

Unterscheidung von Rostpilzen an Biomasseweiden

Ben Bubner, Matthias Zander, Irmtraut Zaspel und Christian Ulrichs

Weidenrostpilze sind die wichtigsten pilzlichen Schaderreger in Kurzumtriebsplantagen mit Weiden. Mithilfe molekularer Methoden wird die Diversität der wichtigsten Arten und Unterarten verschiedener Rostpilzpopulationen in Klonsammlungen, Versuchsanlagen und aus der freien Landschaft in Nordost- und Mitteldeutschland analysiert¹⁾. Aus den Ergebnissen lassen sich Erkenntnisse zur Wirtsspezifität und Konsequenzen für die Züchtung rostpilzresistenter Biomasseweiden ableiten.

Der Erfolg beim Anbau von Weiden (*Salix*) in Kurzumtriebsplantagen zur Biomasseerzeugung wird in starkem Maße von der Standorteignung und Resistenz der angebauten Weidenklone bestimmt. Infektionen mit Blattrostpilzarten (*Melampsora* spp.) sind wichtige Risikofaktoren für die Bewirtschaftung von Plantagen dieser Gehölzart [9]. Um langfristig Stabilität und Ertragssicherheit mit den schnellwüchsigen Weiden zu sichern, sind durch Züchtung eine ausreichend große Zahl von Kultivaren bereitzustellen, die über Resistenz gegenüber einzelnen oder mehreren Rostpilzarten bzw. Unterarten verfügen.

Weidenrostpilze sind obligat biotrophe Pathogene, die für ihre Entwicklung und Vermehrung lebende Pflanzenzellen benötigen. Der Befall mit diesen Pathogenen kann das Wachstum von Weidenklonen stark beeinflussen. Es kann zu vorzeitigem Blattfall und damit verbundenen Zuwachsverlusten kommen. Durch einen verspäteten Neuaustrieb steigt die Frostempfindlichkeit der Sprosse und es besteht eine höhere Disposition für sekundäre Schaderreger.

¹⁾ Die Arbeiten werden gefördert durch das Bundesministerium für Ernährung und Landwirtschaft (Fachagentur für Nachwachsende Rohstoffe e. V.; FKZ 22015311).

Dr. B. Bubner und Dr. I. Zaspel sind wiss. Mitarbeiter am Thünen-Institut für Forstgenetik in Waldsiedersdorf.
Prof. Dr. Dr. C. Ulrichs ist Fachgebietsleiter und Dr. M. Zander wiss. Mitarbeiter am Fachgebiet Urbane Ökophysiologie der Pflanzen an der Humboldt-Universität zu Berlin



Ben Bubner
ben.bubner@ti.bund.de

Wirtsspektrum

Das Wirtsspektrum der verschiedenen Arten der *Melampsora*-Weidenrostpilze und Unterarten ist spezifisch, jedoch nicht nur auf eine Weidenart begrenzt [4]. Es wird durch die an die Wirtspflanze angepassten Pathogenitätsgene bestimmt. Ein Weiden-genotyp wird befallen, wenn in der vorherrschenden Erregerpopulation ein oder mehrere passende rassenspezifische Pathogenitätsgene vorhanden sind, die die kultivarspezifischen Abwehrreaktionen überwinden.

Die *Melampsora*-Arten, die strauchförmige Weiden im Kurzumtrieb parasitieren, gehören mehreren Arten und Unterarten an. Eine große Gruppe ist *M. larici-epitea*, die in mehrere Unterarten (*forma specialis*, f. sp.), z. B. f. sp. *larici-epitea typica*, f. sp. *larici-daphnoides*, f. sp. *larici-retusae* oder f. sp. *larici-reticulata* eingeteilt wird. Als Wirte zählen *Salix viminalis*, *S. daphnoides*, *S. aurita*, *S. purpurea*, *S. cinerea* und andere Strauchweiden [7]. Der Zwischenwirt für die *M. larici-epitea*-Gruppe ist die Lärche. Darüber hinaus gibt es mit *M. larici-pentandrae* eine weitere wichtige Rostpilzart mit Bedeutung für Weidenkulturen, die vor allem *S. pentandra* befällt, und für die die Lärche ebenfalls als Hauptwirt dient.

Artbestimmung durch Sequenzierung

Morphologische Unterscheidungskriterien anhand von Sporen versagen, wenn es sich um eng verwandte *Melampsora*-Arten oder Unterarten handelt. Eine weitere Möglichkeit der Artdifferenzierung besteht über die Bestimmung des Dikaryontenwirtes durch gezielte Infektion von Weiden-genotypen mit Aeciosporen, die

Glossar

Dikaryotisch: Zustand von Pilzzellen, die zwei haploide Zellkerne enthalten

Genetischer Abstand: Maß für die Verwandtschaft von zwei Arten

ITS: Internal Transcribed Spacer, DNA-Abschnitt dessen Sequenz am häufigsten für die Bestimmung von Pilzarten benutzt wird
Kultivarspezifische Resistenz: nur gegen eine einzelne Rasse einer *forma specialis* einer Pathogenart gerichteten Resistenz eines Wirtsgenotyps

PCR: Polymerase Chain Reaction (Polymerase-Kettenreaktion); molekularbiologische Basistechnik, mit der ein bestimmter DNA-Abschnitt vervielfältigt wird und dann als PCR-Produkt für weitere Analysen (z. B. Sequenzierung) zur Verfügung steht

Primer: kurzes, künstlich hergestelltes DNA-Molekül; es bestimmt, welcher DNA-Abschnitt durch eine PCR amplifiziert wird

Shannon-Index: Maßzahl für die Biodiversität aufgetretener Arten in einem Areal

vom Zwischenwirt gesammelt wurden. Eine Infektion sollte dann nur auf den für die jeweilige Rostpilzart typischen Wirten stattfinden. Diese Methode ist allerdings sehr zeitaufwändig. Außerdem verlangt sie Kenntnisse über die in Frage kommenden Zwischen- und Hauptwirte. Eine Alternative, die einzelnen *Melampsora*-Formen voneinander abzutrennen, stellt die molekulargenetische Methode der DNA-Sequenzierung dar. Bei der Artbestimmung durch Sequenzierung wird die Basenabfolge (Sequenz) der ITS-Region des für ribosomale RNA kodierenden DNA-Abschnittes bestimmt. Alle Pilze mit identischer Sequenz bzw. nur kleinsten Abweichungen (mind. 99 % Übereinstimmung) zählen zur gleichen Art (Abb. 2). Die ITS-Sequenzierung hat sich bei Pilzen als sichere Methode zur Artbestimmung etabliert [10].

Untersuchungsorte und Probenahme

Im Herbst 2012 wurden 132 Pilzproben in vier Weidenmutterquartieren gesammelt. Die Weidenmutterquartiere in Berlin, Zepernick und Waldsiedersdorf beherbergen

Entwicklungszyklus

Die Gattung **Salix** wird durch eine Reihe von heterözischen *Melampsora*-Rostpilzarten befallen, d. h. für ihren vollständigen Generationszyklus benötigen die Arten einen Zwischenwirt. Die Generationen des Weidenrostes werden danach unterschieden, ob der Chromosomensatz in der Zelle einfach (haploid) oder doppelt (diploid) vorliegt. Demnach unterscheidet man bei den Rostpilzen Haplonten- und Dikaryonten-Generationen. Die Weide ist innerhalb des Generationszyklus der Dikaryontenwirt (Hauptwirt), während *Larix*-, *Ribes*- und *Allium*-Arten als Haplontenwirte (Zwischenwirt) dienen.

Der Entwicklungskreislauf der *Melampsora*-Weidenrostpilze ist kompliziert und vollständig an den Jahreszyklus angepasst [1]. Im Sommer werden bei den Weiden auf den blattunter- bzw. blattoberseits gebildeten sichtbaren Sporenlagern (Uredien) zweikernige haploide Sporen, sogenannte Uredosporen, produziert. Sie sorgen bei günstigen Voraussetzungen für die epidemische Verbreitung des Pathogens. Im Herbst, induziert durch niedrige Temperaturen, verschmelzen die beiden haploiden Kerne in den Sporenlagern und wandeln sich zu den sogenannten Telien oder Teleutolagern um. Es entstehen die dickwandigen diploiden Teliosporen, mit denen der Pilz auf abgefallenem Laub überwintert. Im Frühjahr keimen die Teliosporen nach Reduktionsteilung zu haploiden Basidiosporen aus (Abb. 1).

Bei den wirtswechselnden *Melampsora*-Arten infizieren die Basidiosporen den Zwischenwirt, in die der Pilz mit Hilfe spezieller Infektionsstrukturen in die grünen Nadeln der Lärche bzw. in die Blätter anderer Zwischenwirte ein-

dringt. Die entstehenden Fruchtkörper sind die sogenannten Spermagonien (auch als Pycnidien bezeichnet), die aus verknäulten Hyphen entstehen, und in denen klebrige Spermastien (Pycnosporen) gebildet werden. Diese Sporen gehören unterschiedlichen Kreuzungstypen (+ oder -) an, je nachdem von welchem Basidiosporentyp sie stammen. Mit Hilfe von Insekten werden die Spermastien auf den entgegengesetzten Kreuzungstyp übertragen, wo sie an den sogenannten Empfängnishyphen kleben bleiben. Wenn der Kern der Spermastie in die Hyphenzelle einwächst, erfolgt die Dikaryotisierung. Als Sonderfall verschmelzen die beiden haploiden Zellkerne nicht zu einem diploiden Zellkern, sondern es liegen in jeder Zelle zwei haploide Zellkerne vor (dikaryotischer Zustand) [3]. Aus den dikaryotischen Zellen entwickeln sich Aecien. In diesen Sporenlagern entstehen zweikernige Aeciosporen, die den Hauptwirt Weide infizieren und die eigentliche parasitische Phase des Pilzes einleiten (Abb. 1).

Bevor sich allerdings die sichtbaren Uredien (Uredosporenlager) mit ihrer typischen Färbung auf den Weidenblättern ausprägen, bilden keimende Sporen verschiedene Infektionsstrukturen aus, um über die Spaltöffnungen in das Blattgewebe einzudringen und Haustorien auszubilden. Mit den Haustorien werden der Pflanze die Nährstoffe entzogen, die der Pilz für die Ausbildung des massenhaften Befalls benötigt. Die Hyphen wachsen in die Interzellularen ein und weitere Haustorien entstehen. Wenn die Pilzhyphen aggregieren, durchbrechen sie die Epidermis als Uredien. Dieser Infektionsprozess ist sehr stoff- und energieaufwendig. Dafür muss das Pathogen den Stoffwechsel seines Wirtes massiv beeinflussen, um sich mit den notwendigen Metaboliten zu versorgen.

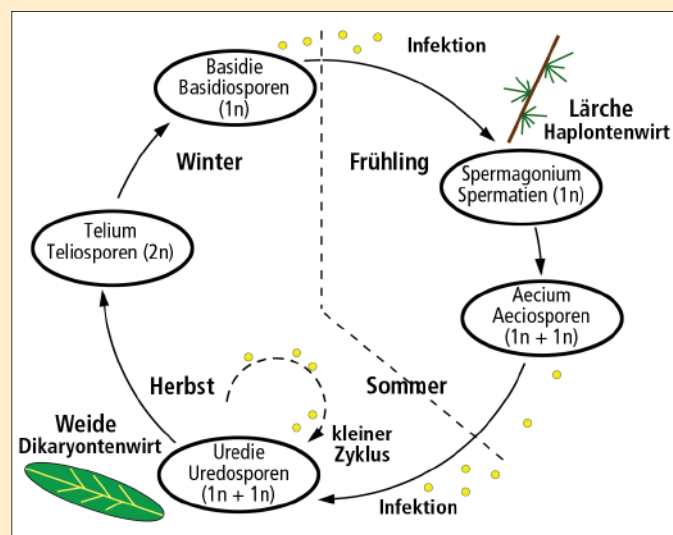


Abb. 1: Generationszyklus von *Melampsora epitea* und Generationswechsel zwischen dem Haplonten (Zwischen-)Wirt Lärche und dem Dikaryontenwirt der jeweiligen Weidenart

überwiegend Strauchweiden, während in Hann. Münden auch Baumweidenklone zu finden sind. Weitere 24 Proben stammen aus zwei Anbauversuchen (Müncheberg und Wriezen) sowie von zwei natürlichen Standorten (Batzlow und Cottbus).

Für die Untersuchung der Rostpilzdiversität wurden *Salix*-Blattproben gesam-

melt. Sie stammen von Wildklonen, Zuchtklonen und Kreuzungsnachkommen, die sichtbar mit Weidenrost befallen waren. Die Pilz-DNA wurde nach Standardmethoden aus Uredien extrahiert und die ITS-Region mittels PCR und den rostspezifischen Primern ITS1F und ITS4rust amplifiziert. Nach Reinigungsschritten wurden die PCR-

Produkte bei der Firma GATC (Konstanz) sequenziert. Die Rohsequenzen wurden mit Hilfe der LaserGene® Software, Version 10 (DNASTAR, Madison/USA), zusammengefügt und editiert.

Die phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse wurden mittels drei Verfahren für die Rekonstruktion von Stammbäumen bestimmt: Neighbour-Joining (NJ), Maximum-Likelihood (ML) und Bayesian Analysis.

Nachgewiesene Arten

Es wurden 156 Proben von allen Standorten untersucht, von denen 149 erfolgreich sequenziert werden konnten. Die phylogenetische Analyse ergab insgesamt sieben Sequenztypen. Bei Anwendung des Artkonzeptes von Pei [8] können sechs Arten und innerhalb der Art *Melampsora epitea* zwei *formae specialis* unterschieden werden (Abb. 3). Sequenzvergleiche mit Rostpilzen, die auf subarktischen Weiden im Hochland von Schottland gefunden wurden [6], legen nahe, dass es in Europa weitere Rostpilzarten gibt. Abgesehen von dem Typ 6b (*M. larici-epitea f. sp. larici-epitea typica*) gibt es keine Übereinstimmungen zwischen den Rostpilzen aus Deutschland und den schottischen Formen. Das liegt vor allem daran, dass sich die Verbreitung der Wirtsarten der beiden Regionen stark unterscheiden. Die im schottischen Hochland vorkommenden Zwergweiden spielen für die Züchtung von Biomasseweiden keine Rolle und werden deshalb in Mutterquartieren normalerweise nicht kultiviert.

Von Interesse ist, dass drei *Melampsora*-Arten nachgewiesen wurden, die Baumweiden parasitieren: *M. allii-fragilis*, *M. allii-salicis albae* und *Melampsora pentandrae*. Die beiden ersten Formen nutzen verschiedene Laucharten als Zwischenwirt, *M. pentandrae* die Lärche.

Mithilfe des Stammbaums lassen sich die genetischen Abstände zwischen den nachgewiesenen Arten und Unterarten gut darstellen (Abb. 3). So repräsentieren die horizontalen Linien die genetischen Abstände vom letzten gemeinsamen Vorfahren (Knotenpunkt). Diese Abstände sind zwischen *M. allii-salicis albae* (Typ 3) und *M. allii-fragilis* (Typ 4) sehr klein. Dasselbe trifft auch auf die genetischen Unterschiede zwischen den *formae specialis* von *Melampsora larici-epitea* zu. Es ist fraglich, ob die beiden Rostpilztypen 3 und 4 der Baumweiden als unterschiedliche Arten angesehen werden können, da ihr genetischer Unterschied nicht größer als der zwischen den Unterarten von *M. larici-epitea* ist. Eventuell könnte eine zu-

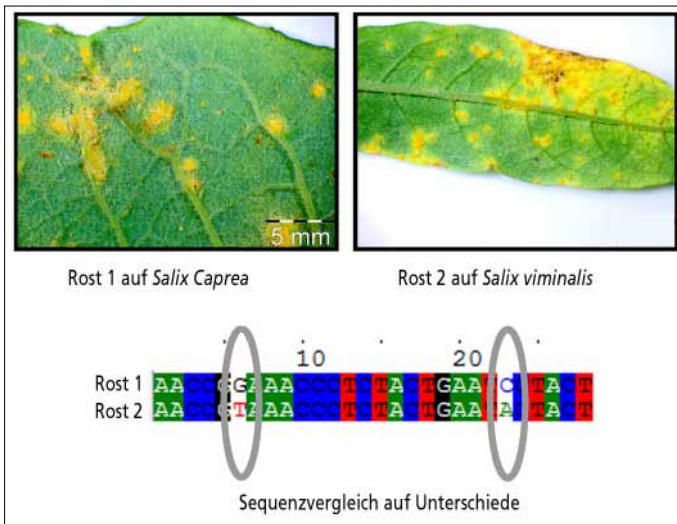


Abb. 2: Rostbestimmung mittels Sequenzierung der ITS-Region

Tab. 1: Anzahl der Funde und Diversität (Shannon-Index) von nachgewiesenen Weidenrostpilz-Arten sowie ihren Wirten in vier Weidenmutterquartieren

| | Berlin-Dahlem | Hann. Münden | Waldsiefersdorf | Zepernick |
|---|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| <i>M. larici-pentandrae</i> | - | - | - | 2 |
| <i>M. ribesii-purpureae</i> | 2 | - | - | 1 |
| <i>M. allii-salicis albae</i> | - | 4 | - | - |
| <i>M. sp. aff. allii-fragilis</i> | - | 2 | - | - |
| <i>M. larici-caprearum</i> | - | 7 | 4 | - |
| <i>M. larici-epitea f. sp. larici-epitea typica</i> | 2 | 6 | 34 | 5 |
| <i>M. larici-epitea f. sp. larici-daphnoides</i> | 28 | 1 | 5 | 22 |
| Summe aller Proben | 32 | 20 | 43 | 30 |
| Biodiversität H für nachgewiesene Rostpilze | 0,46 ^a | 1,43 ^b | 0,66 ^a | 0,82 ^a |
| Biodiversität H für Weidenarten auf der Fläche | 0,8 ^a | 2,76 ^c | 1,84 ^b | 1,04 ^a |

H = Shannon-Index, signifikante Unterschiede auf Basis des Solow-Randomisierungstestes sind durch hochgestellte Buchstaben gekennzeichnet.

künftige Überprüfung ergeben, dass die Typen 3 und 4 als *formae speciales* zu einer neu abzugrenzenden Baumweiden-Rostpilzart gehören. Diese Frage kann nur mit weiterführenden Laboruntersuchungen (Biotests) geklärt werden.

Literaturhinweise:

[1] CISZEWSKA-MARCINIAK, J.; JEDRYCZKA, M. (2011): Life cycle and genetic diversity of willow rusts (*Melampsora* spp.) in Europe. *Acta Agrobotica* 64, S. 3-9. [2] DICKIE, I. A. (2007): Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist* 174, S. 230-233. [3] DÖRFELT, H.; JETSCHKE, H. (2001): Wörterbuch der Mykologie. Spektrum Gustav Fischer, 2. Auflage. [4] KLEBAHN, H. (1904): Die wirtswechselnden Rostpilze – Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse. Bornträger, Berlin, S. 447. [5] McCracken, A. R.; DAWSON, W. M. (1998): Short rotation coppice willow in Northern Ireland since 1973: development of the use of mixtures in the control of foliar rust (*Melampsora* spp.). *Eur. J. For. Pathol.* Jg. 28, S. 241-250. [6] MILNE, J. M.; HELFER, S.; KIRK, C.; HOLLINGSWORTH, P. M.; ENNOS, R. A. (2012): Molecular evidence indicates that subarctic willow communities in Scotland support a diversity of host-associated *Melampsora* rust taxa. *Fun. Biol.* Jg. 116, S. 603-612. [7] PEI, M. H. (2005): Titel? In: *Rust diseases of willow and poplar*. M. H. Pei, A. R. McCracken (Hrsg.). CAB International, Wallingford, S. 11-28. [8] PEI, M. H.; BAYON, C.; RUIZ, C. (2005): Phylogenetic relationships in some *Melampsora* rusts on Salicaceae assessed using rDNA sequence information. *Mycol. Res.* Jg. 109, S. 401-409. [9] PEI, M. H.; RUIZ, C.; BAYON, C.; HUNTER, T. (2004): Rust resistance in *Salix* to *Melampsora larici-epitea*. *Plant Pathology* Jg. 53, S. 770-779. [10] SCHOCH, C. L.; SEIFERT, K. A.; HUHDORF, S.; ROBERT, V.; SPOUGE, J. L.; LEVESQUE, C. A.; CHEN, W. (2012): Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *PNAS* Jg. 109, S. 6241-6246. [11] SOLOW, A. R. (1993): A simple test for change in community structure. *J. Anim. Ecol.* Jg. 62, S. 191-193.

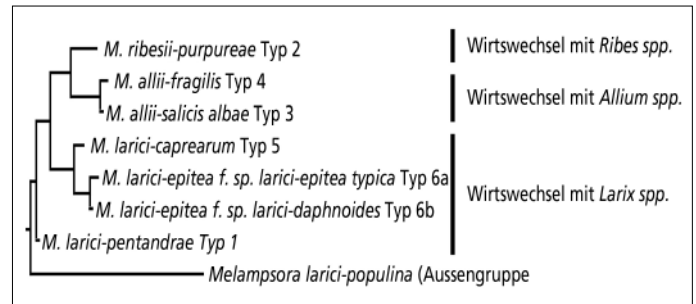


Abb. 3: Schematische Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse für sechs nachgewiesene *Melampsora*-Arten, basierend auf ihren ITS-Sequenzen. Die Typen 6a und 6b haben keinen Artstatus, sondern sind *formae speciales* von *M. larici-epitea*.

Rostpilz-Biodiversität der Weidenmutterquartiere

Die Rostpilz-Biodiversität wird als Shannon-Index H angegeben (Tab. 1) und wurde mit dem Programm Species Diversity & Richness IV (PISCES Conservation LTD, Pennington/UK) berechnet. Dieser Index basiert nicht allein auf der gefundenen Artenzahl, sondern bezieht auch die Arthäufigkeit ein. Biodiversitätsunterschiede, die zwischen zwei Flächen gefunden werden, können mit Hilfe des Solow-Randomisierungstestes [11] auf Signifikanz getestet werden.

Die Rostpilz-Biodiversität in den drei Weidenmutterquartieren um Berlin (Berlin-Dahlem, Waldsiefersdorf, Zepernick) unterscheidet sich nicht, während sie in Hann. Münden signifikant am höchsten ist (Tab 1). Dies lässt sich vor allem dadurch erklären, dass in Hann. Münden eine größere Anzahl älterer Baumweidenklone kultiviert wird. Das spiegelt sich auch im Shannon-Wiener Index für die Biodiversität der Wirtsarten wider, der für Hann. Münden signifikant am größten ist (Tab. 1, letzte Zeile). Es gibt somit eine positive Beziehung zwischen der Biodiversität der Rostpilze und der Biodiversität der Weiden (Pearson's R = 0,86; p = 0,07). Diese positive Beziehung ist ein Indiz dafür, dass bei der Koexistenz von Rostpilzen und Weiden die Wirtsspezifität der Pilze eine große Rolle spielt. Auch in anderen Gemeinschaften von Baumarten und Pilzen, wie der Ektomykorrhiza-Symbiose, konnte gezeigt werden, dass eine positive Korrelation der Wirts- und der Pilzartenzahl ein Indikator für die Wirtsspezifität der Interaktion ist [2].

Wirtsspezifität innerhalb von *Melampsora larici-epitea*

Der relativ große Stichprobenumfang, der zum Nachweis der zwei *formae speciales* von *M. larici-epitea* führte, erlaubt weiterhin Untersuchungen über deren Wirtsspektrum. Die Form *M. larici-epitea f. sp. larici-daphnoides* wurde nur auf *Salix daphnoides* nachgewiesen (65 Proben), wogegen die Form *M. larici-epitea f. sp. larici-epitea typica* mit einem breiten Wirtsspektrum auf 13 Weidenarten und Hybriden vertreten war (59 Proben) (Abb. 4).

Unter den Wirten für *f. sp. larici-epitea typica* finden sich die aus der Literatur zu erwartenden *Salix*-Arten *S. viminalis*, *S. x dasyclados*, aber auch *S. purpurea* und *S. daphnoides*. Im Kontrast dazu steht die hohe Wirtstreue von *f. sp. larici-daphnoides* auf *S. daphnoides*. Zusammen mit dem kleinen genetischen Abstand beider *formae speciales* (99,8 % Übereinstimmung der ITS -Sequenz) und der Beobachtung, dass *f. sp. larici-epitea typica*, wenn auch selten, auf *S. daphnoides* vorkommt, lässt sich die Hypothese aufstellen, dass sich die spezialisierte Form *f. sp. larici-daphnoides* vom dem Generalisten *f. sp. larici-epitea typica* abgespalten hat.

Während diese Schlussfolgerung Evolutionsbiologen interessiert, weil sie quasi die Beobachtung von Evolution in Aktion demonstriert, ergeben sich für den Praktiker aus dem breiten Wirtsspektrum von *f. sp. larici-epitea typica* Konsequenzen. Für die Purpurweide als Wirtsort liegen sowohl Rostpilzsequenzen von *f. sp. larici-epitea typica* als auch dem namenstragenden spezialisierten Rostpilz *M. ribesii-purpureae* vor (Tab. 1). Zumindestens in Mutterquartieren für Biomasseweiden wird die Purpurweide also von zwei verschiedenen Rostpilzarten befallen. Für die Artansprache der Pathogene ist demzufolge die alleinige Kenntnis der Wirtsort nicht ausreichend. Mit der vorliegenden Arbeit kann nun gezeigt werden, dass mittels molekulargenetischer Methoden eine eindeutige Artbestimmung für Rostpilze auf Biomasseweiden möglich ist.

Ausblick für Selektion und Züchtung

In einem aktuellen Züchtungsprogramm mit den *Salix*-Arten *S. viminalis*, *S. pentandra*, *S. purpurea* und *S. daphnoides* werden interspezifische und intraspezifische Kreuzungen durchgeführt, um aus den Nachkommen künftige Biomasseklone zu selektieren. Ein besonderer Schwerpunkt dieser Arbeiten ist die Resistenz der Neuzüchtungen gegen Weidenrostpilze, da die Anfälligkeit mit erheblichen Ertragsverlusten gekoppelt sein kann. Das Grundproblem der rassenspezifischen Resistenz eines Weidengenotyps ist der begrenzte Zeitraum der Widerstandsfähigkeit, weil aus der Population angreifender Rostpilzrassen spezifische Virulenzmutanten immer wieder neu selektiert werden können, für die keine Resistenzgene vorliegen. Im Rahmen der Resistenzprüfung im Biotest ist es erforderlich, als Testerstämme alle

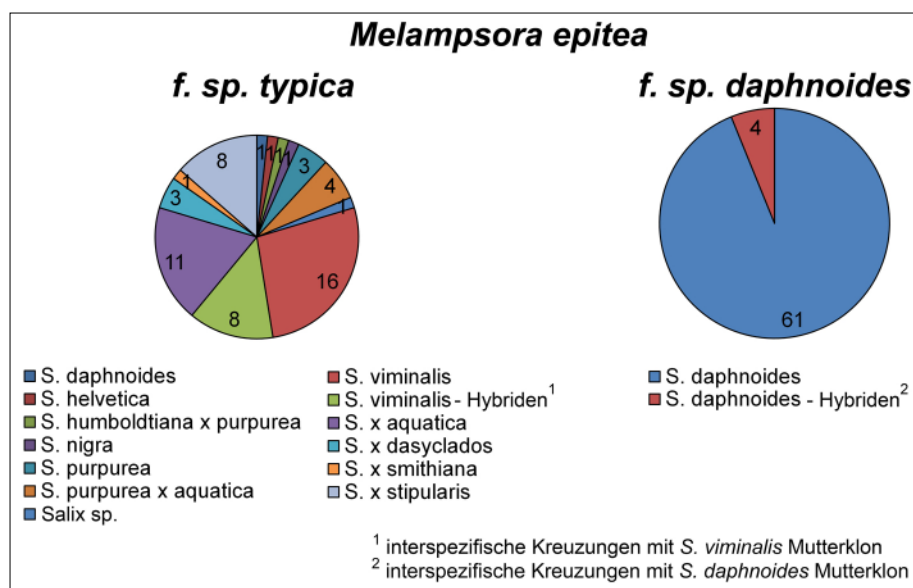


Abb. 4: Unterschiedliches Wirtsortenspektrum für die beiden nachgewiesenen *formae speciales* *Melampsora epitea f. sp. typica* und *M. epitea f. sp. daphnoides*, basierend auf der Anzahl der Funde untersuchter Flächen

in Frage kommenden *Melampsora*-Arten und Unterarten in parallelen Inokulationen einzusetzen, für die die neugezüchteten Klone in das Wirtsspektrum fallen. Die eindeutige Unterscheidung und der gezielte Einsatz ist nun nach den vorliegenden molekulargenetischen Ergebnisse möglich. Zusätzlich sollten mehrere Testerstämme einer Form geprüft werden, da diese über verschiedene Virulenz- bzw. Avirulenzgene verfügen. In Feldprüfungen auf nur einem oder wenigen Standorten kann diese Forderung selten erfüllt werden.

Für die Praxis besteht die Möglichkeit, Klone mit spezifischer Resistenz gegen unterschiedliche Weidenrostpilzrassen zu Mehrklonsorten für den Kurzumtrieb zu kombinieren, um eine breit gelagerte Resistenz (horizontale Resistenz) zu errei-

chen und die kurzfristige Entwicklung von resistenzbrechenden Pathogenpopulationen zu vermeiden [5].

Noch erfolgversprechender ist die Selektion von Wirtsgenotypen, die Resistenz gegen viele Rassen einer *forma specialis* besitzen, die von Pathogen nur durch mehrere wirksame Mutationsschritte überwunden werden kann. Es handelt sich dabei um bereits vorhandene Abwehrmechanismen (z. B. Ausprägung der Kutikula), zum anderen um induzierte Prozesse (z. B. Synthese von Phenolen und Folgeprodukten). Dieser Resistenztyp ist nicht vollständig ausgeprägt, jedoch dauerhafter und kann experimentell nur mit mehreren Rostpilzrassen einer *forma specialis* nachgewiesen werden. Allerdings sind diese Phänotypen seltener und bedürfen aufwändiger Selektionsarbeiten.