

DER ZÜCHTER

29. BAND

1959

HEFT 2

Aus der Biologischen Zentralanstalt der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, Institut für Phytopathologie Aschersleben

Beitrag zur Eigenschaftsanalyse der Resistenz verschiedener *Medicago*-Arten gegen *Pseudopeziza medicaginis* (LIB.) SACC.

Von MARTIN SCHMIEDEKNECHT

Mit 3 Abbildungen

Einleitung

Eine ernst zu nehmende Blattfleckenkrankheit der Kulturluzerne ist der durch *Pseudopeziza medicaginis* (Lib.) Sacc. hervorgerufene Klappenschorf. Unter unseren Verhältnissen ist im Futterbau mit Verlusten bis zu 50% der Blattmasse zu rechnen (KLINKOWSKI und LEHMANN 1937), und auch die Ertragsminderungen im Samenbau liegen sehr hoch. Bekämpfungsmöglichkeiten stehen zur Zeit nicht zur Verfügung, wenn man von einem vorzeitigen Schnitt absieht. Auch erscheint die Anwendung chemischer Mittel bei Futterpflanzen wenig ratsam, so daß versucht werden muß, durch Züchtung resistenter Sorten der Krankheit Herr zu werden. Um diese Aufgabe erfolgreich lösen zu können, müssen die Ätiologie der Krankheit und die Biologie des Erregers aufgeklärt, eine Selektionsmethode erarbeitet und die Resistenzeigenschaften der Wirtspflanzen analysiert werden. Während vorausgegangene Veröffentlichungen (SCHMIEDEKNECHT 1957, 1958a und b) Beiträge zu den drei ersten Forderungen zum Inhalt haben, soll vorliegende Arbeit der Eigenschaftsanalyse gewidmet sein. Bekanntlich führt nicht jeder Fall von Affinität zwischen Parasit und Wirt zu einer Erkrankung, sondern diese kann durch aktive oder passive Resistenz des Wirtes verhindert werden (GÄUMANN 1951).

Aufgabe der Resistenzzüchtung ist es, durch züchterische Maßnahmen Eigenschaften einer Kulturpflanze zu verbessern und zu vervollkommen, die eine aktive oder passive Resistenz dieser Pflanze bedingen. Welche Eigenschaften hierbei in Frage kommen, muß von Fall zu Fall auf Grund von Eigenschaftsanalysen entschieden werden.

Untersuchungen zur Spezialisierung des Erregers hatten ergeben, daß *Pseudopeziza medicaginis* in zwei formae speciales vorkommt, f. sp. *medicaginis sativae*

und f. sp. *medicaginis lupulinae* und daß die einzelnen *Medicago*-Arten unterschiedlich auf den Befall mit diesen formae speciales reagieren. Diese Verhältnisse sind in Tab. 1 dargestellt.

Darin bedeutet:

immun	die Pflanzen bleiben völlig befallsfrei;
resistent	der Pilz dringt in eine oder wenige Zellen ein, vermag aber nicht, sich weiter auszubreiten;
mäßig resistent	es erfolgt eine gewisse Ausbreitung des Parasiten im Gewebe, aber eine Fruktifikation unterbleibt;
anfällig	nach größerer Ausbreitung im Wirtsgewebe fruktifiziert der Pilz normal.

Tabelle 1. Anfälligkeit und Resistenz verschiedener *Medicago*-Arten für *Pseudopeziza medicaginis* f. sp. *medicaginis sativae* und f. sp. *medicaginis lupulinae*.

Wirtspflanze	<i>Pseudopeziza medicaginis</i>	
	f. sp. <i>medicaginis sativae</i>	f. sp. <i>medicaginis lupulinae</i>
<i>Medicago arabica</i> (L.) ALL.	●	●
„ <i>ciliaris</i> WILLD.	○	○
„ <i>falcata</i> L.	●	○
„ <i>globosa</i> (L.) DESR.	○	○
„ <i>hispidula</i> GAERTN. ssp. <i>microcarpa</i> URB.	●	●
„ „ „ f. <i>apiculata</i> (WILLD.) URB.	○	●
„ „ „ ssp. <i>microcarpa</i> URB.	○	●
„ „ „ f. <i>denticulata</i> (WILLD.) URB.*	○	●
„ „ „ ssp. <i>microcarpa</i> URB.	○	●
„ „ „ f. <i>denticulata</i> (WILLD.) URB.**	○	○
„ „ „ ssp. <i>macrocarpa</i> URB.	○	○
„ „ „ f. <i>breviaculeata</i> URB.	○	○
„ <i>lupulina</i> L.	○	●
„ <i>minima</i> (L.) BARTAL.	○	○
„ <i>murex</i> WILLD.	○	○
„ <i>orbicularis</i> (L.) ALL.	○	○
„ <i>rigidula</i> (L.) DESR.	○	○
„ <i>rugosa</i> DESR.	○	○
„ <i>sativa</i> L.	●	○
„ <i>scutellata</i> (L.) ALL.	○	○
„ <i>truncatula</i> GAERTN.	○	○
„ <i>tuberculata</i> WILLD.	○	○
„ <i>turbinata</i> WILLD.	○	○
„ <i>varia</i> MARTYN.	○	○

* Herkunft: Sequoia, Californien. ** Herkunft: Kreta.
○ immun ○ resistent ● mäßig resistent ● anfällig

Bei mikroskopischer Untersuchung des Infektionsvorganges lassen sich eine Reihe von Resistenzeigenschaften erkennen, die für die züchterische Bearbeitung der Luzerne von Wichtigkeit sein können.

Material und Methoden

Die in diesen Versuchen verwendeten *Medicago*-Arten stammten aus dem Sortiment des Institutes für

Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin; *Medicago falcata* wurde von wildwachsenden Pflanzen am Südhang des Kyffhäusergebirges unweit Bendeleben gesammelt¹.

Als Infektionsmaterial diente je eine Population des Erregers von der Kulturluzerne (f. sp. *medicaginis sativae*) und vom Gelbklee (f. sp. *medicaginis lupulinae*). Beide Populationen wurden auf dem Versuchsfeld unseres Institutes gesammelt.

Die Infektionen wurden in der früher beschriebenen Weise durchgeführt (SCHMIEDEKNECHT 1958a). Für histologische Untersuchungen wurden die infizierten

suchungen in 70%igem Alkohol aufbewahren. Ebenso können getrocknete Blätter nach Monaten nachträglich aufgehellt und mit Erfolg für diese Untersuchungen herangezogen werden.

Die Zeichnungen wurden unter Verwendung eines Zeichenprismas (Camera lucida) ausgeführt. Für alle Zeichnungen gilt der gleiche Vergrößerungsmaßstab.

Ergebnisse

I. Die Abwehrreaktionen der Gattung *Medicago* gegen *Pseudopeziza medicaginis*

Mit der beschriebenen Untersuchungsmethode lassen sich der Infektionsvorgang und die Pathogenese gut verfolgen. Dabei kann festgestellt werden, daß in der Gattung *Medicago* keine Anzeichen einer passiven Resistenz, wohl aber Abwehrreaktionen als Anzeichen einer aktiven Resistenz gegen *Pseudopeziza medicaginis* zu finden sind. Diese Abwehrreaktionen werden nach ihrem Wirkungsgrad in normergische und hyperergische Reaktionen eingeteilt (GÄUMANN 1951).

Als normergische Abwehrreaktionen gegen *P. medicaginis* kommen plasmatische Reaktionen und Wandverdickungen vor. Die plasmatischen Abwehrreaktionen werden vom Zellinhalt getragen und wirken sofort und spezifisch auf die formae speciales des Erregers. Im günstigsten Falle kann durch sie das Auskeimen der Sporen auf der Epidermis verhindert werden. Da beim Auftreffen von *Pseudopeziza*-Sporen auf eine nicht affine Pflanze unter sonst optimalen Bedingungen eine normale Sporenkeimung erfolgt, muß offenbar ein Reiz, der die Keimung auf verschiedenen *Medicago*-Arten verhindert, sogar durch die Cuticula hindurch wirksam sein. In weniger günstigen Fällen werden zwar nicht die Keimung und das Eindringen verhindert, wohl aber die Ausbreitung des Erregers im Wirtsgewebe und seine Fruktifikation (Abb. 1a, b). Im schwächsten Falle vermag die plasmatische Abwehrreaktion nur eine Lokalisierung des Erregers zu erreichen, ohne seine Entwicklung zu hemmen. In manchen Fällen können quantitative Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit von Epidermis und Palisadengewebe beobachtet werden. Es scheint, daß die Epidermis zu stärkerer plasmatischer Abwehr befähigt ist.

Die Wandverdickungen treten in verschiedener Mächtigkeit entweder als einfache Anschwellungen (Abb. 1c, f) oder als Lignituber (Abb. 1d) auf. Zu dieser Reaktion sind nur die Zellen der Epidermis mit Ausnahme der Schließzellen der Stomata befähigt.

Weniger spezifisch und oft etwas verzögert wirken die hyperergischen Abwehrreaktionen der *Medicago*-Arten. In den meisten Fällen zeigen die Wirtspflanzen beim Befall mit beiden formae speciales die gleichen hyperergischen Reaktionen. Auch können sie durch einen gänzlich anderen Erreger (z. B. *Stemphylium botryosum* WALLR. bei *M. falcata*) ausgelöst werden. Daraus läßt sich eine geringe Spezifität folgern. Durch die zeitlich etwas später als die normergischen Reaktionen einsetzenden hyperergischen Reaktionen kann es dem Parasiten mitunter gelingen, der Abwehr zu entweichen.

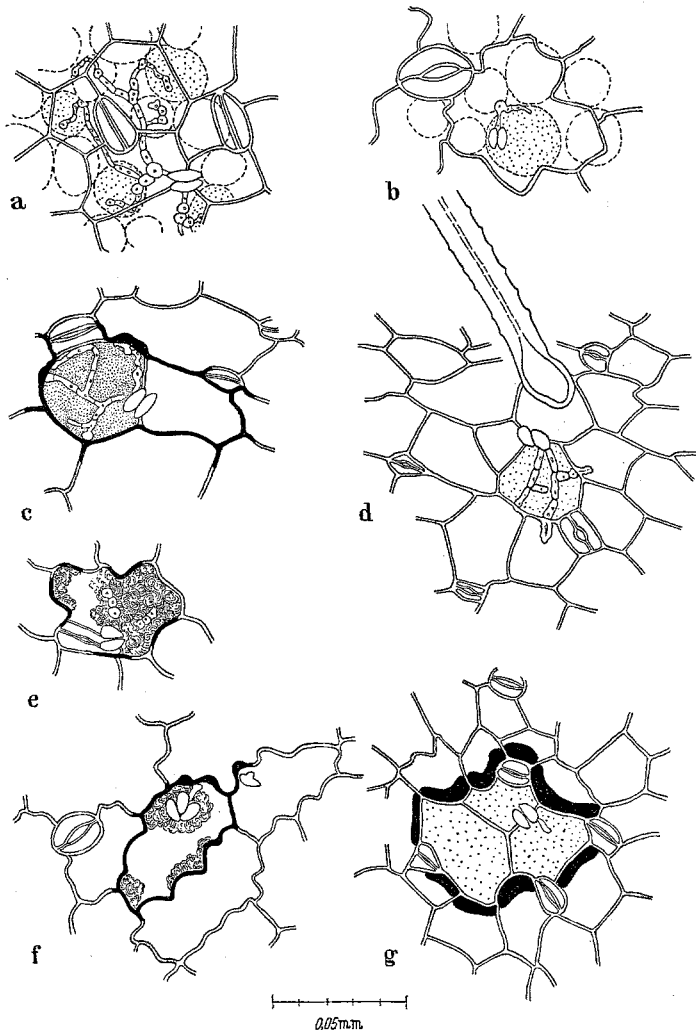


Abb. 1. Abwehrreaktionen gegen *Pseudopeziza medicaginis*. — a) Mäßige plasmatische Abwehrreaktion (*M. scutellata*f. sp. *m. lupulinae*). — b) Starke plasmatische Abwehrreaktion (*M. sativaf.* sp. *m. lupulinae*). — c) Geringe Wandverdickung, nekrotische Abwehrreaktion in Form von Plasmagranulierung und gummöse Demarkation als Infiltration der Zellwände (*M. orbicularis*f. sp. *m. lupulinae*). — d) Starke Wandverdickung in Form von Lignitubern (*M. turbinata*f. sp. *m. sativae*). — e) Nekrotische Abwehrreaktion in Form von Plasmazusammenballungen (*M. hispida* ssp. *macrocarpa* f. *apiculata*f. sp. *m. lupulinae*). — f) Gummöse Demarkation als Infiltration der Zellwände (*M. falcata*f. sp. *m. lupulinae*). — g) Gummöse Demarkation als Auflagerung auf den Zellwänden (*M. lupulina*f. sp. *m. sativae*).

Blätter zu verschiedenen Zeitpunkten (1 Tag bis 3 Wochen nach der Infektion) entnommen und durch Kochen in Chloralhydratlösung oder einem Gemisch von Eisessig und abs. Alkohol (1:1) aufgehellt. Die Beobachtung wurde ohne weitere Behandlung oder Färbung bei durchfallendem Licht ausgeführt. Die aufgehellten Blätter lassen sich zu wiederholten Unter-

¹ HEINR. DR. LEHMANN, Gatersleben, und Herrn Saat-zuchtleiter WERNER, Bendeleben, sei an dieser Stelle für die freundliche Überlassung der Samenproben gedankt.

Von den hyperergischen Reaktionen werden zwei verschiedene Formen in der Gattung *Medicago* beobachtet. Die erste ist die nekrogene Abwehrreaktion, die sich als einfache Verfärbung im schwächsten Falle über Granulierung (Abb. 1c) bis zur Koagulation und Zusammenballung des Plasmas (Abb. 1e) im stärksten Falle äußert. Zur nekrogenen Reaktion sind die Zellen der Epidermis und des Palisadengewebes in gleicher Weise befähigt.

Die zweite Form der hyperergischen Reaktionen ist die gummöse Demarkation, bei der entweder die Zellwände um den Infektionsbereich herum mit einer braunen Substanz infiltriert (inkrustiert) werden (Abb. 1f), oder die Nachbarzellen eine braune Substanz in mehr oder weniger großer Mächtigkeit auf die Zellwände auflagern (Abb. 1g). Zur gummösen Demarkation ist nur die Epidermis, in den meisten Fällen mit Ausnahme der Schließzellen der Spaltöffnungen, befähigt. Über die Schließzellen kann es deshalb dem Parasiten gelingen, die Barriere zu durchbrechen.

Während die plasmatischen und nekrogenen Abwehrreaktionen sowie die Wandverdickungen ausschließlich gegen den Erreger selbst gerichtet sind, bietet die gummöse Demarkation gleichzeitig einen Schutz gegen die Stoffwechselprodukte des Erregers. Für das Auftreten toxischer Stoffwechselprodukte während der Auseinandersetzung zwischen Parasit und Wirt spricht eine Braunfärbung der Blattadern über mehr oder weniger weite Strecken außerhalb des Infektionsbereiches. Treten diese Stoffe bereits bei der Sporenkeimung auf, so kann damit die schnelle Reaktion der Wirtszellen erklärt werden.

Die vier Abwehrreaktionen können bei den verschiedenen *Medicago*-Arten in unterschiedlicher Stärke und Kombination auftreten. Dadurch sind der Infektionsverlauf und -erfolg bei den einzelnen Arten verschieden. Im folgenden Abschnitt soll deshalb der Vorgang der Pathogenese bei 20 *Medicago*-Arten und -Unterarten beschrieben werden.

II. Die Pathogenese bei verschiedenen *Medicago*-Arten nach Infektion mit *Pseudopeziza medicaginis*

Medicago sativa L. — Der Infektionsverlauf bei der Kombination *M. sativa*/*P. medicaginis* f. sp. *m. sativae* ist bereits mehrfach beschrieben worden (JONES 1919, CUNNINGHAM 1928, SCHMIEDEKNECHT 1958a). Der Pilz dringt durch die Epidermis ein und verbreitet sich intrazellulär im Gewebe. Die befallenen Zellen färben sich schließlich braun.

Diese Braunfärbung ist in den Blattadern auch über den infizierten Bereich hinaus zu beobachten. Mit einer Stromabildung und der Apothecienentwicklung wird die Pathogenese beendet.

Bei dieser Wirt-Parasit-Kombination liegt nur eine schwache plasmatische Abwehrreaktion vor, die lediglich bewirkt, daß die Infektion auf den Bereich des Blattfleckes beschränkt bleibt, und verhindert, daß das ganze Blatt vom Pilz überwuchert wird. Dies ist ein Vorgang, wie er bei den Blattfleckkrankheiten die Regel ist. Ein Infektionsverlauf wie der eben beschriebene soll im folgenden als „ungehemmt“ bezeichnet werden.

Bei der Infektion von *M. sativa* mit der f. sp. *m. lupulinae* ergibt sich ein anderes Bild der Pathogenese. Hier reicht die plasmatische Abwehrreaktion aus, um

die Ausbildung von nur ganz kurzen Keimschläuchen zuzulassen, die, ohne sich in der Epidermis auszubreiten, ins Palisadengewebe eindringen und dort eine, höchstens zwei Zellen infizieren. Die befallenen Palisadenzellen reagieren mit einer Nekrose, wodurch der Infekt zum Stillstand kommt (Abb. 1b).

Medicago falcata L. — Neben einer plasmatischen Reaktion ist *M. falcata* zu weiteren Abwehrreaktionen befähigt. So kommt es zu einer Demarkation, indem die Zellwände um die Infektionsstelle mit einer braunen Substanz infiltriert werden. An den Durchtrittsstellen der Hyphen durch die Zellwände entstehen Wandverdickungen, außerdem reagieren die befallenen Zellen nekrogen mit Zusammenballungen des Protoplasmas. Diese Reaktionen vermögen bei einer Infektion mit der f. sp. *m. sativae* den Krankheitsverlauf nicht aufzuhalten und der Erreger gelangt zur normalen Fruktifikation. Wie bei *M. sativa* sind die Blattadern über den Infektionsbereich hinaus braun verfärbt.

Bei der Infektion von *M. falcata* mit der f. sp. *m. lupulinae* wird durch diese Abwehrreaktionen die Pathogenese abgestoppt (Abb. 1f). Nur selten gelangt eine Keimhyphale bis in eine Palisadenzelle. Wie empfindlich *M. falcata* auf die Infektion mit dieser f. sp. reagiert, ist aus der Abb. 1f, oben, ersichtlich, wo bereits der Keimbeginn der einzeln liegenden Spore sowohl gummöse Demarkation als auch eine Wandverdickung verursacht hat.

Die gleichen Abwehrreaktionen können auch beobachtet werden, wenn eine Infektion mit *Stemphylium botryosum* WALLR. erfolgt.

Medicago varia MARTYN. — Bei *M. varia*, dem Kreuzungsprodukt der beiden erstgenannten Arten, finden sich neben der plasmatischen Reaktion alle übrigen Reaktionen der *M. falcata* wieder. Die nekrogene Reaktion erscheint dabei etwas abgeschwächt zu sein, während zu der Demarkation durch Infiltration der Zellwände noch eine geringe Auflagerung von gummöser Substanz auf die Zellwände von den Nachbarzellen aus hinzukommt. Diese Demarkation erstreckt sich entweder um den ganzen Infektionsbereich oder nur auf die Berührungsstellen der Hyphen mit den Zellwänden. Die f. sp. *m. sativae* vermag diese Abwehrerscheinungen zu durchbrechen und sich normal auf dieser Wirtspflanzenart zu entwickeln. Die f. sp. *m. lupulinae* wird dagegen bereits kurz nach der Sporenkeimung abgestoppt (Abb. 2a). In der Abb. 2a ist die gummöse Auflagerung nicht mit eingezeichnet worden, um die Wandverdickung und Infiltration deutlich zu machen.

Medicago lupulina L. — Wird *M. lupulina* mit der f. sp. *m. sativae* infiziert, dann keimen die Sporen nicht oder sie bilden nur einen kurzen, dünnen Keimschlauch aus, der in die Epidermis eindringt, aber bald abstirbt. *M. lupulina* reagiert sehr stark auf den Befall mit dieser forma specialis. Allein die Berührung mit den Sporen genügt, um eine Nekrose auszulösen und von den angrenzenden Zellen aus eine dicke gummöse Demarkation um die Infektionsstelle zu legen (Abb. 1g). Die Schließzellen der Spaltöffnungen besitzen diese Eigenschaft nicht.

Auch bei der Infektion mit der f. sp. *m. lupulinae* wird eine gummöse Demarkation ausgebildet. Nur ist in diesem Falle die plasmatische Hemmung nicht so stark wie bei der Kombination *M. lupulina*/f. sp.

m. sativae. Dadurch hat der Erreger einen besseren Start, so daß bis zur Ausbildung des Demarkationswalles mehrere Zellen befallen sind. Der Wall umfaßt deshalb einen größeren Bereich, ist weniger mächtig und nicht mehr in sich geschlossen, sondern besitzt viele Lücken. Manchmal können 2 bis 3 Wälle hintereinander beobachtet werden, die aber alle vom Pilz durchbrochen werden. Die Zellen innerhalb der Demarkation sind nekrotisch, die Adern über mehr oder weniger weite Strecken gelb verfärbt. Trotz der Abwehrreaktionen wird die f. sp. *m. lupulinae* nicht in ihrer Entwicklung gehemmt.

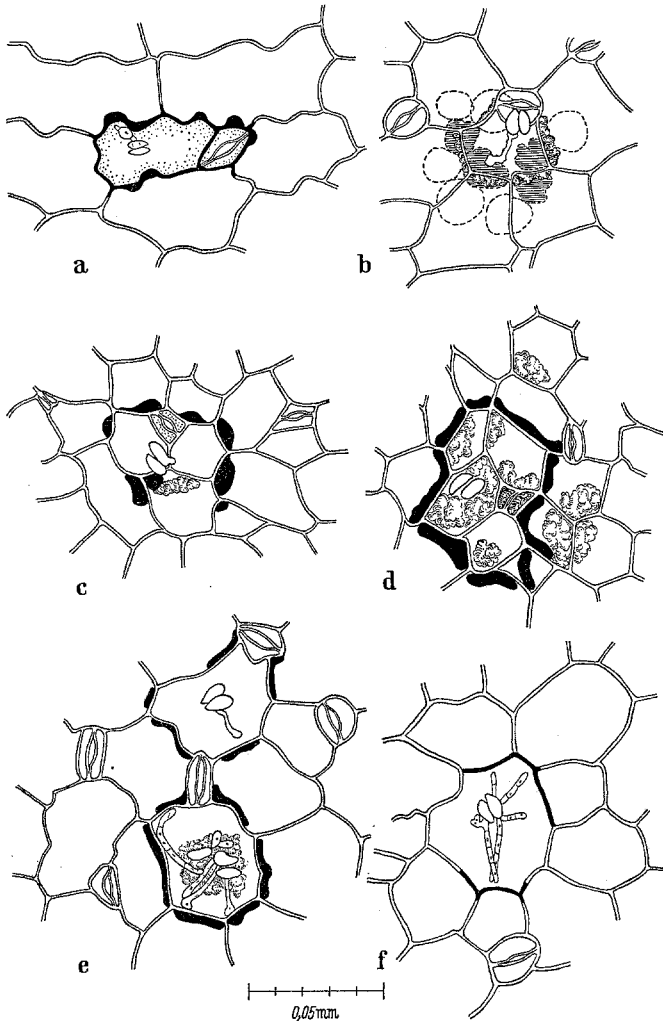


Abb. 2. Abwehrreaktionen gegen *Pseudopeziza medicaginis* bei folgenden Wirt-Parasit-Kombinationen. — a) *M. varia*/f. sp. *m. lupulinae*. — b) *M. globosa*/f. sp. *m. sativae*. — c) *M. minima*/f. sp. *m. sativae*. — d) *M. minima*/f. sp. *m. lupulinae*. — e) *M. murex*/f. sp. *m. sativae*. — f) *M. murex*/f. sp. *m. lupulinae*.

Medicago arabica (L.) ALL. — Die Infektion von *M. arabica* verläuft mit beiden formae speciales völlig „ungehemmt“, da der Wirt keine besonderen Abwehrreaktionen zeigt.

Medicago ciliaris WILLD. — Diese Wirtspflanzenart zeigt eine starke plasmatische Abwehrreaktion, so daß es mit der f. sp. *m. lupulinae* in der Regel zu keinem parasitären Verhältnis kommt. Die Sporen dieser forma specialis keimen überhaupt nicht aus, wenn sie auf die Epidermis von *M. ciliaris* gelangen. Nur in einem einzigen Falle wurden eine Keimung und ein Eindringen beobachtet, aber der Infekt kam nicht über die erste Zelle hinaus. Diese Zelle war braun verfärbt und die Zellwände waren infiltriert.

Die Infektion mit der f. sp. *m. sativae* löst zunächst eine gummöse Demarkation (Infiltration) und Wandverdickungen aus, die aber ziemlich leicht durchbrochen werden, und der Pilz kann ohne Behinderung noch etwas weiter wachsen. Die starke plasmatische Reaktion verhindert aber die Ausbildung eines Stromas und der Fortpflanzungsorgane des Parasiten.

Medicago globosa (L.) DESR. — Auch *M. globosa* reagiert sehr stark plasmatisch und verhindert dadurch die Keimung der Sporen der f. sp. *m. lupulinae*. Die Keimschläuche der f. sp. *m. sativae* dringen durch die Epidermis direkt in das Palisadengewebe ein. Die Infektionszelle zeigt dabei keine sichtbaren Veränderungen, aber das Plasma der Nachbarzellen koaguliert an den Grenzänden. Die Palisadenzellen kollabieren (Abb. 2b). Die weitere Ausbreitung des Parasiten erfolgt zunächst im Palisadengewebe bis der Infekt manifest geworden und die plasmatische Reaktion der Epidermis gebrochen ist. Danach erfolgt eine ungehinderte Besiedlung des Palisadengewebes und der Epidermis, wobei es vereinzelt zur Stromabildung kommen kann.

Medicago hispida GAERTN. — Bei *M. hispida* zeigen die Unterarten und Formen ein unterschiedliches Verhalten dem Parasiten gegenüber. Bei der ssp. *microcarpa* f. *apiculata* ist eine Demarkation nur angedeutet, stärker ausgebildet ist die nekrogene Reaktion. Eine Erkrankung mit der f. sp. *m. sativae* kann jedoch dadurch nicht aufgehalten werden, während die f. sp. *m. lupulinae* erfolgreich abgewehrt wird (Abb. 1e).

Bei der ssp. *microcarpa* f. *denticulata* ist neben der nekrogenen Reaktion auch eine gummöse Demarkation deutlich ausgeprägt. Ab und zu kommen Wandverdickungen vor. Diese Reaktionen bilden einen wirksamen Schutz gegen die f. sp. *m. sativae* (Abb. 3a).

Die ssp. *macrocarpa* f. *breviaculeata* ist gleicherweise zu gummöser Demarkation, nekrogener Reaktion und Wandverdickung (Lignituber) befähigt. Abb. 3b zeigt die Infektion mit der f. sp. *m. sativae*. Neben den gummösen Auflagerungen sind die Zellwände infiltriert (in der Zeichnung weggelassen). Die Infektion mit der f. sp. *m. lupulinae* ist in der Abb. 3d wiedergegeben. Die Zellwände sind infiltriert und das Plasma stark koaguliert. Die Schließzellen der Stomata sind nicht zu diesen Reaktionen befähigt, so daß an derartigen Stellen die Barrieren durchbrochen werden können.

Medicago minima (L.) BARTAL. — *M. minima* zeigt eine starke plasmatische Abwehrreaktion, die bei beiden Erregerformen eine schlechte Sporenkeimung und nur langsames Hyphenwachstum verursachen. Die Zellen des Infektionsbereiches reagieren mit Plasmazusammenballungen und gummöser Demarkation (Abb. 2c und d). Die Demarkation kann manchmal lückenhaft sein oder fehlen. In solchen Fällen ist eine etwas weitere Ausbreitung des Erregers möglich.

Medicago murex WILLD. — Auch bei *M. murex* wird das Vordringen des Erregers plasmatisch erschwert. Bei der Infektion mit der f. sp. *m. sativae* kommt es außerdem zur Auflagerung einer gummösen Substanz auf die Zellwände um den Infektionsbereich und zu Plasmazusammenballungen (Abb. 2e). Wird mit der f. sp. *m. lupulinae* infiziert, dann besteht die Demarkation nur in Form einer Infiltration der Zellwände (Abb. 2f).

Medicago orbicularis (L.) ALL. — Die Infektion von *M. orbicularis* mit der f. sp. *m. sativae* wird hauptsäch-

lich durch eine plasmatische Reaktion abgewehrt, indem der Pilz nur langsam im Gewebe vordringen kann und es zu keiner Stroma- und Apothecienbildung kommt. Alle befallenen Zellen sind braun verfärbt. Als weitere Reaktionen werden Plasmazusammenballungen (z. T. um die Hyphen) und in wenigen Fällen Wandverdickungen beobachtet (Abb. 3c).

Besser wird die f. sp. *m. lupulinae* abgewehrt. In diesem Falle bleibt der Infekt, soweit überhaupt eine Perforation erfolgt, auf eine Zelle beschränkt. Diese reagiert nekrogen, zeigt Wandverdickungen und die Zellwände um den Infektionsbereich sind infiltriert (Abb. 1c).

Medicago rigidula (L.) DESR. — *M. rigidula* ist von den geprüften *Medicago*-Arten die einzige, die gegen beide Erregerformen immun ist. Die Sporenkeimung wird auf der Epidermis völlig verhindert, die Sporen zeigen höchstens seitlich an der Stelle, wo normalerweise der Keimschlauch auswächst, eine Schwellung. Ein parasitisches Verhältnis kommt dadurch überhaupt nicht zustande. Die Epidermiszellen zeigen dabei keinerlei Veränderungen.

Medicago rugosa DESR. — Auch bei *M. rugosa* wird die Sporenkeimung bis auf eine seitliche Schwellung vollständig verhindert. Diese Art ist gegen die f. sp. *m. sativae* ebenfalls immun. Auch die f. sp. *m. lupulinae* ist nicht in der Lage, einzudringen, verursacht aber an den Stellen, wo die Sporen das Blatt berührt haben, starke Nekrosen (Abb. 3e). Die Sporen werden beim Aufhellen der Blätter zum großen Teil abgespült und sind deshalb im Präparat selten zu sehen.

Medicago scutellata (L.) ALL. — Bei *M. scutellata* wird das Ausmaß eines parasitären Verhältnisses mit *P. medicaginis* durch plasmatische Reaktionen gesteuert, indem eine größere Ausbreitung des Parasiten sowie Stroma- und Apothecienbildung verhindert werden. Das Plasma der Infektionszelle koaguliert. Für die f. sp. *m. lupulinae* ist die plasmatische Reaktion der Epidermiszellen besonders stark, so daß die Mycelausbreitung nur im Palisadengewebe erfolgt (Abb. 1a).

Medicago truncatula GAERTN. — Bei der Kombination *M. truncatula*/ *P. medicaginis* f. sp. *m. sativae* beginnt die Pathogenese mit einer Braunfärbung der Infektionszelle und einer Infiltration der Zellwände. Auch Wandverdickungen können beobachtet werden. Hat der Erreger diese Barriere durchbrochen, breitet er sich ungehindert in Epidermis und Palisadengewebe aus. Später verfärben sich auch diese Zellen, aber eine Infiltration der Zellwände erfolgt nicht mehr. Stroma- und Apothecienentwicklung unterbleiben oft.

Mit der f. sp. *m. lupulinae* kommt in der Regel kein parasitäres Verhältnis zustande. Die Sporen keimen überhaupt nicht, oder wenn eine Keimung erfolgt, dringen die Hyphen nicht ein. In den seltenen Fällen, in denen doch eine Epidermiszelle befallen wird, bleibt der Angriff auf diese Zelle beschränkt, jedes weitere Vordringen wird durch Lignitüberbildung verhindert.

Medicago tuberculata WILLD. — Das Eindringen der Infektionshyphen von *P. medicaginis* wird bei *M. tuberculata* durch Lignitüberbildung an der Epidermisaußenwand erschwert. Hinzu kommen Demarkationen durch Infiltration und Nekrosen der Infektionszellen. Die f. sp. *m. sativae* kann diese Abwehrreaktionen durchbrechen und wird danach in der Weiterentwicklung nicht mehr stark gehemmt, so daß sie bis zur

Apothecienentwicklung kommt. Die f. sp. *m. lupulinae* kommt dagegen nicht über die Infektionszelle hinaus (Abb. 3f).

Medicago turbinata WILLD. — Besonders stark ist auch die Fähigkeit, Lignitüber auszubilden bei *M. turbinata* ausgeprägt, während Demarkationen und nekrogene Reaktionen nur andeutungsweise beobachtet werden. Im Zusammenwirken mit einer starken plasmatischen Reaktion, die ebenfalls bei dieser Wirtspflanze zu beobachten ist, gelangt die f. sp. *m. sativae* nicht über die Infektionszelle hinaus (Abb. 1d). Die f. sp. *m. lupulinae* wird bereits am Auskeimen gehindert.

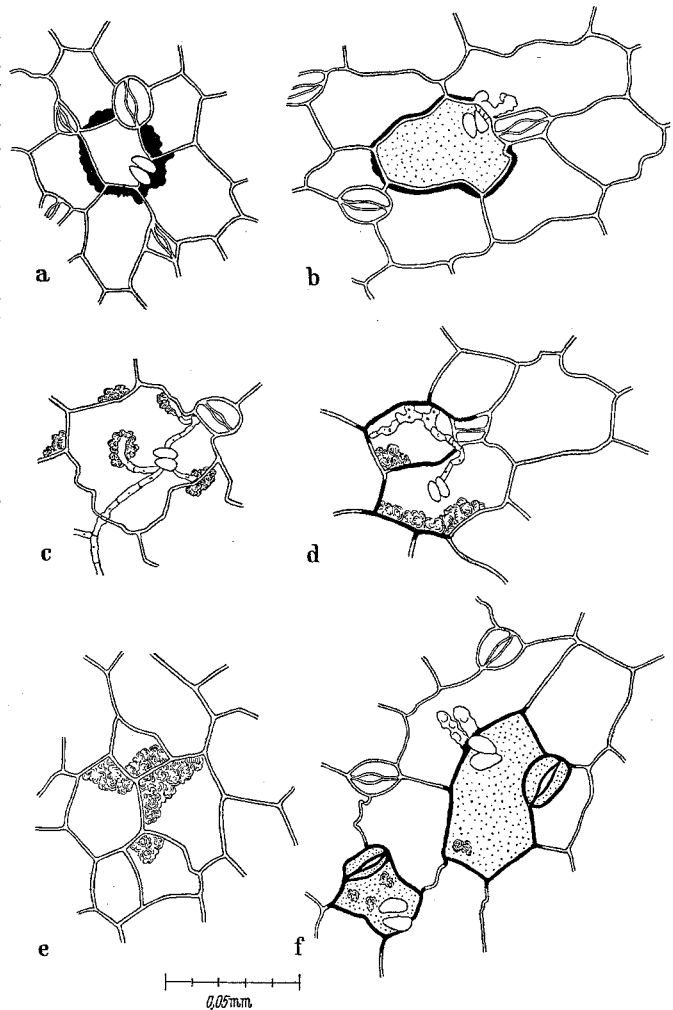


Abb. 3. Abwehrreaktionen gegen *Pseudopeziza medicaginis* bei folgenden Wirt-Parasit-Kombinationen. — a) *M. hispida* ssp. *microcarpa* f. *denticulata*/f. sp. *m. sativae*. — b) *M. hispida* ssp. *macrocarpa* f. *breviaculeata*/f. sp. *m. sativae*. — c) *M. orbicularis*/f. sp. *m. sativae*. — d) *M. hispida* ssp. *macrocarpa* f. *breviaculeata*/f. sp. *m. lupulinae*. — e) *M. rugosa*/f. sp. *m. lupulinae*. — f) *M. tuberculata*/f. sp. *m. lupulinae*.

Diskussion

In der Tabelle 2 sind die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen zusammengestellt. Daraus ist ersichtlich, daß viele Arten der Gattung *Medicago* die Anlagen zu einer oder mehreren der vier Abwehrreaktionen besitzen und dadurch auch mehr oder weniger gut vor einer Klappenschorferkrankung geschützt sind. Zuerst hat der Parasit in jedem Falle eine plasmatische Abwehrreaktion zu überwinden. Gelingt das leicht, können auch die weiteren Reaktionen nicht voll wirksam sein, wie am Beispiel *Medicago lupulina*, infiziert mit der f. sp. *m. lupulinae*, gezeigt werden konnte. Andererseits kann die Wirkung einer starken plasmatischen Reaktion noch verstärkt werden, wenn

Tabelle 2. Abwehrreaktionen verschiedener *Medicago*-Arten gegen *Pseudopeziza medicaginis* f. sp. *medicaginis sativae* und f. sp. *medicaginis lupulinae*.

Wirtspflanze	<i>Pseudopeziza medicaginis</i>									
	f. sp. <i>medicaginis sativae</i>					f. sp. <i>medicaginis lupulinae</i>				
	normergisch plasmatische Abwehr- reaktion	Wand- verdickung	hyperergisch nekrogene Abwehr- reaktion	gummöse Dema- rkation	Abwehr- erfolg	normergisch plasmatische Abwehr- reaktion	Wand- verdickung	hyperergisch nekrogene Abwehr- reaktion	gummöse Dema- rkation	Abwehr- erfolg
<i>Medicago arabica</i> (L.) ALL.	schwach	fehlt	fehlt	fehlt	keine Abwehr	schwach	fehlt	fehlt	fehlt	keine Abwehr
<i>Medicago ciliaris</i> WILLD.	mittel- mäßig	vor- handen	fehlt	als Infil- tration vorhan- den	Frukti- fikation wird ver- hindert	sehr stark			als Infil- tration vorhan- den	sehr gut
<i>Medicago falcata</i> L.	schwach	vor- handen	Zusam- menbal- lungen des Plasmas	als Infil- tration vorhan- den	keine Abwehr	stark	vorhan- den	Zusam- menbal- lungen des Plasmas	als Infil- tration vorhan- den	gut
<i>Medicago globosa</i> (L.) DESR.	in der Epider- mis stark, sonst mittel- mäßig	fehlt	Koagu- lation des Pro- toplas- mas	fehlt	Frukti- fikation wird ver- hindert	sehr stark				sehr gut
<i>Medicago hispida</i> GAERTN. ssp. <i>microcarpa</i> URB. f. <i>apiculata</i> (Willd.) URB.	schwach	fehlt	starke Zusam- menbal- lungen des Plasmas	gering- fügige Infiltra- tion	keine Abwehr	mittel- mäßig	fehlt	starke Zusam- menbal- lungen des Plasmas	gering- fügige Infiltra- tion	Frukti- fikation wird ver- hindert
<i>Medicago hispida</i> ssp. <i>mi- crocarpa</i> URB. f. <i>denticulata</i> (WILLD.) URB.	stark	kann vorkom- men	vorhan- den	als Auf- lagerung vorhan- den	gut	schwach	kann vorkom- men	vorhan- den	als Auf- lagerung vorhan- den	keine Abwehr
<i>Medicago hispida</i> ssp. <i>ma- crocarpa</i> URB. f. <i>breviaculeata</i> URB.	stark	als Lig- nituber ausge- bildet	vorhan- den	als Infil- tration und Auf- lagerung vorhan- den	gut	stark	fehlt	Zusam- menbal- lungen des Plasmas	als Infil- tration vorhan- den	gut
<i>Medicago lupulina</i> L.	stark	fehlt	vorhan- den	als dicke Auflage- rung vorhan- den	gut	schwach	fehlt	vorhan- den	lücken- haft als Auflage- rung vorh.	keine Abwehr
<i>Medicago minima</i> (L.) BAR- TAL	stark	fehlt	vorhan- den	lücken- haft als Auflage- rung vorhan- den oder fehlt	gut	stark	fehlt	starke Zusam- menbal- lungen des Plasmas	als Auf- lagerung vorhan- den	gut
<i>Medicago murex</i> WILLD.	stark	fehlt	Zusam- menbal- lungen des Plas- mas	als Auf- lagerung vorhan- den	gut	stark	fehlt	vorhan- den	als Infil- tration vorhan- den	gut
<i>Medicago orbicularis</i> (L.) ALL.	mittel- mäßig	kann vorkom- men	Zusam- menbal- lungen des Plas- mas	fehlt	Frukti- fikation wird ver- hindert	stark	vorhan- den	vorhan- den	als Infil- tration vorhan- den	gut
<i>Medicago rigidula</i> (L.) DESR.	sehr stark				Sporen- kei- mung wird ver- hindert	sehr stark				Sporen- kei- mung wird ver- hindert
<i>Medicago rugosa</i> DESR.	sehr stark				Sporen- kei- mung wird ver- hindert	sehr stark		Zusam- menbal- lungen des Plasmas		

Fortsetzung.

Tabelle 2.

Wirtspflanze	<i>Pseudopeziza medicaginis</i>									
	f. sp. <i>medicaginis sativae</i>					f. sp. <i>medicaginis lupulinae</i>				
	normergisch		hyperergisch			Abwehr- erfolg	normergisch		hyperergisch	
plasmatische Abwehr- reaktion	Wand- verdickung	nekrogene Abwehr- reaktion	gummöse Demar- kation	plasmatische Abwehr- reaktion	Wand- verdickung		nekrogene Abwehr- reaktion	gummöse Demar- kation		
<i>Medicago sativa</i> L.	schwach	fehlt	fehlt	fehlt	keine Abwehr	stark, beson- ders in der Epi- dermis	fehlt	im Pali- saden- gewebe vor- handen	fehlt	gut
<i>Medicago scutellata</i> (L.) ALL.	mittel- mäßig	fehlt	Koagu- lation des Plasmas	fehlt	Frukti- fikation wird ver- hindert	in der Epider- mis stark, sonst mittel- mäßig	fehlt	im Pali- saden- gewebe vorhan- den	fehlt	Frukti- fikation wird ver- hindert
<i>Medicago truncatula</i> GAERTN.	schwach	kann vorkom- men	vorhan- den	als Infil- tration vorhan- den	mäßige Abwehr	stark	als Ligni- tuber ausge- bildet			gut
<i>Medicago tuberculata</i> WILLD.	schwach	als Ligni- tuber aus- gebildet	vorhan- den	als Infil- tration vorhan- den	mäßige bis keine Abwehr	stark	als Ligni- tuber aus- gebildet	vorhan- den	als Infil- tration vorhan- den	gut
<i>Medicago turbinata</i> WILLD.	stark	als Ligni- tuber aus- gebildet	schwach vorhan- den	gering- fügige Infil- tration	gut	sehr stark				Sporen- keimung wird ver- hindert
<i>Medicago varia</i> MARTYN.	schwach	vorhan- den	vorhan- den	als Infil- tration und ger- ingfü- gige Auf- lagerung vorhan- den	keine Abwehr	stark	vorhan- den	vorhan- den	als Infil- tration und ger- ingfü- gige Auf- lagerung vorhan- den	gut

weitere Abwehrreaktionen hinzukommen. Als Beispiel dafür kann *M. orbicularis* dienen. Bei dieser Art kann sich die f. sp. *m. sativae* trotz starker plasmatischer Reaktion weiter ausbreiten als die f. sp. *m. lupulinae*, da durch die letztere Wandverdickungen und eine Demarkation ausgelöst werden.

Es ergibt sich somit für die Resistenzzüchtung die Aufgabe, Formen der Kulturluzerne zu finden oder zu züchten, bei denen die plasmatische Abwehrreaktion stark ausgeprägt ist und von anderen Reaktionen noch unterstützt wird. Unter 38 Provenienzen der Kulturluzerne unseres Sortimentes haben wir zwar keine derartige Form finden können, aber das Beispiel der *M. hispida* zeigt, daß innerhalb einer Art die verschiedensten Anfälligkeitsgrade vorkommen können.

Tatsächlich haben JONES, ALLISON und SMITH (1941), DAVIS (1951) und JONES (1953) klappenschorf-widerstandsfähige Luzernestämme finden können. Nach der Beschreibung und den Abbildungen, die JONES (1953) gibt, zu urteilen, beruht die Resistenz dieser Pflanzen auf einer mehr oder weniger starken plasmatischen Abwehrreaktion. Auch fand JONES, was unsere Untersuchungen bestätigen, daß die Epidermis widerstandsfähiger als das Palisadengewebe ist.

Es erscheint daher auch sinnvoll zu sein, durch Artkreuzungen zusätzliche Resistenzeigenschaften in die Kulturluzerne einzubauen, die die plasmatische Abwehrreaktion in ihrer Wirkung unterstützen. Dadurch könnte auch eine Besiedlung des Mesophylls verhindert werden. Solche zusätzlichen Eigenschaften

wären z. B. die Fähigkeit zur Lignituberbildung, wie sie *M. turbinata* zeigt, oder die Fähigkeit, gummöse Demarkationen zu bilden, wie sie bei *M. minima* und *M. lupulina* vorkommt. Auch durch nekrogene Reaktionen kann die plasmatische Wirkung unterstützt werden (*M. hispida* ssp. *microcarpa* f. *apiculata*). Ob eine völlig resistente Luzernesorte zu erwarten ist, kann zunächst nicht gesagt werden. Ein Luzernestamm, dessen Widerstandsfähigkeit nach dem Schema der Tabelle 1 mit „mäßig resistent“ (bei SCHMIEDENKNECHT 1958a mit „Typ 2“) bezeichnet werden müßte, wäre bereits ein lohnendes Zuchtziel, das durchaus erreichbar erscheint.

Zusammenfassung

1. Untersuchungen zur Eigenschaftsanalyse von 20 verschiedenen *Medicago*-Arten und -Unterarten auf ihre Widerstandsfähigkeit gegen 2 Spezialformen von *Pseudopeziza medicaginis* haben ergeben, daß dem Erreger durch normergische und hyperergische Abwehrreaktionen eine aktive Resistenz entgegengesetzt wird;

2. Die normergischen Reaktionen liegen als plasmatische Abwehrreaktionen und als Wandverdickungen vor; die hyperergischen Reaktionen treten als nekrogene Abwehrreaktion und als gummöse Demarkation auf;

3. Die normergischen Abwehrreaktionen sind spezifisch und entfalten ihre Wirkung sofort, während die hyperergischen Reaktionen weniger spezifisch sind und etwas verzögert einsetzen;

4. Quantitative Unterschiede in der Stärke der Reaktion finden sich auf einer Pflanze zwischen den Zellen verschiedener Gewebe; besonders die Zellen des Palisadengewebes und die Schließzellen der Stomata sind weniger reaktionsfähig;

5. Die Abwehrreaktionen der untersuchten *Medicago*-Arten und der durch sie erzielte Abwehrerfolg sind tabellarisch zusammengefaßt worden;

6. Innerhalb einer *Medicago*-Art können Formen mit verschiedener Reaktionsweise gefunden werden (Beispiel: *M. hispida*);

7. Die Folgerungen aus diesen Befunden für die Resistenzzüchtung werden besprochen.

Literatur

CUNNINGHAM, H. S.: A study of the histologic changes induced in leaves by certain leaf-spotting fungi. Phyto-

pathology 18, 717—751. (1928). — DAVIS, R. L.: A study of the inheritance of resistance in alfalfa to common leaf spot. Agric. Journ. 43, 331—337 (1951). — GÄUMANN, E.: Pflanzliche Infektionslehre. Basel, 2. Aufl. (1951). — JONES, F. R.: The leaf-spot diseases of alfalfa and red clover caused by the fungi *Pseudopeziza medicaginis* and *Pseudopeziza trifolii*, respectively. U. S. dep. agr. Bull. 759, 1—38 (1919); Measurement of resistance in alfalfa to common leaf spot. Phytopathology 43, 651—654 (1953); JONES, F. R., ALLISON, J. L. und SMITH, W. K.: Evidence of resistance in alfalfa, red clover and sweetclover to certain fungus parasites. Phytopathology 31, 765—766 (1941). — KLINKOWSKI, M. und H. LEHMANN: Kranke Luzerne. Neudamm (1937). — SCHMIEDEKNECHT, M.: Betrachtungen zur Biologie einiger wichtiger Blattfleckenkrankheiten der Luzerne. Nachr. bl. Dtsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) N. F. 11, 66—71 (1957); Untersuchungen zur Spezialisierung von *Pseudopeziza medicaginis* (Lib.) Sacc. Phytopath. Z. 32, 433—450 (1958a); *Pseudopeziza medicaginis* (Lib.) Sacc., ein xerophiler pflanzenpathogener Ascomycet. Naturwissenschaften 45, 525 (1958b).

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

Beiträge zur Züchtungsforschung beim Apfel

IV. Weitere Untersuchungen zur Züchtung von Apfelsorten mit spätem Laubaustrieb und Blühbeginn

Von HEINZ MURAWSKI

Mit 5 Abbildungen

I. Allgemeines

Große Ernteverluste treten beim Obst häufig durch Blütenfrostschäden auf. Die Anbautechnik hat daher besonders auf die Auswahl eines geeigneten Geländes zu achten und ungünstige Spätfrostlagen vom Anbau auszuschließen. Trotzdem treten in mehr oder weniger großen Abständen Frostschäden an den Blütenorganen auf. Für den Schädigungsgrad sind nicht nur die Frostgrade von Bedeutung, sondern auch das Entwicklungsstadium der Blüten. Es konnte beobachtet werden, daß die Schäden zunehmen, je weiter die Blütenentwicklung fortgeschritten ist. SCHULTZ [zitiert bei KEMMER und SCHULZ (2)] ermittelte, daß von 52 Erntejahren 33 eine Übereinstimmung von Blühewetter und Ertrag zeigten und bei unterdurchschnittlichen Erträgen Blütenfrost eingetreten war. Besonders häufig gefährdet sind solche Apfelsorten, die sehr früh blühen. Die Obstbautechnik ist in der Lage, durch Maßnahmen wie Geländeheizung, Räuchern oder Beregnung in Frostnächten das Ausmaß der Blütenfrostschäden beträchtlich zu mindern. Obwohl diese Maßnahmen zusätzliche Ausgaben bedingen, machen sie sich noch bezahlt.

Wirtschaftlich günstiger wäre es jedoch, wenn Sorten vorhanden wären, welche die auftretenden Blütenfröste dadurch überstehen würden, daß sie während der Blüte einige Grad Frost ohne Schaden vertragen oder die Entwicklung der Blüte noch nicht so weit vorangekommen ist, daß die Blütenorgane geschädigt werden können. Beide Wege können vom Züchter zur Schaffung blütenfrostsicherer Sorten beschritten werden. Hier soll nur über die zweite Möglichkeit berichtet werden.

Es gibt einige Apfelsorten, die bis zu 8 Tagen später blühen als die Masse der vorhandenen Sorten. Solche

Sorten sind z. B. Königlicher Kurzstiel, Jonas Hannes und Spätblühender Taffetapfel. Die Fruchtqualität der letzten beiden Sorten ist nicht befriedigend, so daß sie kaum angebaut werden. Für manche Anbaulagen, und wie die Beobachtungen auch in Jahren mit Spätfrösten zeigen, besitzen Spätblüher eine Bedeutung für den Obstbau. Es muß daher Aufgabe der Züchtung sein, spätblühende Sorten zu schaffen, die in ihrer Fruchtqualität an die anderen im Anbau befindlichen Sorten heranreichen.

Von SCHMIDT (5) ist bereits 1940 darauf hingewiesen worden, daß die Züchtung spätblühender Apfelsorten möglich ist, da die späte Blüte genotypisch bedingt ist und „durchschlagend“ vererbt wird. Er berichtete über dreijährige Beobachtungen des Laubaustriebes und des Blühbeginns an den Nachkommen der spätblühenden Sorten Königlicher Kurzstiel und Spätblühender Taffetapfel. Bis zum Zeitpunkt der Mitteilung von SCHMIDT hatten noch nicht alle Sämlinge der beobachteten Nachkommenschaften geblüht. Um weitere Unterlagen über den züchterischen und praktischen Wert des Merkmals „späte Blüte“ zu bekommen, wurden die Beobachtungen über den Laubaustrieb und Blühbeginn von Spätblühern und deren Nachkommen ab 1951 fortgesetzt. Es liegen z. Z. 7jährige Beobachtungen an den in Tabelle 1 und 3 aufgeführten Sämlingsnachkommenschaften und Sorten vor. Von dem Spätblühenden Taffetapfel können keine Angaben über den Blühbeginn gemacht werden, da die Sorte nicht in unserem Sortiment vorhanden ist.

Um einen weiteren Einblick in die genetisch-physiologischen Beziehungen zwischen Austriebs- und Blütezeit zu bekommen, sollen insbesondere die 30 Sämlinge von Spätblühender Taffetapfel näher untersucht werden, da die anderen Nachkommenschaften zu klein sind.