

Die Prüfung von Tomatensorten und ihren Hybriden auf Blatt- und Fruchtbefall mit *Phytophthora infestans*

GERHARD GRÜMMER, ELISABETH GÜNTHER und DÖRTHE EGGERT

Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Sektion Biologie und Arbeitsgruppe Phytopathologie

Susceptibility of Leaves and Fruits of Tomato Varieties and of their Hybrids to Attack by *Phytophthora infestans*

Summary. 1. The investigations were started to establish a correlation between the incidence of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary on leaves and on fruits of tomatoes, the mechanism of the inheritance of the resistance and the number of responsible genes.

2. A close correlation was found between the spontaneous incidence on leaves and fruits and the results of artificial inoculation by the leaf-disc-test. The resistant types especially showed a remarkably low percentage of attack in all three tests. Resistant plants were successfully selected by means of the leaf-disc-test; the leaves as well as the fruits of the progeny were largely free from the disease.

3. The field-resistance of the variety 'Atom' was demonstrated to be due to a high degree of relative resistance of the leaves against the races T_0 and T_1 .

4. The results obtained from F_1 -hybrids of 'Atom' with various more or less susceptible varieties indicate the participation of incompletely dominant genes. Since in the F_2 a certain number of plants with a high degree of field-resistance could be selected, it is suggested that the field-resistance against *Phytophthora infestans* is based on a few genes only. From our results we conclude that principally two genes in the variety 'Atom' determine the field-resistance against the fungus. A participation of other modifier-genes can be supposed. We propose the gene-symbols *Phf* and *Phf-2* for the *Phytophthora*-field-resistance.

Der Befall eines Tomatenbestandes mit *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary ist im wesentlichen von zwei Faktoren abhängig: Erstens von der Resistenz der Tomaten und zweitens vom Infektionspotential des Pilzes. Bei Tomaten ist bisher die *Phytophthora*-Resistenzzüchtung weniger intensiv betrieben worden als bei Kartoffeln. Man hat daher bei der Erforschung des Befalls der Tomaten mit *Phytophthora* versucht, sich an die bereits bei Kartoffeln vorliegenden Ergebnisse anzulehnen.

Für Tomaten werden wie für Kartoffeln zwei verschiedene Resistenztypen angenommen: Die absolute Resistenz (Hypersensibilität) und die relative Resistenz (Inkubations- oder Feldresistenz). GALLEGLY und MARVEL (1955) sowie GRAHAM (1955) wiesen nach, daß die Hypersensibilität gegen die Tomatenrasse T_0 durch ein dominantes Resistenzgen bedingt wird. Dieses Resistenzgen wird jetzt als *Ph* bezeichnet (CLAYBERG u. a., 1966) und hieß zeitweise R_1t , TR_1 oder Pi_{T_1} . Tomaten mit diesem dominanten Gen reagieren mit kleinen, nekrotischen, nicht-sporulierenden Läsionen auf den Blättern; die Früchte zeigen keine vollständige Resistenz (GALLEGLY, 1960). Herkünfte mit dem Gen *Ph* werden von der Tomatenrasse T_1 befallen.

Im Gegensatz zu den Tomaten, bei denen bisher nur das dominante Resistenzgen *Ph* beschrieben wurde, sind bei Kartoffeln bereits mindestens acht Resistenzgene bekannt. Das Verhalten der *Phyto-*

phthora-Rassen auf Kartoffeln und Tomaten ist nicht einheitlich; mehrere Kartoffelrassen des Pilzes können eine einheitliche Tomatenrasse bilden und umgekehrt.

Für Europa liegen über das Vorkommen der beiden *Phytophthora*-Rassen T_0 und T_1 nur vereinzelte Angaben vor (WILSON und GALLEGLY, 1955; MESSIAEN u. a., 1968).

Es wird angenommen, daß die polygen bedingte Feldresistenz im Gegensatz zur Überempfindlichkeitsresistenz weitgehend rassunenabhängig ist. Für die Züchtung verspricht eine Übertragung dieses Resistenztyps in anbauwürdige Sorten der Kulturtomate mehr Erfolg als der Einbau von Genen, die Überempfindlichkeitsreaktionen hervorrufen.

Bisher wurden von uns ausschließlich Ergebnisse über den Fruchtbefall mitgeteilt (GÜNTHER und GRÜMMER, 1958, 1964). Geringer Fruchtbefall kann entweder durch hohe Resistenz der Früchte oder durch hohe Resistenz der Blätter und eine hierdurch bedingte geringe Vermehrung des Erregers im Pflanzenbestand hervorgerufen werden. Im Idealfall liegt eine hohe Fruchtresistenz in Kombination mit hoher Blattresistenz vor.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es zu ermitteln, ob Frucht- und Blattbefall korreliert sind, in welcher Weise die Resistenz vererbt wird und ob Angaben über die Zahl der beteiligten Gene möglich sind.

Methoden

Für die Beurteilung der Resistenz wurden drei Kriterien herangezogen.

1. Spontaner Blattbefall: In den Jahren 1964, 1965 und 1967 wurde nach der ersten Infektionswelle des Pilzes auf den Tomatenblättern aus dem Bestand Material entnommen und sofort in feuchte Kammern gebracht, die bei Zimmertemperaturen aufbewahrt wurden. Nach vier und sechs Tagen wurde die Sporulation bei Lupenvergrößerung bonitiert.

Die weiteren Blattentnahmen erfolgten im Abstand von acht bis zehn Tagen. Bei anfälligen Formen gelang es ohne Schwierigkeiten, „*Phytophthora*-verdächtige“ Blätter zu finden; bei den resistenten Sorten und Zuchtstämmen war das meist nicht der Fall. Daher mußten auch Blätter gepflückt werden, die nur braune, aber nicht unbedingt für *Phytophthora* typische Flecken zeigten. Im Durchschnitt wurden 50 bis 100 Blattpfeiler je Variante geprüft.

Mit fortschreitender Jahreszeit waren die Blätter teils durch natürliche Absterbeerscheinungen, teils durch Pilzbefall so weitgehend zerstört, daß keine zuverlässigen Prüfungen der Sporulation mehr möglich waren.

2. Sporulation im Blattscheibentest: (vgl. GRÜMMER und EGGERT, 1968). Von Blattmaterial aus dem Gewächshaus wurden fünf Blattscheiben (14 mm Durchmesser) mit einer Sporangiensuspension gleichbleibender Stärke infiziert. Die Zahl der auf den Blattscheiben gebildeten Sporangien diente zur Beurteilung der Resistenz.

Der Blattscheibentest wurde mit den Rassen T_0 und T_1 durchgeführt. Die Bestimmung der Rassenzugehörigkeit erfolgte mit Hilfe eines Testsortimentes; zu ihm gehörten die Herkünfte West Virginia Accession 36, Ac. 106, Ac. 700 und die Sorte West Virginia 63 (GALLEGLY), ferner Geneva T-5 und Ottawa 30 (GRAHAM), die alle das Gen *Ph* besitzen. Einige Stämme des Testsortimentes wiesen zusätzlich Faktoren für Feldresistenz auf. Die Rasse T_0 sporuliert auf Herkünften mit dem Gen *Ph* nicht. Alle Isolate, die nur auf Sorten ohne Resistenzfaktoren wie 'Fanal' und 'Marglobe' sporulieren, müssen zur Rasse T_0 gerechnet werden. Das in unseren Untersuchungen verwendete Isolat der Rasse T_1 war im Blattscheibentest auch auf derartigen Sorten stärker virulent als das Isolat der Rasse T_0 (Abb. 1).

3. Spontaner Fruchtbefall: Während der Ernte wurden die braunfaulen und gesunden Früchte ausgezählt (vgl. GÜNTHER und GRÜMMER, 1964). In Zweifelsfällen wurden die reifen Früchte in eine feuchte Kammer gebracht, um die Entwicklung von Sporangien abzuwarten.

Die spontane Infektion im Freiland erfolgte vor 1965 wahrscheinlich fast nur durch die Rasse T_0 . Seit 1966 trat auch die Rasse T_1 auf.

Vergleich des Frucht- und Blattbefalls in resistenten und anfälligen Sorten

Für die Züchtung ist die Anfälligkeit der Blätter und Früchte in gleicher Weise bedeutsam. Jede befallene Frucht mindert unmittelbar den Wert der

Ernte. Für die Vermehrung des Erregers und für den Aufbau einer Epidemie ist dagegen der Fruchtbefall von untergeordneter Bedeutung, weil an der Oberfläche der Früchte nur selten eine nennenswerte Sporangienbildung stattfindet. Die Massenvermehrung des Braunfäuleerregers erfolgt vielmehr auf den Blättern. Hohe Laubresistenz muß also — bei genügender räumlicher Trennung von anderen Tomaten- und Kartoffelfeldern — einen stark verzögerten Aufbau der Epidemie zur Folge haben, auch wenn die Früchte mehr oder weniger anfällig sind.

Um die Anfälligkeit der Früchte zu ermitteln, ist ein Anbau auf dem Versuchsfeld erforderlich. Die Prüfung des Blattmaterials ist auch im Laboratorium durchführbar. Falls eine Korrelation zwischen Frucht- und Blattbefall bestünde, würde das für die Züchtung wesentliche Vorteile mit sich bringen. Dann könnte vor dem Auspflanzen der Stämme eine Selektion nach den Ergebnissen des Blattscheibentests erfolgen. Um die Möglichkeit für die Bestimmung der *Phytophthora*-Resistenz an Blattmaterial zu prüfen, wurden zunächst Sorten mit verschiedenem Resistenzgrad bezüglich des Blatt- und Fruchtbefalls verglichen. Auf Grund der bekannten Unterschiede im Fruchtbefall wurden von uns für die Erfassung des Blattbefalls die Sorten 'Atom', 'Marglobe', 'Ružový Ker' und 'Fanal' gewählt.

'Atom', eine Sorte, die wegen ihrer Kleinfrüchtigkeit und Anfälligkeit gegen Bakteriosen nicht anbauwürdig ist, hatte sich in mehr als zehnjährigen Prüfungen als weitgehend feldresistent erwiesen. Sie blieb auch in ausgesprochenen Braunfäulejahren (wie etwa 1965 und 1968) an den Früchten fast befallsfrei; damit unterscheidet sie sich wesentlich von den anderen Sorten.

Die zunächst an den Früchten festgestellte Resistenz bestätigte sich bei den Blattuntersuchungen. Der spontane Blattbefall war ebenfalls außergewöhnlich

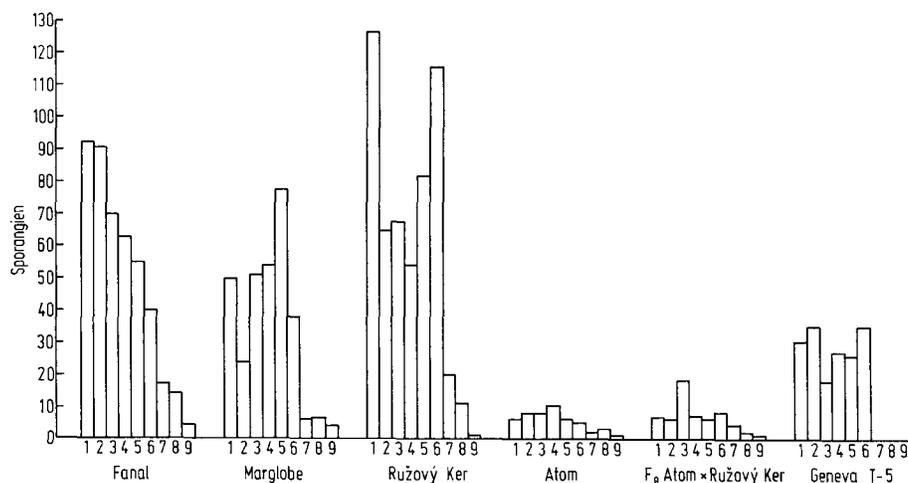


Abb. 1. Sporulationswerte einiger *Phytophthora*-Isolate im Blattscheibentest auf verschiedenen Sorten und Stämmen.
Isolate 1–6: Rasse T_1 ; Isolate 7–9: Rasse T_0

Tabelle 1. Befall der 'Atom'-Hybriden und ihrer Eltern mit *Phytophthora infestans*

Jahr	Sorte bzw. Hybride	Fruchtbefall in Prozent	Spontaner Blattbefall in Prozent	Sporangien im Blattscheibentest
1964	Marglobe	12	94	
	Atom	0,6	3	
	Ružový Ker	10	5	
1965	Marglobe	34	8	71
	Atom	5	0,3	16
	Ružový Ker	34	6	27
	F ₁ Marglobe × Atom	29	14	62
	F ₂ Marglobe × Atom	11		32
1966	Marglobe	16		87
	Atom	0,4		13
	Ružový Ker	10		
	F ₁ Marglobe × Atom	6		98
	F ₂ Marglobe × Atom	8		69
	F ₁ Ružový Ker × Atom	1,4		
	F ₂ Ružový Ker × Atom	3		
1967	Marglobe	43	26	94
	Atom	0,2	5	14
	Ružový Ker	14	14	34
	F ₁ Marglobe × Atom	5	4	36
	F ₂ Marglobe × Atom	8	16	56
	F ₁ Ružový Ker × Atom	0,6	3	36
	F ₂ Ružový Ker × Atom	4	5	54
1968	Marglobe	81		
	Atom	1,5		
	Ružový Ker	41		
	F ₁ Marglobe × Atom	26		
	F ₂ Marglobe × Atom	16		
	F ₁ Ružový Ker × Atom	1,1		
	F ₂ Ružový Ker × Atom	8		

lich niedrig. Ursache hierfür ist das relativ früh- und gleichzeitige Reifen der Früchte, das zu einem frühen Absterben der Blätter führt. Die Mehrzahl der Blätter ist bereits abgestorben, wenn die letzten Früchte reif werden. Außerdem spielen aber Resistenzfaktoren eine Rolle, wie die Ergebnisse des Blattscheibentestes zeigten. Nach künstlicher Infektion mit Rasse T₀ und auch mit der Rasse T₁ trat weit weniger Sporulation auf als bei anderen Sorten. Die Prüfungen ergaben jedoch keinen Hinweis auf das Vorliegen einer Überempfindlichkeitsreaktion der Blätter.

Bei Infektion der Früchte von 'Atom' unter Laborbedingungen tritt bei Verwendung der Rasse T₁ erheblich höherer Befall als bei Verwendung der Rasse T₀ auf.

'Marglobe', die als Standard der Tomatengenetik gilt, erwies sich als sehr anfällig gegenüber dem Erreger der Braunfäule (vgl. auch RICHARDS und BARRAT, 1946); ihr werden keine Resistenzgene zugeschrieben. Auch in unseren Untersuchungen lagen Blatt- und Fruchtbefall bei dieser Sorte sehr hoch (vgl. Tabelle 1).

Wegen ihres relativ niedrigen Fruchtbefalls fanden die Sorten 'Ružový Ker' und 'Fanal' in unseren Ver-

suchen stärkere Beachtung. 'Ružový Ker' hatte 1964, als auf unseren Versuchsflächen fast nur die Rasse T₀ vorkam, einen Fruchtbefall von 10% und einen Blattbefall von 5%. Die Intensität der Sporulation war im Vergleich zu 'Marglobe' gering. Bei spätem Auftreten der Krankheit zeichnete sich 'Fanal' durch geringen Fruchtbefall aus. Der spontane Blattbefall und die Sporulationsintensität im Blattscheibentest unterschieden sich dagegen kaum von den hohen Werten der Sorte 'Marglobe'.

Bei den geprüften Sorten bestand eine gewisse Übereinstimmung zwischen Frucht- und Blattbefall (vgl. Tabelle 1), die wir auch bei der Prüfung von Kreuzungsnachkommenschaften bestätigt fanden. Aus den Versuchsergebnissen lassen sich folgende Schlußfolgerungen ziehen: Sorten und Stämme ohne genügende Blattresistenz werden bei günstigen Bedingungen für *Phytophthora* immer einen erheblichen Fruchtbefall zeigen, so daß man sie verwerfen muß. Bei Stämmen, die im Blattscheibentest nur einen geringen Befall aufweisen, erscheint eine Überprüfung des Verhaltens unter Feldbedingungen angebracht.

Die Vererbung der *Phytophthora*-Resistenz

Die Untersuchungen wurden mit dem Ziel angestellt, die Vererbung der Feldresistenz von 'Atom' durch Kreuzungen mit der schwach anfälligen Sorte 'Ružový Ker' sowie mit der stark anfälligen Standardsorte 'Marglobe' zu ermitteln.

Wenn eine geringe Anzahl von Genen an der Ausbildung eines Merkmals beteiligt ist, läßt sich ihre Zahl an Hand der Spaltungsverhältnisse feststellen; sind viele Faktoren beteiligt, gibt die Anzahl der Homozygoten, die dem einen oder anderen Elter gleichen, Aufschluß. Die Resistenz ist ein Merkmal, dessen Ausprägung in starkem Maß von Umweltfaktoren beeinflusst werden kann; daher ist mit Schwierigkeiten bei der Ermittlung genauer Spaltungszahlen zu rechnen.

Auf Grund des Fruchtbefalls in der F₁-Generation ist eine Beteiligung unvollständig dominanter Gene für Feldresistenz anzunehmen. Bei den Prüfungen in den Jahren 1965 bis 1968 war der F₁-Wert zum resistenten Elter verschoben; er stimmte nicht mit dem arithmetischen Mittel 0 der beiden Elternformen überein, wie das bei intermediärem Erbgang zu erwarten wäre (Abb. 2). Die Abweichung d vom 0-Wert ist bei der Kreuzung mit 'Ružový Ker' erheblich, bei der Kreuzung mit 'Marglobe' dagegen nicht immer so ausgeprägt. Das Verhalten der F₁ läßt darauf schließen, daß wenigstens eines der beteiligten Gene unvollständig dominant vererbt wird. Mit dieser Annahme stimmen auch die durchschnittlichen Be-

fallszahlen der F₂-Generation überein, die bei der Kreuzung mit 'Ružový Ker' nur unwesentlich vom erwarteten d/2-Wert abweichen. Die Ergebnisse der Kreuzung mit 'Marglobe' waren nicht so eindeutig, da die Nachkommenschaft dieser Kreuzung in einigen Jahren weniger wüchsig war und außer von *Phytophthora* noch von zahlreichen anderen Erregern befallen wurde. Die unvollständige Dominanz wurde in den Jahren 1967 und 1968 an den F₁- und F₂-Werten besonders deutlich festgestellt.

In der F₂ ließen sich bereits in einer verhältnismäßig kleinen Nachkommenschaft mehrere befallsfreie Pflanzen selektieren, die in ihrem Resistenzgrad dem resistenten Elter 'Atom' glichen. Deshalb war anzunehmen, daß an der Vererbung der Resistenz nur wenige Gene beteiligt sind; es erschien aussichtsreich, die Anzahl dieser Gene zu bestimmen.

In Tabelle 2 sind die Befallsklassen der F₂- und Rückkreuzungsnachkommenschaften der Kreuzungen 'Atom' × 'Ružový Ker' aufgeführt. Die Aufspaltung stimmte am besten mit der Annahme überein, daß an der Ausprägung der Feldresistenz zwei unvollständig dominante Gene beteiligt sind. Die Zuordnung zu Befallsklassen erfolgte nach den Befallswerten der Eltern und den beobachteten F₁-Werten. Da keine Zahlenwerte für die beiden Typen mit nur einem der beiden Allelpaaire für Resistenz vorliegen, wurde etwa gleiches Verhalten der beiden Gene angenommen.

Bei der Rückkreuzung mit 'Atom' ist in der B₁-Generation folgende Aufspaltung zu erwarten: 25% Pflanzen mit vier Resistenzallelen, 50% mit drei und 25% mit nur zwei Resistenzallelen. Letztere sollten im Befall der F₁ entsprechen. Da aber im Jahr 1967 auch die F₁ nur einen Befall von 0,6% aufwies, ist es nicht möglich, noch eine Zwischenklasse mit drei Resistenzallelen einzuführen; daher wurden nur die 25% mit zwei Resistenzallelen abgegrenzt. Die gefundenen Werte stimmten mit Chi²

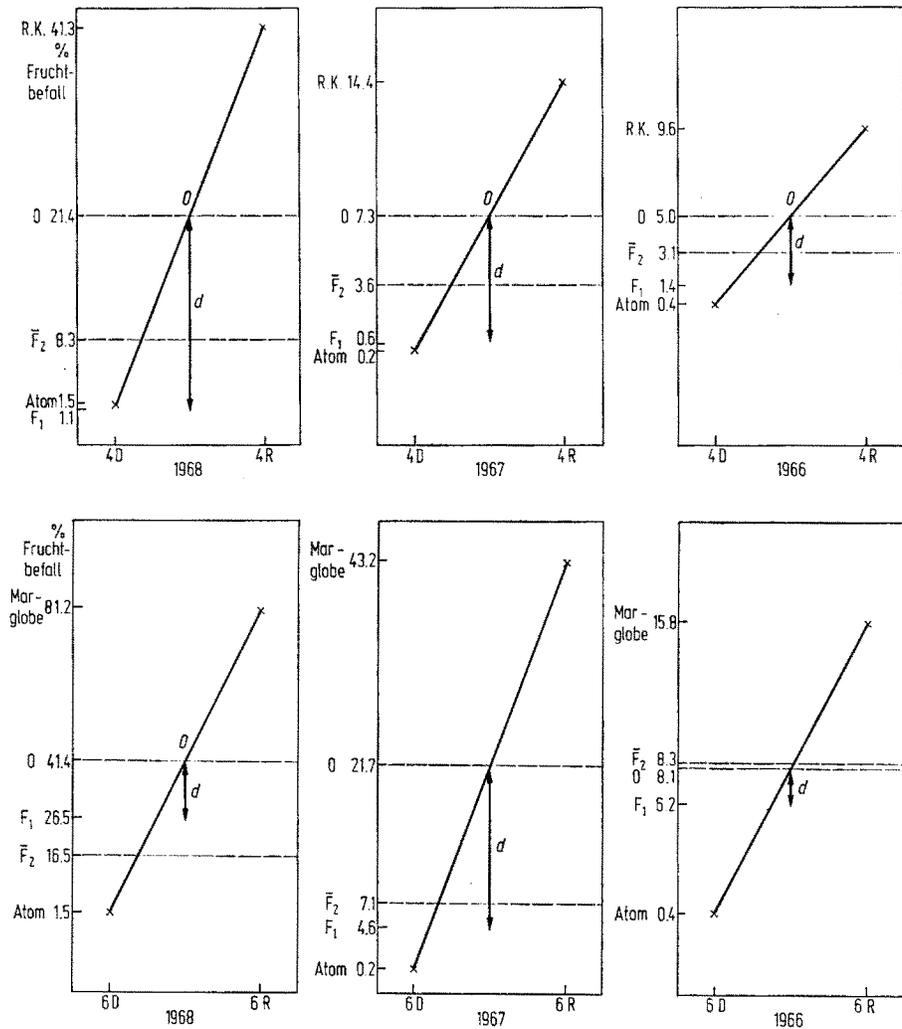


Abb. 2. Befall der Früchte der Elternsorten, der F₁ und der F₂ nach Kreuzung von Atom mit Ružový Ker (oben) oder Marglobe (unten). 0 = Arithmetisches Mittel der Befallswerte der Eltern

= 1,3 mit einer 3:1-Spaltung überein. 1968 gab es keinen Unterschied zwischen dem Befall der F₁ und 'Atom', so daß eine Spaltungsanalyse der B₁ dieser Kreuzungsrichtung nicht möglich war.

Bei der Rückkreuzung mit 'Ružový Ker' sind 25% Pflanzen zu erwarten, die diesem Elter entsprechen, 50% mit nur einem Resistenzallel und 25% mit zwei Resistenzallelen wie die F₁. Die beobachteten Spaltungszahlen stimmten 1967 mit einer 1:2:1-Spaltung nur mit p = 1% überein, weil weniger als 25% der Pflanzen so stark wie 'Ružový Ker' befallen waren. Die 1:2:1-Spaltung konnte 1968 mit Chi² = 1,7 gesichert werden.

Die Aufspaltung der F₂-Generation in Befallsklassen entsprach etwa einer 9:6:1-Spaltung (für 1967 Chi² = 4,22; für 1968 Chi² = 3,8).

Bei der Beteiligung von nur zwei Allelpaairen an der Vererbung der Feldresistenz müßten in der F₂-Generation relativ häufig feldresistente Typen

Tabelle 2. Analyse der F_2 - und Rückkreuzungsnachkommenschaften von 'Atom'-Hybriden aus Kreuzungen mit Marglobe und Ružový Ker

Nachkommenschaft		Befallsklasse	Anzahl beobachteter Pflanzen z_i	Anzahl erwarteter Pflanzen φ_i	χ^2
1967	B_1 (R. K. \times Atom) \times Atom	0–0,5%	79	74	1,3
		>0,5%	20	25	
B_1 (R. K. \times Atom) \times R. K.	0–1%	34	25	8,1	
	1–10%	52	50		
	>10%	14	25		
F_2 (R. K. \times Atom)	0–0,5%	65	56	4,22	
	0,5–10%	28	38		
	>10%	7	6		
B_1 (Marglobe \times Atom) \times Atom	0–3%	89	87,75	0,98	
	>3%	9	12,25		
B_1 (Marglobe \times Atom) \times Marglobe	0–5%	18	12,4	20,59	
	5–15%	23	37,1		
	15–30%	35	37,1		
	>30%	23	12,4		
F_2 (Atom \times Marglobe)	0–5%	50	42	3,92	
	5–15%	33	42		
	15–30%	16	14		
	>30%	1	16		
1968	B_1 (R. K. \times Atom) \times Atom	Keine Spaltung zu ermitteln, da keine Unterschiede zwischen Atom und F_1			
B_1 (R. K. \times Atom) \times R. K.	0–3%	18	14,2	1,71	
	3–30%	28	28,5		
	30%	11	14,2		
F_2 (R. K. \times Atom)	0–3%	32	39,5	2,8	
	3–30%	32	26,5		
	30%	5	4		
F_2 (Marglobe \times Atom)	0–8%	58	58,8	6,91	
	8–50%	76	58,8		
	50%	3	22,4		

auftreten, die bezüglich dieser Eigenschaft reinerbig sind. Zu erwarten ist $1/16$, da der Anteil $1/4^n$ einer Nachkommenschaft wieder einem Elter entspricht, wobei n die Anzahl der beteiligten Gene bedeutet. Der F_2 -Nachbau von befallsfreien Pflanzen war vorwiegend befallsfrei.

Auf die Schwierigkeiten bei der Auswertung der 'Atom' \times 'Marglobe'-Kreuzungen wurde bereits hingewiesen. Die Befallswerte zeigten bei großfrüchtigen Sorten allgemein eine beträchtliche Streuung, weil die Zahl der bonitierten Früchte geringer war.

Die Aufspaltungen ergeben die beste Übereinstimmung bei der Annahme eines trihybriden Erbganges (Tabelle 2). Für die Rückkreuzungen mit 'Marglobe' fällt der χ^2 -Test nicht befriedigend aus; die Übereinstimmung wäre aber mit der Annahme einer Beteiligung von mehr als drei Genen noch schlechter, aber für eine dihybride Spaltung besser. Davon weichen jedoch die Rückkreuzungen mit 'Atom' und die F_2 -Ergebnisse ab. Für die Analyse der F_2 -Ergebnisse wurde eine $27:27(9:9:9):9(3:3:3):1$ -Spaltung zugrundegelegt. Von den Typen mit wenigstens einem Resistenzallel in jedem der drei beteiligten Gene wurden die Typen abgegrenzt, die nur in zwei der

Gene über Resistenzallele verfügen. Die Typen ohne Resistenzallele und mit nur einem Resistenzallel pro Gen sind zu einem Wert zusammengefaßt.

In einer früheren Arbeit über die *Phytophthora*-Resistenz von 'Atom'-Hybriden hatten GÜNTHER und GRÜMMER (1964) angenommen, daß bei Kreuzung von 'Atom' mit 'Ružový Ker' eine Transgression durch Vereinigung der Resistenzgene von 'Atom' und 'Ružový Ker' auftritt. In den letzten Jahren hat sich aber ergeben, daß die selektierten Hybriden in Jahren mit geringem Braunfäule-Befall etwa dem Verhalten von 'Atom' entsprechen. Nur in Jahren mit starkem *Phytophthora*-Befall, wie 1963 und 1965, haben sie sich als überlegen erwiesen. Infolge der geringen Unterschiede zwischen dem Befall an 'Atom' und dem Nachbau der selektierten 'Atom'-Hybriden läßt sich schwer entscheiden, ob es genetische Unterschiede in der *Phytophthora*-Resistenz von 'Atom' und den selektierten Hybriden gibt. Bei Rückkreuzungen der selektierten Hybriden mit 'Atom' oder mit 'Ružový Ker' traten ähnliche Spaltungen auf wie bei Verwendung von 'Atom', so daß eine Übereinstimmung mit 'Atom' anzunehmen ist. Wahrscheinlich ist der in 'Ružový Ker' vorhandene Resistenz-

faktor mit einem der in 'Atom' enthaltenen Faktoren identisch. Das Auftreten einiger abweichender Pflanzen kann auf Modifikationsgene zurückzuführen sein. Ob für die Überlegenheit der Hybriden in starken *Phytophthora*-Jahren selbständige Gene oder Modifikationsgene verantwortlich sind, kann von uns bisher nicht entschieden werden.

Hinsichtlich der *Phytophthora*-Resistenz ist bisher die Kartoffel weit besser untersucht als die Tomate. Eine genetische Analyse dürfte aber bei den tetraploiden Kartoffeln schwieriger sein als bei den diploiden Tomaten. Für das Zustandekommen der Feldresistenz werden im allgemeinen viele Gene verantwortlich gemacht. Für Tomaten liegen bisher nur Angaben von GALLEGLY vor (Literaturübersicht bei WALTER, 1967), der eine multigene Kontrolle annimmt.

Die erfolgreiche Selektion resistenter Pflanzen aus der F_2 der Kreuzung 'Ružový Ker' \times 'Atom' ließ aber vermuten, daß in diesem Fall auch an der Kontrolle der Feldresistenz nur wenige Gene beteiligt sind.

Die Auswertung des spontanen Blattbefalls ergab, daß 'Atom' einen wesentlich geringeren Befall zeigte als die übrigen Sorten. Diese Überlegenheit von 'Atom' wirkte sich auch in den F_1 -Nachkommenschaften der Kreuzungen 'Ružový Ker' \times 'Atom' bzw. 'Marglobe' \times 'Atom' aus. In der F_2 -Generation und in den Nachkommenschaften der Rückkreuzungen ließen sich mit Hilfe der Bonitierungen des spontanen Blattbefalls keine klaren Aufspaltungen nachweisen. Am Nachbau von selektierten, resistenten Einzelpflanzen ohne oder mit geringem Fruchtbefall trat spontan nur ein geringer Blattbefall wie bei der Sorte 'Atom' auf. Die Hybriden stimmten also im Blatt- und Fruchtbefall überein.

Die Möglichkeiten, mit Hilfe des Blattscheibentestes aus der F_2 'Ružový Ker' \times 'Atom' bzw. 'Marglobe' \times 'Atom' resistente Pflanzen zu selektieren, sind aus Tabelle 3 ersichtlich. In der F_2 'Marglobe' \times 'Atom' wurden mit dem Blattscheibentest eine resistente, eine durchschnittlich anfällige und eine sehr anfällige Pflanze ausgelesen. Jede Nachkommenschaft dieser Pflanzen wurde getrennt als F_3 im

Feldversuch angebaut. Der Fruchtbefall von 2% des besten F_3 -Stammes stellt eine wesentliche Verbesserung gegenüber dem durchschnittlichen Befall der F_2 dar. Neben hochresistenten Pflanzen traten allerdings einzelne Pflanzen auf, die einen erheblichen Fruchtbefall aufwiesen. Nach Selektion einer F_2 -Pflanze mit schwacher Sporulation im Blattscheibentest ist jedoch nicht immer eine F_3 -Generation mit einem so geringen Fruchtbefall zu erwarten wie in den angeführten Beispielen.

Alle drei Untersuchungsmethoden fielen bezüglich der resistenten Pflanzen übereinstimmend aus: 'Atom' und die aus Kreuzungen mit 'Atom' selektierten resistenten Hybriden erwiesen sich stets als befallsfrei oder wenig befallen. Zwischen den verschiedenen anfälligen Sorten bestanden im spontanen Fruchtbefall in mehrjährigen Prüfungen reproduzierbare Abstufungen im Grad des Befalls. Diese Unterschiede ließen sich mit Hilfe des spontanen Blattbefalls und im Blattscheibentest nur schwer erfassen, weil die umweltbedingte Varianz des Genotyps zu groß war. Daher wird der Blattscheibentest hier nicht für eine genetische Spaltungsanalyse herangezogen.

Grundlage für die Ermittlung der Segregation ist allein der Fruchtbefall. Für die Einordnung in bestimmte Befallsklassen mußten auch dabei einige Werte aus den experimentellen Daten geschätzt werden; die Festlegung der Grenzen der Befallsklassen brachte weitere Unsicherheiten.

Wie die Tabelle 2 zeigt, ließen sich unter diesen Voraussetzungen die beobachteten Typen in den Rückkreuzungs- und F_2 -Nachkommenschaften bei der Kreuzung 'Ružový Ker' \times 'Atom' recht gut einem dihybriden Erbgang zuordnen. Die Nachkommenschaft der Kreuzung 'Marglobe' \times 'Atom' zeigte weitgehende Übereinstimmung mit der Annahme einer Beteiligung von drei Resistenzgenen. Das abweichende Verhalten in der B_1 nach Rückkreuzung mit 'Marglobe' ist wahrscheinlich auf die erhebliche Befallsvarianz infolge der Großfrüchtigkeit der Nachkommenschaft zurückzuführen. Da 'Marglobe' anfälliger ist als 'Ružový Ker', kann man annehmen, daß 'Ružový Ker' bereits gewisse Resistenzfaktoren besitzt, die 'Marglobe' nicht aufweist.

Die Gene von 'Marglobe' sind die Wildtypallele. Da diese Sorte anfällig ist, muß „keine Feldresistenz“ als Wildtyp betrachtet werden. Allele, die eine Feldresistenz gegen *Phytophthora* bedingen, sind die entsprechenden Mutantenallele. Es wird vorgeschlagen, dieses Resistenzgen mit *Phf* zu bezeichnen (*Phytophthora field resistant* = *Phytophthora*-feldresistent)¹. Da das Feldresistenzallel unvollständig dominant über das Anfälligkeitsallel ist, müßte das Gensymbol mit großem Anfangsbuchstaben geschrieben werden.

¹ Das Gensymbol wurde in Abstimmung mit C. D. CLAYBERG, Chairman Gene List Committee, Tomato Genetics Cooperative, gewählt.

Tabelle 3. Fruchtbefall von 'Atom'-Hybriden nach Vorselektion im Blattscheibentest

Stamm 1967	Sporangien im BST	Stamm 1968	% <i>Phytophthora</i> an den Früchten
Ružový Ker \times Atom			
F_2 202/11	4	F_3 202/11	4
202/36	70	202/36	37
		F_2 202	8
Marglobe \times Atom			
F_2 203/50	8	F_3 203/50	2
203/49	31	203/49	31
203/43	199	203/43	54
		F_2 203	16

Die Untersuchungsergebnisse machen es wahrscheinlich, daß 'Atom' mindestens über zwei Feldresistenzgene — *Phf* und *Phf-2* — verfügt. 'Ružový Ker' unterscheidet sich bezüglich der Resistenz in zwei Genen von 'Atom'. Mit dieser Genzuordnung ist die Abstufung des Befalls bei den anfälligen Sorten noch nicht zu erklären. 'Marglobe' ist wesentlich anfälliger als 'Ružový Ker', so daß damit zu rechnen ist, daß 'Ružový Ker' bereits über einen gewissen Resistenzgrad verfügt. Darauf weist auch der relativ geringe Befall dieser Sorte durch die Rasse T_0 hin; gegenüber T_1 ist sie jedoch anfällig. Darüber hinaus ist die Beteiligung von Modifikationsgenen anzunehmen.

Alle zu den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Kreuzungen verwendeten Pflanzen weisen keine Überempfindlichkeitsresistenz auf. Sorten, deren Resistenz nur auf Überempfindlichkeit beruht, bieten keinen wirksamen Schutz gegen *Phytophthora*-Befall, da sie nach dem Auftreten von T_1 vollständig befallen werden. Ob eine Kombination der *Phf*-Gene mit dem Faktor *Ph* zu Fortschritten in der Resistenzzüchtung führen würde, ist noch ungewiß. Es muß erst geprüft werden, ob das Auftreten der virulenten Rasse T_1 trotz des Vorhandenseins der Feldresistenzgene von diesen Pflanzen begünstigt wird. Auf jeden Fall muß vermieden werden, diese Rasse durch den Anbau von Sorten mit dem Gen *Ph* zu fördern, da sie dann auch auf den übrigen Kulturtomatensorten zu einer starken Vermehrung fähig ist.

Die von uns aus der Kreuzung 'Ružový Ker' × 'Atom' ausgelesenen Stämme erwiesen sich auch gegenüber der Rasse T_1 als weitgehend resistent. Es ist daher zu erwarten, daß künftige Tomatensorten mit mehreren *Phf*-Genen auch in Jahren mit starkem *Phytophthora*-Befall und beim Auftreten von aggressiven Rassen einen geringen Fruchtbefall zeigen und deshalb anbauwürdig bleiben werden.

Für die verständnisvolle technische Assistenz danken wir Fräulein ILSE MARKWARDT und Frau MARIE SCHARF.

Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die vorliegenden Untersuchungen sollten ermitteln, ob der Blatt- und Fruchtbefall verschiedener Tomatensorten mit *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary korreliert ist, in welcher Weise die Resistenz vererbt wird und ob Angaben über die Zahl der beteiligten Gene möglich sind.

2. Es besteht eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den Ergebnissen des spontanen Blatt- und Fruchtbefalls sowie denen des Blattscheibentestes.

Insbesondere zeichnen sich die resistenten Typen durch sehr geringen Befall in allen drei Tests aus. Der Blattscheibentest erlaubt die Selektion resistenter Pflanzen, deren Nachkommen im Freiland an Blättern und Früchten weitgehend befallsfrei blieben.

3. Die Feldresistenz der Sorte 'Atom' besteht in einer hochgradigen relativen Resistenz der Blätter gegen die Rassen T_0 und T_1 .

4. Das Verhalten der F_1 nach Kreuzungen der Sorte 'Atom' mit anfälligen Sorten läßt auf die Beteiligung von unvollständig dominanten Feldresistenzgenen schließen. Die Möglichkeit, einige Pflanzen mit hoher Feldresistenz in der F_2 auslesen zu können, läßt vermuten, daß an der Vererbung der Feldresistenz gegen *Phytophthora* nur wenige Gene entscheidend beteiligt sind. Auf Grund unserer Ergebnisse nehmen wir an, daß im wesentlichen zwei Gene der Sorte 'Atom' die Feldresistenz gegen *Phytophthora infestans* determinieren. Die Beteiligung weiterer Modifikationsgene ist anzunehmen.

5. Es wird vorgeschlagen, die Feldresistenzgene mit *Phf* und *Phf-2* (*Phytophthora*-feldresistent) zu bezeichnen.

Literatur

1. CLAYBERG, C. D., L. BUTLER, E. A. KERR, C. M. RICK, and R. W. ROBINSON: Third list of known genes in the tomato. Journ. Hered. 57, 189—196 (1966). — 2. GALLEGLY, M. E.: Resistance to the late blight fungus in tomato. Proceedings Plant Science Seminar, Campbell Soup Company, 113—135 (1960). — 3. GALLEGLY, M. E.: West Virginia 63 . . . a new home-garden tomato resistant to late blight. Bull. W.Va. Agric. Exper. Station 490, 3, 6, 15—16 (1964). — 4. GALLEGLY, M. E., and M. E. MARVEL: Inheritance of resistance to tomato race 0 of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 45, 103—109 (1955). — 5. GRAHAM, K. M.: Distribution of physiological races of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Canada. Amer. Pot. Journ. 32, 277—282 (1955). — 6. GRÜMMER, G., and D. EGGERT: Die Prüfung der *Phytophthora*-Resistenz von Tomaten im Blattscheibentest. Archiv Pfl.-schutz 4, 143—153 (1968). — 7. GÜNTHER, E., und G. GRÜMMER: Untersuchungen über die Fruchtfäulen der Tomate. Gartenbauwiss. 23, 130—159 (1958). — 8. GÜNTHER, E., und G. GRÜMMER: Die *Phytophthora*-Resistenz einiger Tomatensorten und ihrer Nachkommenschaft. Züchter 34, 14—16 (1964). — 9. MESSIAEN, C. M., P. COLBRANT, P. FOURCADE, P. CHERSTIAN and J. P. LEROUX: Epidemiology and forecasting of early and late blight of tomato in Southeastern France. I. Intern. Congr. Plant Path., Abstr. p. 129 (1968). — 10. RICHARDS, M. S., and R. W. BARRAT: A partial survey of the genus *Lycopersicon* for resistance to *Phytophthora infestans*. Plant Dis. Repr. 30, 16—20 (1946). — 11. WALTER, J. M.: Hereditary resistance to disease in tomato. Ann. Rev. Phytopath. 5, 131—162 (1967). — 12. WILSON, J. B., and M. E. GALLEGLY: The interrelationship of potato and tomato races of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 45, 473—476 (1955).

Eingegangen: 8. April 1969

Angenommen durch H. STUBBE

Professor Dr. G. GRÜMMER,
Frau Professor Dr. E. GÜNTHER, D. EGGERT,
Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
Sektion Biologie und Arbeitsgruppe Phytopathologie
Ludwig-Jahn-Str. 15a
22 Greifswald (DDR)