

Interaktionen von Pilzen und Bakterien mit pflanzlichen Oberflächen

Ulrich Hildebrandt

Zusammenfassung

Neben ihrer zentralen Funktion bei der Einschränkung des Wasserverlustes über die Oberfläche der Pflanze bietet die pflanzliche Kutikula, die als besonders wichtige Bestandteile Wachse enthält, als Barriere Schutz vor UV-Strahlung, mechanischen Verletzungen, aber auch vor pathogenen Organismen. Sie fungiert als primäre Kontaktstelle für Interaktionen mit verschiedenen Organismen und ist daher von großer ökologischer Bedeutung.

Der Echte Mehltau bei Getreide und anderen Gräsern ist eine der ökonomisch bedeutendsten Pflanzenkrankheiten. Hervorgerufen durch den Pilz *Blumeria graminis*, kann diese zu hohen Ertragseinbußen führen. Die Sporenkeimung und die Ausbildung von Infektionsstrukturen werden bei diesem Pathogen spezifisch durch langkettige Wachbestandteile der Wirtskutikula induziert. Fehlen diese Verbindungen, so resultiert dieses in einer wesentlichen Reduktion des Mehлтаubefalls. Dieser Zusammenhang eröffnet möglicherweise Perspektiven zur Etablierung einer nachhaltigen Resistenz gegenüber dem Getreidemehltau.

Auf Blattoberflächen leben auch vielfältige Gemeinschaften von Bakterien. Die Zusammensetzung dieser Gemeinschaften hängt u. a. von der Chemie der kutikulären Wachse ab. Das konnte anhand von Mutanten der Acker-Schmalwand (*Arabidopsis thaliana*) gezeigt werden, die sich hinsichtlich der Zusammensetzung ihrer kutikulären Wachse voneinander unterscheiden. Offen bleibt derzeit allerdings, wie sich Veränderungen in der Zusammensetzung kutikulärer bakterieller Gemeinschaften auf die Pflanze selbst auswirken.

Summary

Interactions of fungi and bacteria with plant surfaces

Besides its central role as a barrier preventing uncontrolled water loss from leaves and other primary organs of higher plants, the wax containing plant cuticle protects against UV radiation, mechanical damage and pathogenic organisms. It serves as initial site of interaction with a variety of organisms and therefore plays an important ecological role.

The powdery mildew disease of grasses and cereals, caused by the economically highly relevant phytopathogenic fungus *Blumeria graminis*, can result in significant yield losses. Germination of *B. graminis* spores and formation of infection structures are induced by very-long-chain host cuticular wax constituents. Deficiency of these compounds results in a significant decrease of fungal infestation. This may open avenues leading to the establishment of a more sustainable host resistance against the powdery mildew disease.

Leaf surfaces are known to inhabit diverse bacterial communities. Applying thale cress (*Arabidopsis thaliana*) wax mutants showed that besides other factors the composition of bacterial leaf surface communities depends on the chemical composition of plant cuticular waxes. However, it remains to be elucidated whether modified bacterial leaf surface communities could affect the host plant itself.

✉ Dr. Ulrich Hildebrandt, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Lehrstuhl für Botanik II – Ökophysiologie und Vegetationsökologie, Julius-von-Sachs-Platz 3, 97082 Würzburg; ulrich.hildebrandt@botanik.uni-wuerzburg.de

Einführung

In dem folgenden Beitrag werde ich anhand von zwei Beispielen erläutern, wie sich die chemische Zusammensetzung der Pflanzenoberfläche, der Kutikula, auf die Interaktion mit Pilzen und mit Bakterien auswirkt.

Blumeria graminis:

Vorkommen und Lebenszyklus

Das erste Beispiel, das uns seit Jahren beschäftigt, ist *Blumeria graminis*, der Erreger des Echten Mehltaus bei Getreide und Gräsern. Der Pilz zählt zu den landwirtschaftlich wichtigsten Schadpilzen, ist also von großer wirtschaftlicher Bedeutung. Das typische Ausprägungsbild des Pilzes sind weiße Pusteln auf der Pflanzenoberfläche, die Pflanze sieht wie mit Mehl bestäubt aus (Abb. 1a). Der Organismus tritt in unterschiedlichen Ausprägungsformen aus, den *formae speciales*, bei denen eine Spezialisierung auf bestimmte Wirte vorliegt. So kann z. B. *B. graminis* f. sp. *hordei* ausschließlich Gerste (*Hordeum vulgare*) infizieren, f. sp. *tritici* ausschließlich Weizen (*Triticum spec.*), f. sp. *avenae* ausschließlich Hafer (*Avena spec.*) und f. sp. *lolii* Weidelgras (*Lolium spec.*). Kreuzinfektionen sind unter bestimmten Bedingungen möglich, kommen aber sehr selten vor.

B. graminis ist ein obligat biotropher Organismus, d. h., er benötigt für seine Existenz immer einen lebenden Wirt. Er vermehrt sich dabei hauptsächlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung. Die weißen Flecken auf der Blattoberfläche sind dabei Konidienketten (Exosporenketten), die massenhaft Konidiosporen freisetzen (Abb. 1b). Diese werden über den Wind verbreitet und können auskeimen, wenn sie wieder auf eine Pflanzenoberfläche treffen (Abb. 1c). Über eine Infektionsstruktur, das sog. Appressorium (Abb. 1d), ist der Pilz in der Lage, über eine Infektionshyphe die Kutikula und die pflanzliche Zellwand zu durchbrechen und ein Haustorium (Saugorgan zur Nährstoffaufnahme) zu etablieren, mit dem er in die Wirtspflanzenzelle eindringt (Abb. 1e). Über diese Nährstoffaufnahme aus dem Wirt ist der Pilz in der Lage, weiter zu wachsen und sich auf dem Blatt zu verbreiten. Er bildet dort eine Kolonie aus, bildet weitere Haustorien in benachbarte Epidermiszellen und wächst am Ende zu einer pustelartigen Kolonie heran.

Gegen Ende der Vegetationsperiode, wenn der ungeschlechtliche Fortpflanzungszyklus mehrfach durchlaufen worden ist, kommt es beim Aufeinandertreffen geeigneter Partner zur Ausbildung von Fruchtkörpern, den sog. Chasmothecien (vormals: Kleistothecien; geschlechtliche Vermehrung, Abb. 2a). Sie enthalten kleine säckchenartige Strukturen (Asci, Abb. 2b), in denen die Meiosporen (Ascosporen) ausgebildet werden. Nach einer Regenperiode und bei geeigneter Temperatur platzen die kleinen (bis etwa 0,5 mm Durchmesser), schwarzbraunen Fruchtkörper auf, die Asci werden exponiert und die Ascosporen herausgeschleudert. Wenn diese auf eine neue Wirtspflanze gelangen, können sie dort auskeimen und ein Appressorium bilden (Abb. 2c).

Der erste Kontakt, d. h. die Keimung bzw. die Ausdifferenzierung der Infektionsstrukturen der pathogenen Asco- bzw. Konidiosporen, findet unmittelbar auf der pflanzlichen Kutikula statt. Wir finden bei Konidiosporen nach gut einer halben Stunde die Ausprägung eines kleinen, primären Keimschlauchs (Abb. 1d). Dieser ist in der Lage, die Kutikula zu durchbrechen und in die pflanzliche Zellwand vorzudringen. Vermutlich dient dieser Keimschlauch dem Pilz zur Aufnahme von Wasser und ggf. Nährstoffen aus dem Apoplasten der Pflanze (Edwards 2002). Nach etwa zwei Stunden bildet die Konidiospore einen sekundären Keimschlauch aus, der nach einiger Zeit anschwillt und ein Septum und einen kleinen Haken bildet (Abb. 1d). Damit ist im Prinzip das Appressorium fertig, welches es dem Pilz überhaupt erst ermöglicht, in die Pflanze einzudringen. Die Bildung der Appressorien ist i. d. R. bereits nach 8–12 Stunden abgeschlossen.

Aufbau und Zusammensetzung der pflanzlichen Kutikula

Die Kutikula ist der Epidermiszellwand aufgelagert (Abb. 3). Sie besteht aus einer polymeren Kutinmatrix, einem Netzwerk, in das intrakutikuläre Wachse eingelagert sind. Dieser Schicht liegen zusätzlich die epikutikulären Wachse auf, die bei einigen Pflanzen kristalloide Strukturen auf der Oberfläche ausbilden können (Riederer & Müller 2006).

Chemisch ist das Kutin im Wesentlichen ein Polyester aus hydroxylierten C₁₆- und C₁₈-Fettsäuren, Glycerin und Dicarboxylsäuren.

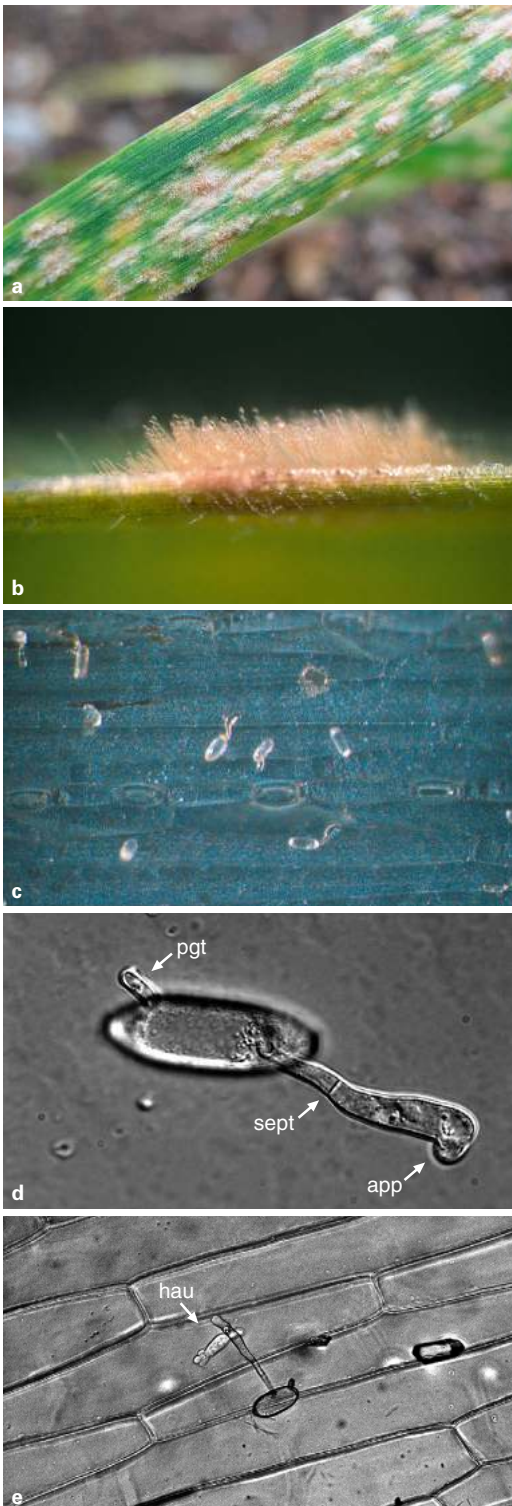


Abb. 2. Entwicklung von Ascosporen von *Blumeria graminis*: **a**, Chasmothecien, teilweise aufgeplatzt, **b**, Ascus mit Meiosporen (Ascosporen), **c**, Ascospore mit Keimschlauch (sept) und Appressorium (app.). – Fotos: a,b, Ulrich Hildebrandt; c, Mo Zhu.



Abb. 1. *Blumeria graminis* (Echter Mehltau): **a**, mit Mehltau befallenes Weizenblatt, **b**, Mehltau-Kolonie mit Konidiosporenketten, **c**, gekeimte und differenzierte Konidiosporen auf einem Wirtsblatt, **d**, vollständig differenzierte Konidiospore mit primärem Keimschlauch (pgt), Septum im sekundären Keimschlauch (sept) und Appressorium (app), **e**, Konidiospore mit jungem Haustorium (hau). – Fotos: Ulrich Hildebrandt.

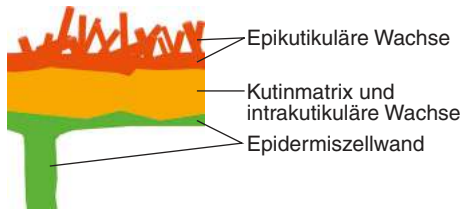


Abb. 3. Aufbau der pflanzlichen Kutikula.

Dagegen ist das kutikuläre Wachs eine sehr komplexe Mischung aliphatischer und/oder zyklischer Verbindungen unterschiedlicher Substanzklassen, z. B. Fettsäuren, Aldehyde, primäre und sekundäre Alkohole, Alkane, Alkene, Ketone und β -Diketone, Alkyl- und aromatische Ester, Triterpenoide und Alkaloide etc., die in unterschiedlichen Kettenlängen bzw. mit unterschiedlichen Resten vorliegen. Auf diese komplexe chemische Zusammensetzung treffen nun also die Konidiosporen.

Die in Chloroform löslichen Blattwachse der Gerste (*Hordeum vulgare*) werden von *n*-Hexacosanol dominiert, einem C_{26} -Alkohol, der etwa 70 % der gesamten Blattwachse ausmacht, während bei Weizen (*Triticum aestivum*) *n*-Octacosanol dominiert, ein C_{28} -Alkohol (Hansjakob et al. 2010; Abb. 4).

Einfluss der Kutikulazusammensetzung auf Keimung und Differenzierung von *Blumeria graminis*

Erste einfache Experimente zeigten, dass die Konidiosporen ihre Infektionsstrukturen (Appressorien) auf einer hydrophilen Glasoberfläche nur zu weniger als 2 % ausbilden, auf einer hydrophoben Plastikfolie zu weniger als 10 %, aber auf einem hydrophoben Gerstenblatt zu etwa 95 % (Zabka et al. 2008). Das heißt, nicht nur die Hydrophobizität einer Oberfläche, sondern auch ihre Chemie spielt offenbar eine Rolle.

Um zu untersuchen, wie sich einzelne Wachskomponenten auf die Keimung der Konidiosporen auswirken, mussten wir zunächst *in-vitro*-Systeme entwickeln, mit denen wir gezielt einzelne Komponenten der komplexen Wachsmischungen untersuchen können (Hansjakob et al. 2010). Wir haben dazu eine Methode zur Beschichtung von Glasobjektträgern ent-

wickelt, die auf einem Kunstharz (0,5 % [w/v] Formvar®, einem Polyvinylformal) gelöst in Chloroform beruht, zu welchem spezifisch die einzelnen Wachskomponenten hinzugegeben werden können. Auf eine solche Oberfläche werden nach einer gewissen Trocknungszeit die Konidiosporen aufgebracht. Dazu werden sie von einem mehltauinfizierten Blatt über Druckluft in ein geschlossenes Gefäß mit den beschichteten Objektträgern gepustet. Die Inkubation erfolgt über 16 Stunden bei 20 °C und annähernd 100 % relativer Luftfeuchtigkeit. Dabei darf sich kein freies Wasser z. B. in Form kleiner Tropfen auf der Oberfläche befinden, da die Konidiosporen von *Blumeria* schon sehr bald nach Kontakt mit freiem Wasser auf der Oberfläche platzen würden. Mit dieser Methode haben wir ein Screening der Wachskomponenten von Gerstenblättern durchgeführt und so die Induktion von Keimung und Differenzierung von *B.-graminis*-Konidiosporen in Abhängigkeit einzelner Wachskomponenten *in vitro* getestet.

Für Alkane, Fettsäuren und Alkylester unterschiedlicher Kettenlänge konnten wir keine Induktion beobachten, bei den primären Alkoholen nur bei einer sehr hohen Konzentration von Hexacosanol, der Hauptkomponente des Blattwachses der Gerste (vgl. Abb. 4a). Für die Aldehyde mit Kettenlängen von 22, 24, 26, 28 und 30 C-Atomen konnten wir jedoch konzentrations- und kettenlängenabhängig die Induktion von Keimung und Differenzierung der Konidiosporen erzielen (Hansjakob et al. 2010). Abbildung 5 zeigt beispielhaft die Ergebnisse für eine Aldehydkonzentration in der Tauchlösung von 7×10^{-7} mol/L für den Gersten- und den Weizenmehltau. In beiden Fällen werden die höchsten Raten induzierter Sporen bei Kettenlängen von 26 und 28 C-Atomen erzielt.

Im Gerstenwachs ist der häufigste Aldehyd *n*-Hexacosanal (C_{26}), im Weizenwachs *n*-Octacosanal (C_{28}). In Relation zu *n*-Hexacosanal zeigen die Konidiosporen des Weizenmehltaus im Vergleich zum Gerstenmehltau eine leicht verstärkte Reaktion auf *n*-Octacosanal (Abb. 5). Hierbei könnte es sich um eine Anpassung des Weizenmehltaus an die Zusammensetzung des Weizenwachses handeln (Hansjakob et al. 2010).

Erst kürzlich konnten wir zeigen, dass auch die Differenzierung der Ascosporen, d. h. der sexuell gebildeten Sporen, von *B. graminis* f. sp.

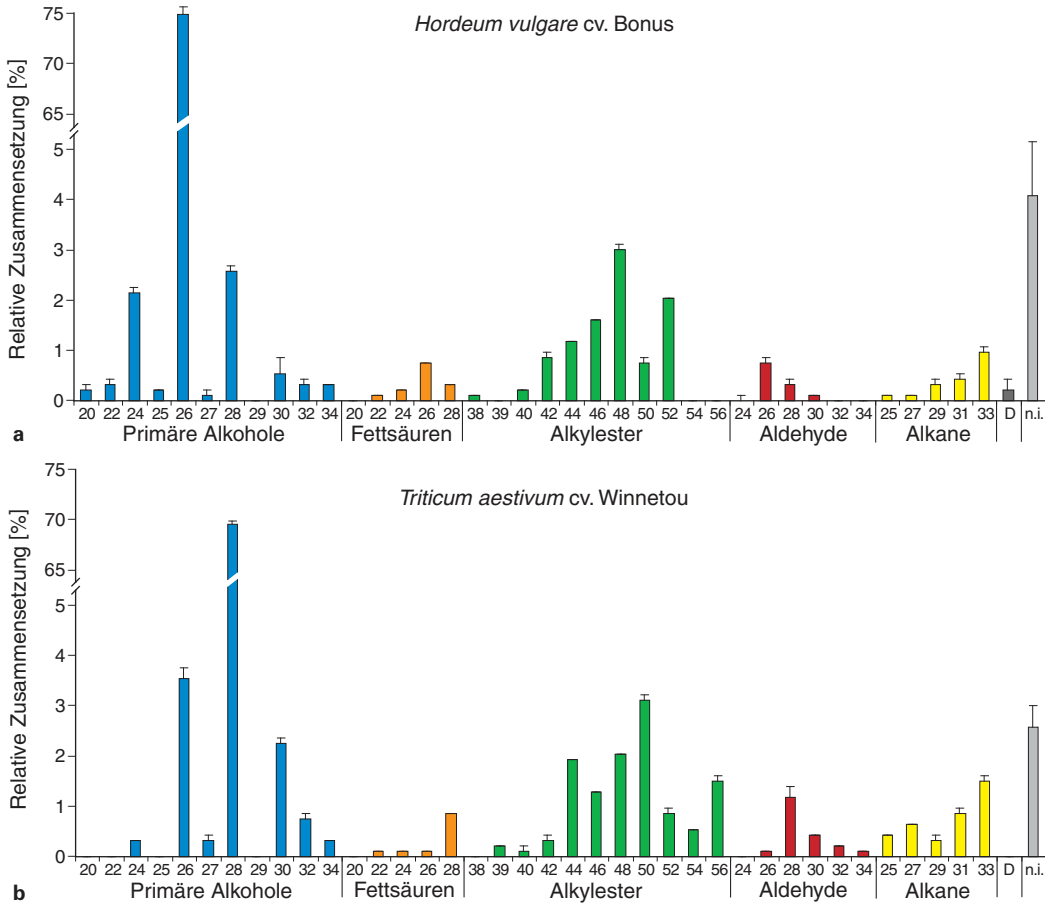


Abb. 4. Zusammensetzung des Blattwachses (relative Anteile; $n = 5$) **a**, der Gerste (*Hordeum vulgare* cv. Bonus) und **b**, des Weizens (*Triticum aestivum* cv. Winnetou). Nummern: Kettenlänge, D: *n*-Hexacosan-1,3-diol, n.i.: nicht identifizierte Komponenten. – Nach Daten aus Hansjakob et al. (2010).

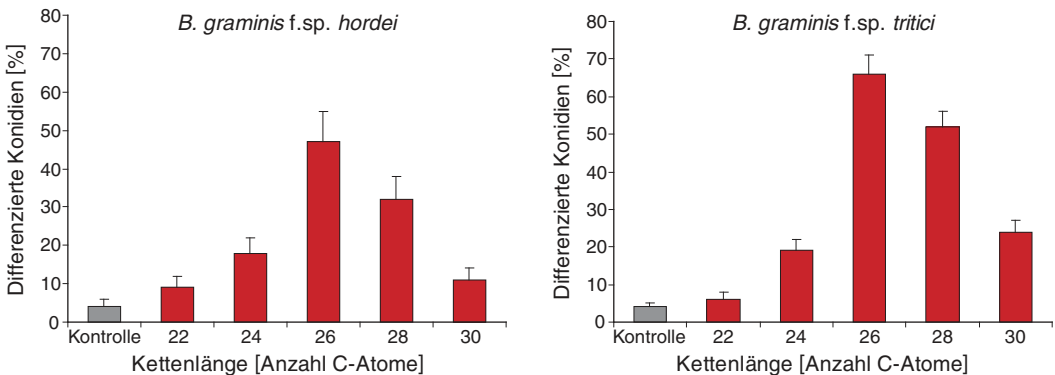


Abb. 5. Differenzierte Konidiosporen (relativer Anteil) von *Blumeria graminis* f.sp. *hordei* und f.sp. *tritici* auf Objektträgern mit Aldehyden verschiedener Kettenlänge (Aldehydkonzentration: 7×10^{-7} mol/L); $n = 5$. – Nach Daten aus Hansjakob et al. (2010).

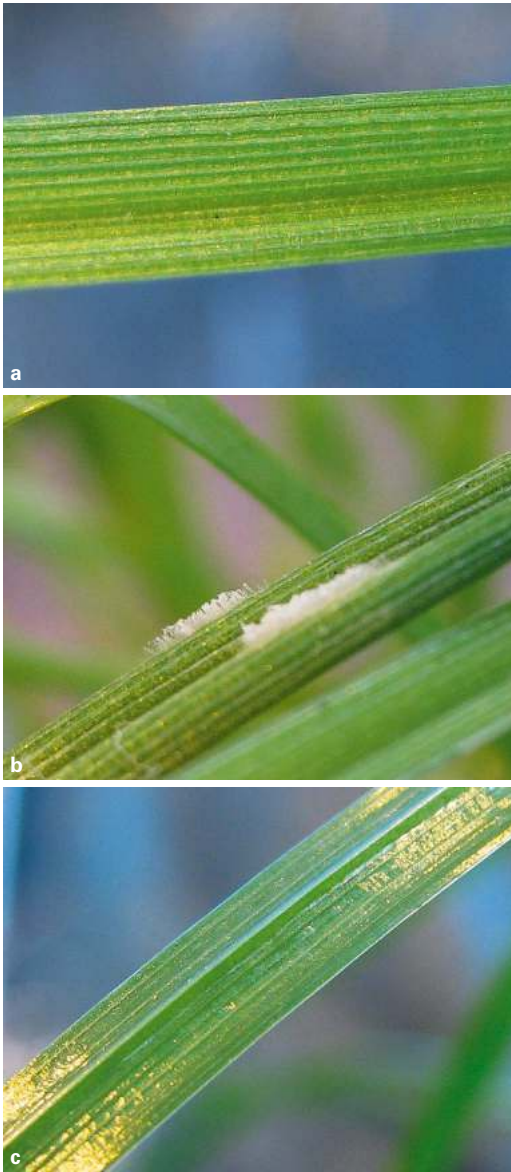


Abb. 6. Blattoberflächen des Deutschen Weidelgrases (*Lolium perenne*): **a**, adaxiale Blattoberfläche (Blattoberseite), **b**, Blattoberseite mit Mehltauinfektion, **c**, glänzende abaxiale Blattoberfläche (Blattunterseite). – Fotos: Ulrich Hildebrandt.

tritici durch langkettige Aldehyde induziert wird, in diesem Fall vor allem durch den C_{28} -Aldehyd *n*-Octacosanal.

Resistenz durch fehlendes Aldehydsignal?

Das bedeutet, dass sowohl die asexuell als auch die sexuell gebildeten Sporen auf das Aldehydsignal reagieren. Im Umkehrschluss sollte demnach eine Wirtsoberfläche ohne Aldehyde im Wachs zu einer erheblich reduzierten Differenzierung von Sporen führen – und daraus resultierend auch zu einer deutlichen Verringerung der Infektionsstärke. Dieses Prinzip der Resistenz gibt es tatsächlich in der Natur: beim Deutschen Weidelgras (*Lolium perenne*).

L. perenne ist ein weit verbreitetes Futtergras und u. a. ein Bestandteil von Rasenmischungen wie z. B. von Fußballrasen. *L. perenne* hat zwei sehr unterschiedliche Blattoberflächen. Die adaxiale Oberfläche, d. h. die Blattoberseite, ist relativ hydrophob, mit Wachskristallen belegt (Abb. 6a) und enthält den C_{26} -Aldehyd *n*-Hexacosanal. Bringen wir auf diese Oberfläche Konidiosporen des Gerstenmehltaus auf, zeigt dieser eine normale Entwicklung, d. h., mehr als 80 % der Sporen bilden ein Appressorium und wären bereit, die Blattoberfläche zu penetrieren und die Pflanze zu infizieren (Abb. 6b). Die abaxiale Oberfläche (Blattunterseite) ist relativ hydrophil, glatt und glänzend (Abb. 6c). Sie enthält kein C_{26} -Aldehyd und tatsächlich zeigen auf ihr weniger als 15 % der aufgetragenen Konidiosporen eine Differenzierung und damit einhergehend auch eine erheblich geringere Infektionsstärke (Carver et al. 1990, Ringelmann et al. 2009).

In der Natur dreht sich das Blatt von *L. perenne* nun dergestalt, dass die Blattunterseite nach oben exponiert ist. Daher glänzt dieses Gras so schön, wenn es von der Sonne beschienen wird. Das bedeutet, dass die Pflanze ihre geschützte Unterseite nach oben bewegt und dadurch die ungeschützte Blattoberseite nach unten zeigt, wo sie den Sporen weniger stark ausgesetzt ist. Dadurch schafft es *L. perenne*, 50 % seiner Blattfläche effektiv vor einem Befall durch *B. graminis* zu schützen. Warum es nur 50 % sind, könnte damit zusammenhängen, dass gerade auf der ungeschützten Blattoberseite, die jetzt nach unten zeigt, auch die Stomata der Pflanze lokalisiert sind. Die Wachskristalle auf der Oberfläche dieser Seite des Blattes erlauben eine effiziente Selbstreinigung der Oberfläche (Stosch et al. 2007), was ein Verstopfen der Stomata durch z. B. Pollen oder Staubpartikel verhindert.

Solche Wachskristalle, die für eine gesteigerte Hydrophobizität der Blattoberfläche sorgen, finden sich hingegen nicht auf der geschützten Unterseite des Blattes.

Ließe sich dieses Resistenzprinzip auf unsere Getreide, z. B. auf die Gerste, übertragen? Dazu gibt es durchaus interessante Ergebnisse mit der aldehydefizienten *glossy11*-Mutante bei Mais (Hansjakob et al. 2011) und einer Mutante der Gerste, die im Labor von U. Schaffrath in Aachen charakterisiert worden ist. Letzterer fehlt die 3-Ketoacyl-CoA-Synthase, ein Enzym, das bei der Wachsbiosynthese für die Kettenverlängerung zuständig ist. Diese Gerstenmutante weist insgesamt eine geringere Wachsmenge sowie eine deutlich reduzierte Menge an C₂₆-Aldehyd auf. Tatsächlich ist auf Blättern dieser Mutante im Vergleich zum Wildtyp

- die Zahl der Konidiosporen, die nicht keimen können, deutlich erhöht,
- die Zahl der gebildeten Appressorien deutlich reduziert und
- die von *B. graminis* befallene Blattfläche deutlich geringer (Weidenbach et al. 2014).

Da wir wissen, dass dieses Aldehydsignal nicht nur bei *B. graminis*, sondern auch bei dem Mehltaupilz *Erysiphe cruciferarum* wirkt, der z. B. *Arabidopsis thaliana* (Acker-Schmalwand) befällt (Weis et al. 2014), geht man davon aus, dass es sich um ein sehr altes Signal handelt, das bereits vor etwa 150 Mio. Jahren entstanden sein muss, vor der Aufspaltung in dikotyle und monokotyle Pflanzen (Weidenbach et al. 2014). Diese Erkenntnis könnte der Hoffnung Auftrieb geben, dass dieses Prinzip eventuell züchterisch genutzt werden könnte, um eine dauerhafte Resistenz gegen *B. graminis* in unseren Getreidepflanzen zu etablieren. Dabei ist jedoch nicht bekannt und auch nicht absehbar, welche ökologischen und/oder physiologischen Konsequenzen das Fehlen von Aldehyden in den kutikulären Wachsen unserer Getreidepflanzen haben würde.

Weitere Fragestellungen, die uns in diesem Zusammenhang interessieren, betreffen die molekulare Erkennung der Aldehydmoleküle, die Mechanismen der Signalübertragung innerhalb der pilzlichen Zelle und die zellulären Mechanismen, die durch die Aldehyde induziert werden. Einiges deutet darauf hin, dass es spezifische Rezeptormoleküle gibt, die die Aldehyde erkennen.

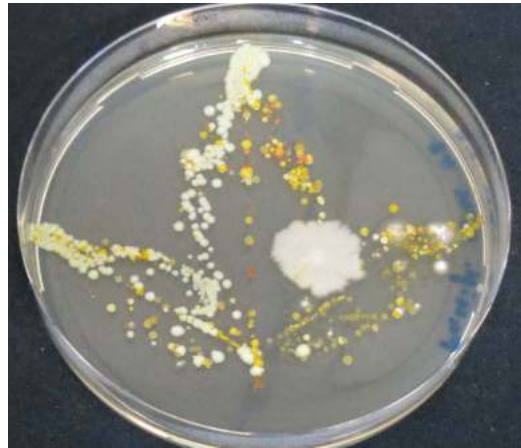


Abb. 7. Bakterien der Blattoberfläche (Blattabdruck auf Nährmedium). – Foto: Eva E. Hildebrandt.

Die pflanzliche Kutikula als Lebensraum für Mikroorganismen

Die pflanzliche Kutikula ist nicht nur ein Lebensraum für Pilze, sondern auch für andere Mikroorganismen, wie ein einfacher Blattabdruck auf ein Nährmedium nach einer Inkubationszeit zeigt (Abb. 7). Sie ist dabei ein extremer Lebensraum für Bakterien, da diese dort z. B. UV-Strahlung, Regenereignissen, Trockenheit, Konkurrenz und Nährstoffmangel ausgesetzt sind – woran sie offenbar adaptiert sind. Neben Bakterien, die das Pflanzenwachstum fördern, finden wir pathogene Bakterien (z. B. *Pseudomonas syringae*) und Kommensalen, die von auf der Pflanzenoberfläche vorhandenen Nährstoffen leben, die Pflanze aber dabei nicht schädigen (z. B. *Williamsia* spec.; Horn et al. 2016)

Auch hier stellt sich die Ausgangsfrage, ob bzw. inwieweit die chemischen Bestandteile der pflanzlichen Kutikula die Zusammensetzung der mikrobiellen Gemeinschaften formen bzw. beeinflussen.

Wir sind zunächst der Frage nachgegangen, inwieweit größere Strukturen wie z. B. Trichome (Pflanzenhaare) auf den Blättern mikrobielle Gesellschaften beeinflussen können und haben dazu zwei Pflanzenlinien der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* (Acker-Schmalwand) untersucht (Abb. 8), den Wildtyp Col-0 und die *gl-1*-Mutante, die keine Trichome aufweist.

Die Blattwachse der beiden Linien unterscheiden sich kaum bezüglich der Alkane, Fettsäuren



Abb. 8. *Arabidopsis thaliana* (Acker-Schmalwand): **a**, Blattrosette (Wildtyp), **b**, Bakterien auf der Trichomoberfläche (REM). – Fotos: a, Ulrich Hildebrandt; b, Eva E. Hildebrandt.

und Alkohole. Die DGGE-Profile (denaturing gradient gel electrophoresis, eine Fingerprinting-Technik) bakterieller Gemeinschaften auf *A. thaliana* Col-0 bzw. *g/1* nach einer Freilandwachstumsperiode gruppieren nicht zusammen, d. h., (nicht-drüsige) *Arabidopsis*-Trichome haben keinen wesentlichen Einfluss auf die Zusammensetzung bakterieller Gemeinschaften (Reisberg et al. 2012).

Im nächsten Schritt haben wir die Bakteriengemeinschaften auf der Kutikula verschiedener Mutanten von *A. thaliana* untersucht, die sich signifikant in ihrer Wachszusammensetzung unterscheiden (Reisberg et al. 2013). Neben einer Kerngemeinschaft, die auf allen Mutanten zu finden war, gab es Gruppen, die spezifisch für bestimmte Wachsmutanten waren (Abb. 9). Das bedeutet, dass die Zusammensetzung der bakteriellen Gemeinschaften tatsächlich durch die Zusammensetzung der kutikulären Wach-

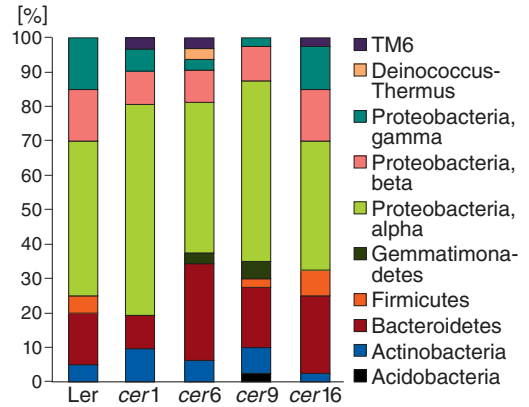


Abb. 9. Mikrobiom von fünf Wachsmutanten von *Arabidopsis thaliana* auf Phylum/Subphylum-Ebene. Ler: Wildtyp; *cer1*: Alkane ↓, Ester ↓; *cer6*: Alkane ↓, Fettsäuren ↓, Ester ↑; *cer9*: Alkane ↓, Alkanole ↓, Fettsäuren ↑, Ester ↑; *cer16*: Alkane ↓, Aldehyde ↑, keine Iso-Formen. – © Reisberg et al. (2013), CC-BY 4.0.

se beeinflusst wird. In welcher Weise dies geschieht, wissen wir nicht, d. h., wir kennen nicht den dahinterstehenden Mechanismus bzw. die dahinterstehenden Mechanismen. Welche ökologischen Konsequenzen es wiederum hat, dass auf den Blättern pflanzenlinienspezifische bakterielle Gemeinschaften vorkommen, muss die künftige Forschung zeigen.

Fazit

Zusammenfassend lässt sich festhalten:

- Keimung und Differenzierung von *Blumeria graminis*-Sporen (sowohl Asco- als auch Konidiosporen) werden durch spezielle Wachbestandteile der Kutikula (langkettige Aldehyde) induziert.
- Die Zusammensetzung kutikulärer Wachse beeinflusst die bakteriellen Konsortien auf der Pflanzenoberfläche, d. h. es gibt pflanzenlinienspezifische Oberflächengemeinschaften.

Danksagung

Die hier dargestellten Forschungsarbeiten wurden aus Mitteln der DFG im Rahmen des SFB 567 »Mechanismen der interspezifischen Interaktionen von Organismen« und des Graduiertenkollegs 1342 »Molekulare und funktionelle Analyse Lipid-basierter Signaltransduktionssysteme« finanziert.

Literatur

- Carver, T. L. W., B. J. Thomas, S. M. Ingerson-Morris & H. W. Roderick. 1990. The role of the abaxial leaf surface waxes of *Lolium* spp. in resistance to *Erysiphe graminis*. – *Plant Pathology*, 39(4): 573–583.
- Edwards, H. H. 2002. Development of primary germ tubes by conidia of *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* on leaf epidermal cells of *Hordeum vulgare*. – *Canadian Journal of Botany*, 80(19): 1121–1125.
- Hansjakob, A., S. Bischof, G. Bringmann, M. Riederer & U. Hildebrandt. 2010. Very-long-chain aldehydes promote *in vitro* prepenetration processes of *Blumeria graminis* in a dose- and chain length-dependent manner. – *New Phytologist*, 188(4): 1039–1054.
- Hansjakob, A., M. Riederer & U. Hildebrandt. 2011. Wax matters: absence of very-long-chain aldehydes from the leaf cuticular wax of the *glossy11* mutant of maize compromises the prepenetration processes of *Blumeria graminis*. – *Plant Pathology*, 60(6): 1151–1161.
- Horn, H., A. Keller, U. Hildebrandt, P. Kämpfer, M. Riederer & U. Hentschel. 2016. Draft genome of the *Arabidopsis thaliana* phyllosphere bacterium, *Williamsia* sp. ARP1. – *Standards in Genomic Sciences*, 11: 8; doi:10.1186/s40793-015-0122-x.
- Reisberg, E. E., U. Hildebrandt, M. Riederer & U. Hentschel. 2012. Phyllosphere bacterial communities of trichome-bearing and trichomeless *Arabidopsis thaliana* leaves. – *Antonie Van Leeuwenhoek*, 101(3): 551–560.
- 2013. Distinct phyllosphere bacterial communities on *Arabidopsis* wax mutant leaves. – *PLoS ONE*, 8(11): e78613; doi:10.1371/journal.pone.0078613.
- Riederer, M. & C. Müller (eds.). 2006. *Biology of the Plant Cuticle*. – *Annual Plant Reviews*, Vol. 23, Blackwell publishing, Oxford, UK.
- Ringelmann, A., M. Riedel, M. Riederer & U. Hildebrandt. 2009. Two sides of a leaf blade: *Blumeria graminis* needs chemical cues in cuticular waxes of *Lolium perenne* for germination and differentiation. – *Planta*, 230(1): 95–105.
- Stosch, A. K., A. Solga, U. Steiner, E.-C. Oerke, W. Barthlott & Z. Cermann. 2007. Efficiency of self-cleaning properties in wheat (*Triticum aestivum* L.). – *Journal of Applied Botany and Food Quality*, 81(1): 49–55.
- Weidenbach, D., M. Jansen, R. B. Franke, G. Hensel, W. Weissgerber, S. Ulferts, I. Jansen, L. Schreiber, V. Korzun, R. Pontzen, J. Kumlehn, K. Pillen & U. Schaffrath. 2014. Evolutionary conserved function of barley and *Arabidopsis* 3-ketoacyl-CoA-synthases in providing wax signals for germination of powdery mildew fungi. – *Plant Physiology*, 166(3): 1621–1633.
- Weis, C., U. Hildebrandt, T. Hoffmann, C. Hemetsberger, S. Pfeilmeier, C. König, W. Schwab, R. Eichmann & R. Hüchelhoven. 2014. CYP83A1 is required for metabolic compatibility of *Arabidopsis* with the adapted powdery mildew fungus *Erysiphe cruciferarum*. – *New Phytologist*, 202(4): 1310–1319.
- Zabka, V., M. Stangl, G. Bringmann, G. Vogg, M. Riederer & U. Hildebrandt. 2008. Host surface properties affect prepenetration processes in the barley powdery mildew fungus. – *New Phytologist*, 177(1): 251–263.

Diskussion

A. Bresinsky: Ihre Befunde werden ja durch Feldbeobachtungen insofern unterstützt, als sehr viele Arten des Echten Mehltaus die Oberseiten der Blätter infizieren. Aber es gibt auch hochinteressante Ausnahmen. Vielen von Ihnen wird der Eichenmehltau bekannt sein, *Microsphaera (Erysiphe) alphitoides*, der vornehmlich die Blattoberseite von Eichenblättern infiziert. Die Parallelart, *Microsphaera (Erysiphe) hypophylla*, infiziert dagegen vornehmlich die Blattunterseite. Es wäre sehr interessant zu untersuchen, was dazu führt, dass einmal die Ober- und einmal die Unterseite des Blattes befallen wird.

U. Hildebrandt: Das wäre in der Tat eine spannende Sache. Man bräuchte natürlich ein System, das man im Labor gut etablieren könnte, was bei Eichen nicht ganz einfach ist.

M. Hilker: Wie viele Sporen keimen eigentlich auf einem Blatt aus? Es gibt ja sicher eine Konkurrenz, da sie sich später nicht unbegrenzt ernähren können. Gibt es bei der Ausbildung von Keimschlauch oder Appressorium eine Veränderung in der Kutikula der Pflanze, sodass keine Signale mehr gebildet und keine Sporen mehr keimen können? Das wäre von Seiten der

Sporangien eine kluge Strategie, um Konkurrenz zu vermeiden. Gibt es eine Art »Monopolisierung« von bestimmten Sporen für ein bestimmtes Blatt?

U. Hildebrandt: Nein. Es ist auch nicht so, dass, wenn einmal ein Haustorium gebildet worden ist, die Zelle nicht noch weiter befallen werden kann. Sporen können in großer Zahl auf einer Blattoberfläche keimen, im Prinzip ist jede Epidermiszelle ein Target. Eine Epidermiszelle kann auch Haustorien von mehreren Konidien beherbergen. Es gibt aber das Phänomen, dass unter Umständen eine Keimung nicht mehr so einfach stattfinden kann, wenn bestimmte *formae speciales* von *Blumeria graminis* in eine bestehende Mehltaukolonie hineininkuliert werden. Woran das genau liegt, ist nicht bekannt.

S. Renner: Können Sie den Unterschied zwischen dem primären Keimschlauch und dem Appressorium, dessen Bildung von der Wachszusammensetzung abhängt, noch einmal kurz erläutern?

U. Hildebrandt: Es handelt sich um ein Charakteristikum von *Blumeria*, das *Blumeria* von allen anderen Vertretern der Erysiphales unterscheidet. Letztere bilden tatsächlich nur einen Keimschlauch und dieser bildet dann auch das Appressorium. *Blumeria* macht das nicht. Es könnte etwas damit zu tun haben, dass sehr oft zu sehen ist, dass der primäre Keimschlauch oberhalb einer anderen Wirtszelle ausgebildet wird als der Zelle, in der dann tatsächlich das Appressorium ausgebildet wird. Möglicherweise steckt die »Taktik« dahinter, dass zwar die eine Zelle alarmiert wird, dann aber doch eine andere besiedelt wird. Ganz sicher ist das aber auch noch nicht, bisher ist es nur auf Beobachtungen beschränkt.

S. Renner: Bezogen sich die geringen Keimungsraten von Sporen auf einer Glasoberfläche oder einer Plastikfolie auf das Appressorium oder auf den primären Keimschlauch?

U. Hildebrandt: Auf das Appressorium; der primäre Keimschlauch wird auch dort häufiger ausgebildet.

J. Ruther: Wenn wir Parallelen herstellen zwischen den Pathogenen und pflanzlichen Oberflächen auf der einen Seite und den Oberflächen von Insekten und deren Informationsgehalt auf der anderen, so brauchen Insekten ein sehr komplexes Gemisch, um die volle Reaktion gegenüber Pathogenen auszulösen. Könnte man sich vorstellen, dass Sie eine viel stärkere Spezifität bekommen, wenn Sie die einzelnen Wachskomponenten im richtigen Verhältnis zusammensetzen und testen?

U. Hildebrandt: Wir haben gesehen, dass wir schon eine hohe Spezifität mit einer Einzelkomponente erzielen können, wenn wir deren Konzentration etwas anheben. Wir liegen dabei in einem Bereich, den wir auch sehen, wenn wir das komplette Wachs auf den Objektträger auftragen. Das heißt, in dem kompletten Wachs steckt nicht mehr viel an Zusatzinformation.

W. Steglich: Die Fotografie der Sporen auf der Blattkutikula erinnert mich etwas an die Anwendung von Strobilurinen, eine wichtige Gruppe kommerziell genutzter Fungizide. Diese verteilen sich auf der Kutikula und werden im Blatt weitergeleitet. Wenn die Sporen durch die C₂₆-Aldehyde im kutikulären Wachs angeregt würden zu keimen, könnte man vielleicht noch bessere Erfolge mit Strobilurinen erzielen. Strobilurine hemmen die Atmung, und während die Sporen keimen, sind sie sehr atmungsaktiv.

U. Hildebrandt: Ich denke, dass man mit einem Zusatz von Aldehyden nicht noch einen zusätzlichen Boost erreichen könnte. 90 bis 95 Prozent Keimung und Weiterentwicklung lassen sich nicht weiter steigern. Und in den Wirtspflanzen sind die C₂₆-Aldehyde natürlicherweise enthalten.