

Literatur.

- BLACKBURN, K. B., and I. W. H. HARRISON (1924): Genetical and cytological studies in hybrid roses. I. The origin of a fertile hexaploid form in the *Pimpinellifoliae-Villosae* crosses. *Brit. J. exper. Biol.* **1**, 557—569 (1924).
- CLAUSEN, R. E., and T. H. GOODSPEED (1925): Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. *Genetics* **10**, 278—284 (1925).
- DIGBY, L. (1912): The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. *Ann. of Bot.* **26**, 357—388 (1912).
- GERASSIMOFF, I. I. (1902): Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. *Z. allg. Physiol.* **1**, 220—258 (1902).
- ICHIJIMA, K. (1926): Cytological and experimental studies on *Fragaria*. *Genetics* **11**, 590—604 (1926).
- JØRGENSEN, C. A. (1928): The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. *J. Genet.* **19**, 133—210 (1928).
- KARPETSCHENKO, G. D. (1927): Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. × *Brassica oleracea* L. *Z. Abstammungslehre* **48**, 1—85 (1928).
- KARPETSCHENKO, G. D. (1929): Konstantwerden von Art- und Gattungsbastarden durch Verdoppelung der Chromosomenkomplexe. *Der Züchter* **1**, 133—140 (1929).
- KOSCHUCHOW, Z. A. (1928): Über experimentelle Chromosomenzahlverdoppelung in den somatischen Zellen mit abnormen Temperaturen. *Angew. Bot.* **10**, 140—148 (1928).
- MARCHAL, EL. und EM. (1909): Aposporie et sexualités chez les Mousses II. *Bull. Acad. Belge, Cl. des Sciences* **1909**, 1249—1288; III, 750—778 (1911).
- MOL, W. E. DE (1921): De l'existence de variétés hétéroploïdes de l'*Hyacinthus orientalis* L. dans les cultures hollandaises. *Diss. Zürich* **1921**.
- MOL, W. E. DE (1923): Duplication of generative nuclei by means of physiological stimuli and its significance. *Genetica* **1923**, 5.
- MOL, W. E. DE (1925): Het celkundig-erfelijk onderzoek in dienst gesteld van de veredeling der Hyacinthen, Narcissen en Tulpen. *Genetica* **4**, 111 bis 118 (1925).
- MOL, W. E. DE (1928): The originating of diploid and tetraploid pollen-grains in *Duc van Thol-tulips* (*Tulipa suaveolens*) dependent on the method of culture applied. *Genetica* **11**, 119—212 (1928).
- SAKAMURA, T., und I. STOW (1926): Über die experimentell veranlaßte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Jap. J. Bot.* **3**, 111—136 (1926/27).
- SCHRATZ, H. (1924): Vergleichende Untersuchungen an uni- und bivalenten Laubmoosen nebst einem Anhang. *Biol. Zbl.* **1924**, 44.
- TSCHERMAK, E., und H. BLEIER (1926): Über fruchtbare *Aegilops* × Weizenbastarde. *Ber. Dtsch. bot. Ges.* **44**, 110—132 (1926).
- UFER, MAX (1927): Vergleichende Untersuchungen über *Cleome spinosa*, *Cleome gigantea* und ihre Gigasformen. *Diss. Hamburg* **1927**.
- WETTSTEIN, F. v. (1924): Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. I. Sonderdruck aus *Z. Abstammungslehre* **33**, 236 S. (1924).
- WETTSTEIN, F. v. (1927): Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. *Erg. Biol.* **2**, 311—356 (1927).
- WINKLER, HANS (1926): Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Z. Bot.* **8**, 417—531 (1916).

(Aus dem Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Halle a. S.)

Die biologische Spezialisierung bei den Getreiderostpilzen und ihre Bedeutung für die Rostresistenz-Züchtung.

Von Clyde Allison¹.

Diese Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Professor ROEMER angefertigt. Sie soll in kurzer, gedrängter Übersicht den derzeitigen Stand der Erforschung des so wichtigen Problems der Spezialisierung bei den Getreiderosten darlegen.

Seit Jahrhunderten war es bekannt, daß gewisse Krankheiten den Ertrag vermindern, aber die genauen Ursachen, die Vererbung der Widerstandsfähigkeit gegen diese Krankheiten und ihre Bekämpfung sind erst in verhältnismäßig neuester Zeit erforscht worden, und gerade in den letzten Jahren werden diese Fragen in der ganzen Welt mehr denn je in den Vordergrund gestellt. Der Grund für dieses rege Interesse liegt in der

großen praktischen Bedeutung der Züchtung von krankheitsresistenten Sorten, wie denn eigentlich stets praktische Gesichtspunkte die Voraussetzung für wissenschaftliche Forschungstätigkeit abgeben sollten.

In verschiedenen Ländern durchgeführte Erntestudien zeigen klar, daß Gelingen oder Mißlingen einer Ernte sehr häufig abhängig ist von der Resistenz oder Anfälligkeit gegenüber bestimmten Krankheitserregern.

Vor einigen Jahren zweifelten viele Forscher daran, ob es überhaupt Zweck habe, neue resistente Sorten zu schaffen. Ihre Skepsis war insofern berechtigt, als es häufig vorkam, daß eine Sorte, die in einem Jahre widerstandsfähig schien, in späteren Jahren ziemlich hoch anfällig war. Vor der Entdeckung der physiolo-

¹ Besonderen Dank schuldet der Verfasser Herrn Dipl.-Landwirt ISENBECK für die Unterstützung bei der Übersetzung dieser Arbeit.

gischen Rassen innerhalb *Puccinia graminis tritici* durch STAKMAN und PIEMEISEL (39) erklärte man sich diese Tatsache durch einen Wechsel in der Virulenz des Parasiten; einige glaubten, daß ein Parasit auf einer früher resistenten Sorte dadurch virulent werden könne, daß er zunächst eine andere Wirtsart oder -sorte befiel, wodurch er dann befähigt würde, auf der resistenten Sorte Befall hervorzurufen (11, 41).

Eine Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung in Übereinstimmung mit neuen genetischen Erkenntnissen ist erst in neuerer Zeit gegeben worden. Ausgedehnte Versuche, die in erster Linie von Pflanzenpathologen durchgeführt wurden, haben gezeigt, daß eine große Anzahl von krankheitserregenden Organismen aus mehr oder minder zahlreichen Linien (strains) oder physiologischen Rassen zusammengesetzt ist, die in ihrem parasitären Verhalten große Unterschiede zeigen, morphologisch dagegen gewöhnlich durchaus ähnlich sind. Aus diesen Arbeiten ist weiter zu ersehen, daß diese Rassen ebenso konstant sind wie die höheren Pflanzen und daß z. B. Rostresistenz gegenüber bestimmten Formen durchaus vergleichbar ist mit anderen feststehenden Sortenmerkmalen.

Die Arbeit des Pflanzenzüchters ist naturgemäß durch diese Entdeckung außerordentlich erschwert. Er muß nicht nur das Vorhandensein dieser Formen beachten, sondern sich auch klar darüber sein, daß diese Rassen nicht regelmäßig in jedem Jahre in derselben Stärke, Verbreitung und Verteilung auftreten. Weiterhin würde heute kaum ein Vererbungsforscher eine Untersuchung über die Vererbung von Sortenresistenz gegenüber bestimmten Krankheiten durchführen, ohne sich vorher über die Einheitlichkeit des Infektionsmittels zu orientieren. Er muß immer daran denken, daß viele, wenn nicht alle Erreger von Pflanzenkrankheiten aus einer Anzahl von Rassen bestehen, die sich in bezug auf ihr Infektionsvermögen stark unterscheiden.

Bei der Prüfung von Sorten und Zuchtstämmen auf Resistenz hat es sich nun oft als notwendig erwiesen, um schnellere und sichere Resultate zu erzielen, künstliche Feldinfektionen mit einem Gemisch von verschiedenen physiologischen Rassen durchzuführen, andererseits auch Saatgut von diesen Sorten in verschiedenen Gegenden anzubauen, wo solche Rassen vorhanden sind. Jedoch wird das Studium der Vererbung der Resistenz, wobei eine oder eine bestimmte Anzahl von physiologischen Rassen in Betracht kommen, am zweckmäßigsten im Gewächshause durchgeführt, wo die Gefahr der Fremdinfection nicht so groß ist.

A. Die physiologische Spezialisierung bei den Getreiderostpilzen.

STAKMAN (39) gibt für den Begriff der physiologischen Spezialisierung ungefähr die folgende Definition:

Innerhalb der morphologischen Arten vieler Pilze gibt es Einheiten, die in ihrem morphologischen Aufbau nicht ohne weiteres zu unterscheiden sind, dagegen physiologisch voneinander abweichen, unter anderem auch in der Fähigkeit gewisse Getreidearten und -sorten zu befallen.

STAKMAN (39) nennt weiterhin drei verschiedene Wege, auf denen Biotypen oder physiologische Rassen festgestellt werden können: 1. durch Pathogenität, d. h. Infektionsvermögen, gegenüber bestimmten Sorten, 2. durch Wachstumsmerkmale auf künstlichen Nährböden und 3. durch chemisch-physikalische Reaktionen. Dazu können noch sehr geringe, aber statistisch erfaßbare morphologische Unterschiede treten. Würde die physiologische Spezialisierung sich nicht in der verschiedenen Pathogenität der physiologischen Rassen zeigen, dann wäre sie mehr oder weniger nur eine Angelegenheit von rein wissenschaftlichem Interesse, aber die durch die anderen Methoden angezeigten Unterschiede dienen oft als Hilfsmittel zur Erfassung der verschiedenen Pathogenität.

In manchen Fällen ist der Infektionsversuch überhaupt die einzige Möglichkeit, physiologische Rassen zu bestimmen. Dieses trifft zu für die Rostpilze, die anscheinend obligate Parasiten sind, da es bisher nicht gelungen ist, sie auf künstlichen Nährböden heranzuziehen. Bei anderen Parasiten dagegen wieder, wie bei *Helminthosporium sativum*, *Fusarium lini* und *Ustilago zaeae* sind physiologische Rassen durch Unterschiede im Verhalten auf künstlichen Nährböden festgestellt worden (4, 6, 7). Da der vorliegende Aufsatz sich insbesondere mit der physiologischen Spezialisierung der Getreideroste beschäftigen will, werden wir uns auf die pathogenen Unterschiede dieser beschränken.

I. Geschichtlicher Überblick über die physiologische Spezialisierung der Rostarten.

SCHROETER (33) beobachtete als Erster beim Studium des Rostes von *Carex* das Vorhandensein von physiologischen Formen, ERIKSSON (8) dagegen war der Erste, der den festen Beweis für das Bestehen der biologischen Spezialisierung erbrachte. Schon vorher war bekannt, daß *Puccinia graminis* den Schwarzrost auf Weizen, Hafer, Gerste, Roggen und einer großen Anzahl von Gräsern hervorrief, aber ERIKSSON zeigte, daß eine feste Spezialisierung der Pilze auf den

verschiedenen Wirtspflanzen bestand (rust-, „varieties“ der Amerikaner).

Für Nordamerika wurde um die gleiche Zeit von HITCHCOCK und CARLETON (18) die physiologische Spezialisierung von *Puccinia graminis* nachgewiesen.

Erst 20 Jahre nach ERIKSSONS Werk, in dem er fünf physiologische Formen von *Puccinia graminis* beschrieb, konnte gezeigt werden, daß auch diese Formen wieder durch biologische Spezialisierung in eine Reihe von Unterformen, „physiologische Rassen“, „Biotypen“, „strains“ genannt, zu zerlegen sind. Im Jahre 1917 beschrieben STAKMAN und PIEMEISEL (39) die physiologische Rasse *Puccinia graminis compacta*, die dadurch auffiel, daß sie nur gegenüber einer beschränkten Zahl der sonst als anfällig bekannten Sorten virulent war, andere aber gar nicht befiel. Weitere Infektionsversuche von STAKMAN u. a. (22, 26, 28, 29, 35, 38, 39, 40) in U. S. A. und Kanada zeigten, daß *Puccinia graminis tritici*, der Schwarzrost des Weizens, aus einer großen Anzahl physiologischer Rassen bestand, deren Bestimmung nur durch ihr spezifisches Verhalten auf gewissen Weizensorten möglich war, während die *Formae speciales* von ERIKSSON eine Spezialisierung an die verschiedenen Getreidearten darstellen. Das Werk STAKMANS und seiner Mitarbeiter regte zum Studium dieser Frage auch für andere Pilzarten und -gattungen an, und eine große Anzahl Forscher haben zur Kenntnis der physiologischen Spezialisierung bei den pilzlichen Krankheits-erregern beigetragen.

Aus Gründen der Klarheit hat STAKMAN zwischen zwei Kategorien von biologischen Formen unterschieden, den Varietäten und den physiologischen Rassen oder Biotypen (varieties and physiologic forms). In den Vereinigten Staaten gibt es innerhalb *Puccinia graminis* sechs Varietäten — *tritici*, *secalis*, *avenae*, *phleipratensis*, *agrostis* und *poae*. Die Unterschiede zwischen ihnen bestehen in ihrer verschiedenen Spezialisierung an gewisse Wirtsarten und -gattungen. Jede Varietät kann nun mehrere physiologische Rassen umfassen, die in ihrem Vermögen, gewisse Sorten innerhalb einer oder mehrerer Pflanzenarten ein und derselben Gattung zu befallen, voneinander abweichen. Man gibt den Varietäten lateinische Namen, den physiologischen Rassen arabische Ziffern, z. B. *Puccinia graminis tritici* 36.

II. Physiologische Spezialisierung beim Schwarzrost *Puccinia graminis* Erikss. und Henn.

In Europa sind bisher 6 Varietäten von

Puccinia graminis auf verschiedenen Getreidearten und Gräsern gefunden worden (8, 9); ebenso in den Vereinigten Staaten. Die letzteren sind *Puccinia graminis tritici*, *avenae*, *secalis*, *agrostis*, *phleipratensis* und *poae* (11, 18, 36, 40). Von den Getreidearten ist der Weizen im allgemeinen anfällig gegenüber der Varietät *tritici*, Hafer stark gegenüber *avenae*, schwach gegen *phleipratensis*, Roggen stark gegenüber *secalis*, weniger gegen *tritici*, Gerste ist vollkommen anfällig gegenüber *tritici* und *secalis*, weniger gegen *phleipratensis*.

Die Varietäten *tritici*, *avenae* und *secalis* setzen sich aus mehreren physiologischen Rassen zusammen. *Puccinia graminis tritici* enthält nach den bisherigen Untersuchungen 57 Biotypen (29, 34), die auf Grund ihres Infektionsvermögens auf 12 sogenannten Bestimmungssorten differenziert werden konnten. Eine Weizensorte, wie z. B. Marquis, kann gegenüber manchen Biotypen vollkommen resistent, gegenüber anderen etwas anfällig, wieder anderen gegenüber schließlich vollkommen anfällig sein (35).

Puccinia graminis avenae zeigte bisher wenigstens 6 verschiedene Rassen. STAKMAN, M. N. LEVINE, D. L. BAILEY (37) fanden 1923 5 Biotypen auf 3 Sorten von *Avena*-Arten. Die Arbeit wurde fortgesetzt von BAILEY im Jahre 1925 (3), und es zeigte sich, daß die Biotypen 1, 2 und 5 in den Vereinigten Staaten und Kanada verbreitet waren, 3 und 4 fand man in Schweden, 3 auch in Südafrika. Eine spätere Arbeit von W. L. GORDON und W. L. BAILEY (12) in Kanada hat gezeigt, daß alle 5 Biotypen, dazu ein neu gefundener 6. Biotyp in Kanada vorkommen, jedoch nicht alle in gleicher Verbreitung. Drei Jahre lang durchgeführte Untersuchungen über die Verbreitung dieser Biotypen ergaben, daß 95% der untersuchten Herkünfte entweder aus Biotyp 2 oder 5 bestanden.

Puccinia graminis secalis setzt sich nach dem augenblicklichen Stand der Arbeiten aus wenigstens 12 physiologischen Rassen zusammen. M. N. LEVINE und E. C. STAKMAN (22) isolierten 3 Biotypen auf 3 verschiedenen Roggensorten, Rosen, Swedish und Prolific. Eine Form war stark virulent, sie befiel alle 3 Sorten, die zweite befiel nur Rosen, die dritte Prolific und Swedish normal, Rosen nur leicht. Die Ergebnisse weiterer Arbeiten mit *Puccinia graminis secalis* sind noch nicht veröffentlicht worden.

III. Physiologische Spezialisierung beim Streifenrost *Puccinia glumarum* Erikss.

Bei *Puccinia glumarum* führt ERIKSSON (8) Weizen, Roggen, Gerste, *Elymus arenarius* und

Agropyrum repens als Wirtspflanzen an. Er nennt 5 Varietäten von *Puccinia glumarum*, *Puccinia glumarum tritici* auf Weizen, *hordei* auf Gerste, *secalis* auf Roggen, *elymi* auf Elymus arenarius und *agropyri* auf Agropyrum repens.

C. W. HUNGERFORD und C. E. OWENS (20) geben als einzige in U.S.A. vorkommende Varietät des Streifenrostes *Puccinia glumarum tritici* an. Diese Varietät befällt außer Weizen Roggen mittel, Gerste wenig und weiterhin etwa 47 wilde Gräser. Feldbeobachtungen erwecken den Anschein, als ob auch eine auf Gerste spezialisierte Varietät, *Puccinia glumarum hordei* vorkommt.

W. RUDORF (31a) fand in Zusammenarbeit mit HUNGERFORD in Idaho, U. S. A., daß der in Europa heimische Streifenrost andere pathogene Eigenschaften hat als der in Amerika, daß es sich hier also anscheinend um zwei verschiedene physiologische Rassen handelt. Es war bisher nicht möglich, weder in Europa noch in Amerika, weitere physiologische Spezialisierung im Streifenrost des Weizens festzustellen. Dem Verfasser gelang es, während seiner Tätigkeit an dem Pflanzenbauinstitut der Universität Halle drei Biotypen in Europa zu finden. Diese drei Rassen zeigten deutliche Verschiedenheiten auf mehreren Weizensorten. Die auffallendsten Unterschiede traten bei den in der folgenden Tabelle angeführten Sorten auf.

Sorten	Biotyp 1	Biotyp 2	Biotyp 3
	Befallstyp		
Blé hybride des Alliés	3—4*	3—4	0—1
Blé hybride Vilmorin 23	0—1	3—4	0—1
Blé Vilmorin Grosbleu	0	3—4	0

* 0 = hochresistent; 1 = sehr resistent; 2 = mäßig resistent; 3 = mäßig empfänglich; 4 = sehr empfänglich.

Bezüglich Einzelheiten über Methodik und Versuchsanstellung sei auf die demnächst erscheinende Veröffentlichung hingewiesen, doch sei schon hier betont, daß die Ergebnisse durch sorgfältige Ausschaltung störender Faktoren, wie Temperatur- und Feuchtigkeitswechsel, Ungleichheiten im Sporenmaterial usw., gewonnen und durch mehrmalige Überprüfung sichergestellt wurden. Die Tabelle zeigt klar und eindeutig, daß *Puccinia glumarum tritici* ebenfalls spezialisiert ist und also auch beim Gelbrost des Weizens die Frage der Biotypen für die Resistenzzüchtung eine wichtige Rolle zu spielen hat.

IV. Physiologische Spezialisierung beim Braunrost des Weizens *Puccinia triticina*.

Puccinia triticina ist augenscheinlich auf Weizen als Wirtspflanze für das Uredo- und Teleutostadium beschränkt, und einige Thalictrumarten kommen nach amerikanischen Arbeiten

als Zwischenwirte für das Äcidienstadium in Frage (10, 11, 18, 21, 25).

MAINS und JACKSON (25) gelang es, 12 physiologische Rassen von *Puccinia triticina* zu finden, und zwar auf einem Bestimmungssortiment von 11 Weizensorten. Aus etwa 550 mit *Puccinia triticina* geprüften Sorten und Stämmen gingen 25 Sorten hervor, die gegenüber einem oder mehreren Biotypen mehr oder weniger widerstandsfähig waren. Kein Biotyp wurde gefunden, gegen den sämtliche 11 Bestimmungssorten anfällig gewesen wären. Weiterhin war auch außer Vernal (Sommer-Emmer) S. D. 293 keine Sorte vorhanden, die gegenüber allen 12 Biotypen in den Gewächshausuntersuchungen hoch widerstandsfähig gewesen wäre.

A. SCHEIBE (32), der in Deutschland mit Weizenbraunrost Untersuchungen durchführte, fand 4 Biotypen auf dem von MAINS und JACKSON übernommenen Bestimmungssortiment. Von diesen 4 in Deutschland gefundenen Rassen wurden die Biotypen 13, 14 und 15 neu entdeckt, ein Biotyp stimmte mit dem in Nordamerika von MAINS und JACKSON gefundenen Biotyp 11 überein. Die meisten der von SCHEIBE geprüften deutschen Sorten waren gegenüber einem oder mehreren der 4 Biotypen anfällig.

V. Physiologische Spezialisierung beim Kronenrost des Hafers, *Puccinia coronata* Cordo.

Für *Puccinia coronata* Cordo, den Kronenrost des Hafers, der *Rhamnus cathartica* als Zwischenwirt hat, gibt ERIKSSON (8) 4 Varietäten an: *Puccinia coronata avenae*, *alopecuri*, *festucae* und *lolii*, von denen die erste die *Avena-sativa*-Formen befällt.

I. E. MELHUS, E. M. DIETZ und FLORENCE WILLEY (27) unterschieden in Amerika 4 Varietäten von *Puccinia coronata* Cordo, die als Zwischenwirt sowohl amerikanische *Rhamnus*-arten als auch *Rhamnus cathartica* und *Rhamnus frangula* hatten. Diese 4 Varietäten waren *Puccinia coronata avenae*, *calamagrostis*, *lolii* und *holci*, von denen uns hier hauptsächlich die erste interessiert, *Puccinia coronata avenae*, die die Hafersorten befällt. HOERNER (19) zeigte, daß es innerhalb *Puccinia coronata avenae* physiologische Rassen gibt; PARSON (30) konnte seine Ansicht bestätigen und führte die Untersuchungen noch weiter fort. Er fand 5 verschiedene Biotypen auf Grund ihres Verhaltens auf einem Bestimmungssortiment von 4 Sorten. Die gefundenen Rassen wiesen auch in der Richtung Unterschiede auf, daß einige dazu neigten, früher Teleutosporen auszubilden als andere.

VI. Im Braunrost des Roggens, *Puccinia*

dispersa, unterschied ERIKSSON (8) die Varietäten *secalis*, *agropyri*, *bromi*, *tritici* und *triseti*. Die für unsere Betrachtungen wichtigste Varietät ist *secalis*, die den Roggen befällt. Eine Trennung in Biotypen ist m. W. bei dieser Rostart noch nicht versucht worden.

Ebenso sind Untersuchungen über Spezialisierung im Zwergrost der Gerste, *Puccinia simplex*, dem Verfasser nicht bekannt.

B. Physiologische Spezialisierung und Züchtung rostresistenter Sorten.

Da der größte Teil der Arbeiten über physiologische Spezialisierung und Resistenzzüchtung über den Schwarzrost des Weizens, *Puccinia graminis tritici*, durchgeführt worden ist, erscheint es zweckmäßig, diese Arbeiten als Beispiel für die Beziehungen zwischen Biotypen und der Züchtung widerstandsfähiger Sorten heranzuziehen.

Wie bereits eingangs erwähnt, kam es besonders im ersten Stadium der Resistenzzüchtung häufig vor, daß einige der neu gezüchteten Sorten mit den Jahren und dem Anbauorte ihre Widerstandsfähigkeit wechselten. Eine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung konnte erst gegeben werden, als man Kenntnis von dem Bestehen von physiologischen Rassen innerhalb *Puccinia graminis tritici* erhielt. (STAKMAN und PIEMEISEL 1917 [39].) Es zeigte sich, daß eine Weizensorte nicht ihre Widerstandsfähigkeit verloren hatte, sondern daß sie in anderen Gegenden oder in späteren Jahren anderen Biotypen ausgesetzt war, denen gegenüber sie keine Resistenz besaß. Ein treffendes Beispiel hierfür bietet der Marquis-Weizen, der allgemein für hoch anfällig gilt, in Wirklichkeit aber gegenüber 12 der zuerst entdeckten 37 Rassen widerstandsfähig ist. Diese 12 Rassen finden sich vorzugsweise in den südlichen Staaten und an der Pazifischen Küste, weshalb er hier resistent ist, während im Mittelwesten, wo andere physiologische Rassen vorherrschen, der Marquis-Weizen als durchaus anfällig bekannt ist.

Das Problem der Resistenzzüchtung ist außerordentlich verwickelt. Es besteht darin, in einer einzigen Sorte durch geeignete Kreuzungen und Doppelkreuzungen die spezifische Widerstandsfähigkeit gegenüber bestimmten Biotypen zu kombinieren. Für diese Möglichkeit eine Kreuzungssorte zu finden, die in sich die Widerstandsfähigkeit beider Eltern gegenüber verschiedenen physiologischen Rassen vereinigt, sprechen die erfolgreichen Kreuzungen von Weizensorten, nicht nur innerhalb einer Weizenreihe mit der gleichen Chromosomenzahl, sondern auch zwi-

schen zwei verschiedenchromosomigen Weizenreihen. Solch eine Kombination führte PUTTICK (31) als Erster durch, nämlich eine Kreuzung zwischen Marquis (vulgare) und Mindum (durum), dann folgten HAYES und AAMODT (15) mit einer Kreuzung zweier vulgare-Weizen, HARRINGTON und AAMODT (14) schließlich mit einer Kreuzung zweier durum-Weizen. Das Ziel solcher Kombinationen ist, einen Weizen zu schaffen, der gute Ertrags- und Qualitätseigenschaften mit der Resistenz gegenüber den Rostrassen vereinigt, die in der betreffenden Gegend vorherrschen, für die die Weizensorte bestimmt ist.

Um einen rostresistenten Sommerweizen von guter Qualität zu schaffen, wurde Marquis, der im Sommerweizengebiet des Mittelwestens hoch anfällig ist, aber ein gut backfähiges Korn besitzt, mit Kanred gekreuzt, einem Winterweizen, der sich dadurch auszeichnet, daß er gegenüber 11 physiologischen Rassen, die in diesem Gebiet vorherrschen, resistent ist (1). Aus dieser Kreuzung war nun zu ersehen, daß die Widerstandsfähigkeit gegenüber sämtlichen 11 Biotypen von einem Faktor bedingt ist. Dies ist von großem Wert, da auf diese Weise die Resistenz gegenüber den 11 Biotypen leicht mit anderen wünschenswerten Eigenschaften kombiniert werden kann. Andererseits gibt es aber auch wieder Fälle, in denen Widerstandsfähigkeit gegenüber einer einzigen physiologischen Rasse durch ein oder mehrere Faktoren bedingt ist. AAMODT gibt auf Grund zahlreicher Kreuzungen über diese Verhältnisse seinen sehr guten Überblick (2). Es zeigte sich, daß sowohl Anfälligkeit wie auch Resistenz dominant sein kann. In einer Kreuzung Kota × Kanred ist die Immunität von Kanred über die Anfälligkeit von Kota gegenüber Biotyp 1 dominant. In einer anderen Kreuzung Marquis × Mindum war bei Infektion mit der gleichen Rasse die Anfälligkeit von Marquis über die Resistenz von Mindum dominant. In einer Mindum × Pentad-Kreuzung war die Widerstandsfähigkeit gegenüber Biotyp 1 von einem Faktor bedingt, gegenüber Biotyp 34 dagegen von mehreren Faktoren.

Die meisten Untersuchungen dieser Art wurden im Gewächshause mit Keimpflanzen und mit reinen Kulturen des betreffenden Biotypen durchgeführt. Es entsteht nun die überaus wichtige Frage: Werden diese Pflanzen in derselben Weise reagieren, wenn sie der Infektion im Felde unterworfen werden?

Es ist von vielen Forschern gezeigt worden, daß die Reaktionsweise der im Keimlingsstadium infizierten Pflanzen nicht mit dem Ergebnis der Feldinfektion übereinstimmen muß (1, 2, 13, 16,

17). Immerhin wird eine Sorte, die sich, im Keimlingsstadium infiziert, als resistent erwies, diese Resistenz mit höchster Wahrscheinlichkeit auch im Felde zeigen, dagegen ist Anfälligkeit im Gewächshause nicht immer gleichbedeutend mit Anfälligkeit im Felde. Das hängt wohl mit den beiden Arten von Resistenz zusammen; in der erwachsenen Pflanze ist morphologische und physiologische Resistenz wirksam, während wir bei der Keimpflanzenmethode nur die physiologische Resistenz bestimmen. Es ist daher notwendig, die Gewächshausuntersuchungen durch Feldinfektionsversuche zu ergänzen, wobei der Sicherheit halber am besten mit künstlicher Infektion gearbeitet wird, da natürlicher Befall oft ausbleibt.

C. H. GOULDEN, K. W. NEATBY und J. N. WELSH (13) haben Infektionsversuche mit verschiedenen physiologischen Rassen an nahezu ausgereiften Pflanzen ausgeführt, die außerordentlich interessante Ergebnisse hatten. Sie arbeiteten mit einer Kreuzung, deren resistenten Elter ein von MC. FADDEN (24) gezüchteter als H-44-24 bekannter Weizen war; der anfällige Elter war Marquis. Zur Untersuchung der Beziehungen zwischen Gewächshaus- und Feldversuchen kamen Nachkommenschaften zur Verwendung, die sich im Gewächshaus entweder als homozygot resistent oder als homozygot anfällig gegenüber beiden verwendeten Rost-rassen gezeigt hatten. Auffällig war nun, daß beim Feldversuch in beiden Gruppen Spaltungen in resistente und anfällige Typen eintraten. Immerhin war in der Art der Aufspaltung zwischen beiden Gruppen ein bemerkenswerter Unterschied vorhanden. Die im Keimlingsstadium als homozygot anfällig gefundenen Nachkommenschaften spalteten im Felde 1 resistent: 2 schwach resistent: 1 anfällig auf, während bei den im Gewächshaus homozygot resistenten Nachkommenschaften die schwach resistenten Typen fast völlig fehlten, also annähernd das Verhältnis 3 resistent: 1 anfällig erreicht wurde. Eine befriedigende Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung kann nicht eher gegeben werden, bis die eigentliche Natur der Resistenz in der ausgewachsenen Pflanze bekannt ist. Wenn in dieser Kreuzung die Widerstandsfähigkeit im Felde eine rein morphologische ist, so liegt die Möglichkeit nahe, die vom Standpunkt des Pflanzenzüchters außerordentlich wichtig ist, daß sie sich unabhängig von physiologischen Rassen zeigen würde. Bemerkenswert ist noch, daß in dieser Kreuzung die Widerstandsfähigkeit durch *einen* Faktor bedingt wird.

Aus alledem ist zu ersehen, daß es durchaus

notwendig ist, wenn man mit den zweierlei Arten von Resistenz zu rechnen hat, die Gewächshausversuche durch Feldinfektionen zu ergänzen, wobei, wenn möglich, mit einzelnen oder sonst doch mit einem Gemisch mehrerer bestimmter Rassen gearbeitet wird.

C. Zusammenfassung.

Die Entdeckung der physiologischen Spezialisierung der Pilze auf den Arten *und* Sorten unserer Kulturpflanzen hat manche bis dahin unerklärlichen Erscheinungen verständlich gemacht, gleichzeitig aber hat sie die Arbeit des Pflanzenzüchters außerordentlich kompliziert. Bevor er daran gehen kann, eine Sorte zu züchten, die gegen irgendeine Krankheit widerstandsfähig ist, muß er sich vergewissern, ob der betreffende Parasit spezialisiert ist und welche Biotypen des Krankheitserregers für ihn in Betracht kommen. Die Bestimmung und das Studium dieser Rassen kann in der Regel nur im Gewächshaus oder im Laboratorium vorgenommen werden. Auch ist es von Wert, die Art der Vererbung der Widerstandsfähigkeit gegenüber einer einzigen oder mehreren Rassen im Gewächshause zu untersuchen. Es gibt drei Methoden zur Bestimmung von Biotypen: 1. Infektionsversuche, 2. Verhalten auf künstlichen Nährböden, 3. Chemisch-physikalische Reaktionen. Bei den Rostpilzen kommt nur der Infektionsversuch in Frage.

Puccinia graminis besteht aus 7 Varietäten und 3 von diesen, *Puccinia graminis tritici*, *avenae* und *secalis* sind noch weiter in physiologische Rassen spezialisiert auf Grund ihres Verhaltens auf verschiedenen Weizen- bzw. Hafer- und Roggensorten.

Puccinia glumarum umfaßt 5 Varietäten, davon erwies sich *Puccinia glumarum tritici*, der Streifenrost des Weizens, als noch weiter spezialisiert und zwar konnten 3 Biotypen durch ihr verschiedenes Infektionsvermögen auf mehreren Weizensorten unterschieden werden.

Puccinia triticina zeigte 15 verschiedene physiologische Rassen, von denen 4 in Mitteleuropa gefunden wurden.

Puccinia coronata Cordo ist mit verschiedenen Varietäten auf Hafer und Gräsern spezialisiert. Die Varietät *Puccinia coronata avenae* umschließt mindestens 5 verschiedene physiologische Rassen.

Puccinia dispersa zerfällt in 6 Varietäten, die auf Roggen und verschiedenen Gräsern spezialisiert sind; eine Auftrennung in Biotypen ist bisher nicht ausgeführt worden.

Die Arbeiten vieler Forscher, die sich mit der Vererbung der Resistenz bzw. Anfälligkeit ein-

zelter oder mehrerer Formen in verschiedenen Kreuzungen beschäftigt haben, zeitigten sehr interessante Ergebnisse. In einigen Fällen war Resistenz und in anderen Anfälligkeit dominant. In einigen Kreuzungen kann Resistenz gegenüber einem oder mehreren Biotypen durch *einen* Faktor bedingt sein, in anderen wieder wurde Resistenz gegenüber *einer* Rasse durch *mehrere* Faktoren bewirkt.

Vergleich zwischen Gewächshaus- und Feldinfektionen haben gezeigt, daß bei der Prüfung von Sorten und Kreuzungen beide Methoden angewendet werden müssen. Bei der Untersuchung von einzelnen oder einer Anzahl bestimmter Biotypen wird meistens das Gewächshaus bessere Dienste leisten, da eine einwandfreie Untersuchung im Felde wegen der Gefahr der Fremdinfection nicht möglich ist und die Versuche durch mancherlei bekannte und unbekannte Ursachen gestört werden.

(1) AAMODT, O. S.: The inheritance of growth habit and resistance to stem rust in a cross between two varieties of common wheat. *J. Agr. Res.* **24**, 457—470 (1923).

(2) AAMODT, O. S.: Breeding wheat for stem rust resistance. *J. Amer. Soc. Agron.* **19**, 206—218. 1927.

(3) BAILEY, D. L.: Physiologic specialization in *Puccinia graminis avenae* Erikss. and Henn. *Minn. Agr. Ex. Sta. Bul.* **35**. 1925.

(4) BROADFOOT, W. C.: Studies on the parasitism of *Fusarium lini* Bolley. *Phytopath.* **16**, 951—978 (1926).

(5) CARLETON, M. A.: Cereal rusts of the United States. *U. S. Dept. Agr. Div. Veg. Phys. and Path. Bul.* **16**, 1899.

(6) CHRISTENSEN, J. J.: Studies on the parasitism of *Helminthosporium sativum*. *Minnesota Agr. Exp. Sta. Techn. Bul.* **11**, 1922.

(7) CHRISTENSEN, J. J., and E. C. STAKMAN: Physiologic specialization and mutation in *Ustilago zeae*. *Phytopath.* **16**, 979—999 (1926).

(8) ERIKSSON, J.: Über die Spezialisierung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **12**, 292—331 (1894).

(9) ERIKSSON, J., und E. HENNING: Die Hauptresultate einer neuen Untersuchung über die Getreideroste. *Z. Pflanzenkrkh.* **1894**, 4.

(10) ERIKSSON, J., und E. HENNING: Die Getreideroste. 1894.

(11) FREEMAN, E. M., and E. C. JOHNSON: The rusts of grains in the United States. *U. S. Dept. Agr. Bur. Plant. Indus. Bul.* **216**. 1911.

(12) GORDON, W. L., and D. L. BAILEY: Physiologic forms of oat stem rust in Canada. *Scientific Agr.* **9**, 30—38 (1928).

(13) GOULDEN, C. H., K. W. NEATBY and J. N. WELSH: The inheritance of resistance to *Puccinia graminis tritici* in a cross between two varieties of *Triticum vulgare* *Phytopath.* **18**, 631—658 (1928).

(14) HARRINGTON, J. B., and O. S. AAMODT: Mode of inheritance of resistance to *Puccinia graminis* with relation to seed color in crosses between varieties of durum wheats. *J. Agr. Res.* **24**, 979 bis 996 (1923).

(15) HAYES, H. K., and O. S. AAMODT: A Study of rust resistance in a cross between Marquis and Kota wheats. *J. Agr. Res.* **24**, 997—1012 (1923).

(16) HAYES, H. K., and E. C. STAKMAN: Wheat stem rust from the standpoint of plant breeding. *Proc. Western Canadian Soc. Agron.* **2**, 22—25 (1922).

(17) HAYES, H. K., E. C. STAKMAN, and O. S. AAMODT: Inheritance in wheat of resistance to black stem rust. *Phytopath.* **15**, 378—387 (1925).

(18) HITCHCOCK, A. S., and M. A. CARLETON: Second report on rusts of grains. *Kan. Agr. Exp. Sta. Bul.* **46**, 1894.

(19) HOERNER, G. R.: Biologic forms of *Puccinia coronata* on oats. *Phytopath.* **9**, 309—314 (1919).

(20) HUNGERFORD, C. W., and C. E. OWENS: Specialized varieties of *Puccinia glumarum* and host for variety *tritici*. *J. Agr. Res.* **25**, 336—401 (1923).

(21) JACKSON, H. S., and E. B. MAINS: Aecial stage of the orange leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *J. Agr. Res.* **22**, 151—172 (1921).

(22) LEVINE, M. N., and E. C. STAKMAN: Physiologic Specialization in *Puccinia graminis secalis*. *Phytopath.* **13**, 35 (1923).

(23) LEVINE, M. N., and E. C. STAKMAN: A third biologic form of *Puccinia graminis* on wheat. *J. Agr. Res.* **13**, 651—654 (1918).

(24) Mc FADDEN, E. S.: Synthetic rust proof bread wheats. *Dakota Farmer* **45**, 102 (1925).

(25) MAINS, E. B., and H. S. JACKSON: Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Phytopath.* **16**, 89—120 (1926).

(26) MELCHERS, J. E., and J. H. PARKER: Another strain of *Puccinia graminis*. *Kan. Agr. Exp. Sta. Cir.* **68**, 1918.

(27) MELHUS, I. E., S. M. DIETZ, and FLORENCE WILLEY: Alternate hosts and biologic specialization of crown rust in America. *Iowa Agr. Exp. Sta. Res. Bul.* **72**, 1922.

(28) NEWTON, MARGARET, and JOHNSON, THORWALDUR: Physiologic forms of wheat stem rust in western Canada. *Sci. Agr.* **7**, 4—7 (1927).

(29) NEWTON, MARGARET, JOHNSON, TH., and A. M. BROWN: New physiologic forms of *Puccinia graminis tritici*. *Sci. Agr.* **9**, 209—215 (1928).

(30) PARSON, H. E.: Physiologic specialization in *Puccinia coronata avenae*. *Phytopath.* **17**, 783 bis 790 (1927).

(31) PUTTICK, I. F.: The reaction of the F_2 generation of a cross between a common and a durum wheat to two biologic forms of *Puccinia graminis* *Phytopath.* **11**, 205—213 (1921).

(31a) RUDOLF, W.: Beiträge zur Immunitätszüchtung gegen *Puccinia glumarum tritici* (Streifenrost des Weizens). *Phytopathol. Z.* Band **1**, S. 465 (1929).

(32) SCHEIBE, A.: Studien zum Weizenbraunrost, *Puccinia triticina* Erikss. *Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw.* **16**, H. 4 (1928).

(33) SCHROETER, J.: Entwicklung einiger Rostpilze. *Beitr. Biol. Pflanz.* **3**, 69—70 (1879).

(34) STAKMAN, E. C.: Physiologic Specialisation in plant pathogenic fungi. *Leopoldina* **4**, 263—289 (1928).

(35) STAKMAN, E. C., and M. N. LEVINE: The determination of biologic forms of *Puccinia graminis* on *triticum* spp. *Minnesota Agr. Exp. Sta. Bul.* **8**, 1922.

(36) STAKMAN, E. C., and M. N. LEVINE: *Puccinia graminis poae* Erikss. u. Henning in the United States. *J. Agr. Res.* 28, 541—548 (1924).

(37) STAKMAN, E. C., M. N. LEVINE, and D. L. BAILEY: Biologic forms of *Puccinia graminis* on varieties of *Avena* spp. *J. Agr. Res.* 24, 1013—1018 (1923).

(38) STAKMAN, E. C., M. N. LEVINE, and J. G. LEACH: New biologic forms of *Puccinia graminis*. *J. Agr. Res.* 16, 103—105 (1919).

(39) STAKMAN, E. C., and F. J. PIEMEISEL: A new strain of *Puccinia graminis*. *Phytopath.* 7, 73 (1917).

(40) STAKMAN, E. C., and F. J. PIEMEISEL: Biologic forms of *Puccinia graminis* on cereals and grasses. *J. Agr. Res.* 10, 429—495 (1917).

(41) WARD, H. M.: Further observations on the brown rust of the Bromes, *Puccinia dispersa* Erikss, and its adaptive parasitism. *Ann. Mycol.* 1, 132 bis 151 (1903).

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie [Abt. R. Goldschmidt], Berlin-Dahlem.)

Die Bedeutung von *Drosophila melanogaster* für die genetische Forschung.

Von **Curt Stern.**

Die Berechtigung, in einer dem Wissensgebiet des *Züchters* gewidmeten Zeitschrift einen Aufsatz über die genetische und cytologische Erforschung einer kleinen, von praktischen Gesichtspunkten aus fast bedeutungslosen Fliege zu veröffentlichen, ergibt sich aus der Tatsache, daß die genetische Analyse keines anderen Organismus soweit vorwärts getrieben worden ist, wie gerade die von *Drosophila melanogaster*, der Taufliege. Wohl mehr als 20 Millionen Individuen dieses Organismus sind von geschulten Untersuchern betrachtet und registriert worden, und mehr als 600 Generationen wurden in genetischen Laboratorien gezüchtet. Diese ausgedehnte wissenschaftliche Tätigkeit hat bestimmend auf unsere Kenntnisse über die allgemeinen Vorgänge der Vererbung gewirkt, und die neueren Arbeiten auf jedem Gebiete der Genetik stehen unter dem Einfluß der Entdeckungen, die an der Taufliege gemacht wurden und der Theorien, die sich auf diesen Entdeckungen aufbauen. Auch für den Züchter ist es daher wichtig, diese Ergebnisse zu kennen, selbst wenn sie für ihn auch nur von indirektem Werte sind.

Im folgenden soll versucht werden, einen Abriss der wesentlichsten Ergebnisse der *Drosophila*-Forschung zu geben. Vorher jedoch soll geschildert werden, warum gerade *Drosophila* so eingehend untersucht worden ist.

Die Gründe, die Taufliege als ein Objekt genetischer Forschung zu verwenden, waren ausschließlich praktischer Natur. Es ist klar, daß zwei wichtige Voraussetzungen, die ein Objekt, an dem genetische Untersuchungen angestellt werden sollen, zu erfüllen hat, die folgenden sind — abgesehen von der praktischen Möglichkeit der Aufzucht großer Mengen von Individuen: Erstens eine möglichst kurze Entwicklungszeit, so daß eine schnelle Generationsfolge gewährleistet ist und zweitens eine möglichst

hohe Zahl von Nachkommen von einem Elternpaar. Die Bedeutung des ersten Punktes erhellt daraus, daß die Vererbung ja ein Studium aufeinanderfolgender Generationen bedeutet, die des zweiten Punktes aus der Erkenntnis, daß die MENDELSchen Regeln als statistische Gesetzmäßigkeiten erst bei der Behandlung eines großen Zahlenmaterials ihre Gültigkeit zeigen.

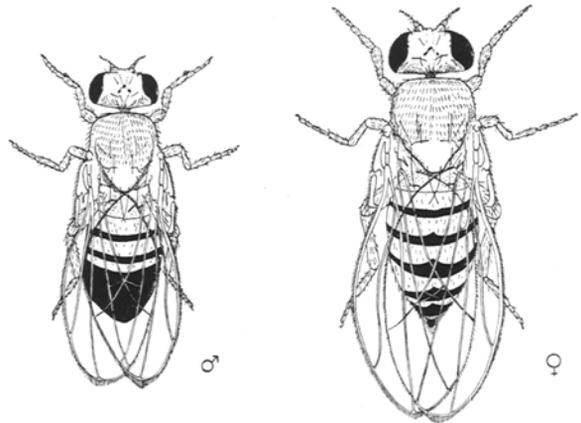


Abb. 1. *Drosophila melanogaster*. Die normalen Geschlechter. Vergr. 16×. Nach MORGAN.

Die meisten Organismen, die in dem ersten Jahrzehnt des Mendelismus genetisch bearbeitet wurden, besaßen nur eine der geforderten beiden Eigenschaften. Die Pflanzen oder Insekten (meist Schmetterlinge), die man untersuchte, erzeugen zwar reichlich Nachkommen, doch läßt sich gewöhnlich höchstens *eine* Generation pro Jahr erzielen, und solche Tiere, wie Mäuse oder andere Nager, mit denen sich *mehrere* Generationen pro Jahr erzielen lassen, weisen wieder eine zu niedrige Wurfgröße auf. Da bot sich nun in Gestalt der kleinen, etwa 2 mm langen *Drosophila melanogaster* (Abb. 1) ein Organismus, der beide Vorteile in sich in idealer Weise vereinigte. Bei einer Zucht in einer Temperatur