

- Cold Spring Harbor Symp. Bnd. 16, 13 (1951). — 15. McCLINTOCK, B.: Mutation in Maize. Annual Rep. o. Dep. of Genetics 1955/56, 323. — 16. MECHTELKE, F. u. H. STUBBE: Studien an mutablen Genen. Z. Vererbungslehre 86, 224 (1954/55). — 17. PHILP u. HUSKINS: The cytology of *Matthiola incana* especially in relation to the inheritance of double flower. Journ. Genetics 24, 359 (1931). — 18. REIMANN-PHILIPP, R.: Genetische Untersuchungen an den Tetraden einer höheren Pflanze (*Salpiglossis variabilis*). Z. Vererbungslehre 87, 187 (1955). — 19. RENNERT, O.: Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und somatische Konversion im Erbgang des *cruciata*-Merkmals der Oenotheren. Z. Vererbungslehre 74, 91 (1937). — 20. RHOADES: Effect of the Dt gene on mutability of the a_1 -allele in maize. Genetics 23, 377 (1938). — 21. SAUNDERS, E.: Further experiments in the inheritance of doubleness and other characters in stocks. Journ. Genetics 1, 303 (1911). — 22. SINOTT, DUNN, DOBZHANSKY: Principles of Genetics. New York, Toronto, London 1950. — 23. SPENCER, J. L., W. R. SINGLETON, A. F. BLAKESLEE: Induced Pollen Lethals from seeds of *Datura stramonium* treated with thermal Neutrons. Proc. Nat. Acad. Sciences 39, 288 (1953). — 24. SPENCER, J. L., A. F. BLAKESLEE: Induced Pollen Lethals from seeds of *Datura stramonium* exposed to Radiation from a nuclear detonation. Proc. Nat. Acad. Sciences 40, 441 (1954). — 25. STADLER, L. J.: On the genetic nature of induced mutations in plants. II. A haplo-viable deficiency in maize. Univ. Mo. Res. Bull. 204, 3—29 (1933) zitiert nach: Herbert Parkes Riley: Introduction to Genetics and Cytogenetics. New York. 26. WADDINGTON, C. H.: Pollen germination in stocks and the possibility of applying a lethal factor hypothesis to the interpretation to their breeding. Journ. Genetics 21, 193 (1929). — 27. WESTERGAARD, M.: On the satellites in the eversporting *Matthiola* races C. r. Trav. Labor. Carlsberg, 21, 195 (1936). — 28. WESTERGAARD, M.: Über den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung bei *Melandrium album*. Naturwissensch. 40, 253 (1953). — 29. WINGE, Ö., C. ROBERTS: Causes of deviations from 2:2 segregations in the tetrads of monohybrid yeasts. C. r. Trav. Labor. Carlsberg, Ser. Physiol. 25, 285 (1954). — 30. WINKLER, H.: Die Konversion der Gene. Jena (1930).

Aus dem Institut für Acker- und Pflanzenbau Müncheberg/Mark der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Beitrag zur Züchtung mehлтаuresistenter Stachelbeeren

I. Untersuchungen über die Vererbung der Resistenz und die Anwendungsmöglichkeiten der Frühselektion

Von MECHTILD BRAUNS

Mit 7 Abbildungen

Einleitung

Seit Beginn der zwanziger Jahre steht in der Stachelbeerzüchtung die Schaffung mehлтаuresistenter Formen im Vordergrund. Nachdem der aus Nordamerika um die Jahrhundertwende eingeschleppte amerikanische Stachelbeermehltau (*Sphaerotheca mors uvae* (SCHW.) BERK.) alle Sorten des umfangreichen europäischen Sortimentes befallen hatte, begann ERWIN BAUR (3) als erster, mehлтаuresistente amerikanische *Ribes*-Wildarten in europäische Kultursorten einzukreuzen. Auf seine Anregung führte LORENZ (9) diese Arbeiten weiter, und mit dessen Ergebnissen wurde schließlich die von GRUBER (7) geleitete Züchtung in Müncheberg aufgebaut.

BAUR hatte anhand seiner ersten Kreuzungserfahrungen schon darauf hingewiesen, daß es zur Erzielung erwünschter Typen notwendig sein würde, die Kreuzungen in großem Umfange durchzuführen und F_3 - bis F_4 -Generationen heranzuziehen. So fanden sich brauchbare Pflanzen mit der Fruchtgröße der Kultur- eltern erst nach Rückkreuzung mehлтаuresistenter F_2 -Pflanzen mit einer Kultursorte. Aus dieser „ F_3 “-Generation ist der mehлтаuresistente Sämling, der als „Perle der Mark“ in das Sortiment aufgenommen wurde, ausgelesen worden.¹⁾

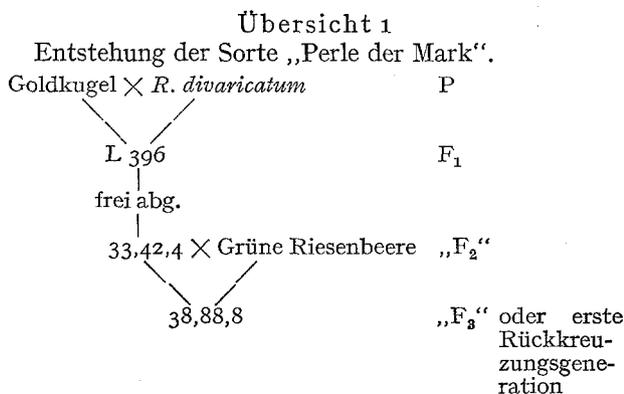
Es erschien jedoch wünschenswert, ein ganzes Sortiment mehлтаuresistenter Stachelbeeren zu züchten, denn die Einkreuzung der amerikanischen Wildarten brachte nicht nur die Mehлтаuresistenz mit sich, sondern eine Reihe anderer Merkmale erhielt gleichzeitig neuartige Ausprägung. Hier ist in erster Linie der Geschmack der Früchte hervorzuheben, der kräftiger

und aromatischer ist, als wir es von unseren Stachelbeersorten kennen. Die besondere Zartschaligkeit der Früchte wirkt sich ebenfalls günstig auf den Geschmack aus. Weiterhin sind die Sträucher meist starkwachsend und bringen sehr hohe Erträge; ungünstig ist allerdings die Erschwerung der Pflückarbeit durch kräftige Bewehrung. Soweit jetzt schon übersehen werden kann, läßt sich diese Eigenschaft durch Züchtung beheben, denn es treten in der Nachkommenschaft auch stachelarme Typen auf. Als besonders günstig ist die häufig auftretende hohe Widerstandsfähigkeit gegen die Blattfallkrankheit (*Pseudopeziza ribis* KLEB.) anzusehen. Aus diesen Erwägungen heraus wurden 1954 in größerem Umfang diallele Kreuzungen resistenter Klone mit einigen Kultursorten vorgenommen. Im folgenden soll über Methodik und Problematik der Frühselektion und die Vererbung der Mehлтаuresistenz berichtet werden.

1. Material

Als mehлтаuresistente Eltern wurden 4 der besten Klone, die aus 1938 durchgeführten Kreuzungen selektiert wurden, ausgewählt:

- | | |
|-----------------------------|--|
| 38,63,3 | = Keepsake × (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i>) L 396 frei abg. 33,42,4 |
| 38,88,8
(Perle der Mark) | = (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i>) L 396 frei abg. 33,42,4 × Grüne Riesenbeere |
| 38,90,1 | = (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i>) L 396 frei abg. 33,42,4 × Monstreuse |
| 38,92,3 | (Goldkugel × <i>R. divaricatum</i>) L 396 frei abg. 33,42,4 × Weiße Volltragende |



Die zur Kreuzung verwendeten Kultursorten waren:

Lady Delamere
Hönings Früheste
Rote Triumphbeere
Rote Preisbeere

Die Übersicht über die Vererbungsverhältnisse (Tab. 1) gibt zugleich Auskunft über die Anordnung der Kreuzungspartner und den Umfang der Nachkommenchaften.

2. Methodik der Frühselektion

Um den Arbeitsaufwand zu verringern, ist es günstig, wenn möglichst frühzeitig alle anfälligen Pflanzen aus dem weiteren Bearbeitungsgang ausgeschaltet werden können. Dies ist mit Hilfe der von BAUER (1) beschriebenen künstlichen Masseninfektionsmethode möglich, die von uns übernommen wurde. Genügende Mengen infektiöser Sporenmateriale wurden durch die laufende Aussaat von *Ribes alpinum* und Infektion der jungen Pflanzen bereitgestellt, auf denen der Pilz sich üppig entwickelte.

Die jungen Pflanzen wurden nach Entwicklung von 4–5 Blättern der ersten Mehltauinfektion unterzogen. Hierfür wurden junge, reichlich fruktifizierende Befallsstellen mit einem kräftigen Wasserstrahl abgewaschen und die so erhaltene Sporenaufschwemmung auf die zu infizierenden Pflanzen aufgesprüht. Diese mußten abtrocknen, bevor sie in Infektionskabinen mit 96–98% Luftfeuchtigkeit gebracht wurden, damit die Sporen mit der Blattoberfläche in direkte Berührung kamen (BAUER 1). Ein 36stündiger Aufenthalt in hoher Luftfeuchtigkeit genügte zum Zustandekommen der Infektion.

Die Einhaltung optimaler Entwicklungsbedingungen für Myzel und Konidienbildung ist wichtig, um nach dem Haften der Infektion dem Pilz auch auf schwachanfälligen Pflanzen eine makroskopisch sichtbar werdende Entwicklung zu ermöglichen. BAUER (1) gibt an, daß Ausbreitung und Sporulation des Pilzes bei 80–95% relativer Luftfeuchtigkeit optimal verlaufen. Dagegen fand HAMMARLUND (8) bei *Sphaerotheca pannosa* eine höhere Anzahl gebildeter Konidien und eine höhere Keimungsenergie der Sporen, wenn der Pilz in trockener Luft gehalten wurde. Auf die abweichenden ökologischen Ansprüche der Erysiphaceen für die Reproduktion des Erregers einerseits und die Infektion neuer Wirte andererseits weist GÄUMANN (5) hin. So ist im Freiland mit Mehltau epidemien auch erst zu rechnen, wenn tagsüber trockenes, warmes Wetter herrscht und nachts durch starke Tau- oder Nebelbildung günstige Infektionsbedingungen auftreten.

Um zu prüfen, ob *Sphaerotheca mors uvae* vom allgemeinen Verhalten der Mehltaupilze abweicht, wurden mit Mehltau infizierte *Ribes aureum*-Pflanzen 17 Tage bei unterschiedlicher Luftfeuchtigkeit im Gewächshaus gehalten. Über das Ergebnis gibt Übersicht 2 Auskunft. Es zeigte sich, daß die normalerweise im Gewächshaus herrschende Luftfeuchtigkeit das vitalste Pilzwachstum ermöglichte.

Übersicht 2

Pilzentwicklung bei unterschiedlicher Luftfeuchtigkeit.

Behandlung	Pilzentwicklung
1. Pflanzen unter Infektionsglocken gehalten, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt waren = 98% relative Luftfeuchtigkeit	Nach 10 Tagen z. T. recht gute Pilzentwicklung, dann aber Rückgang; nach 17 Tagen keine Sporenbildung mehr
2. Pflanzen unter Infektionsglocken gehalten, um die außen eine Filtrierpapiermanschette gelegt war, um gleiche Lichtverhältnisse wie bei 1. zu schaffen = 90% r. L.	Die Ausdehnung des Myzels wie bei 1, aber länger anhaltende Sporenbildung
3. Um die Pflanzen lediglich eine Filtrierpapiermanschette gelegt. Je nach Witterung 60–90% r. L.	Kräftige Entwicklung des Myzels, auch nach 17 Tagen noch Sporenbildung auf alten Befallsstellen.

Des weiteren ist die verabreichte Lichtintensität zu beachten, da sie die Entwicklung von Mehltaupilzen wesentlich beeinflusst. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von VOLK (14) stellten wir fest, daß diffuses Licht die Ausdehnung des Myzels fördert, während im Sonnenlicht die Befallsstellen kompakter aber kleiner sind.

Die infizierten Pflanzen wurden daher trocken und luftig in einem leicht schattierten Gewächshaus gehalten. Ca. 3 Wochen nach der Infektion wurden alle befallenen Pflanzen entfernt und die übriggebliebenen im Laufe des Sommers noch 2mal infiziert. Der Rest wurde im Freiland aufgepflanzt.

3. Ergebnis und Diskussion über die Vererbung der Mehltauresistenz

In den Befallsbildern zeigte sich nach künstlicher Infektion ein kontinuierlicher Übergang von stark anfälligen zu resistenten Pflanzen. Die Anfälligkeit für Mehltau war also in der Art einer Häufigkeitsverteilung unterschiedlich stark ausgeprägt, so daß die größte Häufigkeit bei den mittelstark anfälligen Typen lag. Stark anfällige Pflanzen waren schnell völlig mit Mehltau überzogen, während weniger anfällige auf Blättern und Stengelteilen nur lokalisierte Befallsstellen zeigten. Eine Einordnung in bestimmte Befallsklassen war jedoch schwer möglich, da der Mehltaubefall in erster Linie vom Entwicklungszustand der Pflanzen abhängt und letzterer je nach Wüchsigkeit differierte. Eine Bonitierung des Befallsgrades erschien uns daher zu unsicher, und wir entfernten alle Pflanzen als „anfällig“, die befallen waren.

Im Spätsommer 1956 trat ein schwacher Mehltaubefall spontan auf einem Teil der im Freiland aufgepflanzten als „resistent“ ausgelesenen Sträucher auf, die nun nachträglich als „anfällig“ entfernt wurden. Der Umfang ist aus Tab. 1 ersichtlich. Das Auftreten dieses Spontanbefalles möchte ich weniger auf das Vor-

Tabelle 1. Anteil resistenter Pflanzen in der Nachkommenschaft von Kreuzungen mehlttauresistenter Stachelbeerklone mit Kultursorten.

Kreuzung	Pflanzen insgesamt	bei der Frühselektion befallen	1936 spontan befallen	insgesamt befallen	resistent	% resistent
38,90,1 × Rote Triumphbeere	580	558	21	579	1	0,17
Rote Triumphbeere × 38,90,1	174	167	6	173	1	0,57
gesamt:	754	725	27	752	2	0,26
38,90,1 × Lady Delamere	493	475	11	486	7	1,42
Lady Delamere × 38,90,1	1125	1023	85	1108	17	1,51
gesamt:	1618	1498	96	1594	24	1,48
38,90,1 × Rote Preisbeere	412	358	53	413	1	0,24
Rote Preisbeere × 39,90,1	121	110	11	121	—	0,00
gesamt:	533	468	64	534	1	0,19
38,90,1 × Hönings Früheste	1497	1337	137	1474	23	1,54
Hönings Früheste × 38,90,1	479	428	37	465	14	2,92
gesamt:	1976	1765	174	1939	37	1,87
38,63,3 × Rote Triumphbeere	20	18	—	18	2	10,00
Rote Triumphbeere × 38,63,3	194	167	8	175	19	9,80
gesamt:	214	185	8	193	21	9,80
Lady Delamere × 38,63,3	436	352	22	374	62	14,2
Rote Preisbeere × 38,63,3	44	37	1	38	6	13,6
38,63,3 × Hönings Früheste	52	40	5	45	7	13,45
Hönings Früheste × 38,63,3	263	216	17	233	30	11,4
gesamt:	315	256	22	278	37	11,8
38,92,3 × Rote Triumphbeere	31	28	—	28	3	9,70
Rote Triumphbeere × 38,92,3	217	193	3	196	21	9,66
gesamt:	248	221	3	224	24	9,67
38,92,3 × Lady Delamere	128	82	11	93	35	27,4
Lady Delamere × 38,92,3	563	402	36	438	125	22,2
gesamt:	691	484	47	531	160	23,1
38,92,3 × Rote Preisbeere	37	30	—	30	7	18,90
Rote Preisbeere × 38,92,3	203	183	—	183	20	9,85
gesamt:	240	213	—	213	27	11,2
38,92,3 × Hönings Früheste	98	59	19	78	20	20,4
Hönings Früheste × 38,92,3	260	175	37	212	48	18,5
gesamt:	358	234	56	290	68	19,0
38,88,8 × Rote Triumphb.	38	28	—	28	10	26,3
Rote Triumphb. × 38,88,8	133	100	13	113	20	15,0
gesamt:	171	128	13	141	30	17,5

Fortsetzung: Tabelle 1

Kreuzung	Pflanzen insgesamt	bei der Frühselektion befallen	1936 spontan befallen	insgesamt befallen	resistent	% resistent
38,88,8 × Lady Delamere	664	434	27	461	203	30,3
Rote Preisbeere × 38,88,8	75	64	3	67	8	10,7
38,88,8 × Hönings Früheste	91	48	25	73	18	19,8
Hönings Früheste × 38,88,8	428	325	24	349	79	18,5
gesamt:	519	373	49	422	97	18,8

handensein physiologisch spezialisierter Mehltauformen zurückführen, als auf eine zu dieser Jahreszeit geringere Widerstandsfähigkeit gegenüber der Krankheit. Das verstärkte Auftreten von Mehltau gegen Ende der Vegetationsperiode ist allgemein bekannt, und NEGER (10) konnte nachweisen, daß diese Erscheinung mit einem Nachlassen der Abwehrreaktion zusammenhängt.

Ein erster Überblick über das Infektionsergebnis zeigt, daß keine einfachen Vererbungsverhältnisse vorliegen. Sowohl die mehlttauresistenten Klone als auch die zur Kreuzung verwendeten Sorten weisen unterschiedliche genetische Veranlagung auf. Es ist zunächst nur möglich, bestimmte Tendenzen für den Erbwert einzelner Sorten und Klone abzulesen. So ist der geringe Anteil resistenter Pflanzen in der Nachkommenschaft von Kreuzungen mit dem Klon 38,90,1 auffällig. Die Sorten Lady Delamere und Hönings Früheste scheinen Anlagen für Mehlttauresistenz zu besitzen, denn sie zeigen sich der Roten Triumphbeere und der Roten Preisbeere überlegen.

Beim Vergleich mit den älteren Literaturangaben (3, 9) ist jedoch der hohe Anteil resistenter Sämlinge bei dem größten Teil der Kreuzungen erstaunlich. LORENZ erhielt nach Kreuzung von *Ribes divaricatum* mit „Goldkugel“ in der F₁ nur anfällige Pflanzen und nach freier Abblüte dieser F₁ fanden sich in der Nachkommenschaft (F₂) unter ca. 60 anfälligen 1 resistente Pflanze. Er vermutete deshalb, daß die Mehlttauresistenz trifaktoriell bedingt ist und rezessiv vererbt wird. Resistente Typen konnten danach nur rezessive Allele besitzen.

Die hier nun gewonnenen Ergebnisse sind aber auf diese Art nicht mehr erklärbar. Der gleitende Übergang von resistenten zu anfälligen Pflanzen und die mannigfaltigen Aufspaltungsverhältnisse in unseren Kreuzungen deuten darauf hin, daß mehrere gleichsinnig wirkende Faktoren sich additiv ergänzen und beim Erreichen einer bestimmten Quantität Resistenz auszulösen vermögen. Dabei wird dem Faktor für „Anfälligkeit“ eine gewisse Prävalenz zukommen, da Anfälligkeit stets überwiegt. Der Faktor für Anfälligkeit soll nachfolgend mit „R“, für Resistenz mit „r“ bezeichnet werden.

Nach Kreuzung des Klones 38,90,1 mit den Sorten Lady Delamere und Hönings Früheste finden wir ungefähr das Spaltungsverhältnis von 63:1 = 1,56% resistente Pflanzen wieder, so daß es wohl am richtigsten ist, weiterhin mit trifaktorieller Vererbung zu

rechnen. Resistente Pflanzen werden wahrscheinlich folgende genetische Strukturen besitzen:

$$\begin{array}{l} r_1 r_1 r_2 r_2 r_3 r_3 \\ R_1 R_1 R_2 R_2 R_3 R_3 \\ R_1 R_1 R_2 R_2 r_3 r_3 \\ R_1 R_1 R_2 r_2 r_2 R_3 R_3 \\ R_1 R_1 R_2 r_2 r_2 r_3 r_3 \\ R_1 R_1 r_2 r_2 r_3 r_3 \end{array}$$

wobei die Stellung des prävalierenden Allels für Anfälligkeit in jeder möglichen Weise variieren kann. Es ist weiterhin anzunehmen, daß die Faktoren r_1 , r_2 und r_3 unterschiedliche Resistenzkraft besitzen bzw. in Kombination mit R_1 -, R_2 - und R_3 -Allelen sich unterschiedliche Wirkungen ergeben. Somit würde das andersartige Verhalten einiger Sorten nach Kreuzung mit den Klonen verständlich werden und die mannigfaltigsten Aufspaltungen erklärbar sein. Deutungsversuche an Hand der mit Fehlern behafteten Zahlen könnten jedoch nur Möglichkeiten aufzeigen, würden aber kaum den wirklichen Sachverhalt treffen. Für die Kreuzung Klon 38,88,8 \times Lady Delamere mit dem relativ einfachen Aufspaltungsverhältnis von 44:20 soll Übersicht 3 eine mögliche Genkombination zeigen.

Übersicht 3

Mögliche Genkombination in der Kreuzung Klon 38,88,8 \times Lady Delamere.

$R_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$ resistent	$R_1 R_1 R_2 R_2 R_3 R_3$ anfällig	
4 \times 5 Allele	für Anfälligkeit	44 anfällig
16 \times 4 Allele	für Anfälligkeit	
24 \times 3 Allele	für Anfälligkeit	
16 \times 2 Allele	für Anfälligkeit	20 resistent
4 \times 1 Allel	für Anfälligkeit	

Größere Selbstungsnachkommenschaften der verwendeten Klone und Sorten würden über die genetische Struktur der Eltern etwas aussagen. Wir wissen aber nur aus Kreuzungen von mehlttauresistenten Klonen miteinander, die in ganz kleinem Umfang durchgeführt wurden, daß stets 50% und mehr anfällige Pflanzen in der Nachkommenschaft auftraten, also homozygot resistente Klone nicht darunter waren.

Auf die reziproken Unterschiede, die z. B. in der Kreuzung zwischen Klon 38,92,3 \times Rote Preisbeere auftraten, soll besonders hingewiesen werden. In künftigen Kreuzungen wird man den mehlttauresistenten Elter als Mutter verwenden, da ein Einfluß des mütterlichen Plasmas vorzuliegen scheint.

4. Histologisch-cytologische Untersuchungen über die Grundlagen der Resistenz

Wie oben schon dargelegt wurde, ist ein kontinuierlicher Übergang von resistenten zu anfälligen Formen in einer Kreuzungsnachkommenschaft festzustellen. Es war deshalb schwierig, bei der Auslese der befallenen Pflanzen die Grenze zu den resistenten zu ziehen, und wir einigten uns, wie schon erwähnt, auf Entfernung aller befallenen Pflanzen. Auf den übrigen, von Mehlttau freigeblichenen, waren makroskopisch keine Zeichen einer Abwehrreaktion zu sehen, wie das zum Beispiel für die gegenüber *Erysiphe graminis* hochresistenten Getreidesorten beschrieben ist (11). Daß die Pflanzen nur zufällig der Infektion entgangen waren, war bei der Anzahl der durchgeführten Infektionen unwahrscheinlich. Uns erschien daher notwendig zu klären, auf Grund welcher Eigenschaften resistente Pflanzen nicht befallen werden. Es konnte wie bei der Altersresistenz gegen Gerstenmehltau (6) möglich sein,

daß der besondere Bau der Kutikula eine Infektion generell verhindert. BAUER berichtet jedoch über hypersensibles Verhalten von *Ribes divaricatum* gegenüber Stachelbeer-Mehltau (2). Es ist also in Erwägung zu ziehen, ob die Infektion nicht schon in einem so frühen Stadium abgewehrt wird, daß dieser Vorgang makroskopisch nicht in Erscheinung tritt, wie O. F. SMITH für *Erysiphe polygoni* beschrieben hat (13).

Für den Fall, daß resistente Pflanzen zunächst infiziert werden, war außerdem festzustellen, ob durch individuelle Dispositionsschwankungen eine Verschiebung des Resistenzgrades möglich ist. Unter den infektionsbegünstigenden Bedingungen des Gewächshauses ist damit zu rechnen, daß besonders prädisponierte Pflanzen, die am natürlichen Standort resistent sind, einen schwachen Mehltaubefall aufweisen können.

Diese für die Züchtung grundsätzlichen Fragen sollten an Hand des Resistenzverhaltens der Sorte „Perle der Mark“ im Vergleich zu einer stark und einer gering anfälligen Sorte geklärt werden. Die wichtigste Aufgabe war hierbei, die Disposition der Sorten möglichst stark nach der anfälligen Seite hin zu verschieben. Da Versuche mit abgeschnittenen Blättern in Schalen keine brauchbaren Ergebnisse gebracht hatten, wurde der junge Laubaustrieb, der unter möglichst vergleichenden Bedingungen im Gewächshaus angezogen worden war, infiziert.

Material und Methodik

Zum Vergleich wurden folgende Sorten ausgewählt:

Gelbe Triumphbeere	anfällig
Klon 38,90,2	als feldresistent bezeichnet
Perle der Mark	völlig resistent

Von Sträuchern dieser Sorten wurde im Februar Steckholz geschnitten und nach vierwöchigem Einschlag Mitte März zum Antreiben ins Gewächshaus gebracht. Die Aufstellung erfolgte in Gläsern mit Wasser bei Temperaturen um 20°C und diffusum Tageslicht. Nach 14 Tagen waren die Blättchen soweit ausgetrieben, daß sie infiziert werden konnten. Das zur Infektion verwendete Sporenmateriale stammte von *R. alpinum*-Sämlingspflanzen, die 3 Wochen vorher infiziert worden waren. Am Vortag der Infektion war alle 2 Stunden Sporenmateriale von diesen Pflanzen abgeklopft und auf seine Keimfähigkeit geprüft worden. Es stellte sich heraus, daß die um 14,00 Uhr entnommenen Sporen die höchste Keimfähigkeit besaßen. Die Infektionen wurden deshalb am Nachmittag des darauffolgenden Tages zwischen 14,00 bis 17,00 Uhr durch trockenes Aufpinseln der Sporen durchgeführt. Anschließend standen die Pflanzen 36 Stunden in einer Infektionskabine bei anfänglich 99% relativer Luftfeuchtigkeit, die dann langsam auf 80% absank. Zur mikroskopischen Beobachtung des Infektionsvorganges wurden Blätter nach dem in Übersicht 4 gezeigten Schema entnommen.

2—3 Blätter wurden jeweils zur Untersuchung in der Aufsicht in 3 Teilen Alkohol, 1 Teil Eisessig fixiert; zur Einbettung in Paraffin wurde die gleiche Anzahl in Fixierlösung nach KARPETSCHENKO gebracht. Die Untersuchung der ganzen Blätter erfolgte nach Aufhellung in Chloralhydrat und Färbung mit Baumwollblaulösung. Die Einbettung in Paraffin wurde auf die übliche Weise durch Entwässern über die Alkoholreihe und Überführen in Benzol gehandhabt. Gefärbt wurden die 6 μ dicken Schnitte mit Safranin.

Übersicht 4

Schema der Entnahme von Blattproben

1. 4.	14.00—17.00 Uhr	Aufbringung des Sporenmaterials		
2. 4.	8.00 Uhr	nach 15 Std.	1. Blattentnahme	
2. 4.	13.00 „	„ 20 „	2. „	
2. 4.	18.00 „	„ 25 „	3. „	
2. 4.	23.00 „	„ 30 „	4. „	
3. 4.	8.00 „	„ 39 „	5. „	
3. 4.	14.00 „	„ 45 „	6. „	
3. 4.	20.00 „	„ 51 „	7. „	
4. 4.	8.00 „	„ 63 „	8. „	
5. 4.	8.00 „	„ 87 „	9. „	
8. 5.	8.00 „	„ 159 „	10. „	

Ergebnis

Die Auszählung der gekeimten Sporen zeigte keinerlei Beziehung zur Resistenz, sondern ergab bei allen Sorten ein gleich schwankendes Ergebnis (Tab. 2).

Tabelle 2. Anteil gekeimter Sporen in Prozent auf Blättern verschieden anfälliger Sorten.

Stunden nach der Infektion	Gelbe Triumphbeere		Klon 38,90,2		Perle der Mark	
	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 1	Blatt 2	Blatt 1	Blatt 2
15	21	15	12	40	22	11
20	39	27	19	19	37	27

Die Entwicklung des Mehltaus auf

a) Gelber Triumphbeere:

Nach den ersten 15 Std. von 17,00 Uhr bis 8,00 Uhr konnte anscheinend infolge der niedrigen Nachttemperaturen noch kein Eindringen in die unterliegenden Epidermiszellen beobachtet werden. Dagegen hatten nach 20 Std. bis 84% der gekeimten Sporen die Infektion vollzogen, nach 25 Std. konnten 90% ausgezählt werden. 39 Std. nach der Infektion waren die Haustorien nur noch in besonders zarten Blatteilen meist als helles, stärker lichtbrechendes Gebilde, seltener angefarbt zu sehen (Abb. 1). Später konnten sie bei Beobachtung des ganzen Blattes von oben nicht mehr wahrgenommen werden.

Beginnendes Myzelwachstum konnte 25 Std. nach der Infektion mit einer Hyphenausdehnung von 0,1 mm beobachtet werden. Aber erst nach 5 Tagen bildeten die Hyphen ein dichtes Geflecht und nach 8 Tagen waren die Blätter ganz von Mehltau überzogen. Zu diesem Zeitpunkt wurden auch makroskopisch die ersten Konidienrasen sichtbar (Abb. 5).

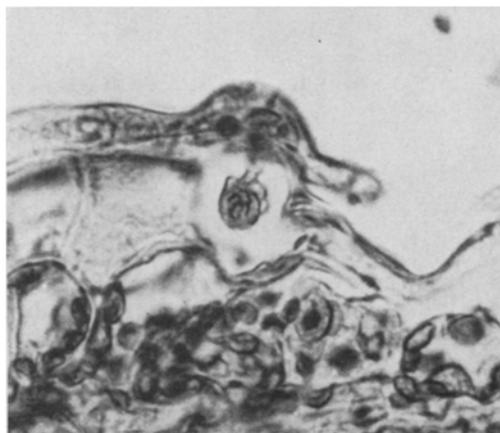


Abb. 3. Haustorium in einem anfälligen Blatt.



Abb. 1. Mehltauentwicklung nach 20 Std. auf Gelber Triumphbeere. Die ausgekeimte Spore sendet am vorderen Ende des Keimschlauches ein Haustorium in die unterliegende Epidermiszelle. Tubuseinstellung während der Aufnahme verändert.

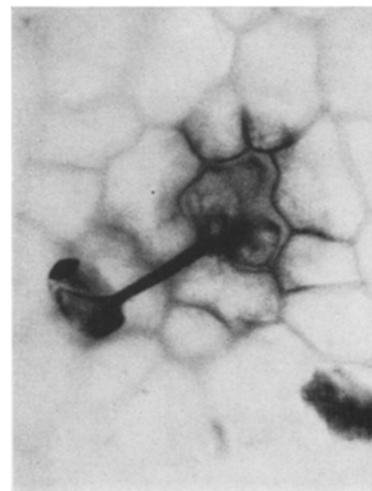


Abb. 2. Zustand nach 51 Std. auf „Perle der Mark“.

b) Perle der Mark:

Nach 20 Std. fanden sich in Paraffinschnitten durch die Kutikula eingedrungene Infektionsschläuche, die aber die vorgewölbte Wand der Epidermiszelle noch nicht zu durchdringen vermochten. 5 Std. später war dieses Stadium auch in der Aufsicht bei ca. 25% der gekeimten Sporen deutlich wahrnehmbar und nach 30 Std. wurde dieser Zustand bei 50% der gekeimten

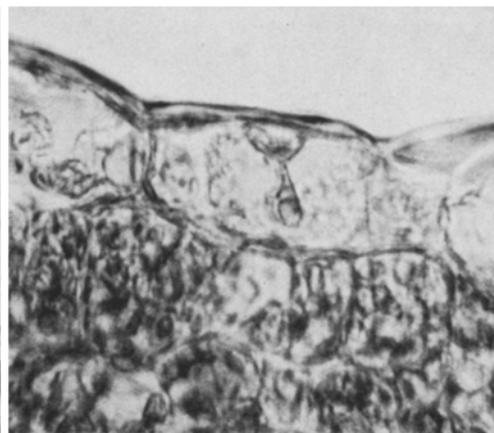


Abb. 4. In eine resistente Zelle eingedrungener Infektionsschlauch.

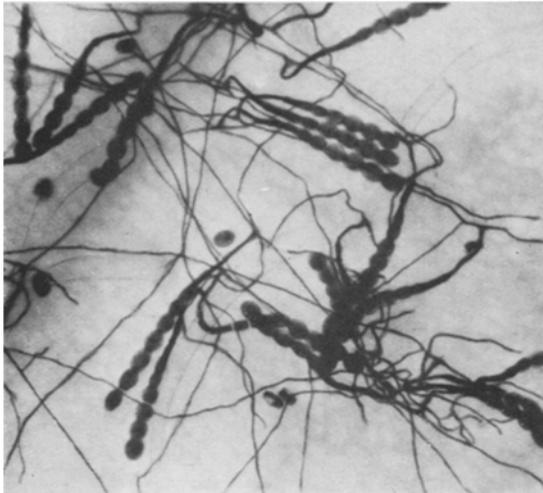


Abb. 5.

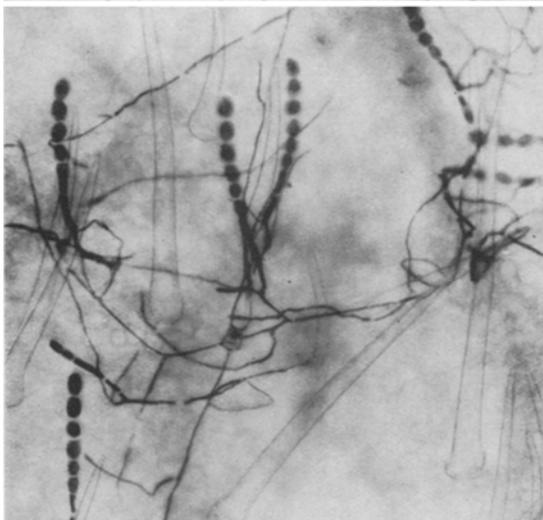


Abb. 6.

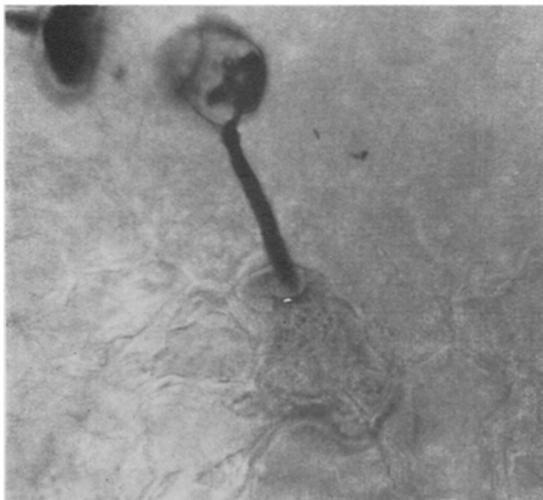


Abb. 7.

Abb. 5. Myzel und Oidiosporenbildung nach 8 Tagen auf Gelber Triumphbeere.

Abb. 6. Myzel und Oidiosporenbildung nach 8 Tagen auf Klon 38,90,2.

Abb. 7. Zustand nach 5 Tagen auf „Perle der Mark“. Spore und Keimschlauch plasmolysiert, das Plasma der befallenen Epidermiszelle ist granuliert und dunkel.

Sporen festgestellt. Aber erst nach 39 Std. zeigte sich ein Fortschritt in der Entwicklung, indem nun, wie eine Fortsetzung der Keimungshyphe, ein Myzelschlauch in die Epidermiszelle hineinragte (Abb. 4). Diese Hyphe war glattwandig und hob sich in der Aufsicht deutlicher als Haustorien von dem Plasma der Epidermiszelle ab. Nirgends waren Ansätze zu einer neuen

Hyphenbildung bemerkbar. Nach 51 Std. war das Plasma der invadierten Epidermiszellen deutlich verändert. Teilweise konnte es leicht angefärbt werden (Abb. 2), teilweise waren nur die Zellwände gefärbt, ständig waren diese Zellen aber dunkler als die der Umgebung. Schließlich erschien das Plasma nach 4 Tagen wie granuliert und ließ keine Einzelheiten mehr innerhalb der Zelle erkennen. Die inzwischen degenerierten Sporen und Keimschläuche waren selbst 5 Tage nach der Infektion noch auf den Blättern zu finden und zeigten nirgends eine Weiterentwicklung (Abb. 7).

c) Klon 38,90,2

Alle Reaktionen nahmen auf diesem Klon eine Mittelstellung zwischen den beiden beschriebenen Fällen ein. In der Regel verhielten sich die Epidermiszellen wie bei „Perle der Mark“ und die Infektion wurde auf die invadierte Zelle lokalisiert. Gelegentlich keimte jedoch eine zweite Hyphe aus der Spore aus, was bei „Perle der Mark“ nie zu bemerken war. Zwischen Sporen, die nach erfolgter Infektion zugrundegingen, fanden sich einige mit kümmerlicher Weiterentwicklung des Myzels und auch wenige, deren Hyphenwachstum dem auf „Gelber Triumphbeere“ nicht nachstand. Nach 8 Tagen fanden sich an einigen Stellen Konidienrasen, die aber nicht die Ausdehnung und Dichte annahmen wie bei „Gelber Triumphbeere“ (Abb. 6). Es resultierte also ein schwacher Mehltaubefall.

Diskussion

Wie das Ergebnis zeigt, entspricht der Reaktionstypus der resistenten Stachelbeersorte dem von O. F. SMITH für *Trifolium pratense* gegenüber *Erysiphe polygoni* beschriebenen (13). Anders und auffällig ist jedoch der langsame Verlauf der Infektion, der auf Schwierigkeiten bei der Durchdringung der Epidermiszellwand hinweist. Auch die Reaktion des Wirtsplasmas erfolgt langsamer, denn beim Kleemehltau kommt es erst gar nicht zu einer haustorienartigen Vergrößerung des Infektionsschlauches, sondern nach 36 Std. ist das gesamte Plasma der Wirtszelle granuliert und die Zelle tot.

Der schwache Mehltaubefall, der sich auf dem feldresistenten Klon 38,90,2 erzielen ließ, und der äußerst heftige Befall auf „Gelber Triumphbeere“ beweisen, daß sich durch die Art der Anzucht die Disposition der Wirtspflanzen nach der anfälligen Seite hin verschoben hatte. Trotzdem blieb die vollresistente Sorte in ihrer Reaktion unverändert. Für die praktische Züchtung kann man daraus folgern, daß alle unter den Bedingungen des Gewächshauses infizierten Pflanzen, die keinen Mehltaubefall aufweisen, vollkommen resistent sind. Will man auch die feldresistenten Formen erhalten, dann müssen bei der Auslese auch die schwach befallenen Pflanzen berücksichtigt werden. Vorausgesetzt ist hierbei allerdings, daß die an Steckholz von Sorten erzielten Ergebnisse auf Sämlingspflanzen übertragbar sind. Inwieweit das evtl. nicht möglich sein sollte, ist von uns noch nicht geprüft worden.

Das Verhalten des Mehltaus auf dem Klon 38,90,2 wirft die Frage auf, ob evtl. physiologisch unterscheidbare Pilzrassen für die unterschiedlichen Befallsbilder verantwortlich sind. Es könnte jedoch auch möglich sein, daß das Zustandekommen des Wirt-Parasitverhältnisses infolge der ungenügenden Kongenialität der Partner eine bestimmte Krise durchlaufen muß

deren Ausgang von der besonderen Disposition von Wirtszelle und Parasit abhängt. Da vornehmlich die jüngsten Blätter und die Blattspitzen befallen wurden, deutet dies auf eine schnell erreichte Altersresistenz hin. NEGER (10) berichtet, daß bei Infektionen mit Mehltaupilzen von einer anderen Wirtspflanze es dem Pilz nur zuweilen gelingt, ein mehr oder weniger kräftiges Myzel zu bilden. Diese Frage ist aber ebenfalls an Hand der Beobachtungen noch nicht zu entscheiden.

Zusammenfassung

Nachkommen aus diallelen Kreuzungen zwischen 4 mehltaresistenten Müncheberger Stachelbeerklonen und 4 Sorten wurden auf ihr Verhalten gegenüber dem amerikanischen Stachelbeermehltau (*Sphaerotheca mors uvae* (SCHW.) BERK.) geprüft. Die Methodik der künstlichen Infektion der Sämlinge wird beschrieben.

In Abhängigkeit von den verwendeten Kreuzungspartnern wurden 0—30% resistente Sämlinge erhalten. Die unterschiedlichen Aufspaltungsergebnisse weisen auf kompliziertere Verhältnisse bei der Vererbung hin, als bisher angenommen wurde. Im Gegensatz zu LORENZ, der trifaktorielle rezessive Vererbung fand, wird vermutet, daß bei Prävalenz der Anfälligkeit die Resistenzallele sich additiv verstärken und beim Erreichen einer bestimmten Quantität Resistenz auszulösen vermögen. Auf diese Weise können in bezug auf die Mehltauanfälligkeit heterozygote Genotypen resistent sein. Es wird angenommen, daß die einzelnen Faktoren eine unterschiedlich hohe Resistenzkraft besitzen.

Durch Infektion junger Blätter anfälliger und resistenter Sorten im Gewächshaus und nachfolgende mikroskopische Untersuchung konnte gezeigt werden,

daß vollresistente Pflanzen auch unter günstigen Bedingungen für die künstliche Infektion nicht befallen werden. Die Abwehr des Infektes beruht auf Hypersensibilität der befallenen Epidermiszelle. Feldresistente Individuen wurden unter den angewendeten Bedingungen schwach befallen.

Literatur

1. BAUER, R.: Die Methode der Masseninfektion bei der Züchtung der mehltau- und blattfallresistenten Rasantypen bei der Gattung *Ribes*. Forschungsdienst 6, 575—584 (1938). — 2. BAUER, R.: Immunität und Resistenz gegenüber *Sphaerotheca mors uvae* (SCHW.) BERK. bei *Ribes*. Proceed. 7th internat. bot. Congress Stockholm, 701 (1950). — 3. BAUR, E.: Neuere Wege der Obstzüchtung. Mittlg. Dtsch. Landw. Ges. 52, 720—724 (1921). — 4. CORNER, E. J. H.: Observations on resistance to powdery mildews. New Phytol. 34, 180—200 (1935). — 5. GÄUMANN, E.: Pflanzliche Infektionslehre. Basel 1951. — 6. GRAF-MARIN, A.: Studies on powdery mildew of cereals. Diss. Ithaca, New York 1931. — 7. GRUBER, F.: Beerenobst. Handb. d. Pflanzenzüchtung, herausg. v. ROEMER und W. RUDOLF, 5, 115—151 (1940). — 8. HAMMARLUND, C.: Zur Genetik, Biologie und Physiologie einiger Erysiphaceen. Hereditas 6, 1—126 (1925). — 9. LORENZ, P.: Kreuzungsmöglichkeiten in der Gattung *Ribes*. Der Züchter 1, 66—68 (1929). — 10. NEGER, F. W.: Beiträge zur Biologie der Erysiphaceen. III. Der Parasitismus der Mehltaupilze — eine Art von geduldeter Symbiose. Flora 116, 331—335 (1923). — 11. ROEMER, TH., W. H. FUCHS und K. ISENBECK: Die Züchtung resistenter Rassen der Kulturpflanzen. Berlin 1938. — 12. SCHMIDT, M.: Erreichtes und Erstrebt in der Obstzüchtung. Der Züchter 19, 135—153 (1948). — 13. SMITH, O. F.: Host-parasite relations in red clover plants resistant and susceptible to powdery mildew, *Erysiphe polygoni*. J. agricult. Res. 57, 671—682 (1938). — 14. VOLK, A.: Beiträge zur Kenntnis der Wechselbeziehungen zwischen Kulturpflanze, ihren Parasiten und der Umwelt. Phytopath. Z. 3, 1—88 (1931). — 15. YARWOOD, V. E.: Diurnal cycle of powdery mildew, *Erysiphe polygoni*. J. agricult. Res. 52, 645—657 (1936).

Aus dem Institut für Forstwissenschaften Eberswalde der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Zweigstelle für Forstpflanzenzüchtung Waldsieversdorf

Beschreibung einer Fixiermethode, die das Auszählen von Birkenchromosomen erleichtert

Von IRMGARD EIFLER

Mit 2 Abbildungen

Bei der Ermittlung von Chromosomenzahlen bestimmten Pflanzenarten infolge ihrer relativ kleinen Chromosomen erhebliche Schwierigkeiten. Besonders ungünstig liegen die Verhältnisse, wenn es sich außerdem um Objekte mit hohen Chromosomenzahlen handelt. Unter den forstpflanzenzüchterisch wichtigen Holzarten treten derartige Fälle bei der Gattung *Populus* und bei den Betulaceen ein. Wird von BERGSTRÖM (2) darauf hingewiesen, daß es schwer sei, auf Grund relativ geringer Größe eine genaue zahlenmäßige Bestimmung der Pappelchromosomen vorzunehmen, so gehen unsere Erfahrungen dahin, daß die dort aufgezeigten Komplikationen für Betulaceen in noch stärkerem Maße zutreffen, da einerseits die Größe der Birkenchromosomen noch geringer als die der Pappelchromosomen ist und es andererseits nur in ganz seltenen Fällen gelingt, eine Verteilung der Chromosomen über die gesamte Zelle zu erreichen. Bei der Fixierung mit Alkohol-Eisessig, die für zarte pflanzliche Gewebe — wie Wurzelspitzen und die Basen sehr junger Blätter — bevorzugt angewandt

wird, bleiben die Chromosomen in der Metaphase größtenteils in einem dichten, zusammengeballten Komplex in der Zelle liegen. Dadurch wird das Auszählen stark erschwert und für die erforderliche Genauigkeit kann nicht immer garantiert werden. Arbeiten in der hiesigen Zweigstelle, die sich mit Fragen der Kreuzbarkeit verschiedener Birkenarten untereinander beschäftigen (4 u. 5), erfordern umfangreiche cytologische Untersuchungen an Betulaceen. Nachdem die ersten Chromosomenauszählungen aus den oben angeführten Gründen bis zu einem gewissen Grade unbefriedigend bleiben mußten, ist es schließlich gelungen, durch die Kombination verschiedener Fixierungsmöglichkeiten eine Methode zu entwickeln, die speziell das Auszählen der Birkenchromosomen erleichtert und mit deren Hilfe zuverlässige und einwandfreie Ergebnisse erarbeitet werden können.

TJIO und LEVAN (9) berichteten über den Gebrauch von Oxychinolin in der Chromosomenanalyse. Neben anderen Wirkungen des Oxychinolins stellten sie eine verstärkte Kontraktion der Chromosomen in der