

DER ZÜCHTER

4. JAHRGANG

SEPTEMBER 1932

HEFT 9

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin.)

Die Grundlagen zur Immunitätszüchtung gegen Brandpilze (Ustilagineen).

(Sammelreferat.)

Von Werner Hüttig.

Zur Bekämpfung des Brandbefalls, der bei vielen unserer Kulturpflanzen recht beträchtliche Ernteausfälle hervorruft, beschreitet man heute in der Praxis zwei Wege. Der eine besteht in der Vorbehandlung des Saatgutes mit den verschiedensten Beizmitteln. Er führt zu guten Erfolgen bei Parasiten, deren Sporen der Frucht oder dem Samen anhaften, wobei jedoch meist eine geringe Beeinträchtigung des Keimungsprozentsatzes beim Saatgut mit in Kauf genommen werden muß; ganz abgesehen von Schädigungen sekundärer Art, wie oligodynamische Giftwirkungen einiger in manchen Beizmitteln enthaltener Metalle. Die Beizmethode muß aber versagen, wenn bereits ein Befall des Embryos stattgefunden hat, wie dies bei den „Blüteninfektionen“ durch *Ustilago nuda*, den Flugbrand des Weizens und der Gerste vorkommt. Hier kann nur der zweite Weg zum Ziele führen: die Immunitätszüchtung. Wie der Arzt eine Krankheit erst heilen kann, wenn er ihre Symptome und Ursachen kennt, so müssen auch dem Züchter, der brandresistente Sorten erhalten will, alle Vorgänge und physiologischen Merkmale der Infektion durch Brandpilze, auf deren Ausschaltung er bei seiner Züchtung hinzzielt, genau bekannt sein. Aus dieser Auffassung heraus sind in den letzten Jahren vor allem in Deutschland, England und Amerika zahlreiche Untersuchungen angestellt worden, deren wichtigste Ergebnisse in den folgenden Abschnitten kurz zusammengestellt werden sollen.

I. Sporenkeimung und Infektion.

Die Brandsporen der *Ustilago*-arten sind als sklerotisierte Basidien aufzufassen (KNIEP 1928). Sie besitzen einen durch Karyogamie entstandenen diploiden Kern und keimen auf Wasser, Malzlösung, Zuckerlösung und Lösungen vieler Salze mit einem Keimschlauch (Promyzel) aus. (Abb. 1 und 2.) Nach einiger Zeit tritt durch den Keimporus der diploide Kern aus der Spore in das Promyzel über (Abb. 3). Hier vollzieht sich dann in zwei Schritten die Reifeteilung. Seit den Untersuchungen KNIEPs (1919) ist bekannt, daß dabei zwei physiologisch differenzierte Ge-

schlechter heraußspalten. Die Teilungen nehmen folgenden Verlauf (HÜTTIG 1931): Der diploide

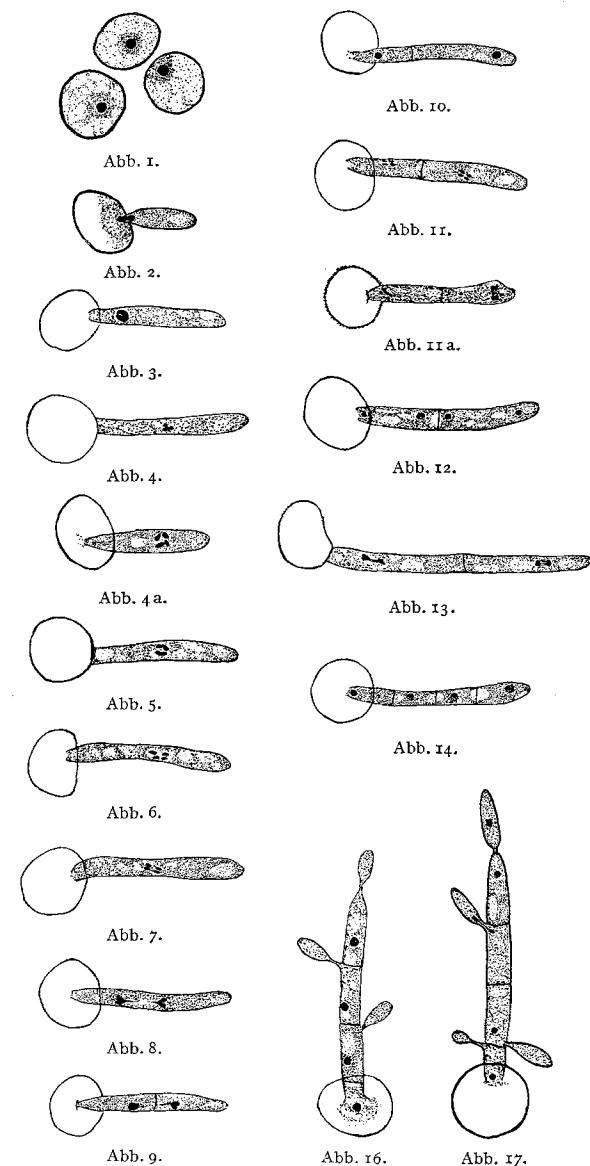


Abb. 1—14 und 16—17. Kernverhältnisse im keimenden Promyzel von *U. Hordei* und *U. Avenae*.

Kern teilt sich in der Mitte des Promyzels (Abb. 4—8), und seine Tochterkerne wandern

in der Telophase möglichst weit entgegen gesetzt (Abb. 9—10). Während dieses Vorganges bildet sich in der Mitte des Promyzels eine Wand und schließt damit ein Kreuzen oder Anein-

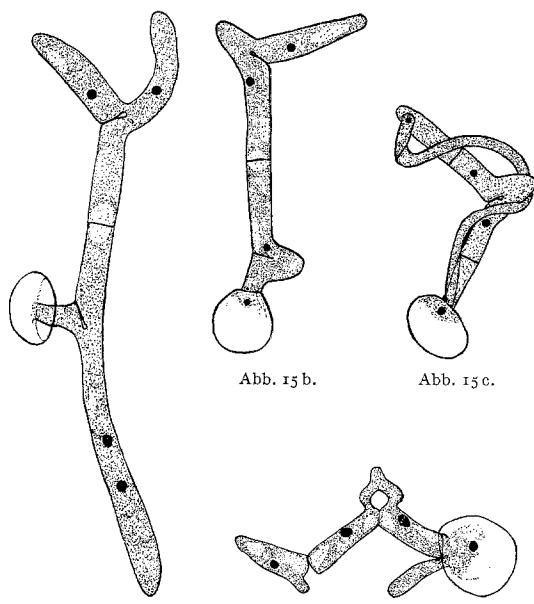


Abb. 15 a.
Kopulationsstadien der Promyzelzellen von *Ustilago hordei*.

andervorbeigehen der Dyadenkerne aus, eine Tatsache, die für die Frage nach dem Zeitpunkt der Reduktionsteilung und der Geschlechterverteilung von Wichtigkeit ist. Die Tochterkerne teilen sich dann nochmals und zwischen den neu entstandenen Kernen wird wiederum eine Querwand angelegt (Abb. 11—14). Damit ist die Entwicklung des Promyzels an sich abgeschlossen. Es liegt also eine Tetraden vor, bei der zwei Promyzelzellen den einen (A), zwei den anderen (a) Geschlechtsfaktor besitzen. Diese beiden Faktoren können sich auf sechsfache Weise auf die 4 Zellen des Promyzels verteilen:

1. AA a a	3. A a A a	5. A a a A
2. a a AA	4. a A a A	6. a A A a

Hieraus resultieren verschiedene Möglichkeiten der Kopulation entweder der Promyzelzellen selbst, oder der von ihnen gebildeten Sporidien (Abb. 16—17). Immer ist aber eine Kopulation möglich und damit, wie wir unten sehen werden, auch eine Infektion, wenn nur eine Brandspore mit einem Promyzel vorhanden ist.

Da, wie bereits erwähnt, die Wand zwischen den beiden Dyadenkernen zuerst gebildet wurde, — in der Zusammenstellung ist sie durch den senkrechten Strich symbolisiert, — muß bei 1. und 2. die Reduktion im 1. Teilungsschritt, bei 3., 4., 5. und 6. im zweiten Teilungsschritt

des Sporenkernes erfolgt sein. Daß diese sechs Möglichkeiten der Geschlechterverteilung realisiert sind, wurde von DICKINSON (1927, *U. levis*) und HÜTTIG (1931, *U. Hordei*) nachgewiesen.

Neben dieser bipolaren Aufspaltung der populationsbedingenden Faktoren konnte von BAUCH (1930) für *Ustilago longissima* auch eine tetrapolare festgestellt werden. Diese Tatsache läßt sich nicht mehr durch Annahme nur eines Faktorenpaars für die Geschlechtsdifferenzierung erklären, sondern es muß eine bifaktorielle geschlechtliche Konstitution vorhanden sein. Es kopulieren dann nur solche Haplonten, — bei *Ustilago longissima* wird unter normalen Bedingungen in Kulturen kein Promyzel ausgebildet, — die in beiden Faktoren verschieden sind. Das Kombinationsschema für diese Art der Aufspaltung ist in der folgenden Tabelle dargestellt:

Tabelle 1. Kopulationsschema der Haplonten bei einer bifaktoriellen Aufspaltung der Geschlechtsfaktoren.

	A b	A B	a b	a B
A b	—	(W)	—	+
A B	(W)	—	+	—
a b	—	+	—	(W)
a B	+	—	(W)	—

Bei *Ustilago longissima* treten zwei Kopulationstypen auf, die Suchfadenkopulation, in

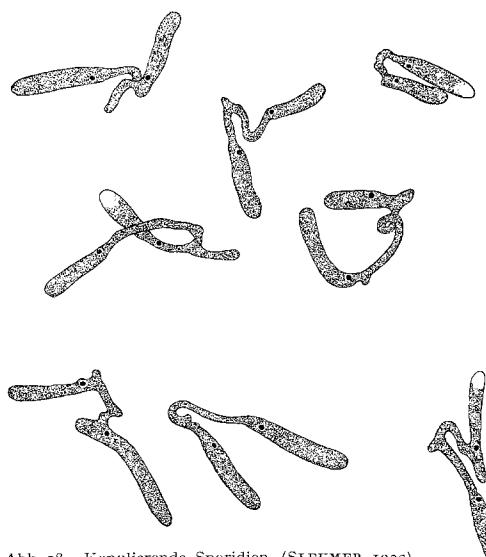


Abb. 18. Kopulierende Sporidien (SLEUMER 1932).

der Tabelle durch + gekennzeichnet (Abb. 18), bei der als Verschmelzungsprodukt zweikernige

Hyphen entstehen, und die Wirrfadenkopulation, für die das Zeichen (W) in der Tabelle gilt, bei der wohl eine Verschmelzung von Kopulationsschläuchen beobachtet werden kann, aber die Entstehung eines Kopulationsproduktes nicht nachzuweisen ist. Es handelt sich hierbei um Haplonten, die im A(a)-Faktor identisch sind, und BAUCH (1931) erbrachte auch den Beweis, daß Wirrkopulationen nicht infizieren können. Den gleichen dihybriden Erbgang der kopulationsbedingenden Gene wie *U. longissima* besitzt die in den Fruchtknoten von *Imperata cylindrica* schmarotzende *Sphacelotheca Schweinfurtiana* (BAUCH 1932). Für *Ustilago Zeae* wurde von HANNA (1929) ebenfalls Tetrapolarität festgestellt, die nach

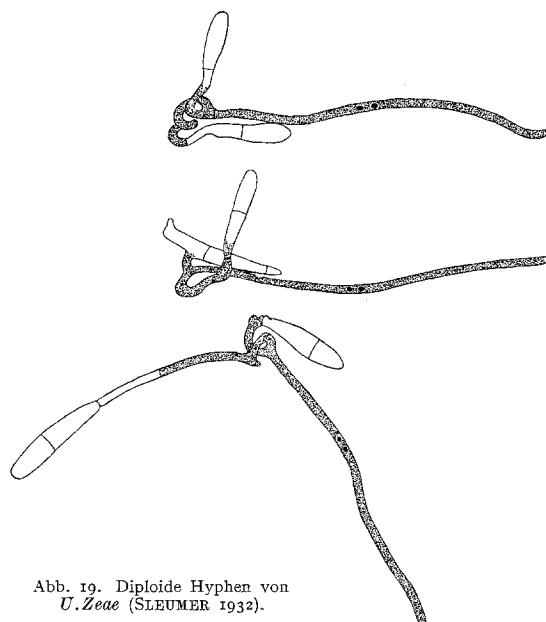


Abb. 19. Diploide Hyphen von *U. Zeae* (SLEUMER 1932).

den Untersuchungen von SLEUMER (1932) eher als „Multipolarität“ aufgefaßt werden muß. SLEUMER fand bei *U. Zeae* auch Wirrkopulationen und erbrachte den Beweis, daß durch Infektion mit ihnen keine Brandgallen hervorgerufen werden können.

Außer zu Sporidien auszusprossen, können die Promyzellen auch haploide Myzelschläuche aussenden, die unter bestimmten Bedingungen, wie Nährstoffmangel, schwach alkalischen Nährboden ($\phi_H = 7,1$) und Temperatur (vgl. BAUCH 1922 und HÜRTIG 1931) mit solchen entgegengesetzter sexueller Tendenz verschmelzen. Als Kopulationsprodukt resultiert eine zweikernige Hyphe (Abb. 19), die allein erst zur Infektion des Wirtes befähigt ist. Bisher schien *Ustilago Zeae* die einzige Ausnahme zu bilden und mittels

Haplomyzellen den Wirt infizieren zu können (HANNA 1929, CHRISTENSEN 1930/31). Hiergegen sprechen aber die Befunde von SLEUMER (1932), dem es vor allem gelang, Sporidienstämme entgegengesetzter sexueller Tendenz von *U. Zeae* in vitro zur Kopulation zu bringen.

Einsporidienkulturen, deren Kombination sich bei voraufgegangenen Infektionsversuchen sehr gute Ergebnisse geliefert hatten, wurden in steriles, mit KOH schwach alkalisch gemachten Wasser aufgeschwemmt und auf Objektträgern in feuchten Kammern ausgestrichen. Bei einer Durchschnittstemperatur von 17°C waren nach 1,5 Tagen zahlreiche Kopulationen zu sehen. Die Kopulation geht am besten vor sich, wenn man zu 3 Tropfen Sporidienlösung 2 ccm alkalisches Wasser mit einem ϕ_H von 8,0—8,3 hinzugibt.

Die Infektion selbst ist seit langem bei den einzelnen Bränden schon so gut bekannt, daß ich es unterlassen kann, ihre Einzelheiten näher zu beschreiben. Es sei mir aber gestattet, einen kurzen Umriß der wichtigsten Vorgänge beim Befall durch den Brandpilz hier zu geben. Die meisten Brände haben durch die *Keimlingsinfektion* Eingang in den Wirt gefunden. Das diploide Myzel dringt durch die Spaltöffnungen und zum Teil auch durch die Epidermis, da die Brandpilze zelluloselösende Stoffe ausscheiden können (HERZBERG 1895), in das Innere des Keimlings. Bei den Pilzarten, die ihre Brandsporen in den Blütenorganen entwickeln, wie *Ustilago Avenae*, *Hordei*, *levis* und *violacea*, muß das Diplomyzel bis zum Vegetationspunkt gelangen und hier mit dem Wachstum des Wirtes Schritt halten, um zur Sporenbildung zu kommen. Bei anderen *Ustilagineen*, wie *U. Zeae*, *U. striaeformis*, *longissima* werden oft örtliche Brandgallen nahe den Stellen, an denen die Infektion erfolgt ist, gebildet. Es können aber auch bei weiterer Ausbreitung des Pilzes Brandgallen auf anderen Blättern, an Stengeln und Blüten entstehen. Im allgemeinen werden durch den Brandbefall vorhandene Organe in ihrer Funktion beeinträchtigt oder zerstört. Ein Sonderfall ist aber die *Ustilago violacea* auf *Melandryum album*. Die weiße Nacht-Lichtnelke ist bekanntlich diözisch. Es können daher sowohl ♂ als auch ♀ Keimpflanzen von *Ustilago violacea* befallen werden. Da aber der Pilz seine Brandsporen nur in den Antheren bilden kann, zwingt er auch die ♀ Pflanze, wodurch ist heute noch unbekannt, Antheren, also ♂ Organe, zu entwickeln. Die Tätigkeit des Parasiten löst also bei der ♀ Pflanze Zwitterbildung aus.

Etwas anders gestaltet sich die sog. „Blüteninfektion“ bei *Ustilago nuda* und *U. nuda f. spec. Tritici*. Hier werden die Brandsporen zur Blütezeit des Getreides vom Wind in die geöffneten Ährchen geweht, keimen sofort aus und infizieren den jungen Embryo. Das Diplomyzel des Pilzes überwintert dann in Gemmenform in der Karyopse, und wenn im Frühjahr das Getreidekorn keimt, beginnt auch das Brandmyzel sein Wachstum. Es hat nun vor den anderen Bränden, die erst den Keimling infizieren müssen, den Vorsprung, daß es sich bei Beginn der Vegetationsperiode bereits im Innern des Wirtes befindet.

II. Abhängigkeit der Brandsporenekeimung und der Infektion von Außenbedingungen.

a) Temperatur.

Mit der Frage der Einwirkung von Außenbedingungen auf die Entwicklung des Brandes, die von praktischer Bedeutung für den Landwirt und Züchter ist, hat man sich schon sehr viel beschäftigt. Die ersten beachtenswerten Versuche auf diesem Gebiete machte HERZBERG (1895). Er untersuchte fünf bekannte Brandarten, *U. Hordei*, *Avenae*, *nuda*, *nuda f. spec. Tritici* und *perennans*, auf ihre Keimfähigkeit bei verschiedenen Temperaturen. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind in Tabelle II dargestellt.

Tabelle 2. Kardinalpunkte der Temperaturwirkung auf die Keimung einiger Getreidebrände (zusammengestellt nach HERZBERG 1895).

<i>Ustilago</i>	Minimum	Optimum	Maximum
<i>Hordei</i> . . .	wenig unter 6°C	zwischen 18 u. 26°C	30—34°C
<i>Avenae</i> . . .	„	zwischen 18 u. 26°C	30—34°C
<i>perennans</i> .	„	zwischen 20 u. 26°C	30—34°C
<i>nuda</i>	„	zwischen 16 u. 20°C	30°C
<i>nuda f. spec.</i>		zwischen	
<i>Tritici</i> . .	6°C	24 u. 30°C	30—34°C

In neuerer Zeit fanden BARTHOLOMEW und JONES (1923) für *Ustilago Avenae* als Keimungsminimum 4—5°C, als Optimum 15—28°C und als Maximum 31—34°C. Wir sehen, daß sich diese Daten fast mit denen von HERZBERG decken. HÜTTIG (1931) untersuchte den Einfluß der Temperatur auf die Keimung der Brandsporen und auf deren Keimungsmodus. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 20 zusammengefaßt. Die Temperaturspanne in den Untersuchungen von HÜTTIG erstreckt sich von —1 bis +35°C. Insgesamt sind neun Brandarten verglichen worden. Oft trat bei bestimmten Temperaturen für die einzelnen Pilze eine Änderung des Keimungsmodus ein, der in der jeweiligen Spalte bildlich dargestellt ist. Daneben finden sich die Prozentsätze, der

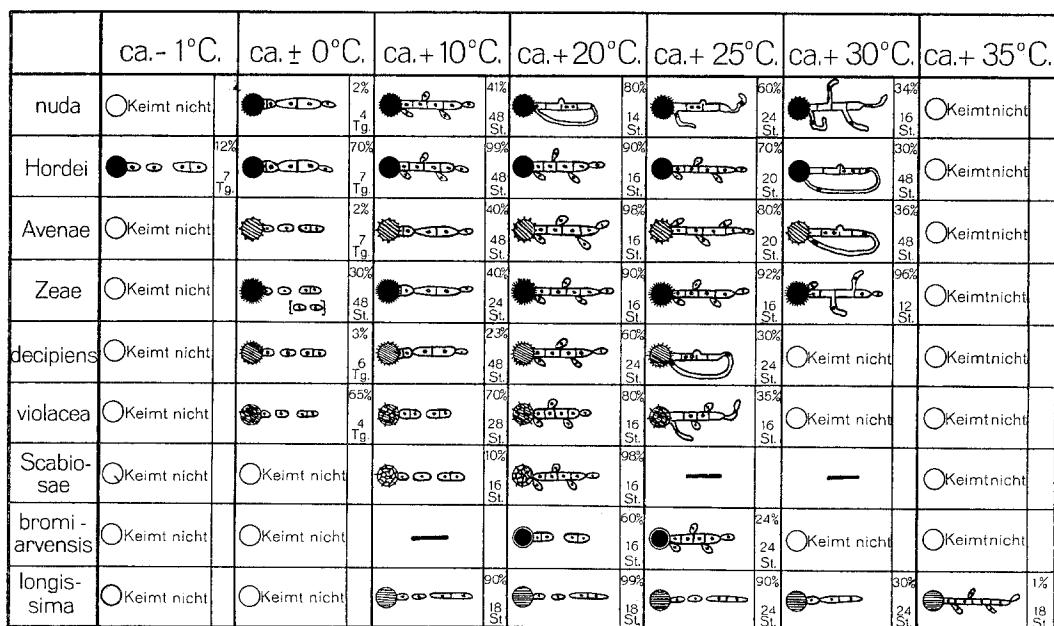


Abb. 20. Einfluß der Temperatur auf den Keimungsmodus.

nach dem entsprechenden Keimbild entwickelten Promyzellen und die Keimungsdauer in Stunden oder Tagen. Wenn man mit BREFFELD die *Ustilagineen* nach ihren Keimbildern in 3 Gruppen teilen will, die Eu-Formen, vertreten durch *U. violacea*, *Avenae*, *Hordei* u. a., die Pro-Formen (*U. longissima*) und die Hemi-Formen (*U. bromi-arvensis*), so muß man, wie aus der Abb. 20 hervorgeht, stets dabei beachten, daß sich die Formen jeder Gruppe in den Keimungsmodus der anderen beiden Gruppen bei bestimmten, für jede Art spezifischen Temperaturen überführen lassen. Nur einige Beispiele seien herausgegriffen. Bei *Ustilago Avenae* erhalten wir bei 0° dasselbe Keimbild, das *U. longissima* zwischen 10° und 25° zeigt; *U. violacea* keimt bei 10° nach dem gleichen Typ, wie *U. bromi-arvensis* bei 20°C . Man wird daher eine Aufstellung neuer Arten nicht nur nach Abweichungen im Keimbild vornehmen können.

Daß die Temperatur auch auf die Kopulation der Sporidien einen großen Einfluß hat, wurde bereits von BAUCH (1922) für *U. violacea* beobachtet. Auch SLEUMER (1932) konnte dies für die Sporidienkopulation von *U. Zeae* feststellen. Auf die Bedeutung der Temperatur bei der Überwinterung der Brandsporen im Zusammenhang mit ihrer Infektionsfähigkeit hat besonders v. ROSENSTIEL (1929) hingewiesen. Er fand, daß Sporen von *U. Avenae*, die bei 0°C überwintert hatten, einen höheren Brandbefall hervorriefen, als Sporen die bei 20°C aufbewahrt worden waren. Das liegt vor allem daran, daß bei Lagerung der Brandsporen in niedriger Temperatur die Keimfähigkeit der Sporen länger erhalten bleibt.

b) Feuchtigkeit.

Neben der Temperatur ist vor allem die Feuchtigkeit des Bodens oder des Nährsubstrates von großem Einfluß auf die Keimung der Brandsporen und die Infektion der Getreidepflanzen durch die Diplomyzellen des Brandes. JONES (1932) und BARTHOLOMEW und JONES (1923) haben gefunden, daß die Bodenfeuchtigkeit gemeinsam mit der Temperatur beträchtlich auf die Höhe des Brandbefalles beim Hafer einwirkt. Sie verwandten für ihre Versuche einen sandigen Lehm mit der Wasserkapazität von 28—41 %. Als Wirtspflanze diente *Avena nuda*, der mit *U. Avenae* infiziert wurde. In Tabelle 3 sind die Ergebnisse dieser Versuche enthalten.

Aus der Zusammenstellung geht deutlich hervor, daß eine Bodenfeuchtigkeit von 36 %

Tabelle 3. Einfluß der Bodentemperatur und -Feuchtigkeit auf den Brandbefall (nach BARTHOLOMEW und JONES 1923).

36% Bodenfeuchtigkeit			67% Bodenfeuchtigkeit		
Boden-temperatur °C	Brand-befall Dry seed %	Brand-befall Soaked seed %	Boden-temperatur °C	Brand-befall Dry seed %	Brand-Befall Soaked seed %
8	67	80	9	0	9
12	50	90	12	53	37
15	100	100	16	87	28
21	100	100	21	83	29
23	100	75	26	61	33
26	67	92	29	6	0
29	75	11			

eine viel höhere Infektion hervorrufen kann als 67 % Bodenfeuchtigkeit. Das Optimum der Bodenfeuchtigkeit für den Befall des Hafers durch *U. Avenae* liegt nach JONES (1923) um 30 % Bodenfeuchtigkeit. IMMER und CHRISTENSEN (1928) untersuchten den Einfluß der Witterung auf die Infektion von Mais durch *Ustilago Zeae*. Sie fanden, daß trockenes Wetter, sie verstehen darunter einen hohen Prozentsatz an Sonnenschein und einen geringen an Niederschlägen, fördernd auf den Brandbefall wirkten. Die Beziehungen zwischen der Bodenfeuchtigkeit und der Bodentemperatur und der Entwicklung des Ährenbrandes (*Sorosporium reilianum*) bei der Negerhirse (*Andropogon Sorghum*) hat CHRISTENSEN (1926) aufgezeigt. Er fand als Optimum für die Infektion eine Bodentemperatur von 28°C , während Maximum und Minimum je nach dem Prozentsatz der Bodenfeuchtigkeit Schwankungen unterworfen waren. Eine hohe Bodenfeuchtigkeit verminderte den Prozentsatz an befallenen Pflanzen und verengerte außerdem die Temperaturspanne, die eine Infektion begünstigt.

Eine Arbeit von TAPKE (1931) befaßt sich mit dem Einfluß der *Luft*feuchtigkeit auf die „Blüteninfektionen“ bei Weizen und Gerste durch *Ustilago nuda*. Er konnte nämlich beobachten, daß in den Gegenden Amerikas, in denen zur Blütezeit des Getreides eine niedrige relative Feuchtigkeit herrschte, der Brand viel seltener auftrat, als in den Gebieten mit hoher relativer Feuchtigkeit. Versuche ergaben nun bei 3 Weizensorten, die in den östlichen Gebieten praktisch immun waren, als sie unter feuchten Bedingungen mit Brandsporen beimpft wurden, einen Brandbefall von 91—96 %. Versuche im Gewächshaus, bei denen die infizierten Pflanzen 8 Tage unter bestimmten Bedingungen gehalten wurden, zeigten bei niedriger relativer Feuchtigkeit (11—30 %) einen Brandbefall von 21,9 %, bei hoher relativer Feuchtigkeit (58 bis

85 %) einen Brandbefall von 93,96 %. TAPKE (1931) ist daher der Ansicht, daß sich aus diesem Befund eine praktische Möglichkeit zur Erlangung myzelfreien Saatgutes von Gerste und Weizen dadurch ergibt, daß man das Saatgut an Orten aufzieht, an denen zur Zeit der Getreideblüte eine geringe Luftfeuchtigkeit herrscht.

III. Physiologische Rassen bei den Brandpilzen.

Die Erscheinungen der Resistenz und Immunität bestimmter Getreidesorten gegen einzelne Brandarten sind eng mit der Kenntnis vom Vorkommen physiologischer bzw. geographischer Rassen bei den verschiedenen Brand-

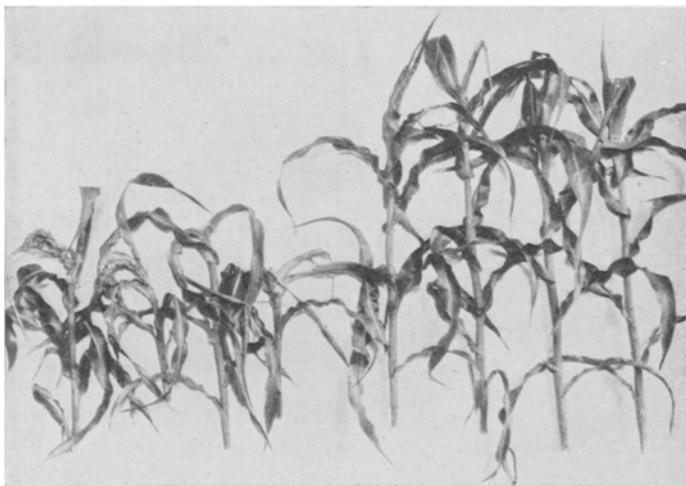


Abb. 21. Wirkung physiologischer Rassen auf den Brandbefall bei *Zea Mays* (CHRISTENSEN und STAKMAN 1926).

pilzen verknüpft. Es wurde oft bei Infektionsversuchen mit scheinbar immunen Sorten beobachtet, daß sie gegen Brandsporen, die aus anderen Gegenden oder von anderen Sorten stammten, anfällig waren. Ein solches Beispiel beim Mais zeigt uns Abb. 21. Man machte aber auch umgekehrt die Beobachtung, daß vorhandenes Brandpilzmaterial stets nur eine bestimmte Art oder Sorte befallen konnte. Oft ließ sich auch feststellen, daß der Pilz bei gewissen Arten wohl Infektionen durch seine Myzelien hervorrufen konnte, daß aber eine Sporenbildung und somit eine wahrnehmbare Schädigung des Wirtes nicht nachzuweisen war. Diese Entdeckungen führten zur Prägung der Begriffe „spezialisierte Form“ und „geographische Rasse“, die man heute allgemein als „physiologische Rassen“ zusammenfaßt. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn gerade auf diesem Gebiete zahlreiche Untersuchungen vorliegen. Die ersten weitgehenderen Versuche

stammen von ZILLIG (1921), der beim Antherenbrand der *Caryophyllaceen* (*U. violacea*) das Vorkommen spezieller Formen nachwies.

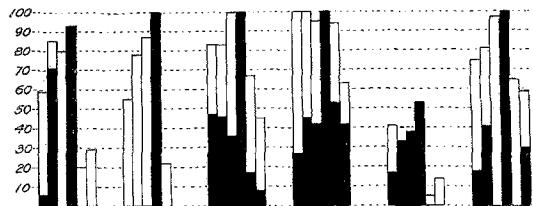


Abb. 22. Befallsprozente verschiedener Maissorten bei Infektion durch verschiedene physiologische Rassen von *U. Zeae*.

Die Untersuchungen von V. GOLDSCHMIDT (1928) lieferten dann den Beweis, daß diese Spezialisierung genotypisch bedingt ist. Diese Erkenntnis ist vor allem für den praktischen Immunitätszüchter von Bedeutung. Deshalb ging man nun vor allem daran, das Vorkommen von physiologischen Rassen bei den landwirtschaftlich wichtigen *Ustilago*-Arten aufzuklären. CHRISTENSEN und STAKMAN (1926) konnten zahlreiche physiologische Rassen beim Maisbrand (*U. Zeae*) nachweisen. Die einzelnen Formen unterschieden sich auf Kulturmedien durch die Art ihres Wachstums, ihre Farbe, die Gestaltung ihrer Oberfläche, durch besondere Zonenbildung und durch die Bildung von Sporidien. Sieben physiologische Rassen konnten außerdem durch ihr Verhalten gegen reine Linien vom Mais unterscheiden werden.

Einige Brandrassen, darunter besonders eine aus Pennsylvania, waren sehr virulent, während andere relativ unschädlich waren, unter denen

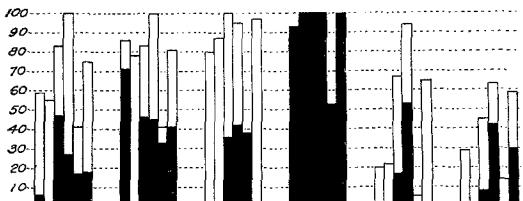


Abb. 23. Infektionsfähigkeit von 6 Rassen des Maisbrandes bei verschiedenen Maissorten (CHRISTENSEN und STAKMAN 1926).

eine Form aus Massachusetts die schwächste war. Auf den Kulturmedien traten bei den Pilzkolonien oft Mutanten in Form von Sektoren auf (Abb. 24). Diese Mutanten erwiesen sich auch bei einer Passage durch den Wirt als konstante Formen. Sie unterscheiden sich von ihren Eltern nicht nur in der Kolonieform und

ähnlichen äußeren Faktoren, sondern vor allem auch in der pathogenen Wirkung. Manche Mutanten zeigen eine schwächere Infektionsfähigkeit, manche jedoch eine bedeutend höhere als ihre Eltern. Außer bei *Ustilago Zeae* wurden auch bei anderen *Ustilago*-Arten Sektoren in der Kolonieform beobachtet (RODENHISER 1928), doch konnte bis jetzt in keinem Falle bewiesen werden, daß es sich hierbei um Mutanten handelt.

Beim Haferflugbrand fand RODENHISER (1928) siebzehn und REED (1929) elf physiologische Rassen, außerdem stellten beide Autoren für den Deckbrand (*U. levis*) je 5 Spezialformen fest.

die für *Ustilago nuda* anfällig ist, gegen *U. Hordei* Resistenz zeigt; White Spring Hullless ist anfällig für beide Brandarten, während Manchuria Minn. 184 und Swansota Minn. 440 als immun gegen Flug- und Deckbrand gelten können. RODENHISER betont allerdings mit Recht, daß diese Ergebnisse natürlich nur unter den Kulturbedingungen von Minnesota gültig sein können, und daß durchaus die Möglichkeit besteht, daß in anderen geographischen Zonen sich die einzelnen Sorten infolge veränderter Außenbedingungen ganz entgegengesetzt verhalten. Bei *Ustilago nuda* und *U. nuda* f. spec. *Triticic* stellte RODENHISER bei der Kultur auf

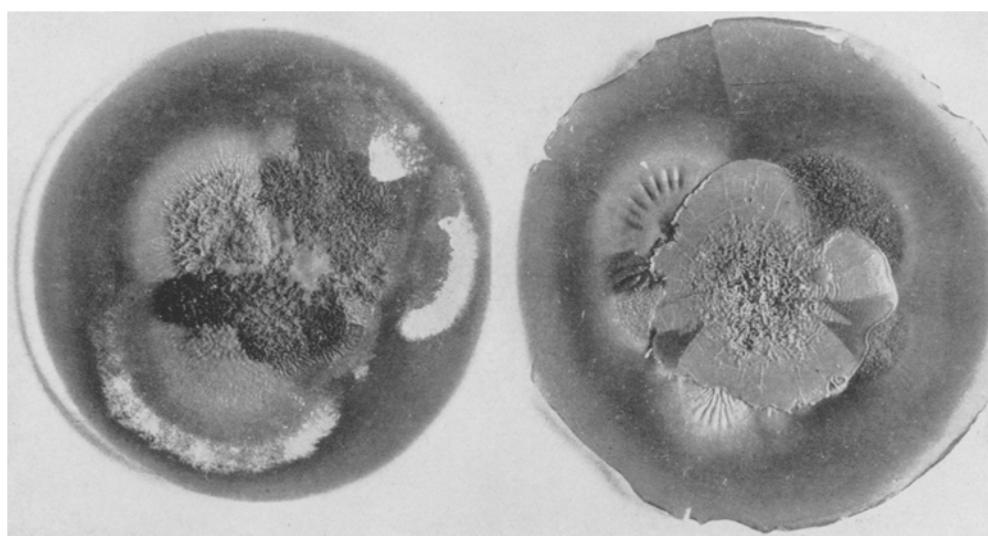


Abb. 24. Die Entstehung von Mutationen bei *U. Zeae* (STAKMAN u. a. 1929).

REED stellte mit seinen Brandrassen zahlreiche Infektionsversuche an verschiedenen *Avena*-Arten an. Es ergab sich, daß *Avena barbata* von allen physiologischen Rassen (von *U. Avenae* und *levis*) infiziert werden konnte, daß aber keine der vorhandenen Formen von *U. Avenae* fähig war, *Avena brevis* zu befallen. Unter mehreren Sorten von *Avena sativa* waren aber nur zwei deutlich gegen sämtliche Rassen des Flug- und Deckbrandes widerstandsfähig, nämlich Black Mesdag und Markton. Das gleiche Ergebnis zeigten Infektionsversuche von RODENHISER. Er dehnte aber seine Infektionsversuche noch auf andere Brandarten aus. Bei der Prüfung von etwa 135 Gerstensorten auf Anfälligkeit gegen *Ustilago Hordei* und *U. nuda* wurde durchschnittlich nur ein geringer Prozentsatz an brandigen Pflanzen erhalten. Bemerkenswert an den Infektionsversuchen ist vor allem, daß die Gerstensorte Lion C I 923,

künstlichen Nährböden insgesamt 26 verschiedene Rassen fest. Da viele Formen des auf der Gerste vorkommenden Brandes (*U. nuda*) auch Weizen und, wie HUMPHREY und TAPKE (1925) feststellen konnten, sogar Reis zu infizieren vermögen, unterstützt RODENHISER die Ansicht, daß *Ustilago Tritici* lediglich als eine Spezialform der *Ustilago nuda* aufzufassen ist, eine Forderung, die in Deutschland schon seit längerer Zeit von zahlreichen Autoren erhoben wurde. NICOLAISEN (1931) hat bei den deutschen Haferflugbränden durch umfangreiche Infektionsversuche das Vorkommen physiologischer Rassen bewiesen. Unter anderen konnte er den deutschen Testhafer, v. Lochows Gelbhafer, der bisher als resistent gegen den Flugbrand galt, mit Brandsporen aus verschiedenen Gegenden bis zu 100% infizieren und den für immun gehaltenen Lichower Frühhafer bis zu 77.5%.

IV. Über die Züchtung brandresistenter Rassen.

Auf den Befunden über die Spezialisierung der Brandarten und der damit verbundenen

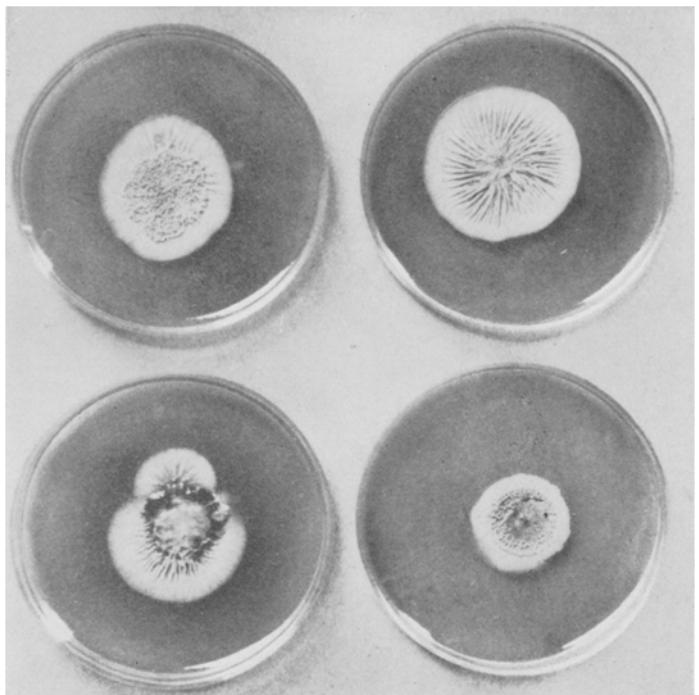


Abb. 25. Kolonieformen physiologischer Rassen bei Ustilagineen (RODENHISER 1928).

Kenntnis der Resistenz einiger Sorten der Wirtspflanzen, die für den Hafer in ausgedehntem

auf ihre Verwendbarkeit auch für unsere Kulturbedingungen verdanken wir K. v. ROSENSTIEL (1929). Er stellte vor allem genaue Versuche beim Hafer über die Vererbung der Widerstandsfähigkeit gegen den Flugbrand an. Durch Kreuzungen konnte der Nachweis erbracht werden, daß die Widerstandsfähigkeit hier auf nur einem dominanten Gen beruht, das mit anderen Eigenschaften nicht gekoppelt ist. Diese Tatsachen sind für den Züchter von Bedeutung. Durch die monomere Vererbung wird die Züchtung immuner Sorten erleichtert, da homozygote Formen schnell erhalten werden können. Die Dominanz der Widerstandsfähigkeit bedeutet aber auch eine Erschwerung der Auswahl, da man einem Individuum nicht ansehen kann, ob es die dominante Eigenschaft homozygot oder heterozygot enthält. Nehmen wir als Beispiel eine Kreuzung einer anfälligen mit einer immunen Sorte, dann erhalten wir in der F_2 -Generation 25 % anfällige Pflanzen und 75 %, die gegen den Brandbefall immun sind. Von den 75 % immunen sind jedoch nur 25 % homozygot, während die restlichen 50 % in der F_2 -Generation wieder anfällige

Formen abspalten. Zur Auswahl der homozygoten Individuen muß daher die Nachkommenschaft aller brandfreien Pflanzen einer nochmaligen Prüfung unterzogen werden. Aus praktischen Gründen wartet man damit bis zur F_5 - oder F_6 -Generation, weil sich bis dahin der Prozentsatz der homozygoten Abkömmlinge wesentlich erhöht hat. In welchem Maße der Anteil der homozygoten Individuen bei der Selbstung der gezüchteten Sorte wächst, — denn beim Getreide kommt ja nur diese Form der Befruchtung in Frage, — veranschaulicht Abb. 27. Wir ersehen daraus, daß wir bei Züchtung auf nur einen Faktor in der F_5 - oder F_6 -Generation Homozygotie praktisch erreicht haben. Bei der Züchtung auf zwei Faktoren müssen wir die Selbstung bis zur F_9 -Generation durchführen. Da die Eigenschaft der Resistenz nicht mit anderen züchterisch unerwünschten Eigenschaften gekoppelt ist, läßt

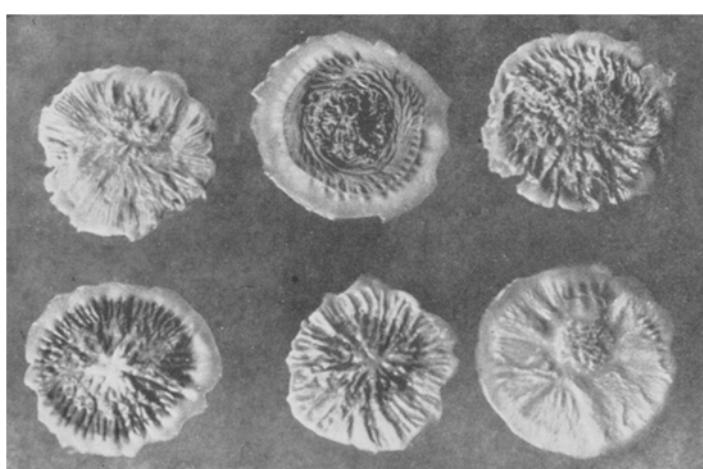


Abb. 26. Kulturformen physiologischer Brandpilzrassen (RODENHISER 1928).

Maße zuerst von REED und seinen Mitarbeitern beigebracht wurden, konnte die praktische Züchtung ihre Versuche aufbauen. Eine eingehende Nachprüfung der Methoden von REED

müssen wir die Selbstung bis zur F_9 -Generation durchführen. Da die Eigenschaft der Resistenz nicht mit anderen züchterisch unerwünschten Eigenschaften gekoppelt ist, läßt

sie sich auch mit jeder gewünschten Eigenschaft kombinieren. Über Einzelheiten bei der Durchführung der Immunitätszüchtung sei auf die bereits zitierte Arbeit von K. v. ROSENSTIEL (1929) verwiesen. Als immuner Elter kommt bis heute nur der Schwarzafer Black Mesdago in Frage. Er ist auch nach den Untersuchungen von NICOLAISEN (1931) die einzige *Avena sativa*-Sorte, die gegen alle Brandrassen immun geblieben ist. Die deutschen Zuchtsorten zeigten sich in Infektionsversuchen alle als hochanfällig. Lediglich die Gruppe der Gelbhafer ließ eine geringe bis mittlere Widerstandsfähigkeit erkennen. Unter den geprüften ausländischen Hafersorten waren immune und resistente Sorten reichlicher vertreten. An die Stelle der meist monomeren Aufspaltung des Genes für die Widerstandsfähigkeit gegen Brand trat bei einer Kreuzung Black Mesdago \times v. Lochows Gelbhafer eine *trimere* Mendelspaltung.

Weitere Versuche über Kreuzungen immuner Hafersorten mit anfälligen Varietäten wurden vor kurzem von REED (1932 a. u. b.) veröffentlicht. Bei einer Kombination Black Mesdago \times Hull-less, wobei Hull-less der anfällige Elter ist, ergab sich ebenfalls eine Dominanz der Widerstandsfähigkeit gegen den Flug- und Hartbrand. Die Aufspaltung erfolgt in der F_2 -Generation im Verhältnis 3 (resistant):1 (anfällig). Auch in der F_3 -Generation beobachtete REED dasselbe Verhalten.

Interessant ist die Kreuzung der Sorten Early Gothland \times Monarch, wobei sich die Eltern dadurch unterschieden, daß Gothland gegen Flugbrand (*U. Avenae*) sehr anfällig ist und gegen Hartbrand (*U. levis*) resistent und Monarch sich genau entgegengesetzt verhält. Die Aufspaltung wurde unter gleichzeitigen Infektionsversuchen in der F_2 , F_3 und F_4 -Generation verfolgt. Die F_3 -Generation überraschte dadurch, daß die Resistenzanlagen gegen die einzelnen Brände völlig unabhängig verteilt waren.

Early Gothland \times Hull-less folgende Befallsprozentage

	<i>Ustilago Avenae</i>
1. F_2 -Generation	94,4 %
2. F_3 -Generation:	
a) F_2 -Pflanze unbeimpft	100 %
b) F_2 -Pflanze mit <i>U. levis</i> infiziert .	99,3 %
c) F_2 -Pflanze mit <i>U. Avenae</i> infiziert	94,3 %

3. F_4 -Generation: 88 F_4 -Stämme, die von resistenten F_3 -Pflanzen herrührten, wurden mit *Ustilago levis* beimpft. Bei 26 Stämmen waren eine, höchstens zwei Pflanzen infiziert, d. h. sie waren praktisch resistent. Außerdem wurden 8 F_4 -Stämme gefunden, die von verschiedenen F_2 -Pflanzen stammten, die in der 2., 3. und 4. Generation vollkommene Resistenz zeigten.

Bei einer Kombination Early Gothland + Victor ist der eine Elter gegen beide Brände anfällig, der andere anfällig gegen *Ustilago Avenae*, aber resistent gegen *U. levis*. Im Infektionsversuch wiesen alle 67 Pflanzen Brandbefall auf; außerdem wurde auch in der F_3 -Generation ein hoher Brandbefall erzielt.

In einer weiteren Arbeit (1932b) veröffentlicht REED die Versuchsergebnisse aus Kreu-

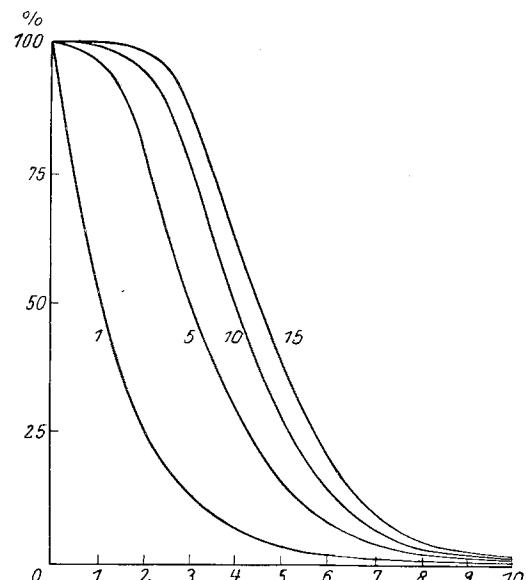


Abb. 27. Verlauf der Ausmündung homozygoter Faktoren bei Selbstung (aus BRIEGER 1929).

zungen der Sorten Early Gothland \times Hull-less und Monarch \times Hull-less. Die Eigenschaften von Early Gothland, der gegen *Ustilago levis* resistent und gegen *U. Avenae* anfällig ist, sind uns schon aus den vorn besprochenen Versuchen bekannt. Monarch besitzt genau die entgegengesetzten Erbanlagen, und Hull-less ist für beide Brände anfällig. Stellt man die Ergebnisse übersichtlich zusammen, dann wurden bei der Kombination

gefunden:

bei Infektion mit

Ustilago levis
46 %

{ von 46 Abkömmlingen waren 4 resistent, 17 bis 50 % befallen, 25 zeigten Infektion von 50 bis 100%.
{ 92 Abkömmlinge, davon 18 resistent 56 bis 50 % befallen, 18 zeigten Infektion über 50 %.
—

Die Kreuzung *Monarch* × *Hull-less* und *Hull-less* × *Monarch* ergab an Befallsprozenten:
bei Infektion mit

	<i>U. levis</i>	bei Infektion mit <i>U. Avenae</i>
1. F_2 -Generation. 96,6 %	31,3 %
2. F_3 -Generation:		
a) F_2 nicht infiziert 97,4 %	{ von 90 Stämmen 9 resistent, 51 Stämme — 50 %, 130 Stämme > 50 %.
b) F_2 mit <i>U. Avenae</i> infiziert 97,8 %	{ Von 261 Stämmen 54 resistent, 181 Stämme — 50 %, 26 Stämme > 50 %.
c) F_2 mit <i>U. levis</i> infiziert 92,1 %	
3. F_4 -Generation. Hier wurden 184 Stämme von resistenten F_3 -Pflanzen mit <i>Ustilago Avenae</i> infiziert. Davon stammten:		
a) 48 von 8 unbeimpften F_2 -Pflanzen, von denen 24 Stämme eine oder mehrere brandige Pflanzen zeigten, von insgesamt 1063 Pflanzen waren 52 infiziert.		
b) 136 Stämme von 23 mit <i>U. Avenae</i> beimpften F_2 -Pflanzen, 62 Stämme unter ihnen hatten eine oder mehrere befallene Pflanzen; von insgesamt 3069 Individuen waren 150 brandig.		

Die Züchtung gegen Brandpilzinfektionen kann, wie vor allem das Beispiel der Haferzüchtungen von NICOLAISEN, v. ROSENSTIEL und REED deutlich gezeigt haben, dann erfolgreich werden, wenn die Beziehungen zwischen Parasit und Wirt und der Einfluß der Außenbedingungen auf diese weitgehend bekannt sind. Bis jetzt ist dies erst in großem Maßstab für den Hafer und innerhalb gewisser Grenzen für den Mais geschehen. Beim Brandbefall des Weizens und der Gerste durch *Ustilago nuda* gestaltet sich die Arbeit deshalb schwieriger, weil die Brandsporen nur eine beschränkte Keimungszeit haben, und man zur Untersuchung vieler wichtiger Fragen meist auf die kurze Zeit um die Getreideblüte angewiesen ist. Es ist aber zu erwarten, daß auch bei diesen Bränden in Kürze die noch unbekannten Tatsachen aufgeklärt werden.

Literaturverzeichnis.¹

- BARTHOLOMEW, K. L., u. E. S. JONES: Relation of certain soil factors to the infection of oats by loose smut. *J. agricult. Res.* **26**, 569—575 (1923).

BAUCH, R.: Über Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *U. violacea*. *Biol. Zbl.* **42**, 9—38 (1922).

BAUCH, R.: Multipolare Sexualität bei *U. longissima*. *Arch. Protistenkde* **70**, 417—466 (1930).

BAUCH, R.: Geographische Verteilung und funktionelle Differenzierung der Faktoren bei der multipolaren Sexualität von *U. longissima*. *Arch. Protistenkde* **75** (1931).

BAUCH, R.: *Sphacelotheca Schweinfurtiana*, ein neuer multipolar sexueller Brandpilz. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **50**, 17—24 (1932).

CHRISTENSEN, J. J.: The relation of soil temperature and soil moisture to the development of head smut of Sorghum. *Phytopathology* **16**, 353—357 (1926).

CHRISTENSEN, J. J.: Mutation and Hybridization in *U. Zeae*; Part II Hybridization. *Univ. Minn. agric. Exp. Stat. Techn. Bull.* **65**, 89—108 (1929).

¹ Es sei mir gestattet, Herrn Prof. MORSTATT für seine freundliche Unterstützung bei der Benutzung der Bibliothek der Biol. Reichsanstalt vielmals zu danken.

JONES, E. S.: Influence of temperature, moisture and oxygen on spore germination of *U. Avenae*. *J. agric. Res.* **26**, 577 (1923).

KNIEP, H.: Untersuchungen über den Antherenbrand. *Z. Bot.* **11**, 257—284 (1919).

KNIEP, H.: Die Sexualität der niederen Pflanzen. *Jena* 1928. 544 S.

NICOLAISEN, W.: Beitrag zur Immunitätszüchtung des Hafers gegen *Ustilago Avenae*. *Z. Pflanzenzüchtg* **16**, 255—278 (1931).

REED, G. M.: New physiologic races of oat smut. *Bull. Torrey bot. Club* **56**, 449—470 (1929).

REED, G. M.: a. Inheritance of resistance to loose and covered smut in a hybrid of Early Gothland and Victor oats. *Amer. J. Bot.* **19**, 194—204.

REED, G. M.: b. Inheritance of resistance to loose and covered smut in hybrids of Hull-less with Early Gothland and Monarch oats. *Amer. J. Bot.* **19**, 273—301 (1932).

RODENHISER, H. A.: Physiologic spezialisation in some cereal smuts. *Phytopathology* **18**, 955—1003 (1928).

ROSENSTIEL, K. v.: Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit von Haferarten und -sorten gegen Haferflugbrand und ihre Vererbung. *Phytopathol. Zeitschr.* **1926**, 317—360.

SLEUMER, H. O.: Über Sexualität und Zytologie von *Ustilago zeae*. *Z. Bot.* **25**, 209—263 (1932).

¹ Es sei mir gestattet, Herrn Prof. MORSTATT für seine freundliche Unterstützung bei der Benutzung der Bibliothek der Biol. Reichsanstalt vielmals zu danken.

TAPKE, V. F.: Influence of humidity on floral infection of wheat and Barley by loose smut. J. agric. Res. 14, 503—516 (1931).

ZILLIG, H.: Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand, *U. violacea* (Pers.) Fuck. Zbl. Bakter. 53, 33—74 (1921).

Züchtung von zwei neuen Futterpflanzen für Trockengebiete.

Von **Rudolf Fleischmann**, Kompolt, Ungarn.

Ein spezielles Kapitel für sich bildet die Züchtung von Kulturpflanzen für Trocken-gebiete. Sie erfordert eine besondere Beachtung der physiologischen Belange und stellt uns vor ganz andere und in ihrer Art schwierigere Probleme als die Züchtung in humiden Regionen es fordert. Vor allem muß man sich klar sein darüber, daß es verschiedene Abstufungen des Begriffes „Trockenklima“ gibt, daß man diejenige des Zuchortes durch Beobachtungen richtig erfassen muß, damit man fähig sei, seine Zuchttendenz dem gegebenen Grade der Trockenheit genau anzupassen. Gerade dort, wo das Trockenklima sich von den Übergängen zum feuchteren Westklima erstmalig unzweideutig zu scheiden beginnt, wie das in Mitteleuropa z. B. im Gebiete der ungarischen Tiefebene der Fall ist, wird der ruhige Gang der Züchtung oft und bedeutend gestört werden durch jene Launenhaftigkeit der Witterungsgänge, wie sie in solchen Klimagrenzgebieten häufig sind. Gerade diese, einmal westlich, einmal östlich orientierten Klimaschwankungen dieser Gegenden sind schuld daran, daß die dort arbeitende Pflanzenzüchtung immer wieder versucht, züchterische Hochleistungen des Westens einzubürgern oder genetisch mit dem Material des Ostens zu vereinen. Solche Versuche, deren etliche bereits mißlungen sind, sind nicht zu billigen. Ich verweise andererseits auf die Ergebnisse der Schule KOLKUNOWS, wodurch die Erfolge einer derart eingestellten Züchtung bis in die Steppe drangen.

In mehreren Arbeiten habe ich darzulegen versucht, eine wie notwendige Ergänzung der rein züchterischen Arbeit im Trockengebiet *Agrometeorologie* und ganz besonders *Klein-klimaforschung* bilden. Frostschäden und Dürrewirkungen versetzen unserer Landwirtschaft katastrophale Schläge. Eine wenn ich so sagen darf zielsichere „Trockenforschung“ muß den züchterischen Bestrebungen in solchen Ländern beratend zur Seite stehen.

Parallel mit den Klimaschwankungen gehen in Trockengebieten unseres Landes auch die Schwankungen der Getreide- und Industriepflanzenernten. Dasselbe gilt für die Futterpflanzen. Wie kann aber eine Stetigkeit in

der Erzeugung tierischer Produkte in Menge und Güte erreicht werden, wenn die Futtererzeugung unsicher ist? Die allerdings zahlreichen, großen Weideflächen bieten nur im Frühjahr ein mattenartiges Bild, sind aber ab Juni in eine graue Steppe verwandelt. Statt ihrer Verbesserung ist eine gesunde *Reform des Feldfutterbaus*, eine zielbewußte, allmähliche Umstellung unserer Futterpflanzensorten aussichtsreicher. An dieser Reform mitzuwirken, ist die Pflanzenzüchtung in hohem Maße berufen. Es liegen für uns noch ungehobene Schätze nicht nur im engeren pannonicischen, sondern auch in den Florengebieten des fernen Orients.

Ausgehend von den hier nur flüchtig skizzierten Gedanken habe ich mich seit Jahren auf der Zuchtwirtschaft Kompolt, die seit 1931 vom k. ungarischen Ackerbauministerium übernommen wurde, auch mit der Einführung bisher bei uns nicht gebauter Futterpflanzen beschäftigt, und aus diesem Gesichtspunkt spricht die Aufschrift dieser Arbeit von „neuen“ Futterpflanzen. Daß beide Pflanzen zu den Leguminosen gehören, ist besonders für die trockenen Sandböden der ungarischen Tiefebene von Vorteil.

Zur Charakterisierung der klimatischen Verhältnisse des Zuchortes sei eine knappe Zusammenstellung eingeschaltet. Kompolt liegt am nordwestlichen Rande der großen Tiefebene ($47^{\circ} 44' 30''$ n. Br. und $37^{\circ} 54' 0''$ v. Ferr.).

Typisch sind die besonders im Frühling und Sommer langen niederschlagsfreien Zeiten, in deren Verläufe zumeist austrocknende Ost- und Westwinde vorherrschen. Die Bodenfeuchtigkeit schwankt in 10 cm Tiefe von rund 16—23%, in 20 cm Tiefe von 18—22% und in 40 cm Tiefe von 18,5—22% im Laufe des Jahres. Zu bemerken ist, daß in dem kolloidreichen Boden des Zuchortes hiervon etwa ein Drittel auf durch die Pflanzen nicht ausnutzbares Wasser zu rechnen ist.

Es ist für die Sicherheit des Ertrages an Grünmasse nun außerordentlich wichtig, daß die Pflanze fähig ist, über die häufigen Durst- und Hungerperioden hinwegzukommen. Wie