

zation in *Nicotiana*. VIII. The sylvestris-tomentosa-tabacum hybrid triangle and its bearing on the origin of tabacum. Univ. Calif. Publ. Bot. 11, 245—256 (1928). — 4. GRIFFITH, R. B., W. D. VALLEAU and G. W. STOKES: Determination and inheritance of nicotine to non-nicotine conversion in tobacco. Science 121, 343—344 (1955). — 5. HACKBARTH, J., und R. V. SENGBUSCH: Die Vererbung des Nikotingehaltes von *Nic. tabacum*. Züchter 7, 1—5 (1935). — 6. KOENIG, P., und W. DÖRR: Methodik der Nikotinbestimmung. Z. f. Unters. d. Lebensmittel 67, 113—144 (1934). — 7. KOELLE, G.: Über die Nikotinvererbung der Tabaksorten Havanna II c und FO. Tabakforschung, Sammelheft 2, 13—16 (1955). — 8. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. II. Mitteilung: Über das Nikotinabbauvermögen in einzelnen Tabaksorten und seine Vererbung. Tabakforschung, Sammelheft 2, 46—48 (1957). — 9. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. III. Mitteilung: Die Züchtung von Stämmen mit verschieden hohem Nikotingehalt aus der Kreuzung der Tabaksorten Havanna II c × FO. Tabakforschung, Sammelheft 2, 65—68 (1957). — 10. KOELLE, G.: The hereditary transmission of nicotine content. Actes du Deuxième

Congrès Scientifique International du Tabac, Brüssel, 399—401 (1958). — 11. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. IV. Mitteilung: Der Nikotingehalt als Ergebnis quantitativ wirkender Abbau-faktoren, dargestellt an Nikotinwerten im grünen und getrockneten Zustand einiger Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 3, 125—128 (1960). — 12. KRAFT, D.: Die Tüpfelmethode in der Pflanzenzüchtung. Pharmazie 8, 170—173 (1953). — 13. KUHN, H.: Nikotinarme Tabake. Fachl. Mitt. d. Österr. Tabakregie, H. 2, 3—18 (1958). — 14. MAN, T. Y., and J. H. WEYBREW: Inheritance of alkaloids in hybrids between fluecured tobacco and related amphidiploids. Tobacco, New York, 146/12 20—25 (1958). — 15. SMITH, H. H., and C. R. SMITH: Alkaloids in certain species and interspecific hybrids of nicotiana. Journ. of Agric. Res. 65, 347—359 (1942). — 16. VALLEAU, W. D.: Breeding low-nicotine tobacco. Journ. of Agric. Res. 78, 171—181 (1949). — 17. WAHL, R.: Die Alkaloide einiger nikotinfreier Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 1, 38—39 (1951). — 18. WEGNER, E.: Papierchromatographische Studien zur Frage der Nornikotinbildung in einigen nikotinarmen Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 2, 39—40 (1956).

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

Untersuchungen zur Resistenz verschiedener Himbeersorten gegen die Virusüberträger *Amphorophora rubi* (Kalt.) und *Aphis idaei* (v. d. Goot)

Von GABRIELE BAUMEISTER

Von den etwa ein Dutzend Himbeervirosen, die heute in Europa als Hauptschädiger der Himbeeranlagen bekannt sind, wird ein großer Teil durch die beiden Läusearten *Amphorophora rubi* (Kalt.) und *Aphis idaei* (v. d. Goot) übertragen. Diese beiden Vektoren benutzen als Wirtspflanzen sowohl die Kultur-Himbeeren und -Brombeeren als auch deren Wildarten. Eine Unterbindung des Läusebefalls und gleichzeitig damit eine Verminderung der Übertragungsmöglichkeit der Viren durch Spritzungen mit Schädlingsbekämpfungsmitteln läßt sich nicht durchführen, da sich ein Besiedlungsmaximum der Vektoren etwa mit dem Zeitpunkt der Reife der Himbeerfrüchte deckt. Sollten dagegen bei sehr frühzeitigen Spritzungen wirklich sämtliche in der Anlage vorhanden gewesenen Himbeerläuse vernichtet worden sein, so ist immer noch mit einer Neuzuwanderung von Vektoren aus den ungespritzten Hausgärten oder von den Wildarten der Himbeeren und Brombeeren zu rechnen.

Die Vektorenfrage würde keine Rolle spielen, wenn genügend Himbeersorten mit einer natürlichen Immunität gegen sämtliche Viren vorhanden wären. Es bestehen aber bisher keinerlei Hinweise, daß Virusimmunität gesichert vorkommt. Allerdings sind Himbeersorten mit Toleranzen gegen eine oder auch mehrere Virosen bekannt. Diese äußerlich gesund erscheinenden Sorten können Träger von Dauerinfektionen sein, die durch die Vektoren auf anfällige Sorten übertragen werden. Daher ist die Vektorenfrage gerade in Mischpflanzungen von anfälligen und toleranten Sorten von erhöhter Bedeutung. Die Züchtung auf Toleranz kann nur in Verbindung mit einer gleichzeitigen Züchtung auf Vektorenresistenz sinnvoll sein.

Aus diesen Erkenntnissen heraus wird heute der Weg der Virusbekämpfung über die Vektoren, d. h. über die Vektorenresistenz, ganz allgemein als der

erfolgversprechendste angesehen, zumal auf diesem Gebiet seit gut dreißig Jahren Erfahrungen gesammelt werden konnten. Aus amerikanischen, englischen und holländischen Veröffentlichungen, auf die noch zurückzukommen ist, sind eine ganze Anzahl von Himbeersorten bekannt, die Resistenzen gegen den Vektor *Amphorophora rubi* (Kalt.) enthalten. Dagegen liegen für *Aphis idaei* (v. d. Goot) m. E. noch keine derartigen Untersuchungen vor.

Rassenunterschiede bei den Vektoren

Das unterschiedliche Resistenzverhalten einiger Sorten unter verschiedenen Umweltbedingungen legte die Annahme nach der Ausbildung von Lokalrassen bei den Vektoren nahe. So konnte BRIGGS (1959) für England unter morphologisch gleichen *Amphorophora*-Herkünften drei feststellen, die sich durch unterschiedliches Resistenzverhalten einiger Sorten ihnen gegenüber als physiologisch differenziert erwiesen. DE FLUITER und v. d. MEER (1952) konnten bei ihren Untersuchungen zwei morphologisch verschiedene Arten von *Aphis* verwenden, die *Aphis idaei* (v. d. Goot) und die *Aphis ruborum* (Boer.), wobei die erstere nur auf Himbeeren und Himbeer-Brombeersämlinge beschränkt sein soll, die letztere nur auf Brombeeren vorkommt. Bei der Prüfung der *Amphorophora*-Typen von Himbeeren und Brombeeren fanden die beiden Autoren, daß die morphologischen Unterschiede, die BOERNER für diese beiden Typen angegeben hatte, nicht bestätigt werden konnten. Sie vermerken jedoch für den Brombeertyp Farbvariationen von gelb bis gelbgrün. Bei Kulturversuchen ließ sich der Brombeertyp gut auf Kulturhimbeeren (St. Walfried) halten, besser allerdings noch auf Wildbrombeeren. Der Himbeertyp der *Amphorophora* bevorzugte jedoch Kultur- und Wildhimbeeren vor den Brom-

beeren, obgleich er sich auch auf einigen Brombeersorten zu halten vermochte.

Beobachtungen in Köln

Bei eigenen Untersuchungen der auf Himbeeren und der auf Brombeeren vorkommenden *Amphorophora* wurden ebenfalls zwei Typen festgestellt, deren Hauptunterscheidungsmerkmal die Bevorzugung von entweder Himbeeren oder aber Brombeeren als Futterpflanze war. Morphologische Unterschiede zeigten die Imagines nicht, es sei denn, daß der Brombeertyp — entsprechend den Angaben DE FLUITERS und v. d. MEERS — meist gelb bis gelbgrün gefärbt war, während beim Himbeertyp im allgemeinen eine leuchtend grüne bis weißgrüne Färbung vorherrschte. Doch ließ die Variationsbreite in der Farbausprägung diesen Unterschied als alleiniges Bestimmungsmerkmal nicht gesichert erscheinen. Eine eindeutige Unterscheidung nach der Färbung konnte nur bei den Neugeborenen getroffen werden, die beim Himbeertyp stets weiß, beim Brombeertyp aber stets gelb waren. Bei Gewächshaustesten war der Himbeertyp weder auf Brombeersämlingen noch auf Sämlingen aus Himbeer × Brombeerkreuzungen zu halten. Dagegen war er im Freiland neben dem Brombeertyp vereinzelt auf den Brombeersorten Wilsons Frühe, Taylors Fruchtbare, Wildform Eichstätt, Bedford Giant und John Innes wie auch auf Himbeer × Brombeerbastarden anzutreffen. Er beschränkte sich im allgemeinen jedoch streng auf die Himbeersorten. Der Brombeertyp vermochte im Gewächshaus auch einige Himbeersorten zu besiedeln. Im Freiland beschränkte er sich fast nur auf die Brombeeren und die Himbeer × Brombeerbastarde.

Bei der *Aphis idaei* (v. d. Goot) wurden keine Versuche zur Unterscheidung verschiedener Typen durchgeführt.

Methodik der Resistenzuntersuchungen

a) Gewächshausteste

Jeweils drei Pflanzen von 60 Himbeersorten und Herkunftten wurden mit je 10 *Amphorophora rubi* besetzt und die Zahl der Läuse in Abständen von wenigen Tagen ausgezählt. Die Versuche erstreckten sich 1956 über den Zeitraum von Anfang Juli bis Ende Oktober, 1957 von Mai bis Juli und in einer nochmaligen Wiederholung von Anfang August bis Oktober. Nach vier Wochen wurden die eindeutig stark befallenen Sorten, auf denen sich Läusekolonien gebildet hatten, aus dem Versuch herausgenommen. Sie wurden jedoch im nächsten Jahr erneut in die Wiederholungen miteinbezogen. Bei den Himbeersorten, von denen die Läuse abwanderten, wurden mehrfach Neubesetzungen durchgeführt und die Beobachtung bis zum Ende der Saison fortgesetzt. Dadurch war es möglich, auch den Spätbefall auf den absterbenden und gelben Blättern zu erfassen, der sich bei einigen sonst resistenten Sorten zeigte, wie bei den Sorten Eaton, Magnum Bonum, Antwerpen, Golden Queen, Herbert, Marlboro, September und Norfolk Giant. Auch KRONENBERG und DE FLUITER (1951) machten bei einigen der von ihnen als resistent erkannten Sorten die gleiche Beobachtung. Da eine Virusübertragung durch diese absterbenden

Blätter bisher nicht nachgewiesen werden konnte, sind diese Sorten weiterhin zu den resistenten zu rechnen.

Bei der Bonitierung auf den Vektorenbefall wurden fünf Befallsstufen unterschieden:

- | | |
|------------------------|---|
| 1. Vollresistenz: | Befall = 0 Läuse pro Pflanze |
| 2. starke Resistenz: | Befall = 1—5 Läuse pro Pflanze |
| 3. Resistenz: | Befall = bis 20 Läuse pro Pflanze |
| 4. schwache Resistenz: | Befall = bis 30 Läuse pro Pflanze |
| 5. Anfälligkeit: | Befall = 30 Läuse bis zu Koloniebildungen |

Die zu testenden Pflanzen waren nicht voneinander getrennt, so daß die Läuse nach Belieben von einer Pflanze auf die andere überwechseln konnten. Dabei dienten die stark befallenen Sorten als zusätzliche Befallsquelle. Der Gewächshaustest war nach Möglichkeit den Freilandverhältnissen angeglichen, die Befallsbedingungen waren jedoch noch extremer als im Freiland, da den Läusen bei sehr starkem Befall die Ausweichmöglichkeit auf andere anfällige Pflanzen nicht möglich war und sie auch Pflanzen besiedelten, die sie im Freiland meiden. Daher können diejenigen Sorten, die bei der dreimaligen Wiederholung des Versuches gar nicht oder nur schwach besiedelt wurden, mit Sicherheit als resistent angesehen werden.

Als weiteres Kriterium für die Resistenz einer Sorte wurde auch noch die Eiablage auf den einzelnen Pflanzen gewertet.

Der Brombeertyp der *Amphorophora rubi* wurde nur 1956 getestet. Einige Sorten blieben völlig frei, andere wurden nur schwach besiedelt. Auf manchen Sorten zeigten sie eine gute Vermehrung und sogar Koloniebildung.

Der *Aphis*-Befall wurde im Gewächshaus 1957 in zweimaliger Wiederholung überprüft.

b) Freilanduntersuchungen

Freilanduntersuchungen wurden von 1957 bis 1960 durchgeführt. Bonitiert wurde das gesamte Sortiment wie auch die zahlreichen Kreuzungsnachkommen, die von den einzelnen Sorten vorhanden waren. Auch hier wurde gleichzeitig auf das Vorkommen der beiden *Amphorophora*-Typen und auf *Aphis idaei* geprüft. In jedem Jahr wurde zwei- bis dreimal bonitiert, das erstemal im Mai—Juni, um den Frühbefall zu erfassen, das zweitemal im Juli während des Populationsmaximums und ein drittesmal Ende August—September, um den Spätbefall zu beobachten, der im Kölner Gebiet vor allem für die *Aphis idaei* charakteristisch war.

Es wurde die ganze Himbeerpflanze untersucht, nicht nur einzelne Triebe. Die Erfahrung zeigte, daß sich die *Amphorophora* besonders gern auf den 3. und 4. Blättern der halbhohen Triebe aufhalten, vollausgewachsene Schosse dagegen meiden. Ebenso waren auf den älteren Blättern nur selten Läuse anzutreffen. Daher wurden zunächst die von den Läusen bevorzugten Stellen der Pflanzen untersucht, die bei anfälligen Sorten durch ihren starken Befall bereits ein klares Bild geben konnten. Wurden an

diesen Stellen aber nur wenige oder gar keine Läuse angetroffen, so wurde die Bonitierung auf jedes Blatt der ganzen Pflanze ausgedehnt, um völlig eindeutig über den Resistenzgrad entscheiden zu können. Diese Maßnahme erwies sich als besonders wichtig bei der Feststellung der vollresistenten Pflanzen, deren Befall = 0 war. Auch bei den Freilandbonitierungen wurden die gleichen fünf Resistenzstufen wie bei der Gewächshausprüfung angewandt. Zu dem bereits vorhandenen Sortiment kamen 1957/58 40 Neuzugänge an Sorten und Herkünften, die von 1958 an mit in die Freilandbonitierungen einbezogen wurden. Für sie konnten bisher keine Gewächshaus- teste durchgeführt werden, so daß die bei ihnen erhaltenen Ergebnisse nur bedingten Wert haben. Da es sich bei ihnen um eine Anzahl allgemein interessierender Sorten handelt, möchte ich die Ergebnisse in einer eigenen Tabelle anführen.

Ergebnisse der Resistenzuntersuchungen gegenüber Vektoren

Resistenz gegen die beiden Typen der *Amphorophora rubi* (Kalt.)

Die Resistenz der Himbeersorten und -herkünfte, die sowohl im Gewächshaus als auch im Freiland geprüft werden konnten, wurde nach den Ergebnissen beider Methoden gemeinsam beurteilt. Hierbei wurde der Resistenzgrad in voll- und starkresistent, resistent, schwach resistent und anfällig aufgliedert.

In der Tabelle 1 werden die Sorten, die gleichzeitig gegen beide Typen der *Amphorophora* resistent bzw. anfällig waren, getrennt von den Himbeersorten aufgeführt, die nur gegen einen der beiden *Amphorophora*-Typen Resistenz zeigten.

Der größere Teil der Sorten war gegen beide Typen anfällig, wie aus Spalte IV der Tabelle zu erkennen ist. Für die Sorten in den Spalten I bis III ergibt sich eine relativ gleichsinnige Resistenz gegenüber beiden *Amphorophora*-Typen. Die in den Spalten V und VI angeführten Himbeersorten lassen vermuten, daß die Resistenzen gegen die beiden *Amphorophora*-Typen genetisch nicht gleich bedingt sein können, da diese Sorten nur gegen jeweils einen Typ resistent sind.

Eine weitere Bestätigung für die Annahme verschiedener Resistenzfaktoren gegenüber den beiden Läusetypen wird durch das unterschiedliche Verhalten verschiedener Herkünfte der gleichen Sorte in bezug auf ihre Resistenz gegeben. So war die Herkunft a der Sorte Newburgh anfällig gegen beide *Amphorophora*-Typen, die Herkunft b der Newburgh aber nur anfällig gegen den Himbeertyp. Sie muß also eine Resistenz gegen den Brombeertyp enthalten, die bei der Herkunft a fehlt. Die beiden Herkünfte müssen demnach genetisch verschiedenen Typen angehören.

Von den vier in Spalte I angeführten hochgradig resistenten Sorten wurden zwei, die „4a“ und die

Tabelle 1. Ergebnisse der Untersuchungen auf *Amphorophora*-Resistenz bei Himbeersorten im Gewächshaus- und im Freiland, 1956—1960. Resistenz gegen den Himbeer- und den Brombeer-Typ der *Amphorophora rubi* (Kalt.).

Sorten mit gleichartigem Verhalten gegenüber dem Himbeer- und dem Brombeer-Typ				Unterschiedliches Verhalten gegen beide Typen	
I. voll- bis stark- resistent	II. resistent	III. schwach resistent	IV. anfällig	V. anfällig für den Himbeertyp, resistent gegen den Brombeertyp	VI. anfällig für den Brombeertyp, resistent gegen den Himbeertyp
„4a“ „72a“ Eaton Magnum Bonum	Antwerpen, gelb Herk. a (USA 1936) Klon Klagenfurt, gelb Norfolk Giant, Herk. a	Golden Queen Herbert Marlboro, Herk. a und b „G 9,2“ Mutante aus Marlborough	Antwerpen gelb, Herk. b (Sorten- amt) Badenia Cayuga Doppelernte Fastolf Gertrudis Hailsham Latham, Herk. a und b Lloyd George, Herk. a und c NZ Lloyd George Mitra Newburgh, Herk. a Newman Norfolk Giant, Herk. b Ontario Paul Camenzind NZ Preussen Rubin Schönemann Seneca Sucrée de Metz Superlativ Taylor's Raspberry Viking, Herk. b Zuchtklon 16 1 34 USA Zuchtklon 17 861 USA	Deutschland Devon Hornet, Herk. a und b Immertragende v. Feldbrunnen +Klon 81 Mü. rot +Klon 82 Mü. gelb Knevet's Riesen +Malling Promise Marlborough „33a“ Typ Marlbo- rough Milton Newburgh, Herk. b Sensation +Stuttgart +Viking, Herk. a Winkler's Sämling	Miranda September Wasserburger

Herk. = Herkunft

* = Himbeersorten, in denen wahrscheinlich Resistenzen enthalten sind.

Tabelle 2. Beobachtungen an Selektionsbeständen* im Freiland.

Kreuzungen	Anzahl Nachkommen	davon		
		resistent	schwach resistent	anfällig
a) Selektionen aus Selbstungen und Kreuzungen resistenter Sorten				
„4a“ × s	7	6	—	1
„4a“ × Cayuga	7	2	5	—
„4a“ × Latham	3	—	—	3
Latham × „4a“	7	2	5	—
Eaton × s	7	—	4	3
Eaton × Klon 81	4	—	4	—
Klon 81 × Eaton	5	1	3	1
Klon 82 × Eaton	5	1	2	2
Magnum Bonum × s	3	3	—	—
b) Selektionen aus Selbstungen und Kreuzungen stark anfälliger Sorten				
Klon 81 × s	3	—	—	3
Klon 82 × s	5	—	1	4
Malling Promise × s	3	—	—	3
Viking × s	2	—	—	2
Klon 81 × Viking	50	3	6	41
Klon 81 × Klon 82	9	—	8	1
Klon 82 × Klon 81	14	—	6	8
Klon 81 × Stuttgart	4	—	2	2
Stuttgart × Klon 81	4	—	3	1
Malling Promise × Klon 81	7	—	2	5
Klon 82 × Viking	32	—	8	24
Viking × Klon 82	4	—	4	—
Klon 82 × Malling Promise	12	—	6	6
Malling Promise × Klon 82	10	—	8	2
Klon 82 × Stuttgart	41	4	15	22
Stuttgart × Klon 82	28	1	7	20

* Aus einem großen Züchtungsmaterial wurden die Sämlinge in erster Linie nach ihren Qualitätseigenschaften selektiert. Diese Sämlinge konnten in die Freilanduntersuchungen auf *Amphorophora*-Befall miteinbezogen werden. Die angegebenen Zahlen geben keinerlei Hinweis auf die tatsächlichen Spaltungen.

„72a“*, auch unter den extremsten Befallsbedingungen nicht von Läusen besiedelt. Bei allen Bonitierungen konnte auf ihnen nie eine Laus beobachtet werden, und sie waren auch nach 10 Jahren im Sortiment noch ohne Virussymptome. Für die Herkunft „4a“ konnte im Pfropfungstest auf *Rubus occidentalis*-Selektionen als Indikator nachgewiesen werden, daß sie völlig virusfrei war, obgleich Infektionsmöglichkeiten durch unmittelbar benachbarte läuseanfällige und viruskranke Sorten gegeben waren. Selbstungsnachkommen der „4a“ lassen vermuten, daß in ihr möglicherweise die Magnum Bonum als Kreuzungselter enthalten ist. Auch die Magnum Bonum gehört der Gruppe der stark resistenten Sorten an. Allerdings kamen auf ihr wie auf der Sorte Eaton mitunter einzelne *Amphorophora* vor.

* Die „4a“ ist eine Falschlieferung der Sorte Deutschland aus einer Baumschule in der Nähe von Hannover. Sie ist ein reiner *Rubus idaeus vulgatus*-Typ.

Die „72a“ entstammt einer Lieferung von Geneva (USA) aus dem Jahr 1949. Sie ist eine nicht identifizierbare Sorte, die im Verhalten der Frucht auf *Rubus idaeus strigosus* hinweist, durch einige weitere Merkmale auch eine Beteiligung von *Rubus occidentalis* nicht ausschließt (nach BAUER, mündliche Mitteilung).

Die Resistenz dieser Sorten ist genetisch begründet. Sie vererbte sich auch auf einen Teil ihrer Selbstungs- und Kreuzungsnachkommen, die in einigen Selektionen geprüft werden konnten.

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der Resistenzprüfung bei den Nachkommen einiger der für die Resistenzzüchtung interessanten Sorten zusammengestellt.

Es handelt sich bei diesen Nachkommen um selektionierte Sämlinge aus einem großen Züchtungsmaterial, die in erster Linie nach ihren Qualitätseigenschaften (Fruchtgröße, Geschmack) ausgewählt worden waren. Die Selektionsquoten innerhalb der einzelnen Nachkommenschaften sind sehr unterschiedlich. Daher sind aus dem Zahlenverhältnis zwischen den resistenten und anfälligen Sämlingen keinerlei Rückschlüsse auf die genetische Aufspaltung der Kombinationen zu ziehen.

In dem Teil a der Tabelle sind die Nachkommen der resistenten Sorten angeführt, soweit sie in den Freilandbeständen vorhanden waren. Mit der Sorte „72a“ waren bisher noch keine Kreuzungen durchgeführt worden.

Die Aufspaltung der Selbstungen der resistenten Sorten in resistente und anfällige Nachkommen läßt auf eine Heterozygotie der Resistenz schließen, über die erstmals von HUBER und SCHWARTZE (1938) berichtet wurde. Auf die spezielle Genetik der Resistenz soll an anderer Stelle eingegangen werden.

Für die Züchtung vektorenresistenter Qualitätssorten dürften die beiden Altsorten Magnum Bonum und Eaton wegen ihrer Klein- und Weichfrüchtigkeit von untergeordneter Bedeutung sein im Vergleich zu den vollresistenten und auch in der Fruchtqualität befriedigenden Herkünften „4a“ und „72a“. Diese scheinen gute Aussichten für die Züchtung läuse-resistenter Qualitätssorten zu bieten, vor allem in Kombination mit den in Tabelle 1, Spalte V angeführten modernen Sorten des Himbeeranbaues. Diese bringen bereits eine Resistenz gegen den Brombeertyp mit, und es ist zu vermuten, daß sie auch gegen den Himbeertyp Resistenzfaktoren enthalten, die phaenotypisch verdeckt bleiben. Nur durch die Annahme solcher verdeckter Resistenzfaktoren läßt sich das Auftreten von resistenten und schwach resistenten Nachkommen aus Kreuzungen stark-

Tabelle 3. Untersuchungen auf das Vorkommen des Himbeertyps der *Amphorophora rubi* (Kalt.) bei Neuzugängen an Himbeersorten im Freiland, 1958—1960.

I stark bis vollresistent	II resistent	III schwach resistent	IV anfällig
Chief, Herk. a u. b	Marcy	Cuthbert	Asker, Herk. a und b
Malling Landmark	Marion	Indian Summer	Comet, Herk. a und b
Nya Preussen	New Washington		June
			Madawaska,
			Herk. a, b und c
			Malling Enterprise,
			Herk. a und b
			Malling Exploit,
			Herk. a, b und c
			Malling Jewel,
			Herk. a und b
			Owasco
			Radboud, Herk. a und c
			Rideau, Herk. b
			Trent, Herk. a, b und c
			St. Walfried
			Willamette, Herk. a u. b

anfälliger Eltersorten erklären, von denen in Teil b der Tabelle 2 einige angeführt werden. Auch hier handelt es sich um Selektionen aus einem großen Material. Soweit von den Eltersorten Selbstungen vorhanden waren, werden sie gleichfalls angeführt. Resistenz kam bei diesen Selbstungen anfälliger Eltern, bis auf die eine Pflanze mit schwacher Resistenz beim Klon 82, nicht vor. Bei den Kreuzungen dieser Sorten miteinander waren jedoch neben einigen resistenten eine Anzahl von schwach resistenten Nachkommen zu beobachten, wenn auch im allgemeinen der Anteil an anfälligen Sämlingen überwog. Die Zahl der Nachkommen mit Resistenzverhalten ist jedoch zu groß, um diese Resistenzen übersehen zu können.

Die Sortenneuzugänge ab 1957/58 konnten nicht im Gewächshaus getestet werden, wie bereits eingangs erwähnt wurde. Sie zeigten im Freiland nur Befall durch den Himbeertyp, so daß über ihr Resistenzverhalten gegen den Brombeertyp der *Amphorophora rubi* keine Beurteilung möglich ist. Die Ergebnisse der dreijährigen Freilandbonitierungen sind in Tabelle 3 enthalten.

Die Sorten Chief, in der Herkunft a und b, Malling Landmark und Nya Preussen waren stets völlig frei von *Amphorophora*. Marcy, Marion, New Washington und Indian Summer zeigten neben vollkommen *Amphorophora*-freien Pflanzen auch solche mit schwachem Befall. Eine schwache Resistenz ließ auch die Cuthbert beobachten, während die in Spalte IV angeführten Sorten in allen ihren Herkünften gleichmäßig anfällig waren.

Vergleich der eigenen Resistenzbefunde mit Befunden anderer Autoren

Wie bereits einleitend gesagt wurde, sind für die Vektoren Lokalrassen bekannt geworden, so daß

eine unter bestimmten Umweltbedingungen erkannte Resistenz durchaus nicht allgemeingültig zu sein braucht. Wenn auch für ganze Gebiete, vielleicht sogar für Kontinente die gleichen Vektorenrassen zutreffen können, so haben die Untersuchungen von KNIGHT, KEEP und BRIGGS (1959) doch sehr eindringlich klargemacht, daß selbst auf einem verhältnismäßig kleinen Raum verschiedene Lokalrassen der Vektoren vorkommen können. Betrachtet man von diesem Gesichtspunkt aus die bisher bekannt gewordenen Resistenzen einzelner Himbeersorten, so lassen sich die unterschiedlichen Befunde der amerikanischen und europäischen Autoren besser verstehen. In Tabelle 4 sind eine Anzahl von Himbeersorten zusammengestellt, deren Resistenzen gegenüber *Amphorophora rubi* (Kalt.) sowohl in Nordamerika als auch in Europa geprüft wurden. Hierbei werden die allgemein als anfällig erkannten Sorten nicht berücksichtigt.

Als typisches Beispiel für geographisch unterschiedliches Verhalten ist die Sorte Lloyd George anzuführen, die als häufiger Kreuzungselter besonders eingehend untersucht wurde. Die amerikanischen Autoren bezeichnen sie einheitlich als stark resistent, während sie sich in den europäischen Untersuchungen ebenso einheitlich als stark anfällig erwies. Ähnliche Verhältnisse ergeben sich für die Sorten Pyne's Imperial, Pyne's Royal, Milton und St. Walfried. Die in ihnen enthaltenen Resistenzen gelten nur für die nordamerikanische Rasse der *Amphorophora rubi*. Dagegen sind die in Europa resistenten Sorten Chief und Malling Landmark wiederum in Nordamerika anfällig. Bei anderen Sorten, wie Antwerpen, Herbert, Indian Summer, Latham, Malling Promise, Marcy, Newburgh und Washington wurden sowohl in Nordamerika als auch in Europa Resistenzen beobachtet. Allerdings variieren bei ihnen die

Tabelle 4. Vergleich der Untersuchungsergebnisse amerikanischer und europäischer Autoren bei einigen als *Amphorophora*-resistent erkannten Himbeersorten.

Himbeersorte	Nordamerika				Europa			
	resistent	schwach res.	anfällig	Autoren	resistent	schwach res.	anfällig	Autoren
Antwerpen		+		5.		+ ⊕	+	16./17.
Bath's Perfection						+	+	16./15.
Baumforth A					+			15.
Baumforth B						+		15.
Chief			+	5.	+	⊕		15., 17.
Cuthbert		+		1., 10.			⊕	
Golden Queen		+		10.			⊕	16.
Herbert	+	+		10./7.			⊕	
Indian Summer	+	+		5./6.		+	⊕	16.
Latham		+	+	7./5., 1.		+		15./17.
Lloyd George	+			2., 3., 5., 6., 9.			+	11., 13., 16., 17.
Malling Exploit						+	+	12./15.
Malling Landmark			+	3.	+	⊕		11., 15., 16., 17.
Malling Promise	+			3.		+	+	12./15., 16., 17.
Marcy		+		5.			⊕	
Milton	+			8.			+	16.
Newburgh		+		2., 5., 6.		+	⊕	16./17.
Norfolk Giant					+	+	⊕	11./15., 16.
Pyne's Imperial	+			5.			+	15.
Pyne's Royal	+			5.			+	15., 17.
St. Walfried	+			9.			+	15., 16.
Washington	+			5.			⊕	
Viking			+	5.		+	+	16./15.
<i>Rubus idaeus strig.</i>					+		⊕	14.

Autorenverzeichnis:

1. BENNETT (1927), 2. DARROW (1937), 3. HILL (1956), 4. HUBER (1939), 5. HUBER u. SCHWARTZE (1938), 6. JEFFERS (1953), 7. RANKIN (1927), 8. SLATE (1944), 9. STACE-SMITH (1955), 10. WINTER (1929), 11. CADMAN (1957), 12. CADMAN u. FISKEN (1958), 13. DICKER (1940), 14. HARRIS u. CADMAN (1951), 15. KNIGHT KEEP u. BRIGGS (1959), 16. KRONENBERG u. DE FLUTTER (1951), 17. NYBOM (1960), ⊕ eigene Befunde.

Autoren, deren Befunde bei den Resistenzuntersuchungen der gleichen Sorte voneinander abweichen, sind durch einen Schrägstrich getrennt aufgeführt.

Befunde der einzelnen Autoren von der starken Resistenz über die Teilresistenz bis zu Anfälligkeit. Diese Unterschiede im Resistenzgrad gelten sowohl für Nordamerika als auch für Europa. Sie treten bei den schwächer resistenten Sorten häufiger auf als bei den Himbeersorten mit stark ausgeprägter Resistenz. Falls nicht Unterschiede in der Bonitierungsmethodik und in den Maßstäben der Beurteilung der schwachen Resistenzen die Ursache für diese voneinander abweichenden Bewertungen sind, so müssen sie als Hinweise auf das Vorhandensein von Lokalrassen gewertet werden, wie es sicher für die amerikanische und die europäische *Amphorophora* zutrifft.

Resistenzen gegen *Aphis idaei* (v. d. Goot)

Die in Tabelle 5 zusammengestellten Ergebnisse beziehen sich nur auf Resistenzversuche gegen *Aphis idaei* (v. d. Goot), nicht gegen *Aphis ruborum* (Boer.).

Tabelle 5. Untersuchungsergebnisse der Resistenz gegen *Aphis idaei* (v. d. Goot) im Gewächshaus und im Freiland, 1956—1960.

Resistenzverhalten im Gewächshaus und im Freiland			Resistenz nur im Freiland, aber nicht im Gewächshaus
stark bis vollresistent	resistent	anfällig	
* „4a“ * „72a“ Doppelernte Lloyd George, Herk. a Ontario Rubin	Mitra Superlativ	Antwerpen, gelb Herk. b Badenia Cayuga Devon Eaton Gertrudis Hailsham Herbert Hornet, Herk. a und b Immertragende v. Feldbrunnen Klon 81 Mü. rot Klon 82 Mü. gelb Knevet's Riesen NZ Lloyd George Malling Promise Marlboro Miranda Newburgh, Herk. a und b Newman Norfolk Giant, Herk. a und b Paul Camenzind Schönemann Seneca Sensation September Stuttgart Taylor's Raspb. Viking Zuchtklon 16 134 Zuchtklon 17 861 (USA)	*Antwerpen, gelb, Herk. a Fastolf Golden Queen Latham, Herk. a- und b Lloyd George, Herk. c *Klon Klagenfurt, gelb *Magnum Bonum Marlborough „G 9,2“ Mutante aus Marlborough Milton 33 NZ Preussen Wasserburger Winkler's Sämling

* = auch gegen *Amphorophora* resistent

Die Sorten und Herkünfte wurden ebenso wie bei der Untersuchung auf ihre *Amphorophora*-Resistenz im Gewächshaus und im Freiland getestet. Auch hier wurde nur der gemeinsame Befund bewertet. Diejenigen Sorten, die auch Resistenzen gegen die *Amphorophora rubi* besaßen, sind besonders gekennzeichnet.

In der stark resistenten Gruppe stehen wiederum die „4a“ und die „72a“ an erster Stelle. Sie blieben völlig frei von jeglichem Besatz. Dieser stark resistenten Gruppe gehören aber auch Himbeersorten an, die gegenüber der *Amphorophora* anfällig sind. Daraus

ist zu schließen, daß die Resistenzen gegen *Amphorophora* und *Aphis* getrennt vererbt werden, also genetisch verschieden bedingt sein müssen.

Bei der Sorte Antwerpen, gelb, zeigt das Resistenzverhalten gegenüber der *Aphis* den gleichen Unterschied in den beiden Herkünften, der schon bei den Untersuchungen auf *Amphorophora* zu beobachten war. Es muß sich bei diesen beiden Herkünften um völlig andere Sortentypen handeln.

Erstaunlich ist der verhältnismäßig hohe Anteil an Sorten, die zwar im Freiland keinen *Aphis*-Befall zeigten, jedoch unter den extremen Gewächshausbedingungen anfällig waren. Vielleicht läßt sich dieses voneinander abweichende Verhalten aus dem allgemein ziemlich schwachen *Aphis*-Befall in den Kölner Freilandbeständen erklären. Die *Aphis* hatten im Freiland die Möglichkeit, sich nur auf den Himbeersorten anzusiedeln, die ihnen wirklich zusagten, während sie bei den pflanzenmäßig beschränkten Gewächshausverhältnissen auch auf

weniger geschätzte Sorten übergangen, die sie aber in einem Jahr mit sehr starkem Befall auch im Freiland besiedeln würden. Vielleicht ist in den Sorten der Spalte IV eine leichte Resistenz enthalten. Ob sie allerdings für die Verwendung dieser Himbeersorten in der *Aphis*-Resistenzzüchtung ausreichen dürfte, bedarf noch einer eingehenden Prüfung.

Bei einem Vergleich der in Köln erhaltenen Ergebnisse mit den Resistenzbefunden von BAUER (unveröffentlicht) 1955 in einem Leistungsvergleich in Voldagsen fielen Abweichungen im Resistenzverhalten einzelner Sorten gegenüber *Aphis* auf. Dagegen wurde für *Amphorophora* übereinstimmendes Verhalten der Sortenresistenzen beobachtet. So vermerkte BAUER für die in Köln gegen sämtliche Vektoren resistente „4a“ *Aphis*-Befall. Andererseits blieben in Voldagsen wieder Sorten frei von *Aphis*, die sich in Köln als anfällig erwiesen. Zu den unter beiden Umweltbedingungen *Aphis*-resistenten Himbeersorten ge-

hören Latham und Rubin. Aus diesem unterschiedlichen Verhalten darf vielleicht geschlossen werden, daß zwar in beiden Gebieten die *Amphorophora*-Typen gleich, die *Aphis*-Typen dagegen verschieden sind. DE FLUITER und V. D. MEER (1952) konnten ja auch für Holland zwei verschiedene *Aphis*-Rassen nachweisen.

Diskussion

Die Ergebnisse bei der Resistenzprüfung von Himbeersorten gegen die Vektoren *Amphorophora rubi* (Kalt.) — Himbeertyp und Brombeertyp — und

Aphis idaei (v. d. Goot) lassen darauf schließen, daß die genetischen Grundlagen für die Resistenzen gegenüber diesen Vektorentypen verschieden sein müssen. Es zeigte sich jedoch auch, daß es Sorten gibt, in denen diese Resistenzen nebeneinander enthalten sind und die damit besonders wertvoll als Basis für Resistenzkombinationen erscheinen. Hierbei wären die beiden Herkünfte „4a“ und „72a“ an erster Stelle zu nennen.

Bei einem Vergleich der bisher bekannten Sortenresistenzen untereinander ergab sich, daß man eine einmal festgestellte Resistenz nicht als allgemeingültig ansehen darf, sondern erst prüfen muß, wieweit sie die vorhandenen Lokalrassen miteinschließt. Es kann als sicher angenommen werden, daß *Amphorophora rubi* (Kalt.) in Nordamerika ein anderer Typ ist als *Amphorophora rubi* (Kalt.) in Europa. Weiterhin zeigten die Untersuchungen von DE FLUITER und v. D. MEER, BRIGGS und auch eigene Beobachtungen, daß auch auf engbegrenztem Gebiet *Amphorophora*-Typen vorkommen, denen gegenüber das Resistenzverhalten der Sorten variiert.

Für die praktische Züchtung auf Vektorenresistenz ist aus diesen Versuchen zu entnehmen, daß man möglichst nur mit solchen Sorten arbeiten sollte, für die eine geographisch sehr weitumfassende Resistenz festgestellt wurde, d. h. die sich auch gegenüber verschiedenen Lokalrassen der Vektoren als resistent erwiesen haben. Doch auch dann sollte man sich vor der Verwendung dieser Sorte als Resistenzelter vergewissern, daß die Resistenz ebenso auf die Lokalrassen der Vektoren in dem Gebiet zutrifft, für die die Sorte bestimmt sein soll.

Die bei den Resistenzversuchen beobachteten Unterschiede im Resistenzgrad der Himbeersorten und auch die Tatsache, daß aus Selbstungen resistenter Sorten anfällige Nachkommen entstehen können, sprechen für eine heterozygote Vererbung der Resistenz und für das Vorhandensein von mehr als einem Resistenzfaktor. Daß es sich bei der Vererbung der Resistenz nicht um eine einfache dominante Vererbung handeln kann, zeigt das Vorkommen von resistenten und schwach resistenten Nachkommen aus Kreuzungen von zwei stark anfälligen Eltersorten. Auch KRONENBERG und DE FLUITER (1951) erhielten bei der Kreuzung der anfälligen Sorten Geneva 16134 × Verb. Hornet einen resistenten Sämling.

Diese Verhältnisse sprechen für die Annahme komplementär-wirkender Resistenzfaktoren. Auf diese Fragen soll noch im Rahmen einer genetischen Untersuchung näher eingegangen werden.

Zusammenfassung

1. Für den Kölner Himbeer- und Brombeerbestand konnten drei Läuse Typen als Virusvektoren beobachtet werden:

Amphorophora rubi (Kalt.) Himbeertyp
Amphorophora rubi (Kalt.) Brombeertyp
Aphis idaei (v. d. Goot)

2. Etwa 60 Sorten und Herkünfte wurden im Gewächshaus und im Freiland auf ihr Resistenzverhalten gegenüber den drei Vektoren untersucht.

3. Bei 34 Neuzugängen an Sorten und Herkünften konnte ihr Verhalten gegen den Himbeertyp der *Amphorophora rubi* (Kalt.) im Freiland festgestellt werden.

4. Aus dem Resistenzverhalten von selektierten Sämlingen aus Selbstungen und Kreuzungen resistenter und anfälliger Himbeersorten konnte auf eine Heterozygotie der Resistenzvererbung geschlossen werden. Das Vorkommen resistenter Nachkommen aus stark anfälligen Eltersorten wie auch Unterschiede im Resistenzgrad der einzelnen Sorten sprachen für das Vorhandensein von mehr als einem Resistenzfaktor.

5. Das zum Teil unterschiedliche Resistenzverhalten der Himbeersorten gegenüber den Vektoren legt die Annahme nahe, daß für jeden der drei Vektoren verschiedene Resistenzfaktoren wirksam sind.

6. In den Herkünften „4a“ und „72a“ konnten starke Resistenzen gegen die beiden *Amphorophora*-Typen und auch gegen *Aphis idaei* erkannt werden. Sie erscheinen dadurch als Resistenzelter für die Züchtung vektorenresistenter Himbeersorten besonders geeignet.

7. Ein Vergleich der bisher bekannten Resistenzbefunde in Nordamerika und Europa unterstreicht die Bedeutung, die die Lokalrassen der Vektoren für die Resistenzzüchtung haben können.

Literatur

1. BENNETT, C. W.: Virus diseases of raspberries. Techn. Bull. Mich. St. Agric. Exp. Sta. 80 (1927). — 2. BOERNER, C.: 1939 (zitiert in DE FLUITER und v. D. MEER, 1952). — 3. BRIGGS, J. B.: Three new strains of *Amphorophora rubi* (Kalt.) on cultivated raspberries in England. Bull. Ent. Res. 50, 81—87 (1959). — 4. CADMAN, C. H.: Modes of spread and the control of viruses in soft fruit crops. Scientific Horticulture XIII (1957). — 5. CADMAN, C. H., and A. G. FISKEN: Susceptibility of raspberry varieties to infection by aphid-borne viruses. J. Hort. Sci. 33, 13—20 (1958). — 6. DARROW, G. M.: Blackberry and raspberry improvement. Yearb. Agric. U. S. Dept. Agric. 496—533 (1937). — 7. DICKER, G. H. L.: The biology of *Rubus* aphides. J. Pomol. 18, 1—33 (1940). — 8. DE FLUITER, H. J., en F. A. v. D. MEER: Waarnemingen omtrent enkele bladluizen van framboos en braam. verslag 84. Winterverg. Nederl. Ent. Ver. CVII—CXII (1952). — 9. HARRIS, R. V., and C. H. CADMAN: Raspberry virus diseases: A survey of recent work. Ann. Report East Mall. Res. Sta. for 1950, 127—130 (1951). — 10. HILL, A. R.: Observations on the North American form of *Amphorophora rubi* (Kalt.) (Homoptera, Aphididae). Canad. Entom. 88, 89—91 (1956); zitiert in KNIGHT, KEEP and BRIGGS (1959). — 11. HUBER, G. A.: Further data on breeding mosaic-escaping raspberries. Phytopathology 29, 647—648 (1939). — 12. HUBER, G. A., and C. D. SCHWARTZ: Resistance in the red raspberry to the mosaic vector *Amphorophora rubi* Kalt. J. Agric. Research 57, 623—633 (1938). — 13. JEFFERS, W. F.: Disease of berries in the East. Yearb. Agric. U. S. Dept. Agric. 775—783 (1953); zitiert in KNIGHT, KEEP and BRIGGS (1959). — 14. KNIGHT, R. L., E. KEEP, and J. B. BRIGGS: Genetics of resistance to *Amphorophora rubi* (Kalt.) in the raspberry. I. The gene A₁ from Baumforth A. J. of Genetics 56, 261—277 (1959). — 15. KRONENBERG, H. G., en H. J. DE FLUITER: Resistentie van frambozen tegen de grote frambozen luis *Amphorophora rubi* Kalt. Tijdschr. Plantenziekten 57, 114—123 (1951). — 16. NYBOM, N.: Hallonodlingens virusproblem — sett ur växtförädlings synpunkt. Föreningen f. Växtförädling av Fruktträd Balsgard Meddelande 51—52, 47—60 (1960). — 17. RANKIN, W. H.: Mosaic of raspberries. Bull. N. Y. Agric. Exp. Sta. 543 (1927). — 18. SLATE, G. L.: Methods and problems in raspberry breeding. Proc. Americ. Soc. Hort. Scie. 45, 255—258 (1944). — 19. STACE-SMITH, R.: Studies on *Rubus* virus diseases in British Columbia. II. Black raspberry necrosis. Canad. J. Bot. 33, 314—322 (1955). — 20. WINTER, J. D.: A preliminary account of the raspberry aphids. Techn. Bull. Minn. Agric. Exp. Sta. 61 (1929); zitiert in KNIGHT, KEEP and BRIGGS (1959).