimen im Wasser mit Zoosporen. Diese suchen die Spaltöffnungen, lagern sich an und enzystieren. Nach ROYLE und THOMAS (1973) haben die Lichtverhältnisse

während der Inokulation einen Einfluß auf die Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen. So finden die Zoosporen am unbelichteten Rebblatt weniger Spaltöffnungen und lagern sich an diesen in größerer Zahl an. Dies konnte in eigenen Versuchen bestätigt werden (DENZER 1991). In den folgenden Untersuchungen sollte geprüft werden, ob die Sorte ebenfalls einen Einfluß auf die Anlagerung der Zoosporen hat (Abb. 1).

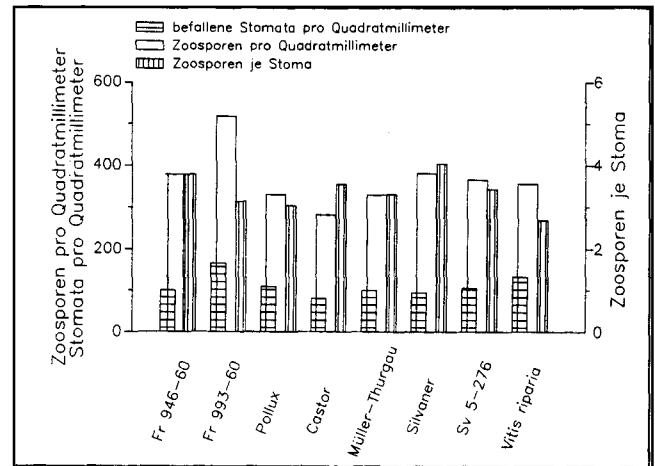


Abb. 1: Anlagerung der Zoosporen von *Plasmopara viticola* an die Spaltöffnungen unterschiedlich resistenter Vitaceen nach 6 h Inkubation.

Occurrence of *Plasmopara viticola* zoospores at the stomata of Vitaceae of different degree of resistance.

Bei Fr 993-60 und dem untersuchten Klon von *V. riparia* fanden sich die meisten befallenen Stomata. Diese beiden Varianten unterscheiden sich hierin signifikant von den anderen. Geringer sind die Unterschiede in der Anzahl der Zoosporen pro Stoma. Hier weicht Silvaner mit den meisten Zoosporen pro Stoma signifikant von den anderen Sorten ab. Bei der Anzahl der Zoosporen pro m² Blattfläche gleichen sich die gefundenen Unterschiede weitgehend aus. Nur Fr 993-60, mit den meisten Zoosporen pro m² Blattfläche, und Castor, mit den wenigsten, unterscheiden sich signifikant. Diese Abweichungen konnten nach Wiederholung des Versuches nicht bestätigt werden und korrespondieren auch nicht mit der Anfälligkeit der verschiedenen Versuchsglieder.

Stand der Wirtsbesiedlung nach 24 h Inkubation: Hat der von der Zoospore ausgehende Keimschlauch die Atemhöhle erreicht, verdickt er sich zum substomatären Vesikel. Das Plasma wird in die im Inneren des Blattes gebildeten Strukturen verlagert. Der Pilz findet im Blattinnern die für ihn notwendigen Bedingungen. Die gegen Austrocknung empfindliche Phase der Wirtsbesiedlung ist damit abgeschlossen. Die Spitze des Keimschlauches wird zur Primärhypse und wächst zu einer angrenzenden Schwammparenchymzelle hin. Erreicht sie die Zellwand, so lagert sie sich an diese an, penetriert die Zelle und bildet ein Haustorium.

Nach 24 h Inkubation wurde ausgewertet, welche Entwicklungsstadien der Pilz innerhalb und außerhalb der

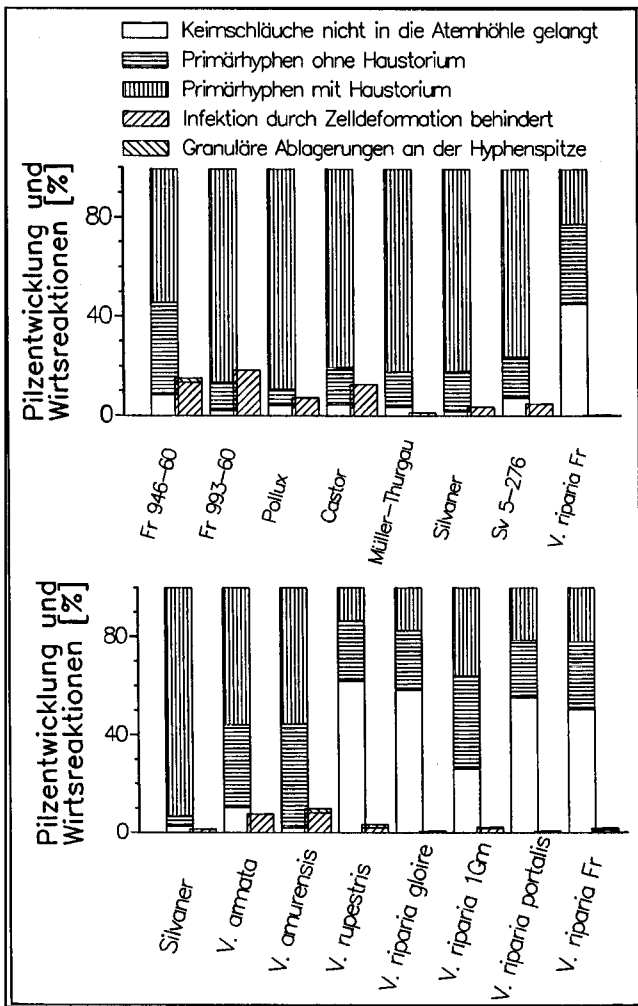


Abb. 2: Entwicklungsstadien von *Plasmopara viticola* auf Rebsorten und verschiedenen Vitaceen-Arten unterschiedlicher Resistenz sowie der beobachteten degenerativen Wirtsreaktionen nach 24 h Inkubation.

Developmental stages of *Plasmopara viticola* and degrading host reactions on grapevine cultivars and Vitaceae with different degrees of resistance observed after 24 h of incubation.

Rebblätter erreicht hatte (Abb. 2). Zu diesem Zeitpunkt ist es noch möglich, die Infektionsstrukturen von den Resten der enzystierten Zoosporen bis zu den Hyphenspitzen zu verfolgen.

Bei den anfälligen Sorten Müller-Thurgau und Silvaner waren nahezu alle Keimschläuche in der Atemhöhle angelangt. Sie hatten ein substomatäres Vesikel gebildet und waren zu über 80 % in Schwammparenchymzellen eingedrungen (Abb. 2, oben). Auf den meisten pilzresistenten Sorten fanden sich zu diesem Zeitpunkt dieselben Anteile der Entwicklungsstadien des Erregers. Unterschiedlich verhielten sich nur die Sorte Fr 946-60 und der *V. riparia* Klon. Bei Fr 946-60 waren zwar ebenfalls über 90 % der Keimschläuche in die Atemhöhle eingedrungen, etwa 35 % der Keimschläuche konnten aber innerhalb von 24 h kein Haustorium bilden. Bei *V. riparia* konnten 45 % der Keimschläuche nicht in die Atemhöhle eindringen und nur etwa 20 % der Keimschläuche konnten ein Haustorium bilden.

Degenerative Zellveränderungen als Hinweis auf hypersensitive Reaktionen traten innerhalb der ersten 24 h in sehr großer Streuung auf. Am häufigsten zeigten sie sich bei Fr 993-60, Fr 946-60 und Castor mit 12 % bis 20 %, am seltensten bei Müller-Thurgau und *V. riparia*. Bei Fr 946-60 konnten bei mehr als 1 % der ausgewerteten Pilzhyphen granuläre Ablagerungen an der Hyphenspitze beobachtet werden. Bei den anderen Sorten war solches nie oder in sehr geringer Frequenz zu sehen.

Bei dem in diesem Versuch benutzten Klon von *V. riparia* wurden sehr viele Keimschläuche daran gehindert, in die Atemhöhle einzudringen. Dies hatte sich zuvor schon bei einem Versuch mit älteren Topfpflanzen und einem anderen Klon von *V. riparia* gezeigt. Um dies für ein breiteres Artenspektrum und für verschiedene Klone von *V. riparia* zu überprüfen, wurde ein weiterer Versuch durchgeführt. Dabei zeigten sich innerhalb der *V. riparia* Klone Unterschiede in der Besiedelung durch *P. viticola* (Abb. 2, unten). Bei den Klonen Gloire, Portalis und dem als Fr bezeichneten Klon konnten 50–60 % der Keimschläuche nicht in die Atemhöhle eindringen. Bei dem Klon 1Gm waren es nur 26 %. Dieser Unterschied ist jedoch statistisch nicht zu sichern. Bei *V. rupestris* konnten über 60 % der Keimschläuche keine sichtbaren Strukturen in der Atemhöhle bilden. Bei *V. armata* konnten knapp 10 % der Keimschläuche nicht in die Atemhöhle eindringen und bei den untersuchten *V. vinifera* und *V. amurensis* war der Anteil der Keimschläuche, die nicht in die Atemhöhle eindringen konnten, verschwindend gering. Die meisten Primärhaustorien konnte der Erreger innerhalb von 24 h bei *V. vinifera* cv. Silvaner bilden. Bei *V. armata* und *V. amurensis* zeigte sich die Erregerentwicklung dagegen etwas gehemmt, wobei auch hier über 50 % der Keimschläuche bis zur Bildung eines Primärhaustorium gelangten. Der *V. riparia* Klon 1Gm nahm auch beim Anteil an Primärhaustorien eine Mittelstellung ein. Bei den anderen Klonen von *V. riparia* und der untersuchten *V. rupestris* konnte der Erreger innerhalb der 24 h Inkubation bei weniger als 25 % der Infektionsstrukturen ein Primärhaustorium bilden.

Stand der Wirtsbesiedelung nach 48 h Inkubation: Nach der Bildung des Primärhaustoriums kann sich der Pilz von der befallenen Pflanze ernähren. Die penetrierte Zelle versorgt ihn über das Haustorium mit den notwendigen Nährstoffen. Nun kommt es zu einer längeren Phase der Nährstoffaufnahme und des Wachstums der bisher angelegten Strukturen, substomatäres Vesikel und Primärhyphne, bevor eine Sekundärhyphne und ein Sekundärhaustorium gebildet werden.

Nach 48 h Inkubation konnten die im Blattinnern sichtbaren Pilzstrukturen nicht mehr auf die Keimschläuche oder auf zugehörige Zoosporenreste zurückverfolgt werden. Die Angaben über die im Blattinnern vorgefundenen Entwicklungsstufen des Erregers sind deshalb auf die Gesamtheit der im Blattinnern sichtbaren Pilzstrukturen bezogen. Bei den anfälligen Sorten Müller-Thurgau und Silvaner hatten zu diesem Zeitpunkt bereits zu über 60 % der Infektionsstrukturen ein zweites Haustorium gebildet (Abb. 3). Der

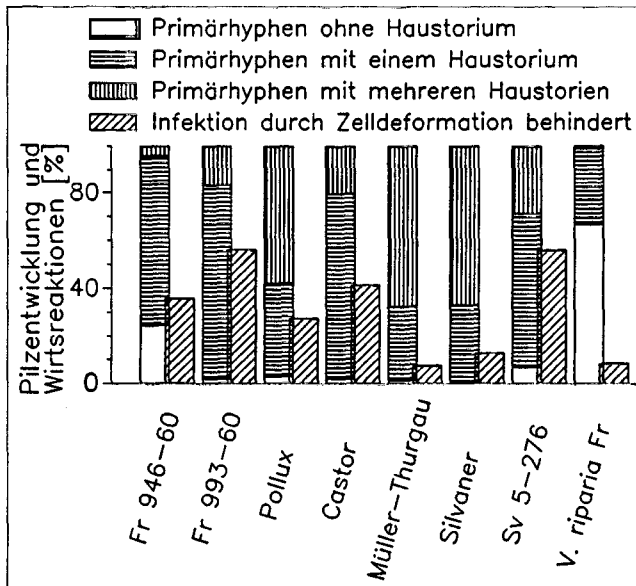


Abb. 3: Entwicklungsstadien von *Plasmopara viticola* bei Reben unterschiedlicher Resistenz sowie der beobachteten degenerativen Wirtsreaktionen nach 48 h Inkubation.

Developmental stages of *Plasmopara viticola* and degrading host reactions on grapevines with different degrees of resistance observed after 48 h of incubation.

Anteil an Infektionsstrukturen, die kein Haustorium bilden konnten, lag bei diesen Sorten unter 2 %. Bei den pilzresistenten Sorten war der Anteil der Infektionsstrukturen mit Sekundärhaustorium unterschiedlich. Die Sorte Pollux erlaubte mit zwei Haustorien bei 50 % der Infektionsstrukturen eine fast ebenso rasche Pilzentwicklung wie die anfälligen Sorten. Bei den Sorten Fr 993-60, Castor und SV 5-276 gelangten zwischen 16 % und 28 % der Hyphen zur Bildung eines Sekundärhaustoriums. Hier traten allerdings sehr große Unterschiede zwischen den Wiederholungen auf. Bei der Sorte Fr 946-60 und dem *V. riparia* Klon fanden sich kaum Hyphen mit mehr als einem Haustorium. Bei diesen beiden Sorten fanden sich auch die größten Anteile an Hyphen, die kein Haustorium bilden konnten. Bei Fr 946-60 waren es 25 und bei *V. riparia* 67 %. Bei Fr 946-60, Fr 993-60, Castor und SV 5-276 bildeten 64–81 % der Hyphen nur ein Haustorium. Bei den anderen Sorten waren dies 31–39%.

Bei Fr 946-60, Fr 993-60, Castor und SV 5-276 waren zwischen 36 und 56 % der Hyphen von degenerativen Zellveränderungen betroffen. Diese betrafen hauptsächlich Hyphen mit einem Haustorium. Signifikant geringer war der Anteil der Hyphen, die durch degenerative Zellveränderungen behindert wurden, bei den anfälligen Sorten Müller-Thurgau und Silvaner, sowie bei *V. riparia*.

Diskussion

Die Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen verschiedener Arten von Vitaceen war wiederholt Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. So konnten MÜLLER-THURGAU (1924) und ARENS (1929) beobachten, daß die

Zoosporen von *P. viticola* in der Lage sind, die Spaltöffnungen von Reben amerikanischer Abstammung zu finden. Sie führten jedoch keine Untersuchungen zum Umfang der Anlagerung durch. Da bekannt ist, daß sich die meisten Mechanismen der Resistenz gegen *P. viticola* nur quantitativ unterscheiden, erschien es wichtig, dies zu überprüfen. Diese Untersuchungen ergaben keine, der Sortenresistenz entsprechende, abzusichernde Unterschiede in der Anlagerung der Zoosporen an die Spaltöffnungen unterschiedlich anfälliger Rebsorten und -arten. Dies bestätigt die von ARENS (1929) getroffene Aussage. ESPINO und NESBITT (1982) beschrieben, daß die Keimschläuche von *P. viticola* bei *V. rotundifolia*-Hybriden die Spaltöffnungen nicht finden. Dies konnte an den von uns untersuchten Sorten nicht beobachtet werden.

Der beobachtete Verlauf der Wirtsbesiedlung bei anfälligen Sorten bestätigt die von ARENS (1929), LEPIK (1931), PIOTH (1957), FARINA *et al.* (1976), GALBIATI (1976), LANGCAKE und LOWELL (1980) und anderen veröffentlichten Ergebnisse. Bei den licht- und rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden auf resistenten Wirtspflanzen Hemmungen der Besiedlung in verschiedenen Stadien sichtbar. Bei manchen Klonen der Arten *V. riparia* und *V. upestris* wurde ein großer Teil der Keimschläuche daran gehindert, in die Atemhöhle einzudringen. Dies wurde auch schon von BARRA (1934, nach PIOTH 1957) beschrieben. Er machte dafür eine im Inneren der Spaltöffnung befindliche Kutikulaleiste verantwortlich. Diese hindert den Keimsack des Pilzes, in die Atemhöhle einzudringen. Bei rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen an *V. riparia* und Silvaner konnte eine solche Leiste beobachtet werden. Diese ist bei *V. riparia* stärker ausgebildet als bei Silvaner. Es muß jedoch bezweifelt werden, ob diese Leiste ausreichend ist, um das Eindringen des Pilzes zu verhindern. Bei geöffneten Stomata ist die Atemhöhle nicht vollständig durch die Leiste verschlossen. Von Bedeutung kann diese Leiste nur sein, wenn sie beim Angriff des Parasiten geschlossen ist. Die Zoosporen können jedoch nur geöffnete Spaltöffnungen finden. Die weiteren rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen zeigten jedoch, daß an den Spaltöffnungen, von denen nach den lichtmikroskopischen Untersuchungen angenommen wurde, der Pilz wäre nicht in die Atemhöhle eingedrungen, stark degenerierte Pilzstrukturen in der Atemhöhle zu erkennen waren. Dadurch wird fraglich, ob die Keimschläuche durch eine physikalische Barriere behindert werden.

Ist der Pilz in die Atemhöhle einer resistenten Art oder Sorte eingedrungen, kann er daran gehindert werden, ein erstes Haustorium zu bilden. Dies ist am häufigsten bei der Sorte Fr 946-60 und bei *V. riparia* zu beobachten. ARENS (1929) beschrieb dasselbe für *V. riparia*. Nach den mikroskopischen Untersuchungen kann sich dies auf unterschiedliche Weise darstellen. Die Primärhyphen des Pilzes kommen teilweise nicht mit den die Atemhöhle begrenzenden Zellwänden in Kontakt. Oft sind diese Hyphen in abnormer Weise verzweigt. Meist aber kommt der Pilz in Kontakt mit der angrenzenden Zelle. Es gelingt ihm jedoch nicht, ein Haustorium in diese abzusenken. Teilweise versuchen Hyphen mehrmals ein Primärhaustorium zu bilden

und erschöpfen sich. Dabei kann sich die Hyphe verzweigen. Die Bildung des Primärhaustoriums scheidet oft an unvollständigem Kontakt zur Wirtszelle, so daß sich die Hyphe wieder von der Zellwand ablöst. Um die Zellwand mit einem Haustorium penetrieren zu können, muß die Hyphe eines Pilzes sich sehr stabil auf ihr verankern, (BRACKER und LITTLEFIELD 1973). Bei der Sorte Fr 946-60 konnten oft granuläre Ablagerungen im Kontaktbereich zwischen Pilz und Zelle gesehen werden. Näheren Aufschluß über die Ursache dieser Ablagerungen konnten leider auch die Rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen nicht erbringen.

Bei allen pilzresistenten Sorten finden sich nach 48 h Inkubation sehr viele Infektionsstrukturen, die nicht mehr als ein Haustorium bilden konnten. Diese Hyphen wurden häufig durch degenerative Zellveränderungen behindert. Oft wird der Pilz dadurch abgetötet. Dies ist dann meist mit dem Absterben der befallenen Zelle verbunden. Teilweise gelingt es dem Pilz auch zwei oder mehr Haustorien zu bilden, bevor die Pflanze in der Lage ist, ihn abzutöten. Dann sind meist größere Gewebereiche nekrotisiert.

Bei allen untersuchten Sorten und Arten sind die oben beschriebenen Reaktionen anzutreffen. Unterschiede bestehen jedoch in der Häufigkeit, mit der der Pilz die unterschiedlichen Entwicklungsstadien erreichen kann. Bei der Sorte Fr 946-60 fand sich häufiger eine frühe Pathogenabwehr als bei den übrigen untersuchten pilzresistenten Sorten. Bei der Sorte Pollux gelangten sehr viele Hyphen zur Bildung von mehreren Haustorien. Diese beiden Sorten unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Neigung zur Nekrosenbildung ebenfalls sehr stark. Bei Fr 946-60 kommt es nur zur Bildung von winzigen Nekrosen, während Pollux meist mit flächigen Nekrosen reagiert.

Literatur

- ARENS, K.; 1929: Physiologische Untersuchungen an *Plasmopara viticola* unter besonderer Berücksichtigung der Infektionsbedingungen. Jahrb. Wiss. Bot. **70**, 93-157
- BRACKER, C. E.; LITTLEFIELD, L. J.; 1973: III. Structural concepts of host-pathogen interfaces. In: BYRDE, R. J. W.; CUTTING, C. V. (Eds.): Fungal Pathogenicity and the Plant's Response, 159-318. Academic Press, London.
- COHEN, Y.; PE'ER, S.; BALASS, O.; COFFEY, M. D.; 1987: A fluorescent technique for studying growth of *Peronospora tabacina* on leaf surfaces. Phytopathology **77**, 201-204.
- DENZER, H.; 1991: Resistenz von Rebsorten gegen *Plasmopara viticola*. Diss. Univ. Gießen.
- ESPINO, R. R.; NESBITT, W. B.; 1982: Infection and development of *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. on resistant and susceptible grapevines (*Vitis* sp.). Pilipp. J. Crop. Sci. **7**, 114-116.
- FARINA, G.; BARBIERI, N.; BASSI, M.; BETTO, E.; 1976: *Plasmopara viticola* in leaves of *Vitis vinifera*. An electron microscopic study. Riv. Patol. Veget. **12**, 43-51.
- GALBIATI, C.; 1976: Lo sviluppo del micelio di *Plasmopara viticola* osservato al microscopio ottico in tessuti non sezionati di *Vitis vinifera*. Riv. Patol. Veget. **12**, 34-42.
- ISTVANNFI, G. DE; PALINKAS, G.; 1913: Etudes sur le mildiou de la vigne. Ann. Inst. Centr. Ampélogr. Roy. Hongr. **4**, 1-125.
- LANGCAKE, P.; LOWELL, P. A.; 1980: Light and electron microscopical studies of the infection of *Vitis* spp. by *Plasmopara viticola*, the downy mildew pathogen. Vitis **19**, 321-337.
- LEPIK, E.; 1931: Anatomische Untersuchungen über die von *Plasmopara viticola* erzeugten Subinfektionen. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch. **41**, 228-240.
- MÜLLER-THURGAU, H.; 1924: Das Verhalten der Reben amerikanischen Ursprungs gegenüber *Peronospora*. Landwirtsch. Jahrb. Schweiz, **38**, 608-613.
- PIOTH, L. C.; 1957: Untersuchungen über anatomische und physiologische Eigenschaften resistenter und anfälliger Reben in Beziehung zur Entwicklung von *Plasmopara viticola*. Z. Pflanzenzücht. **37**, 127-158.
- ROHRINGER, R.; KIM, W. K.; SAMBORSKI, D. J.; HOWES, N. K.; 1977: Calcofluor: An optical brightener for fluorescence microscopy of fungal plant parasites in leaves. Phytopathology **67**, 808-810.
- ROYLE, D. J.; THOMAS, G. G.; 1973: Factors affecting zoospore responses toward stomata in hop downy mildew (*Pseudoperonospora humuli*) including comparisons with grapevine mildew (*Plasmopara viticola*). Physiol. Plant Pathol. **3**, 405-417.
- STAUB, T.; DAHMEN, H.; SCHWINN, F. J.; 1987: Effects of Ridomil on the development of *Plasmopara viticola* and *Phytophthora infestans* on their host plants. Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch. **87**, 83-91.

Eingegangen am 22. August 1994