

Langfristige Nutzung rassenspezifischer Braunrost-Resistenzen durch Erhöhung der Wirtskomplexität und Wirtsdiversität bei Hybridroggen?

K. WILDE, B. KLOCKE, H.H. GEIGER, W.E. WEBER, K. FLATH und T. MIEDANER

1. Einleitung

Braunrost (*Puccinia recondita* f. sp. *secalis*), ein windbürtiger Erreger, ist die wichtigste Blattkrankheit bei Roggen (*Secale cereale* L.) und tritt in praktisch allen Anbaugebieten Deutschlands regelmäßig auf (JÖRG und KRAUTHAUSEN 2001). MIEDANER und SPERLING (1995) erreichten durch künstliche Braunrost-Infektionen bei Hybridroggen eine durchschnittliche Verminderung des Tausendkorngewichtes von 14%. Unter kontinentalen Verhältnissen erscheint der Braunrost schon weit vor der Blüte und verursacht dann bei anfälligen Genotypen Schäden bis zu 40% (KOBYLANSKI and SOLODUKHINA 1983). Die derzeit in Deutschland am weitesten verbreiteten Populations- und Hybridsorten sind mit der Ausprägungsstufe 5 bis 6 als anfällig einzustufen (BESCHREIBENDE SORTENLISTE 2001). Dementsprechend konnten HARTLEB et al. (1995) durch Fungizidbehandlung die Erträge um durchschnittlich 29% im Vergleich zu unbehandelten Parzellen steigern. Resistente Sorten sind eine umweltfreundliche und für den Landwirt kostengünstige Alternative zum Fungizideinsatz.

In der Literatur wird bei Roggenbraunrost sowohl von qualitativen (ROLLWITZ 1985) als auch von quantitativen Resistenzen (MAINS 1926) berichtet. Nach den Ergebnissen einer früheren Studie liegen derzeit im selbstfertilen Zuchtmaterial vor allem rassenspezifische Resistenzen vor (GEY 1998). Solche Resistenzen werden aber nach den Erfahrungen bei Gerste und Weizen bei weiter Verbreitung der entsprechenden Sorten rasch unwirksam (WOLFE und

FINCKH 1996). Als Strategien zur Erhöhung der Dauerhaftigkeit rassenspezifischer Resistenzen bei Selbstbefruchtern wurden die Kombination unterschiedlicher Resistenzgene gegen denselben Erreger in einer Sorte („Pyramidisierung“), nahe-isogenische Linien mit unterschiedlichen Resistenzgenen, Genmanagement sowie Sortenmischungen oder Vielliniensorten vorgeschlagen (Review bei WOLFE and FINCKH 1996). Diese Konzepte scheiterten in West-Deutschland jedoch an der praktischen Nutzbarmachung im Rahmen der Linienzüchtung. In Ost-Deutschland wurden Sortenmischungen bei Gerstenmehltau erfolgreich eingesetzt (WOLFE und FINCKH 1996). Roggenhybriden bestehen aus der Kreuzung zweier Inzuchtlinien des Petkuser Formenkreises als mütterliche Erbkomponente und einer synthetischen Population (kurz „Synthetik“ genannt) aus zwei oder mehr Inzuchtlinien des Carsten-Formenkreises als Bestäuber (GEIGER und MIEDANER 1999). Damit können mehrere unterschiedliche Resistenzgene (=Wirtskomplexität) gegen Braunrost in einer heterozygoten, spaltenden Sorte (= Wirtsdiversität) genutzt werden. Der in einer für Resistenz segregierenden Sorte vorhandene geringe Anteil anfälliger Pflanzen stellt für den Pilz ein Refugium dar, so dass die Selektionswirkung der eingesetzten Resistenzen auf die Braunrostpopulation gering sein sollte.

Die Wirksamkeit eines solchen Konzeptes der Wirtsdiversität ist in erster Linie vom Ausmaß und der Dynamik der genetischen Diversität der Erregerpopulation abhängig. Das Vorhandensein von Roggenbraunroststrassen wurde bereits

von MAINS (1926) sowie GASSNER und KIRCHHOFF (1934) nachgewiesen. Allerdings wurden diese Arbeiten aufgrund des Fehlens einfach zu verwendender Differentialsortimente beim Fremdbefruchter Roggen nicht fortgesetzt. Seit kurzem steht ein Differentialsortiment bestehend aus 24 Genotypen zur Verfügung, das auf den Arbeiten von LESSNER und SPERLING (1995) basiert. Mit Hilfe eines Blattsegmenttests, wie er auch bei Weizenbraunrost verwendet wird (FELSENSTEIN et al. 1998), können jetzt rasch und zuverlässig Untersuchungen zur Virulenzsituation des Roggenbraunrostes durchgeführt werden.

Die Vererbung der Braunrostresistenz der Differential- und hier verwendeten Elternlinien ist bisher nur für einige Linien untersucht worden (GEY 1998). Es ist jedoch bekannt, dass im Keimpflanzentest alle Linien rassenspezifische Resistenzen zeigen (LESSNER und SPERLING 1995). Da das Differentialsortiment nicht alle in Deutschland vorhandenen Resistenzgene beinhaltet und genetisch bisher nur unzureichend charakterisiert ist, werden im Folgenden verschiedene Kombinationen von Virulenzgenen in Ein-Pustel-Isolaten als Virulenzgenotypen bezeichnet.

Ziel der vorliegenden Studie ist es,

⊗ die Virulenzdiversität und Virulenzkomplexität regionaler und lokaler Braunrostpopulationen in Deutschland zu erfassen, sowie

- die Chancen der Erhöhung von Wirtskomplexität und Wirtsdiversität für eine langfristige Nutzung rassenspezifischer Resistenzen bei Hybridroggen zu untersuchen.

Autoren: Dipl. Biol. Katinka WILDE, Dr. Thomas MIEDANER, Landessaatzuchtanstalt (720), D-70593 STUTTGART, Prof. Dr. H.H. GEIGER, Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik (350), D-70593 STUTTGART, B. KLOCKE, Prof. Dr. W.E., WEBER Martin-Luther Universität Halle-Wittenberg, Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenschutz, D-06108 HALLE, Dr. Kerstin FLATH, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Pflanzenschutz in Ackerbau und Grünland, D-14532 KLEINMACHNOW



2. Material und Methoden

2.1. Analyse der Virulenzgensituation bei Roggenbraunrost

Im Jahr 2000 wurde die großräumige Diversität des Roggenbraunrostes für die deutschen Anbauggebiete Mecklenburg, Brandenburg, Lüneburger Heide/Altmark, Oberes Rheintal und Mittelfranken erfasst. Der Sporenfang erfolgte durch die Firma EpiLogic GmbH mit einer Düsenfalle, die auf ein Autodach montiert war. Zudem wurden Sporenproben von hoch-anfälligen Genotypen aus dem Feldanbau gezogen. Nach Zwischenvermehrung der Braunrostpopulationen und Herstellung von Ein-Pustel-Isolaten (EPI) erfolgte die Bestimmung von Virulenzdiversität und -komplexität. Dazu wurde ein Differentialsortiment mit den EPI inokuliert und später hinsichtlich des Braunrostbefalls bewertet. Das Differentialsortiment umfasst 24 Roggengenotypen: 17 Inzuchtlinien gehen auf Untersuchungen von LESSNER und SPERLING (1995) zurück, fünf weitere Linien wurden von der Firma Lochow-Petkus GmbH und zwei Vollgeschwisterfamilien (VGF) von der Landessaatzuchtanstalt zur Verfügung gestellt. Die Ausgangspopulationen der VGF wurden im „Agricultural Research Institute of Non-Chernozem“ Zone in Nemchinovka bei Moskau entwickelt.

Die Bestimmung des Infektionstyps erfolgte nach dem sechstufigen Braunrostschlüssel von FRAUENSTEIN und REICHEL (1978). Isolate, die mit den Infektionstypen 1-4 reagierten, wurden als avirulent eingestuft, solche mit den Infektionstypen 5 und 6 als virulent.

2.2. Wirkung von Wirtsdiversität und -komplexität

Ausgangspunkt waren fünf anfällige und elf rassenspezifisch resistente Inzuchtlinien, die über vier Umwelten auf Braunrostresistenz geprüft worden waren (GEY 1998). Diese Resistenzquel-

Tabelle 1: Genetisches Material

Genetisches Material		Genetische Struktur ¹	Anzahl
Synthetiks:	Ohne Resistenzquelle	Syn2 [A', A'']	3
	Eine Resistenzquelle	Syn2 [A', R']	10
	Zwei Resistenzquellen	Syn2 [R', R'']	10
	Drei Resistenzquellen	Syn2 [A', R', R'', R''']	5
	Vier Resistenzquellen	Syn2 [R', R'', R''', R'''']	5
Vollgeschwisterfamilien (VGF)		-	2
Elternlinien		-	10
Differentialslinien		-	17

¹ A' - A'' = Anfällige Linien, R' - R'''' = Resistente Linien

len wurden in unterschiedlicher Anzahl und Kombination per Schnittkastration von Hand zu Einfach- oder Doppelkreuzungen kombiniert und anschließend einmal durch offene Bestäubung unter Isolierhauben zu synthetischen Populationen (Synthetiks) vermehrt. Je nach angestrebter Resistenzquellenkombination handelte es sich um Zwei- bzw. Vier-Linien-Synthetiks, welche keine bzw. ein bis vier Resistenzquellen unterschiedlicher Herkunft in jeweils definierten Anteilen enthielten (Tabelle 1). Diese fünf unterscheidbaren Gruppen von Synthetiks sind keine balancierten Sätze, d.h. nicht alle Resistenzquellen sind in jeder Kombination und in allen Synthetiks vorhanden. Keine der Resistenzquellen wurde bisher in kommerziellen Roggensorten genutzt. Zudem wurden die beiden oben genannten Vollgeschwisterfamilien, 17 Linien des Differentialsortimentes und zehn Elternlinien der Synthetiks geprüft.

Die 33 Synthetiks und zwei VGF wurden als 6x6-Gitter in Mikroparzellen (ca. 1 m²) mit drei Wiederholungen angebaut. Zur Vervollständigung des Gitters wurde eine Hybridsorte eingesetzt. Zusätzlich stand in einer Wiederholung das Differentialsortiment und 2001 zusätzlich die Elternlinien. Der Anbau der Prüfglieder erfolgte in den Jahren 2000 und 2001 auf je fünf Standorten (Tabelle 2). Jedes Prüfglied war schachbrettartig von hoch-anfälligen Hybriden umgeben („Spreader“-Pflanzen). Diese Versuchsanlage sollte einen maximalen natürlichen In-

fektionsdruck provozieren und nach erfolgter Anfangsinfektion einen Epidemieaufbau vornehmlich innerhalb der Parzelle bewirken. Die pflanzenbaulichen Maßnahmen erfolgten ortsüblich.

Die Symptomausprägung wurde auf einer Skala von 1-9 bonitiert (leicht verändert nach STEPHAN 1978, *Abbildung 1*). Vor der Bonitur wurde je ein Haupttrieb von 50 zufällig ausgewählten Pflanzen je Parzelle bei den Synthetiks und 30 Pflanzen je Parzelle bei den Linien mit farbigen Klips markiert. Während der Epidemie erfolgte zu zwei Terminen die Schätzung des prozentualen Bedeckungsgrades des ersten Folgeblattes (F-1) mit Uredosporenlagern. Der erste Boniturtermin lag auf dem Höhepunkt, der zweite am Ende der Braunrost-Epidemie.

Aufgrund der engen Korrelation der beiden Braunrostbonituren sowohl über die zehn Umwelten gemittelt als auch innerhalb der einzelnen Umwelten ($r = 0,89 - 0,98$; $P = 0,01$), wurden in der vorliegenden Studie ausschließlich Ergebnisse des zweiten abschließenden Boniturtermines verwendet. Aus den mittels Varianzanalyse geschätzten Varianzkomponenten wurden Variationskoeffizienten nach folgender Formel berechnet:

$$CV\% = 100 \sqrt{\text{Varianzkomponente}} / \text{Mittelwert}$$

Die statistische Auswertung erfolgte mit dem Programmpaket PLABSTAT (Version 2N, UTZ 2000). Da die Braunrostresistenz der Synthetiks nicht an allen

Tabelle 2: Charakterisierung der Standorte

Standort (Abkürzung)	Bundesland, Landschaft	Höhe über NN [m]	Langjähriges Mittel	
			Niederschlag [mm]	Temperatur [°C]
Hohenheim (HOH)	Baden-Württemberg, Filderebene	400	697	8,8
Bad Schönborn (BSB)	Baden-Württemberg, Mittlere Oberrheinische Tiefebene	105	701	10,4
Petkus (PET)	Brandenburg, Fläming	145	600	8,4
Bergen (BER)	Niedersachsen, Lüneburger Heide	80	744	8,8
Rieste (RIE)	Niedersachsen, Lüneburger Heide	55	632	8,7

Boniturnote	Befallsgrad	Bedeckungsgrad des Blattes
1	kein Befall	0 - 0,05 %
2	1 - 3 Uredosporenlager/Blatt	0,6 - 2,0 %
3	4 - 8 Uredosporenlager/Blatt	2,1 - 4,5 %
4		4,6 - 8,0 %
5		8,1 - 15 %
6		15,1 - 28 %
7		29 - 42 %
8		43 - 65 %
9		>65 %

Abbildung 1: Boniturskala für den Bedeckungsgrad von Einzelblättern mit Uredo-sporenlagern; die Markierung bezeichnet die Kategorien resistent (1-3, weiß), mäßig resistent (4-6, hellgrau), anfällig (7-9, dunkelgrau)

Orten eine Normalverteilung zeigte, gelten die Signifikanztests der Varianzanalyse lediglich approximativ.

Zudem wurde eine Stabilitätsanalyse mit PLABSTAT durchgeführt. Hierbei werden die Umwelten nach dem Umweltmittel sortiert. Die Steigung der Regressionsgeraden (b) beschreibt die spezifische Antwort von Genotypen auf Umwelteinflüsse. Das Mittlere Abweichungsquadrat der Regression (MS_{dev}) kann als Stabilitätsmaß genutzt werden (BECKER und LEON 1988).

3. Ergebnisse

3.1 Analyse der Virulenzsituation

Anhand des Differentialsortimentes von 24 Genotypen wurden 139 Ein-Pustel-Isolate (EPI) aus verschiedenen Bundesländern Deutschlands auf ihre Virulenzkomplexität untersucht. Davon stammten 50 EPI aus Hohenheim. Übereinstimmend trugen die Isolate aus Deutschland und Hohenheim durchschnittlich neun

Virulenzen (Abbildung 2). Die größere Stichprobe zeigte bei 3,6% der untersuchten Isolate eine hohe Komplexität von 17 bis 18 Virulenzen. Insgesamt konnten 102 verschiedene Virulenzgenotypen bei 139 EPI nachgewiesen werden.

Unter den 50 Hohenheimer EPI konnten 31 Virulenzgenotypen identifiziert werden, davon kam die Mehrzahl (N=24) nur einmal vor, zwei Virulenzgenotypen wurden zweimal, vier viermal und einer sechsmal gefunden.

Durch den Anbau des Differentialsortimentes in zehn Umwelten ist ein Rückschluss auf die lokalen Braunrostpopulationen der Feldstandorte möglich (Abbildung 3).

Generell ist eine hohe Wirtsgenotyp-Umwelt-Interaktion zu erkennen (Abbildung 3). In Petkus trat 2001 eine hoch-aggressive Braunrostpopulation auf, die im gleichen Jahr an den anderen Orten nicht nachgewiesen werden konnte. Es gab keinen allgemeinen Jahrestrend. Keine Linie war über alle Umwelten hin-

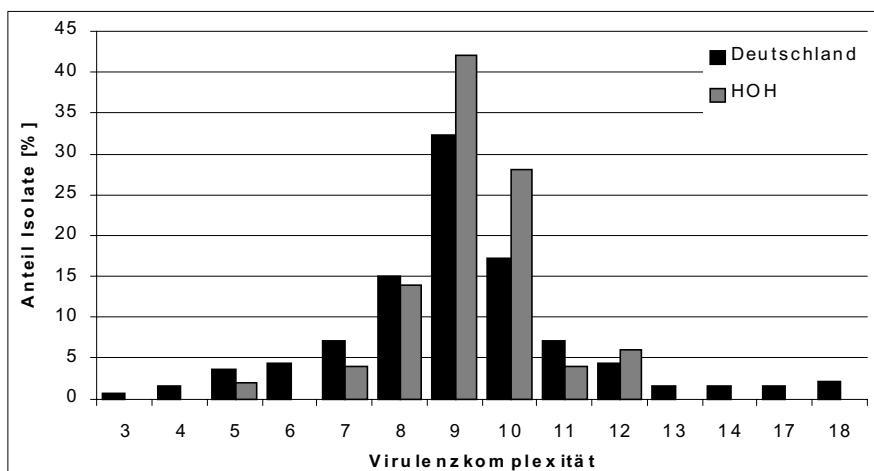


Abbildung 2: Virulenzkomplexität von Einpustelisolaten des Braunrostes aus unterschiedlichen Regionen Deutschlands (139 Isolate) bzw. aus Hohenheim (50 Isolate) anhand eines Blattsegmenttestes mit 24 Differentialgenotypen

weg resistent. Für die Linien S4084 und H54/2 lagen in neun von zehn Umwelten wenig virulente Braunroststrassen vor. Dagegen wies Linie 9126 im Jahr 2001 in Bad Schönborn und Rieste sowie H23/8 in Hohenheim eine Erhöhung des Resistenzniveaus gegenüber dem Jahr 2000 auf (Abbildung 3). Bei Linie H54/9 zeigte sich in Bad Schönborn eine Konstanz, in Bergen und Rieste ein Anstieg und in Hohenheim und Petkus eine Verminderung des Resistenzniveaus vom Jahr 2000 zu 2001.

3.2 Wirkung der Wirtsdiversität und Wirtskomplexität

In allen Umwelten außer Bergen und Rieste trat im Jahre 2001 ein sehr frühzeitiger, hoher Braunrostbefall auf, in Petkus war er 2001 als extrem hoch einzustufen.

Der anfällige Synthetik zeichnete sich erwartungsgemäß durch einen sehr hohen Anteil an anfälligen Pflanzen aus (Abbildung 4). Die beiden Linien R' und R'' zeigten, wie alle anderen Inzuchtlinien auch, ein inkonsistentes Verhalten der Einzelpflanzen gegenüber Braunrost, obwohl sie phänotypisch homogen erschienen. Die beiden Synthetiks aus je einer anfälligen und resistenten Komponente zeigten einen höheren Anteil anfälliger Einzelpflanzen als die jeweilige resistente Linie. Der Anteil resistenter Einzelpflanzen des Synthetiks, der aus zwei resistenten Linien bestand, entsprach annähernd dem Elternmittel der resistenten Linien.

Im Mittel über zehn Umwelten waren die Synthetiks ohne Resistenzquelle hoch anfällig (Tabelle 3). Die Synthetiks mit Resistenzquellen erreichten unabhängig von ihrer jeweiligen Anzahl von Resistenzquellen nur mäßige Resistenz. Ausschließlich die VGF konnten als resistent bezeichnet werden. Alle Prüfglieder zeigten hinsichtlich ihrer Braunrostresistenz Segregation. Innerhalb der Zweilinien-Synthetiks konnte eine Steigerung der Resistenz mit steigender Anzahl Resistenzquellen festgestellt werden (Tabelle 3). Obwohl die mittlere Boniturnote der Synthetiks mit einer Resistenzquelle sich nur um eine Notenstufe von der der Synthetiks mit zwei Resistenzquellen unterschied, ist in der Anzahl der resistenten und anfälligen Pflanzen die erhöhte Wirksamkeit zu beob-

Tabelle 3: Anzahl Prüfglieder (N), mittlere Braunrostbonitur (MW, 1 - 9), Anteil resistenter (res), mäßig resistenter (mr) und anfälliger (anf) Einzelpflanzen von Synthetiks mit null bis vier Resistenzquellen und von zwei Vollgeschwisterfamilien, gemittelt über maximal 150 Pflanzen je Prüfglied und 10 Umwelten

Anzahl Resistenzquellen	N	MW	Anteil Einzelpflanzen [%]		
			res	mr	anf
Zwei-Linien-Synthetik					
0	3	8,5	0,2	5,7	94,1
1	10	5,7	18,3	38,5	43,2
2	10	4,7	36,7	38,5	24,8
Vier-Linien-Synthetik					
3	5	5,0	30,4	39,7	29,9
4	5	4,9	33,0	39,1	28,0
VGF	2	2,1	79,4	11,4	9,2

achten. Zwei-Linien- und Vier-Linien-Synthetiks, welche aus der Kreuzung ausschließlich resistenter Linien hervorgingen, unterschieden sich hinsichtlich ihrer mittleren Boniturnote und im Anteil resistenter bzw. anfälliger Einzelpflanzen nur wenig.

Alle Synthetiks mit Resistenzquellen zeigten eine signifikante genotypische Variation (Tabelle 4). Innerhalb der Synthetiks mit gleicher Anzahl von Resistenzquellen fanden sich ebenfalls signifikante genotypische Unterschiede, was durch die nur bedingte Wirksamkeit ein-

zelner Resistenzquellen erklärt werden kann. Die größte genotypische Varianz ergab sich innerhalb der Synthetiks mit zwei oder vier Resistenzquellen.

Keines der Prüfglieder erwies sich als vollständig resistent (Abbildung 5). Die drei anfälligen Prüfglieder hatten durchweg Boniturnoten > 7,0. Die anderen Prüfglieder variierten sehr stark mit Umweltmittelwerten von 1,3 bis 8,9. Für einige Resistenzquellen gab es nur in einzelnen Ort-Jahr-Kombinationen Befall. Den höchsten durchschnittlichen Resistenzgrad hatten zwei russische Vollge-

schwisterfamilien (VGF). In Bad Schönborn wurde 2001 das Mittel der VGF jedoch nur als „mäßig resistent“ eingestuft. Einzelne Synthetiks zeigten in ihrer Braunrostresistenz sehr starke Interaktionen mit den Prüfumwelten. Für die Gesamtheit von Synthetiks mit ein bis vier Resistenzquellen ergaben sich zwischen den Umwelten mäßige bis enge Korrelationen ($r = 0,46 - 0,93$, $P = 0,01$).

Die Anordnung der Umwelten in der Stabilitätsanalyse ergab, dass die Reihenfolge des Umweltmittels nicht einer Orts- oder Jahresfolge entspricht. Die Aggressivität der an den Umwelten ansässigen Braunrostpopulationen steht daher nicht in Bezug zum geographischen Standort (Nord-, Süddeutschland) oder dem Jahr. Die Steigung der Regressionsgerade der drei anfälligen Standards ist annähernd nK . Wilde, B. Klocke, H.H. Geiger, W.E. Weber, K. Flath und T. Miedaner Null (Tabelle 5), was das gleichbleibende Verhalten dieser Prüfglieder in allen Umwelten zeigt. Dagegen bewegen sich die Steigungen der Regressionsgeraden der Synthetiks mit Resistenzquellen unabhängig von der Anzahl der Resistenzquellen bei eins. Die VGF zeichnen sich durch eine höhere Umweltstabilität als die anderen resistenztragenden Prüfglieder aus. Die Betrachtung der Mittleren Abweichungsquadrate zeigt, dass das Stabilitätsmaß der anfälligen Standards sich im gleichen Bereich wie das der Zwei-Linien-Synthetiks bewegt. Die Vier-Linien-Synthetiks weisen eine höhere Umweltstabilität auf. Bei den VGF spielte der Einfluss des Umweltmittels zwar eine geringere Rolle, wie der schwächere Anstieg der Regression zeigt, allerdings liegt bei ihnen eine relativ hohe Schwankung der genotypischen Werte um die Regressionsgerade aufgrund anderer Faktoren vor.

4. Diskussion

Beim Fremdbefruchter Roggen herrscht die besondere Situation, dass bisher keine rassenspezifischen Resistenzen in weit verbreiteten Roggensorten eingesetzt wurden. Deshalb beobachten wir hier ein Pathosystem, bei dem im Gegensatz zu Weizen und Gerste auf die Rostpopulationen nur ein geringer Selektionsdruck durch qualitativ vererbte Resistenzen des Wirtes gewirkt haben soll-

Diff.linie	HOH		BSB		PET		BER		RIE		Mittel
	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	
9084	3,9	7,3	5,6	5,8	4,3	9,0	6,0	3,5	4,6	5,9	5,6
9126	7,9	7,1	8,6	5,5	6,8	9,0	7,4	3,2	8,2	5,7	6,9
S4084	1,7	3,4	2,9	2,8	1,6	9,0	3,0	1,6	2,4	3,6	3,2
S4083	1,8	2,3	6,0	3,4	1,8	9,0	3,7	1,9	2,6	3,7	3,6
S4087	3,9	1,5	6,0	5,3	5,9	9,0	3,6	2,1	5,8	4,1	4,7
H22/7	6,6	2,5	6,4	3,6	6,0	9,0	3,6	1,7	6,2	4,1	5,0
H23/8	6,8	3,8	6,0	3,9	5,7	9,0	3,4	1,8	5,8	4,2	5,0
H26/1	5,8	6,6	6,1	3,7	5,4	9,0	4,7	6,0	7,5	6,1	6,1
H54/2	1,0	2,8	2,8	3,9	3,4	7,2	2,3	1,0	3,5	3,2	3,1
H54/9	1,7	3,6	1,3	3,1	3,9	7,5	6,6	1,0	4,4	3,3	3,6
1684004	7,4	8,3	9,0	8,2	6,5	8,9	6,6	4,8	6,9	7,1	7,4
1684047	6,8	7,8	8,3	7,0	5,9	8,6	6,6	5,1	7,3	6,7	7,0
1684161	8,6	8,3	8,5	8,2	6,9	9,0	6,4	7,8	6,6	8,0	7,8
1684266	5,8	7,1	8,3	6,5	6,5	8,9	6,2	4,5	6,3	6,8	6,7
94104	4,3	4,3	5,6	5,3	5,3	9,0	5,9	4,6	6,1	5,8	5,6
94107	3,2	4,2	6,0	5,5	5,7	9,0	5,3	4,9	4,4	6,4	5,5
94108	3,0	5,0	6,4	4,8	5,2	9,0	-	6,3	6,0	6,8	5,8
Anf. Standard	8,2	7,7	8,2	8,3	8,0	9,0	9,0	8,9	8,2	8,9	8,4
Mittel (Diff.)	4,7	5,1	6,1	5,1	5,1	8,8	5,1	3,6	5,6	5,4	

■ anfällig ■ mäßig resistent □ resistent

Abbildung 3: Mittlere Braunrostbonitur von 17 Differentiallinien und des anfälligen Standards an fünf Orten (HOH=Stuttgart-Hohenheim, BSB=Bad Schönborn, PET=Petkus, BER=Bergen, RIE=Georgenhof-Rieste) in zwei Jahren (2000, 2001)

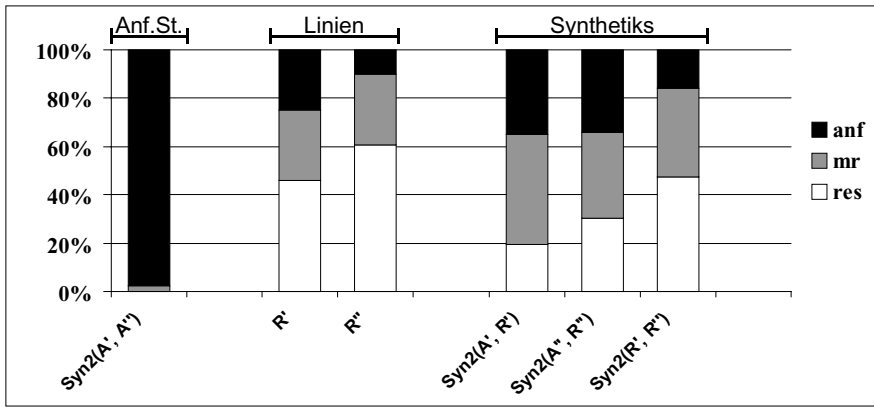


Abbildung 4: Prozentualer Anteil anfälliger (anf), mäßig resistenter (mr) und resistenter (res) Einzelpflanzen beim anfälligen Standard (Anf.St.), zwei resistente Linien (R', R'') und drei korrespondierenden Synthetiks über zehn Umwelten. R' wurde nur in fünf Umwelten geprüft.

te. Wir fanden, sowohl auf regionaler als auch auf lokaler Ebene, eine sehr hohe Diversität des Roggenbraunrostes. Da das Roggen-Differentialsortiment nur einen Teil der vorkommenden Resistenzen umfasst, kann die Virulenzstruktur noch wesentlich komplexer sein. Keine der in dieser Studie eingesetzten Resistenzen wurde bisher in Deutschland in kommerziellen Hybridroggensorten genutzt.

Die untersuchten EPI enthielten durchschnittlich neun Virulenzen. Weizenbraunrost zeigte im Jahr 2001 dagegen durchschnittlich 20 Virulenzen bei der Prüfung von 221 Isolaten aus ganz Deutschland (mündl. Mitt. V. LIND). Auch in Ungarn berichtete MANNINGER (1994) bei Weizen von mehreren häufig vorkommenden Pathotypen, die 18 bis 20 der 25 detektierbaren Virulenzen enthielten. Die Virulenzstruktur der Rostpopulationen ist bei diesem Pathosystem jedoch völlig unterschiedlich zu der bei Roggenbraunrost. So fanden sich bei einer großflächigen Untersuchung

von 850 zufällig gesammelten Isolaten aus West- und Mitteleuropa nur vier vorherrschende Pathotypen, die zusammen 64% aller Isolate ausmachten (PARK und FELSENSTEIN 1996).

Diese Populationsstruktur ist typisch für ein Pathosystem mit intensiver Selektion durch rassenspezifische Wirtsgenotypen. Beim Roggenbraunrost in Deutschland entspricht dagegen die Situation eher der von ungestörten natürlichen Pathosystemen. LÖWER (2000) fand bei der Analyse von 1350 Isolaten des Echten Mehltaus auf *Hordeum spontaneum* in drei türkischen Populationen 451 verschiedene Virulenzgenotypen. Innerhalb einer Population kamen über drei Jahre hinweg 71% der Virulenzgenotypen einfach, 18% zweifach und nur 11% dreifach oder öfter vor. Die durchschnittliche Virulenzkomplexität in der Studie von LÖWER (2000) lag zwischen 9,9 und 11,8 in den drei Populationen, obwohl 89% der 1076 zufällig gesammelten Wildgerstenproben gegenüber den bekannten Virulenzen anfällig wa-

ren und sich in keinem Fall ein Resistenzgen nachweisen ließ, das zu den in der Mehltau-Population vorkommenden Virulenzgenen korrespondierte. Beim selben Pathosystem in Israel fanden DI-NOOR und ESHED (1987) maximal 23 Virulenzen. Diese hohen Virulenzkomplexitäten in Pathosystemen, welche keinem bzw. geringem Selektionsdruck von Seiten des Wirtes ausgesetzt sind, lassen sich nicht mit der Annahme von WOLFE und KNOTT (1982), dass unnötige Virulenzen Fitness-Kosten verursachen, in Einklang bringen. HUANG et al. (1994) konnten bei Echtem Mehltau an Sommergerste nachweisen, dass Pathotypen mit wenigen Virulenzen nur eine geringfügig höhere Fitness aufwiesen als komplexe Pathotypen. In Zusammenhang mit den weitgehend fehlenden rassenspezifischen Resistenzen in weitverbreiteten Roggensorten zeigt auch unsere Studie, dass das Vorhandensein „unnötiger“ Virulenzgene und -kombinationen offensichtlich keinen Fitnessnachteil für den Braunrost bedeutet.

Durch seine große Diversität und die relativ hohe Komplexität ist der Braunrost bereits jetzt an eine Vielzahl von möglichen Resistenzgenkombinationen angepasst. Die im Jahr 1995 und 1996 in vier Umwelten selektierten resistenten Elternlinien der Synthetiks unserer Studie erwiesen sich in den Jahren 2000 und 2001 nur noch als mäßig resistent, obwohl sie nie in kommerziellen Hybriden eingesetzt waren. Dementsprechend waren auch die mit diesen und ähnlich anfälligen Linien hergestellten 30 Synthetiks nur mäßig resistent. Sie unterschieden sich aber in den meisten Fällen signifikant von den anfälligen Synthetiks. Passend zu der hohen Virulenzgen-diversität auf regionaler Ebene im Blattsegmenttest fanden sich auch an den zehn Feldstandorten im Adultpflanzens Stadium Braunrostpopulationen mit sehr unterschiedlicher Virulenzgenzusammensetzung (Abbildung 3). Dementsprechend reagierten auch die Synthetiks umweltspezifisch: 24 der 32 Prüfglieder mit rassenspezifischen Resistenzen zeigten an einzelnen Umwelten eine deutlich unterschiedliche Einstufung ihrer Braunrostresistenz. Dies führte zu signifikanten Prüfglied-Umwelt-Interaktionen.

Tabelle 4: Variationskoeffizienten (%) für die mittlere Braunrostbonitur von Effekten der Umwelt, des Genotyps, der Genotyp-Umwelt-Interaktion und des Fehlers für alle Synthetiks mit Resistenzquellen gemeinsam und getrennt nach der Anzahl ihrer Resistenzquellen

Varianzursache	Anzahl der Resistenzquellen				
	Alle Synthetiks1	Zwei-Linien-Synthetik 1	2	Vier-Linien-Synthetik 3	4
Umwelt (U)	20,14**	19,41**	28,6**	24,97**	24,98**
Genotyp (G)	26,87**	8,81**	18,15**	3,88*	17,17**
G x U	10,7**	7,8**	8,42**	3,86	5,59**
Fehler	6,27	5,64	7,23	6,79	6,79
Anzahl Synthetiks	30	10	10	5	5

*, ** Signifikant bei P = 0,05 bzw. 0,01.

1 Ohne anfällige Synthetiks.

Anz.R.q.	Syn.Nr.	HOH		BSB		PET		BER		RIE		Mittel
		2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	2000	2001	
0	1-3	8,2	7,7	8,2	8,3	8,0	9,0	9,0	8,9	8,2	8,9	8,4
1	4	6,5	5,5	7,0	6,7	6,4	8,7	7,1	5,2	7,3	3,9	6,4
	5	7,2	4,9	7,2	6,1	6,2	8,3	6,7	4,7	7,3	4,2	6,3
	6	6,7	6,2	6,7	7,1	5,3	8,6	7,0	5,4	7,2	6,4	6,6
	7	5,7	4,8	5,5	5,7	5,4	8,5	6,1	4,8	6,8	3,1	5,6
	8	5,2	4,4	6,5	5,2	5,6	8,1	6,4	4,5	6,8	3,7	5,7
	9	2,6	4,3	5,8	5,8	5,2	7,6	4,9	4,0	6,1	3,0	4,9
	10	5,0	3,8	6,4	5,2	6,3	8,5	6,0	5,4	6,7	5,2	5,9
	11	3,4	4,6	5,2	6,3	4,6	8,0	5,5	4,3	6,0	4,2	5,2
	12	5,2	5,4	6,1	6,1	5,7	8,7	6,0	5,4	6,6	3,9	5,9
	13	5,8	5,3	6,4	5,8	6,4	8,9	6,6	5,5	7,1	5,1	6,3
2	14	3,1	2,8	4,9	5,0	5,2	6,9	4,1	2,8	5,8	2,5	4,3
	15	2,7	3,3	4,1	4,3	4,0	6,5	3,8	2,3	5,5	1,8	3,8
	16	3,1	3,8	4,5	5,1	5,4	8,1	4,5	3,3	5,5	3,1	4,6
	17	3,7	4,3	4,3	4,9	5,1	7,1	4,8	3,5	5,6	2,2	4,5
	18	3,3	3,7	3,2	4,9	4,0	7,5	3,7	3,1	4,3	2,2	4,0
	19	3,4	3,4	2,9	4,8	4,2	6,6	3,1	2,4	5,5	1,8	3,8
	20	3,1	5,0	4,4	7,1	4,4	7,6	4,7	4,0	6,6	4,0	5,1
	21	6,3	6,4	6,4	6,8	6,2	8,7	6,5	5,9	6,6	5,2	6,5
	22	3,8	5,4	4,7	6,9	4,9	8,9	5,2	4,5	6,4	4,4	5,5
	23	3,7	4,5	2,7	4,6	3,5	7,4	3,6	2,9	5,1	2,1	4,0
3	24	3,9	3,7	4,7	5,7	5,4	7,7	4,5	3,2	5,7	3,3	4,8
	25	5,0	4,9	5,2	5,9	5,1	7,8	5,0	3,6	6,3	3,2	5,2
	26	4,1	4,0	5,0	6,5	4,8	7,9	5,1	3,8	6,2	4,3	5,2
	27	3,5	4,7	4,4	5,1	4,1	7,4	4,9	4,0	5,9	3,7	4,8
4	28	3,3	4,2	4,5	5,4	4,9	7,5	5,1	3,5	5,1	3,1	4,7
	29	3,6	4,0	5,6	5,4	5,2	7,6	4,8	4,4	6,4	3,5	5,0
	30	4,2	4,1	4,6	4,5	4,4	7,2	5,0	3,7	5,8	3,7	4,7
	31	2,7	3,0	3,7	4,5	3,5	6,2	3,6	2,7	5,2	2,2	3,7
	32	6,0	4,7	6,2	7,4	6,1	8,9	6,1	4,2	7,0	4,5	6,1
33	3,9	4,6	4,3	6,3	4,3	8,1	4,6	4,2	6,0	3,3	4,9	
VGF	35-36	1,7	1,3	2,2	3,7	1,7	2,0	2,5	1,5	3,4	1,9	2,2
Mittel		4,5	4,5	5,2	5,8	5,1	7,5	5,3	4,3	6,1	4,0	5,3
GD_{5%}		1,2	1,1	0,7	1,4	0,7	0,7	0,7	0,9	0,8	0,9	

■ anfällig ■ mäßig resistent □ resistent

Abbildung 5: Mittlere Braunrostbonitur von 35 Prüfgliedern mit einer unterschiedlichen Anzahl von Resistenzquellen an fünf Orten (HOH=Stuttgart-Hohenheim, EWE=Eckartsweyer, BSB=Bad Schönborn, PET=Petkus, BER=Bergen, RIE=Georgenhof-Rieste) in zwei Jahren (2000, 2001); Pgl. 1-23 stellen Zwei-Linien-Synthetiks, Pgl. 24-33 Vier-Linien-Synthetiks und Pgl. 35-36 Vollgeschwisterfamilien (VGF) dar

Unter den phänotypisch homogenen Differentiallinien und Elternlinien der Synthetiks waren in jeder Linie anfällige Pflanzen zu finden. Diese Inkonsistenz kommt wahrscheinlich dadurch zustande, dass vereinzelt Virulenzen für die Resistenz in den lokalen Braunrostpopulationen vorliegen. Dies stimmt mit den Ergebnissen des Blattsegmenttestes überein, wo sich ebenfalls für jeden Dif-

ferentialgenotyp mindestens 1% virulente Isolate fanden. Da sich Virulenzen in Populationen je nach Selektionsdruck akkumulieren (HUANG et al. 1994), sind die von uns untersuchten Resistenzquellen in der Praxis kaum einsetzbar. Nur die VGF konnten im Mittel über zehn Umwelten als resistent bezeichnet werden. Bei den Zwei-Linien-Synthetiks konnte eine Steigerung der Resistenz mit

Erhöhung der Anzahl der Resistenzquellen festgestellt werden. Die nur mäßige Resistenz bei allen Synthetiks mit Resistenzquellen erklärt sich durch die geringe Eigenleistung der Elternlinien. Vier- und Zwei-Linien-Synthetiks abstammend von ausschließlich resistenten Linien zeigten keine nennenswerten Unterschiede ihrer Anfälligkeit, obwohl die Wirtsdiversität und -komplexität mit steigender Linienzahl steigt. Die Erklärung liegt wahrscheinlich auch hier in der nur mäßigen Resistenz der Elternlinien und der damit verbundenen mangelnden Differenzierung.

Der Einfluss der Umwelt war bei den Synthetiks mit Resistenzquellen am größten, wie die Steigung der Regressionsgerade ausweist ($b \geq 1$). Dagegen zeigten die anfälligen Standards an allen Umwelten die gleiche Krankheitsausprägung, was den über alle Umwelten herrschenden hohen Infektionsdruck widerspiegelt ($b \sim 0$). Bei den VGF zeigte sich eine signifikant schwächere Umweltlabilität ($b = 0,34 \pm 0,04$). Die Mittleren Abweichungsquadrate der genotypischen Werte von der Regressionsgerade war jedoch größer als bei allen anderen Prüfgliedern. Dies könnte darauf zurückzuführen sein, dass bei diesen sehr resistenten Prüfgliedern die seltene Anwesenheit von virulenten Braunrostrassen in einzelnen Umwelten (vgl. Abbildung 5) starke Auswirkungen auf die Mittleren Abweichungsquadrate der Regression hatten. Erstaunlicherweise erreichten die anfälligen Standards die gleiche Labilität, wie die Zwei-Linien-Synthetiks mit bis zu zwei Resistenzquellen. Die Vier-Linien-Synthetiks hatten eine deutlich höhere Umweltstabilität. Sie scheint also mit steigender Wirtskomplexität und -diversität anzuwachsen.

Zusammenfassend bleibt festzuhalten, dass die regionale und lokale Virulenzstruktur des Roggenbraunrostes in Deutschland nach den bisherigen Ergebnissen sehr divers ist. Deshalb und aufgrund der relativ hohen durchschnittlichen Virulenzkomplexität scheint auch der Einsatz von bis zu vier rassenspezifischen Resistenzgenen unzureichend, um einen Genotypen mittel- bis langfristig zu schützen. Eine Erhöhung der Wirtskomplexität und -diversität führte bei den untersuchten Resistenzgenen zu keinem durchschlagenden Erfolg, da für

Tabelle 5: Stabilitätsanalyse über zehn Umwelten differenziert nach Synthetiks mit unterschiedlicher Anzahl von Resistenzquellen und Vollgeschwisterfamilien (VGF)

Anzahl Resistenzquellen	N ¹	Steigung der Regression	MS _{dev} ²
Zwei-Linien-Synthetik			
0	3	0,07 ± 0,07	0,31 ± 0,2
1	10	1,05 ± 0,16	0,37 ± 0,18
2	10	1,21 ± 0,16	0,3 ± 0,16
Vier-Linien-Synthetik			
3	5	1,14 ± 0,08	0,15 ± 0,03
4	5	1,15 ± 0,12	0,16 ± 0,08
VGF			
	2	0,34 ± 0,04	0,59 ± 0,05

¹ Anzahl der Prüfglieder² Mittlere Abweichungsquadrate der Regression

alle eingesetzten Gene bereits in gewissem Anteil virulente Braunrostrassen in den lokalen Populationen vertreten waren. Denkbar wäre der Einsatz von Resistenzgenen, deren korrespondierende Virulenzgene derzeit selten oder gar nicht vorkommen. Dies setzt jedoch eine regelmäßige, großflächige Virulenzanalyse und die Auffindung und Einkreuzung entsprechender Resistenzgene voraus. Eine Alternative wäre die Verwendung quantitativer Resistenzen.

5. Zusammenfassung

Braunrost, ein windbürtiger Erreger, ist als Krankheit sehr bedeutend bei Roggen. In selbstfertilem Hybridzüchtungsmaterial liegen derzeit vor allem rassenspezifische, qualitative Resistenzen vor. Da aus langjährigen Erfahrungen bei Weizen und Gerste bekannt ist, dass diese Resistenzen relativ schnell unwirksam werden, sollte in dieser Arbeit überprüft werden, ob durch die Erhöhung der Wirtskomplexität (mehrere Resistenzgene in einem Genotypen) und Wirtsdiversität (spaltende Genotypen) eine Verlängerung der Wirksamkeit der Resistenz bei Roggen erreichbar ist. Dazu wurden drei anfällige und 30 Synthetiks mit bis zu vier Resistenzquellen und zwei Vollgeschwisterfamilien an fünf Orten in zwei Jahren (2000, 2001) einer natürlichen Infektion ausgesetzt. Beide Versuchsjahre zeichneten sich durch einen sehr frühen Beginn der Epidemie an acht von zehn Umwelten und einen sehr hohen Infektionsdruck aus. Durch den Anbau von spaltenden Roggenpopulationen mit unterschiedlicher Kombination und Anzahl von Resistenzquellen verringerte sich der mittlere Befall gegenüber den anfälligen Genotypen erheblich. Allerdings zeigten die Vier-Linien-Synthetiks

kein höheres Resistenzniveau als die Zwei-Linien-Synthetiks. Auch die Synthetiks, in die ausschließlich Resistenzträger eingekreuzt waren, enthielten im Durchschnitt 26% anfällige Pflanzen. Dies weist daraufhin, dass alle im Jahre 1995 und 1996 selektierten Resistenzquellen nur noch teilweise wirksam waren. Dieses Ergebnis zeigt sich auch in der geringen Linienleistung. Den höchsten Resistenzgrad hatten zwei russische Vollgeschwisterfamilien. Die Prüfglieder zeigten ebenso wie die gleichzeitig angebauten Differentiallinien bedeutende Genotyp-Umwelt-Interaktionen. Die Stabilitätsanalyse der Synthetiks sowie der VGF zeigte eine Umweltabhängigkeit der Resistenz, die sich bei den Synthetiks mit Resistenzquellen stärker ausprägte als bei den VGF. Die Werte der Vier-Linien-Synthetiks zeigten die geringste Streuung um die Regressionsgerade.

Diese Ergebnisse der Feldstudie werden durch die großflächige Virulenzanalyse untermauert. So konnte gezeigt werden, dass die Virulenzdiversität bei Roggenbraunrost hoch ist. Bei 50 untersuchten Einpustelisolaten (EPI), welche in Hohenheim gewonnen wurden, konnten 31 unterschiedliche Isolate festgestellt werden. Bei 139 EPI aus unterschiedlichen Regionen Deutschlands konnten 102 Virulenzgenotypen nachgewiesen werden. Roggenbraunrost zeigte durchschnittlich eine Virulenzkomplexität von neun Virulenzen. Aufgrund dieser Ergebnisse scheint der Einsatz von rassenspezifischen Resistenzen in der Hybridroggenzüchtung zweifelhaft. Daher sollten das Auffinden und die Analyse von quantitativen Resistenzen gegen Braunrost bei Hybridroggen im Vordergrund zukünftiger Forschungsvorhaben stehen.

6. Literaturverzeichnis

- BESCHREIBENDE SORTENLISTE 2001: Getreide, Mais, Ölfrüchte, Leguminosen (großkörnig), Hackfrüchte (außer Kartoffel). Hrsg. Bundessortenamt, Landbuch-Verlag, Hannover
- BECKER, H.C. and J. LEON, 1988: Stability analysis in plant breeding. *Plant Breeding* **101**, 1-23
- DINOOR und ESHED, 1987: The analyses of host and pathogen populations in natural ecosystems. In: WOLFE, M.S. and C.E. CATEN, Eds. *Populations of Plant Pathogens: Their Dynamics and Genetics*. Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 75-88.
- FELSENSTEIN, F.G., R.F. PARK and F.J. ZELNER, 1998: The use of detached seedling leaves of *Triticum aestivum* to study pathogenicity in *Puccinia recondita* f.sp. *tritici*. *J. Phytopathology* **146**, 115-121
- FRAUENSTEIN, K. und A. REICHEL, 1978: Zum Erkennen von „slow-rusting“-Formen bei Braunrost (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm.). 2. Symp. Schaderreger in der industriemäßigen Getreideproduktion der Martin-Luther-Universität. *Wiss. Beiträge* **14**, 403-411.
- GASSNER, G. und H. KIRCHHOFF, 1934: Einige Versuche zum Nachweis biologischer Rassen innerhalb des Roggenbraunrostes *Puccinia dispersa* Erikss. et Henn. *Phytopathol. Z.* **7**, 479-486.
- GEIGER, H.H. and T. MIEDANER, 1999: Hybrid rye and heterosis. In: COORS, J.G. and S. PANDEY (eds.). *Genetics and Exploitation of Heterosis in Crops*. Pp. 439-450. *Crop Sci. Soc. America, Madison, Wisconsin, USA*.
- GEY, A.-K. M., 1998: Untersuchungen zur Vererbung der Braunrostresistenz bei Roggen. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* **43**, 229-236.
- HARTLEB, H., G. HARTMANN, CH. WOLFF und P. RÜCKER, 1995: Die Ertragswirksamkeit des Braunrostes (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm.) an Weizen und Roggen sowie des Zwergrostes (*Puccinia hordei* Otth) an Gerste bei unterschiedlich resistenten Sorten in Sachsen-Anhalt. *Gesunde Pflanzen* **47**, 59-64
- HUANG, R., J. KRANZ und H.G. WELZ, 1994: Selection of pathotypes of *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in pure and mixed stands of spring barley. *Plant Pathology* **43**, 458-470
- JÖRG, E. und H.-J. KRAUTHAUSEN, 2001: Wie gefährlich ist der Rost? *DLG-Mitteilungen* **3/01**, 42-45
- KOBYLANSKI, V.D. and O.V. SOLODUKHINA 1983: Die Schädigung der wichtigsten Pilzkrankheiten und Methoden der Kurzstrohzüchtung auf Resistenz. *Voprosy Sal. i Genetiki zernovykh Kult. (Russ.)*; Moskau, 140-147.
- LESSNER, B. und U. SPERLING, 1995: Charakterisierung von Roggen-Braunrostisolaten mit Hilfe von Roggeninzuchtlinien. *Ber. Arb.tag. Arb.gem. Saatzüchtler, Gumpenstein*, 127-132.
- LÖWER, 2000: Koevolution in *Hordeum spontaneum* und *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei* in Populationen der Westtürkei. *Diss. Gießen, Germany*.
- MAINS, E.B., 1926: Rye resistant to leaf rust, stem rust, and powdery mildew. *J. Agricultural Research* **32**, 201-221

- MANNINGER, K., 1994: Diversity and virulence of *Puccinia recondita* in Hungary during 1990-1992. *Cereal Res. Commun.* **22**, 219-226.
- MIEDANER, T. und U. SPERLING, 1995: Effect of leaf rust on yield components of winter rye hybrids and assessment of quantitative resistance. *J. Phytopathol.* **143**, 725-730
- PARK, R.F. and F.G. FELSENSTEIN, 1996: Distribution of pathotypes of *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* in western Europe in 1995. *Proc. 9th Europ. Mediterr. Cer. Rusts & Powdery Mildews Conf. Sept 2-6, 1996. Lunteren, The Netherlands*, p. 135
- ROLLWITZ, W., 1985: Untersuchungen zur Bewertung von Roggenzuchtmaterial bezüglich Braunrostresistenz und Schaffung von Ausgangsmaterial für die Züchtung. *Diss. Rostock, Germany*.
- STEPHAN, 1978: Grundlagen der Überwachungsmethodik für den Getreidemehltau (*Erysiphe graminis* DC.) an Gerste. *Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschutz* **14**, 163-175
- UTZ, H.F., 2000: Plabstat: Ein Computerprogramm zur statistischen Analyse von pflanzenzüchterischen Experimenten. Version 2 N. Institut für Pflanzenzüchtung, Saatgutforschung und Populationsgenetik der Universität Hohenheim, Stuttgart.
- WOLFE, M.S. and M.R. FINCKH, 1996: Diversity of host resistance within the crop: Effects on host, pathogen and disease. pp.378-400. In: HARTLEB, H., R. HEITEFUSS and H.-H. HOPPE (Eds.). *Resistance of Crop Plants against Fungi*. Fischer-Verlag, Jena.
- WOLFE, M.S. and D.R. KNOTT, 1982: Populations of plant pathogens: some constraints on analyses of variation in pathogenicity. *Plant Pathology* **31**, 79-90

Danksagung:

Für die Bereitstellung von genetischem Material und die Pflege der Versuchsfelder möchten wir den drei Zuchtfirmen Lochow-Petkus GmbH, Hybro

Saatzucht GmbH & Co.KG und Pflanzenzüchtung Dr. h.c. CARSTEN herzlich danken, insbesondere Herrn Dr. P. WILDE, Frau Dipl.Ing agr. B. SCHMIEDCHEN, Herrn Dr. H. WORTMANN und Herrn Dr. E. KNOPF. Zudem gilt unser Dank Herrn Dr. A. SHARAKHOV, der uns Ausgangsmaterial zur Erstellung der Vollgeschwisterfamilien überlassen hat. Für die hervorragende technische Unterstützung sei Gabriela HAUSENSTEIN und Birgit PIETSCHMANN gedankt.

Das Forschungsvorhaben (G91+90/00 HS) wurde mit Mitteln des Bundesministeriums für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft (BMVEL) und der Gemeinschaft zur Förderung der privaten deutschen Pflanzenzüchtung e.V. (GFP) gefördert.