

Auf die Bedeutung dieses einfachen Vererbungs Vorganges für die Züchtung wird hingewiesen.

Literatur.

HACKBARTH, J., u. R. v. SENGBUSCH: Die Vererbung des Alkaloidgehaltes von Lupinen. Züchter 6, 249—255 (1934).

KOSTOFF, D., u. I. POPOFF: Inheritance of Nicotine. Biol. generalis (Wien) 7, 283—286 (1931).

SCHICK, R., u. H. STUBBE: Die Gene von *An-*

tirrhinum majus II. Z. Abstammungslehre 62, 249 bis 290 (1932).

SENGBUSCH, R. v.: Die Züchtung von nicotinfreiem und nicotinarmem Tabak. Züchter 3, 33—38 (1931).

SENGBUSCH, R. v.: Züchterisch brauchbare Alkaloidbestimmungsmethoden. Die Züchtung der Süßlupinen und des nikotinfreien Tabaks. Unveröffentlicht, hinterlegt bei der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, Berlin.

(Aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem.)

Über den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse zur biologischen Spezialisierung des Krautfäuleerregers der Kartoffel (*Phytophthora infestans*)¹.

Von K. O. Müller.

Während wir bei den Getreiderostpilzen und anderen Pflanzenparasiten seit geraumer Zeit über das Vorkommen biologischer Rassen unterrichtet sind (ERIKSSON, KLEBAHN, STAKMAN u. a. m.), ist bis vor kurzem die Frage, ob bei *Phytophthora infestans*, dem Erreger der Kartoffelkrautfäule, ähnliche Verhältnisse vorliegen, vollkommen ungeklärt geblieben. Sie wurde erst akut, nachdem es an der Biologischen Reichsanstalt gelungen war, Kartoffelsorten zu züchten, die im Gegensatz zu den bislang in Mitteleuropa bekannt gewordenen Kultursorten eine sehr hohe Krautfäule-resistenz besaßen. Deshalb sei es mir gestattet, etwas weiter auszuholen und ganz kurz zu schildern, wie es zur Entdeckung biologischer Rassen bei *Phytophthora infestans* kam.

Die Vorgeschichte unserer Untersuchungen über die biologische Spezialisierung von *Phytophthora infestans* ist schnell erzählt:

Im Jahre 1911 gelangte auf dem Umwege über das US.-Department of Agriculture ein in Südamerika gesammeltes Sortiment von „Wildkartoffeln“ zu uns, die z. T. nach den Beobachtungen BROILIS, des damaligen Vertreters für Pflanzenzüchtung an der Biologischen Reichsanstalt, in verschiedenen morphologischen Eigenschaften erhebliche Unterschiede gegenüber der europäischen Kulturkartoffel aufwiesen. Schon damals tauchte der Gedanke auf, ob es nicht mit Hilfe dieses Materials gelingen würde, auf dem Wege der Kombinationszüchtung das lang-erstrebt Ziel, die Schaffung einer krautfäule-resistenten Kartoffelsorte, zu erreichen. Leider war es BROILI wegen der Störungen, die der

Krieg mit sich brachte, und anderer Schwierigkeiten, die in der Unzulänglichkeit der technischen Hilfsmittel begründet lagen, nicht möglich, die Arbeiten in dem Umfange zu fördern, wie es in Anbetracht der wirtschaftlichen Bedeutung der ganzen Frage notwendig gewesen wäre. Einen Fortschritt brachte erst das Jahr 1923, als ich auf unserer auswärtigen Anbaustelle in der Uckermark, wo die Kartoffel erheblich unter der Krautfäule gelitten hatte, feststellen konnte, daß in dem BROILISchen Material Linien versteckt waren, die im Gegensatz zu unseren Kultursorten so gut wie gar nicht von der Krankheit befallen waren. Es war der von BROILI aufgebaute Ef-Stamm¹, der diese Formen enthielt. Allerdings handelte es sich durchweg um extrem spätreife Typen, so daß damals noch nicht das Vorliegen einer „echten“ Resistenz als gesichert gelten durfte; wie jedem praktischen Kartoffelzüchter bekannt, werden in der Regel spätreifende Sorten bei weitem nicht so stark von der Krautfäule mitgenommen wie solche mit früherer Reifezeit. Dieser Zweifel wurde aber behoben, indem einerseits mit Hilfe von Infektionsversuchen der Beweis geführt wurde, daß auch beim Vergleich homologer Entwicklungsstadien die Überlegenheit der sogenannten „W-Rassen“ gegenüber den Kultursorten erhalten bleibt, und andererseits mit Hilfe der Bastardanalyse gezeigt wurde, daß zwischen Reifezeit und Krautfäule-resistenz keine genetischen Beziehungen be-

¹ Vortrag, gehalten auf dem Fortbildungskursus für Pflanzenzüchter am 21. Juni 1934 in Münchenberg i. M.

¹ Leider besitzen wir keine sicheren Angaben über die Herkunft der Stammpflanze, von der sich der Ef-Stamm ableitet. (Über die Genealogie des Ef-Stammes s. MÜLLER, K. O.: Neue Wege und Ziele in der Kartoffelzüchtung. Beitr. Pflanzenzücht 8, 45—72 (1925).)

stehen. Weiterhin stellte sich heraus, daß die Verbindung „Anfällig“ \times „Resistent“ einen großen Teil Resistenter ergibt, und daß Koppelungen zwischen der Phytophthora-resistenz und den integrierenden Eigenschaften der Kulturformen nicht bestehen, die der Einführung der Resistenzfaktoren in den Genenbestand der Kulturkartoffel im Wege stehen.

Schließlich wurde ein Frühselektionsverfahren ausgearbeitet, das es gestattet, schon nach dem ersten Pikieren der Bastardsämlinge die anfälligen Formen auszuscheiden, so daß sich der Züchter von dem Ballast der Anfälligen befreien kann, wenn an die Selektion auf andere Werteigenschaften noch gar nicht zu denken ist.

Schon nach den ersten günstigen Ergebnissen stieg aber eine bange Ahnung auf, die sich zunächst scheinbar als grundlos, später aber, wie wir sehen werden, als berechtigt erwies: Meine Untersuchungen hatte ich in den ersten Jahren mit einem in Dahlem isolierten Phytophthorastamm durchgeführt. Später ging ich dazu über, mit Stämmen verschiedener Herkunft zu arbeiten. Maßgebend hierfür war die Erwägung, daß ähnlich wie bei den Rost- und anderen pilzlichen Pflanzenparasiten auch bei *Phytophthora infestans* verschiedene „biologische Rassen“ vertreten sein könnten, darunter auch solche, die nicht nur auf Kultursorten sondern auch auf den von uns gezüchteten W-Rassen vorwärtszukommen vermögen. Im Jahre 1926 wurden daher 12 Herkünfte des Parasiten, die, von Kulturkartoffeln isoliert, aus den verschiedensten Gegenden des Reiches und aus Holland stammten, in Verbindung mit Kultur- und W-Rassen auf ihre Virulenz geprüft. Das Ergebnis war, daß die untersuchten Kultursorten (Kuckuck, Industrie, Wohltmann und Roode Star) von allen Herkünften stark befallen wurden. Daß sich die übrigen in Mitteleuropa angebauten Kultursorten nicht anders verhalten, brachten spätere, bislang nicht veröffentlichte Untersuchungen. Allerdings zeigte sich bei genauerem Hinzusehen, daß zwischen den einzelnen Sorten im Verhalten gegenüber den verschiedenen Herkünften gewisse Unterschiede bestehen. Doch waren diese nur geringfügig, und da außerdem in den verschiedenen Wirt-Parasitkombinationen weitgehende Gleichsinnigkeit festzustellen war, war das für uns kein Grund, die Spezies *Phytophthora infestans* in verschiedene biologische Rassen aufzuteilen.

Ein ganz anderes Verhalten zeigten die 12 Pilzstämme auf den W-Rassen: *Keine der geprüften Phytophthora-Herkünfte war imstande, diese Rassen anzugreifen.* Dies und die andere

Tatsache, daß das Laub der W-Rassen bis dahin stets deutlich ausgeprägte Freilandresistenz gezeigt hatte, brachte uns zu der Auffassung, daß „eine Komplizierung der züchterischen Arbeit durch eine biologische Spezialisierung des Krautfäuleerregers im Sinne vieler *Uredineen* nicht zu erwarten ist“. Doch betonte ich schon damals ausdrücklich, daß es nicht angängig wäre, sich auf Grund dieser Ergebnisse ein abschließendes Urteil zu bilden. Denn es bliebe immerhin noch abzuwarten, ob sich nicht unter Heranziehung weiterer Herkünfte noch größere als die damals gefundenen Differenzen herausstellen würden (1).

Vier Jahre gingen ins Land, und wir durften immer noch die Erwartung hegen, daß der Krautfäuleerreger der Kartoffel ein in seiner biologischen Spezialisierung vollkommen einheitlicher Parasitentypus ist. *Da trat 1932 ein Ereignis ein, das alle hieran geknüpften Hoffnungen zuschanden machte.* Anfang September dieses Jahres erreichte uns die Nachricht, daß auf den Zuchtfeldern der v. KAMEKESchen Saatzuchtwirtschaft in Streckenthin, die von uns ebenso wie andere deutsche Kartoffelzuchtbetriebe die phytophthoraresistenten W-Rassen zur weiteren züchterischen Bearbeitung erhalten hatte, die W-Rassen-Kreuzungen, die bis dahin so gut wie vollkommen verschont geblieben waren, stark von der Krankheit mitgenommen seien¹. Der erste Eindruck, den wir an Ort und Stelle erhielten, war, daß hier eine neue Phytophthoraform am Werk gewesen war, die, wie SCHICK (2) und MÜLLER (3) bald darauf feststellten, nicht nur die Kultursorten, sondern auch die W-Rassen anzugreifen vermag. Bald darauf machte man die gleiche Erfahrung noch an anderen Orten, wo seit längerer Zeit die W-Rassen kultiviert worden waren (4). Die Enttäuschung — vor allem in Streckenthin, wo man auf breiter Basis an die Züchtung krautfäule-resistenter Rassen herangegangen war — war um so größer, als man bereits Sorten in der Hand hatte, die in bezug auf Ertragsfähigkeit, Reifezeit und andere wertvolle Eigenschaften den Kultursorten kaum nachstanden.

Bei den Untersuchungen, die an der Biologischen Reichsanstalt sofort in die Wege geleitet wurden, stand zunächst folgende Frage im Vordergrund: Liegt der Unterschied im biologischen Verhalten der beiden Stämme, von denen der alte als A-, der neue als S-Stamm bezeichnet sein möge, in genotypischen Differenzen begründet oder handelt es sich nur um

¹ Siehe hierzu Mitteilung des Saatzuchtleiters Dr. SCHMIDT im Züchter 5, 173—179 (1933).

Dauermodifikationen ein und desselben Grundtypus? Letzterenfalls würde die besondere Aggressivität des neuen Stammes lediglich die Folge einer temporären Virulenzsteigerung sein, eine Möglichkeit, welche im Hinblick auf die Erfahrungen der Human- und Tierpathologen nicht von der Hand zu weisen war, die bei einer ganzen Reihe von pathogenen Organismen eine weitgehende Abhängigkeit der Virulenz von den Außenbedingungen festgestellt und ferner nachgewiesen haben, daß sich eine Steigerung bzw. Schwächung der Virulenz über mehrere Generationen hinweg erhalten kann. Daß die W-Rassen hierbei als „Induktoren“ eine Rolle gespielt haben könnten, lag auch im Bereich der Möglichkeit. Denn wie bekannt, kann ja das alternde Laub der W-Rassen noch kurz vor dem normalen Abreifen der Stauden von dem Parasiten befallen werden, ohne daß ein Stamm gegenwärtig zu sein braucht, der sich durch eine relativ hohe Virulenz auszeichnet.

Für die Entscheidung dieser Frage kam die Anwendung des Kreuzungsexperimentes nicht in Betracht, da die sexuelle Fortpflanzung des Pilzes noch nicht so weit geklärt ist, um sich an derartige Versuche heranwagen zu können. Es mußte deshalb ein anderer Weg beschritten werden: Nach den Erfahrungen, die man an anderen Objekten gesammelt hat, müßte, falls wirklich eine „fest induzierte“ Dauermodifikation vorliegt, die hohe Aggressivität des S-Stammes gegenüber den W-Rassen abklingen, wenn der S-Stamm längere Zeit auf Nährböden oder Nährpflanzen kultiviert wird, auf denen die Wirkung des hypothetischen Faktors, der die Virulenzsteigerung bedingt hat, fortfällt. Deshalb wurden die beiden Stämme längere Zeit auf „neutralen“ Nährböden (Bohnensaftagar) gezogen und in gewissen Zeitabständen auf ihre Virulenz gegenüber einem eigens zu diesem Zweck zusammengestellten Testsortiment geprüft. Es zeigte sich, daß auf diesem Wege trotz fast zwei Jahre währender Dauerkultur keine Änderung im Verhalten der beiden Stämme zu erzielen war. Ein A-Stamm blieb immer ein A-Stamm, und ein S-Stamm immer ein S-Stamm. Auch in Versuchen, in denen mit supraoptimalen Temperaturen gearbeitet wurde, konnte keine Virulenzverschiebung erzielt werden.

Andere Versuche zielten darauf ab, eine Änderung der „Anpassungs“-Verhältnisse durch Dauerkultur auf Wirtspflanzen verschiedener Resistenzgrade zu erzwingen. Hierbei kam uns zustatten, daß bei den W-Rassen zwischen dem Verhalten des Krautes und der Knollen keine

vollkommene Parallelität besteht: Wie schon früher mitgeteilt, stellen die W-Rassen, die durch eine hohe Laubresistenz gegenüber dem A-Stamm ausgezeichnet sind, in bezug auf die Knollenresistenz keine einheitliche Gruppe dar. Es gibt W-Rassen, deren Knollen von dem A-Stamm noch vollkommen durchwuchert werden, doch gelangt der Parasit nur ganz schwach zur Fruktifikation¹; diese genügt aber, um den Parasiten auf frische Knollen zu übertragen und so ihn mehrere Generationen hindurch auf W-Rassen zu erhalten. Sollte nun wirklich eine seitens der W-Rassen induzierte Virulenzsteigerung vorgelegen haben, so müßte der Versuch gelingen, durch Dauerkultur auf derartigen W-Rassen die Aggressivität des A-Stammes bis zu einer dem S-Stamm entsprechenden Höhe zu steigern. Dieser Versuch wurde bislang fünfmal unternommen. In einem Fall gelang es, den Pilz über 11 Generationen hinwegzubringen. Doch war das Ergebnis dieser Versuche negativ: Es ließ sich keine Virulenzsteigerung nachweisen, die sich zum mindesten in einer üppigeren Sporangienentwicklung hätte zeigen müssen. Auch der entgegengesetzte Versuch, die Virulenz des S-Stammes durch Dauerkultur² auf den „S + A = anfälligen“ Kultursorten abzuschwächen, verlief negativ, so daß heute wohl kaum noch ein Zweifel darüber besteht, daß das verschiedenartige Verhalten der beiden Stämme gegenüber den W-Rassen durch genotypisch fixierte Sippenunterschiede bedingt ist. Anders ist die Hartnäckigkeit, mit der die beiden Stämme ihre spezifische Reaktion auf den Rassen der verschiedenen Resistenzgrade festhalten, nicht mehr zu erklären.

Für den praktischen Züchter, der die Gewinnung einer phytophthoraresistenten Kartoffelsorte anstrebt, ergibt sich daher, daß er den A- wie den S-Stamm als feste Größen in seine Berechnungen einsetzen kann. Dieses Ergebnis ist auf jeden Fall tröstlicher, als wenn er mit modifikativ bedingten und von den W-Rassen induzierten Virulenzschwankungen rechnen müßte, die, weil unberechenbar, die Unsicherheit erhöhen und den Erfolg einer plan-

¹ Außer dieser (W_3) gibt es mindestens noch zwei andere Gruppen (W_1 und W_2). Die eine ist dadurch gekennzeichnet, daß die Knollen den Parasiten überhaupt nicht mehr zur Entwicklung gelangen lassen; die andere dadurch, daß dem Pilz wohl die Durchwucherung beträchtlicher Gewebepartien gestattet ist, doch gelangt die Entwicklung des Mycel bald zum Stillstand, so daß der Pilz niemals zur Fruktifikation kommt.

² Wir sind zur Zeit bis zur 92. Generation gelangt.

mäßigen Züchtungsarbeit schlechthin in Frage stellen würden.

Nachdem der Charakter der beiden Stämme als Rassen verschiedener biologischer Spezialisierung so gut wie erwiesen war, interessierte die Frage: Wie verhalten sich die Stämme in Verbindung mit

1. dem mitteleuropäischen Kultursortiment,
2. dem von BROILI aufgebauten Ef-Stamm, von dem sich die von mir gezüchteten W-Rassen ableiten, und
3. dem für die praktische Kartoffelzüchtung in Frage kommenden *Solanum demissum* und seinen Bastarden mit Kulturformen?

1. Es wurden 5 *Phytophthora*-Herkünfte auf ihr Verhalten gegenüber dem Sortiment geprüft, das die Deutsche Kartoffelkulturstation auf ihrer Außenstelle in Wulkow anbaut und das ungefähr 360 verschiedene Sorten, darunter auch viele ausländische, enthält. Drei dieser Herkünfte waren von Kultursorten isoliert worden, die bei der Voruntersuchung auf unserem W-Testsortiment mehr oder weniger unvollkommene Entwicklung zeigten (A-Typus), zwei stammten von den Knollen laubbefallener W-Rassen (S-Typus) und zwar aus Streckenthiner und Freisinger Beständen. Maßgebend für die Beurteilung der Virulenz war das Verhalten des Pilzes auf den Knollen. Es zeigte sich, daß *sämtliche* Sorten¹ von den 5 Herkünften stark befallen werden. Es ließen sich jedoch zwischen den einzelnen Sorten geringe Unterschiede feststellen. So zeigte die „Odenwälder Blaue“ in Verbindung mit den von Kultursorten isolierten Stämmen einen Befallstyp, der von dem der meisten übrigen Sorten abwich: Die Fruktifikation des Pilzes ist nicht so üppig, außerdem stellt sich bei dieser Sorte nach relativ kurzer Zeit eine mit nekrotischen Veränderungen parallel gehende Verbräunung des Wirtsgewebes ein, die, wenn auch nicht so ausgeprägt, an das Verhalten der W-Rassen erinnerte, die zu den oben geschilderten Umstimmungsversuchen benutzt worden waren (siehe hierzu Tabelle 1, wo dieser Typus als K_2 bezeichnet ist). In Verbindung mit den S-Stämmen war ebenfalls durchgängig höchste Anfälligkeit festzustellen. Hier zeigten wieder andere Sorten einen von der Norm abweichenden Reaktionstyp. Das Hauptergebnis dieser Prüfungen war

¹ Allerdings fand sich eine resistente Sorte, die, wie sich später herausstellte, aus einer Kreuzung zwischen W- und Kulturrasse hervorgegangen war.

also, daß sowohl der A- wie der S-Stamm sämtliche Kultursorten zu befallen vermögen.

2. Die von den Kultursorten isolierten Herkünfte zeigten auf den mehr oder weniger knollenwiderstandsfähigen Angehörigen des Ef-Stammes und den hieraus in Verbindung mit Kulturformen entstandenen W-Rassen, wenn sie auf Knollen gebracht wurden, klare Virulenzunterschiede. Nachstehende Tabelle möge das näher erläutern. Doch traten, wie die Tabelle zeigt, diese Differenzen nur auf den der W_3 - und der W_2 -Gruppe angehörenden Rassen deutlich in Erscheinung, in Verbindung mit den Rassen höchster Knollenresistenz (W_1) gelangten sie nicht mehr zum Ausdruck.

Tabelle 1. Das Verhalten verschiedener A-Stämme auf den Knollen von Kultur- und W-Rassen.

Bezeichnung des Stammes	Kultursorten		W-Rassen		
	K_1	K_2	W_3	W_2	W_1
A_1	IV	III—IV	III	I—II	I
A_2	IV	III—IV	III	II	I
A_3	IV	IV	III	II	I

Es bedeutet:

IV = Die Knollen werden vollkommen durchwuchert, der Parasit gelangt bei optimaler Temperatur nach wenigen Tagen zu üppiger Fruktifikation, das Wirtsgewebe zeigt erst verhältnismäßig spät deutlich sichtbare nekrotische Veränderungen.

III = Die Knollen werden verhältnismäßig schnell durchwuchert, die Fruktifikation des Parasiten ist gering, schon nach wenigen Tagen zeigen sich die ersten nekrotischen Veränderungen.

II = Der Parasit dringt mehr oder weniger tief in das Knollengewebe ein, sein Wachstum gelangt aber bald zum Stillstand; Fruktifikation fehlend, die besiedelten Zellen sterben schnell ab.

I = Der Parasit vermag nur wenige Zellschichten in das Wirtsgewebe vorzustößen; ohne zur Fruktifikation zu gelangen, geht er, zusammen mit den Wirtszellen, nach kürzester Zeit zu grunde.

Die von den W-Rassen stammenden Herkünfte, die *sämtliche* Formen des W-Rassensortiments mehr oder weniger stark befahlen, zeigten ebenfalls gewisse Virulenzdifferenzen, doch war in keiner Pflanz-Wirtkombination der für die W-Rassen in Verbindung mit dem A-Stamm typische Reaktionsmodus I oder II festzustellen. Es bestehen also keine Aussichten, mit Hilfe des Ef-Stammes zu S-resistenten Kartoffelsorten zu gelangen.

3. Ein anderes Bild erhalten wir, wenn wir das von REDDICK, SCHICK und neuerdings auch von mir zu praktischen Züchtungsversuchen verwendete *Solanum demissum* und

Tabelle 2. Das Verhalten der 4 Biotypengruppen auf dem Dahlemer Testsortiment.

Bezeichnung (Herkunft)	Kartoffel		<i>Sol. demissum</i>	<i>Demissum</i> × <i>Tuberosum</i>	<i>Solanum</i> <i>lycopersicum</i>
	Kultursorten	W-Rassen			
A (Kartoffel)	L: + K: +	L: - K: ±, -	L: -	L: - K: -	L: ± F: +
S (Kartoffel)	L: + K: +	L: + K: +	L: -	L: - K: ±	L: ± F: +
T (Tomate)	L: + K: +	L: - K: ±, -	vacat	vacat	L: + F: +
L (Tomate)	L: + K: +	L: - K: ±, -	vacat	vacat	L: ± F: +

Es bedeutet: L = Laub, K = Knolle, F = Frucht, + = normaler Befall, ± = schwacher Befall, - = kein Befall.

die mit mitteleuropäischen Kultursorten erzielten F_1 -Bastarde mit den beiden Stämmen prüfen. Diese Wildspezies und ihre Kreuzungen mit Kultursorten zeigen ausnahmslos sowohl dem A- wie dem S-Stamm gegenüber höchste Laubresistenz¹.

In F_2 spalten wieder die beiden Elterntypen heraus, daneben fallen auch A-resistente aber S-anfällige Typen an. Die andere Kombination (A-widerstandsfähig, aber S-anfällig) ist ebenfalls möglich. Allerdings ist bislang das Verhalten der beiden *Phytophthora*-Stämme nur auf dem Laub der F_2 -Familie geprüft worden. Es bleibt abzuwarten, welches Bild sich darbietet, wenn wir das Ergebnis der Knolleninfektionen in den Händen haben.

Über das Verhalten anderer *Solanum*-arten aus der Sectio „*Tuberarium*“, worüber an der Biologischen Reichsanstalt gearbeitet wird, sind die Untersuchungen noch im Gange.

Bald nach dem Bekanntwerden des Streckenthiner Falles tauchte die Frage auf, ob nicht etwa bei der Tomate, die ja bekanntlich auch von dem Krautfäuleerreger befallen wird, ähnliche Verhältnisse wie bei der Kartoffel vorliegen. Es zeigte sich, daß auch hier mindestens zwei Biotypen vorkommen, von denen der eine (T-Stamm) eine vollkommen neue Form darstellt. Auf dem Kulturkartoffel- und dem W-Rassensortiment verhält sich dieser, was sein Verhalten auf den Knollen anbelangt, nicht anders wie der A-Stamm. Dagegen verfügt er

bei der Tomate, und zwar bei *sämtlichen* bis jetzt geprüften Sorten über eine bedeutend höhere Aggressivität als die beiden von der Kartoffel isolierten Stämme. Der zweite von der Tomate isolierte Stamm (vorläufig als L-Stamm bezeichnet) entfaltet, wenn er auf Tomatenlaub übertragen wird, eine bedeutend geringere Aggressivität. Da er dies mit dem A-Stamm gemein hat, andererseits aber nicht die W-Rassen anzugreifen vermag, vermuten wir, daß er mit diesem identisch ist¹.

Die bisher gewonnenen Ergebnisse seien noch einmal in der obigen Tabelle 2 zusammengefaßt. Wie aus ihr zu ersehen, setzt sich die Spezies *Phytophthora infestans* aus mindestens 3 verschiedenen Biotypen, besser gesagt Biotypengruppen zusammen, die nicht etwa durch Übergänge miteinander verbunden, sondern scharf voneinander getrennt sind. Gemeinsam haben alle, daß sie auf der Kulturkartoffel zur Fruktifikation gelangen. Eine Differenzierung zeigt sich erst, wenn wir sie mit den W-Rassen und der Tomate zusammenbringen. Außerdem lehrt aber auch der Vergleich der S- und T-Stämme, daß bei *Phytophthora infestans* eine Überschneidung der biologischen Spezialisierung vorliegt, wie wir sie von den Uredineen und anderen eng spezialisierten Parasiten her kennen.

Eine naheliegende Frage ist nun die, ob mit der biologischen Spezialisierung irgendwelche morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Stämmen parallel gehen. Wie schon früher dargetan, ließen sich zwischen den 1926 und 1927 untersuchten Stämmen, die sämtlich zur A-Gruppe gehören, Unterschiede in der Sporangienengröße nachweisen. Eine überschlägliche Untersuchung der inzwischen aufgefundenen S-Stämme zeigte jedoch, daß sich bei diesen die Variabilität der Sporangien innerhalb des Variationsbereiches der A-Gruppe bewegt. Dagegen

¹ Unterschiede im Verhalten der bis jetzt eingehender untersuchten *Demissum*-Varietäten waren nicht festzustellen. Allerdings habe ich vor Jahren ein *Demissum* in den Händen gehabt, das A-anfällig war; diese Beobachtung wäre noch einmal nachzuprüfen. Interessant ist das Verhalten der Knollen bei den Bastarden: Während wir in Verbindung mit dem A-Stamm höchste Resistenz feststellen können, erhalten wir, wenn wir mit dem S-Stamm impfen, nur den Reaktionstyp, der für die W₃-Rassen in Verbindung mit dem A-Stamm charakteristisch ist (III).

¹ Eingehender wird hierüber Herr Diplombotaniker RÖDER, Berlin-Dahlem, in einer eigenen Arbeit berichten.

ergeben sich bei den bisher genauer untersuchten Stämmen deutliche Unterschiede in bezug auf die Luftmycelentwicklung und die Menge der pro Flächeneinheit entwickelten Sporangien, wenn wir die Stämme auf Kultursorten zur Entwicklung bringen: Bei der A-Gruppe ist die Sporangienentwicklung reichlicher als bei der S-Gruppe; bezüglich der Luftmycelentwicklung liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt.

Untersuchungen, die darauf abzielten, in

thiner Falles lag es nahe, die geographische Verbreitung des S-Stammes in Deutschland klarzulegen. Es wurden daher im vergangenen Jahre zahlreiche Phytophthoraherkünfte, die aus den verschiedensten Gegenden des Reiches stammten, mit Hilfe unseres Testsortimentes auf ihre biologische Spezialisierung geprüft. Bis jetzt sind über 450 Herkünfte untersucht worden¹. Das Ergebnis dieser Untersuchungen veranschaulicht die untenstehende Übersichtskarte.

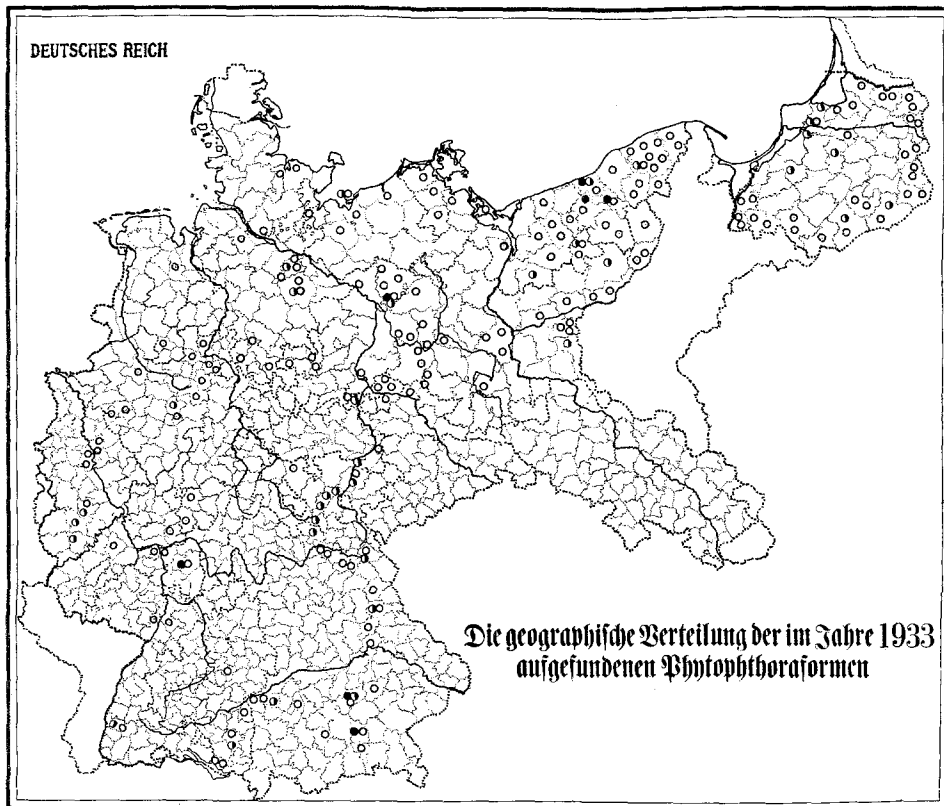


Abb. 1. Geographische Verbreitung der Phytophthoraformen.

Deutschland von der Kartoffel noch weitere biologische Rassen des Pilzes zu isolieren, führten bei uns zu keinem positiven Ergebnis. Wohl waren geringe Unterschiede in der Aggressivität beim Vergleich der einzelnen Herkünfte in Verbindung mit den W-Rassen festzustellen. Da sie aber Gleichsinnigkeit auf den W-Rassen zeigten, können wir nur von graduellen Unterschieden, jedoch nicht von neuen, scharf von der A- bzw. S-Gruppe geschiedenen Rassen sprechen¹.

Bald nach dem Bekanntwerden des Strecken-

¹ Allerdings hat SCHICK einen Stamm isoliert, der weder mit dem A- noch mit dem S-Stamm identisch zu sein scheint und den er uns anlässlich der Tagung in Müncheberg demonstrierte.

Wenn auch nicht alle Gebiete Deutschlands gleichmäßig erfaßt worden sind, so geht doch deutlich aus der Übersichtskarte hervor, daß der A-Typus, in der Karte mit ○ bzw. ● gekennzeichnet, bei weitem dominiert und in Mitteleuropa ein offenbar vollkommen geschlossenes Verbreitungsgebiet innehat. Wiederum ergab sich bei diesen Untersuchungen, daß der A-Typus nicht vollkommen einheitlich ist. Die Fundorte von denjenigen Stämmen, die auf den Knollen der W₂- und W₃-Rassen eine relativ hohe Aggressivität entwickelten, sind in die

¹ Leider konnten in diesem Jahre die Arbeiten nicht weitergeführt werden, da heuer die Krautfäule in Deutschland nur ganz sporadisch auftrat.

Karte mit ○ eingezeichnet worden. (Gleichwohl sind diese Stämme nicht imstande, das Laub der W-Rassen anzugreifen)¹.

In diesem geschlossenen Verbreitungsgebiet des A-Stammes liegen die mit ● gekennzeichneten Herde des S-Stammes eingebettet. Bis jetzt wurden als „S-verseucht“ folgende Orte befunden:

1. Streckenthin, Pommern (Saatzuchtwirtschaft v. Kameke).
2. Hufenberg, Pommern (Saatzuchtwirtschaft Raddatz).
3. Muhlendorf b. Labes, Pommern (Ragis-Gesellschaft).
4. Mechow, Ostprignitz (Außenstelle der Biologischen Reichsanstalt).
5. Freising (Bayerische Landeszuchtanstalt).
6. Osterseeon, Bayern (Vermehrungsstelle der Bayer. Landessaatzuchtanstalt).
7. Gr.-Bieberau, Odenwald (Saatzuchtwirtschaft Gebr. Böhm).

Die unter 1, 4 und 5 genannten Orte waren schon im Jahre 1932 als verseucht bekannt (2, 3, 4). Die übrigen sind 1933 neu hinzugekommen. *Kennzeichnend für die Lage ist aber, daß der S-Stamm nur dort gefunden wurde, wo man schon seit längerer Zeit W-Rassen angebaut hatte. Dort, wo noch keine W-Rassen hingekommen waren, konnte auch nicht der S-Stamm ermittelt werden.* Hieraus erklärt sich auch, warum wir im Jahre 1926/27 keinen S-Stamm gefaßt haben. Denn damals waren wir, weil von einem stärkeren Befall der W-Rassen noch nichts bekannt geworden war, darauf angewiesen, von *Kultursorten* unsere Pilzherkünfte zu isolieren.

In Freising unternahm ich den Versuch, das Verbreitungsgebiet, das sich dort der S-Stamm erobert hatte, genauer abzustecken. Zu unserer Überraschung stellten wir fest, daß nicht nur die Felder der dortigen Saatzuchtanstalt, sondern auch die weitere Umgebung (bis auf 5—7 km Entfernung) mit dem S-Stamm verseucht war. Der S-Stamm hatte also auf Kultursortenbestände übergreifen, in deren unmittelbarer Nähe niemals W-Rassen angebaut worden waren. Hieraus folgt, daß, wenn einmal ein neuer Seuchenherd des S-Stammes entstanden ist, seine weitere Verbreitung nicht an die Gegenwart von W-Rassen gebunden ist. Wie diese zunächst seltsam anmutende Tatsache zu erklären ist, muß vorerst noch offen bleiben.

¹ Ob später, wenn das Testsortiment einen weiteren Ausbau unter Einbeziehung der Aufspaltungen aus den *Demissum* × *Tuberosum*-Kreuzungen erfahren hat, nicht doch eine Differenzierung möglich ist, bleibe vorerst dahingestellt

Wie liegen die Verhältnisse außerhalb des deutschen Anbaugesbietes? REDDICK, der in Nordamerika mit *Demissum* × *Tuberosum*-Kreuzungen gearbeitet hat, konnte bei den geprüften Phytophthoraherkünften (von der Kartoffel isoliert) keine Differenzierung in biologische Rassen nachweisen. Ich hatte den Vorzug, einen Teil seiner Züchtungen auf ihr Verhalten gegenüber dem A- und S-Stamm nachprüfen zu können. Die übersandten Zuchtsorten erwiesen sich bei der Prüfung mit dem A-Stamm ausnahmslos als widerstandsfähig. Benutzte man jedoch den S-Stamm, so kam bei einigen Sorten Befall zustande. Hieraus ist zu schließen, daß die von REDDICK geprüften Rassen des Erregers *nicht* mit dem S-Stamm identisch sind; dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß sie zur A-Gruppe gehören. Nebenbei sei erwähnt, daß REDDICK auch bei der Tomate keine biologische Spezialisierung des Erregers feststellen konnte. Sonach scheint in Nordamerika wie in Mitteleuropa der A-Stamm das Feld zu beherrschen.

Für Holland kann man das Gleiche annehmen, da die bis jetzt bei uns geprüften holländischen Phytophthorastämme sich ohne Ausnahme als zur A-Gruppe gehörig erwiesen haben. In England und Japan scheinen die Verhältnisse ähnlich gelagert zu sein, so daß wir wohl mit Recht annehmen dürfen, daß überall, wo die Kartoffelkrautfäule vorkommt, der A-Stamm dominiert.

Zum Schluß sei noch die wichtige Frage erörtert, wie wir uns überhaupt das scheinbar plötzliche Hervortreten des S-Stammes erklären sollen. Zunächst drängt sich die Annahme auf, daß der S-Stamm der Mutation eines A-Stammes seine Entstehung verdankt. Diese Annahme können wir selbstverständlich machen, ungeachtet dessen, ob es uns einmal gelingt, die Mutation A→S unter genau kontrollierten Bedingungen nachzuweisen. Es fragt sich nur — und das ist das Entscheidende für den praktischen Züchter —, ob solche Mutationen nicht öfter, als man gemeinhin anzunehmen geneigt ist, eintreten und ob hierbei nicht die resistenten Rassen eine maßgebende Rolle als „Induktoren“ spielen. Dann hätte man damit zu rechnen, daß jedem Fortschritt in der Züchtung auf Phytophthoraresistenz die Entstehung eines neuen Biotypen auf dem Fuß folgt, der den mühselig errungenen Erfolg wieder zunichte macht.

Obwohl die letztere Möglichkeit im Hinblick auf die Untersuchungen von JOLLOS, die einen Einfluß der Umweltfaktoren auf die Mutationsrichtung wahrscheinlich gemacht haben, nicht völlig von der Hand zu weisen ist, neige ich zur

Zeit, zumal nach den bisherigen Erfahrungen die „Mutationsbereitschaft“ des A-Stammes gering sein muß, zu der folgenden Auffassung: *Der S-Stamm ist ziemlich gleichmäßig über ganz Deutschland verstreut. Die bis jetzt bekannt gewordenen Fundorte sind ganz selbständige Seuchenherde des S-Stammes, die völlig unabhängig voneinander entstanden sind. Daß der neue Stamm noch nicht von Kultursorten, in größerer Entfernung von W-Rassenbeständen, isoliert werden konnte, beruht darauf, daß er in nur ganz geringer Zahl vertreten ist. Solange nur anfällige Kultursorten angebaut werden, erhält sich das gegebene Mengenverhältnis zwischen den beiden Stämmen; hiermit ist aber auch die Aussicht gering, ihn einmal in Gegenden zu fassen, wo nur die gewöhnlichen Kultursorten angebaut werden. Das Mengenverhältnis ändert sich aber, wenn der S-Stamm auf W-Rassen trifft. Dann kann sich dieser ausbreiten, ohne daß ihm das Feld von dem A-Stamm streitig gemacht wird. Schließlich reichert er sich derartig an, daß der Verseuchungsgrad eines W-Rassenbestandes hinter dem eines gewöhnlichen Kartoffelbestandes, auf dem nur der A-Stamm vorkommt, nicht nachsteht. Das scheinbar plötzliche Auftreten des S-Stammes wäre hiernach als eine reine Selektionswirkung seitens des Wirtes aufzufassen.*

Was ergibt sich nun aus diesen Darlegungen für die Praxis? Zunächst das eine: Die W-Rassen stellen keine Dauerlösung dar. Ein Weg, auf dem wir vielleicht weiter kommen, steht uns, worauf SCHICK als erster hingewiesen hat, in der Spezieskreuzung *Solanum demissum* × *S. tuberosum* offen. Ob noch andere Ausgangsformen für den praktischen Züchter in Frage kommen, wird die Zukunft lehren.

Voraussetzung für jede weitere züchterische Arbeit ist aber, daß wir unsere Kenntnisse über die biologische Spezialisierung des Krautfäuleerregers noch weiterhin vertiefen. In erster Reihe müssen wir unsere Jagd nach neuen

Rassen fortsetzen, um nach Möglichkeit alles zu erfassen, was zum Biotypenbestand des Krautfäuleerregers gehört. Dies ist aber nur möglich, wenn wir ein „Fangsortiment“ in den Händen haben, mit Hilfe dessen wir alle Biotypen „heraus-sieben“ können, die vielleicht noch in Mitteleuropa vertreten sind. Daß sich diese „Biotypenjagd“ über möglichst alle wichtigeren Kartoffelanbaugebiete Mitteleuropas erstrecken müßte, leuchtet ohne weiteres ein. Eine weitere wichtige Aufgabe ist, die Mutabilität der bisher bekanntgewordenen Rassen noch eingehender zu untersuchen. Wir sehen also: Es harren nicht nur für die „reine“ Züchtungswissenschaft, sondern auch für die Phytopathologie noch zahlreiche und langwierige Aufgaben, deren Lösung die Voraussetzung für die endgültige Erreichung des vor 12 Jahren gesteckten Zieles ist. Doch können wir mit Genugtuung feststellen, daß wir inzwischen ein bedeutendes Stück in der Beurteilung des ganzen Problems weiter gekommen sind. Wir kennen jetzt den Gegner und kennen auch die Methoden, mit denen wir ihm zu Leibe rücken können. Und vielleicht gilt auch für den Kartoffelzüchter, der die Züchtung einer „vollkommen“ krautfäule-resistenten Kartoffelsorte anstrebt, das Wort: Wer immer strebend sich bemüht, den können wir erlösen.

Literatur.

1. MÜLLER, K. O.: Variabilitätsstudien bei *Phytophthora infestans* unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem Vorkommen „biologischer Rassen“. Arb. biol. Reichsanst. Land- u. Forstw. 16, 198—211 (1928).
2. SCHICK, R.: Über das Verhalten von *Solanum demissum*, *Solanum tuberosum* und ihren Bastarden gegenüber verschiedenen Herkünften von *Phytophthora infestans*. Züchter 4, 233—237 (1932).
3. MÜLLER, K. O.: Bemerkungen zur Frage der „biologischen Spezialisierung“ von *Phytophthora infestans*. Angew. Bot. 15, 84—96 (1932).
4. KATTERMANN, G., u. H. WENK: Ein neuer Phytophthorabiotyp auch in Bayern? Züchter 5, 129—132 (1933).

(Aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, und dem Kaiser Wilhelm-Institut für Züchtungsforschung in Müncheberg, Mark.)

Über Degenerationserscheinungen bei *Phytophthora infestans*¹.

Von **Hans Orth** und **Heinz Lehmann**.

Bei Untersuchungen über den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Vita-

¹ Diese Arbeit wurde angefertigt mit Unterstützung der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft, der Wissenschaftlichen Akademikerhilfe der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft sowie durch Mithilfe der Reichsanstalt für Arbeitsvermittlung und Arbeitslosenversicherung.

lität der Phytophthorasporangien, die an der Biologischen Reichsanstalt durchgeführt werden, war aufgefallen, daß bei Kulturen, die seit Jahren nur auf Knollen gehalten worden waren, trotz gleichbleibender Anzuchtbedingungen (in konstanter Temperatur von 19°C und 100% relativer Luftfeuchtigkeit) in den einzelnen