

(Aus dem Botanischen Institut für Virusforschung Celle der Biologischen Zentralanstalt der US- und britischen Besatzungszone. Direktor Dr. ERICH KÖHLER.)

Zur Beurteilung des Pflanzgutwertes von Saatkartoffelfeldern unter Berücksichtigung des Auftretens der Überträger der Kartoffelvirosen.

Versuch einer rechnerischen Lösung des Problems.

Von IRMGARD HAUSCHILD.

Mit 3 Textabbildungen.

Die Viruskrankheiten der Kartoffel, die auch als Abbaukrankheiten bezeichnet werden, haben eine gewaltige wirtschaftliche Bedeutung erlangt durch die starke Ertragsminderung, die sie in verseuchten Feldern verursachen. Da aus kranken Knollen immer nur kranke Stauden hervorgehen, ist nur bei Verwendung von hochgradig gesundem Saatgut mit einer guten Ernte zu rechnen. Zur Erzeugung von möglichst gesundem Saatgut ist daher die Bereinigung der Saatgutfelder von kranken Stauden, die als Infektionsquellen fungieren, allgemein eingeführt.

Darüber hinaus ist eine richtige Beurteilung des Gesundheitszustandes der Felder, die der Saatguterzeugung dienen, von Bedeutung. Eine Gesundheitsprognose, die sich darauf beschränkt, allein aus der Zahl der sichtbar kranken Stauden Schlüsse auf den Gesundheitszustand des Nachbaus zu ziehen, hat sich besonders im Jahre 1945 als unzureichend erwiesen, da sie die am Ende des Sommers zustande gekommenen, noch nicht durch Symptome erkennbaren Neuinfektionen unberücksichtigt läßt. Die Häufigkeit der Neuinfektionen hängt außer von der Zahl der Infektionsquellen auch in bedeutendem Maße von der Stärke des Blattlausbefalls ab, da die Kartoffelvirosen mit Ausnahme des X-Virus bekanntlich durch Blattläuse, vor allem durch die Grüne Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae*) übertragen werden.

Von diesem Faktor wurde bisher bei der Saatguterkennung abgesehen, da die Unterscheidung der verschiedenen Blattlausarten an der Kartoffel und die Durchführung von Befallserhebungen der Überträger für den Praktiker mit großen Schwierigkeiten verbunden ist. Als dann aber sogar von Seiten der Kartoffelzüchter (E. MODROW) vorgeschlagen wurde, die Stärke des Blattlausbefalls bei der Saatguterkennung mit zu berücksichtigen, wurde im November 1946 zunächst gemeinsam mit Herrn Kollegen Dr. HEINZE¹ versucht, an Hand seiner Experimentaldaten den Einfluß der Blattläuse durch Multiplikation mit einem Zahlenfaktor in die für die Saatguterkennung übliche „Wertformel“ mit einzubeziehen. Es zeigte sich aber, daß die Berücksichtigung des Blattlausbefalls nicht auf diesem einfachen Wege möglich ist.

Im folgenden wird daher versucht, den quantitativen Zusammenhang zwischen der Stärke des Blattlausbefalls und der Ausbreitung der Viren auf dem Felde aufzufinden, und eine Arbeitshypothese zur Lösung dieses Problems aufgestellt, unter Verwendung der einschlägigen Vorarbeiten von Henning P. HANSEN (1941) in Dänemark.

¹ Wertvolle Anregungen für die Niederschrift verdanke ich insbesondere Herrn Dr. KURT HEINZE, der mir auch seine z. T. unveröffentlichten Daten zur Verfügung stellte, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Eine Anwendung der vorliegenden Hypothese in der Praxis ist bisher noch nicht möglich, da noch keine ausreichenden Experimentaldaten vorliegen, um den Einfluß der Blattläuse zahlenmäßig zu bestimmen.

Die Differentialgleichung für die Verbreitung der durch Blattläuse übertragenen Viruskrankheiten.

Von welchen Faktoren hängt nun die Verbreitung der durch Blattläuse übertragenen Viruskrankheiten ab?

HANSEN nimmt unter der Voraussetzung einer gleichmäßigen Verteilung der Blattläuse über das Kartoffelfeld eine direkte Proportionalität des Infektionsbetrages zu der Gesamtsumme der Läuse-Tage des Sommers an mit der Einschränkung, daß der Betrag der Läuse-Tage-Summe mäßig ist. Zur Berechnung eines Relativwertes für diese Läuse-Tage-Summe stellt er eine Näherungsformel auf, die auf der Beobachtung basiert, daß die Zahl der Blattläuse am Anfang des Sommers im allgemeinen sehr stark zunimmt, dann meist eine Zeitlang auf einem Höhepunkt bleibt, um anschließend wieder schnell abzunehmen (vgl. auch die Untersuchungen von HEINZE und PROFFT (1940) über den Massenwechsel der Blattläuse). Die Summe der Läuse-Tage S beträgt:

$$S = \frac{q^m - 1}{q - 1} + s \cdot q^{m-0,7} + \frac{q^{m-1} - 1}{q^{(m-1)} : d - 1}. \quad (1)$$

Die drei Summanden der Formel (1) entsprechen den Läuse-Tage-Summen der Vermehrungs- bzw. Stillstands- bzw. Dezimierungsperiode der Läusepopulation; q bedeutet den temperaturabhängigen Vermehrungsquotienten der Läuse für die mittlere Temperatur der Vermehrungsperiode; m, s und d geben die Dauer der drei Perioden in Tagen an.

Der Vorschlag von HANSEN, die Infektionshäufigkeit der Läuse-Tage-Summe proportional zu setzen, ist brauchbar — und stellt eine Näherungslösung unserer unten abgeleiteten Gleichung (4) dar — für den Grenzfall, daß bei niedriger Läuse-Tage-Summe auch die Anzahl der Infektionsquellen gering ist und im Laufe des Sommers nicht wesentlich zunimmt, d. h. also, wenn überhaupt nur ganz wenige Neuinfektionen zustande kommen.

Diese beiden Bedingungen sind aber in der Praxis nicht immer erfüllt. Deshalb wollen wir versuchen, eine ohne diese beiden einschränkenden Bedingungen gültige Formel für die Zunahme der kranken Stauden aufzustellen.

Wir wollen dabei zunächst als Infektionsquellen nur die kranken Stauden innerhalb des Feldes selbst berücksichtigen und von solchen Infektionen absehen die durch infektiöse Läuse herangetragen werden, welche von stark verseuchten Feldern in der Nachbarschaft herüberkommen.

Setzen wir die Gesamtzahl aller Stauden des Feldes gleich 1, dann wird der jeweils vorhandene Anteil der kranken durch einen Bruch K angegeben und der Anteil der gesunden durch den Bruch $1-K$. Die Zahl der kranken Stauden vermehrt sich im Laufe des Sommers ständig. Gesucht ist der im Herbst bei der Ernte erreichte Endwert für den Anteil der Infektionsquellen. Dieser gibt den Anteil der etwa zu erwartenden Kranken im Nachbau an; denn man kann annehmen, daß bei solchen Pflanzen, in denen sich das Virus nach der Infektion schon so stark vermehrt hat, daß sie ihrerseits als Infektionsquelle wirken, das Virus auch schon in die Knolle gelangt ist.

Der Zuwachs dK des Anteils der kranken Stauden in einem Zeitabschnitt dt ist proportional: 1. dem Anteil der zu Beginn dieses Zeitabschnittes vorhandenen Infektionsquellen K, 2. dem Anteil der zu diesem Zeitpunkt noch vorhandenen gesunden Pflanzen ($1-K$); denn je mehr Stauden noch gesund sind, um so größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß die auf kranken Pflanzen infektiös gewordenen Läuse beim Wechsel ihrer Wirtspflanze auf gesunde und nicht auf bereits kranke Stauden treffen. 3. ist — da bekanntlich eine infektiöse Laus genügt, um eine Stauden zu infizieren — die Häufigkeit der Neuansteckungen proportional der Zahl L der zur Übertragung befähigten Blattläuse, wenn man mit ihrer gleichmäßigen Verteilung über das Feld und einer gleichen (durch Umweltfaktoren beeinflußbaren) Wanderungsaktivität rechnen kann. Da sich die Zahl der Läuse — wie schon erwähnt — im Laufe des Sommers ständig verändert, können wir L als eine Funktion der Zeit t auffassen und schreiben daher $L = L(t)$. 4. besteht eine Abhängigkeit der Infektionszunahme von der Dauer des Zeitabschnitts dt , der den Blattläusen für die Übertragung zur Verfügung steht. Daraus ergibt sich für die Zunahme dK der kranken Stauden im Zeitabschnitt dt folgende Differentialgleichung:

$$dK = c_1 \cdot K \cdot (1 - K) \cdot L(t) \cdot dt \quad (2)$$

wobei c_1 ein Zahlenfaktor ist, dessen Größe sich nach Festlegung der Maßeinheiten für L und t experimentell bestimmen läßt. Auf seine Bedeutung wird S. 243 ausführlicher eingegangen.

Diese Differentialgleichung (2) läßt sich nach der Methode der Trennung der Veränderlichen lösen. Wir wandeln sie um in $\frac{dK}{K \cdot (1-K)} = c_1 \cdot L(t) \cdot dt$ und integrieren beide Seiten getrennt.

Als Lösung der Differentialgleichung (2) erhalten wir:

$$\int \frac{dK}{K \cdot (1-K)} = c_1 \cdot \int L(t) dt + \ln c_2, \quad (3a)$$

wobei $\ln c_2$ eine später zu bestimmende Integrationskonstante ist, die wir in logarithmischer Form schreiben dürfen, da der Logarithmus einer Konstanten auch eine Konstante ist. Das Integral der linken Seite bestimmen wir nach Zerlegung des Bruches $\frac{dK}{K \cdot (1-K)}$ in die beiden Summanden $\frac{dK}{K} + \frac{dK}{1-K}$ unterhalten:

$$\begin{aligned} \int \frac{dK}{K \cdot (1-K)} &= \int \frac{dK}{K} + \int \frac{dK}{(1-K)} = \ln K - \ln (1-K) \\ &= \ln \frac{K}{1-K}. \end{aligned}$$

Das Integral $\int L(t) dt$ ist nicht auf analytischem Wege lösbar, da sich die Funktion L(t), die den Verlauf der Läusepopulation während des Sommers angibt, nicht durch eine analytische Funktion darstellen läßt, weil die Veränderungen in der Läusepopulation im Laufe der Zeit t durch verschiedene Außenbedingungen (Temperatur, Feuchtigkeit, Wind u. a.) beeinflußt werden, die sich nicht mathematisch erfassen lassen. Es ist aber möglich, das Integral $\int L(t) dt$ durch graphische Integration zu bestimmen. Sein Wert entspricht der Fläche unter der Kurve, die den Verlauf der Läusepopulation in Abhängigkeit von der Zeit t über die ganze Periode der Läusebesiedlung der Kartoffelfelder¹ bzw. zwischen den noch festzulegenden Integrationsgrenzen darstellt und läßt sich mit Hilfe eines Planimeters oder durch Auszählen der Fläche auf Millimeterpapier ermitteln. Es ist der Grenzwert der HANSENSchen Läuse-Tage-Summe für den Fall, daß man die Zeitabschnitte dt gegen Null streben läßt. Der Wert des Läuse-Zeit-Integrals läßt sich daher auch durch die von HANSEN angegebene Näherungsformel (1) annähern, wobei man in den Ausnahmefällen einer späten Läusebesiedlung die Läuse-Tage-Summe nicht bis zum völligen Verschwinden der Läuse, sondern nur bis zu einem etwas früher liegenden Termin zu berücksichtigen braucht. Nach Einsetzen von $\ln \frac{K}{1-K}$ für das Integral $\int \frac{dK}{K \cdot (1-K)}$ nimmt die Gleichung (3a) folgende Form an:

$$\ln \frac{K}{1-K} = c_1 \int L(t) dt + \ln c_2 \quad (3b)$$

Die Bestimmung der Integrationskonstanten $\ln c_2$ und die Festlegung der Integrationsgrenzen:

Der Wert der Konstanten $\ln c_2$ ergibt sich aus den Anfangsbedingungen. Wir bezeichnen den Anfangsbruchteil der Kranken, also den Anteil der aus infizierten Knollen hervorgegangenen sog. „sekundär kranken“ Stauden mit K_0 . Der Anfangswert des Integrals $\int L(t) dt$ ist Null, denn bevor Blattläuse vorhanden sind, ist auch die Läuse-Tage-Summe und ihr Grenzwert Null. Durch Einsetzen dieser beiden Werte in die Gleichung (3b) ergibt sich als Bestimmungsgleichung für $\ln c_2$

$$\ln \frac{K_0}{1-K_0} = 0 + \ln c_2 \text{ und daraus } \ln c_2 = \ln \frac{K_0}{1-K_0}.$$

Damit geht die Gleichung (3b) über in:

$$\ln \frac{K}{1-K} = \ln \frac{K_0}{1-K_0} + c_1 \int_{t_0}^{t_E} L(t) dt \quad (3c)$$

wobei als Integrationsgrenzen für das Integral $\int L(t) dt$ der Zeitpunkt t_0 des Beginns der Läusebesiedlung des Kartoffelfeldes und t_E , der letztmögliche Infektionstermin, bei dem noch ein Abtransport des Virus in die Knolle möglich ist, eingesetzt werden müssen. Dieser Endtermin t_E fällt normalerweise mit dem Ende der Läusebesiedlung zusammen, da in den letzten Wochen vor dem Abreifen des Kartoffellaubes meistens kein nennenswerter Blattlausbefall mehr zu verzeichnen

¹ Derartige Kurven finden sich in großer Zahl bei HEINZE und PROFIT (1940). Nach diesen sind in Abb. 2 zwei schematische Kurven konstruiert, eine davon für hohe, die andere für niedrige Befallszahlen.

ist. In Jahren mit ausnahmsweise später Läusebesiedlung, bzw. in Gegenden wie Pommern, wo häufig eine Spätbesiedlung an den Spätsorten beobachtet wird, ist dagegen für t_E ein etwa 2—3 Wochen vor der Ernte liegender Termin zu nehmen, da das Virus schätzungsweise etwa 2—3 Wochen braucht, um vom neu infizierten Blatt in die Knolle zu gelangen, und bei später erfolgten Infektionen die Knollen virusfrei bleiben. Das Entsprechende gilt für Frühsorten, bei denen die Läusebesiedlung in den letzten Wochen vor der Ernte nicht mehr zur Infektion der Knolle führt.

Nach Beseitigung der logarithmischen Schreibweise erhalten wir aus der Gleichung (3c) für die Zunahme des Anteils der kranken Pflanzen die Funktion:

$$\frac{K}{1-K} = \frac{K_0}{1-K_0} \cdot e^{c_1 \int_{t_0}^{t_E} L(t) dt} \quad (4)$$

worin e die Basis der natürlichen Logarithmen ist. Das bedeutet, daß das Verhältnis von kranken zu gesunden Stauden nach der e -Funktion anwächst, wobei der

Exponent dem Läuse-Zeit-Integral $\int_{t_0}^{t_E} L(t) dt$ proportional ist.

Die Bedeutung von c_1 und die graphische Darstellung der Funktion der Virusausbreitung.

Der Proportionalitätsfaktor c_1 der Gleichung 4 gibt an, daß das Verhältnis von kranken zu gesunden Stauden sich um das c_1 -fache seines ursprünglichen Wertes vergrößert, bzw. auf das e^{c_1} -fache seines ursprünglichen Wertes ansteigt, wenn das Integral

$\int_{t_0}^{t_E} L(t) dt$ um eine Einheit wächst. Wie aus der logarithmischen Schreibweise (3c) ersichtlich ist, läßt sich die Funktion (4) auf einseitig logarithmisch geteiltem Papier als Gerade darstellen (vgl. Abb. 1 und 3), wenn wir auf der linearen Abszisse das Läuse-Zeit-Integral und auf der logarithmisch geteilten Ordinate das Verhältnis von kranken zu gesunden Stauden auftragen. Diese Gerade schneidet die Ordinate bei dem Anfangswert $\frac{K_0}{1-K_0}$ und hat die Steigung c_1 , m. a. W. der natürliche Logarithmus des Verhältnisses von Kranken zu Gesunden wächst um c_1 , wenn das Läuse-Zeit-Integral um eine Einheit zunimmt.

Der Zahlenfaktor c_1 , der ein Maß für die Zunahme der Infektionsquellen in Abhängigkeit von der Stärke des Blattlausbefalls ist, wird verschiedene Werte annehmen, je nach der übertragenen Virusart; denn bei den Virusarten, die die Blattlaus nur während einer begrenzten Zeitspanne nach ihrem Saugen auf einer kranken Staude übertragen kann (z. B. Y-Virus), wird der Faktor c_1 kleiner sein als bei solchen Virusarten, für die sie zeitlebens übertragungsfähig bleibt (z. B. Blattrollvirus). Weiter wird die Größe des Faktors c_1 von der betreffenden Kartoffelsorte und ihrem Resistenzgrad abhängen, da das Zustandekommen der Infektionen und die Vermehrung des Virus in der Pflanze sehr stark sortenbedingt sind.

An Stelle des Zahlenfaktors c_1 kann man auch zur Charakterisierung der Virusausbreitung auf dem Feld die Halbwertsgröße des Läuse-Zeit-Integrals benutzen,

den Wert des Integrals also, der ein Ansteigen des Verhältnisses von kranken zu gesunden Stauden auf den doppelten Betrag bewirkt.

Betrachtung der Versuchsergebnisse von HANSEN und HEINZE.

Als Beleg für die Ausbreitungsfunktion der Viruskrankheiten (4) wollen wir die Angaben von HANSEN (1941, Tab. III, S. 120) und HEINZE (unveröff.) über Blattlausbefall und Krankheitsprozentsatz im Nachbau heranziehen, die in der folgenden Tabelle zusammengestellt sind:

	Zahl der Blattläuse an 100 Blättern etwa zur Zeit des höchsten Blattlausbefalls	% kranker Pflanzen im Nachbau der ursprünglich gesunden Pflanzen	Anteil der kranken Pflanzen am Nachbau aller Pflanzen einschließlich der ursprünglichen Infektionsquellen	Verhältnis von kranken zu gesunden Stauden im Nachbau
			$\frac{K}{1-K}$	
Ergebnisse von HANSEN am Y-Virus (Tab. III, S. 120; Mittelwerte aus mindestens je 8 Parzellen).	98,4 83,7 45,4 31,6 8,8 1,6	52,2 45,9 31,7 19,8 5,9 7,4	0,681 0,663 0,545 0,465 0,373 0,383	2,13 1,97 1,20 0,87 0,59 0,62
Ergebnisse von HEINZE, hauptsächlich das Blattrollvirus betreffend, jedoch einschließlich der ganz geringen Anteile der übrigen Kartoffelrosen.	524,4 343,2 264 235 206,4	— — — — —	0,33 0,25 0,20 0,21 0,18	0,49 0,33 0,25 0,27 0,22

Den HANSENSchen Zahlenwerten liegen Infektionsversuche an der Sorte Bintje zugrunde, in denen neben 100 gesunden jeweils 50 Y-viruskranken Pflanzen standen, die als Infektionsquellen dienten. Der anfänglich vorhandene Anteil der Kranken K_0 beträgt also in seinen Versuchen $\frac{1}{3}$ und das Anfangsverhältnis von

Kranken zu Gesunden $\frac{K_0}{1-K_0} = \frac{\frac{1}{3}}{\frac{2}{3}} = \frac{1}{2}$. Als

Krankheitsprozentsatz im Nachbau gibt HANSEN die Prozentsätze der Neuinfektionen bei den 100 ursprünglich gesunden Pflanzen an, die in Spalte 2 der Tabelle wiedergegeben sind. Spalte 3 enthält eine Umrechnung dieser Werte, wobei der Prozentsatz der Kranken auf die insgesamt 150 Pflanzen bezogen ist. Die Bestimmung des Blattlausbefalls hat HANSEN nach der in der englischen Literatur allgemein üblichen 100 Blatt-Methode (siehe DAVIES u. a.) durchgeführt. Es liegen aber leider keine Angaben über die ganze Läuse-Tage-Summe des Sommers vor, sondern HANSEN hat seine Zählungen nur Ende Juni und im Juli vorgenommen, so daß seine Läusewerte etwa die maximale Befallszahl angeben. Wir müssen uns daher damit begnügen, den Anteil der Kranken im Nachbau in Abhängigkeit von der maximalen Läusezahl an 100 Blättern anstatt von dem Läuse-Zeit-Integral zu betrachten. Eine graphische Darstellung dieser Abhängigkeit ist in Abb. 1 gegeben, wobei auf der Abszisse in linearer Skala die Zahl der Blattläuse an 100 Blättern etwa zur maximalen Befallszeit aufgetragen ist und auf der Ordinate das Verhältnis von Kranken zu Gesunden in logarithmischer Skala.

Durch die Werte von HANSEN läßt sich, wie erwartet, eine Gerade legen, die die Ordinate bei dem Wert

$K_0 = 0,33$ bzw. $\frac{K_0}{1-K_0} = 0,5$, dem von ihm benutzten Anfangsverhältnis von Kranken zu Gesunden schneidet. — Der Wert des Zahlenfaktors c_1 unserer Formel läßt sich nach den hier vorliegenden Zahlenangaben nicht bestimmen, da wir den Wert des Läuse-Zeit-Integrals nicht kennen. Wir ersehen aber aus der konstruierten Geraden, daß beim Vorhandensein von etwas über 40 Blattläusen an 100 Blättern während der maximalen Befallszeit das Verhältnis von Y-kranken zu gesunden Bintje-Stauden auf das Doppelte, nämlich von 0,5 auf 1 angestiegen ist.

Die Beobachtungen von HEINZE (unveröff.) stammen aus den Jahren 1938—1942 und beziehen sich

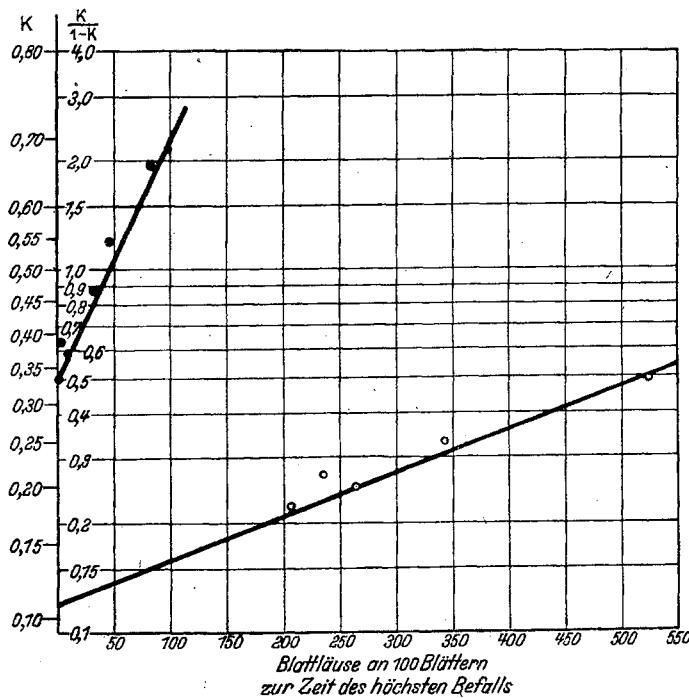


Abb. 1. Bruchteil K der kranken Stauden im Nachbau bzw. $\frac{K}{1-K}$ in Abhängigkeit von der maximalen Blattlauszahl an 100 Blättern.
● ● ● Werte von HANSEN am Y-Virus bei der Sorte Bintje.
○ ○ ○ Werte von HEINZE; Sammelwerte von verschiedenen Kartoffelviren, deren Hauptanteil das Blattroll-Virus hat, an verschiedenen Kartoffelsorten.

hauptsächlich auf das Blattrollvirus, enthalten aber neben den blattrollkranken auch die übrigen viruskranken Stauden, die aber nur einen geringen Anteil ausmachen. Es handelt sich hier nicht um planmäßige Infektionsversuche, sondern die Zählungen wurden auf Feldern durchgeführt, auf denen Hochzuchtsaatgut verschiedener Sorten angepflanzt war, bei dem der Prozentsatz der Infektionsquellen nicht bekannt war. Die Läusezählungen wurden z. T. nach der 100 Blatt-Methode, z. T. als Staudenzählungen durchgeführt. Auf manchen Feldern wurden gleichzeitig beide Zählungsarten angewendet und daraus ein Umrechnungsfaktor ermittelt (nämlich 1 Laus je Staude entspricht ungefähr 6—10 Läusen an 100 Blättern), der es gestattet, auch die Versuche, an denen nur Staudenzählungen vorgenommen wurden, nach Umrechnung auf die entsprechenden Läusewerte der 100 Blatt-Methode mit zu verwerten. HEINZE hat laufend Läusezählungen in jedem Sommer durchgeführt, aber seine Versuchsdaten reichen doch noch nicht zur Bestimmung des

Zahlenfaktors c_1 unserer Gleichung (4) aus. Deshalb betrachten wir auch hier den Krankheitsprozentsatz im Nachbau nur in Abhängigkeit von der Maximalzahl der Blattläuse an 100 Blättern als Maß für den Blattlausbefall.

Es läßt sich auch durch die Werte von HEINZE eine Gerade legen (Abb. 1), die die Ordinate bei dem Anfangswert $\frac{K_0}{1-K_0} = 0,12$ schneidet, der einem Krankheitsprozentsatz von 10,7% sekundär kranken Stauden entspricht. Dieser Wert erscheint sehr hoch für das verwendete Hochzuchtsaatgut. Jedoch war das Saatgut bei der benutzten Sorte „Frühmölle“ relativ krank, und HEINZE schätzt den Ausgangswert der Kranken auf 8—10%. Auch die Steigung der Geraden ist bei den Werten von HEINZE wider Erwarten geringer als bei den Werten von HANSEN; man erwartet nämlich wegen des unterschiedlichen Übertragungsmodus der verschiedenen Virusarten beim Blattrollvirus eine stärkere Zunahme der Infektionsquellen als beim Y-Virus (vgl. S. 243). Diese Unstimmigkeiten sind wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß die maximale Blattlauszahl ein zu ungenaues Maß für das Läuse-Zeit-Integral ist; denn bei starkem Blattlausbefall ist der Anstieg der Läusepopulation steiler, und daher liegt das Maximum in einer schmalen Spitze als bei ge-

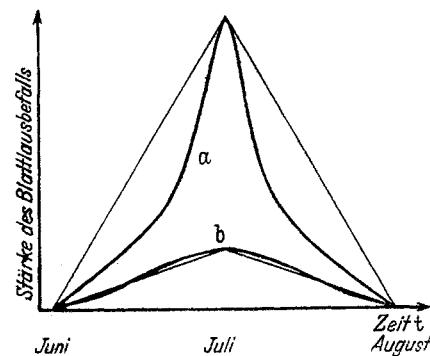


Abb. 2. Schematische Kurven des Blattlausbefalls, a für starken, b für schwachen Befall, konstruiert unter Zugrundelegung der zahlreichen, experimentell ermittelten Kurven von HEINZE und PROFFT (1940). Die Fläche unter der Läusekurve entspricht dem Läuse-Zeit-Integral über die ganze Vegetationsperiode (weitere Erklärung im Text).

ringem Befall. Und wenn wir die Fläche unter der Kurve der Blattlausanzahl während des Sommers betrachten (vgl. obenstehende schematische Skizze Abb. 2), so ist ersichtlich, daß diese bei hohem Läuse-Maximum meist kleiner, bei niedrigem dagegen größer ist, als das vom Maximalwert zu den Anfangs- und Endpunkten der Läusebesiedlung konstruierte Dreieck, dessen Fläche proportional dem Läusemaximum ist. Deshalb gibt die maximale Läusezahl bei hohen Läusewerten im Vergleich zu den niedrigen Befallszahlen relativ zu hohe Werte an, wenn sie als Maß für das Läuse-Zeit-Integral benutzt wird. Die Werte von HEINZE müßten also in unserer graphischen Darstellung (Abb. 1) dichter zusammenrücken, um mit denen von HANSEN vergleichbar zu sein, und damit würde die Gerade eine größere Steigung annehmen und die Ordinate bei einem niedrigeren Prozentsatz von Infektionsquellen schneiden, was dem verwendeten Hochzuchtsaatgut eher entsprechen würde.

Quantitative Aussagen über die Ausbreitung der Blattrollkrankheit auf dem Felde lassen sich nach den bisher in der Literatur vorliegenden Experimentaldaten nicht machen.

Einfluß der Bereinigung von kranken Stauden auf die Ausbreitung der Virus-krankheiten und die Bestimmung des Prozentsatzes kranker Stauden im Nachbau bereinigter Felder.

Es ist üblich, auf den der Saatguterzeugung dienen den Feldern die aus kranken Knollen hervorgegangenen Stauden durch Aushacken zu entfernen, sobald sie durch ihre Symptome erkennbar sind. Diese Kranken scheiden also nach ihrer Beseitigung als Infektionsquellen aus, haben aber bis zu diesem Zeitpunkt schon einige Neuinfektionen verursacht und damit neue, noch nicht erkennbare Infektionsquellen geschaffen.

Wie groß ist nun der Anteil der Kranken nach dem Aushacken und wie groß wird er am Ende des Sommers und damit im Nachbau sein? Wir bezeichnen wieder den Bruchteil der ursprünglich vorhandenen Kranken mit K_0 ; dieser ist bis zum Hacktermin t_H auf den Wert K_H angestiegen. Es gilt

$$\frac{K_H}{1-K_H} = \frac{K_0}{1-K_0} \cdot e^{c_1 \int_{t_0}^{t_H} L(t) dt},$$

wonach sich K_H bestimmen läßt, wenn c_1 bekannt ist und das Läuse-Zeit-Integral vom ersten Auftreten der Läuse bis zum Hacktermin ermittelt wird. Das Verhältnis von kranken zu gesunden Stauden beträgt nach der Bereinigung $\frac{K_H - K_0}{1 - K_H}$, denn der Wert für die Kranken K_H ist um K_0 vermindert worden, während der Wert für die Gesunden $1 - K_H$ unverändert geblieben ist. Es ist

$$\frac{K_H - K_0}{1 - K_H} = \frac{K_H}{1 - K_H} \cdot \left(1 - \frac{K_0}{K_H}\right) = \frac{\frac{K_H}{1 - K_H}}{\frac{K_H}{K_H - K_0}} = \frac{\frac{K_H}{1 - K_H}}{\frac{K_H - K_0}{K_H}} = \frac{K_H}{K_H - K_0} \cdot \frac{K_H}{K_H - 1} = \frac{K_H}{K_H - K_0}$$
(5)

und dafür können wir schreiben $\frac{K_h}{1 - K_h}$, wenn wir mit K_h den Bruchteil der Kranken nach der Bereinigung bezeichnen. Hieraus läßt sich nach Gleichung (4) das Endverhältnis von Kranken zu Gesunden angeben, nämlich:

$$\frac{K}{1 - K} = \frac{K_h}{1 - K_h} \cdot e^{c_1 \int_{t_0}^{t_E} L(t) dt}$$

Die graphische Darstellung der Vermehrungsfunktion (Abb. 1 und Abb. 3) ermöglicht eine graphische Bestimmung des Endwertes und damit des Prozentsatzes der Kranken im Nachbau, wenn der Vermehrungsfaktor c_1 der betreffenden Viruskrankheit bei der benutzten Kartoffelsorte bekannt und durch die zugehörige Steigung einer Geraden in unserer graphischen Darstellung Abb. 3 gegeben ist. Wir beginnen mit unserer Bestimmung, indem wir die Gerade durch

den Anfangswert $\frac{K_0}{1 - K_0}$ legen. Bei dem Wert des Läuse-Zeit-Integrals am Zeitpunkt des Aushackens haben wir den Betrag der Infektionsquellen zu vermindern, also unsere Gerade um ein bestimmtes Stück

parallel nach unten zu verschieben. Nach Gleichung (5) ist der am Aushacktermin vor dem Entfernen der

Kranken erreichte Wert $\frac{K_H}{1 - K_H}$ zu dividieren durch

$$\frac{\frac{K_H}{1 - K_H}}{\frac{K_H}{K_0 - 1}} = \frac{K_H}{K_0},$$

um das Verhältnis von Kranken zu Gesunden nach der Bereinigung, also $\frac{K_h}{1 - K_h}$ zu erhalten. Da diese Verhältniszahl in unserer graphischen Abbildung in logarithmischer Skala dargestellt ist, entspricht dieser

$$\frac{K_H}{K_0}$$

Division eine Subtraktion des Logarithmus von $\frac{K_H}{K_0}$ — $\frac{K_H}{K_0} - 1$

dessen Betrag aus Abb. 3a für alle möglichen Werte des Verhältnisses $\frac{K_H}{K_0}$ zwischen 1 und ∞ entnommen werden kann und um so kleiner ist, je größer das Verhältnis $\frac{K_H}{K_0}$ wird. Die Größe von K_H läßt sich in Abb. 3 durch Ablesung an der Ordinate auf der K-Skala (links) ermitteln, so daß das Verhältnis $\frac{K_H}{K_0}$ berechnet werden kann. Wir haben nun die Gerade der Virusausbreitung um die aus Abb. 3a entnommene Strecke — vom unteren Ende der Skala bis zu dem betreffenden Wert für $\frac{K_H}{K_0}$ — parallel nach unten

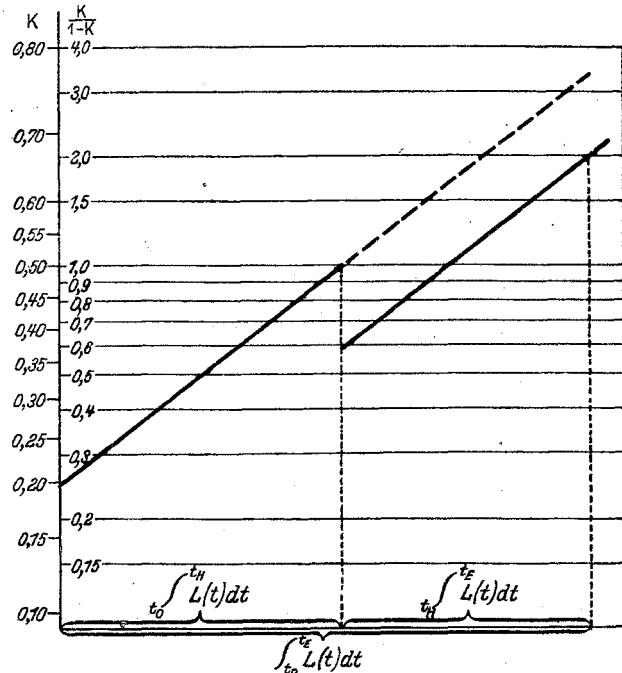


Abb. 3. Darstellung der Virusausbreitungsfunktion bei Bereinigung des Feldes von kranken Stauden während des Sommers (weitere Erklärung im Text).

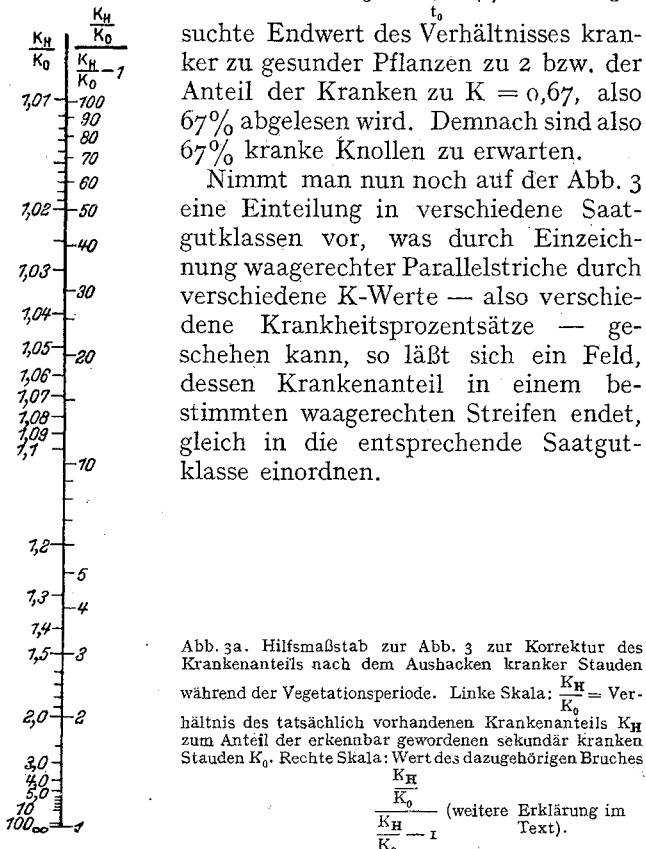
zu verschieben. Auf der so konstruierten Parallelen liegt dann bei dem Endwert unseres Läuse-Zeit-Integrals der Endwert des Verhältnisses von Kranken zu Gesunden, und der zugehörige Bruchteil der Kranken kann direkt auf der linken Skala abgelesen werden.

Dieses Verfahren soll an einem Beispiel erläutert werden: In Abb. 3 ist der Anfangswert der Kranken (sekundär Kranken) zu 20%, also $K_0 = 0,20$ gewählt.

Es ist $\frac{K_0}{1 - K_0} = \frac{0,20}{0,80} = 0,25$. Bei dem bis zum Aushacktermin t_B erreichten Läuse-Zeit-Integral $\int_{t_1}^{t_B} L(t) dt$ ist das Verhältnis $\frac{K_H}{1 - K_H} = 1$ und damit $K_H = 0,50$ (siehe linke Skala der Ordinate). Das Verhältnis $\frac{K_H}{K_0}$ beträgt $\frac{0,50}{0,20} = 2,5$. Von der beigefügten Skala Abb. 3a entnehmen wir die zu dem Wert $\frac{K_H}{K_0} = 2,5$ gehörige Strecke und tragen sie auf der Virusausbreitungsgeraden im Punkte K_H nach unten ab. So erhalten wir den neuen Ausgangspunkt K_h bzw. das neue Ausgangsverhältnis $\frac{K_h}{1 - K_h}$. Durch diesen Punkt ist eine Parallele zu der ursprünglichen Geraden zu legen, auf welcher nun bei dem Gesamtwert des

Läuse-Zeit-Integrals $\int_{t_1}^{t_E} L(t) dt$ der gesuchte Endwert des Verhältnisses kranker zu gesunder Pflanzen zu 2 bzw. der Anteil der Kranken zu $K = 0,67$, also 67% abgelesen wird. Demnach sind also 67% kranke Knollen zu erwarten.

Nimmt man nun noch auf der Abb. 3 eine Einteilung in verschiedene Saatgutklassen vor, was durch Einzeichnung waagerechter Parallelstriche durch verschiedene K -Werte — also verschiedene Krankheitsprozentsätze — geschehen kann, so lässt sich ein Feld, dessen Krankenanteil in einem bestimmten waagerechten Streifen endet, gleich in die entsprechende Saatgutklasse einordnen.



Anwendung der Virusausbreitungsfunktion bei der Saatgutanerkennung.

Die Saatgutanerkennung hat die Aufgabe, den Gesundheitszustand des Nachbaus eines Feldes zu bestimmen auf Grund einer Anerkennungsbesichtigung, bei der der Anteil der zu diesem Zeitpunkt sichtbar Kranken bestimmt wird. Man geht also hierbei nicht von dem Prozentsatz der sekundär kranken Stauden des Feldes aus, sondern von dem zu einem späteren Termin, dem Besichtigungstage t_B festgestellten Anteil der sichtbar Kranken. Hat die Bereinigung so frühzeitig stattgefunden, daß alle direkt von einer der ausgehackten Stauden angesteckten Pflanzen am

Tage der Anerkennungsbesichtigung bereits Symptome zeigen, so gibt uns unsere Virusausbreitungsfunktion auch für diesen Fall die Möglichkeit, eine Gesundheitsprognose zu stellen, wenn der Faktor c_1 für die in Frage kommende Virusart und die verwendete Kartoffelsorte mit ausreichender Genauigkeit bekannt ist und laufende Erhebungen über den Blattlausbefall gemacht wurden. Der Anteil der am Besichtigungstermin festgestellten, sichtbar Kranken gibt den Krankenanteil eines früheren Termins $t_B - t_1$ an, der um einige Wochen vor der Besichtigung liegt (nämlich um die Latenzzeit t_1 des betreffenden Virus in unserer Kartoffelsorte, also die Zeit, die von der Infektion bis zum Erscheinen der Symptome verstreicht). Wir haben also nach Gleichung (4) am Ende der Vegetationsperiode für das Verhältnis von Kranken zu Gesunden zu erwarten

$$\frac{K}{1 - K} = \frac{K_B}{1 - K_B} \cdot e^{c_1 \cdot \int_{t_B - t_1}^{t_E} L(t) dt} \quad (6)$$

wobei K_B den Anteil der sichtbar Kranken am Besichtigungstermin bedeutet. Die untere Grenze des Läuse-Zeit-Integrals liegt nicht am Beginn der Läusebesiedlung, sondern um so lange vor dem Besichtigungstermin, wie das betreffende Virus vom Infektionstermin bis zum Erscheinen der Symptome in der Pflanze braucht.

Bei bekanntem c_1 , also bekannter Steigung der Ausbreitungsgeraden in Abb. 1, lässt sich dann entsprechend der oben gegebenen Beschreibung eine graphische Ermittlung des Endwertes K durchführen: Wir legen die Gerade durch den Wert K_B auf der Ordinatenachse und lesen bei dem Wert des Läuse-Zeit-Integrals $\int_{t_B - t_1}^{t_E} L(t) dt$ auf der Geraden den Endwert der

Kranken und damit den Anteil der Kranken im Nachbau ab.

Statt der graphischen Bestimmung können wir auch eine bei geringem Blattlausbefall gültige Näherungsformel für den Anteil der zu erwartenden Kranken angeben, die sich mit Hilfe der Taylor-Entwicklung aus Gleichung (6) ergibt, wenn wir nach dem Läuse-Zeit-Integral (welches wir hier als unabhängige Variable betrachten) differenzieren. Wir erhalten dann:

$$\frac{K}{1 - K} \approx \frac{K_B}{1 - K_B} \cdot \left(1 + c_1 \cdot \int_{t_B - t_1}^{t_E} L(t) dt \right)$$

oder, wenn wir noch weiter vereinfachen und den Anteil der gesund bleibenden Stauden — unter Vernachlässigung seiner geringen Abnahme — als konstant betrachten und nur die Zunahme des Anteils der Kranken berücksichtigen:

$$K \approx K_B \cdot \left(1 + c_1 \cdot \int_{t_B - t_1}^{t_E} L(t) dt \right) \quad (7)$$

In Worte: Der im Nachbau zu erwartende Anteil der Kranken ist angenähert gleich dem Anteil der sichtbar Kranken vermehrt um den Anteil der noch nicht als krank erkennbaren Stauden, deren Betrag annähernd c_1 mal dem Anteil der sichtbar Kranken bei der Anerkennungsbesichtigung mal dem Läuse-Zeit-Integral über diejenige Zeitspanne ist, die um die Zeitdauer der Latenzzeit des Virus vor dem Besichtigungstermin beginnt und bis zum letztmöglichen Infektionstermin der Knollen reicht. Die Größe dieses

Betrages unsichtbar kranker Stauden läßt sich zahlenmäßig noch nicht abschätzen, solange sich über den Zahlenfaktor c_1 noch keine — wenigstens größtenteils — Angaben machen lassen.

Schlüßbetrachtung.

Der Zusammenhang zwischen Blattlausbefall und Ausbreitung der Viruskrankheiten der Kartoffel wird quantitativ zu erfassen versucht und als Arbeitshypothese in einer Differentialgleichung dargestellt, als deren Lösung sich eine Exponentialfunktion (Gleichung 4) für die Abhängigkeit des Verhältnisses kranker zu gesunder Stauden von dem Läuse-Zeit-Integral, dem Grenzwert der Summe der Läuse-Tage des Sommers, ergibt. Diese Lösungsfunktion läßt sich bei Wahl geeigneter Maßstäbe als Gerade darstellen. Ihr Schnittpunkt mit der Ordinate ist durch den Anfangswert der Infektionsquellen festgelegt, während ihre Steigung c_1 eine für Virusart und Kartoffelsorte spezifische Größe ist, die sich experimentell bestimmen läßt und ein Maß für den Einfluß der Blattläuse auf die Ausbreitung der durch sie übertragenen Viruskrankheiten in einem Kartoffelfeld ist.

Nach Bestimmung dieser Größe wird es möglich sein, bei der Beurteilung des Pflanzgutwertes der Kartoffelfelder den Blattlausbefall quantitativ mit zu berücksichtigen und dadurch eine Gesundheitsprognose zu

stellen, die den wahren Verhältnissen besser entsprechen dürfte, als die bisher übliche Methode, die nur die Zahl der sichtbar kranken Stauden zahlenmäßig berücksichtigt.

Umfangreiche Versuche zum Beleg für die aufgestellte Ausbreitungsfunktion der Kartoffelvirosen und zur experimentellen Bestimmung des Zahlenfaktors c_1 , dessen Kenntnis für die zahlenmäßige Berücksichtigung des Blattlausbefalles in der Praxis notwendig ist, sind als Gemeinschaftsarbeit in unserem Institut unter Leitung von Herrn Oberregierungsrat Dr. KÖHLER eingeleitet. Es soll eine Tabelle oder graphische Darstellung ausgearbeitet werden, die es dem Praktiker ermöglicht, durch eine einfache Ablesung eine Gesundheitsprognose für Saatkartoffeln unter Berücksichtigung des Blattlausbefalls zu stellen.

Literatur.

1. HANSEN, Henning, P.: Studier over Kartoffelviroser i Danmark III. Nordisk Forlag, København 1941.
2. HEINZE, K. und PROFFT, J.: Über die an der Kartoffel lebenden Blattlausarten und ihren Massenwechsel im Zusammenhang mit dem Auftreten von Kartoffelvirosen. Mitt. Biol. Reichsanst. 60, 1 (1940).
3. HEINZE, K.: Über Spritzversuche an Kartoffeln zur Bekämpfung der virusübertragenden Blattläuse. (Sonderheft zum 80. Geburtstag von Prof. APPEL 1947, 31 Biol. Zentralanst. Berlin-Dahlem).
4. HEINZE, K.: Unveröff. Läusezählungen aus den Jahren 1938—1942.

(Biologische Zentralanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Zweigstelle Aschersleben.)

Die Wanderungswege des Kaffeebaumes.

Ein Beitrag zur Wanderungsgeschichte kolonialer Nutzpflanzen.

Von M. KLINKOWSKI.

Mit 8 Textabbildungen.

Die Beliebtheit des Kaffees braucht heute nicht mehr unter Beweis gestellt zu werden, obwohl sich dieses Getränk erst in den letzten 200 Jahren in den Kulturländern des Westens eingebürgert hat. Nachdem er anfänglich vielen Widerständen begegnete — so wurde sein Genuß mehrfach verboten — spielt er jetzt eine Hauptrolle im Landbau der Tropen wie auch im Welthandel. Die Anbaugebiete des Kaffees sind in der Regel solche, deren Mitteltemperaturen unter 20—22°C liegen. Er gedeiht am besten in Klimaten, wo das Thermometer für gewöhnlich 30° nicht übersteigt und andererseits nicht unter 12° sinkt. Höhere Wärmegrade scheinen ihm schädlich zu sein und unter denartigen Verhältnissen sind die Pflanzungen oft durch hohe Bäume beschattet, die die Sonnenwärme herabmindern. Es ist bemerkenswert, daß man in Asien im allgemeinen behauptet, daß die Kaffeebäume im Schatten nicht so gut gedeihen, während man in Amerika, auf den Antillen, es vorzieht, sie beschattet anzubauen, in geringerem Maße allerdings in Brasilien. Er gedeiht nicht sonderlich auf niedrigen und trockenen Ebenen, sondern weitaus besser auf Gebirgsabhängen, die häufig Regen ausgesetzt sind oder von Quellen berieselten werden. Seine Höhengrenze greift gelegentlich noch über 1000 m hinaus. Es gibt gewisse Sorten, die niedrigere Temperaturen vertragen als der Regel entspricht, z. B. in Jamaika, wo die Pflanzungen am Pic de Montbleu bis zu einer Höhe von nahezu 2000 m reichen und die Kaffee von ausgesuchter Güte liefern. In einer solchen Höhe trägt

der Baum größere, schwerere und aromatischere Früchte, liefert jedoch einen geringeren Ertrag als am Abhang der Gebirge.

Das nördliche Äquatorialgebiet Afrikas, das sich von Liberia bis nach Äthiopien erstreckt, ist das eigentliche Heimatgebiet der beiden Kaffeearten, die allein in großem Maßstab angebaut werden: des arabischen und des erst in neuerer Zeit in Kultur genommenen liberischen Kaffees. Der erstgenannte wächst am besten in einem Klima, dem sich auch der Europäer anpassen kann, während der Liberiakaffee auf feuchtem Boden — der Brutstätte der Malaria — besser gedeiht.

Die Heimat sowohl von *Coffea arabica L.* als *Coffea liberica* Bull. ist Afrika. Quer durch den Kontinent hindurch, von der Somaliküste an bis zum Atlantischen Ozean, wächst der Kaffeebaum. Das Verbreitungsgebiet seines Wildvorkommens liegt etwa zwischen dem 8. und 12° n. Br., doch kommt *Coffea liberica* nur im Westen des Kontinentes vor, während die Verbreitung des wildwachsenden *Coffea arabica* vornehmlich den Osten umfaßt.

Als das eigentliche Heimatgebiet von *Coffea arabica* gelten die Galla und äthiopischen Hochländer. SCHWEINFURTH hält das Vorkommen des Baumes in Äthiopien darum für ursprünglich, weil die Bewohner des Landes so gut wie gar keine Verwendung von seiner Frucht machen. KARL RITTER dagegen verlegt nach der Ableitung des Namens, den das Getränk führt, die Heimat dieser Pflanze in das Gebiet von