

Neuere Auffassungen über die Reblaus-Resistenz *)

von

F. ANDERS

Die Frage nach der Resistenz der Rebe (*Vitis*) gegenüber der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* Shimer) ist entsprechend ihrer wirtschaftlichen Bedeutung bereits von vielen Autoren intensiv bearbeitet worden (BECKER, BÖRNER, BREIDER, BÜSGEN, CORNU, GÖTZ, GRASSI, NIKLOWITZ, ROSEN, SCHILDER, STELLWAAG, STELLWAAG-KITTLER, ZWEIGELT u. a.), wodurch viele Befunde bekannt geworden sind, die heute zum sicheren Besitz unseres Wissens zählen (letzte Zusammenfassung: BÖRNER (†) und HEINZE 1957). Dabei vertreten fast alle Forscher trotz ungewöhnlich vieler und scharfer Meinungsverschiedenheiten die Auffassung, daß eine Rebsorte nur dann als widerstandsfähig und deshalb positiv zu bewerten ist, wenn sie dem Parasiten keine oder wenigstens keine ausreichenden Lebensmöglichkeiten bietet, so daß letzterer abwandert oder bereits im Jugendstadium abstirbt. Diese Auffassung, die im ersten Moment überzeugend wirkt und deshalb den meisten bisherigen züchterischen Maßnahmen zugrunde gelegt wurde, steht dennoch keinesfalls immer mit den praktischen Erfahrungen in Einklang, denn — worauf HUSFELD (1943 a und b) bereits ausdrücklich aufmerksam macht — bestimmte Genotypen der Rebe, die hochanfällig sind, zeigen selbst bei stärkstem Befall durch die Reblaus keinerlei lebensbedrohende Schäden, während umgekehrt andere, die dem Parasiten keine oder wenigstens keine ausreichenden Lebensmöglichkeiten bieten und deshalb mehr oder weniger resistent sein sollten, schon bei relativ unbedeutendem Besaugen ernstlich gefährdet sind. Besonders aber bei der Züchtung reblaus-resistenter Sorten konnten mit den genannten Resistenzprinzipien der Antibiose m. W. bisher keine eindeutigen Erfolge erzielt werden.

Unsere neue Auffassung über die Reblaus-Resistenz ist nun durch eine Blickwendung um 180° gekennzeichnet. Wir bewerten — im Gegensatz zu der eingangs genannten, ganz allgemein vertretenen Ansicht — gerade diejenigen Genotypen der Rebe als positiv, die dem Parasiten die besten Lebensmöglichkeiten bieten, denn gerade diese Rebsorten zeigen — wie sich experimentell leicht beweisen läßt — selbst bei abnorm starkem Befall relativ unbedeutende Schädigungsgrade.

Im folgenden sollen nun die experimentellen Befunde, die zwangsläufig zu unserer neuen Auffassung geführt haben, näher erörtert werden.

*) Nach einem Vortrag, der am 16. 5. 1957 vor dem Weinbaulichen Forschungsring, Arbeitskreis Rebenzüchtung, in Bad Kreuznach gehalten wurde. - Herrn Prof. Dr. B. Husfeld danke ich für die stete Förderung dieser Untersuchung. — Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für eine Beihilfe.

Experimentelle Ergebnisse

a) Die galleninduzierende Substanz der Reblaus *). Es ist schon seit langem vermutet worden, daß die Reblaus mittels ihrer Mundwerkzeuge ein Sekret in das Wirtsgewebe injiziert und daß dieses Sekret die Gallenbildung verursacht (BÜSGEN 1890, ZWEIFELT 1915, u. a.). Wir konnten diese Vermutung bestätigen und darüber hinaus diese Substanz, die in Abhängigkeit von der Tageszeit und von Luftdruckverhältnissen mit dem Speichelrohr ausgeschieden wird, dem Experiment und der chemischen Aufarbeitung zugänglich machen (ANDERS 1955 a und b, 1957 a und b). Für die entsprechenden biologischen Versuche wurden viele Tausende von Rebläusen den Gallen entnommen und so auf den Objektträger geklebt, daß die Rüsselspitze frei emporragt. Man kann dann bereits nach wenigen Minuten beobachten, wie dieses Sekret in Form kleiner Tröpfchen ausgestoßen wird (Abb. 1 a und b). Mittels geeigneter Methoden lassen sich derartige Tröpfchen sammeln und später experimentell applizieren, wobei man sowohl am Blatt, als auch an der Wurzel der Rebe mehr oder weniger gallenähnliche Gewebsveränderungen erzeugen kann, die in vielen Fällen echten Gallen entsprechender Entwicklungsstadien täuschend ähnlich sind (ANDERS 1957 a und b). Die eingehenden Untersuchungen über die Reaktion des Wirtes nach experimenteller Applikation des Reblaussekretes haben dann im einzelnen folgende Ergebnisse zeitigt.

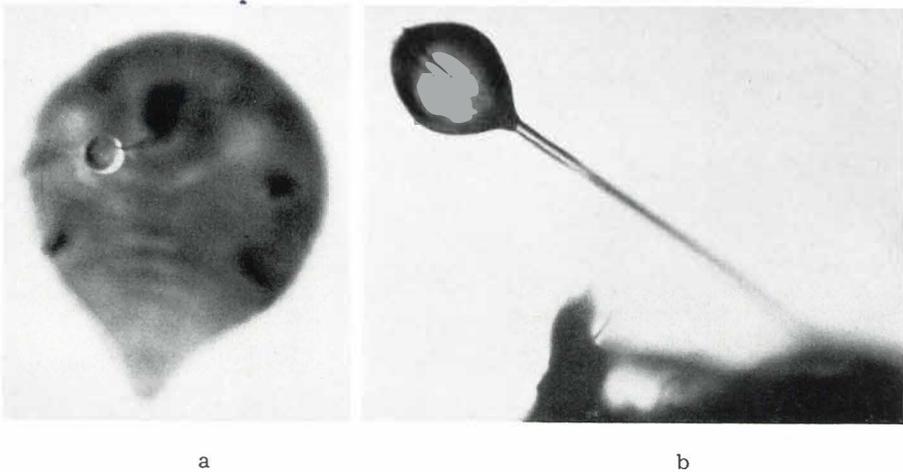


Abb. 1 a Eine Reblaus, die ein Tröpfchen des gallenerregenden Sekretes ausgeschieden hat.

Abb. 1 b Speicheltropfen am Reblaurüssel

b) Die Reaktion des Wirtes. Schon bei der Übertragung des galleninduzierenden Sekretes auf Blatt, Sproß und Wurzel zeigt es sich, daß das Wirtsgewebe nur dann mit einer normalen Gallenbildung reagiert, wenn die in den Einflußbereich dieses Sekretes gelangten Gewebsareale meristematisch

*) Vergl. hierzu auch ANDERS, F.: *Vitis* 1, 121 — 124 (1957).

und dabei in üppiger Entwicklung begriffen sind. Unter diesen Bedingungen laufen auf engem Raum fortgesetzt und mit großer Häufigkeit Mitosen ab, die, wenn sie in den Einflußbereich der galleninduzierenden Substanz geraten, in Polyploidisierungsvorgänge abgewandelt werden können. Die durch die Polyploidisierung bedingte Zellvergrößerung aller derartig reagierender, in engem Verbände stehender Zellen verursacht schließlich die erste makroskopisch sichtbare Anschwellung, die den Beginn der Gallenbildung anzeigt. Sind diese Voraussetzungen aus irgend einem beliebigen Grunde — z. B. zu hohes physiologisches Alter des Pflanzenorgans, Wachstumsstockung, modifikatorischer oder auch erblicher Kümmerwuchs usw. — nicht erfüllt, dann ist weder morphologisch noch histologisch eine Reaktion wahrnehmbar und eine Gallenbildung ist — wie wir heute wissen — potentiell nicht möglich.

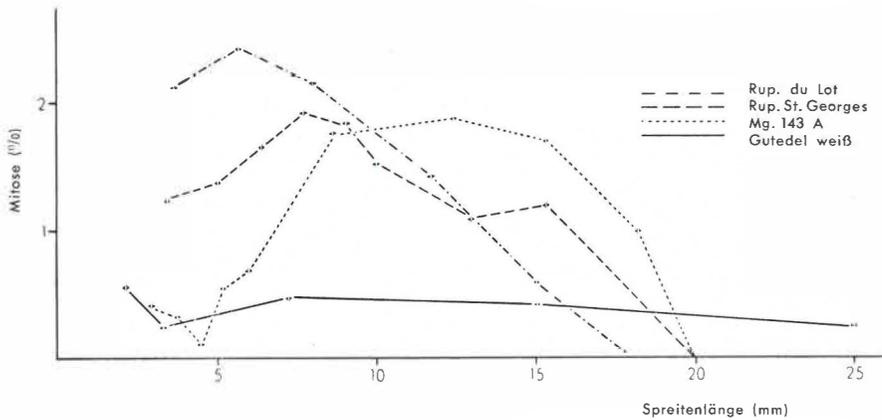


Abb. 2 Mitosehäufigkeit in jungen Blättern.

Nähere Beschreibung im Text. Die Werte wurden unter vergleichbaren Bedingungen gewonnen. Jedem Einzelwert liegen Zählungen von 1500—2000 Zellkernen in jeweils 3 oder 4 Blättern zugrunde. — Übergreifende Mittelung.

Am Blatt der Rebe sind nun diese für eine Gallenbildung erforderlichen Bedingungen nur in ganz frühen Entwicklungsstadien erfüllt und lassen sich durch eine Bestimmung der Mitosehäufigkeit näher erfassen. Das Ergebnis einer solchen Mitosezählung ist in der Abbildung 2 dargestellt, wobei zugleich das Verhalten einiger Wild- und Kulturreben geprüft werden soll. Die drei als gute Reblauswirte und Gallenbildner bekannten *Vitis rupestris* St. Georges, *Vitis rupestris* du Lot und M. G. 143 A (Aramon x Riparia) zeichnen sich durch je ein ausgesprochenes Maximum in der Mitosehäufigkeit bei einer Blattgröße von etwa 5 bis 15 mm aus. Nur bei derartigen Blättern, bei denen die Mitosehäufigkeit noch ansteigt oder das Maximum gerade erreicht hat, kann sowohl im Experiment als auch insbesondere nach natürlicher Reblaus-Infektion eine kräftige Gallenbildungsreaktion beobachtet werden. Wenige Millimeter größere und damit zumeist auch etwas ältere Blätter, deren Zellteilungsgeschehen bereits abklingt, vermögen nur noch schwach zu reagieren und bei natürlichem Reblausbefall lediglich Kümmergallen zu bilden. Derartige Kümmergallen sind nun — im Gegensatz zu voll ausgebildeten Gallen —

zumeist nicht normal lebensfähig, sondern sterben früher oder später ab; sie sind jedoch am Blatt dieser guten Wirtspflanzen nicht sehr häufig, weil den Rebläusen hier in den frühen Entwicklungsphasen stets ein optimal reaktionsfähiges Pflanzengewebe für die Gallenbildung zur Verfügung steht. Ältere Blätter, bei denen die Phase der Mitoseaktivität beendet ist, vermögen überhaupt nicht mehr mit einer Gallenbildung zu reagieren. — Ganz anders verläuft nun die Kurve der Mitosehäufigkeit bei der Kultursorte Gutedel, die hier als Beispiel für eine ganze Reihe herkömmlicher Sorten der Edelrebe aufgeführt sei. Eine Phase gesteigerter Mitosehäufigkeit fehlt hier fast vollständig, und demzufolge ist auch die Gallenbildungsreaktion schwach. Allerdings ist bei dieser Rebe in relativ großen Blättern (25 mm und mehr) immer noch eine genügend hohe Anzahl Mitosen vorhanden, um eine — wenn auch nur sehr schwache — Gallenbildungsreaktion zu zeigen.

Mit der gleichen Methodik sind dann noch einige Neuzuchten der Bundesforschungsanstalt für Rebenzüchtung, Geilweilerhof, geprüft worden (Abbildung 3)*).

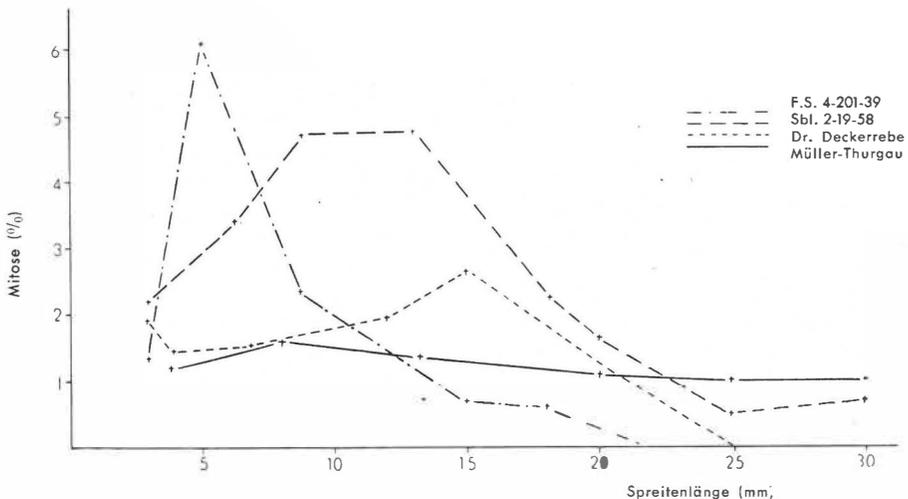


Abb. 3 Mitosehäufigkeit in jungen Blättern.

Die Häufigkeitskurven dieser Abb. sind nicht unmittelbar mit denen aus Abb. 1 vergleichbar. Nähere Beschreibung im Text.

Die drei Sorten F.S. 4-201-39, Sbl. 2-19-58 und Dr. Decker-Rebe (F.S. 4-195-39) zeigen im Vergleich mit der Standardsorte Müller-Thurgau ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Mitosemaximum, das die Voraussetzung für eine normale Gallenbildung darstellt. Deshalb zeigen diese Sorten im Gegensatz zur Sorte Müller-Thurgau auch im praktischen Infektionsversuch mehr oder weniger kräftige und voll entwickelte, gesunde Blattgallen.

An der Wurzelspitze der Rebe ist die normale Zellreaktion nach erfolgtem Gallenbildungsreiz mit derjenigen am Blatt identisch. Darüber hinaus ist

*) Da dieser Versuch in einem anderen Jahr, einer anderen Versuchsreihe und unter anderen Wachstumsbedingungen durchgeführt wurde, kann nur der Kurvenverlauf, nicht jedoch die Höhe der Einzelwerte mit Abb. 2 verglichen werden.

auch hier eine hinreichend hohe Mitosehäufigkeit für die Entwicklung einer lebensfähigen Galle erforderlich. Unterschiede bestehen lediglich darin, daß die Vorbedingungen für eine Gallenbildung am Blatt in einer zeitlich eng begrenzten Entwicklungsphase erfüllt sind, während wir an der Wurzelspitze unmittelbar hinter der Calyptra jederzeit und in großer Anzahl Kernteilungen und somit fortdauernd günstige Voraussetzungen für eine Gallenbildung finden. Die unumgängliche Voraussetzung der Gallenbildung, eine gesteigerte Mitoseaktivität, ist also am Blatt zeitlich und an der Wurzelspitze örtlich begrenzt.

Dabei zeigen sich auch an der Wurzel — genauso wie am Blatt — große Unterschiede in der Mitosehäufigkeit bei guten Gallenbildnern einerseits und schlechten andererseits, wobei sich Blatt und Wurzel einer Sorte vollkommen gleichsinnig verhalten. Aus diesem Grunde stehen sich also auch bei der Potenz der Nodositätenbildung dieselben Genotypen gegenüber wie schon zuvor bei der Blattgallenbildung.

Insbesondere verdienen nun die Resistenzerscheinungen an der Wurzel bei der Typen Beachtung. Während beim Blattbefall keine auffälligen Unterschiede der allgemeinen Schädigung eines Rebstocks durch vollausgebildete Gallen oder nekrotische Rudimentärgallen bestehen, finden wir beim Wurzelbefall eindeutige Gegensätze, die vor allem durch eine fast immer einsetzende Fäulnis der bei den schlechten Gallenbildnern — *Vitis vinifera*-Sorten — auftretenden Nekrosen offen zutage treten. Hier bleibt nämlich die Nekrose meistens nicht auf kleinere Zellareale beschränkt, wie es am lufttrockenen Blatt der Fall ist, sondern greift infolge mikrobieller Tätigkeit rasch um sich, so daß sekundär ganze Wurzelsysteme absterben können. Ganz anders liegen dagegen die Dinge bei den als guten Reblauswirten und Gallenbildnern bekannten Wild- und Kulturreben *V. rupestris* du Lot, *V. rupestris* St. Georges, M. G. 143 A, F. S. 4-201-39, Sbl. 2-19-58 und F. S. 4-195-39. Hier kommt es an der Wurzel genauso wenig wie am Blatt zur vorzeitigen Nekrose, so daß die Wurzel trotz der gebildeten Nodosität normal lebensfähig bleibt und in den meisten Fällen sogar unbehindert weiterwächst. Deshalb erleiden auch diese Reben ungeachtet ihrer oft hohen „Anfälligkeit“ und dichten Besiedelung durch den Parasiten keine nennenswerte Gesamtschädigung.

Selbstverständlich glauben wir nicht, mit den hier mitgeteilten Befunden bereits das ganze Phänomen der Reblaus-Resistenz erfaßt zu haben, denn es gibt außerdem noch viele andere Resistenzprinzipien. So z. B. verdient die „Vollimmunität“*) von *Vitis cinerea* Arnold (BÖRNER und SCHILDER 1934) eine wenigstens ebenso eingehende Bearbeitung, zumal gerade diese Rebe bereits seit langem vielfach als Ausgangselter für die Züchtung resistenter Kultursorten verwendet wird. Wie nun die nähere Prüfung ergeben hat, zeichnet sich diese Rebe vor allen anderen dadurch aus, daß die Häufigkeitskurve der Mitosen so abnorm flach verläuft, daß eine Gallenbildung potentiell nicht mehr möglich ist, wodurch der Parasit überhaupt keine Lebensmöglichkeit vorfindet. Erst in relativ großen Blättern steigt die Mitosehäufigkeit wieder etwas

*) Dieser aus der Serologie entlehnte Ausdruck, der sich in der Fachliteratur eingebürgert hat, ist irreführend, denn eine wirkliche Immunität ist hier bisher noch niemals nachgewiesen worden; deshalb sollte hier stets nur von Resistenz resp. einem hohen Resistenzgrad (Antibiosis-Resistenz) gesprochen werden.

an. So abweichend dieses Verhalten der *V. cinerea* Arnold nun auch ist, überrascht es dennoch keinesfalls, zumal auch die Blattentfaltung dieser Rebe äußerst langsam vonstatten geht. — Die Befunde an der Wurzel stimmen auch hier — wie bei allen anderen *Vitis*-Arten bzw. -Sorten — prinzipiell mit denen am Blatt überein. — Die „Immunität“, d. h. Resistenz dieser Rebe, die tatsächlich ohne Einschränkung besteht, dürfte demnach allein schon durch die abnorm geringe Mitosehäufigkeit der jüngsten Entwicklungsstadien des Blattes sowie der Wurzelspitze, wodurch selbst die schwächste Gallenbildungspotenz fehlt, befriedigend erklärt werden können.

Fernerhin treten bei einigen Genotypen Überempfindlichkeitsreaktionen auf: Während der Polyploidisierungsvorgang, der durch die galleninduzierende Substanz eingeleitet wird, bei der normalen Gallenbildungsreaktion im allgemeinen maskiert verläuft, wie es für die Endomitose der Phanerogamen charakteristisch ist (GEITLER 1953, TSCHERMAK - WOLLESS 1956), kann er in einigen Fällen direkt beobachtet werden. Die Chromosomen erscheinen dabei kontrahiert, oft sogar überkontrahiert und rücken in der Anaphase nur in geringem Maße auseinander, so daß im Endeffekt eine sichtbare Genomverdopplung eintritt. Im ganzen hat jedoch eine derartige Polyploidisierung schon rein äußerlich den Anschein eines pathologischen Vorganges und beruht — wie wir gute Gründe haben anzunehmen — auf einer Überdosierung des galleninduzierenden Sekretes, oder, was im Prinzip dasselbe ist, auf einer Überempfindlichkeit des Wirtes. So z. B. zeigt die europäische Wildrebe *Vitis silvestris* wohl fast immer derartige Überempfindlichkeitsreaktionen, und bei natürlicher Reblausinfektion läuft die Reaktion in den Zellkernen dieser Pflanze nahezu chaotisch ab, wie am Auftreten sog. Ballmetaphasen, pyknotischer Zellkerne usw. zu beobachten ist. Im Endeffekt entstehen bei derartigen Reaktionen Kümmergeallen, die — wie bei allen Genotypen — meistens nicht lebensfähig sind, sondern nekrotisch werden und deshalb bei Wurzelbefall fäulnis-erregenden Mikroorganismen Einlaß geben. Im ganzen sind die Empfindlichkeitsunterschiede verschiedener Genotypen recht bedeutend und können sich in extremen Fällen — wie auf Grund ganz anderer Versuche, die hier nicht näher besprochen werden sollen, grob geschätzt werden kann — wenigstens wie 1 : 100 wenn nicht gar wie 1 : 1000 verhalten. Dabei besitzen die sehr empfindlichen Genotypen niedere und die weniger empfindlichen höhere Resistenz- bzw. Toleranzgrade.

Es ließen sich hier noch viele weitere Beispiele von Resistenzeigenschaften gegen die Reblaus anführen, so etwa die starke Behaarung, die BREIDER (1939, 1947) untersuchte, oder die geschlossene Form der Triebspitze und die für viele amerikanischen Wildreben charakteristische langgestreckte Calyptra (STELLWAAG - KITTLER 1955). Alle diese Eigenschaften des Wirtes erschweren den Zutritt des Parasiten in mehr oder weniger deutlichem Maße. Doch glauben wir mit der Gallenbildungspotenz, die wir in Häufigkeitskurven der Mitoseaktivität ausdrücken können, ein grundlegendes und für die allermeisten Sorten der Rebe gültiges Kriterium des Resistenzgrades erfaßt zu haben. Dabei haben wir in den zuletzt von STELLWAAG - KITTLER (1955) publizierten Versuchsergebnissen, nach denen die Wüchsigkeit (etwa gleichbedeutend mit Mitosehäufigkeit) des Wirtes ein Ausdruck für dessen Gallenbildungsfähigkeit und damit Resistenz ist, eine starke Stütze. Ganz entsprechende Befunde erhob bereits RILEY (1875) im vergangenen Jahrhundert. Den weiteren Resistenzeigenschaften kommt demnach — ungeachtet einer im Einzelfall möglicher-

weise entscheidenden Bedeutung — im allgemeinen nur ein modifizierender Einfluß zu.

Eine weitere noch offenstehende, für die Reblaus-Resistenz mancher Sorten entscheidende Frage betrifft die Tuberositätenbildung, die wohl immer durch ein Besaugen älterer Wurzelabschnitte ausgelöst wird. Durch die Möglichkeit, die Gallenbildungsreaktion auch im Experiment — durch Substanzen der Reblaus oder auch durch andere Agenzien mit polyploidisierender Wirkung — auszulösen, sind wir neuerdings in den Stand versetzt, auch diese älteren Wurzelabschnitte, die prinzipiell zu einer Gallenbildung befähigt sind, zu prüfen. Eine derartige Gallenbildungspotenz älterer Wurzelteile wurde bisher vorwiegend nur bei Reben aus dem Verwandtschaftskreis des Riesling in stärkerem Maße beobachtet, während viele andere Sorten offenbar gar nicht dazu befähigt sind, Tuberositäten zu bilden. Wie die zytologische Untersuchung über die Voraussetzungen der Tuberositätenbildung ergeben hat, ist auch hierfür ein in Teilung befindliches Pflanzengewebe erforderlich, denn nur dort kann die Reblaus mittels ihrer cecidogenen Stoffe die Bildung von Gallengeweben anregen, sich ernähren und fortpflanzen. Diese Vorbedingungen sind offenbar vor allen Dingen dort erfüllt, wo neue Nebenwurzeln durchbrechen, die sekundär Gewebespannungen bzw. -zerreißen und deshalb auch in verstärktem Maße Zellteilungen verursachen. — Für die Züchtung reblaus-resistenter Sorten kommt der Tuberositäten-Bildungspotenz vermutlich keine so große Bedeutung zu, wie es hinsichtlich der Nodositäten der Fall ist, denn die meisten Genotypen, die an der Wurzelspitze hohe Resistenz- bzw. -Toleranzgrade besitzen, werden an älteren Wurzelteilen im allgemeinen nicht besogen.

Diskussion der Ergebnisse und Folgerungen für die Züchtung

Wir haben also feststellen können, daß die Gallenbildung der Reblaus primär von der Mitosehäufigkeit der angestochenen Gewebesareale abhängig ist. Befindet sich das Gewebe in üppiger Teilung, so entstehen normale, gut ausgebildete Gallen; ist dieses nicht der Fall, vermag die Reblaus bestenfalls Kümmergeallen zu bilden.

Aus dem flachen Verlauf der für alle bisher geprüften europäischen Kulturreben charakteristischen Kurve der Mitosehäufigkeit wird nun auch die bekannte Tatsache verständlich, daß alle derartigen Genotypen im allgemeinen lediglich Kümmergeallen zu bilden vermögen und deshalb schlechte Reblauswirte sind. Da nun derartige Kümmergeallen fast immer in einem frühen oder sogar sehr frühen Entwicklungsstadium gemeinsam mit den in ihnen enthaltenen Parasiten absterben und nekrotische Areale (irreführend oft als „Stichstellen“ bezeichnet) bilden, wird ein solches Verhalten ganz allgemein als Resistenzphänomen (Antibiosis-Resistenz im Sinne PAINTERS 1951) aufgefaßt und der starken Gallenbildungspotenz der *rupestris*- und *riparia*-Typen gegenübergestellt. Das Verhalten der guten Gallenbildner wird dabei gewöhnlich als negativ und das der schlechten als positiv bewertet. Wenn nun als erstes eine Bewertung des tatsächlichen Schädigungsgrades der Pflanzen beim Blattbefall guter und schlechter Gallenbildner ins Auge gefaßt wird, dann zeigt sich, daß keine auffälligen Unterschiede bestehen. Dabei erscheint die übliche negative Bewertung der Wildreben nearktischer Herkunft allein schon

deshalb nicht richtig, weil diese selbst bei stärkstem Befall mit der ihnen eigenen Üppigkeit weiterwachsen, ohne auch nur die geringste Depression zu zeigen. *) Hieraus ergibt sich, daß ein allgemeines Werturteil über die Resistenz an Hand von Blattvergallungen allein weder in der einen noch in der anderen Richtung gefällt werden kann, wenn auch die Befallssymptome selbst — einerseits aus Rudimentärgallen entstandene Nekrosen, andererseits voll ausgebildete Blattgallen — augenscheinlich sehr unterschiedlich sind.

Eine weitere Schwierigkeit für eine derartige Bewertung ergibt sich daraus, daß die Mitosehäufigkeit früher Entwicklungsstadien des Blattes von Europäer-Reben auf modifikativer Grundlage (Gewächshauskultur, optimale Wachstumsbedingungen) so sehr gesteigert werden kann, daß sie sich ähnlich wie amerikanische Wildreben verhalten und fertile und lebensfähige Gallen bilden. **) Umgekehrt führt eine modifikatorische Verminderung der Mitosehäufigkeit junger Blätter amerikanischer Wildreben, also eine Wachstumsdepression, bei Reblausbefall lediglich zur Bildung von Kümmergeallen.

Bei unseren gleichzeitig an der Wurzel derselben Pflanzen durchgeführten Untersuchungen hatte es sich nun gezeigt, daß die Potenz zur Gallenbildung und auch die tatsächlich zu beobachtende Stärke der Gallen jeweils an Blatt und Wurzel eines Genotyps weitgehend übereinstimmt. Es herrschen also bei einer Sorte an der Wurzel primär dieselben Verhältnisse wie am Blatt. Sekundär setzen jedoch an den relativ früh absterbenden Nodositäten der Europäer-Reben Fäulnisvorgänge ein, die später auch auf Wurzelteile übergreifen, die nicht vom Parasiten befallen sind. Im ganzen müssen also derartige Genotypen ganz allgemein hinsichtlich der Reblausresistenz als negativ bewertet werden. Ihre „Reblausanfälligkeit“ ist zwar infolge frühen Absterbens von Blatt- und Wurzelgallen relativ gering, die tatsächliche Schädigung durch den Parasiten ist jedoch durch die sekundär einsetzenden Fäulnisvorgänge in allen Fällen bedrohlich. Auf der anderen Seite wächst die Wurzel bei den guten Nodositätenbildnern — also bei den Amerikanerreben, und den untersuchten Neuzuchten (F.S. 4-201-39, Sbl. 2-19-58 und F.S. 4-195-39) — nach Reblausbefall fast ungehindert weiter; zumindest treten so gut wie keine Fäulniserscheinungen auf. Diese Genotypen zeichnen sich also infolge einer ausgeprägten Reblautoleranz durch mehr oder weniger hohe Resistenzgrade aus und müssen demnach insgesamt als positiv bewertet werden. Aus diesen Erörterungen wird nun auch verständlich, daß eine gute Blattgallenbildungspotenz keine schlechte Eigenschaft, sondern der Ausdruck einer generellen Widerstandsfähigkeit gegen die Reblaus ist. Weiterhin ergibt sich, daß die bisher sehr oft vertretene Ansicht, wonach sich die Reblausresistenz am Blatt umgekehrt proportional zu derjenigen an der Wurzel verhalten soll, revisionsbedürftig ist, denn sie bewertet in Unkenntnis der biologischen Zusammen-

*) Von einer Besprechung des Gesichtspunktes, daß die Blattvergallung der Verbreitung des Parasiten Vorschub leisten könne, sei hier abgesehen, weil das Endstadium der Verbreitung durch die Umstellung auf Pfropfreben ohnehin fast schon erreicht ist.

**) Aus diesem Grunde bezeichnen einige Autoren das Resistenzphänomen der Gallen-Nekrose am *vinifera*-Blatt einschränkend als „Feldresistenz“ (zuletzt STELLWAAG - KITTLER 1955).

hänge ein und dieselbe Reaktionsnorm eines Genotyps an Blatt und Wurzel in genau entgegengesetzter Richtung.

In diesem Zusammenhang sei noch bemerkt, daß diese positive Korrelation zwischen Blatt- und Wurzelgallenbildung, die anfänglich an relativ wenigen Genotypen erkannt wurde, im Verlaufe von mehr als drei Jahren bei der praktischen Selektionsarbeit an vielen Tausenden von Sämlingen einer kritischen Prüfung ohne eine einzige Ausnahme standgehalten hat.

Somit sind gute Gallenbildner an Blatt und Wurzel infolge ihrer hohen Reblautoleranz züchterisch als resistent und schlechte Gallenbildner infolge der sekundär fast immer eintretenden Fäulnisvorgänge an den Nodositäten züchterisch als anfällig anzusprechen.

Für die Züchtung reblaus-resistenter Sorten gibt es nun nach den vorliegenden Befunden prinzipiell mehrere Wege, von denen zunächst zwei relativ leicht realisierbar erscheinen. Der eine davon zielt auf eine vollkommene Unanfälligkeit („Immunität“) und der andere auf eine weitgehende Toleranz ab. Dabei wäre die erste Möglichkeit, deren Modell allein *Vitis cinerea* Arnold darstellt, als ideal zu bezeichnen, denn derartige Genotypen wären potentiell nicht einmal dazu in der Lage, selbst unter den günstigsten Bedingungen auch nur die allerersten Phasen der Gallenbildung einzuleiten, geschweige denn den Parasiten zu ernähren. Doch steht sehr zu befürchten, daß die abnorm geringe Mitosehäufigkeit, die diesen sehr hohen Resistenzgrad bedingt, gleichzeitig auch die schlechte Bewurzelungsfähigkeit und andere damit in Zusammenhang stehende unerwünschte Eigenschaften verursacht. Ferner ist *Vitis cinerea* Arnold auch noch aus Gründen ihrer isolierten Stellung in der Gattung *Vitis* für die erfolgreiche Züchtung hinsichtlich Qualität und Ertrag wahrscheinlich wenig geeignet. — Weit aus aussichtsreicher erscheint dagegen der zweite Weg, denn hier steht von vornherein ein großes und auch hinsichtlich Qualität und Ertrag erfolversprechendes Ausgangsmaterial für weitere Züchtungsmaßnahmen zur Verfügung.

Für die Züchtungsforschung folgt daraus ganz zwangsläufig, vordringlich solche Kultursorten zu schaffen, die primär eine kräftigere Gallenbildungsreaktion zeigen, als dies bei unseren bisherigen Sorten der Edelrebe der Fall ist, denn gerade solche Genotypen zeichnen sich nach unseren bisherigen Erfahrungen samt und sonders durch hohe Resistenzgrade aus. Darüber hinaus schreiten derartige Reben — wie STELLWAAG-KITTLER nachweisen konnte — allherbstlich zu einer sog. Selbstreinigung, bei der die Reblaus in großen Massen als geflügelte Form ins Freie entlassen wird („Nymphenbildung“), wo sie infolge der in Mitteleuropa herrschenden kühlen Herbstwitterung so gut wie vollständig zugrunde geht.

Wie aus diesen Erörterungen — die Verhältnisse von *Vitis cinerea* Arnold seien hier wegen der isolierten Stellung dieser Art nicht berücksichtigt — zu ersehen ist, sind wir zunächst durch Erfahrungen bei der Rebenzüchtung (HUSFELD 1943 a und b; vgl. Einleitung) und später durch biologische Experimente dazu gezwungen, die herkömmliche Meinung über die Widerstandsfähigkeit der Rebe gegenüber der Reblaus zu überprüfen und zu revidieren. Dabei bewerten wir — genau entgegengesetzt zu der bisher allgemein ver-

tretenen Auffassung — die Fähigkeit eines Genotyps der Rebe, gesunde und lebensfähige Gallen zu bilden, als eine wertvolle Eigenschaft, denn derartige Genotypen zeigen erwiesenermaßen selbst bei stärkstem Befall durch den Parasiten im allgemeinen keine merkliche Beeinträchtigung ihrer Leistungen.

So absurd diese neue Auffassung über die Resistenz der Rebe gegenüber der Reblaus im ersten Augenblick auch klingen mag, ist sie dennoch unter rein biologischen Gesichtspunkten ohne weiteres verständlich. Da ganz entsprechende Auffassungen bei der Resistenzzüchtung anderer Kulturpflanzen bereits seit langem berücksichtigt werden (vgl. H. J. MÜLLER 1956), sollten die hier aufgezeigten Resistenzprinzipien auch den Maßnahmen der Rebenzüchtung zugrunde gelegt werden. Die starke Gallenbildungspotenz ist dabei unseres Erachtens ein Faktor, mit dem sich züchterisch auf weite Sicht rechnen läßt, und dies um so mehr, als die Reblaus bei uns voraussichtlich ein ständiger — wenn auch unerwünschter — Gast bleiben wird.

Literaturverzeichnis

- ANDERS, F. Zur biologischen Charakterisierung der galleninduzierenden Substanz aus dem Speicheldrüsensekret der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* Shimer). Verhdl. d. dtsh. Zool. Ges. in Erlangen, 421—428 (1955 a).
- — Zytologische Untersuchungen an der Reblaus-Blattgalle. *Experientia* **11**, 322 (1955 b).
- — Untersuchungen über die Bildung der Reblaus-Blattgalle. *Experientia* **13**, 29 (1957 a).
- — Reblaus- und colchicininduzierte Keulenbildung an der Wurzel von *Vitis*-Sämlingen. *Naturwiss.* **44**, 95—96 (1957 b).
- BECKER, H. Die Reblaus und der Pfropfrebenweinbau. *Weinberg u. Keller* **1**, 167 (1954).
- BECKER, H. und H. BRÜCKBAUER. Untersuchungen zur Histogenese der Reblaus-Blattgallen. *Gartenbauwiss.* **1** (19), 450—456 (1955).
- BÖRNER, C. Die erblichen Grundlagen von Befall und Nichtbefall der Pflanzen durch tierische Parasiten. *Nachrichtenbl. dtsh. Pflanzenschutzd.* **3**, 121 (1949).
- BÖRNER, C. (†) und K. HEINZE. Aphidina-Aphidoidea. *Hdb. d. Pflanzenkrankheiten* **V**, 4, 1—402, Berlin (1957).
- BÖRNER, C. und F. A. SCHILDER. Beiträge zur Züchtung reblaus- und mehlaufester Reben. I. und II. *Mitt. a. d. B. R. A., H.* **49**, 5 (1934).
- BREIDER, H. Morphologisch-anatomische Merkmale der Rebenblätter als Resistenzeigenschaften gegen die Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Planch). *Züchter* **11**, 229 (1939).
- — Über die Widerstandsfähigkeit der Rebe gegen die Reblaus. *Weinbau, Wiss. Beih.* **1**, 27 (1947).
- BREIDER, H. und B. HUSFELD. Die Schädigung der Rebe durch die radicolare Form der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*). *Gartenbauwiss.* **12**, 49—61 (1938).

- CORNU, M. Etudes sur le Phylloxera vastatrix. Mém. Prés. Div. Sav. Acad. Nat. France (Paris) **26**, 1, (1878).
- GEITLER, L. Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. Protoplasmatologia (Wien) **6**, 1 (1953).
- GÖTZ, B. Der augenblickliche Stand der kausal-analytischen Forschung auf dem Gebiet der Reblaus-Resistenz und -Immunität. Weinberg u. Keller **3**, 126—132 (1956).
- GRASSI, B. Contributo alla Conoscenza delle Fillosserine ed in particolare delle fillossera delle vite. Rom 1912.
- HUSFELD, B. Gedanken zur Resistenzzüchtung. Züchter **15**, 194—204 (1943 a).
- — Zur Züchtung krankheitswiderstandsfähiger Kulturpflanzen. Angew. Bot. **25**, 115 (1943 b).
- MÜLLER, H. J. Zur Problematik der Blattlausresistenz landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Sitzungsber. dtsh. Akad. d. Idw. Wiss. Berlin, **V** 27, 3—20 (1956).
- NIKLOWITZ, W. Histologische Untersuchungen an Reblausgallen. Phytopathol. Z. **24**, 229—340 (1955).
- PAINTER, R. H. Insect resistance in crop plants. Macmillan Comp. New York 1951.
- RILEY, C. V. Über die weinstockschädlichen Insekten. Heidelberg 1878.
- ROSEN, H. R. The development of the Phylloxera vastatrix leaf Gall. Amer. J. Bot. **3**, 337—360 (1916).
- STELLWAAG, F. Die Grundlagen für den Anbau reblauswiderstandsfähiger Unterlagsreben zur Immunisierung verseuchter Gebiete. Berlin 1924.
- — Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin 1928.
- STELLWAAG - KITTLER, F. Das Auftreten der geflügelten Reblaus. Dtsch. Weinbau H. **24**, (1954).
- — Über den Einfluß von Außenfaktoren auf den Reblausbefall. Morphologische Resistenzmerkmale der Rebe. Verhdl. dtsh. Ges. f. angew. Entomologie e. V. 13. Mitgliedervers., 91—98 (1955).
- TSCHERMAK - WOESS, E. Karyologische Pflanzenanatomie. Protoplasma **46**, H. 1—4, Wien 1956.
- ZWEIGELT, F. Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktion der Pflanzenzellen. Zbl. Bakt. Abt. II, **42**, 265 (1915).
- — Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Aetiologie. Zbl. Bakt. u. Parasitenkunde Abt. II, **47**, 408—535 (1917).

eingegangen am: 16. 10. 1957