

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenschutz
(Direktor: Prof. Dr. habil. W. E. Weber)
der
Landwirtschaftlichen Fakultät
(Dekan: Prof. Dr.-Ing. P. Pickel)
der
Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg

Fachgebiet:

Pflanzenzüchtung

**„Selektion und Charakterisierung braunrostresistenter
Weizen - *Aegilops markgrafii* - Introgressionslinien“**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor agriculturarum (Dr. agr.)

von Diplomagraringenieur
Annette Weidner

Halle/Saale 2004

urn:nbn:de:gbv:3-000007956

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000007956>]

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenschutz
(Direktor: Prof. Dr. habil. W. E. Weber)
der
Landwirtschaftlichen Fakultät
(Dekan: Prof. Dr.-Ing. P. Pickel)
der
Martin-Luther-Universität
Halle-Wittenberg

**„Selektion und Charakterisierung braunrostresistenter
Weizen - *Aegilops markgrafii* - Introgressionslinien“**

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades
doctor agriculturarum (Dr. agr.)

vorgelegt von
Diplomagraringenieur
Annette Weidner

geb. am 10.12.1968
in Berlin-Lichtenberg

Gutachter: Prof. Dr. habil. W. E. Weber
Prof. Dr. habil. H. B. Deising
Prof. Dr. habil. K. Hammer

Verteidigung am: 12.07.2004

Halle/Saale 2004

urn:nbn:de:gbv:3-000007956

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000007956>]

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Literatur	4
2.1	Braunrost des Weizens.....	4
2.2	Resistenzzüchtung bei Weizen.....	6
2.3	Bedeutung und Nutzung pflanzengenetischer Ressourcen in der Weizenzüchtung.....	7
2.4	Abwehrmechanismen und ihre Bedeutung für eine langfristige Wirkung der Resistenz.....	11
3	Material und Methoden	16
3.1	Material.....	16
3.1.1	Pflanzenmaterial.....	16
3.1.2	Infektionsmaterial.....	18
3.2	Methoden.....	22
3.2.1	Phytopathologische Untersuchungen.....	22
3.2.1.1	Juvenile Pflanzen.....	22
3.2.1.2	Adulte Pflanzen.....	22
3.2.2	Erfassung morphologischer Merkmale.....	24
3.2.3	Cytogenetische Analysen.....	25
3.2.4	Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen.....	26
3.2.5	Elektronenmikroskopische Untersuchungen.....	27
3.2.5.1	Rasterelektronenmikroskopie.....	27
3.2.5.2	Transmissionselektronenmikroskopie.....	27
3.2.6	Statistische Auswertungsverfahren.....	28
4	Ergebnisse	30
4.1	<i>Aegilops markgrafii</i> - Abstammungen.....	30
4.1.1	Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost.....	30
4.1.2	Analyse der Resistenzgenetik der <i>Ae. markgrafii</i> - Abstammung ‘S740-69’.....	34
4.2	Weizen- <i>Aegilops markgrafii</i> - Kreuzungsnachkommenschaften.....	35
4.2.1	42-chromosomige Introgressionslinien mit stabiler Braunrostresistenz.....	35
4.2.1.1	Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost.....	35

4.2.1.2	Analyse der Resistenzgenetik	37
4.2.1.3	Morphologische Eigenschaften	39
4.2.1.4	Cytogenetische Untersuchungen	53
4.2.2	Population mit weizenähnlichem Habitus	55
4.2.2.1	Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost	55
4.2.2.2	Morphologische Eigenschaften	57
4.3	Analyse der Wirt-Erreger-Interaktionen resistenter Weizen- <i>Aegilops mark-</i> <i>grafii</i> - Introgressionslinien nach Infektion mit Weizenbraunrost	61
4.3.1	Fluoreszenzmikroskopie	62
4.3.2	Rasterelektronenmikroskopie	68
4.3.3	Transmissionselektronenmikroskopie	70
5	Diskussion	75
5.1	Resistenzverhalten und Resistenzgenetik der <i>Aegilops markgrafii</i> - Abstam- mungen	75
5.2	Resistenzverhalten und Morphologie der Weizen- <i>Aegilops markgrafii</i> - Kreu- zungsnachkommenschaften unter Berücksichtigung der cytogenetischen Ver- änderungen	78
5.3	Beeinflussung des Resistenzmechanismus durch Unterschiede im genetischen Hintergrund	84
6	Zusammenfassung	89
7	Summary	93
8	Literaturverzeichnis	96
9	Abbildungsverzeichnis	107
10	Tabellenverzeichnis	109
11	Anhangsverzeichnis	111

Abkürzungsverzeichnis

a	anfällig
Add B	Additionslinie B
ÄL	Ährenlänge
AL	‘Alcedo’
Amphi	Amphiploider
APT	adulter Pflanzentest
ÄZ	Ährenzahl
BAZ	Bundesanstalt für Züchtungsforschung an Kulturpflanzen
c	Chloroplast
CIMMYT	Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo
d	Dictysom
DIC	Differentieller Interferenz Kontrast
F _x	x-te Kreuzungsgeneration
FAO	Food and Agriculture Organisation
H	Haustorium
HMC	Haustorienmutterzelle
HR	hypersensitive Reaktion
Hy	Hyphe
I	Interzellulare
i	intermediär
ICARDA	International Center for Agricultural Research in the Dry Areas
JPT	juveniler Pflanzentest
k	komplementär
KZ	Kornzahl
<i>Lr</i>	Braunrostresistenzgen (leaf rust)
M	Membran
m	Mitochondrium
ma	aufgeblähtes Mitochondrium
<i>mlo</i>	Mehltauresistenzgen
MVB	‘multivesicular bodies’
n	Nukleus
P	Irrtumswahrscheinlichkeit

<i>Pr</i>	<i>Puccinia recondita</i>
r	resistent
RG	Rassengemisch
<i>Rph</i>	Zwergrostresistenzgen
S	Stärke Korn
sp	spaltend
Spst	Spindelstufe
TS	Testsortiment
u	unabhängig voneinander vererbt
V	Vakuole
W	Zellwand
<i>Yr</i>	Gelbrostresistenzgen (yellow rust)

1 Einleitung

Weizen ist für die Ernährung der stetig wachsenden Weltbevölkerung zu dem bedeutendsten Getreide geworden, dicht gefolgt von Mais (Hoisington et al. 1999).

Der Weizenbedarf in der Welt wird für das Jahr 2020 auf eine Milliarde Tonnen geschätzt. Gegenwärtig werden 600 Millionen Tonnen produziert. Das würde einer Steigerung des Ertrages von derzeit 2,5 t/ha auf annähernd 4 t/ha im Jahr 2020 entsprechen (Rajaram 2001).

Krankheits- oder Schädlingsbefall der Getreidebestände führt immer wieder zu beträchtlichen Ertragsverlusten. Der Braunrost des Weizens *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* ist weltweit verbreitet. In Europa werden die Ertragsverluste auf 10% geschätzt (Manninger 1992). Für die Weizenanbaugebiete der USA werden sie mit 5-11% angegeben (Long et al. 1998). Bei epidemischem Auftreten kann es bis zu 40 % Ertragsausfall kommen (Clifford 1988).

Strategien zur Bekämpfung der Getreidekrankheiten erfordern ein umfangreiches Wissen über Wirtspflanze und Erreger. Ein Überblick zur Biologie des Braunrostes wurde von Schmiedeknecht (2000) zusammengestellt. Braunrost ist in der Lage, die Zeit zwischen der Ernte und dem Auflaufen der neuen Weizenpflanzen im Herbst auf dem Ausfallgetreide zu überdauern. Unter günstigen Witterungsbedingungen ist eine Überwinterung in Form von Uredosporen möglich, was in acht von zehn Jahren in den Winterweizen produzierenden Regionen der USA zu Rostepidemien führt (Eversmeyer und Kramer 1998). Deshalb sind die Beseitigung des Ausfallgetreides und eine sorgfältige Planung der Fruchtfolge wichtige Maßnahmen, um Ertragsverlusten vorzubeugen. Bei der Auswahl der Getreidesorten sollte regional gezielt auf das Vorhandensein unterschiedlicher Resistenzgene zwischen Sommer- und Winteranbau geachtet werden, um einer schnellen Vermehrung des Pathogens entgegenzuwirken.

Des weiteren gibt es die Möglichkeit, Braunrost chemisch zu bekämpfen. Aus ökonomischer und ökologischer Sicht empfehlen Beer et al. (1996) für den Winterweizenanbau die Anwendung des Bekämpfungsschwellenkonzeptes nach Beer (1991) für Blatt- und Ährenkrankheiten, vorzugsweise in Verbindung mit dem Anbau resistenter Sorten. Deising et al. (2002) haben eine Übersicht zu den heute angewandten Fungiziden zusammengestellt. Dabei werden Unterschiede in der Wirkungsweise und charakteristische Eigenschaften der Aufnahme und Verteilung in der Pflanze erläutert.

Es gibt offensichtlich noch viele weitere Faktoren, die das Ausmaß des Krankheitsbildes be-

einflussen. Sweeney et al. (2000) weisen z. B. Zusammenhänge zwischen dem Ernährungszustand der Pflanzen und der Stärke des Braunrostbefalls nach. Damit wird deutlich, dass Wissenschaftler aus allen Agrarbereichen für die Entwicklung optimaler Bekämpfungsstrategien zusammenarbeiten sollten.

Die Nutzung der genetischen Resistenz wird aus Gründen des Umweltschutzes und aus ökonomischer Sicht als wirkungsvoller und notwendiger Weg gesehen, Braunrost zu bekämpfen (Hussien et al. 1997; Knott 1997; Kolmer 1996). Hoisington et al. (1999) verweisen in diesem Zusammenhang noch einmal speziell auf die Problematik der Entwicklungsländer. Dort können häufig die Kosten für eine chemische Bekämpfung durch die Bauern nicht aufgebracht werden. Des weiteren fehlt das Wissen zur Art und Weise der Fungizidanwendung. Zur Ausschöpfung des Ertrags- und Qualitätspotentials kann bei resistenten Winterweizensorten auch unter hohem Befallsdruck der Fungizideinsatz gegen Braunrost unterbleiben oder erheblich durch Verringerung der Anzahl der Applikationen oder Senkung der Aufwandmenge reduziert werden (Hartleb et al. 1995). Das Hauptproblem in der Resistenzzüchtung ist die Dauerhaftigkeit der Nutzung von Resistenzgenen. Immer wieder werden neue Rassen beschrieben, die virulent gegenüber bisher hochwirksamen Resistenzgenen sind. Eine konstante Beobachtung der Pathogenentwicklung (Long et al. 1998; Park und Felsenstein 1998; Wellings und McIntosh 1998) kann wertvolle Hinweise für ein gezieltes züchterisches Arbeiten liefern.

Damit ist Resistenzzüchtung als Wettbewerb zwischen dem Einbau neuer Resistenzgene und dem Auftreten neuer Rassen, die eine Virulenz gegenüber dem Resistenzgen besitzen, anzusehen bzw. als Wettbewerb zwischen den auftretenden Mutationen der Avirulenzgene der Erreger und den entsprechenden Resistenzgenen (Deising et al. 2002).

Ziele der vorliegenden Arbeit sind:

- die Untersuchung von 169 *Aegilops markgrafii* -Abstammungen aus dem östlichen Mittelmeerraum hinsichtlich des Resistenzverhaltens gegenüber Weizenbraunrost im Jungpflanzenstadium,
- die genetische Analyse spaltender Generationen spezifischer *Aegilops* -Kreuzungen zur Aufklärung der Vererbung der Braunrostresistenz im Jungpflanzenstadium,
- die Selektion braunrostresistenter euploider Introgressionslinien aus der Kreuzung zwischen Weizen und *Aegilops markgrafii* einschließlich der Untersuchung zur Resistenzstabilität,

- die genetische Analyse spaltender Generationen von Kreuzungen braunrostresistenter Introgressionslinien mit der anfälligen Weizensorte 'Alcedo' im juvenilen und adulten Pflanzenstadium,
- die Beurteilung der morphologischen Eigenschaften der Introgressionslinien hinsichtlich ertragsrelevanter Merkmale,
- die Analyse der Wirt-Erreger-Interaktion von *Aegilops markgrafii*, dem amphiploiden Weizen- *Ae. markgrafii* -Bastard, der Additionslinie für das resistenztragende Chromosom von *Ae. markgrafii* und braunrostresistenter Introgressionslinien.

Für die Bezeichnung der einzelnen Arten innerhalb der Gattung *Aegilops* wurde in der vorliegenden Arbeit die Nomenklatur von Van Slageren (1994) angewandt. Dabei wurde jedoch die Bezeichnung *Aegilops caudata* L. durch *Aegilops markgrafii* (Greuter) Hammer var. *markgrafii* ersetzt.

2 Literatur

2.1 Braunrost des Weizens

Weizenbraunrost *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* ist in allen Weizenanbaugebieten der Welt verbreitet. Gewöhnlich hat er keine so spektakulär auffällige Schädigung, aber weltweit gesehen, wird möglicherweise ein größerer Schaden als durch die anderen Weizenröste verursacht (Samborski 1985). Mit einem alljährlichen Ertragsverlust von 5-10 % gilt der Weizenbraunrost daher als wichtigste Krankheit an Winter- und Sommerarten des Weizens (Hoffmann und Schmutterer 1999).

Braunrost (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm.) ist ein obligater biotropher Pilz (Williams 1984). Er wird der Klasse der *Basidiomyceten*, Ordnung *Uredinales*, Familie *Pucciniaceae*, Gattung *Puccinia* zugeordnet. Als Vertreter der heterözischen Arten besitzt er einen vollständigen makrozyklischen Entwicklungsgang, der einen Wirtswechsel einschließt. Dabei werden fünf verschiedene Sporenformen gebildet. Der Wirtswechsel ist mit einem Kernphasenwechsel verbunden. Die dikaryotische und diploide Phase erfolgt auf dem Hauptwirt, die haploide Phase auf dem Zwischenwirt (Schmiedeknecht 2000). Nach Hoffmann und Schmutterer (1999) ist *P. recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* hauptsächlich auf *Triticum* zu finden. *Hordeum*, *Secale*, *Agropyron*, *Aegilops* und *Elymus* werden seltener befallen. Samborski (1985) faßte die Arbeiten verschiedener Autoren zusammen, die *Thalictrum*-Arten als Zwischenwirt des Weizenbraunrostes beschreiben. Lokale Bedeutung in dieser Funktion haben auch *Isopyrum fumarioides* L. (Sibirien), *Anchusa*-Arten (Portugal), *Clematis*-Arten (Italien und der sowjetische nahe Osten) sowie *Thalictrum thunbergii* DC. (Japan). In der neueren Literatur bestätigen Hernandez und Hennen (2002) das Vorkommen von Spermogonien und Aecidien auf *Clematis*-Arten (*Clematis montevidensis* Spreng. und *Clematis sericea* Michx.). In Mitteleuropa ist das Aecidienstadium selten (Hoffmann und Schmutterer 1999). Gruber (1993) konnte jedoch auch in Deutschland Spermogonien und Aecidien auf *Anchusa*-Arten nachweisen. Die Rolle der Zwischenwirte bei der Entstehung neuer Rassen ist umstritten. Das Aecidienstadium besitzt für die Überdauerung resp. Epidemiologie des Pilzes keine Bedeutung (Hoffmann und Schmutterer 1999).

Uredosporen sind die einzige sich wiederholende Sporenform, d. h. in einer Vegetationsperiode werden mehrere Generationen Uredosporen erzeugt. Die rostig gelbe Farbe dieser Pusteln trug zur Namensgebung der Rostpilze bei (Cummins und Hiratsuka 1983). Die

Uredolager erscheinen meist blattoberseits. Das Uredostadium hat auf die Wirtspflanzen die größte Schadwirkung (Schmiedeknecht 2000).

Die Getreideroste sind in zahlreiche Untereinheiten aufgespalten. Diese physiologischen Rassen unterscheiden sich durch die Fähigkeit, dass sie nur bestimmte Getreidesorten befallen können (Schmiedeknecht 2000).

Rostpopulationen besitzen ein ungeheueres Änderungspotential. Sibikeev et al. (1996) berichten über das Auftreten neuer Braunrostrassen in Russland, die in der Lage sind, Resistenzgene, die aus der Gattung *Agropyron* in den Weizen eingelagert wurden (*Lr19*, *Lr19d* und *Lr38*), zu überwinden. Weitere Tests ergaben, dass sie virulent gegenüber allen getesteten *Lr*-Genen mit Ausnahme von *Lr9*, *Lr23*, *Lr24* und *Lr26* waren. Yang et al. (1998) beschreiben zwei neue Gelbrostrassen für Weizen, die in China seit 1994 epidemisch geworden sind. Auf dem Gebiet der früheren DDR besaß zwei Jahre nach Zulassung einer zwergrostresistenten Sommergerstensorte mit dem Gen *Rph12* die gesamte Rostpopulation Virulenz für dieses Resistenzgen. Gleiches wiederholte sich nach der Einführung des Gens *Rph3*. Ähnliche Veränderungen im Virulenzspektrum konnten auch für Weizen beobachtet werden. Der Anteil in der Rostpopulation mit Virulenz gegenüber *Lr1* stieg im Zeitraum der Jahre 1996 bis 1999 von 0,8% auf 62,1% (Walther 2000). Auch Resistenzen mit einer zeitlich längeren Wirkung werden durchbrochen. 1983 wurde in Australien die erste Weizensorte mit dem Resistenzgen *Lr24* zugelassen, das wirksam blieb, bis im Jahr 2000 eine für das Resistenzgen *Lr24* virulente Braunrostrasse in Süd-Australien entdeckt wurde und sich rasch nach Norden ausbreitete (Park et al. 2002).

Eine internationale Vergleichbarkeit dieser Virulenzstudien wird jedoch durch das Fehlen einheitlicher Differentiallinien-Sets und Versuchsanstellungen erschwert. Selbst im europäischen Raum wurden die verwendeten Sets lokalen Bedürfnissen der einzelnen Länder angepasst (Mesterhazy et al. 2000). Mesterhazy et al. (2000) veröffentlichten deshalb einen ersten umfassenden Virulenzüberblick zur europäischen Weizenbraunrostpopulation nach einheitlichen Standards. Ergebnisse zur Populationsdynamik von *Puccinia recondita* in Deutschland wurden von Walther zusammengestellt (Walther 2000).

2.2 Resistenzzüchtung bei Weizen

Die Züchtungsaktivitäten bei Weizen gegenüber den klassischen Erregern von Blattkrankheiten, wie Mehltau, Gelbrost und Braunrost sind hochgradig intensiv. Die Zuchtprogramme sind auf mehrfache Resistenzkombinationen gegenüber den wichtigsten Rassen ausgerichtet. Sie umfassen die Evaluierung neuer Resistenzquellen, deren Einbeziehung in die Kreuzungsplanung bis zur Selektion unter befallsdifferenzierenden Bedingungen im Freiland (Spanakakis 2002).

In der Vergangenheit wurden verstärkt verwandte Arten des Weizens in Kreuzungen einbezogen (Schubert 2000). Von den mehr als 40 bekannten Genen für Braunrostresistenz stammen 12, von den 41 bekannten Genen für Schwarzrostresistenz sogar 20 aus anderen Arten als *Triticum aestivum* L. und *T. turgidum* L. (Hoisington et al. 1999). Jiang et al. (1994) geben einen Überblick zu den Wildformen, die dem Züchter für die Verbesserung des Kulturweizens zur Verfügung stehen. Auf Basis des genomischen Aufbaus werden ein primärer, sekundärer und tertiärer Genpool unterschieden. Am Beispiel des tertiären Genpools wird auf die Problematik der Kreuzbarkeit eingegangen. Nach Bai et al. (1995) ist eine erfolgreiche Übertragung der Rostresistenz aus verwandten Weizenarten abhängig von (1) der Kreuzbarkeit der Spezies mit dem Weizen und der Fertilität der Hybriden, (2) der Fähigkeit beider Kreuzungspartner zur Chromosomenpaarung und Rekombination, (3) der Ausprägung des fremden Resistenzgenes oder der Resistenzgene im genetischen Hintergrund des Weizens und (4) der genetischen Komplexität der Rostresistenz der Ausgangsart. Jiang et al. (1994) zeigen Möglichkeiten zur Überwindung von Kreuzungsbarrieren auf. So können Gene aus einem Teil des sekundären und tertiären Genpools durch Anwendung spezieller zytogenetischer Techniken wie z. B. die Induktion von Chromosomentranslokationen übertragen werden, wenn Homoeologien zum A-, B- oder D-Genom des Weizens bestehen. Die Arten der Gattung *Aegilops* gehören mit Ausnahme von *Ae. tauschii* Coss., *Ae. crassa* Boiss., *Ae. ventricosa* Tausch, *Ae. cylindrica* Host und *Ae. jvinalis* (Thell.) Eig alle zum tertiären Genpool. Damit ist eine Übertragung ihrer Gene durch direkte Kreuzung oder Rekombination nicht einfach (Edossa 1996). Das C-Genom der *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' weist Homoeologien zum Weizengenom auf. Mehlttauresistente Weizen- *Ae. markgrafii*- Introgressionslinien konnten bereits in praktische Züchtungsprogramme mit Hochleistungssorten einbezogen werden (Schubert 2000).

Die Arbeit mit Resistenzgenen wird erschwert, da die Zusammenhänge komplexer sind, als es die Gen-für-Gen Hypothese ursprünglich beinhaltet. Zusätzlich zur Resistenz, die durch einzelne, im Jungpflanzenstadium wirkende, Rassen-spezifische Gene hervorgerufen wird, gibt es Resistenzen, die nur in späteren Wachstumsstadien wirksam werden. Obwohl in einigen Fällen eine Adultpflanzenresistenz durch einzelne, Rassen-spezifische Gene nachgewiesen werden konnte, haben viele einen polygenen Charakter, wobei jedes einzelne Gen nur eine Teilresistenz hervorruft (Boyd et al. 2003). Gene, die im Jungpflanzenstadium zum Tragen kommen, haben häufig keine dauerhafte Wirkung gegenüber Braunrost. Resistenzgene adulter Pflanzen wie *Lr13* und *Lr34* haben einzeln und gemeinsam eine sehr anhaltende Resistenz im Weizensortiment auf der ganzen Welt (Kolmer 1996). *Lr34* ist in mehr als 50% der heute auf der Welt angebauten Weizensorten enthalten (Hoisington et al. 1999). Über eine Kombination von Genen soll das Resistenzniveau vor allem im adulten Pflanzenstadium verbessert und die Auswirkungen einzelner Mutationsereignisse im Pathogen verringert werden (Wellings und McIntosh 1998). Winzler et al. (2000) sehen in der Pyramidisierung rassenspezifischer Resistenzgene, einer Kombination von Jungpflanzenresistenz mit Adultpflanzenresistenz-Genen und der Kombination wirksamer rassenspezifischer Gene mit einem hohen Niveau partieller Resistenz viel versprechende Wege, eine dauerhafte Resistenz zu erreichen. In Folge der komplexen Natur der Pilz-Wirt-Wechselwirkung werden viele Gene in der Pathogenese aktiviert und inaktiviert. Eine Kartierung und Klonierung von Resistenzgenen wäre eine attraktive Strategie für eine markergestützte Selektion und ermöglicht das Studium der molekularen Mechanismen, die in die Resistenz eingebunden sind (Reddy et al. 2003).

2.3 Bedeutung und Nutzung pflanzen genetischer Ressourcen in der Weizenzüchtung

Die Biodiversität aller Lebensformen, und die Biodiversität der Pflanzen im Besonderen, rückt zunehmend ins wissenschaftliche und öffentliche Interesse. Es existiert eine breite Übereinstimmung, dass nur auf dieser Basis ausreichend hochwertige Lebensmittel für die Weltbevölkerung bereitgestellt und eine ökologisch sichere Umwelt für die menschliche Existenz gestaltet werden kann (Merezhko 1998). Nach Hammer (1998a) bilden pflanzen genetische Ressourcen einen bedeutenden Teil der pflanzlichen Biodiversität und umfassen derzeit etwa 40% der Gesamtartenzahl der höheren Pflanzen mit steigender Tendenz für die Zukunft. Sie werden wie folgt definiert: "Pflanzen genetische Ressourcen sind generativ oder vegetativ

vermehrungsfähiges Material von Pflanzen mit aktuellem oder potentiellen Wert (für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten) einschließlich Landrassen, verwandten Wildarten und -formen und speziellem genetischem Material der Kulturpflanzen.” (Oetmann et al. 1995).

Mit dem Beginn der wissenschaftlichen Pflanzenzüchtung verbreiteten sich die neu entwickelten Sorten sehr schnell und verdrängten lokale Landsorten (Hammer 1998a). Dieser Verlust an Diversität besonders in jüngerer Zeit wird als ‘Erosion’ bezeichnet (FAO 1996). Die zunehmende Ausbreitung der modernen Landwirtschaft gilt heute als wichtigste Ursache für das dramatische Fortschreiten der Generosion (Schubert 2000). Im Weltzustandsbericht der FAO (1996) werden Ursachen für die Erosion weltweit dargestellt, wobei die Verdrängung lokaler Landsorten in 82 Ländern als Grund für den Verlust an genetischer Diversität in der Landwirtschaft aufgeführt wird. So verringerte sich die Anzahl angebauter Weizensorten in China von fast 10.000 im Jahr 1949 auf 1000 in den 70er Jahren. Nach Collins und Hawtin (1999) wird in modernen Agroökosystemen auf Kulturarten vertraut, die genetisch einheitlicher sind als in traditionellen Agroökosystemen. Genetische Diversität liefert jedoch den Vorrat an Genen für die künftige Verbesserung der Kulturpflanzen. Die Möglichkeit sich auch in Zukunft auf uniforme Kulturarten mit Höchsterträgen zu verlassen, hängt von einer fortwährenden neuen Identifizierung und Nutzung von Genen ab, die in den genetisch unterschiedlichen Pflanzen der traditionellen Agroökosysteme zu finden sind. Die *ex situ* und die *in situ* Erhaltung sind zwei Strategien, pflanzen genetische Ressourcen (Zuchtsorten, Landsorten, nicht domestizierte Wildarten) zu sichern. Nach Hammer (1998b) ist die *in situ* Erhaltung die Methode der Wahl für die meisten Wildpflanzen. Die *ex situ* Erhaltung von reich gegliederten Kulturpflanzen in Genbanken beugt Verlusten durch Generosion vor. Ein neues Konzept für die zahlreichen vernachlässigten bzw. wenig genutzten Kulturpflanzenarten stellt die *on farm* Erhaltung dar. Beispiele für dieses relativ neue Konzept der Konservierung pflanzen genetischer Ressourcen sind die Inseln Linosa (Hammer et al. 1997) und Ustica (Hammer et al. 1999) (beide Italien). Weltweit lagern heute ca. 6,1 Millionen Saat- und Pflanzgutmuster pflanzen genetischer Ressourcen in *ex situ* Sammlungen (FAO 1996). Der Anteil der Getreide beträgt mehr als 40%. Weizen stellt mit ca. 784.500 Akzessionen, gefolgt von Gerste (485.000) und Reis (420.500), die mit Abstand größte Fruchtartengruppe dar. Das Getreide und Gräsersortiment der Genbank in Gatersleben (Deutschland) umfasst 64.050 Muster. Davon 28.188 Weizen- und 21.240 Gerstenabstammungen (IPK 2004). Im ‘International Center for Maize and Wheat Improvement’ (CIMMYT/ Mexiko) wurde ein neues

Zentrum für genetische Ressourcen etabliert. Mit ca. 120.000 Weizen- und 18.000 Maisakzessionen umfasst es die größte Sammlung dieser beiden Kulturarten (Hoisington et al. 1999). Ein sehr wertvolles Material an pflanzengenetischen Ressourcen für den Weizen wird im VIR, dem 'N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Industry' erhalten. Gegenwärtig umfasst die Sammlung 42.679 Weizen-, *Aegilops*- und Triticale- Abstammungen. Darunter befinden sich u. a. komplexe Populationen aus Vavilov's Genzentren. Ein signifikanter Teil der Brotweizenkollektion (28,5% des Winterweizens und 35,3% des Sommerweizens) wurde zwischen 1907- 41 gesammelt und gehört hauptsächlich zu wahren Landrassen oder Landrassenselektionen (Merezhko 1998). In einer Studie zur Nutzung und dem internationalen Austausch von genetischen Ressourcen des Weizens fanden Smale et al. (1996) (zitiert bei Hoisington et al. 1999) eine progressive Einbeziehung von Landsorten in den Vorzüchtungen moderner Weizensorten während der letzten 30 Jahre. Dabei wurde das geografische Gebiet für die Herkunft der Landsorten gleichfalls erweitert. Dudnik et al. (2001) analysierten Veröffentlichungen aus vier anerkannten internationalen Fachzeitschriften, um das Ausmaß der Nutzung pflanzengenetischer Ressourcen in der Forschung zu bestimmen. Von der Gesamtzahl der erschienenen Artikel schlossen 22% die Nutzung dieser Ressourcen ein. Wichtig war dabei die Breite der Arten, die in die Forschungstätigkeit eingebunden waren. Getreide umfasste mit 28% den größten Bereich, gefolgt von Gemüsearten (18%) und Leguminosen (17%) mit fast gleichen Anteilen. Die Durchführung der Arbeiten konzentrierte sich auf nationale Forschungseinrichtungen und Universitäten. Die private Industrie war nur geringfügig vertreten.

Eine wirtschaftliche Nutzung des Genbankmaterials in der Pflanzenzüchtung setzt neben der Charakterisierung der Akzessionen die Einlagerung der gewünschten Merkmale in bereits bearbeitetes Zuchtmaterial voraus. Häufig müssen aufwendige Rückkreuzungsprogramme durchgeführt werden, die sich über viele Jahre hinziehen können. Diese als Vorzüchtung (Prebreeding) bezeichneten Arbeiten gehören nicht zum Aufgabenprofil der Genbank, sind jedoch als sekundäre Evaluierung in Zusammenarbeit mit Forschungsinstitutionen oder Züchtungseinrichtungen realisierbar. Die Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg war an einer der weltweit umfangreichsten Prüfungen des Gaterslebener Weizensortimentes auf Krankheitsresistenzen beteiligt. In den letzten 60 Jahren wurden 144.000 Resistenzprüfungen innerhalb der Gattung *Triticum* sowie 5.375 Tests innerhalb der Gattung *Aegilops* vorgenommen. Dabei konnten resistente Sippen für alle geprüften Krankheiten identifiziert werden. Bei diploiden Arten der Gattung *Triticum* und Herkünften der Gattung *Aegilops* war der Anteil

resistenter Abstammungen am größten (Börner et al. 2002). Um die Nutzung verwandter Arten des Weizens in konventionellen Züchtungsprogrammen zu erleichtern, wurde 1994/ 95 ein Weizen- Prebreeding- Programm im 'International Center for Agricultural Research in the Dry Areas' (ICARDA/ Syrien) begonnen. Erste Ergebnisse veröffentlichte Valkoun (2001).

Über Sammelreisen werden die vorhandenen pflanzengenetischen Ressourcen der Genbanken ergänzt. Dass Sammlungen mit der Konzentration auf nur eine Pflanzenart auch in bereits botanisch gut analysierten Gebieten zu neuen Erkenntnissen führen, konnte Schubert (2000) nachweisen.

Für Weizen ist es möglich, die Kreuzung von tetraploidem mit diploidem Weizen, die ursprünglich zur Entstehung des hexaploiden Weizens führte, zu reproduzieren. Diese sogenannten 'Synthetics' stellen nach Mujeeb-Kazi et al. (1996) eine neuartige Quelle genetischer Variation dar. Mehr als 650 neue synthetische Weizen wurden bisher durch Kreuzungen verschiedener *T. durum* Desf.- Weizen mit *Ae. tauschii* Coss.-Abstammungen im CIMMYT erstellt (Reeves et al. 2001).

Über den Einsatz biotechnologischer Verfahren ist es möglich, eine völlig neue Diversität an Pflanzen zu schaffen. So berichten Pellegrineschi et al. (2001) über eine Methode zur Massenproduktion fertilen transgenen Weizens.

Nach einer Analyse der Tendenzen in der Weizenzüchtung der Welt kann zusammengefasst werden, dass die hauptsächlichen Quellen der *T. aestivum* L.-Züchtung (in der Reihenfolge ihrer Bedeutung): (1) die innerartliche Diversität von *T. aestivum* L. selbst; (2) andere *Triticum* -Arten; (3) andere Gattungen der *Triticeae* (besonders *Aegilops*); und (4) die weiter entfernt verwandten Gattungen der Familie der *Poaceae* sind. Nur wenige Brotweizensorten wurden bisher unter Beteiligung von *T. turgidum* L., *T. carthlicum* Nevski, *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., *T. spelta* L., *T. compactum* Host und *T. sphaerococcum* Periv. entwickelt. Andere *Triticum* Arten mit vielen wertvollen Eigenschaften warten noch auf die Einbeziehung in Züchtungsprogramme (Merezhko 1998).

2.4 Abwehrmechanismen und ihre Bedeutung für eine langfristige Wirkung der Resistenz

Resistenz und Anfälligkeit bezeichnen zwei entgegengesetzte Enden einer Skala. Beide schließen eine Kollektion verschiedener Mechanismen ein, die für einen erfolgreichen Eintritt, die Etablierung und die Verbreitung eines Parasiten in einer Pflanze verantwortlich sind (Bos und Parlevliet 1995). Es gibt verschiedene Kriterien, die eine Klassifikation der unterschiedlichen Typen der Resistenz ermöglichen. Tabelle 1 zeigt eine Auswahl, wie diese Einteilung erfolgen kann, um die Beschreibung der Beobachtungen zu erleichtern.

Tab. 1: Kriterien und Terminologie der Klassifikation verschiedener Resistenztypen modifiziert nach Crute (1985)

Kriterium der Klassifikation	Antonyme der verschiedenen Resistenztypen	
statistisch	vertikal differentiell	horizontal nicht-differentiell
genotypisch	mono/ oligogen qualitativ vererbt	polygen quantitativ vererbt
epidemiologisch	Rassen-spezifisch	Rassen-unspezifisch allgemein/ uniform
entwicklungsbedingt	Jungpflanzenresistenz	Adultpflanzenresistenz
phänotypisch	vollständig	unvollständig/ partiell
mechanistisch	aktiv hypersensitiv	passiv nicht-hypersensitiv

Eine Sorte kann resistent gegenüber einem, verschiedenen oder möglicherweise allen Pathotypen eines Pathogens sein, was als Rassen-spezifische bzw. Rassen-unspezifische Resistenz beschrieben wird. Synonyme für diese Begriffe sind differentielle bzw. nicht-differentielle Resistenz. Die vertikale Resistenz ist ein Äquivalent zur Rassen-spezifischen Resistenz, welche in einer qualitativen Art und Weise wirkt und durch eine hohe Effektivität gegenüber einer bestimmten Rasse gekennzeichnet ist. In Abhängigkeit von den genetischen Wechselwirkungen kann eine hypersensitive Reaktion eingeschlossen sein. Die Rassen-unspezifische oder auch horizontale Resistenz wird quantitativ ausgedrückt, d. h. die Inkubationszeit ist verlängert, die Sporulationsrate des Pathogens reduziert, was zu einer geringeren Ausbreitung

führt (Heitefuss 1997). Die passive Resistenz basiert auf grundlegenden strukturellen oder chemischen Eigenschaften ungeachtet der Gegenwart eines Erregers. Die aktive Resistenz hingegen umfasst alle Reaktionen und Mechanismen einer Wirtspflanze, die durch das Eindringen eines Erregers in die Zelle induziert oder aktiviert werden und zu seinem Ausschluss, einer Unterdrückung oder seiner Zerstörung führen (Heitefuss 2001).

Für die Aufklärung der Mechanismen, die hinter den einzelnen Resistenzerscheinungen stehen, gibt es eine Vielzahl von Untersuchungen, die sich mit den Wechselwirkungen von Wirt und Parasit auf bzw. im Pflanzengewebe beschäftigen. Im Rahmen histologischer Analysen werden andere Resistenzbezeichnungen verwendet, auf die an dieser Stelle näher eingegangen werden soll.

Histologische Studien spielen eine besondere Rolle in der Aufklärung der Zeit und Ausprägung der Mechanismen in Pflanzen, die bei einer Infektion mit Rostpilzen Resistenz hervorrufen. Sie erlauben zu bestimmen, ob es die Reaktion eines Wirtes oder eines Nicht-Wirtes ist, ob eine Nicht-Wirts-Reaktion auf einer Art Vermeidung oder wahrer Resistenz basiert und ob eine Resistenz prä- oder posthaustoriell ist (Lennox und Rijkenberg 1994). Nach Heath (1981) kommt die prähaustorielle Resistenz zur Wirkung, bevor das erste Haustorium gebildet wird. Diese Art der Resistenz ist typisch für Nicht-Wirts-Pflanzen und scheint mit einer reduzierten Penetration des Pilzes in das Pflanzengewebe verbunden zu sein. Verteidigungsmechanismen, die diese Art der Resistenz hervorrufen und gegen den Pilz gerichtet sind, umfassen:

- Inhibitoren für die Keimung,
- topographische Auslöser für ein nicht korrektes Keimschlauchverhalten,
- Barrieren (physikalisch oder chemisch?) gegenüber einem Eindringen in das Gewebe,
- Inhibitoren (vorgefertigt oder induziert?) für das Wachstum der Infektionsstrukturen,
- Reaktionen (z. B. Degradation der Wände der Haustorienmutterzellen, Einlagerung silikatreichen Materials in die Zellwände der Pflanzen), die eine Haustorienausbildung unterbinden.

Die posthaustorielle Resistenz wird nach der Ausbildung des ersten Haustoriums wirksam. Im Allgemeinen wird diese Resistenz von Sorten bestimmter Wirtspflanzen gezeigt. Das Wachstum des Pilzmyzels in den Interzellularen wird verringert. Mechanismen, die diese Art der Resistenz bewirken, sind:

- die Beeinträchtigung der Funktionstüchtigkeit der Haustorien,
- das Entlassen von Phytoalexinen während der Nekrotisierung,
- die Unfähigkeit der Pilzes den notwendigen Austausch von Stoffwechselprodukten mit der Pflanze zu etablieren.

Nach Niks und Dekens (1991) sterben im Fall einer posthaustoriellen Resistenz die Zellen, die ein Haustorium enthalten, gewöhnlich ab. Diese Art der Nekrotisierung wird als Hypersensitivität bezeichnet. Shirasu und Schulze-Lefert (2000) definieren den Begriff der hypersensitiven Reaktion etwas umfassender als den gesamten Prozeß der Verteidigungsreaktion einer Pflanze, was die Pathogenerkennung, den Tod der Wirtszelle, die Ansammlung antimikrobieller Verbindungen und die Unterdrückung des Wachstums des Erregers einschließt. Die hypersensitive Reaktion stellt einen Gegensatz zu anderen Resistenzmechanismen dar. Während andere Resistenzmechanismen wie die Bildung einer Papille, von Kallose, Phytoalexinen, Suberin und Lignin alle mit der Synthese einer schützenden, Zell-schonenden Einheit verbunden sind, bedarf die hypersensitive Reaktion des schnellen Zelltodes (Goodman und Novacky 1994).

Bei der Betrachtung der Wechselwirkungen zwischen Pilz und Pflanze ist die Klärung des Status der Pflanze, bezogen auf das Pathogen, sehr wichtig. Nach Heath (1991) sind alle Pflanzen Nicht-Wirte für die Mehrheit potentieller pathogener Mikroorganismen. Die Resistenz, die für diesen Nicht-Wirts-Status steht, wird als Grund-, Nicht-Wirts-, Allgemeine ~ oder Breite Resistenz bezeichnet. Gegenüber Pilzen ist sie:

1- auf mehrere Faktoren zurückzuführen, 2- genetisch komplex und 3- parasit-unspezifisch. Im Gegensatz dazu gibt es die Wirts-Genotyp-Resistenz oder auch Sortenresistenz, die gegenüber Pilzen gewöhnlich parasit-spezifisch ist und erst später im Infektionsprozess zum Tragen kommt. Sie wird gesteuert durch einzelne Pflanzengene, die mit Einzelgenen für Avirulenz im Parasiten in einer Gen-für-Gen Wechselwirkung zusammenspielen. Es gibt jedoch einzelne Gene, die rassenspezifische Resistenz in Kulturpflanzen hervorrufen, die aus nicht kultivierten, verwandten Nicht-Wirtsarten eingelagert wurden. Das deutet darauf hin, dass Nicht-Wirtspflanzen einzelne Gene besitzen, die in einer Rassen-spezifischen Art und Weise wirken. Nicht-Wirtspflanzen von pflanzlichen Pathogenen werden nach Niks (1987) als potentielle Quelle von Resistenzgenen für die Wirte eines Pathogens angesehen.

Studien von Elmhirst und Heath (1987), Niks und Dekens (1987) Niks (1989), Fink et al. (1991) sowie Hu und Rijkenberg (1998) setzen sich mit der Problematik der Wirts- und Nicht-Wirts-Resistenz im Bereich der Rostpilze auseinander.

Das Wissen über die Präpenetrationsentwicklung der pathogenen Pilze führt zur Züchtung von Pflanzen, die nicht-spezifische Resistenzmechanismen nutzen, die die normale Entwicklung von Infektionsstrukturen unterbrechen und damit ein pilzliches Eindringen verhindern (Allen et al. 1991). Harding et al. (1999) unterstreichen, dass die zeitliche Natur der monogenischen Wirtsresistenz die Aufmerksamkeit der Züchter weg von der hypersensitiven Resistenz zu anderen möglicherweise dauerhafteren Wechselwirkungen, wie reduzierter Anfälligkeit und partieller Resistenz, führen muß. Obwohl Sorten mit moderater und geringer Anfälligkeit nicht den Krankheitszyklus unterbrechen oder die Erkrankung vermeiden können, führen sie zu Management-Strategien, die die Erkrankung auf ein akzeptables, steuerbares Ausmaß reduzieren ohne die kurzlebige Beschränkung vieler monogener hypersensitiver Resistenzen. Auch Anker und Niks (2001) sind der Ansicht, dass andere Resistenzmechanismen, die nicht auf einer Hypersensitivität basieren, eine bessere Dauerhaftigkeit haben und führen folgende Beispiele für Getreide an:

- die partielle Resistenz gegenüber *Puccinia hordei* in Gerste (Niks, 1986),
- die *mlo*-Resistenz gegenüber *Erysiphe graminis* in Gerste (Jørgensen, 1992),
- die *Lr34* Resistenz gegenüber *Puccinia triticina* im Weizen (Rubiales und Niks, 1995) und
- die Nichterkennung der Spaltöffnungen bei *Hordeum chilense* durch Braunrost (Rubiales und Niks, 1996).

Im Hinblick auf die Dauerhaftigkeit von Krankheitsresistenzen wird diskutiert, dass polygen vererbte Resistenzen eine anhaltendere Wirkung haben. Bemerkenswert ist, dass die ersten drei bei Anker und Niks (2001) aufgeführten Beispiele ein bzw. wenige Gene als Grundlage haben. Ihr Resistenzmechanismus ist prähaustoriell. Über eine Verstärkung der Zellwand (Papillenbildung) wird das Eindringen des Pilzes weitgehend verhindert (Jørgensen 1992; Rubiales und Niks 1995). Gleiches beschrieb Jacobs (1989) für die partielle Resistenz im Weizen gegenüber *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Mehltausolate mit erhöhter *mlo*-Agressivität konnten unter Laborbedingungen zwar selektiert werden, aber unter natürlichen Bedingungen wurden solche Isolate bisher nicht gefunden. Damit wird die *mlo*-Resistenz als sehr dauerhaft eingeschätzt (Jørgensen 1992). Die *Lr34* -Resistenz, die in mehr als 50% der

derzeit angebauten Weizensorten vertreten ist, zeigte in den 80ern und 90ern (bis heute) eine stabile Resistenz (Hoisington et al. 1999). Inwieweit sich der von Rubiales und Niks (1996) beobachtete Mechanismus, des Überwachsens von Spaltöffnungen durch den Pilz infolge einer ausgeprägten Wachsschicht auf den Stomata, für Kulturpflanzen praxistauglich umsetzen läßt, bleibt offen.

Ein anderes Beispiel langanhaltender Resistenz gegenüber Schwarzrost *P.graminis* wird von Reeves et al. (2001) diskutiert: So ist der von McFadden in den Zwanziger Jahren aus tetraploidem Emmerweizen in den Brotweizen übertragene *Sr2* Genkomplex in den Vierzigern von Borlaug in Züchtungsprogramme in Mexiko einbezogen worden und bildet heute die Grundlage anhaltender Schwarzrostresistenz in vielen 'CIMMYT' - Weizengentypen.

Parlevliet (1997) zählt zu den Faktoren, die die Dauerhaftigkeit der Resistenz beeinflussen, u.a. die Art des Pathogens und nimmt eine Unterteilung in drei Gruppen vor. Die erste umfasst dabei sehr spezialisierte, biotrophe und hemi-biotrophe pilzliche Pathogene mit Wind- oder Spritzwasser-getragener Verbreitung, deren Kennzeichen ihre Fähigkeit zur Überwindung eingelagerter Resistenzen ist. Die Dauerhaftigkeit der Resistenz gegenüber sehr spezialisierten Pilzen ist primär durch den Resistenzmechanismus und nicht durch die Anzahl beteiligter Gene bestimmt, was die o.a. Beispiele unterstreichen. Die Resistenz gegenüber Generalisten, die als zweite Gruppe pilzlicher Pathogene beschrieben werden, ist in der Regel von anhaltender Wirkung und quantitativ bestimmt. In einer dritten Gruppe werden die pilzlichen Pathogene zusammengefasst, die zu den spezialisierten Pathogen zählen bzw. in die erste Gruppe tendieren, von denen jedoch nur wenige oder keine Rassen bekannt sind. Daher wird die Resistenz gegenüber dieser sehr heterogenen Gruppe pilzlicher Pathogene als dauerhafter im Vergleich zur ersten Gruppe angesehen.

3 Material und Methoden

3.1 Material

3.1.1 Pflanzenmaterial

Für die Suche nach geeigneten Resistenzdonoren wurde seit 1987 am Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenschutz der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg ein Sortiment von *Aegilops markgrafii*- Abstammungen aus verschiedenen Genbanken zusammengestellt. Dieses wurde in den Jahren 1995-97 durch Sammelreisen in den Mittelmeerraum von V. Schubert wesentlich erweitert (Schubert 1996; Schubert 2000). Die Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Herkünfte der 169 *Ae. markgrafii*- Abstammungen, die die Grundlage für die Resistenzuntersuchungen bildeten.

Tab. 2: Herkünfte der *Ae. markgrafii*- Abstammungen

Land	Anzahl der <i>Ae. markgrafii</i> - Abstammungen
Griechenland	101
Türkei	39
Bulgarien	5
Syrien	3
Irak	1
Libanon	1
unbekannt	19

Damit stand umfangreiches Material zur Untersuchung des Resistenzverhaltens zur Verfügung, das in der vorliegenden Arbeit gegenüber dem Pathogen *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks. & Henn. (Weizenbraunrost) beschrieben wird. Die Vererbung der Resistenz bei *Ae. markgrafii* wurde an Kreuzungen der resistenten Abstammung 'S740-69' mit anfälligen Abstammungen analysiert.

Des Weiteren wurden Weizen - *Ae. markgrafii*- Kreuzungsnachkommenschaften mit eingelagerter Braunrostresistenz aus *Ae. markgrafii* untersucht. Die Entstehung dieser Introgressionslinien ist in der Abbildung 1 dargestellt.

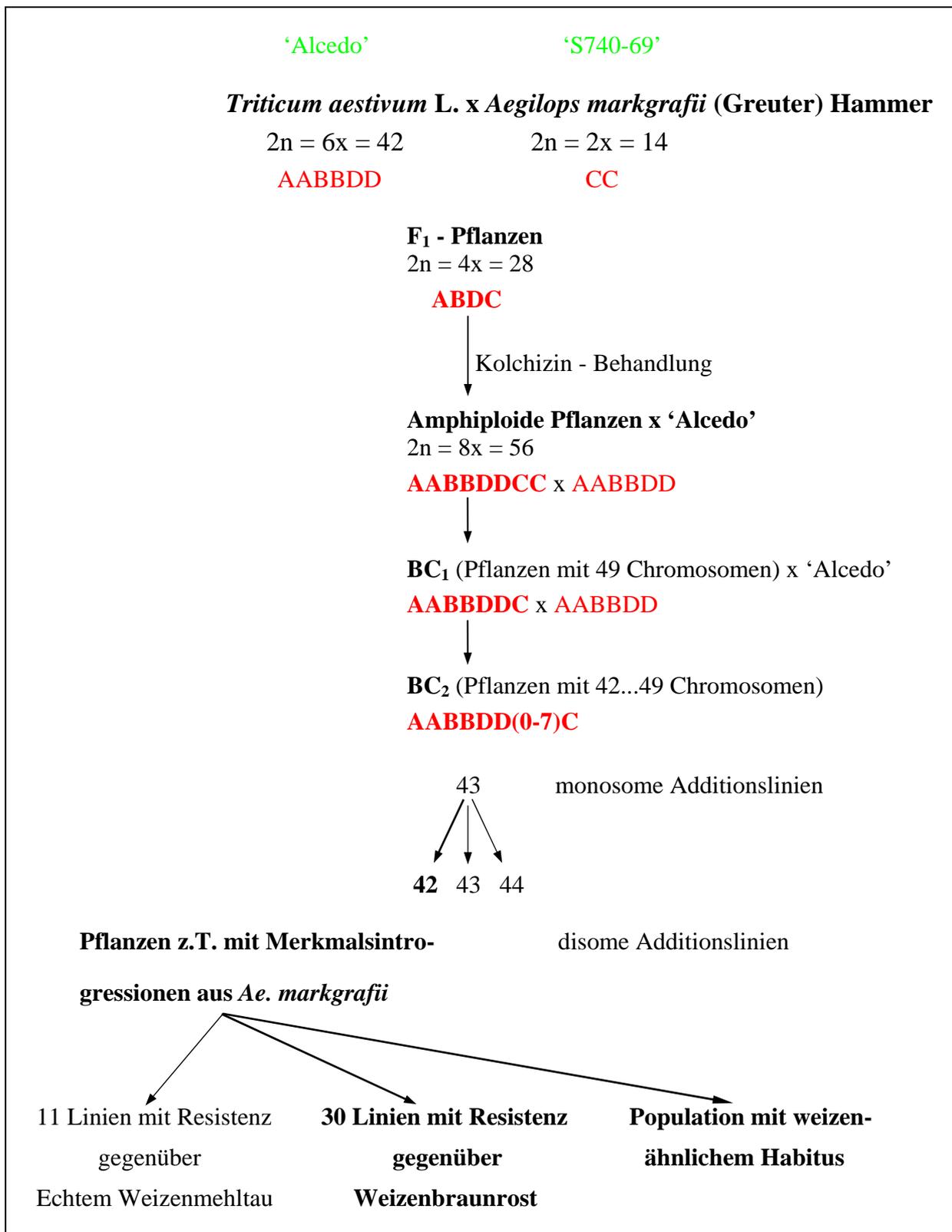


Abb. 1: Kreuzungsschema zur Erstellung resistenter *T. aestivum* - *Ae. markgrafii* Introgressionslinien

Sie gehen auf die Kreuzung von *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo' ($2n = 6x = 42$; Genom AABBDD) mit der braunrost- und mehlauresistenten *Aegilops markgrafii* (Greuter) Hammer var. *markgrafii* Abstammung 'S740-69' ($2n = 2x = 14$; Genom CC) zurück. Durch Kolchizinisierung der F_1 -Pflanzen ($2n = 4x = 28$; ABDC) wurden Amphiploide ($2n = 8x = 56$; AABBDDCC) erzeugt. Nach der Rückkreuzung von Amphiploiden mit 'Alcedo' und weiteren Rückkreuzungen und/ oder Selbstungen der entstandenen 49-chromosomigen Pflanzen ($2n = 7x = 49$; AABBDDC) konnten monosome Additionslinien selektiert werden, in denen jeweils eines von sechs der sieben möglichen Chromosomen (B-G) von *Ae. markgrafii* monosom addiert vorlag. Durch weitere züchterische Bearbeitung wurden chromosomal stabile disome Additionslinien ($2n = 44$; AABBDD+2C) erstellt. Bei der Selektion des Additionsliniensatzes entstanden zusätzlich genetisch veränderte 42-chromosomige Weizenpflanzen, die Merkmalsintrogressionen aus *Ae. markgrafii* aufwiesen (Schubert 1989, Junghanns 1994, Schubert und Blüthner 1992, 1995), darunter auch solche mit Braunrostresistenz.

Diese dienten der Erstellung braunrostresistenter Linien, die nachfolgend sowohl morphologisch als auch in ihrem Resistenzverhalten gegenüber dem Weizenbraunrost charakterisiert werden sollten. Zusätzlich wurde eine hinsichtlich der Braunrostresistenz noch spaltende Population beurteilt, die sich durch ihren sehr weizenähnlichen Habitus deutlich von den resistenten Introgressionslinien unterschied.

Das für die Resistenzprüfungen im Freiland benötigte Differentialliniensortiment für Weizenbraunrost wurde von U. Walther (Bundesanstalt für Züchtungsforschung Aschersleben, Deutschland) zur Verfügung gestellt (s. Anhang 1). Das braunrostanfällige Pflanzenmaterial für die Infektionsstreifen entstammte der institutseigenen Vermehrung. Die Auswahl der anfälligen Weizensorten richtete sich nach den Angaben des Bundessortenamtes.

3.1.2 Infektionsmaterial

Für den Resistenztest der Jungpflanzen im Gewächshaus wurden sowohl Einzelrassen als auch Rassengemische genutzt, um eine möglichst breite Zusammensetzung von Virulenzen des Erregers des Weizenbraunrostes zu erzielen. Im Freilandversuch kamen ausschließlich Rassengemische zum Einsatz. In beiden Fällen wurde das Infektionsmaterial von U. Walther (BAZ Aschersleben) und O. Unger (Nordsaat Langenstein, Deutschland) bereitgestellt. Die

Untersuchung zu Resistenzmechanismen erfolgte nach Inokulation mit der Braunrostrasse 'Flamingo', die von R. Niks (Laboratory of Plant Breeding, Agricultural University Wageningen, Niederlande) zur Verfügung gestellt wurde.

Tabelle 3 gibt einen Überblick über die in den Resistenzprüfungen 1993-1999 verwendeten Braunrostrassen bzw. -gemische einschließlich ihrer Virulenz gegenüber bekannten Resistenzgenen. Ergänzend ist das Resistenzverhalten des Differentiallinien- Testsortimentes aufgeführt. Dieses Testsortiment wurde jährlich neben dem auf Resistenz zu prüfenden Material angebaut, um den tatsächlich vorherrschenden Infektionsdruck im Versuchsfeld besser zu erfassen. So konnte die Effektivität der Infektion sowohl über künstliche Inokulation als auch über das natürliche Auftreten von Braunrostrassen nachgewiesen werden.

3.2 Methoden

3.2.1 Phytopathologische Untersuchungen

3.2.1.1 Juvenile Pflanzen

Pro *Ae. markgrafii*- Abstammung wurden ca. 15 Pflanzen geprüft. Die Inokulation wurde im Einblatt-Stadium vorgenommen. Dazu wurde per Hand mit ein wenig Wasser die Wachsschicht auf den Blättern abgerieben, um mit einem Pinsel eine Sporengemisch-Wasser-Suspension aufzutragen. Nach einer 24 stündigen Dunkelperiode bei nahezu 100% Luftfeuchte und einer Temperatur von 14-15°C wurden die Pflanzen bei normaler Luftfeuchte, Dauerlicht und einer Temperatur von 20°C weiterkultiviert. Die Bonitur erfolgte nach 10 Tagen. Anschließend wurden die Abstammungen sechs Wochen in der Kühlzelle bei 4°C vernalisiert.

Die Kreuzungsnachkommenschaften sowie deren Eltern *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' und die *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' wurden einzelpflanzenweise angebaut. Die Kreuzungsnachkommenschaften umfassten die euploiden resistenten Introgressionslinien, die hinsichtlich Braunrostresistenz noch spaltende Population, sowie den *T. aestivum* L.- *Ae. markgrafii*- Amphiploiden und die Additionslinie B. Der Resistenztest erfolgte in gleicher Weise wie für die *Ae. markgrafii*- Abstammungen beschrieben. Die Vernalisation fand je nach Witterung wahlweise unter natürlichen oder künstlichen Bedingungen statt. 1996 mißlang der Jungpflanzentest auf Grund einer Änderung in der Methode. Mit dem Ziel, die Sporenhaftung auf den Blättern zu optimieren und durch ein Sprühverfahren die aufwendige Handarbeit zu reduzieren, wurde mit der gleichen Sporen-Agar-Suspension gearbeitet, wie sie in den Freilandversuchen für die Inokulation der Infektionsstreifen, zur Anwendung kam. Durch die intensive Luftzirkulation in der Kühlzelle trocknete die Suspension zu schnell aus. Die Sporen verklebten und ein Auskeimen wurde verhindert. Die nachfolgenden Jungpflanzentests wurden wieder in oben beschriebenen Verfahrensweise ausgeführt.

3.2.1.2 Adulte Pflanzen

Die *Ae. markgrafii*- Abstammungen standen im Freilandversuch in einer speziellen Anlage. Je 10 Pflanzen pro Abstammung wurden in einer Reihe gepflanzt. Die Trennung benachbarter Abstammungen erfolgte durch drei Reihen des braunrostanfälligen Sommerweizens 'Rena'.

Damit sollten Kreuzungen untereinander möglichst ausgeschlossen werden. Gleichzeitig wurde der Infektionsdruck nochmals verstärkt, da der Infektionsstreifen, der jeweils an einer Längsseite der einzelnen Beete angelegt wurde, ebenfalls aus drei Reihen 'Rena' bestand (Abb. 2).

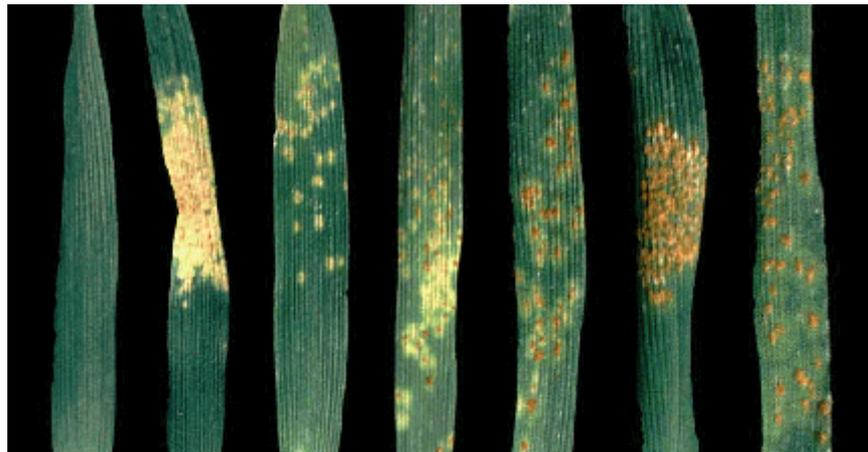


Abb. 2: Infektionsanlage für Resistenzuntersuchungen auf dem Versuchsfeld

Die Mitscherlich - Gefäße kennzeichnen die Stellen für die künstliche Inokulation des anfälligen Pflanzenmaterials im Infektionsstreifen zur Erhöhung des Infektionsdruckes.

Alle Kreuzungsnachkommenschaften sowie deren Eltern wuchsen in einem Infektionsfeld auf. Hierbei wurde der natürliche Infektionsdruck ebenfalls durch die Anlage eines Infektionsstreifens verstärkt. Da eine Vernalisation unter natürlichen Bedingungen angestrebt wurde, kamen ausschließlich braunrostanfällige Winterweizen (Sorten 'Michigan Amber', 'Alcedo', 'Kanzler') als Infektionsstreifen zum Einsatz.

Der Befall mit Weizenbraunrost ist sowohl im juvenilen als auch im adulten Pflanzenstadium nach folgendem Schema bewertet worden (Abb. 3):



Boniturnote: 0 1 2 3 4

Abb. 3: Boniturschema für Weizenbraunrost (Befallstyp)

0 - Blätter ohne erkennbare Symptome

1 - kleine Chlorosen/ Nekrosen über das gesamte Blatt verteilt bis zu größeren, lokal begrenzten chlorotischen/ nekrotischen Blattbereichen

2 - Chlorosen/ Nekrosen, vereinzelt winzige Sporenlager mit chlorotischen Höfen umgeben

3 - Chlorosen/ Nekrosen, beginnende Uredosporenlagerentwicklung mit und ohne Ausbildung chlorotischer Höfe

4 - deutliche Ausprägung der Uredosporenlager als rotbraune Pusteln (lokal begrenzt oder über das gesamte Blatt verteilt)

Pflanzen mit den Boniturnoten 0 bis 2 werden in den nachfolgenden Betrachtungen als resistent eingestuft. Pflanzen mit einer Bewertung von 3 bis 4 gelten als voll anfällig. Darüber hinaus wiesen einige Pflanzen einen intermediär ausgeprägten Reaktionstyp auf, der durch eine Benotung mit 2 bis 3 gekennzeichnet wurde.

3.2.2 Erfassung morphologischer Merkmale

Zur Charakterisierung der Morphologie der euploiden Introgressionslinien wurden resistente Einzelpflanzen aus dem Infektionsfeld geerntet. Folgende Merkmale wurden an der Gesamtpflanze untersucht:

- Pflanzenlänge,
- Ährenzahl,
- Einzelpflanzenenertrag und
- Begrannung.

Zusätzlich wurden von je drei repräsentativen Ähren pro Pflanze die Merkmale:

- Ährenlänge,
 - Ährendichte (= Anzahl der Spindelstufen/ Ährenlänge),
 - Fertilität (= Kornzahl/ Anzahl der Spindelstufen),
 - Tausendkorngewicht sowie
 - der Einzelährenertrag
- erfaßt.

Zur Ermittlung der Pflanzenlänge wurde der längste Halm einer Pflanze einschließlich Ähre ohne Grannen zum Erntezeitpunkt vermessen. Die Angabe der Ährenlänge erfolgte ebenfalls ohne Grannen.

Die Ausprägung der Wachsschicht auf der Oberfläche der Pflanzen ist ebenfalls in die Untersuchungen einbezogen worden. Die Kennzeichnung dieses Merkmals erfolgte nach makroskopischer Einschätzung in zwei Stufen:

- unbewachst (Wachsfreiheit der Pflanzenoberfläche) und
- bewachst (Wachsschicht auf der Pflanzenoberfläche).

3.2.3 Cytogenetische Analysen

Für die Erstellung von Weizen- *Ae. markgrafii*- Introgressionslinien mit einer stabil eingelagerten Braunrostresistenz waren die ständige Überprüfung der Chromosomenzahl in der Mitose sowie die Analyse des Paarungsverhaltens der Chromosomen in der Meiose erforderlich. Diese Untersuchungen wurden an Hand von Quetschpräparaten von Wurzelspitzen (Metaphase I der Mitose) und unreifen Antheren (Metaphase I der Meiose) nach homogener Chromosomenfärbung (FEULGEN- Färbung) durchgeführt. Für den Nachbau wurden 42- chromosomige Pflanzen mit möglichst störungsfreier Chromosomenpaarung verwendet.

Die Auswahl der Einzelpflanzen für den Nachbau im folgenden Versuchsjahr, erfolgte stets unter Einbeziehung aller erhobenen Daten und war keinesfalls nur auf die Resistenzreaktion gegenüber Weizenbraunrost begrenzt.

3.2.4 Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen

Zur Untersuchung der Wirt - Pathogen - Interaktionen wurden zwanzig der dreißig selektierten Linien mit Resistenz gegenüber Weizenbraunrost (Pr1 - Pr20) (vgl. Abb. 1), die braunrostresistente disome Additionslinie B, der Weizen- *Ae. markgrafii*- Amphiploide sowie die Eltern der Ausgangskreuzung herangezogen. Das Pflanzenmaterial wurde nach künstlicher Inokulation des Primärblattes mit Braunrostsporen der Rasse 'Flamingo' geprüft. 'Flamingo' ist virulent gegenüber den Resistenzgenen: *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr10*, *Lr12*, *Lr13*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr15*, *Lr18*, *Lr21*, *Lr22*, *Lr23*, *T*, *B* und *Eg*.

Für die Inokulation in einem Absetzturm wurden die Primärblätter von je zwei Pflanzen pro Linie horizontal so fixiert, dass die Blattoberseite nach oben zeigte. Die sehr feine Verteilung der Braunrostsporen auf den Blättern wurde durch Zugabe abgetöteter *Lycopodium*-Sporen zum Inokulum erreicht.

Danach wurden die Pflanzen für 16 Stunden in einer dunklen Kammer mit nahezu 100% Luftfeuchte und einer Temperatur von 15°C aufbewahrt. Anschließend wurden sie in ein Gewächshaus mit 20°C, normalen Tageslicht- und Luftfeuchtebedingungen überführt. 24 Stunden später erfolgte das Ernten 2cm langer Blattstücke aus dem mittleren Bereich der Primärblätter. Diese wurden mit dem Fluoreszenzfarbstoff Uvitex 2B (Ciba Geigy, Deutschland) angefärbt, wie bei Rohringer et al. (1977) und Niks und Dekens (1991) beschrieben.

Ein ZEISS Axioplan Mikroskop mit Fluoreszenzeinrichtung wurde für die Betrachtung der pilzlichen Strukturen (Filtersatz 01: Anregung BP 365/ 12 nm, Farbteiler FT 395, Emission LP 397) und der abgestobenen Zellen der Wirtspflanze (Filtersatz 09: Anregung BP 450-490 nm, Farbteiler FT510; Emission LP 520) genutzt. Letztere waren durch ihre Autofluoreszenz gut erkennbar. Für die mikroskopischen Aufnahmen wurde ein Porst Dia-Film (ASA 100) verwendet.

Zunächst wurden alle Braunrostsporen eines Blattstückes betrachtet, um das Entwicklungsstadium des Pilzes zu beschreiben (Tab. 15 und 16; Abb. 13a-f).

In einem zweiten Schritt wurden pro Pflanze die Flächen von dreißig Infektionsstellen mit einer hypersensitiven Reaktion (Abb. 14a,b), die durch mindestens eine kollabierte Wirtszelle

charakterisiert wird, mit dem Computer-Bildanalyseprogramm KS 100 (Fa. KONTRON, Deutschland) vermessen. Damit war eine Erfassung der Ausdehnung der nekrotischen Bereiche im Blatt möglich. Bei diesen Messungen sind nur nekrotische Bereiche einbezogen worden, die auf eine einzelne gekeimte Spore zurückzuführen waren. Die anfällige Kontrolle 'Alcedo' wurde in diesen Untersuchungen nicht berücksichtigt.

3.2.5 Elektronenmikroskopische Untersuchungen

3.2.5.1 Rasterelektronenmikroskopie

Zur Erfassung von Unterschieden in der Beschaffenheit der Wachsschicht auf der oberen Blattepidermis wurden jeweils 5 Pflanzen der *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' (resistent) und von *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' (anfällig) als Eltern der Ausgangskreuzung bei normalen Tageslichtverhältnissen und Raumtemperatur in Pflanzschalen (Substrat: Erde) angezogen. Im Zweiblattstadium wurden etwa 7mm lange Stücken aus dem mittleren Bereich des Primärblattes geschnitten und auf einen selbsthaftenden Objektträger geklebt. Ebenso wurde mit dem resistenten Kreuzungsmaterial, bestehend aus dem *Ae. markgrafii* - *T. aestivum* - Amphiploiden, der Additionslinie B und weiteren 4 braunrostresistenten Introgressionslinien (Pr1, Pr8, Pr19, Pr20), verfahren. Das Primärblatt wurde gewählt, da es in den vorangegangenen phytopathologischen Tests im juvenilen Pflanzenstadium und in den fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen die Bewertungsgrundlage bildete.

Die Untersuchung der Wachsstruktur erfolgte mit einem PHILIPS XL 30 ESEM-FEG Mikroskop bei Raumtemperatur; 3,3 Torr und 6 kV. Unterschiede wurden bei einer 12800 fachen Vergrößerung sichtbar (Abb. 16).

3.2.5.2 Transmissionselektronenmikroskopie

Es wurde das gleiche Pflanzenmaterial wie für die rasterelektronenmikroskopische Analyse der Wachsschicht auf den Blattoberseiten verwendet. Die Anzucht erfolgte ebenfalls in Erdschalen. Die Inokulation des Pflanzenmaterials wurde, wie für die fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen im Abschnitt 3.2.4 beschrieben, durchgeführt. Dabei kam die Rasse 167/176 WxR unter Zugabe abgetöteter *Lycopodium*- Sporen zum Einsatz. Für die Herstellung der Präparate wurden 96 h nach der Inokulation Blattstücke aus dem mittleren Bereich des Primärblattes geschnitten.

Die Aufbereitung und Einbettung des Pflanzenmaterials umfasste folgende Arbeitsschritte:

- Schneiden von 1x3 bis 2x3 mm großen Blattstücken in 0,1 N Natrium-Calcodylat-Puffer (pH 7,0)
- Überführen der Blattstücken in mit Fixativ gefüllte Körbchen (Fixativ: 3% Glutaraldehyd in 0,1 N Natrium-Calcodylat-Puffer)
- Infiltrieren mit Fixativ mit der Vakuumpumpe
- Fixieren: 3h bei Raumtemperatur
- Waschen 5x10 min mit Natrium-Calcodylat-Puffer
- Überführen in 1% OsO₄ in Natrium-Calcodylat-Puffer für 15 min
- Waschen 4x10 min mit H₂O (milipore)
- Kühlen über Nacht auf 4°C
- Dehydrieren je 20 min mit 10%, 30% und 50%igem Ethanol
 20 min mit 70% Ethanol + Uranylacetat
 je 20 min mit 70%, 90%, 100% und 100%igem Ethanol
- Überführen für je 1 h in Ethanol/ Epoxidharz nach SPURR (Spurr 1969) 3:1, 1:1, 1:3 und über Nacht in reines Epoxidharz
- Einbetten in Epoxidharz und 24 h Polymerisieren bei 70°C

Nach Zuspitzung der Epoxidharzblöckchen mit dem Blattmaterial wurden mit einem Ultramikrotom OmU3 (Fa. REICHERT) Ultradünnschnitte von 80nm angefertigt, die mit befilmten Netzblenden aufgenommen und mit einem Transmissionselektronenmikroskop EM 900 der Fa. ZEISS untersucht wurden. Für die Dokumentation wurde ein Kodak SO-163 Film verwendet.

3.2.6 Statistische Auswertungsverfahren

Zur Ermittlung der Spaltungsverhältnisse der *Ae. markgrafii* Kreuzungen untereinander und der Rückkreuzungen braunrostresistenter Linien mit 'Alcedo' wurde der χ^2 Test mit dem 'reszu'- Computerprogramm zur Spaltungsanalyse auf Grund von F₂-Spaltungen durchgeführt (Sorge 1990).

Alle Berechnungen der statistischen Maßzahlen zur Beurteilung der Ertragsparameter wurden mit dem SAS-Programm (SAS Institute, Inc., Cary, USA) Version 8.2 durchgeführt. Um Aussagen über die Homogenität der einzelnen Ertragsparameter innerhalb der Linien zu treffen, wurde die Standardabweichung berechnet (Anhang 3). Für Aussagen über Unterschiede zwischen den Linien ist nach erfolgtem F-Test der Varianzanalyse (SAS Prozedur

Proc Mixed) der Tukey-Test herangezogen worden. Für den Vergleich der mittleren Ertragsparameter der braunrostresistenten Linien mit einer resistenten Linie aus der weizenähnlichen Population wurde der Dunnett-Test angewandt.

Zusammenhänge zwischen den einzelnen Ertragskomponenten der braunrostresistenten Introgressionslinien wurden über die Korrelationsanalyse (SAS Prozedur Corr) ermittelt. Aus sieben ausgewählten Ertragsparametern in je drei Versuchsjahren wurde eine Gruppierung von einundzwanzig Merkmalen gebildet, die die Datengrundlage zur Faktoranalyse (SAS Prozedur Factor) auf Basis der Einzelwerte darstellte. Im Ergebnis der Faktoranalyse wurden 5 neue unabhängige Variablen erhalten, auf deren Grundlage die Gruppierung der 30 resistenten Introgressionslinien mit Hilfe einer nichthierarchischen Clusteranalyse vorgenommen wurde. Die verwendete SAS Prozedur Fastclus kombiniert das nichthierarchische Clusterverfahren k-means mit dem Wardverfahren. Die Überprüfung der Gruppierung erfolgte mit der Diskriminanzanalyse (SAS Prozedur Discrim).

4 Ergebnisse

4.1 *Aegilops markgrafii*- Abstammungen

4.1.1 Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost

Aegilops markgrafii tritt in zwei Varietäten auf. Die Varietät *markgrafii* ist gekennzeichnet durch zwei auseinanderspreizende starke Endgrannen an den Blüten des obersten Ährchens der Ähre (vgl. Abb. 5b, S.41). Die Varietät *Ae. markgrafii* var. *polyathera* besitzt zusätzlich laterale Seitengrannen. Da beide Varietäten im Sortiment der gesammelten *Ae. markgrafii*-Abstammungen vertreten sind und einige der Abstammungen hinsichtlich dieses Merkmals spalten (s. Anhang 2), wurden bei der Ermittlung des Resistenzverhaltens die Besonderheiten der Varietäten berücksichtigt (Tab. 4). Für die Beurteilung der Resistenz der Abstammungen werden in der vorliegenden Arbeit nur die Ergebnisse des Jungpflanzentestes herangezogen, da sich das Pflanzenmaterial zur Hauptinfektionszeit des Weizenbraunrostes überwiegend in der Abreife befand. Damit haben Aussagen zur Altersresistenz nur stark eingeschränkte Gültigkeit.

Tab. 4: Das Resistenzverhalten der *Aegilops markgrafii*- Abstammungen gegenüber *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* im Jungpflanzentest unter Berücksichtigung der Anteile der Varietäten *markgrafii* und *polyathera*

Resistenz- verhalten	Pflanzen insge- samt	Anteil der Varietät					
		<i>markgrafii</i>		<i>polyathera</i>		heterogen ¹⁾	
		absolut	relativ	absolut	relativ	absolut	relativ
resistent	112	76	66,6	8	47,1	28	73,3
intermediär	1	1	0,9	0	0,0	0	0,0
anfällig	10	5	4,4	5	29,4	0	0,0
heterogen ¹⁾	46	32	28,1	4	23,5	10	26,3
Summe	169	114	100	17	100	38	100

¹⁾ heterogen Abstammung spaltet hinsichtlich des untersuchten Merkmals

Mit 112 Abstammungen reagierten zwei Drittel des getesteten Materials resistent gegenüber Weizenbraunrost. Das verbleibende Drittel zeigte überwiegend eine heterogene Reaktion und nur ein sehr geringer Teil (10 Abstammungen) wurde als voll anfällig eingestuft.

Unabhängig von der Varietät ist der Anteil resistenter Abstammungen der größte. Mit ca. 25% ist der Anteil der gegenüber Braunrost heterogen reagierenden Abstammungen in den einzelnen Gruppen in etwa gleich. Auffällig ist der verhältnismäßig hohe Anteil anfälliger Abstammungen in der Varietät *polyathera*.

Bei ca. 75% der untersuchten *Ae. markgrafii*- Abstammungen sind die Fundorte so genau bekannt (vgl. Anhang 2), dass Karten zur geografischen Verbreitung in Bezug zum Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost (Abb. 4a, 4b) erstellt werden konnten. Da keine geeigneten Vorlagen, die das Verbreitungsgebiet genau beschrieben hätten, zur Verfügung standen, war eine Neuanfertigung der Karten notwendig. Dazu wurde das Computerprogramm 'PC-Map 10' (Fa. GISCAD, Deutschland) genutzt.

Da das Verbreitungsgebiet sehr groß ist, wird für die Inseln der Ägäis in der Abbildung 4a nur eine Gesamteinschätzung der jeweiligen Insel durch ein Symbol zum Ausdruck gebracht. Kommen auf einer Insel z.B. resistente und anfällige Abstammungen nebeneinander vor, ist sie mit einem blauen Punkt für eine heterogene Reaktion gekennzeichnet. Gleiches trifft für Inseln zu, deren Abstammungen generell eine heterogene Reaktion gegenüber Braunrost zeigten. Detailliertere Informationen sind in der Ergänzungskarte über die Inseln der Ägäis (Abb. 4b) zu finden. Bei der Betrachtung beider Darstellungen zeichnet sich im Gebiet um Ankara (Türkei) eine Häufung von resistenten Abstammungen ab. Dabei ist noch ein Teil des westlichen und südlichen Festlandes einzubeziehen. Die Inseln der Ägäis, das griechische Festland im Westen, Bulgarien im Norden sowie der südöstliche Teil der Türkei mit den angrenzenden Ländern bilden offensichtlich Randbereiche für dieses Zentrum. Hier kommen verstärkt Abstammungen mit heterogenen und anfälligen Resistenzreaktionen vor.

Bei einem Vergleich der Inseln der Ägäis zeigt sich, dass auf den großen Inseln der Dodekanes (Rhodos, Kos, Kalimnos, Samos), die unmittelbar dem türkischen Festland vorgelagert sind, nur resistente Abstammungen zu finden sind. Mit einer Ausnahme trifft das auch für Ikaria, die viertgrößte Insel der Dodekanes, zu. Abstammungen mit heterogenen und anfälligen Resistenzreaktionen kommen vorwiegend auf den kleineren Inseln Halki, Nissiros, Telendos, Arki und Fourni vor.

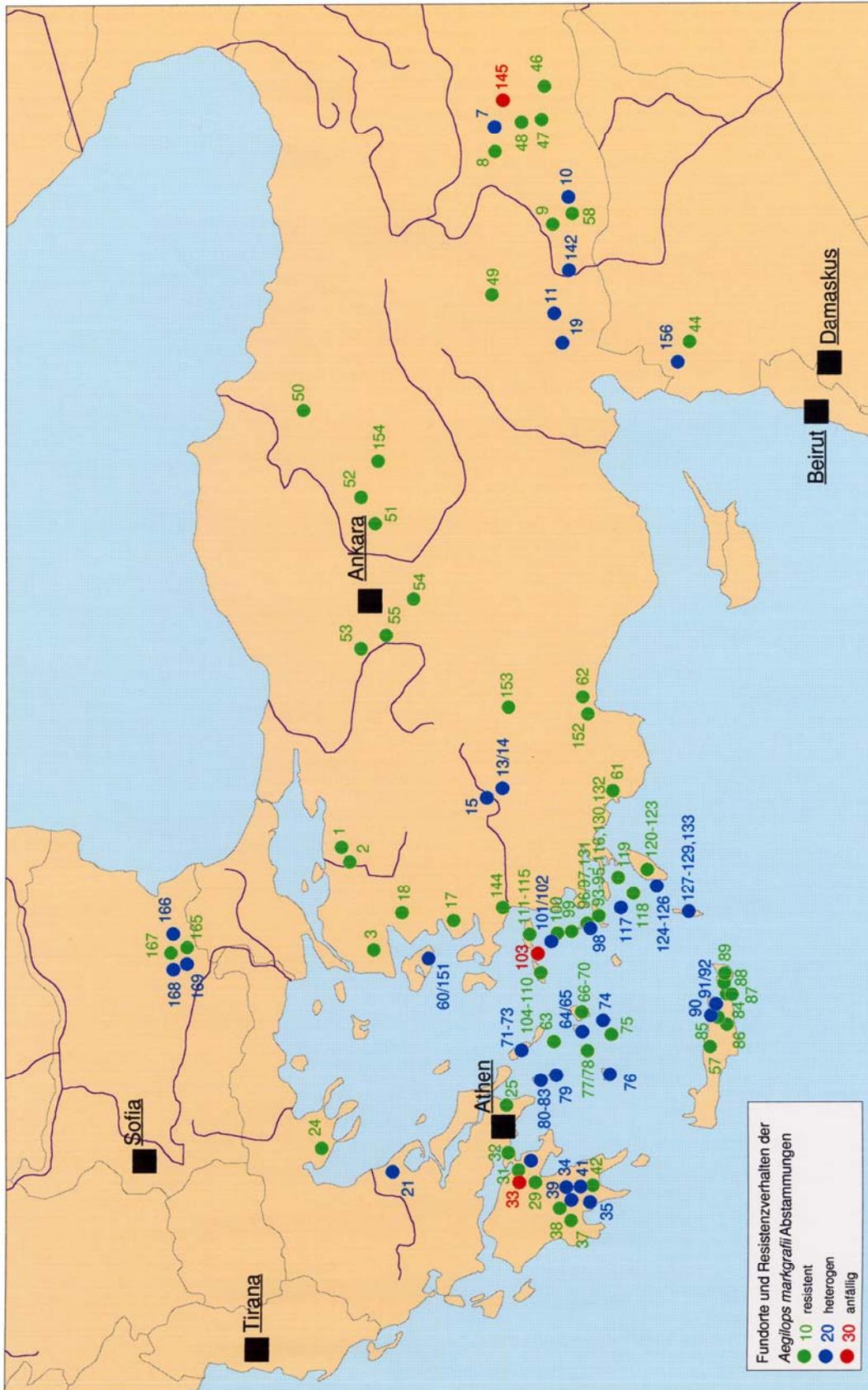


Abb. 4a: Geografische Verbreitung und das Resistenzverhalten der untersuchten *Ae. markgrafii*-Abstammungen



Abb. 4b: Fundorte und Resistenzverhalten der *Aegilops markgrafii* Abstammungen in der Ägäis

Im Vergleich zu den Kykladen im Westen der Ägäis sowie Kreta und Karpathos in der Südlichen Ägäis ist der Anteil resistenter Abstammungen auf den Dodekanes höher, obwohl in diesem Bereich die Varietät *polyathera* häufiger vertreten ist.

4.1.2 Analyse der Resistenzgenetik der *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69'

Da die Anzahl der Gene der resistenten *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' für die Braunrostresistenz zunächst unbekannt war, wurden Testkreuzungen mit verschiedenen anfälligen Abstammungen mit einer anschließenden Analyse der F₂- Generationen durchgeführt. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 5 dargestellt. Es zeigte sich, dass alle Kreuzungsnachkommen der F₁- Generation eine Braunrostresistenz besaßen. Das deutet auf eine dominante Genwirkung hin. Der χ^2 - Test der F₂- Generation gibt Hinweise auf die Zahl der beteiligten Gene. Die χ^2 - Werte sind bei Kreuzungen mit den Abstammungen AE110, AE874 und 5852 am kleinsten für die alleinige Wirkung eines dominanten Genes bzw. für die Wirkung eines dominanten und eines rezessiven Genes, die unabhängig voneinander vererbt werden. In der Kombination der Kreuzung der *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' mit der Abstammung AE884 gab es Unterschiede in der Anzahl der Gene in Abhängigkeit von der Kreuzungsrichtung, welche auf zytoplasmatisch bedingte Faktoren zurückgeführt werden könnten. Nach dem χ^2 - Test für die Kombination mit der Abstammung PI542209 ist die Wirkung zweier dominanter Gene wahrscheinlich. Die Mehrzahl der untersuchten Kreuzungen deutet jedoch auf die Wirkung eines dominanten und eines rezessiven Genes, die unabhängig voneinander vererbt werden, hin. Es ist daher davon auszugehen, das mindestens ein dominantes Gen für die Braunrostresistenz der *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' verantwortlich ist, Minorfaktoren aber durchaus ebenfalls einen Einfluß ausüben können.

Tab. 5: F₂ - Spaltungsverhältnisse aus Kreuzungen der braunrostresistenten *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' mit verschiedenen anfälligen Abstammungen und reziprok (Jungpflanzentest)

Kombination	Anzahl F ₁ - Pflanzen	Anzahl Pflanzen in F ₂	Spaltung r : a ²⁾		F ₂ χ^2 für die Genwirkungen ³⁾		
			absolut	relativ	1d (3:1)	2du (15:1)	(1d+1r)u (13:3)
AE110 x S740-69	5	93	76 : 17	4,47 : 1	2,2401	22,9685	0,0136
S740-69 x AE874	4	68	55 : 13	4,23 : 1	1,2549	19,2157	0,0060
AE874 x S740-69	8	39	29 : 10	2,90 : 1	0,0085	25,0274	1,2152
S740-69 x AE884	15	95	86 : 9	9,56 : 1	12,2140	1,6849	5,3671
AE884 x S740-69	8	94	76 : 18	4,22 : 1	1,7163	26,6922	0,0097
S740-69 x KU5852	2	19	16 : 3	5,33 : 1	0,8596	2,9509	0,1094
KU5852 x S740-69	1	20	17 : 3	5,67 : 1	1,0667	2,6133	0,1847
S740-69 x PI542209	9	135	130 : 5	26,00 : 1	32,6543	1,4938	20,0639
PI542209 x S740-69	5	132	126 : 6	21,00 : 1	29,4545	0,6545	17,4846
S740-69 x PI551119	2	24	21 : 3	7,00 : 1	2,0000	1,6000	0,6156
AE819 x S740-69	5	63	56 : 7	8,00 : 1	6,4815	2,5407	2,4137

¹⁾ alle resistent

²⁾ r resistent, a anfällig

³⁾ d dominant, r rezessiv, u unabhängig voneinander vererbt

4.2 Weizen- *Aegilops markgrafii*- Kreuzungsnachkommenschaften

4.2.1 42-chromosomige Introgressionslinien mit stabiler Braunrostresistenz

4.2.1.1 Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost

Mit dem Ziel, braunrostresistente Pflanzen zu selektieren, wurde zunächst mit sehr großen Pflanzenumfängen gearbeitet. Nach erfolgter Vorselektion wurde das breite Pflanzenmaterial unter der Berücksichtigung der Ergebnisse aus dem Jungpflanzentest im Herbst 1994 und dem anschließenden Test adulter Pflanzen 1995 auf 29 resistente Linien eingegrenzt. 1997 konnte noch eine Linie zusätzlich aus dem bislang spaltenden Material aufgenommen werden. Die weitere Entwicklung dieser Linien hinsichtlich ihres Resistenzverhaltens gegenüber Weizen-

braunrost ist in den Tabellen 6a und 6b beschrieben. Dabei wurden ausschließlich resistente, chromosomal analysierte Pflanzen (Abschn. 4.2.1.4) nachgebaut.

Tab. 6a: Das Resistenzverhalten der euploiden Introgressionslinien gegenüber *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* im Jungpflanzentest

Jahr ¹⁾	Anzahl Linien	Anzahl Pflanzen ²⁾	Resistenzverhalten			Linien mit anfälligen Pflanzen ³⁾
			resistent	intermediär	anfällig	
1995 (H)	29	235	225	6	4	Pr15 ₍₄₎
1997 (H)	30	298	274	17	7	Pr7 ₍₃₎ , 17 ₍₁₎ , 26 ₍₃₎
1998 (F)	30	300	287	13	0	

¹⁾ H Herbstanbau; F Frühjahrsanbau

²⁾ 10 Pflanzen pro Linie waren vorgesehen

³⁾ Angabe der Anzahl anfälliger Pflanzen in Klammern

Tab. 6b: Das Resistenzverhalten der euploiden Introgressionslinien gegenüber *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* im Adultpflanzentest

Jahr ¹⁾	Anzahl Linien	Anzahl Pflanzen ²⁾	Resistenzverhalten			Linien mit anfälligen Pflanzen ³⁾
			resistent	intermediär	anfällig	
1996	29	185	182	3	0	(Pr15 = interm.)
1997	30	240	228	0	12	Pr7 ₍₃₎ , 9 ₍₁₎ , 15 ₍₃₎ , 25 ₍₃₎ , 26 ₍₂₎
1998 (H)	30	169	165	0	4	Pr7 ₍₃₎ , 26 ₍₁₎
1998 (F)	30	299	294	0	5	Pr7 ₍₃₎ , 26 ₍₂₎

¹⁾ H Herbstanbau; F Frühjahrsanbau

²⁾ 10 Pflanzen pro Linie waren vorgesehen

³⁾ Angabe der Anzahl anfälliger Pflanzen in Klammern

Wie im Abschnitt 3.2.1.1 erläutert, mißlang der Jungpflanzentest Herbst 1996. Der Frühjahrsanbau 1998 war nötig, weil infolge von Frost große Teile der Herbstsaat ausgewintert waren. Im Vergleich der Jungpflanzentests Herbst 1997 und Frühjahr 1998 traten 1998 keine anfälligen Pflanzen auf. Dies ist möglicherweise auf den Einsatz unterschiedlicher Rassengemische zurückzuführen, da für die Wiederholung des Jungpflanzentestes 1998 nicht mehr alle

Rassen bereitgestellt werden konnten. Eine gute Übereinstimmung zwischen dem Herbst- und dem Frühjahrsanbau zeigte sich hingegen bei dem Adultpflanzentest 1998.

Insgesamt haben 25 der 30 selektierten Linien im Lauf von 4 Versuchsjahren ihre Stabilität in der Resistenz gegenüber Weizenbraunrost erhalten. Die Linien Pr9, Pr15 und Pr25, besonders jedoch die Linien Pr7 und Pr26 bedürfen noch weiterer Selektionsschritte, um auch hier das Auftreten anfälliger Pflanzen endgültig auszuschließen.

4.2.1.2 Analyse der Resistenzgenetik

Die Braunrostresistenz der *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' im Jungpflanzentest wird durch mindestens ein dominantes Gen unter dem offensichtlichen Einfluß weiterer untergeordneter Faktoren (vgl. Abschn. 4.1.2) bewirkt. Zur Klärung der Resistenzgenetik der neu entwickelten Weizen -*Ae. markgrafii* -Introgressionslinien (Pr-Linien) wurden Testkreuzungen der resistenten Introgressionslinien mit dem anfälligen Weizenelter 'Alcedo' durchgeführt und die Spaltungsverhältnisse der F₂- Generationen mit dem χ^2 - Test analysiert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7a für den Jungpflanzentest und in Tabelle 7b für den Adultpflanzentest dargestellt.

Für den Jungpflanzentest zeichnet sich ein ähnliches Bild wie bei den Kreuzungen der resistenten *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' mit den anfälligen *Ae. markgrafii* - Abstammungen ab. In allen Pr-Linien kommt offensichtlich das dominant wirkende Resistenzgen von 'S740-69' zum Tragen. Sehr deutlich ist das bei den Kreuzungen der Linien Pr1, Pr6, Pr12, Pr19 und Pr30 zu sehen, deren χ^2 - Werte am kleinsten für die ausschließliche Wirkung eines dominanten Genes sind. Dass auch bei den Introgressionslinien weitere genetische Faktoren einen Einfluß auf die Braunrostresistenz haben, zeigt sich u.a. für die Linie Pr3. Hier weist der kleinste χ^2 - Wert auf die Wirkung eines dominanten und eines rezessiven Genes, die unabhängig voneinander vererbt werden, hin.

Tab. 7a: F₂- Spaltungsergebnisse ausgewählter braunrostresistenter Introgressionslinien (Pr-Linien) nach Kreuzung mit der anfälligen *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo' (Al) im Jungpflanzentest

Kombi- nation	Anzahl der F ₁ - Pflan- zen ¹⁾	MI- Konfigu- ration der F ₁ - Pflanzen ²⁾	An- zahl Pflan- zen	Spaltung r : a ³⁾		F ₂ χ^2 für die Genwirkungen ⁴⁾	
				absolut	relativ	1d (3:1)	(1d+1r)u (13:1)
Pr1 x Al	3	19 ^{II} 1 ^{IV} , 21 ^{II}	105	79:26	3,0:1	0,013	3,142
Pr3 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	92	75:17	4,4:1	2,087	0,004
Pr6 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	95	71:24	3,0:1	0,004	2,644
Pr12 x Al	3	19 ^{II} 1 ^{IV} , 21 ^{II}	112	78:34	2,3:1	1,714	9,902
Pr19 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	88	62:26	2,4:1	0,969	6,730
Pr30 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV} , 20 ^{II} 2 ^I	81	51:30	1,7:1	6,259	17,777

¹⁾ alle resistent; ²⁾ I Univalent, II Bivalent, IV Quadrivalent; ³⁾ r resistent, a anfällig

⁴⁾ d dominant, r rezessiv, u unabhängig voneinander vererbt

Tab. 7b: F₂- Spaltungsergebnisse ausgewählter braunrostresistenter Introgressionslinien (Pr-Linien) nach Kreuzung mit der anfälligen *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo' (Al) im Adultpflanzentest

Kombi- nation	Anzahl der F ₁ - Pflan- zen ¹⁾	MI- Konfigu- ration der F ₁ - Pflanzen ²⁾	An- zahl Pflan- zen	Spaltung r : a ³⁾		F ₂ χ^2 für die Genwirkungen ⁴⁾	
				absolut	relativ	2ru (7:9)	2dk (9:7)
Pr1 x Al	3	19 ^{II} 1 ^{IV} , 21 ^{II}	110	45:65	1:1,4	0,354	10,527
Pr3 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	99	52:47	1:1,1	3,116	0,560
Pr6 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	100	40:60	1:1,5	0,564	10,738
Pr12 x Al	3	19 ^{II} 1 ^{IV} , 21 ^{II}	116	57:59	1:1,0	1,381	2,388
Pr19 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV}	90	49:41	1,2:1	4,202	0,120
Pr30 x Al	2	19 ^{II} 1 ^{IV} , 20 ^{II} 2 ^I	91	47:44	1,1:1	2,322	0,785

¹⁾ alle resistent; ²⁾ I Univalent, II Bivalent, IV Quadrivalent; ³⁾ r resistent, a anfällig

⁴⁾ d dominant, r rezessiv, u unabhängig voneinander vererbt, k komplementär

Für den adulten Pflanzentest der Kreuzungen der resistenten Introgressionslinien mit dem anfälligen Elter ‘Alcedo’ ist die Wirkung zweier Gene wahrscheinlich. Für die Linien Pr3, Pr19 und Pr30 sind die χ^2 -Werte am kleinsten für die Wirkung von 2 dominanten, komplementären Genen. Während für die Rückkreuzung der Linien Pr1, Pr6 und Pr12 die kleinsten χ^2 -Werte auf zwei rezessive, unabhängig voneinander vererbte Gene hinweisen.

4.2.1.3 Morphologische Eigenschaften

Die Abbildungen 5a und b geben einen Einblick in das Pflanzenmaterial, das den Untersuchungen zugrunde lag. Für einen Vergleich des Habitus sind die braunrostresistenten 42-chromosomigen Introgressionslinien, die Eltern der Ausgangskreuzung, sowie der amphiploide Bastard und die Additionslinie B dargestellt. Stellvertretend für die Vielzahl der neu entwickelten Introgressionslinien wurden vier typische Pflanzen verschiedener Linien ausgewählt.

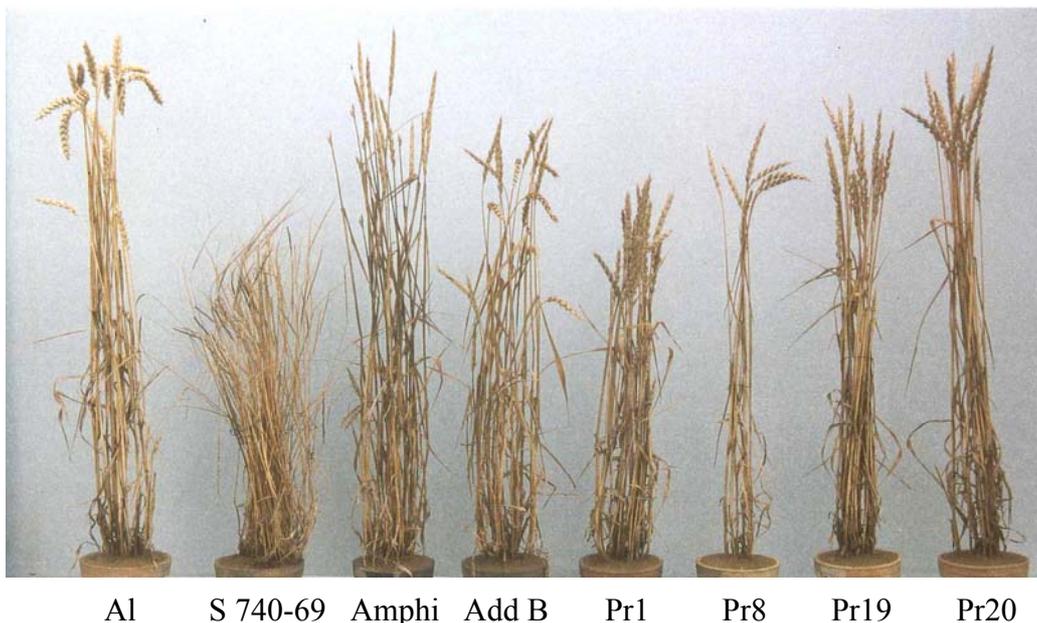


Abb. 5a: Ganzpflanzen der Ausgangseltern ‘Alcedo’ (Al) und *Ae. markgrafii* (S 740-69), vom amphiploiden Bastard (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und vier braunrostresistenten 42-chromosomigen Introgressionslinien (Pr1, Pr8, Pr19, Pr20) (von links nach rechts)

Die Ganzpflanzenaufnahme zeigt, dass das gesamte Kreuzungsmaterial im Wuchstyp mehr dem Kulturweizen 'Alcedo' als dem Wildweizen *Ae. markgrafii* ähnelt. Es ist zu erkennen, dass die braunrostresistenten Linien in der Pflanzenlänge meist etwas kürzer als 'Alcedo' sind. Der amphiploide Bastard erreicht das Niveau von 'Alcedo', während die Additionslinie B den braunrostresistenten Linien gleicht.



Abb. 5b: Ähren als Draufsicht (obere Abb.), als Seitenansicht (mittlere Abb.) und Körner (untere Abb.) der Ausgangseltern ‘Alcedo’(Al) und *Ae. markgrafii* (S 740-69), vom Amphiploiden (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und vier braunrostresistenten 42- chromosomigen Introgressionslinien (Pr1, Pr8, Pr19, Pr20) (von links nach rechts)

Die Ährenform des Kreuzungsmaterials ist im Vergleich zum Kulturweizen schmaler und bedeutend lockerer, was auf der Abb. 5b besonders in der Seitenansicht zum Ausdruck kommt. Bei den Körnern ist es weniger die Größe sondern eher die Kornfüllung, die das Kreuzungsmaterial vom 'Alcedo' unterscheidet. Die Körner des Kulturweizens sind glatt und prall gefüllt. Die des Kreuzungsmaterials haben eine sehr schrumpelige, eckige und kantige Oberfläche, sind also weniger gut gefüllt. Sehr deutlich ist dies an den Körnern des Amphiploiden zu erkennen, dessen Körner die längsten, aber auch die am schlechtesten gefüllten sind.

Nach dieser ersten Beurteilung des Habitus waren die Unterschiede zum Kulturweizen klar. Die braunrostresistenten 42-chromosomigen Linien hingegen schienen untereinander sehr homogen zu sein, was eine tiefergehende morphologische Charakterisierung der Introgressionslinien erforderlich machte. Dazu wurden im Jahr 1995 29 dieser Linien an Hand von Einzelpflanzen analysiert. 1997 wurde eine weitere Linie hinzugefügt, so dass 1997 und 1998 je 30 Linien hinsichtlich ertragspezifischer Merkmale detailliert untersucht wurden.

In Tabelle 8 sind die Mittelwerte der einzelnen Linien für sieben der wichtigsten Merkmale dargestellt. Nachfolgend wird das jeweils beste Ergebnis einer Linie (Fettdruck), mit den Ergebnissen der anderen Linien verglichen, wenn signifikante Unterschiede nachzuweisen waren:

Pflanzenlänge

Im Jahr 1995 gab es nur für das Merkmal 'Pflanzenlänge' signifikante Unterschiede zwischen den Linien. Die Linie 18 mit einer mittleren Länge von 89,75 cm war signifikant länger als die meisten anderen Linien. Nur zu den Linien 5, 15, 19, 20, 21 und 22 war kein signifikanter Unterschied zu verzeichnen. Die Linie 7 hat in den Jahren 1997 und 1998 die größte mittlere Pflanzenlänge erzielt. Unterschiede zu den Linien 20 und 21 sind 1997 nicht nachweisbar, die mittlere Pflanzenlänge übertrifft jedoch 1998 die aller anderen Linien.

Ährenzahl

Im Jahr 1997 hatte die Linie 20 im Durchschnitt 25 Ähren pro Pflanze. Damit war sie aber nur 15 anderen Linien signifikant überlegen. Hohe Ährenzahlen hatten auch die Linien 22 und 21 mit 18 bzw. 17 Ähren pro Pflanze. 1998 erreichte die Linie 7 mit 15 Ähren pro Pflanze das beste Ergebnis, ist jedoch nur wenigen anderen Linien signifikant überlegen (Linie 2, 12, 13, 14, 15, 17, 23, 24 und 31).

Tab. 8: Morphologische Merkmale und Ertragskomponenten der braunrostresistenten Introgressionslinien in 3 Versuchsjahren ^{a)}

Linie	Pflanzenlänge (cm)			Ährenzahl			Ährendichte (Spst./ cm ÄL)			Fertilität (KZ / Spst.)			Einzelährenertrag (g)			Einzelpflanzenertrag (g)			Tausendkorngewicht (g / 1000 Körner)		
	1995	1997	1998	1995	1997	1998	1995	1997	1998	1995	1997	1998	1995	1997	1998	1995	1997	1998	1995	1997	1998
1	66,14 +	52,62 +	49,33 +	10	8 +	11	1,3	1,3 +	1,3 +	2,3	2,4	2,4	1,36	1,35 +	1,19 +	12,42	10,46 +	10,11 +	40,91	42,26	36,23
2	67,20 +	56,67 +	52,00 +	11	16	8 +	1,2	1,2 +	1,4 +	2,5	2,6	2,2	1,46	1,54	1,24	13,07	19,30	9,18 +	41,23	45,37	38,65
3	64,67 +	56,00 +	54,40 +	11	11 +	12	1,3	1,2 +	1,4 +	2,1	2,9	2,4	1,13	1,55	1,48	9,57	11,90 +	14,64	38,48	40,74	42,09
4	74,33 +	60,00 +	52,80 +	7	10 +	11	1,3	1,3 +	1,3 +	2,2	2,8	2,1	1,31	1,69	1,15 +	7,77	13,05 +	9,94 +	38,87	43,75	40,02
5	79,00	70,57 +	69,20 +	10	11 +	11	1,4	1,4 +	1,4 +	2,4	2,5	2,6	1,54	1,78	1,83	13,04	17,04	20,30	42,32	49,72	47,02
6	75,75 +	59,17 +	54,17 +	11	9 +	14	1,3	1,4 +	1,4 +	2,2	2,3	2,1	1,55	1,37 +	1,27 +	14,02	7,92 +	12,94 +	44,42	42,29	42,84
7	76,60 +	89,30	91,60	11	11	15	1,4	2,0	2,0	2,2	2,9	2,7	1,49	2,44	2,01	13,23	22,46	23,71	41,78	47,18	41,28
8	75,25 +	63,00 +	55,00 +	6	11 +	10	1,4	1,3 +	1,3 +	2,3	2,3	2,6	1,42	1,74	1,42	7,88	14,73 +	10,90 +	42,46	46,62	43,09
9	72,20 +	60,00 +	54,20 +	9	8 +	10	1,4	1,3 +	1,3 +	1,9	2,1	2,6	1,11	1,16 +	1,43	7,49	6,95 +	10,59 +	40,49	40,86	39,27
10	76,00 +	60,50 +	51,80 +	10	13	9	1,3	1,2 +	1,3 +	2,4	2,6	2,9	1,71	1,51	1,45	12,67	16,79	10,35 +	42,94	43,74	35,21 +
11	76,00 +	60,00 +	54,00 +	14	10	11	1,3	1,4 +	1,3 +	2,4	2,2	2,6	1,69	1,54	1,24 +	17,29	13,70	10,36 +	44,60	48,70	34,90 +
12	75,75 +	58,00 +	48,40 +	13	9 +	7 +	1,4	1,4 +	1,3 +	2,1	2,4	1,9	1,48	1,55	0,75 +	16,36	11,70 +	4,20 +	43,84	45,00	29,75 +
13	76,00 +	59,75 +	44,20 +	14	12	6 +	1,2	1,3 +	1,2 +	2,4	3,1	2,6	1,56	1,86	1,01 +	16,85	17,24	4,28 +	44,44	42,43	29,76 +
14	75,25 +	61,50 +	47,20 +	10	6 +	7 +	1,3	1,4 +	1,2 +	2,3	2,2	2,2	1,42	1,30	1,02 +	10,83	7,01 +	6,32 +	43,26	44,81	35,20 +
15	79,40	58,67 +	53,00 +	13	11	8 +	1,4	1,8	1,3 +	2,4	1,8	2,5	1,93	1,14 +	1,48	21,58	7,58 +	8,91 +	45,93	42,67	41,72
16	70,75 +	55,40 +	44,40 +	7	9 +	8	1,3	1,3 +	1,3 +	2,3	2,1	1,7 +	1,43	1,28 +	0,79 +	7,92	7,72 +	5,42 +	42,18	43,40	34,81 +
17	75,80 +	60,00 +	49,80 +	12	10 +	6 +	1,3	1,3 +	1,3 +	2,3	2,7	2,3	1,49	1,76	1,21 +	12,94	12,20 +	6,11 +	44,01	47,85	41,09
18	89,75	72,50 +	58,67 +	14	16	10	1,3	1,2 +	1,2 +	2,2	2,6	2,8	1,49	1,56	1,70	19,04	13,48 +	14,40	44,25	40,43	42,02
19	78,60	67,00 +	52,40 +	12	14	12	1,3	1,3 +	1,3 +	2,1	2,7	1,9	1,43	1,60	0,95 +	15,75	14,99 +	8,60 +	44,82	43,02	38,69
20	86,33	72,50	57,40 +	16	25	11	1,2	1,2 +	1,4 +	2,6	2,6	2,1	1,79	1,99	1,19 +	20,64	36,48	8,38 +	44,25	50,76	39,71
21	86,20	78,00	63,04 +	12	17	13	1,2	1,4 +	1,4 +	2,3	2,3	2,3	1,53	1,75	1,46 +	11,97	25,37	14,96 +	44,14	49,63	43,01
22	85,00	67,33 +	53,88 +	11	18	11	1,3	1,3 +	1,3 +	2,1	2,5	1,8 +	1,43	1,72	0,94 +	10,80	22,85	8,19 +	44,69	48,61	41,79
23	71,12 +	63,33 +	40,67 +	10	9 +	7 +	1,2	1,3 +	1,1 +	2,2	2,3	1,6 +	1,34	1,66	0,55 +	11,33	13,48	2,66 +	42,69	48,13	27,25 +
24	69,00 +	62,33 +	43,20 +	9	11	6 +	1,4	1,4 +	1,3 +	2,2	2,2	2,0	1,27	1,37	0,79 +	10,30	12,84 +	4,13 +	38,61	41,86	32,06 +
25	70,22 +	65,50 +	46,40 +	12	9 +	9	1,4	1,6	1,4 +	2,3	2,2	2,1	1,42	1,53	1,02 +	12,87	11,59	6,75 +	41,11	48,14	36,48
26	67,80 +	69,00 +	60,60 +	10	11	10	1,3	1,6	1,7	1,9	2,0	2,7	1,15	0,72 +	1,82	9,68	20,00	14,26	40,77	28,28 +	35,74
27	65,67 +	61,75 +	52,00 +	12	16	10	1,2	1,4 +	1,4 +	2,2	2,6	1,9	1,29	1,61	1,05 +	11,42	19,84	9,01 +	40,66	42,33	40,39
28	66,80 +	59,67 +	49,67 +	8	9 +	9	1,4	1,3 +	1,3 +	2,0	2,7	2,4	1,21	1,50	1,19 +	7,95	9,94 +	8,00 +	41,01	41,70	36,24
30	74,00 +	67,75 +	51,75 +	8	17	9	1,3	1,2 +	1,3 +	2,2	2,6	1,6 +	1,40	1,72	0,86 +	9,02	19,14	5,93 +	44,68	47,52	37,96
31		70,00 +	54,00 +		15	8 +		1,3 +	1,3 +		2,3	2,3		1,66	1,37		17,89	8,75 +		51,34	42,42

a) signifikant bei P = 0,05

Ährendichte

Mit einer mittleren Ährendichte von 2,0 übertraf die Linie 7 in den Jahren 1997 und 1998 die Mehrzahl der anderen braunrostresistenten Linien. 1997 gab es keine signifikanten Unterschiede zu den Linien 15, 25 und 26, was sich 1998 für die Linie 26 bestätigte.

Fertilität

Im Jahr 1998 war die Linie 10 mit einer Fertilität von 2,9 signifikant besser im Vergleich zu lediglich vier weiteren Linien (Linie 16, 22, 23, 30).

Einzelährenertrag

Das beste Ergebnis für den Einzelährenertrag erreichte in den Jahren 1997 und 1998 die Linie 7. Während sie sich 1997 von nur 6 der untersuchten Linien positiv signifikant unterscheidet (Linie 1, 6, 9, 15, 16, 26), ist sie 1998 19 Linien überlegen.

Einzelpflanzenenertrag

Den höchsten Einzelpflanzenenertrag erzielte im Jahr 1997 die Linie 20. Sie zeigte zu 14 anderen Linien aber keine signifikanten Unterschiede. 1998 erbrachte die Linie 7 in diesem Merkmal den höchsten Wert, nur wenige Linien (Linie 3, 5, 18, 26) waren nicht signifikant unterlegen.

Tausendkorngewicht

Die Linie 31, die im Jahr 1997 das höchste Tausendkorngewicht besitzt, unterscheidet sich nur von der Linie 26 mit dem schlechtesten Tausendkorngewicht signifikant. Den höchsten Wert 1998 erreichte die Linie 5. Sie ist damit jedoch nur 8 Linien (Linie 10, 11, 12, 13, 14, 16, 23, 24) klar überlegen.

Werden die Ergebnisse der einzelnen Jahre zusammen betrachtet, zeichnet sich vor allem die Linie 7 durch Eigenschaften aus, die eine Ertragsbildung positiv beeinflussen. Die Linie 26 besitzt ebenfalls gute ertragsrelevante Merkmale. Gute Ertragsaussichten sind auch bei den Linien 20, 21, 22, 31 und 5 nach weiterer züchterischer Bearbeitung zu erwarten. Ein Vergleich zur anfälligen Kontrolle *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' konnte auf Grund von Fraßschäden in den Jahren 1995 und 1997 sowie eines verzögerten Wachstums im letzten Versuchsjahr nicht durchgeführt werden.

Die Korrelationsanalyse zur Klärung von Zusammenhängen ertragsrelevanter Merkmale in den einzelnen Versuchsjahren (Anhang 4) zeigte generell eine bessere Korrelation für Vergleiche von Merkmalen enger aufeinander folgender Versuchsjahre. Die Korrelations-

Tab. 9: Korrelation zwischen den ertragsrelevanten Merkmalen im gesamten Versuchszeitraum

Merkmal	Pflanzenlänge (cm)	Ährenzahl	Ährenlänge (cm)	Grannlänge (cm)	Anzahl Spindelstufen	Ährendichte	Kornzahl	Fertilität	Einzelähren-ertrag (g)	Einzel-pflanzen-ertrag (g)	Tausend-korn-gewicht (g)
Mittelwert	63,727	10,530	31,977	1,824	42,682	1,346	99,090	2,300	1,390	12,223	41,694
STD	11,365	3,051	2,372	0,416	3,368	0,135	16,445	0,293	0,302	5,344	4,682
N	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89	89
CORR	1	0,373	0,367	-0,059	0,606	0,257	0,412	0,146	0,541	0,523	0,521
CORR	0,373	1	0,372	-0,192	0,317	-0,021	0,354	0,272	0,503	0,845	0,480
CORR	0,367	0,372	1	0,040	0,312	-0,563	0,320	0,272	0,352	0,328	0,248
CORR	-0,059	-0,192	0,040	1	-0,010	-0,061	-0,047	-0,063	-0,060	-0,174	-0,090
CORR	0,606	0,317	0,312	-0,010	1	0,597	0,692	0,234	0,532	0,516	0,202
CORR	0,257	-0,021	-0,563	-0,061	0,597	1	0,325	-0,026	0,184	0,177	-0,007
CORR	0,412	0,354	0,320	-0,047	0,692	0,325	1	0,854	0,819	0,606	0,285
CORR	0,146	0,272	0,272	-0,063	0,234	-0,026	0,854	1	0,746	0,449	0,289
CORR	0,541	0,503	0,352	-0,060	0,532	0,184	0,819	0,746	1	0,736	0,745
CORR	0,523	0,845	0,328	-0,174	0,516	0,177	0,606	0,449	0,736	1	0,587
CORR	0,521	0,480	0,248	-0,090	0,202	-0,007	0,285	0,289	0,745	0,587	1

 Korrelationskoeffizienten signifikant bei P = 0,05 (für 87 Freiheitsgrade)

Tab. 10: Korrelation zwischen den ertragsrelevanten Merkmalen in den einzelnen Versuchsjahren

Jahr	Merkmal	Pflanzenlänge (cm)	Ährenzahl	Ährenlänge (cm)	Grannenlänge (cm)	Anzahl Spindelstufen	Ährndichte	Kornzahl	Fertilität	Einzelähren-ertrag (g)	Einzel-pflanzen-ertrag (g)	Tausend-korn-gewicht (g)
1995	Mittelwert	74,290	10,240	33,326	1,989	43,604	1,320	97,504	2,210	1,391	11,900	42,334
1995	STD	6,209	2,137	2,411	0,591	2,894	0,067	10,226	0,152	0,192	3,430	2,158
1995	N	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29	29
1995	CORR	1	0,375	0,481	-0,371	0,378	-0,245	0,399	0,290	0,554	0,497	0,771
1995	CORR	0,375	1	0,559	0,106	0,363	-0,388	0,441	0,342	0,522	0,842	0,547
1995	CORR	0,481	0,559	1	-0,051	0,770	-0,520	0,723	0,477	0,724	0,491	0,558
1995	CORR	-0,371	0,106	-0,051	1	0,119	0,210	0,244	0,259	0,135	0,084	-0,156
1995	CORR	0,378	0,363	0,770	0,119	1	0,133	0,764	0,289	0,724	0,425	0,392
1995	CORR	-0,245	-0,388	-0,520	0,210	0,133	1	-0,108	-0,368	-0,162	-0,202	-0,361
1995	CORR	0,399	0,441	0,723	0,244	0,764	-0,108	1	0,827	0,949	0,621	0,479
1995	CORR	0,290	0,342	0,477	0,257	0,289	-0,368	0,827	1	0,777	0,520	0,399
1995	CORR	0,554	0,522	0,724	0,135	0,724	-0,162	0,949	0,777	1	0,732	0,710
1995	CORR	0,497	0,842	0,491	0,084	0,425	-0,202	0,621	0,520	0,732	1	0,671
1995	CORR	0,771	0,547	0,558	-0,156	0,392	-0,361	0,479	0,399	0,710	0,671	1
1997	Mittelwert	63,603	11,795	31,517	1,699	42,695	1,369	104,281	2,427	1,550	15,016	44,545
1997	STD	7,188	3,959	2,412	0,271	2,887	0,165	12,944	0,300	0,264	6,238	4,453
1997	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
1997	CORR	1	0,437	0,076	-0,523	0,716	0,400	0,500	0,099	0,401	0,548	0,211
1997	CORR	0,437	1	0,643	-0,514	0,233	-0,295	0,306	0,198	0,411	0,864	0,297
1997	CORR	0,076	0,643	1	-0,234	-0,056	-0,785	0,348	0,441	0,346	0,495	0,235
1997	CORR	-0,523	-0,514	-0,234	1	-0,455	-0,137	-0,167	0,066	-0,087	-0,437	-0,051
1997	CORR	0,716	0,233	-0,056	-0,455	1	0,645	0,397	-0,179	-0,028	0,409	-0,178
1997	CORR	0,400	-0,295	-0,785	-0,137	0,645	1	-0,008	-0,421	-0,232	-0,109	-0,249
1997	CORR	0,500	0,306	0,348	-0,167	0,397	-0,008	1	0,820	0,564	0,442	-0,066
1997	CORR	0,099	0,198	0,441	0,066	-0,179	-0,421	0,820	1	0,635	0,200	0,097
1997	CORR	0,401	0,411	0,346	-0,087	-0,028	-0,232	0,564	0,635	1	0,501	0,726
1997	CORR	0,548	0,864	0,495	-0,437	0,409	-0,109	0,442	0,200	0,501	1	0,307
1997	CORR	0,211	0,297	0,235	-0,051	-0,178	-0,249	-0,066	0,097	0,726	0,307	1

...Fortsetzung Tabelle 10

Jahr	Merkmal	Pflanzenlänge (cm)	Ährenzahl	Ährenlänge (cm)	Grannenlänge (cm)	Anzahl Spindelstufen	Ährndichte	Kornzahl	Fertilität	Einzelähren-ertrag (g)	Einzel-pflanzen-ertrag (g)	Tausend-korn-gewicht (g)
1998	Mittelwert	53,639	9,546	31,132	1,790	41,776	1,349	95,433	2,259	1,229	9,743	38,224
1998	STD	9,285	2,329	1,694	0,262	4,037	0,151	22,536	0,349	0,344	4,674	4,573
1998	N	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
1998	CORR	1	0,691	-0,087	-0,256	0,794	0,802	0,680	0,475	0,802	0,909	0,582
1998	CORR	0,691	1	-0,160	-0,228	0,467	0,528	0,343	0,200	0,496	0,754	0,570
1998	CORR	-0,087	-0,160	1	0,069	0,108	-0,419	0,294	0,394	0,267	0,105	0,063
1998	CORR	-0,256	-0,228	0,069	1	-0,062	-0,126	-0,169	-0,228	-0,182	-0,218	-0,114
1998	CORR	0,794	0,467	0,108	-0,062	1	0,853	0,853	0,550	0,809	0,779	0,310
1998	CORR	0,802	0,528	-0,419	-0,126	0,853	1	0,626	0,306	0,609	0,677	0,260
1998	CORR	0,680	0,343	0,294	-0,169	0,853	0,626	1	0,901	0,924	0,760	0,318
1998	CORR	0,475	0,200	0,394	-0,228	0,550	0,306	0,901	1	0,837	0,611	0,303
1998	CORR	0,802	0,496	0,267	-0,182	0,809	0,609	0,924	0,837	1	0,896	0,640
1998	CORR	0,909	0,754	0,105	-0,218	0,779	0,677	0,760	0,611	0,896	1	0,671
1998	CORR	0,582	0,570	0,063	-0,114	0,310	0,260	0,318	0,303	0,640	0,671	1

■ Korrelationskoeffizient signifikant bei $P = 0,05$ für 27 Freiheitsgrade (Jahr 1995) bzw. 28 Freiheitsgrade (Jahre 1997/1998)

koeffizienten zwischen den Versuchsjahren 1995/97 und 1997/98 sind höher verglichen mit denen der Jahre 1995/98.

Die Merkmale Ährendichte, Ährenlänge, Kornzahl und Pflanzenlänge korrelierten 1997/98 stärker als 1995/97. Ährenzahl, Fertilität, Einzelährenertrag und Tausendkorngewicht wiesen 1997/98 geringere Korrelationskoeffizienten im Vergleich zu den Versuchsjahren 1995/1997 auf. Die Merkmale Grannenlänge und Spindelstufen zeigen sowohl 1995/97 als auch 1997/98 eine mäßige Korrelation, während für den Einzelpflanzenenertrag nur eine schwache Korrelation nachweisbar war.

Bei der Betrachtung von Korrelationen der verschiedenen Merkmale untereinander (Tabellen 9 und 10) zeigte sich ein mäßiger Zusammenhang zwischen der Pflanzenlänge und der Anzahl der Spindelstufen, dem Einzelähren- und Einzelpflanzenenertrag sowie dem Tausendkorngewicht. Die Merkmale Ährenzahl, Ährenlänge, Kornzahl und Ährendichte korrelieren nicht ganz so stark mit der Pflanzenlänge. Die Korrelationskoeffizienten zeigten bei fünf der untersuchten Merkmale eine zunehmenden Tendenz von 1995 bis 1998.

Die Ährenzahl korreliert über alle drei Versuchsjahre sehr hoch mit dem Einzelpflanzenenertrag. Mit dem Einzelährenertrag und dem Tausendkorngewicht ist sie mäßig korreliert.

Während das Merkmal Ährenlänge 1995 noch sehr hohe Korrelationskoeffizienten mit den Merkmalen Spindelstufen, Kornzahl und Einzelährenertrag aufweist, schwächt sich dieser Zusammenhang in den Jahren 1997 und 1998 ab.

Das Merkmal Grannenlänge ist mit keinem der anderen ertragsrelevanten Merkmale korreliert.

Die Anzahl der Spindelstufen zeigt in den Jahren 1995 und 1998 eine besonders hohe Korrelation zur Kornzahl und dem Einzelährenertrag. Über alle drei Versuchsjahre verstärkt sich der Zusammenhang mit dem Merkmal Ährendichte. Für den Einzelpflanzenenertrag ist eine mäßige Korrelation nachweisbar.

Die Ährendichte korreliert erst 1998 stärker mit der Kornzahl, dem Einzelähren- und Einzelpflanzenenertrag.

Die höchsten Korrelationswerte ergab die Merkmalspaarung Kornzahl und Einzelährenertrag. Des weiteren sind die Fertilität sowie der Einzelpflanzenenertrag hoch mit der Kornzahl korreliert. Hohe Korrelationskoeffizienten in allen drei Versuchsjahren wiesen ebenfalls die Merkmalspaarungen Fertilität und Einzelährenertrag, Einzelährenertrag und Einzelpflanzenenertrag sowie Einzelährenertrag und Tausendkorngewicht auf.

Die Faktoranalyse auf der Basis der Einzelwerte von einundzwanzig Merkmalen, die sich aus je sieben ausgewählten Ertragsparametern der Introgressionslinien in je drei Versuchsjahren zusammensetzten, ergab fünf neue unabhängige Variablen. Auf Grund der fünf Faktoren konnten mit Hilfe einer nichthierarchischen Clusteranalyse die 30 braunrostresistenten Introgressionslinien in drei Cluster eingeteilt werden. Diese Einteilung wurde mit einer Diskriminanzanalyse überprüft und als Ergebnis bestätigten sich die drei Liniengruppen (Cluster) (Abb. 6):

Cluster 1: Pr-Linien 13, 2, 10, 18, 26, 3

Cluster 2: Pr-Linien 20, 22, 7, 30, 21, 23, 19, 27

Cluster 3: Pr-Linien 25, 17, 12, 8, 5, 4, 24, 11, 28, 16, 14, 15, 6, 1, 9

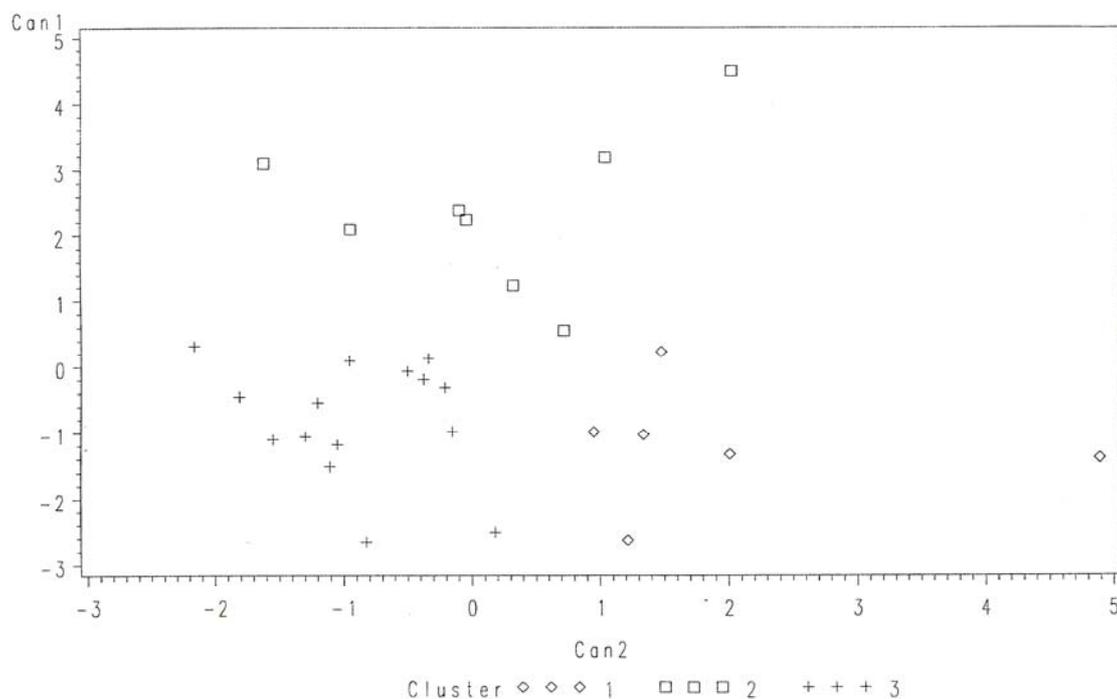
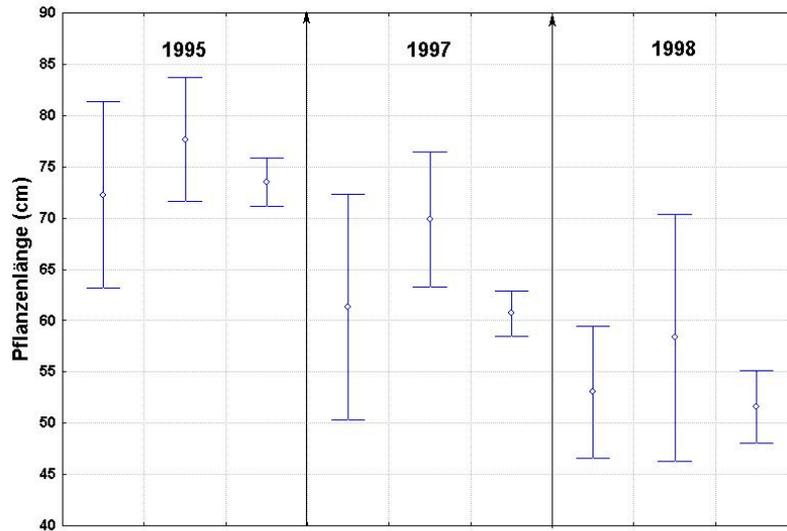


Abb. 6: Überprüfung der Unterteilung von 30 untersuchten Introgressionslinien in drei Cluster

Die Linien eines Clusters sind auf Basis der fünf Faktoren ähnlicher als Linien aus verschiedenen Clustern.

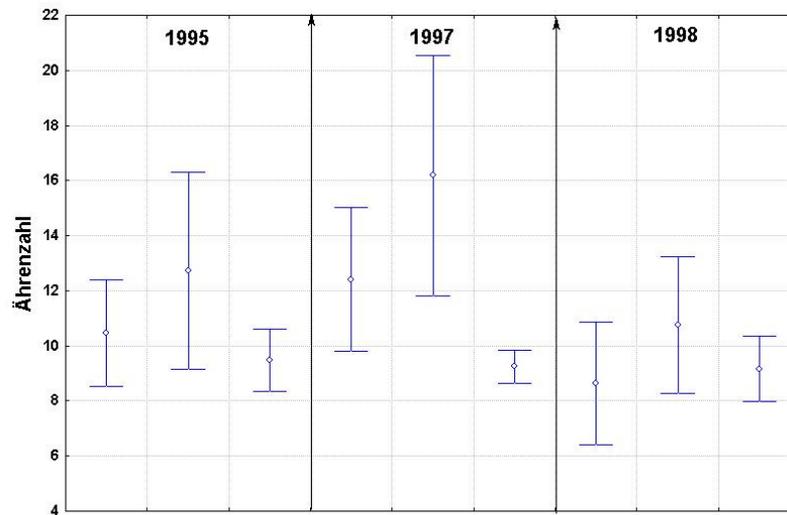
Die Abbildungen 7a bis g zeigen die Mittelwerte der erhaltenen Cluster einschließlich der Konfidenzintervalle bezogen auf das einzelne Merkmal in drei Versuchsjahren.

a)



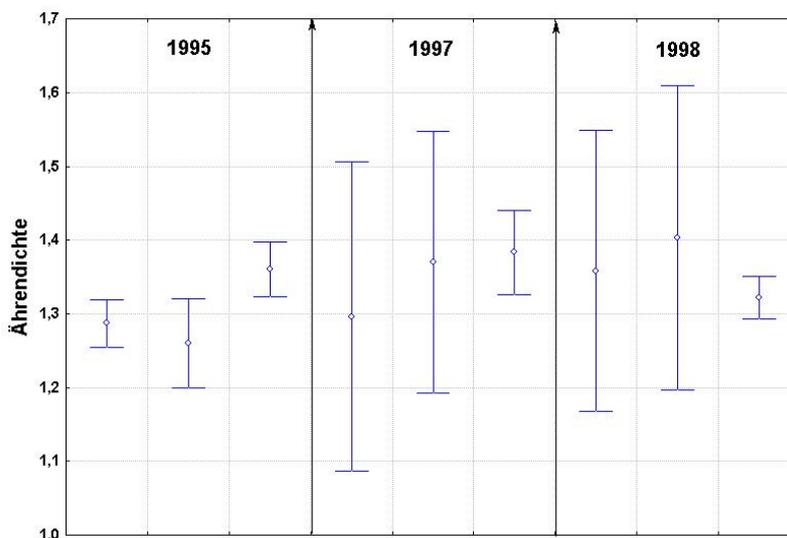
Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

b)



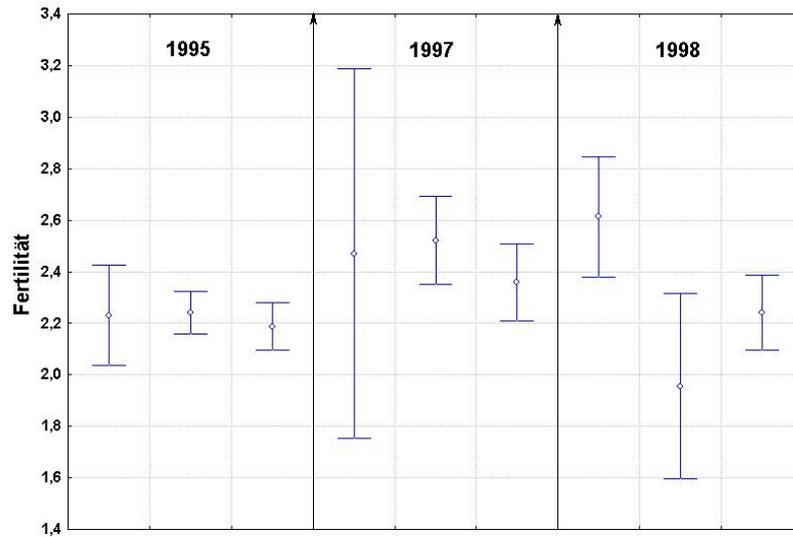
Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

c)



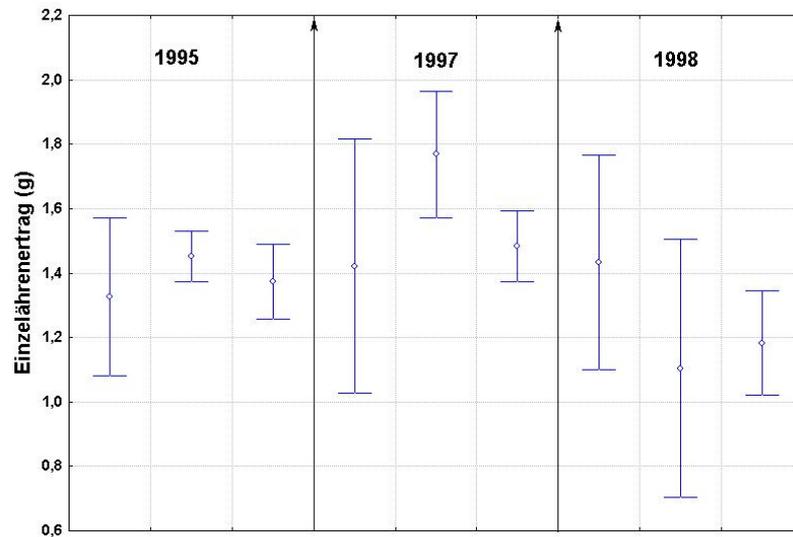
Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

d)



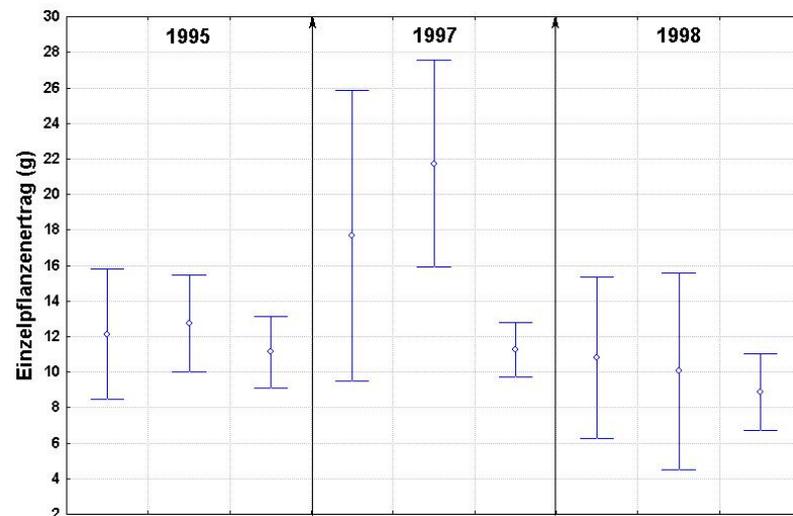
Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

e)



Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

f)



Mittelwerte und Konfidenzintervalle je Cluster 1, 2 und 3

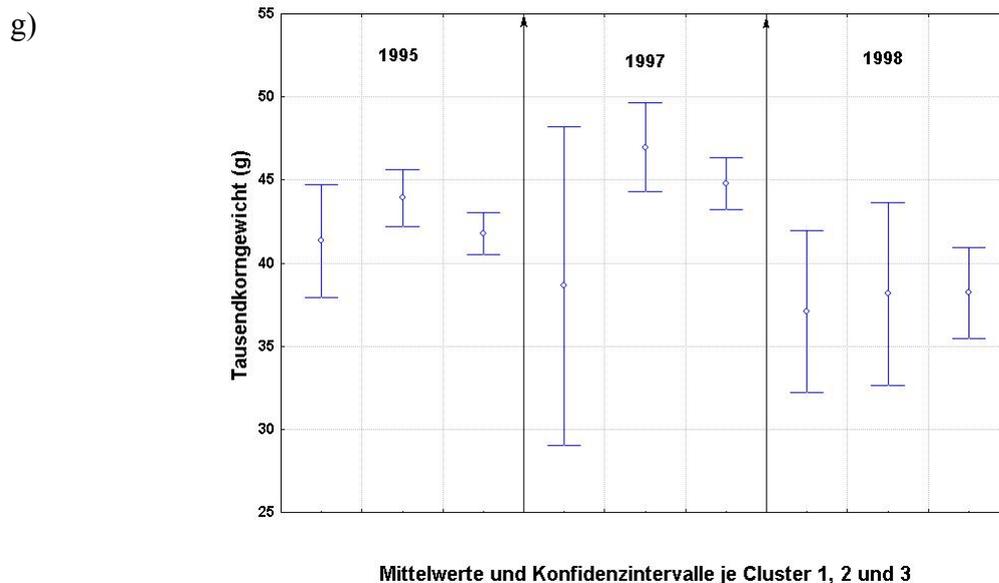


Abb. 7: Mittelwerte und Konfidenzintervalle der erhaltenen Cluster bezogen auf sieben ertragsbestimmende Merkmale in drei Versuchsjahren

- a) Pflanzenlänge: Die Linien des zweiten Clusters sind über alle Versuchsjahre länger als die der anderen beiden Cluster. Die Cluster zwei und drei unterscheiden sich kaum.
- b) Ährenzahl: Die Linien des zweiten Clusters haben die meisten Ähren pro Pflanze. Im Jahr 1997 unterscheiden sich alle Linien des dritten Clusters deutlich von den beiden anderen.
- c) Ährendichte: Eine stete Zunahme der Ährendichte im Laufe der Versuche von 1995 bis 1998 ist für Cluster zwei zu verzeichnen. Cluster eins zeigt eine ähnliche, aber schwächer ausgeprägte Tendenz. In den Linien des dritten Clusters nimmt die Ährendichte von 1995 bis 1998 ab.
- d) Fertilität: Eine Verbesserung der Fertilität im Laufe der Versuche wird bei den Linien des ersten Clusters deutlich. Cluster zwei und drei verhalten sich schwankend.
- e) Einzelährenertrag: Über alle drei Jahre bleibt der Einzelährenertrag des ersten Clusters nahezu gleich. Cluster zwei ist in den Jahren 1995 und 1997 besser als die anderen beiden Liniengruppen.
- f) Einzelpflanzenenertrag: In den Jahren 1995 und 1998 sind alle drei Cluster kaum voneinander zu unterscheiden. 1997 ist Cluster zwei besser als die anderen zwei.
- g) Tausendkorngewicht: Die Linien des zweiten Clusters erlangten in allen drei Jahren die besten Ergebnisse. Cluster eins hat eine sinkende Tendenz. Die Linien des dritten Clusters haben insgesamt betrachtet eine etwas höhere Tausendkornmasse als die Linien des ersten Clusters.

Auffällig sind die doch sehr großen Konfidenzintervalle des ersten und zweiten Clusters (Abb. 7a-g). Cluster drei hat im Vergleich kleinere Konfidenzintervalle, was auf eine größere Homogenität der Linien untereinander hindeutet.

4.2.1.4 Cytogenetische Untersuchungen

Eine Voraussetzung für die Erhaltung einer stabilen Braunrostresistenz in den neu entwickelten Introgressionslinien (Pr- Linien) ist der 42- chromosomige Status, verbunden mit einer störungsfreien Chromosomenpaarung in der Meiose. Nachdem zunächst nur stichprobenweise die Chromosomenzahlen bzw. die Chromosomenpaarung der einzelnen Linien erfaßt wurden, erfolgten in den Jahren 1997 und 1998 umfangreichere Untersuchungen. Die Ergebnisse der Chromosomenzahlen in der Mitose sind in Tabelle 11 dargestellt, die des meiotischen Paarungsverhaltens sind in Tabelle 12 aufgeführt.

Tab. 11: Somatische Chromosomenzahlen der Introgressionslinien in der Mitose

Jahr ¹⁾	Anzahl Pflanzen	% Pflanzen mit 2n =			
		40	41	42	43
1997	110	6,4	13,6	79,1	0,9

¹⁾ Auf Grund des Auswinterungsschadens entfallen die Ergebnisse für 1998.

Fast 80% der Weizen- *Ae. markgrafii*- Introgressionslinien haben bereits einen 42-chromosomigen Status. Dabei wurde das Chromosom B von *Ae. markgrafii* strukturell nahezu unverändert in das Weizengenom eingebaut (Abb. 8).



Abb. 8: Metaphase I der Mitose der Introgressionslinie Pr1 (2n = 42)
Das Chromosomenpaar B (Pfeile) von *Ae. markgrafii* ist deutlich erkennbar.

Tab. 12: MI-Paarungsverhalten der Chromosomen der Introgressionslinien in der Meiose

Jahr	Anzahl Pflanzen	% Pollenmutterzellen mit			
		$19^{II}2^I, 20^{II}$	$20^{II}1^I$	21^{II} ($20^{II}2^I, 19^{II}1^{IV}$)	$21^{II}1^I$
1997	70	1,4	15,7	82,9	0,0
1998	41	4,9	7,3	85,4	2,4

In der Meiose zeigten im Jahr 1997 ca. 83% der untersuchten Pflanzen eine störungsfreie Chromosomenpaarung mit 21 Bivalenten (Abb. 9). Sehr selten konnte dabei in den 42-chromosomigen Pollenmutterzellen eine Univalent- oder Quadrivalentbildung beobachtet werden. Trotz des Nachbaues 42-chromosomiger Pflanzen mit möglichst gutem meiotischen Paarungsverhalten erhöhte sich insgesamt betrachtet 1998 der Anteil von Pflanzen mit 21 Bivalenten nur geringfügig. Einzelne Linien (Pr3, 6, 8, 21, 28 und 31) sind jedoch nicht nur hinsichtlich der Chromosomenzahl stabil, sondern zeichnen sich über beide Jahre durch eine ungestörte MI-Paarung der 42 Chromosomen aus.

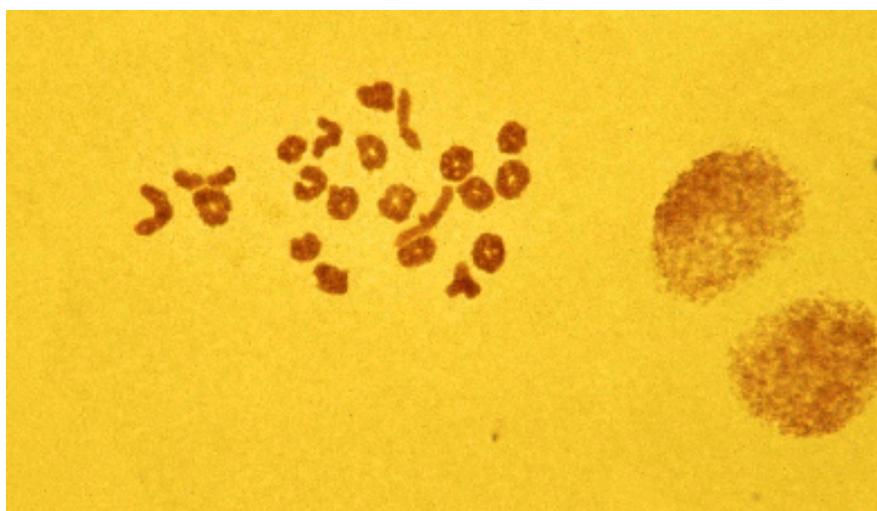


Abb. 9: Chromosomenpaarung in der Metaphase I der Meiose einer Pollenmutterzelle der Introgressionslinie Pr14 (21 Bivalente)

Aber nicht nur die Introgressionslinien allein sondern auch die F_1 - Generation ihrer Testkreuzungen mit 'Alcedo' zur Klärung der Resistenzgenetik (Abschn. 4.2.1.2) sind hinsichtlich des chromosomalen Paarungsverhaltens untersucht worden. Dabei konnte ein gehäuftes Auftreten von Quadrivalenten (Abb. 10) beobachtet werden.

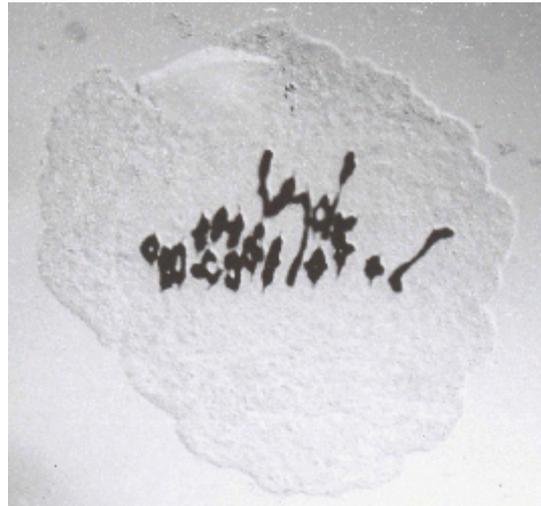


Abb. 10: Quadrivalentbildung als Folge einer reziproken Translokation bei der Rückkreuzung der resistenten Introgressionslinie Pr4 x 'Alcedo' als anfälligem Elter

4.2.2 Population mit weizenähnlichem Habitus

4.2.2.1 Das Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost

Neben den 42- chromosomigen Introgressionslinien, die schon hinsichtlich der Morphologie deutlich einige Wildpflanzenmerkmale von *Ae. markgrafii* aufwiesen (Abb. 5a und b, Abschn. 4.2.1.3), gab es eine große Gruppe von Pflanzen, die morphologisch kaum vom Kreuzungselter 'Alcedo' zu unterscheiden war. Sie wurde daher als Population mit weizenähnlichem Habitus bezeichnet. Charakteristisch war das Auftreten vieler resistenter Individuen in dieser Gruppe, was auf eine Einlagerung der Braunrostresistenz aus *Ae. markgrafii* hinwies. Trotz des Nachbaues ausschließlich resistenter Pflanzen gestaltete sich die Stabilisierung dieser Resistenz im Material sehr schwierig.

Tab. 13a: Das Resistenzverhalten der Population mit weizenähnlichem Habitus gegenüber *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* im Jungpflanzentest

Jahr ¹⁾	Anzahl Pflanzen	Resistenzverhalten im Jungpflanzentest					
		resistent		intermediär		anfällig	
		absolut	relativ	absolut	relativ	absolut	relativ
1995 (H)	95	64	67,4	3	3,1	28	29,5
1997 (H)	213	126	59,2	29	13,6	58	27,2
1998 (F)	201	79	39,3	42	20,9	80	39,8

¹⁾ H Herbstanbau; F Frühjahrsanbau

Tab. 13b: Das Resistenzverhalten der Population mit weizenähnlichem Habitus gegenüber *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* im Adultpflanzentest

Jahr ¹⁾	Anzahl Pflanzen	Resistenzverhalten im Adultpflanzentest					
		resistent		intermediär		anfällig	
		absolut	relativ	absolut	relativ	absolut	relativ
1996	85	59	69,4	0	0	26	30,6
1997	164	76	46,3	0	0	88	53,7
1998 (H)	59	39	66,1	0	0	20	33,9
1998 (F)	206	122	59,2	0	0	84	40,8

¹⁾ H Herbstanbau; F Frühjahrsanbau

Sowohl im Jungpflanzentest (Tab. 13a) als auch im Adultpflanzentest (Tab. 13b) ist über die Dauer der Versuchsjahre eine Zunahme des Anteils anfälliger Pflanzen zu verzeichnen. Während im Jungpflanzentest noch viele Pflanzen ein intermediär ausgeprägtes Resistenzverhalten zeigten, gab es bei den adulten Pflanzen eine klare Trennung in der Resistenzreaktion. Der allgemeine Trend der Abnahme des Anteils resistenter Individuen täuscht über die Tatsache hinweg, dass sich bei einigen Pflanzen die Resistenz in den Nachkommen bestätigte. Nach der Auswertung des Adultpflanzentestes 1998 wurden für einen Frühjahrsanbau 1999 nochmals 13 Pflanzen ausgewählt, die auf zwei verschiedene Mutterpflanzen (L 2930 und L 2989) zurückgingen. Alle Nachkommen zeichneten sich durch eine hohe Resistenz im adulten Pflanzenstadium aus. Während die Nachkommen, die auf die Pflanze L 2930 zurückführbar waren, auch ihren sehr weizenähnlichen Habitus behielten, war das bei den Nachkommen der

Pflanze L 2989 nicht mehr der Fall. Mit der Ernte 1999 wurden die Nachkommenschaft der Pflanze L 2930 als resistente Linie mit weizenähnlichem Habitus zusammengefaßt.

4.2.2.2 Morphologische Eigenschaften

Einen Einblick in die Morphologie der Populationen mit weizenähnlichem Habitus geben die Abbildungen 11a und b. Es werden das Erscheinungsbild der Ganzpflanze und die Besonderheiten der Ähren- und Körnerformen an Hand von 3 typischen Pflanzen im Vergleich zum Kreuzungselter ‘Alcedo’ dargestellt.

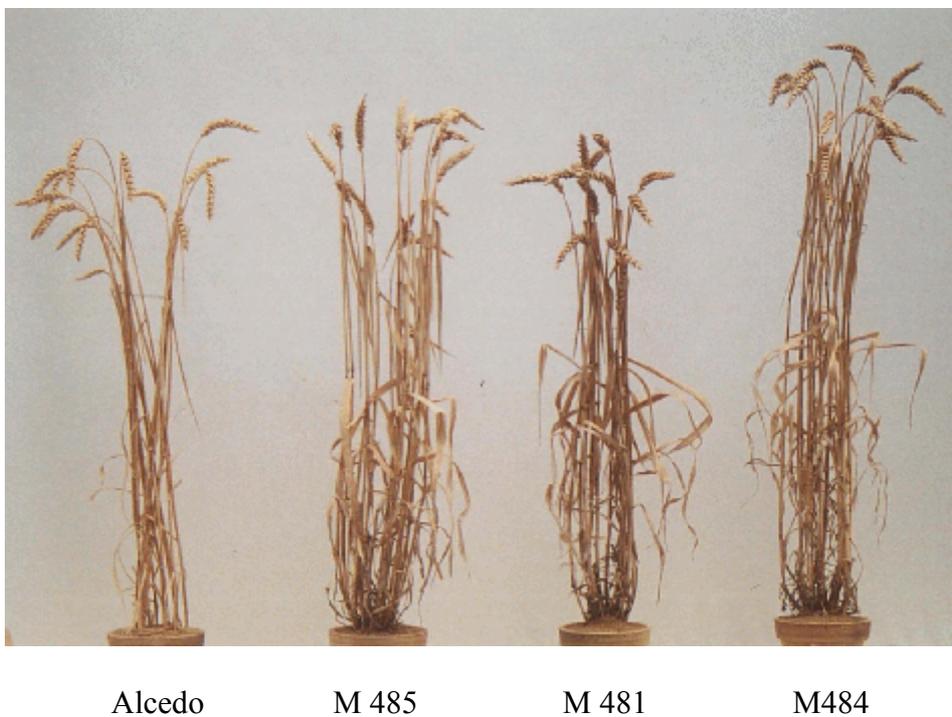


Abb. 11a: Ganzpflanzen des Kreuzungselters ‘Alcedo’ und 3 braunrostresistenten Pflanzen mit weizenähnlichem Habitus (M 485, M 481, M484) (von links nach rechts)

Die braunrostresistenten Pflanzen der Population mit weizenähnlichem Habitus haben einen kräftigeren Wuchstyp als ‘Alcedo’. Sie sind ebenso lang wie ‘Alcedo’ bzw. sogar etwas länger.



Abb. 11b: Ähren als Draufsicht (obere Abb.), Seitenansicht (mittlere Abb.) und Körner des Kreuzungselter 'Alcedo' und 3 braunrostresistenter Pflanzen mit weizenähnlichem Habitus (M 485, M 481, M484) (von links nach rechts)

Der Spindelstufenabstand der Ähren ist nahezu gleich. Während beim ‘Alcedo’ der obere Ährenbereich gut mit Körnern gefüllt ist, sind bei den Pflanzen der Population mit weizenähnlichem Habitus die unteren Ährenbereiche besser ausgeprägt. Zur Spitze hin wird hier die Ähre schmaler im Vergleich zu der sehr kompakten Wirkung der Ähre von ‘Alcedo’.

Für eine genauere morphologische Analyse wurden im Jahr 1998 zehn Einzelpflanzen detailliert untersucht. Die Ergebnisse in Tab. 14 zeigen, welche Auswirkung die Introgression eines kleinen Chromosomenstückes im Vergleich zur Substitution eines Chromosomenpaares auf die Ertragsparameter hat.

Die braunrostresistente Linie aus der Population mit weizenähnlichem Habitus erzielte in den ertragsrelevanten Merkmalen die besten Ergebnisse. Der große, kräftige Wuchstyp, der zahlreiche Ährenansatz sowie die gute Ährenausrüstung, wie es schon auf der Abb. 11a erkennbar ist, spiegelt sich in den Zahlen wieder. Lediglich zwei Linien (Pr5, Pr7) unterscheiden sich in der Länge nicht signifikant von der weizenähnlichen Linie. Gemeinsam mit der 42-chromosomigen braunrostresistenten Linie 7 nimmt sie eine Spitzenposition in der Ährenzahl ein. Die Ährendichte unterscheidet sich ebenfalls nicht signifikant von Linie Pr7. In der Fertilität erreicht die Linie aus der weizenähnlichen Population zwar nicht das höchste Ergebnis, mit 2,6 Körnern/ Spindelstufe ist sie jedoch unter den besten Linien zu finden. Führend ist sie dagegen in den Merkmalen Einzelähren- und Einzelpflanzenenertrag sowie im Tausendkorngewicht. Während die Linien Pr5, Pr7 und Pr26 noch ähnlich gute Ergebnisse im Einzelährenenertrag aufweisen, und sich die Linien Pr5 und Pr7 auch im Einzelpflanzenenertrag nicht signifikant von der weizenähnlichen Linie unterscheiden, gilt dies bei dem Tausendkorngewicht nur für die Pr5 als einzige von 30 Linien.

Tab. 14: Vergleich der mittleren Ertragsparameter der braunrostresistenten Introgressionslinien zu der resistenten Linie aus der Population mit weizenähnlichem Habitus (Wzä.)¹⁾

Linie	Pflanzenlänge (cm)	Ährenzahl	Ährendichte (Spst./ cm ÄL)	Fertilität (KZ/ Spst.)	Einzelähren- ertrag (g)	Einzel- pflanzen- ertrag (g)	TKG (g/ 1000 Körner)
1	49,33 -	11	1,3 -	2,4	1,19 -	10,11 -	36,23 -
2	52,00 -	8	1,4 -	2,2	1,24 -	9,18 -	38,65 -
3	54,40 -	12	1,4 -	2,4	1,48 -	14,64 -	42,09 -
4	52,80 -	11	1,3 -	2,1	1,15 -	9,94 -	40,02 -
5	69,20	11	1,4 -	2,6	1,83	20,30	47,02
6	54,17 -	14	1,4 -	2,1	1,27 -	12,94 -	42,84 -
7	91,60	15	2,0	2,7	2,01	23,71	41,28 -
8	55,00 -	10	1,3 -	2,6	1,42 -	10,90 -	43,09 -
9	54,20 -	10	1,3 -	2,6	1,43 -	10,59 -	39,27 -
10	51,80 -	9	1,3 -	2,9	1,45 -	10,35 -	35,21 -
11	54,00 -	11	1,3 -	2,6	1,24 -	10,36 -	34,90 -
12	48,40 -	7	1,3 -	1,9	0,75 -	4,20 -	29,75 -
13	44,20 -	6	1,2 -	2,6	1,01 -	4,28 -	29,76 -
14	47,20 -	7	1,2 -	2,2	1,02 -	6,32 -	35,20 -
15	53,00 -	8	1,3 -	2,5	1,48 -	8,91 -	41,72 -
16	44,40 -	8	1,3 -	1,7	0,79 -	5,42 -	34,81 -
17	49,80 -	6	1,3 -	2,3	1,21 -	6,11 -	41,09 -
18	58,67 -	10	1,2 -	2,8	1,70 -	14,40 -	42,02 -
19	52,40 -	12	1,3 -	1,9	0,95 -	8,60 -	38,69 -
20	57,40 -	11	1,4 -	2,1	1,19 -	8,38 -	39,71 -
21	63,04 -	13	1,4 -	2,3	1,46 -	14,96 -	43,01 -
22	53,88 -	11	1,3 -	1,8	0,94 -	8,19 -	41,79 -
23	40,67 -	7	1,1 -	1,6	0,55 -	2,66 -	27,25 -
24	43,20 -	6	1,3 -	2,0	0,79 -	4,13 -	32,06 -
25	46,40 -	9	1,4 -	2,1	1,02 -	6,75 -	36,48 -
26	60,60 -	10	1,7	2,7	1,82	14,26 -	35,74 -
27	52,00 -	10	1,4 -	1,9	1,05 -	9,01 -	40,39 -
28	49,67 -	9	1,3 -	2,4	1,19 -	8,00 -	36,24 -
30	51,75 -	9	1,3 -	1,6	0,86 -	5,93 -	37,96 -
31	54,00 -	8	1,3 -	2,3	1,37 -	8,75 -	42,42 -
Wzä.	93,33	15	2,1	2,6	3,10	42,13	52,36

¹⁾ - Signifikanz bei P = 0,05

4.3 Analyse der Wirt - Erreger - Interaktionen resistenter Weizen- *Aegilops markgrafii* -Introgressionslinien nach Infektion mit Weizenbraunrost

Die *Ae. markgrafii* Abstammung ‘S740-69’ zeichnet sich durch eine sehr hohe Resistenz gegenüber *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* aus. Makroskopisch lassen sich keine Veränderungen auf der Blattoberfläche nachweisen. Der *T. aestivum*- *Ae. markgrafii* Amphiploide, die disome Additionslinie B und die 42-chromosomigen Introgressionslinien zeigten eine klare hypersensitive Reaktion mit den typischen chlorotischen/ nekrotischen Flecken (Tab. 15). Der anfällige Elter ‘Alcedo’ war durch gut sporulierende Braunrostkolonien gekennzeichnet (Tab. 16).

Bei den wiederholten Bonituren der resistenten Introgressionslinien fiel auf, dass sie zwar mit dem selben Typ (meist Boniturnote 1) auf Braunrostbefall reagierten, die Ausprägung der Chlorosen hinsichtlich der Menge und Größe jedoch sehr verschieden war (Abb. 12).



Al Am Pr1 Pr10 Pr23 Pr25 Pr26 Pr28

Abb. 12: Resistenzreaktionen auf Befall mit Weizenbraunrost am Beispiel der Kreuzungseltern ‘Alcedo’ (Al) (anfällig) und der *Ae. markgrafii* Abstammung ‘S740-69’ (Am) (resistent) sowie verschiedener resistenter Introgressionslinien (Pr1, Pr10, Pr 23, Pr25, Pr26 und Pr28) (von links nach rechts)

Das gab Anlaß zu detaillierteren mikroskopischen Untersuchungen unter Einbeziehung des amphiploiden Weizen- *Ae. markgrafii* Bastards und der Additionslinie B, um eventuelle Einflüsse des genetischen Hintergrundes zu erfassen.

4.3.1 Fluoreszenzmikroskopie

Bei der fluoreszenzmikroskopischen Betrachtung der Interaktionen zwischen *Ae. markgrafii*, dem Weizen - *Ae. markgrafii* Amphiploiden, der Additionslinie B, 20 ausgewählten Introgressionslinien (Pr1 - Pr20) und dem Weizenbraunrost wurden

a) die Entwicklung des Braunrostpilzes vor der Ausbildung des ersten Haustoriums

(= prähaustorielle Entwicklung) und

b) die Entwicklung des Braunrostpilzes nach der Ausbildung des ersten Haustoriums

(= posthaustorielle Entwicklung) (Tab. 15 und 16) besonders untersucht.

Nahezu alle Sporen (Abb. 13a) keimten auf *Ae. markgrafii* (Abb. 13b und 13c), dem Amphiploiden, der Additionslinie B und dem anfälligen Weizenelter 'Alcedo'. Der Anteil nicht gekeimter Sporen war in den Pr-Linien leicht erhöht. Auffällig war der hohe Anteil der gekeimten Sporen, die auf den Pr-Linien kein Appressorium ausbildeten. Auch auf dem anfälligen Elter 'Alcedo' bildeten fast 30% der gekeimten Sporen kein Appressorium aus. Insgesamt wurde das Pilzwachstum sowohl in den resistenten Pr-Linien als auch im anfälligen Elter 'Alcedo' zu ~ 40% prähaustoriell gestoppt im Vergleich zu nur ~ 30% bei *Ae. markgrafii*, dem Amphiploiden und der Additionslinie B. Insgesamt gesehen war in dem vorliegenden Material der Anteil der gekeimten Sporen, die keine Spaltöffnung erreicht haben, höher als der, der erst nach der erfolgreichen Penetration der Spaltöffnung in der Entwicklung gestoppt wurde.

Die *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' war gekennzeichnet durch eine starke hypersensitive Reaktion, verbunden mit einem frühen Abort des Pilzes und einem schnellen Tod von ein bis drei Mesophyllzellen (Abb. 14a). Über 60% der Infektionsstrukturen wurden auf diese Weise gestoppt.

Eine hypersensitive Reaktion ist im Amphiploiden, der Additionslinie B und den Pr-Linien ebenfalls beobachtet worden, der Abort des Pilzes erfolgte jedoch später (Abb.14b). Die abgestorbenen Zellbereiche umfassten meist mehr als drei Pflanzenzellen. In diesen nekrotischen Bereichen waren häufig die Myzelstrukturen des Pilzes zu erkennen. Die Entwicklung des Pilzes kam noch vor Ausbildung sporogenen Gewebes und sporulierender Kolonien, wie es in der anfälligen Weizensorte 'Alcedo' auftrat, zum Erliegen (Abb. 13f, Tab. 16). Ca. 76% bzw. 67% der Infektionsstellen führten im Amphiploiden und der Additionslinie

Tab. 15: Historische Untersuchungen der Wirt-Pathogen Reaktion zwischen *Ae. markgrafii* (S740-69), dem Weizen-*Ae. markgrafii* Amphiploiden (Amphi), der Additions-Linie B (Add B), den euploiden Introgressionslinien (Pr1- Pr20) und dem Weizenbraunrost *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*

Linie	Anzahl Sporen	% nicht gekeimte Sporen	Prähaustorielle Reaktion				Posthaustorielle Reaktion						Bonitur-note		
			% Abschuß vor dem Erreichen der Stomata keine Appressorien- ausbildung	% Abgebrochene Penetration	%Σ	% Früher Abort 1-3 nekrotisierte Wirtszellen		%Σ kleine Nekrosen	% Späterer Abort > 3 nekrotisierte Wirtszellen		%Σ große Nekrosen	%Σ nekrotisches Gewebe			
						1	2		3	ohne Myzel				mit Myzel	
S740-69	229	0	8,7	14,4	35,4	12,2	23,1	21,8	15,7	60,7	3,5	0,4	3,9	64,6	0
Amphi	278	0,4	12,2	4,0	23,7	7,6	4,7	1,8	1,8	8,3	8,3	59,4	67,6	75,9	1
Add B	253	2,0	16,6	3,6	30,8	10,7	5,5	4,7	1,6	11,9	8,3	47,0	55,3	67,2	1
Pr 1	315	10,5	35,6	2,2	41,3	3,5	3,5	2,2	2,2	7,9	21,9	18,4	40,3	48,2	1
Pr 2*	125	16,0	38,4	0,0	40,8	2,4	4,0	6,4	6,4	16,8	25,6	0,8	26,4	43,2	1
Pr 3	279	7,2	39,8	1,1	44,4	3,6	5,0	5,0	5,4	15,4	14,7	18,3	33,0	48,4	1
Pr 4	228	3,5	34,2	2,2	46,5	10,1	5,3	3,5	3,1	11,8	14,9	23,2	38,2	50,0	1
Pr 5	247	6,5	38,9	1,2	47,3	7,3	3,2	4,5	6,1	13,8	22,3	10,1	32,4	46,2	1
Pr 6	321	12,1	31,2	0,3	38,1	6,5	4,0	5,0	4,4	13,4	12,8	23,7	36,4	49,8	1
Pr 7	416	10,1	31,0	0,7	37,7	6,0	5,3	4,8	5,3	15,4	26,4	10,3	36,8	52,2	1
Pr 8	378	13,5	29,1	0,5	33,9	4,2	4,5	4,0	5,6	14,0	25,7	13,0	38,6	52,6	1
Pr 9	442	10,9	36,2	0,7	41,8	5,0	5,7	7,0	2,7	15,4	20,4	11,5	31,9	47,3	1
Pr 10	400	5,5	36,8	1,3	42,8	4,8	4,3	6,8	4,0	15,0	21,0	15,8	36,8	51,8	1
Pr 11	412	6,8	36,2	0,0	40,8	4,6	4,6	3,4	4,4	12,4	11,7	28,4	40,0	52,4	1
Pr 12	366	4,6	32,5	0,3	38,8	6,0	4,9	3,6	2,7	11,2	14,5	30,9	45,4	56,6	1
Pr 13 ¹⁾	156	3,2	40,4	1,3	47,4	5,8	1,3	1,9	1,3	4,5	14,1	30,8	44,9	49,4	1
Pr 14	332	8,1	34,9	0,0	38,0	3,0	3,9	3,6	2,7	10,2	8,1	35,5	43,7	53,9	1
Pr 15 ¹⁾	108	2,8	25,0	0,0	35,2	10,2	0,0	3,7	1,9	5,6	14,8	41,7	56,5	62,0	1
Pr 16	302	4,3	43,4	0,0	48,0	4,6	1,3	3,3	1,3	6,0	2,6	39,1	41,7	47,7	1
Pr 17	186	2,7	27,4	2,7	37,6	7,5	1,6	2,7	1,6	5,9	3,2	50,5	53,8	59,7	1
Pr 18	227	2,6	34,4	1,3	41,9	6,2	6,2	2,2	2,2	10,6	21,1	23,8	44,9	55,5	1
Pr 19	260	6,2	27,7	0,4	35,7	7,7	3,8	2,3	2,3	8,5	13,5	36,2	49,6	58,1	1
Pr 20	316	0,9	37,7	0,0	50,0	12,3	7,0	3,8	3,2	13,9	9,5	25,6	35,1	49,1	1
Pr ges.:	5816	7,3	34,6	0,8	41,2	5,8	4,3	4,1	3,5	12,0	16,3	23,2	39,5	51,5	1
Alcedo²⁾	228	0,9	27,2	2,6	39,9	10,1				0,4					4

¹⁾ nur eine Pflanze untersucht; ²⁾ vgl. Tabelle 16

B zu nekrotischen Bereichen. Das Verhältnis zwischen kleinen und großen Nekrosen war zugunsten der großen Nekrosen verschoben, deutlich anders als bei *Ae. markgrafii*. Die Ergebnisse, die für die Pr- Linien gefunden wurden, glichen denen vom Amphiploiden und der Additionslinie B, wenn auch der Prozentsatz der Infektionsstellen, die durch eine hypersensitive Reaktion gestoppt wurden mit ~50% geringer war.

Tab. 16: Histologische Untersuchung der Wirt-Pathogen Reaktion zwischen *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' und dem Weizenbraunrost *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*

Linie	Anzahl Sporen	% nicht gekeimte Sporen	Prähaustorielle Reaktion				Posthaustorielle Reaktion		Kolonienbildung			Bonitur-note
			% Abschluß vor dem Erreichen der Stomata keine Appressorien- ausbildung	Appressorium nicht über der Spaltöffnung	% Abgebrochene Penetration	Σ%	% Früher Abort 1-3 nekrotisierte Wirtszellen	% Späterer Abort > 3 nekrotisierte Wirtszellen	% Etablierte Kolonien	% Kolonien mit sporogenem Gewebe	% Sporulierende Kolonien	
Alcedo	228	0,9	27,2	2,6	10,1	39,9	0,4	-	27,2	21,9	9,7	4

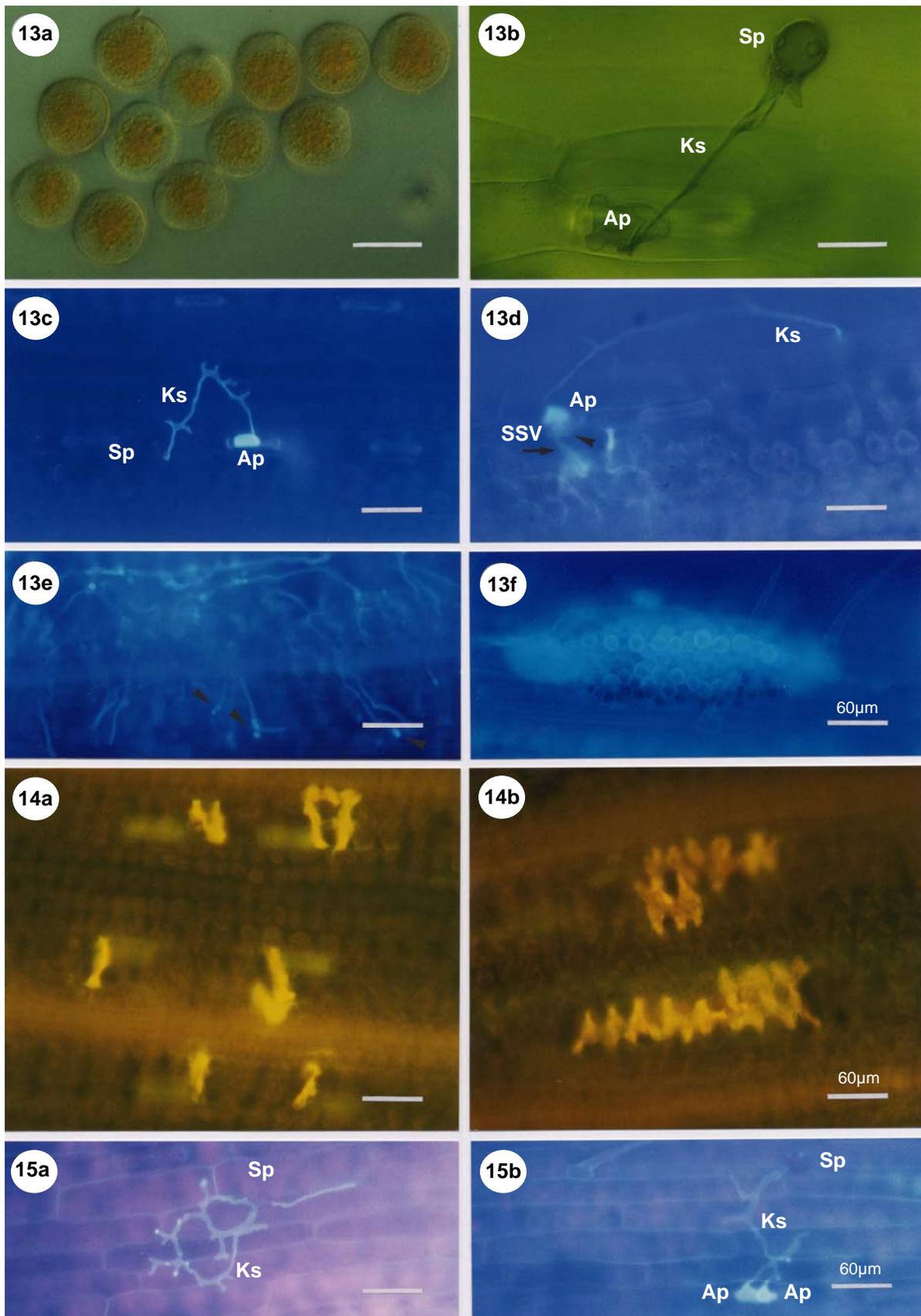


Abb. 13: Stadien der Braunrostentwicklung. **a**, Uredosporen der Braunrostrasse ‘Flamingo’ (DIC); **b**, Spore, Keimschlauch und Appressorium auf einer Spaltöffnung von *Ae. markgrafii* (DIC). Maßstab entspricht 20µm. **c**, Fluoreszenzmikroskopische Aufnahme (Filtersatz 01) einer Spore, eines Keimschlauches und eines Appressoriums von *Ae. markgrafii*; **d**, Keimschlauch, Appressorium, substomatäres Vesikel (Triangel) und Hyphen (Pfeil) auf der euploiden Weizen- *Ae. markgrafii* Introgressionslinie Pr14 (Filtersatz 01); **e**, ein weit verzweigtes Myzel mit Haustorienmutterzellen (Triangel) auf der anfälligen *T. aestivum* L. cv. ‘Alcedo’ (Filtersatz 01); **f**, Sporulierende Braunrostkolonie auf ‘Alcedo’ (Filtersatz 01). Maßstab entspricht 60µm.

Abb.14: Nekrosen als Ergebnis einer hypersensitiven Resistenzreaktion. **a**, Sechs Nekrosen (von 1-3 kollabierten Zellen) verursacht durch das Eindringen von sechs verschiedenen Braunrostinfektionsstrukturen in ein *Ae. markgrafii*- Blatt (Filtersatz 09); **b**, Zwei größere Nekrosen verursacht durch das Eindringen zweier verschiedener Braunrostinfektionsstrukturen in den Weizen- *Ae. markgrafii* -Amphiploiden (Filtersatz 09). Maßstab entspricht 60µm.

Abb. 15: Abnormitäten in der Braunrostentwicklung. **a**, Kreisförmiges Wachstum des Keimschlauches mit kurzen seitlichen Fortsätzen ohne Appressorienausbildung auf der Linie Pr3 (Filtersatz 01); **b**, Spore, verzweigter Keimschlauch und als Folge die Entwicklung zweier Appressorien über einer Spaltöffnung der Linie Pr12 (Filtersatz 01). Maßstab entspricht 60µm.

(Ap Appressorium, Ks Keimschlauch, Sp Spore, SSV substomatäres Vesikel)

Tab. 17: Vergleich der Nekroseflächen zwischen *Ae. markgrafii* (S740-69), dem Weizen-*Ae. markgrafii* Amphiploiden (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und den euploiden Introgressionslinien (Pr1-Pr20)

Linie	Nekrosefläche (%)	Variabilitätskoeffizient s%	Signifikanz der Linie bei P = 0,05 verglichen zu		
			S740-69	Amphi	Add B
S740-69	5,9	47,8		-	-
Amphi	100 ^b	67,1	+		
Add B	80,2 ^c	73,2	+		
Pr1	75,1 ^c	63,9	+	-	
Pr2 ^a	18,4	67,9		-	-
Pr3	42,4 ^c	72,7	+	-	-
Pr4	39,8 ^c	88,6	+	-	-
Pr5	24,2 ^c	93,8		-	-
Pr6	63,6 ^c	105,7	+	-	
Pr7	37,7	86,9	+	-	-
Pr8	47,2	111,3	+	-	-
Pr9	37,3 ^c	110,3	+	-	-
Pr10	47,8 ^c	84,8	+	-	-
Pr11	38,1	99,0	+	-	-
Pr12	59,5 ^c	83,9	+	-	
Pr13 ^a	43,5	70,9	+	-	-
Pr14	54,1	82,1	+	-	-
Pr15 ^a	51,9	83,9	+	-	
Pr16	60,8 ^c	74,2	+	-	
Pr17	62,5 ^c	84,3	+	-	
Pr18	46,9 ^c	84,3	+	-	-
Pr19	50,5 ^c	76,4	+	-	-
Pr20	39,0 ^c	92,0	+	-	-

^a nur 1 Pflanze untersucht; ^b = 26002 μm^2 ; ^c > 25% Abweichung zwischen den 2 Pflanzen einer Linie

+ signifikant größer; - signifikant kleiner

Zusätzliche Informationen über das Ausmaß der hypersensitiven Reaktion ergaben die Messungen der Nekrosengröße (Tab. 17). Wie bereits erwähnt, hatte *Ae. markgrafii* die kleinsten Nekrosen. Die anderen Introgressionslinien, bis auf die Pr2 und Pr5, hatten eine signifikant größere Menge nekrotischen Gewebes um die Infektionsstellen als *Ae. markgrafii*. Der Amphiploide zeigte insgesamt die ausgedehntesten nekrotischen Bereiche und unterschied sich damit signifikant von allen Pr-Linien und *Ae. markgrafii*. Die Nekrosen der Additionslinie B waren ebenfalls sehr groß, doch im Vergleich mit sechs Pr-Linien (Pr1,6,12,15,16,17)

und dem Amphiploiden war es keine signifikante Steigerung. Ein hohes Maß an Variabilität (mehr als 25% Abweichung zwischen den beiden untersuchten Pflanzen einer Linie) wurde in 13 verschiedenen Pr-Linien und der Additionslinie B beobachtet. Im anfälligen Elter ‘Alcedo’ traten verstreut einige nekrotische Zellen auf. Die üppige Entwicklung pilzlicher Strukturen verhinderte jedoch die genaue Zuordnung zu Infektionsstellen, so dass von Messungen abgesehen wurde.

4.3.2 Rasterelektronenmikroskopie

Bei der Auswertung der fluoreszenzmikroskopischen Ergebnisse fiel auf, dass der Schwerpunkt der Resistenzreaktion von *Ae. markgrafii*, des Amphiploiden und der Additionslinie B deutlich im posthaustoriellen Bereich, gekennzeichnet durch eine hypersensitive Reaktion, liegt. Die hauptsächliche Abwehr des Pilzes kommt damit im Blattinneren zum Tragen. Oberflächlich wird der Pilz offenbar in keiner Weise am Eindringen gehindert. Ganz anders war die Interaktion zwischen dem Weizenbraunrost und den resistenten Introgressionslinien. Hier war bereits die Appressorienausbildung sichtlich erschwert. Gleiches war für den anfälligen Weizenelter ‘Alcedo’ zu verzeichnen. Häufig wuchs der Keimschlauch mit kurzen seitlichen Fortsätzen im Kreis (Abb. 15a). Andere Fehlentwicklungen des Pilzes wurden ebenfalls beobachtet (Abb. 15b). Die Introgressionslinien und ‘Alcedo’ besitzen eine gut sichtbare Wachsschicht auf der oberen Blattepidermis. *Ae. markgrafii*, der Amphiploide und die Additionslinie B galten, makroskopisch betrachtet, als wachsfrei. Die Blattoberflächen wurden rasterelektronenmikroskopisch untersucht. In der Abbildung 16 werden Wachspartikel auf allen untersuchten Pflanzen sichtbar, so dass die bisherige Annahme der Wachsfreiheit der Pflanzenoberfläche nicht richtig ist. Es gibt jedoch markante Unterschiede. Während die Wachspartikel beim ‘Alcedo’ klein, kompakt und sehr dicht vernetzt wirken (Abb. 16 **B**), sind sie auf der Oberfläche des *Ae. markgrafii* sehr locker, eher fädig strukturiert (Abb. 16 **A**). Ein Zusammenhalt scheint kaum gegeben. Weniger aufgelockert ist das Gefüge der Wachsplättchen beim Amphiploiden (Abb. 16 **C**), der Additionslinie B (Abb. 16 **D**) und den resistenten Introgressionslinien (Abb. 16 **E** und **F**). Eine Vernetzung der Partikel ähnlich dem Weizenelter ‘Alcedo’ ist jedoch nicht erkennbar.

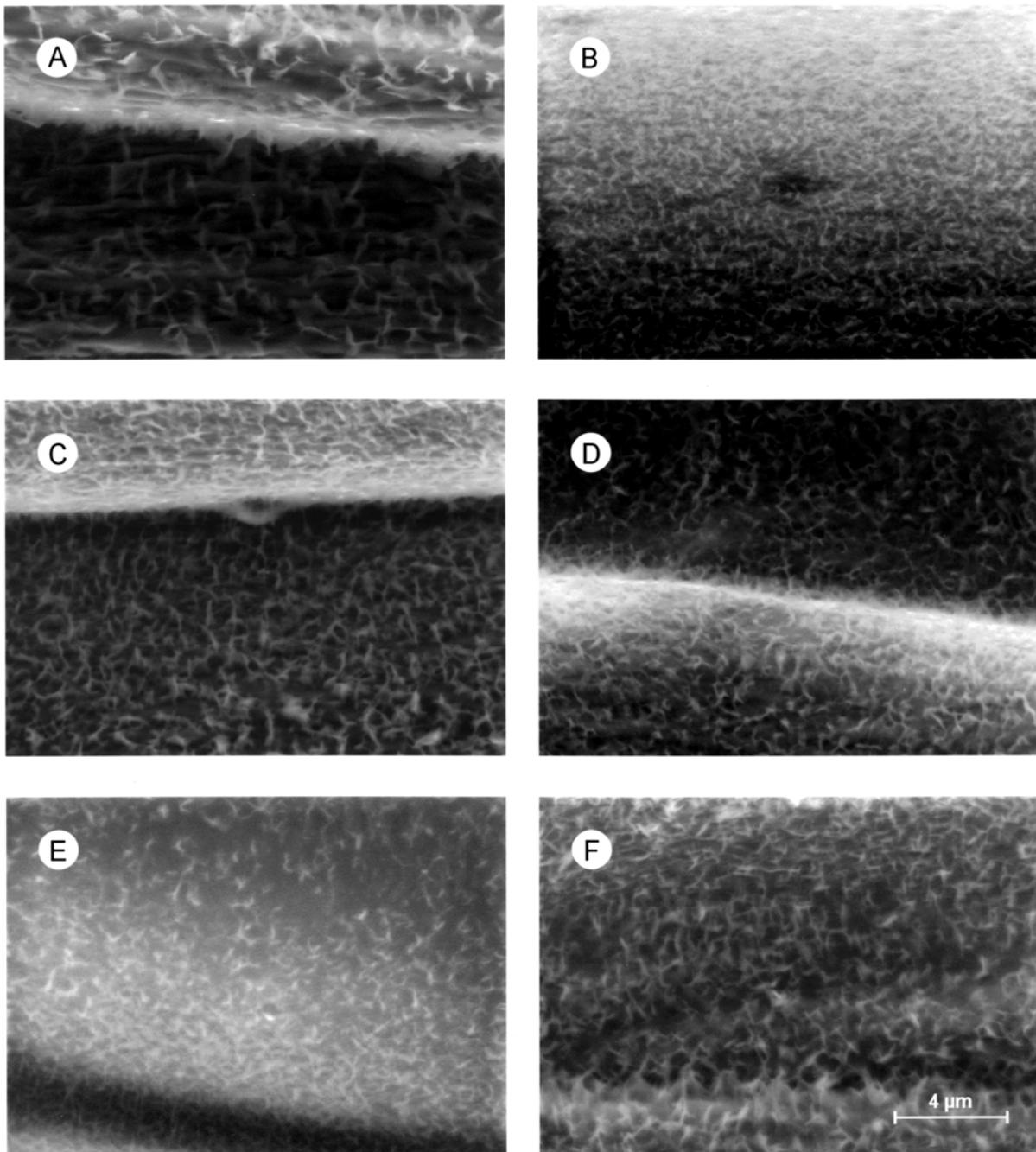


Abb. 16: Wachsschicht auf der oberen Blattepidermis der Primärblätter

ESEM - Aufnahme (3,3 Torr; 6 kV)

A: *Aegilops markgrafii* 'S740-69', **B:** *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo'

C: Amphiploider Bastard, **D:** Additionslinie B

E: Introgressionslinie Pr19, **F:** Introgressionslinie Pr20

4.3.3 Transmissionselektronenmikroskopie

Eine weitere Möglichkeit, die Unterschiede in der Interaktion zwischen dem Pathogen Weizenbraunrost und dem resistenten Kreuzungsmaterial einschließlich der Eltern der Ausgangskreuzung genauer zu erfassen, wurde in der Anwendung der Transmissionselektronenmikroskopie gesehen. Die Abbildung 17 zeigt Ultradünnschnitte infizierten Pflanzenmaterials.

Abbildung 17 **A** zeigt Mesophyllzellen des anfälligen *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo'. In den Interzellularen (I) befinden sich die Pilzhyphen (Hy) des Weizenbraunrostes. Sie stehen in engem Kontakt zu den Zellwänden (W) der Pflanze. Die Organellen in den Pflanzenzellen zeigen keine Degenerationserscheinungen. Die Chloroplasten (c, Zelle rechts unten) sind noch in der Lage, Stärke (S) zu produzieren (5400 - fache Vergrößerung).

In Abbildung 17 **B** wird deutlich, dass es im Kulturweizen 'Alcedo' unter dem Einfluß des Pilzes leichte Veränderungen gibt. Der Pilz hat bereits ein Haustorium (H) in der Pflanzenzelle ausgebildet. Die Chloroplasten (c) dieser Zelle liegen nicht mehr in dem typischen Cytoplasmasaum (13600 - fache Vergrößerung).

Bei der resistenten *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' gelingt es dem Pilz ebenfalls, Haustorien (H) in den Pflanzenzellen zu entwickeln (Abb. 17 **C**) (13500 - fache Vergrößerung).

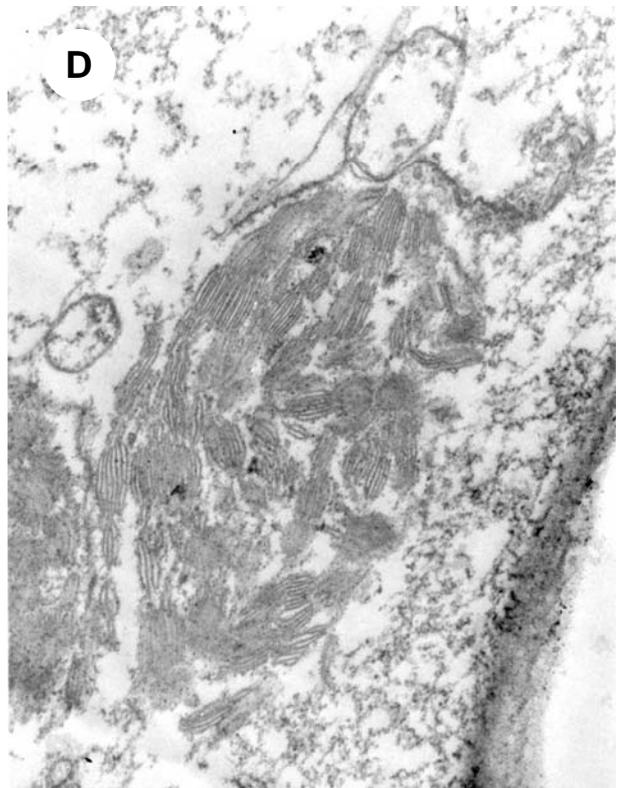
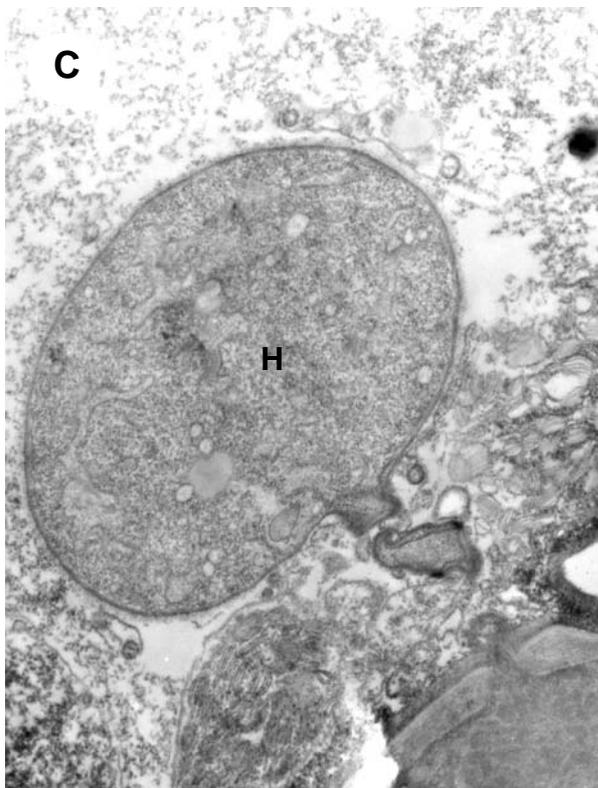
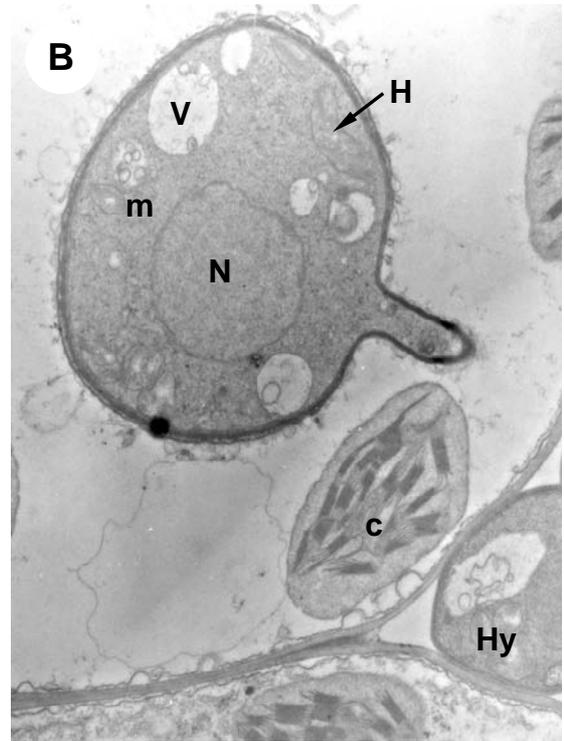
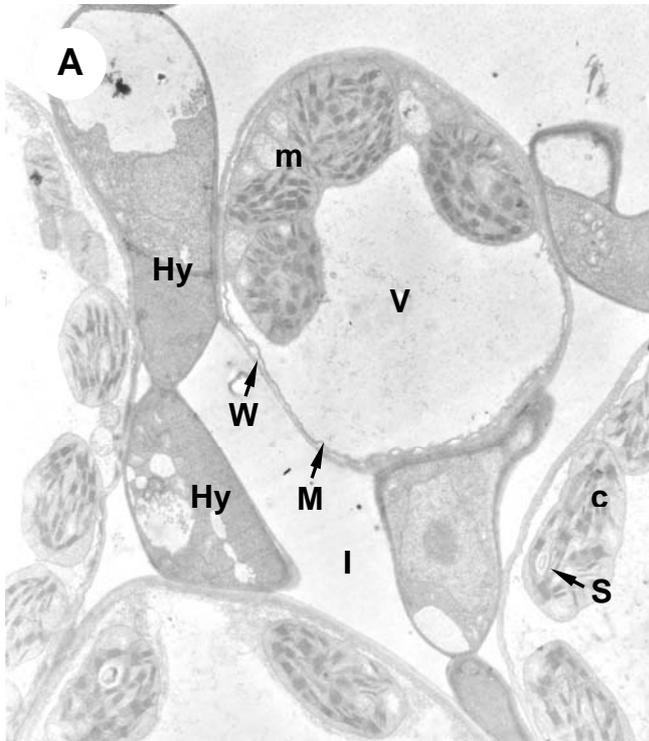
Durch die starke Hypersensitivitätsreaktion kommt es zu einer Auflösung des Zellinhaltes. Dabei werden die Zellorganellen (z.B. Chloroplast (c) auf Abb. 17 **D**) mit zerstört (22700 - fache Vergrößerung).

Auf der Abbildung 17 **E** befinden sich Zellen des *T. aestivum*-*Ae. markgrafii*- Amphiploiden in engem Kontakt zu einer Pilzhyph (Hy). Während die Organellen der Zelle im Bild oben rechts keine Schädigungen aufweisen, sind einige der Mitochondrien (m) der linken und der rechten unteren Zelle stark aufgebläht (ma) (12950- fache Vergrößerung).

Auf der Abbildung 17 **F** ist eine Anhäufung vesikulärer Körperchen (MVB, "multivesicular bodies") um die Penetrationsstelle des Pilzes durch die Zellwand (W) der Pflanze erkennbar. Die Haustorienmutterzelle (HMC) weist eine große Vakuole (V) auf. Die Plasmamembran der Wirtszelle wird durch den Haustorienhals eingestülpt (39600 - fache Vergrößerung).

Bei der Additionslinie B (Abb. 17 **G**) zeigt die obere Zelle, in der der Pilz das Haustorium (H) ausgebildet hat, starke Austrocknungserscheinungen. Die Organellen sind geschädigt. Die untere Zelle im Bild weist keine Schädigungen auf. Der Zellkern (N) wurde jedoch in Richtung Haustorium der befallenen Zelle positioniert (8150 - fache Vergrößerung).

Die Chloroplasten (c) und das Mitochondrium (m) der resistenten Introgressionslinie Pr1 sind in der Abbildung 17 **H** noch nicht geschädigt (5500 - fache Vergrößerung).



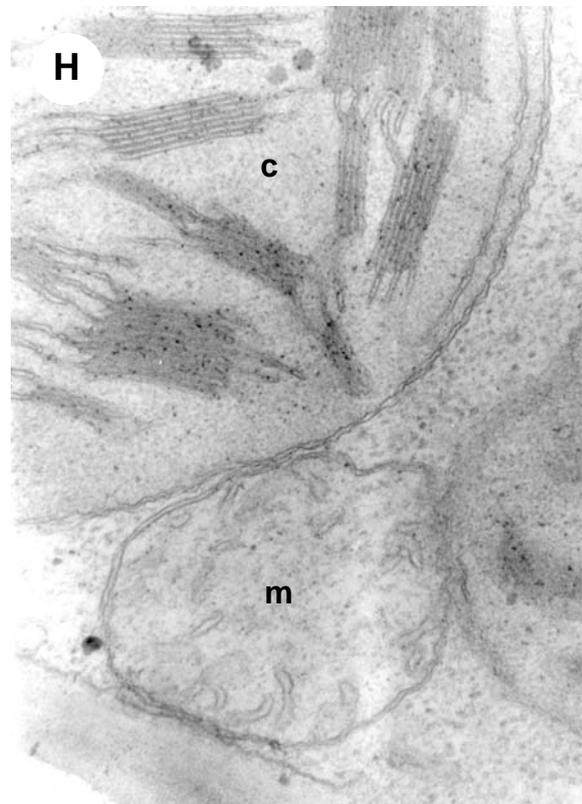
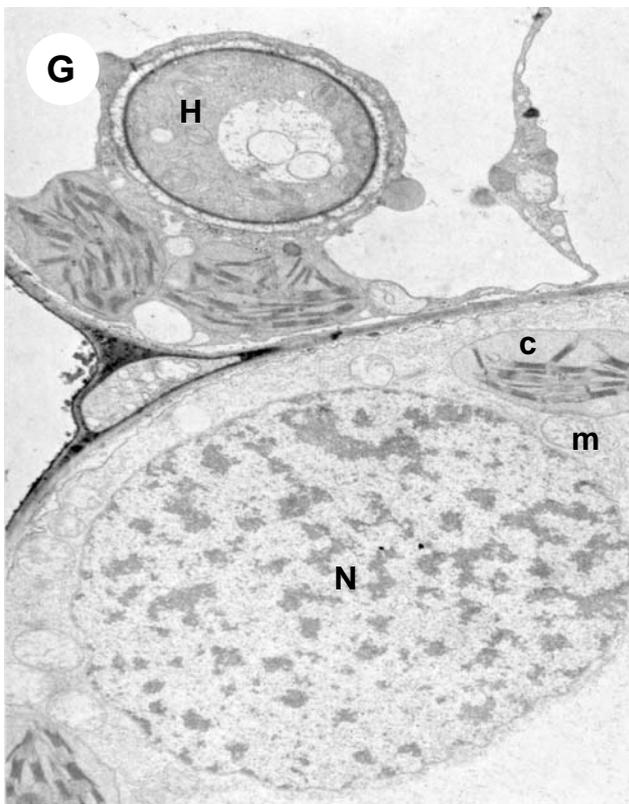
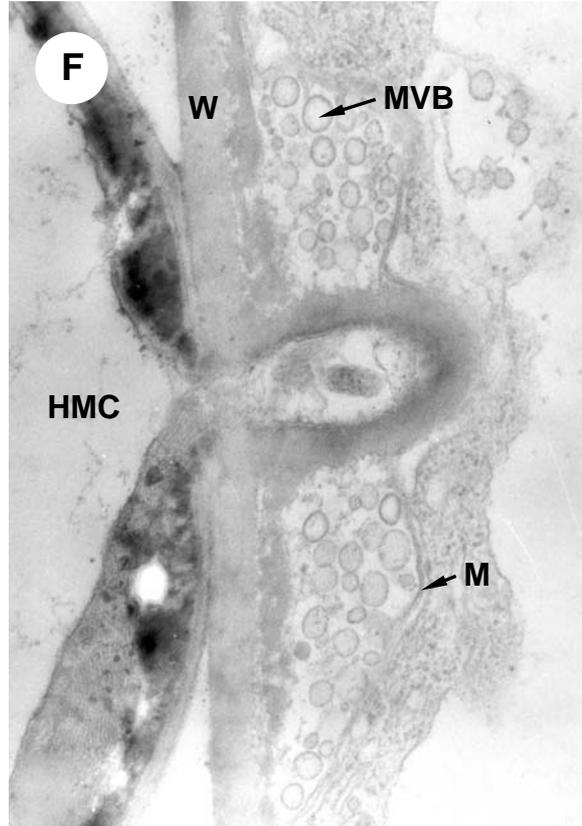
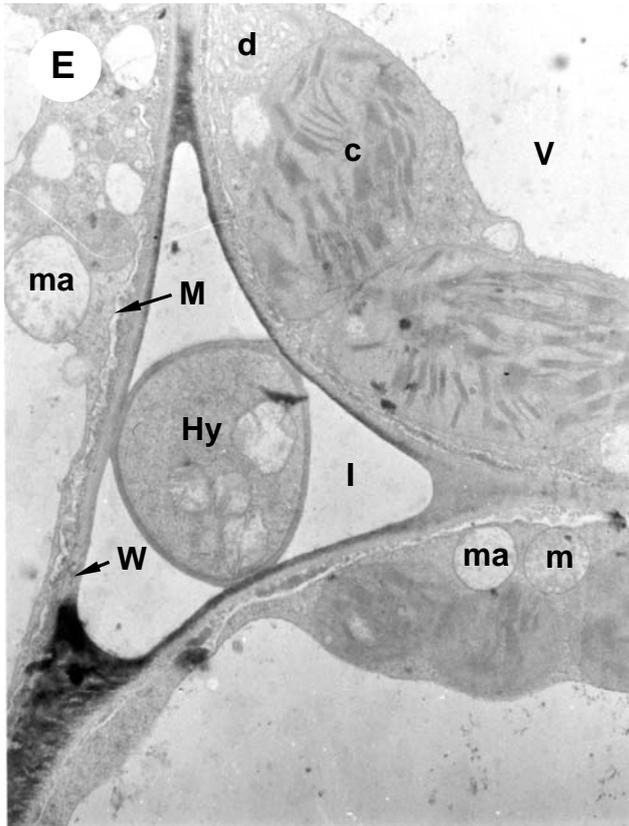


Abb. 17: Blattquerschnitte braunrostinfizierter Pflanzen

(Ultradünnschnitt-Technik, Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme)

A und **B**: *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo', **C** und **D**: *Aegilops markgrafii* -
Abstammung 'S740-69', **E** und **F**: Amphiploider Bastard, **G**: Additionslinie B,
H: Introgressionslinie Pr1

(c Chloroplast, d Dictyosom, H Haustorium, HMC Haustorienmutterzelle,
I Interzellularraum, m Mitochondrium, ma aufgeblähtes Mitochondrium,
MVB "multivesicular bodies", Hy Pilzhyphe, S Stärkekorn, V Vakuole,
M Zellmembran, N Zellkern, W pflanzliche Zellwand)

5 Diskussion

5.1 Resistenzverhalten und Resistenzgenetik der *Aegilops markgrafii*- Abstammungen

Ae. markgrafii besitzt Resistenzen gegenüber Braunrost, *Puccinia recondita* Rob. ex Desm., Echten Mehltau, *Blumeria graminis* DC., Spelzenbräune, *Septoria nodorum* Berk. und Gelbrost, *Puccinia striiformis* West. (Frauenstein und Hammer 1985; Valkoun et al. 1985). El Bouhssini et al. (1998) wiesen eine Schädlingsresistenz für die Hessenfliege nach.

Das Verbreitungsgebiet der Gattung *Aegilops* erstreckt sich von den Kanarischen Inseln bis zu den Hochgebirgen Zentralasiens, erfaßt dabei die nördlichsten Teile Afrikas und die südwestlichsten Asiens. Am artenreichsten sind die Gebiete Syrien-Palästina (15 Arten) und Kleinasien (12 Arten). Aber auch die Ägäis wird nach Eig (1936) mit zum "Zentralen Massiv" des Gattungsareals gezählt. Die in der vorliegenden Arbeit hinsichtlich ihrer Resistenz beurteilten *Ae. markgrafii*-Abstammungen wurden hauptsächlich in Griechenland, den Inseln der südlichen Ägäis und der Türkei gesammelt. Zur Verbreitung dieser Art existieren in der Literatur unterschiedliche Angaben. Während Tanaka (1983) die zentrale Türkei auch als Zentrum der Verbreitung, den Südosten und Westen der Türkei einschließlich Griechenland, Syrien und den Irak hingegen als Randgebiete betrachtet, beschreiben Davis et al. (1985) das Vorkommen der Art nur im Westen, Süden, Südost-Anatolien und einigen der türkischen Küste vorgelagerten Inseln. Bei den Resistenzuntersuchungen gegenüber Weizenbraunrost zeigte sich, dass Abstammungen aus der zentralen Türkei (Gebiet um Ankara) ausschließlich resistent reagierten.

Auf Grund umfangreicher botanischer Untersuchungen gliederte Rechinger (Rechinger und Rechinger-Moser 1951; Rechinger 1943, 1950) die Ägäis in sechs Teilgebiete. Die Inseln der östlichen Ägäis haben demnach viele Arten mit dem anatolischen Festland gemeinsam, das in seinen Randgebieten eher mediterran geprägt ist. Die Kykladen und die Inseln der südlichen Ägäis (Kythera, Antikythera, Kreta, Karpathos, Rhodos) bilden ebenfalls floristisch eigenständige Gebiete. Diese Einteilung ist bis auf wenige Änderungen heute noch gültig. Nach neueren Erkenntnissen wird die Flora der Insel Rhodos ebenfalls vom anatolischen Festland geprägt, während eine sehr starke Verbindung der Inseln Kreta und Karpathos bestätigt wird (Strid 1996). Wird das Resistenzverhalten der *Ae. markgrafii* -Abstammungen in diese Betrachtungen mit einbezogen, fällt auf, dass sich die Häufung resistenter Abstammungen, die im Zentrum, dem Westen und Südwesten der Türkei gefunden wurde, auch auf den

großen Inseln der östlichen Ägäis (einschließlich Rhodos) fortsetzt. Ikaria nimmt hier wahrscheinlich auf Grund der wechselnden Bindung im Lauf der Entstehungsgeschichte eine Sonderstellung ein. So war die Insel zeitweise mit den Kykladen bzw. dem anatolischen Festland verbunden (Christodoulakis 1996a,1996b).

In der südlichen Ägäis (Kreta und Karpathos) und auf den Kykladen gibt es im Vergleich zur östlichen Ägäis deutlich mehr Abstammungen, die ein heterogenes Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost zeigen. Gleiches fand Schubert (2000) für *Ae. markgrafii* - Abstammungen hinsichtlich der Resistenz gegenüber Echten Mehltau, *Blumeria graminis* f. *sp. tritici*.

Merkmale der Morphologie oder von Resistenzeigenschaften können zur Lokalisation von Zentren mit besonders hoher genetischer Variabilität beitragen, wenn sie zu ihrer geografischen Verbreitung in Beziehung gesetzt werden. Die Braunrostresistenz der *Ae. markgrafii* - Abstammung 'S740-69' wird hauptsächlich durch ein dominantes Gen vererbt. Dieses Resistenzmerkmal kann hinsichtlich der geografischen Verbreitung der Abstammungen betrachtet werden. Dabei zeigt sich, dass im Zentrum, dem Westen und Südwesten der Türkei die Resistenz vermittelnde Wirkung des Genes voll zum Tragen kommt, was sich noch auf den großen Inseln der östlichen Ägäis fortsetzt. Im Südosten der Türkei, den Inseln der südlichen und zentralen Ägäis, dem griechischen Festland im Westen und Bulgarien im Norden kommt es verstärkt zu einer heterogen bzw. rezessiven Merkmalsausprägung.

Vavilov (1951) beschrieb das Mittelmeergebiet als eines von acht Genzentren der Erde. Zeven und Zhukovsky haben diese Theorie um vier weitere auf zwölf Genzentren ergänzt und dabei auch den Rahmen für das mediterrane Genzentrum erweitert (Zeven und Zhukovsky 1975). Genzentren sind Gebiete mit einer hohen natürlichen Merkmalsvariabilität. Je weiter man sich von dem Genzentrum einer Kulturpflanzenart entfernt, desto eher herrschen rezessive Merkmalsausprägungen vor (Schmalz 1989). Bei einer isolierten Betrachtung der Resistenzreaktion der untersuchten *Ae. markgrafii*- Abstammungen trifft das offensichtlich für nah verwandte Wildformen von Kulturpflanzen ebenfalls zu. Bezieht man weitere Merkmale der *Ae. markgrafii*- Abstammungen, z.B. die Ausbildung lateraler Seitengrannen, mit ein, ergibt sich ein anderes Bild. Die lateralen Seitengrannen, das Kennzeichen der Varietät *polyathera*, sind ein rezessives Merkmal. Da *Ae. markgrafii* überwiegend ein Fremdbefruchter ist und die endständigen Grannen der Varietät *markgrafii* dominant vererbt werden, erklärt sich der hohe Anteil dieser Varietät (vgl. Tab. 4, Abschn. 4.1.1). Auffällig ist eine Häufung der Varietät

polyathera genau in den Gebieten, wo die dominante Wirkung des Braunrostresistenzgenes voll zur Ausprägung kommt. Auf dem griechischen Festland einschließlich der vorgelagerten Inseln ist hauptsächlich die Varietät *markgrafii* vertreten. Es bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen, was sowohl die Pflanzenmerkmale betrifft als auch in phytogeografischer Hinsicht, um für die Art *Ae. markgrafii* Bereiche mit besonders hoher Variabilität auszuweisen. Auf Grund der vielfältig wechselnden Habitate auf engstem Raum, ihrer zeitweiligen Isolation in der Evolution und den antropogenen Einflüssen, die nach Harlan (1995) und Hawkes (1995) gleichfalls für eine hohe Diversität der Pflanzen verantwortlich sind, ist die Möglichkeit, weitere züchterisch interessante Genotypen zu finden, sehr hoch. Perrino (1988) beschreibt das Mittelmeergebiet als Fundort wertvoller pflanzengenetischer Ressourcen. Besonders die bergigen Regionen sind für das Auffinden von Gewürzpflanzen und Pflanzen für medizinische Zwecke geeignet. Durch Sammelreisen in jüngerer Zeit konnte Schubert (2000) belegen, dass in einem botanisch gut charakterisierten Bereich, wie dem Mittelmeerraum, noch neue Genotypen erfaßt werden können. Die Konzentration auf nur eine Pflanzenart war dabei sehr vorteilhaft.

Resistenzgene werden häufig monogen dominant vererbt. Für die in der vorliegenden Arbeit als Kreuzungspartner verwendete *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' konnte ein solcher Erbgang nachgewiesen werden. Bei der Übertragung von Resistenzgenen aus anderen diploiden Wildformen des Kulturweizens ist es ähnlich. Hussien et al. (1997) stellten bei der Analyse von Weizenlinien mit eingelagerter Braunrostresistenz aus *Ae. tauschii*, *T. monococcum* L. var. *monococcum* und *T. monococcum* var. *boeoticum* nur ein dominantes Gen fest. Assefa und Fehrmann (2000) ermittelten nach Herstellung synthetischer 6x- Weizen für die Braunrostresistenz aus *Ae. tauschii* ebenfalls einen dominanten Erbgang. Nur in einem Fall wurde ein zusätzliches Resistenzgen erfaßt.

Während Reader und Miller (1991) nach der Übertragung der Mehltairesistenz aus dem tetraploiden Weizen *T. dicoccoides* (Körn. ex Aschers. et Graebn.) Schweinf. auch nur die Wirkung eines einzelnen dominanten Gens beobachteten, ermittelten Brown- Guedira et al. (1997) bei der Untersuchung der Braunrostresistenz von 12 *T. araraticum*- Herkünften nur 3 mit einem dominanten Gen.

Da monogen bedingte Resistenzen die Gefahr einer schnellen Überwindung durch neue Pathogenrassen in sich bergen, wird eine Kombination mit anderen Resistenzgenen empfohlen (Hussien et al. 1997).

5.2 Resistenzverhalten und Morphologie der Weizen- *Aegilops markgrafii*- Kreuzungsnachkommenschaften unter Berücksichtigung der cytotogenetischen Veränderungen

Nach der Einlagerung von Resistenzgenen aus nahe verwandten Arten und Gattungen sind häufig Veränderungen der Genwirkung im hexaploiden Kulturweizen *Triticum aestivum* L. im Vergleich zur diploiden oder tetraploiden Ausgangsart zu beobachten. Diese Modifikationen reichen von einer Verbesserung über eine Verminderung bis hin zu einer vollständigen Unterdrückung der Resistenz. Der Idealfall, dass die Ausprägung der Resistenz im Kulturweizen der der Wildform gleicht, wird seltener beschrieben.

Bei der Erstellung synthetischer hexaploider Weizen mit einer Braunrostresistenz aus *Ae. tauschii* Coss. zeigten zwei der synthetischen Hexaploiden ein besseres Resistenzniveau als die diploide bzw. tetraploide Ausgangsform allein. Diese Steigerung wird auf eine günstige Akkumulation der Gene beider Ausgangsarten zurückgeführt (Assefa und Fehrman 2000).

Eine leichte Verringerung der Wirkung der Resistenz beobachteten Bai et al. (1998) nach der Übertragung der Braunrostresistenz aus *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. in den Kulturweizen. Während *T. timopheevii* mit der Boniturnote 0 bewertet wurde, reagierten die Weizenlinien, die das Resistenzgen trugen, mit der Boniturnote 1⁻ bzw. 1⁺. In der vorliegenden Arbeit war eine vergleichbare Veränderung der Resistenzreaktion von der Boniturnote 0 der *Ae. markgrafii*- Abstammung 'S740-69' zur Boniturnote 1 der Weizen- *Ae. markgrafii*- Introgressionslinien zu verzeichnen. Ähnliche Ergebnisse einer Verminderung der Genwirkung fanden Innes und Kerber (1994) nach der Einlagerung eines Genes für die Resistenz adulter Pflanzen gegenüber Schwarzrost und Brown-Guedira et al. (1997) bei zwei hexaploiden Weizenlinien nach der Einlagerung der Mehltairesistenz aus *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. var. *araraticum*. Reader und Miller (1991) stellten eine Verringerung der Mehltairesistenz fest, wenn das Zielgen nicht homozygot aus *T. dicoccoides* in den Kulturweizen übertragen wurde. Während homozygote Pflanzen völlig symptomfreie Blätter besaßen, zeigten heterozygote charakteristische Chlorosen an den ersten Blättern.

Kennzeichen der Resistenzreaktion der in dieser Arbeit vorgestellten Introgressionslinien sind ebenfalls Chlorosen/ Nekrosen. Diese treten jedoch schon im Weizen-*Ae. markgrafii*-Amphiploiden, der beide vollständigen Genome der Kreuzungseltern vereint, auf. Sie sind nicht auf einen heterozygoten Zustand des Resistenzgenes, sondern auf einen deutlichen Einfluß des genetischen Hintergrundes zurückzuführen.

Der genetische Hintergrund ist oft für eine erfolgreiche Einlagerung von (Resistenz-) Genen ausschlaggebend. Jiang et al. (1994) empfehlen eine Vorselektion auf geeignete Genotypen der Kreuzungspartner. Damit sollen Fehlentwicklungen nach der Hybridisierung (z. B. Chromosomenelimination, die bevorzugte Übertragung nur bestimmter Fremdchromosomen, ungünstige genetische Wechselwirkungen) und Ereignisse, die eine weitere Nutzung des übertragenen Fremdgens behindern (Chromosomenbrüche, Sterilität) vermieden werden. Ungünstige genetische Wechselwirkungen, die zu einer teilweisen oder vollständigen Unterdrückung der Wirkung von Resistenzgenen durch Gene im Weizengenom führten, konnten für Braunrost (Assefa und Fehrman 2000; Innes und Kerber 1994), Braunrost und Schwarzrost (Bai und Knott 1992), Gelbrost (Kema et al. 1995; Ma et al. 1995) und Mehltau (Hanušova et al. 1996) nachgewiesen werden.

Im Gegensatz dazu gibt es Arbeiten, die belegen, dass der Genotyp des genetischen Hintergrundes für die Ausprägung der Braunrostresistenz (Brown-Guedira et al. 1997; Innes und Kerber 1994) bzw. der Braun- und Schwarzrostresistenz (Bai et al. 1995; Bai et al. 1994) keine Bedeutung hat.

Neben diesen Genotypeneffekten können Umweltfaktoren, wie z. B. die Temperatur, und das Entwicklungsstadium der Pflanze das Erscheinungsbild einer Resistenzreaktion beeinflussen (Kolmer 1996). Auf spezielle Aspekte der Wirt-Parasit-Interaktion wird im Abschn. 5.3 näher eingegangen.

Hussien et al. (1997) beobachteten eine Vermischung von Nekrosen und Chlorosen sowie das Auftreten winziger Braunrostpusteln mit auffällig großen chlorotischen Bereichen bei höheren Temperaturen im Jungpflanzentest. Chen und Line (1995a; 1995b) fanden zwei Weizensorten, die eine rassenunspezifische Resistenz im adulten Pflanzenstadium bei hohen Temperaturen zeigten. Im Pflanzenmaterial der vorliegenden Arbeit wurde keine vergleichbare Temperaturabhängigkeit der Resistenzausprägung festgestellt.

Über Testkreuzungen wurde für die Braunrostresistenz der *Ae. markgrafii*-Abstammung 'S740-69' ein dominantes Gen bestimmt. In den Introgressionslinien, die aus Rückkreuzungen des Weizen-*Ae. markgrafii*-Amphiploiden mit dem Winterweizen 'Alcedo' erzeugt wurden, bestätigte sich ein monogen dominanter Erbgang im Jungpflanzenstadium. Nach Worland et al. (1995) wird die Resistenz gegenüber Weizenkrankheiten wie Gelbrost sowohl durch rassen-spezifische, im Jungpflanzenstadium aktive Gene, die bis zum Vegetationsende

wirksam bleiben können als auch durch zusätzliche Gene, die nur im Adultpflanzenstadium aktiv sind, bestimmt. Studien an einem Satz aneuploider Weizenpflanzen hatten gezeigt, dass die Dosis bzw. die Häufigkeit, mit der ein Chromosom mit den entsprechenden Genen vorhanden war, ausschlaggebend für die Resistenzausprägung ist. Die Autoren schlußfolgerten, dass die Krankheitsresistenz der adulten Pflanze abhängig von der Balance zwischen resistenzbewirkenden und anfälligkeitshervorrufenden Genen ist. *Ae. markgrafii* besitzt ein dominantes Gen, das Resistenz im Jungpflanzenstadium bewirkt. Es ist nicht geklärt, ob dieses Gen bis zum Vegetationsende aktiv ist oder separate Gene im Adultpflanzenstadium wirken. Durch Einlagerung des Resistenzgens aus *Ae. markgrafii* in den Weizenhintergrund fand offensichtlich eine Änderung der Balance zugunsten der Widerstandsfähigkeit der selektierten Introgressionslinien statt.

Gerade die Altersresistenz wird häufig als Summe vieler kleinerer Genwirkungen gesehen. Das Gen *Yr18* ruft Gelbrostresistenz im Kulturweizen im adulten Pflanzenstadium hervor. Die Entwicklung des Rostes wird nicht vollständig unterbunden erfolgt jedoch stark verzögert. Bei dem Versuch, die Wirksamkeit dieses Gens zu quantifizieren, stellten Ma und Singh (1996) unter schweren Befallsbedingungen eine unzureichende Wirkung des Gens allein fest. Ein besseres Resistenzniveau wird durch die Kombination des *Yr18* mit zwei weiteren additiv wirkenden Genen erreicht (Singh und Rajaram 1994).

In der vorliegenden Arbeit wird die Braunrostresistenz der Introgressionslinien im Jungpflanzenstadium hauptsächlich auf ein dominantes Gen zurückgeführt. Der anfällige Kulturweizen 'Alcedo' besitzt eine gewisse Feldresistenz, d. h. die Befallsstärke ist im adulten Pflanzenstadium im Vergleich zu anderen anfälligen Sorten reduziert. Die neu entwickelten braunrostresistenten Introgressionslinien zeigen eine vollständige hohe Altersresistenz (Boniturnote 1), die offensichtlich durch zwei Gene hervorgerufen wird. Es ist möglich, dass 'Alcedo' für die Braunrostresistenz adulter Pflanzen ein Gen besitzt, das in seiner Wirkung dem *Yr18* vergleichbar ist. Durch die Einlagerung der Resistenz aus *Ae. markgrafii* in diesen Weizenhintergrund ist eine günstige Kombination von Genen, die nun die vollständige Altersresistenz bewirken, nicht auszuschließen. Das würde der von Singh und Rajaram (1994) beschriebenen additiven Genwirkung entsprechen.

Lr13 und *Lr 34* sind Resistenzgene gegenüber Braunrost, die im adulten Pflanzenstadium wirken. Die Pathogenentwicklung wird stark verzögert, aber nicht vollständig unterdrückt.

German und Kolmer (1992) und Kolmer (1992) zeigten, dass es Wechselwirkungen dieser Gene mit einigen Jungpflanzenresistenzgenen gibt, die zu einer Verbesserung des Resistenz-

niveaus führen. Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Introgressionslinien haben ein sehr gutes Resistenzniveau (Boniturnote 1). Das könnte auf eine Wechselwirkung des aus *Ae. markgrafii* übertragenen Jungpflanzenresistenzgens mit der Feldresistenz aus 'Alcedo' hindeuten.

Welche der vier hier angeführten Möglichkeiten (andauernde Wirkung des Jungpflanzenresistenzgens im Alter bzw. das Vorhandensein separater Altersresistenzgene, eine additive Wirkung mehrerer Geneffekte oder eine Wechselwirkung der Jungpflanzenresistenz aus *Ae. markgrafii* mit der Feldresistenz aus 'Alcedo') die Ursache für die hohe Altersresistenz der vorgestellten Introgressionslinien ist, muß im Einzelnen noch geprüft werden.

Für die stabile Einlagerung fremden genetischen Materials ist eine störungsfreie Chromosomenpaarung eine entscheidende Voraussetzung. Bei der Verbesserung der Resistenzeigenschaften des Kulturweizens ist die Nutzung von Wildarten vorteilhaft, die homologe Chromosomen zum Weizengenom besitzen. Neben einem gleichzeitigen Transfer einzelner Gene von verschiedenen Chromosomen ist hier eine Übertragung von polygen vererbten Merkmalen möglich (Valkoun 2001). Bei der Einlagerung eines Mehlauresistenzgenes aus *Triticum dicoccoides* (AABB) in den Weizen (AABBDD) stellten Reader und Miller (1991) eine gute Chromosomenpaarung der A- und B-Genom-Chromosomen beider Kreuzungspartner fest.

Zur Erweiterung der Resistenzgrundlage werden in der Züchtung Arten genutzt, deren Chromosomen homoeolog zum Weizengenom sind. Fortschritte bei der Übertragung fremder Gene in den Weizen sind in einer Übersicht von Jiang et al. (1994) zusammengestellt. Neben den gezielten Kreuzungen wird in der Literatur auch ein spontaner Einbau homoeologer Chromosomen beschrieben. So wiesen Brown-Guedira et al. (1997) einen spontanen Einbau von Chromosomen des G-Genomes von *T. araraticum* (A¹A¹GG) und Bai et al. (1995) den von Chromosomen des C-Genomes von *Ae. cylindrica* Host (CCDD) nach. Diese Autoren beschreiben dabei ein gehäuftes Auftreten von Quadrivalenten. In der vorliegenden Arbeit wurden ebenfalls bei der Analyse der Chromosomenpaarung der Introgressionslinien Quadrivalentbildungen beobachtet, was auf Homoeologien zwischen den Chromosomen der *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' und *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' hinweist. Eine Zuordnung der C-Genom-Chromosomen des *Ae. markgrafii* zu den homoeologen Gruppen des Weizens wurde von Schubert (2000) vorgenommen.

Von großer Bedeutung bei der Nutzung nicht-homologer Chromosomen sind der Ort der Einlagerung und die Größe des fremden Chromosomenstückes (Jiang et al. 1994). In der vorliegenden Arbeit ist in den braunrostresistenten Introgressionslinien ein Chromosomenpaar des Weizens durch das Chromosomenpaar B der *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' ersetzt. Durch eine genomische in situ Hybridisierung (GISH) wurde dies sehr anschaulich von Schubert (2000) dargestellt. Nicht geklärt ist bislang, welches Chromosomenpaar des Weizengenoms ersetzt wurde. Offensichtlich gibt es hier Unterschiede innerhalb der 30 selektierten Introgressionslinien. Nach vierjähriger Selektion spalten bei zwei Linien noch einzelne anfällige Individuen heraus.

Neben dem positiven Effekt der Resistenz gibt es bei der Einlagerung eines ganzen Chromosomenpaares jedoch ungünstige Auswirkungen auf andere Pflanzenmerkmale. Ist das übertragene Fremdchromosomenstück sehr klein, sind weniger ungünstige Eigenschaften damit gekoppelt, aber der Verlust bei der Verdopplung der Chromosomen sehr hoch (Jiang et al. 1994). So gestaltete sich die Selektion von braunrostresistenten Linien mit einem weizenähnlichen Habitus sehr schwierig und ist auf eine chromosomal stabile Linie begrenzt.

Die Einlagerung von Resistenzgenen wirkt sich sehr auf Ertragsparameter und/ oder qualitative Eigenschaften aus. In der Literatur werden negative als auch positive Effekte beschrieben. Ortelli et al. (1996a) vermuten eine Abhängigkeit sowohl vom Wirt-Pathogen-System als auch vom genetischen Hintergrund, in den die Resistenz eingelagert wird. Bei Versuchen mit nahe isogenen Linien (NILs), in denen das Braunrostresistenzgen *Lr9* aus *Ae. umbellulata* Zhuk. eingelagert worden war, beobachteten sie unter befallsfreien Bedingungen einen Minderertrag der NILs bis 12% im Vergleich zur anfälligen Sorte 'Arina'. Dieser Minderertrag ergab sich aus der Reduktion der Kornzahl/ m² und einem geringeren mittleren Korngewicht. Ähnliche Auswirkungen wiesen Singh und Huerta-Espino (1997) nach. Unter Befallsfreiheit hatte die Einlagerung des Resistenzgens *Lr34* ebenfalls einen geminderten Ertrag durch eine geringere Kornzahl/ m², weniger Körner pro Ähre und eine reduzierte Biomasse zur Folge. Keinen negativen Einfluß auf den Ertrag und die meisten Qualitätsparameter stellten hingegen Cox et al. (1997) zwischen Weizenlinien, die das Resistenzgen *Lr41* aus *Ae. tauschii* Coss. besaßen, im Vergleich zu den anfälligen Weizeneltern unter befallsfreien Bedingungen fest. Lediglich die Wasseraufnahme des Teiges und die Teigmischzeit waren reduziert. Damit etwa verbundene Auswirkungen auf die Brotbackqualität müssen noch untersucht werden.

Die Beurteilung des Pflanzenmaterials in der vorliegenden Arbeit erfolgte unter hohem Befallsdruck. Nur einige der braunrostresistenten Introgressionslinien (Pr3, Pr5, Pr7, Pr18, Pr21 und Pr26) sind in den untersuchten Ertragsparametern dem braunrostanfälligen Ausgangselter 'Alcedo' gleichwertig bzw. besser. Die Übertragung eines ganzen Chromosomenpaares der resistenten *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' in den Weizenhintergrund erfordert weitere intensive züchterische Bearbeitung, um ein hohes Ertragsniveau zu erreichen. Keine ertragsmindernden Auswirkungen waren in der Population mit weizenähnlichem Habitus zu verzeichnen. Die negativen Effekte der Einlagerung eines vollständigen fremden Chromosomenpaares sind hier stark reduziert. Einflüsse auf Qualitätseigenschaften sind nicht auszuschließen und müssen noch geprüft werden.

Reynolds et al. (2001) untersuchten die physiologische Basis der Ertragszunahmen bei Weizen nach der Übertragung des Braunrostresistenzgens *Lr19* aus *Agropyron elongatum* (Host) P. Beauv. *Lr19* war verbunden mit einer gesteigerten Zuteilung von Biomasse für das Ährenwachstum während der Blüte, einer höheren Kornzahl pro Ähre, einer höheren Strahlungsnutzungseffizienz und Fahnenblatt-Photosyntheserate in der Phase der Kornfüllung. Die Population mit weizenähnlichem Habitus zeichnet sich durch einen sehr kräftigen Wuchs, einen hohen Einzelähren- und Einzelpflanzenenertrag sowie ein hohes Tausendkorngewicht aus. Vielleicht liegen hier ähnliche Effekte zu Grunde, wie sie Reynolds et al. (2001) beobachteten.

Während der Kulturweizen 'Alcedo' eher stark aufgerichtete Halme besitzt, hat die *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' einen sehr flachen Wuchstyp. Die Halme verlaufen anfangs fast parallel zur Bodenoberfläche, um sich dann aufzurichten. Eine bessere Ausnutzung der Strahlung ist u.a. von Faktoren abhängig, wie ein Bestand aufgebaut ist (Loomis und Amthor 1999). In der Population mit weizenähnlichem Habitus sind hinsichtlich der Ausrichtung der Halme alle Übergangsformen zu finden. Bei weiteren Selektionen sollte darauf geachtet werden, ob es ertragswirksame Unterschiede zwischen den verschiedenen Wuchstypen gibt.

5.3 Beeinflussung des Resistenzmechanismus durch Unterschiede im genetischen Hintergrund

Die Infektion einer Pflanze durch pathogene Pilze bedarf der Ausbildung von Infektionsstrukturen (Hahn et al. 1997). Histologische Studien der Wechselbeziehungen verschiedener Pflanzenarten mit Rostpilzen zeigen das breite Spektrum der Resistenzreaktionen von vollständig prähaustoriellen bis zu posthaustoriellen Reaktionstypen (Elmhirst und Heath 1987; Niks 1991; Jacobs et al. 1996; Kang et al. 2002).

In den euploiden Introgressionslinien, die die Resistenz aus *Ae. markgrafii* enthalten, konnten unterschiedliche Intensitäten der prä- bzw. posthaustoriellen Reaktionen beobachtet werden. *Ae. markgrafii* selbst zeigte eine typische hypersensitive Reaktion. Die hypersensitive Reaktion ist eine Resistenzerscheinung mit einem charakteristischen Tod der Wirtszelle (Goodman und Novacky 1994). Im Weizen-*Ae. markgrafii*-Amphiploiden und der Additionslinie B wurde ein leichter Verlust in der Wirksamkeit dieses Resistenzmechanismus deutlich. Eine erfolgreiche Unterbindung der Pilzentwicklung war hier erst nach dem Zusammenbruch mehrerer Wirtszellen möglich, was zu größeren, auch makroskopisch erkennbaren, nekrotischen Bereichen führte. Im Amphiploiden und der Additionslinie B wurde das Chromatin von *Ae. markgrafii* zum Weizengenom hinzugefügt, wohingegen in den 42-chromosomigen Introgressionslinien (Pr-Linien) ein Teil des Weizengenoms durch das Fremdchromatin ersetzt wird. Durch den Einsatz Chromosom-B-spezifischer RAPD-Marker wiesen Peil et al. (1997) *Ae. markgrafii* Chromatin in diesen euploiden Introgressionslinien nach.

Nach Heath (1995) hängt die Geschwindigkeit, mit der das Vordringen eines Pilzes gestoppt wird, davon ab, wie schnell Erkennungsreaktionen, die durch Avirulenz- und Resistenzgene kontrolliert werden, ablaufen. Diese Tatsache stimmt sehr gut mit den Ergebnissen des beschriebenen chromosomal manipulierten Pflanzenmaterials überein. Eine sehr schnelle Erkennung des Braunrostpilzes gefolgt von einer starken Abwehrreaktion in Form eines frühen hypersensitiven Zelltodes konnte im *Ae. markgrafii* beobachtet werden. Offensichtlich sinkt jedoch die Geschwindigkeit der Erkennung und der nachfolgenden Resistenzreaktion, wenn der Einfluß des Weizenchromatins steigt. Die unterschiedliche genetische Beschaffenheit des Pflanzenmaterials hat einen großen Einfluß sowohl auf das Verhältnis der prähaustoriellen zur posthaustoriellen Reaktion als auch auf die Ausdehnung des nekrotischen Gewebes. Verschiedene Autoren konnten keinen Einfluß des Genotyps auf die Sporenkeimung verschiedener Pilze bis hin zur Ausbildung der substomatären Blase feststellen (Freytag et al.

1994; Jacobs et al. 1996; Orтели et al. 1996). Im untersuchten Material gab es jedoch eine deutliche Steigerung der prähaustoriellen Reaktion in den euploiden Introgressionslinien im Vergleich zu *Ae. markgrafii*, dem Amphiploiden und der Additionslinie B. In vorangegangenen Studien hatten Schubert et al. (1993) Gene für Braunrostresistenz und für die Wachsfreiheit der Pflanzenoberfläche auf dem Chromosom B von *Ae. markgrafii* beschrieben, die jedoch nicht gekoppelt sind. Die resistenten Introgressionslinien wurden dabei als bewachst, *Ae. markgrafii*, der amphiploide Bastard und die Additionslinie B als wachsfrei bezeichnet. Die Ergebnisse der rasterelektronischen Aufnahmen der Blattoberflächen widerlegen diese ursprünglichen Annahmen. Das gesamte untersuchte Pflanzenmaterial besaß eine epicuticuläre Wachsauflage. Dennoch scheinen Dichte und Struktur der Wachsschicht auf den Blattoberflächen wesentlich die Haftung bzw. das gerichtete Wachstum der Keimschläuche zu beeinflussen. In den Ausführungen von Nicholson und Epstein (1991) zur Adhäsion von Pilzen auf der Pflanzenoberfläche als Voraussetzung der Pathogenese wird beschrieben, dass Pilze in der Lage sind, Cutin und eingestreute Wachspolymere enzymatisch abzubauen. So ist der Echte Mehltau (*Blumeria graminis*) in der Lage, die Cuticula von Gerste und Gurke zu erodieren. Gemäß Hoch et al. (1987) sind topographische Eigenschaften der Blattoberfläche verantwortlich für das gerichtete Wachstum der Keimschläuche. Ein Abbau von Epicuticularwachsen oder eine weniger stark ausgeprägte Wachsschicht könnte zu einer besseren topographischen Orientierung der Pilze beitragen. Bei Infektionsstudien von Kohlrabi und Erbsen mit *Botrytis cinerea* konnten Schwab et al. (1995) nachweisen, dass nicht nur die Dicke der Wachsauflage, sondern auch die dreidimensionale Feinstrukturierung der Wachskristalloide beim Schutz der Pflanzen vor pilzlichen Kontaminationen und Infektionen von Bedeutung sind.

Die *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' hat eine sehr locker strukturierte Wachsauflage. Der Kulturweizen 'Alcedo' besitzt eine sehr dichte Wachsschicht. Die Wachspartikel auf den Blättern sind so kompakt ausgebildet und vernetzt, dass die Pflanze im Sonnenlicht bläulich erscheint, während sich *Ae. markgrafii* durch eine tiefgrüne Farbgebung auszeichnet. Der Weizen- *Ae. markgrafii*- Amphiploide, die Additionslinie B und die erstellten Introgressionslinien nehmen hinsichtlich der Bewachung eine Mittelstellung zwischen den Eltern der Ausgangskreuzung ein. Während der Amphiploide und die Additionslinie B im Feldbestand die tiefgrüne Farbe des *Ae. markgrafii* widerspiegeln, haben die Introgressionslinien ohne Ausnahme die bläuliche Tönung des 'Alcedo'. Offensichtlich liegen die Unterschiede nicht in

der Anordnung sondern im Aufbau der Wachspartikel, was in unterschiedlichen Reflexionseigenschaften im Licht zum Ausdruck kommt. Ein anderer Aufbau deutet auf eine andere chemische Zusammensetzung hin. Nach Ergebnissen von Allen et al. (1991) braucht *Puccinia recondita* für eine vollständige Entwicklung von Infektionsstrukturen thigmotrope und chemische Reize gleichermaßen. Eine veränderte Zusammensetzung der Wachspartikel stellt somit ein Hemmfaktor für die normale Pilzentwicklung dar.

Read et al. (1997) untersuchten die topographische Signalwirkung für die Differenzierung von Infektionsstrukturen von Getreiderosten auf künstlichen Oberflächen. Dabei wurde festgestellt, dass eine enge Abfolge mehrerer erhöhter und vertiefter Bereiche (Kämme und Rillen) optimal zur Auslösung von Differenzierungsvorgängen ist. Im Ausgangselter 'Alcedo' und den braunrostresistenten Introgressionslinien war die Appressorienausbildung deutlich geringer im Vergleich zu *Ae. markgrafii*, dem Amphiploiden und der Additionslinie B. Die Stimulation zur Differenzierung scheint durch die Wachsaufgabe gestört. Eine reduzierte Appressorienausbildung durch ein Überwachsen der Stomata, wie sie Rubiales und Niks (1996) bei einigen *Hordeum chilense* Roem. et Schult. -Abstammungen mit ausgeprägter Wachsbekleidung der Spaltöffnungen fanden, wurde nicht beobachtet. Zwar sind die Unterschiede in der epicuticulären Wachsaufgabe zwischen den Wild- und Kulturformen in den hier beschriebenen Beispielen sehr deutlich, aber Jørgensen et al. (1995) verweisen auf Unterschiede innerhalb von Kulturformen, was bei einer züchterischen Nutzung beachtet werden sollte. Nach Studien des Verhaltens von Braunrost und Mehltau der Gerste auf Wachsmutanten kommen Rubiales et al. (2001) zur Auffassung, dass es möglich sein könnte, den Phänotyp von *H. vulgare* L. so zu verändern, dass die Ausbildung von Infektionsstrukturen pilzlicher Pathogene reduziert wird.

In der vorliegenden Arbeit wird der Einfluß des genetischen Hintergrundes, der in einer unterschiedlichen Ausbildung der Wachsschicht der Blätter zum Ausdruck kommt und zu Unterschieden im prähaustoriellen Bereich der Wirt-Parasit-Interaktion führt, auch im Blattinneren deutlich. Wie bereits erläutert, wird eine weitere Pilzentwicklung im resistenten Pflanzenmaterial durch eine hypersensitive Reaktion unterbunden. Dabei entstehen Chlorosen bzw. Nekrosen. Die Ausdehnung der chlorotischen/ nekrotischen Bereiche ist jedoch recht unterschiedlich. Während sie im *Ae. markgrafii* makroskopisch nicht erkennbar sind, bilden sie auf den Blättern des amphiploiden Bastards und der Additionslinie B die größten, mit bloßem Auge erkennbare Flecke. Die Introgressionslinien zeigen nicht ganz so große, jedoch

gut erkennbare Chlorosen bzw. Nekrosen. Kema et al. (1995) beobachteten eine Veränderung der Ausprägung der hypersensitiven Reaktion von winzig kleinen zu größeren nekrotischen Bereichen, wenn sich die Ploidiestufe der Pflanzen erhöht, was genau mit unseren Ergebnissen übereinstimmt. Es ist davon auszugehen, dass im untersuchten Pflanzenmaterial das Weizengenom die Wirkung des C-Genom-Chromatins, welches in die Weizen- *Ae. markgrafii*- Introgressionslinien eingebracht wurde, unterdrückt. Jacobs et al. (1996) fanden ebenfalls eine Veränderung im Resistenzmechanismus nach der Übertragung der Braunrostresistenz aus *T. monococcum* in den hexaploiden Weizen. Die Ausbildung von Papillen, die typisch für die Resistenzreaktion in *T. monococcum* war, wurde nicht in der resistenten Weizenlinie beobachtet, was auf die unterschiedlichen Ploidiestufen bezogen wurde. Einen starken Einfluß des genetischen Hintergrundes auf die Resistenzreaktion beobachteten auch Rubiales et al. (1993). Die Resistenz von *Hordeum chilense* gegenüber Braun- und Gelbrost wurde vollständig in den Weizen- *H. chilense* -Amphiploiden unterdrückt, was durch einen Genom-Dosis-Effekt erklärt wird.

Die beschriebenen Veränderungen in der Ausdehnung des nekrotischen Gewebes nach der Einlagerung von Resistenzen aus Wildformen in Arten mit höheren Ploidiestufen sollte in Bezug auf die Ertragsbildung bei der züchterischen Arbeit beachtet werden. Nach Ortelli et al. (1996) wird durch eine hypersensitive Reaktion die Produktion der Assimilate durch eine Verringerung der photosynthetisch aktiven Blattfläche reduziert, was zur Senkung des Ertragspotentials der resistenten Linien führt.

Bei der Untersuchung der Wirt-Parasit-Interaktion zwischen resistenten Bohnensorten und dem Bohnenrost *Uromyces phaseoli* (Pers.) G. Winter var. *typica* Arthur stellt Mendgen (1978) unterschiedliche Reaktionstypen fest. Die Unverträglichkeitsreaktionen setzen nach der Haustorienausbildung ein. Häufig wird in den infizierten aber auch in den angrenzenden Zellen ein Anschwellen der Plastiden beobachtet. Des weiteren fand er zeitliche Verschiebungen zwischen Auflösung und Zusammenbruch infizierter Zellen und der Haustorien. Beides konnte zeitgleich erfolgen. Es gab jedoch auch Reaktionstypen, bei denen sich zunächst der gesamte Zellinhalt auflöste und danach die Zelle samt Haustorium kollabierte. Es wurde jedoch auch das Umgekehrte beobachtet, d. h. zuerst kollabiert das Haustorium und danach setzt die Lyse des Zellinhaltes ein, was zum Tod der Wirtszelle führt. Die transmissionselektronenmikroskopischen Aufnahmen des resistenten Pflanzenmaterials der vorliegenden Arbeit zeigen ein Anschwellen der Mitochondrien bevor die Auflösung des

gesamten Zellinhaltes beginnt, was schließlich den Kollaps der Zelle zur Folge hat. Die Abwehrreaktion der resistenten *Ae. markgrafii* -Abstammung 'S740-69' setzt offensichtlich mit der Auflösung des gesamten Zellinhaltes ein, gefolgt von einem Zusammenbruch der Zelle einschließlich des ausgebildeten Haustoriums.

Harding et al. (1999) beobachteten bei moderat und gering anfälligen Bohnensorten die Bildung von Hüllmaterialien unterschiedlicher Elektronendichte um die Haustorienhäuse. Die Klärung der zytochemischen Natur dieser Materialien steht noch aus, und die Variationen ihrer Morphologie erschweren Verallgemeinerungen zu ihrer Rolle in der Pathogenese, aber es scheint das Maß an Kompatibilität zu bestimmen. Beim Eindringen des Braunrostpilzes in das resistente Pflanzenmaterial der vorliegenden Arbeit konnte eine Umlagerung der Haustorienhäuse in der von Harding et al. (1999) beschriebenen Form nicht nachgewiesen werden. Der Haustorienhals ist an der Penetrationsstelle mit Resten von Zellwandmaterialien umgeben. Es kommt zu einer Ansammlung von 'multivesicular bodies'.

Kang et al. (2002) fanden bei der Untersuchung der resistenten Weizensorte 'Xinong 85' unterschiedliche Abwehrreaktionen nach einer *Puccinia striiformis* -Infektion. Neben der Nekrotisierung von Wirtszellen wurden die Bildung von Zellwandablagerungen in Zellen, die Kontakt zu interzellularen Hyphen hatten, Papillen und die Einkapselung von Haustorien beobachtet. Diese Einkapselung führte zum Absterben der Haustorien, was nicht in jedem Fall auch zum Absterben der Wirtszelle führte. Die transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen der Abwehrreaktion des eigenen resistenten Pflanzenmaterials schließen eine ähnliche Reaktionsvielfalt aus. Die Resistenzreaktion im Pflanzengewebe ist auf einen hypersensitiven Zelltod, der den Kollaps des Haustoriums einschließt, begrenzt.

6 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde das Resistenzverhalten von 169 *Aegilops markgrafii* -var. *markgrafii* (Greuter) Hammer- Abstammungen gegenüber Weizenbraunrost (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Eriks. & Henn.) beschrieben und, soweit die Herkunft bekannt war, zur geografischen Verbreitung in Beziehung gesetzt. Die Resistenzreaktionen wurden nach künstlicher Inokulation im Jungpflanzenstadium erfaßt. Zwei Drittel der untersuchten *Aegilops markgrafii* -Abstammungen zeigten eine resistente Reaktion gegenüber den eingesetzten Braunrostrassen im Jungpflanzentest. Auf Grund der frühen Abreife der Abstammungen vor der Etablierung des Pathogens im Freiland waren keine gesicherten Aussagen zur Altersresistenz möglich.

Das Herkunftsgebiet der in dieser Arbeit vorgestellten Abstammungen umfasste hauptsächlich Griechenland, die Inseln der südlichen Ägäis und die Türkei. Eine Häufung resistenter Abstammungen zeichnete sich im Gebiet um Ankara (Türkei) ab, was sich noch auf dem westlichen und südlichen Teil des Festlandes fortsetzte. Abstammungen mit heterogenen und anfälligen Reaktionen kamen verstärkt auf den Inseln der Ägäis, dem griechischen Festland, Bulgarien sowie dem südöstlichen Teil der Türkei vor. Diese Gebiete bildeten offenbar Randbereiche für das Areal resistenter Abstammungen.

Eine detailliertere Betrachtung der Inseln der Ägäis zeigte, dass resistente Abstammungen vorwiegend auf den großen Inseln, die der türkischen Küste unmittelbar vorgelagert sind, vorzufinden waren. Abstammungen auf den kleineren Inseln in diesem Bereich zeigten heterogene und anfällige Reaktionen. Im Vergleich zu den Inseln im Westen und Süden der Ägäis ist der Anteil resistenter Abstammungen auf den östlichen Inseln höher.

Über Testkreuzungen wurde die genetische Grundlage der Braunrostresistenz der *Ae. markgrafii* Abstammung 'S740-69' ermittelt. Die Vererbung der Resistenz erfolgte über ein dominantes Gen unter Beteiligung einiger Minorfaktoren.

Aus der Kreuzung *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo' x *Ae. markgrafii* 'S740-69' wurden 30 braunrostresistente Introgressionslinien selektiert. In der vorliegenden Arbeit erfolgte eine Charakterisierung dieser Linien hinsichtlich des Resistenzverhaltens, der Resistenzgenetik, der Morphologie und der zytogenetischen Veränderungen. Für eine Population von Pflanzen derselben Ausgangskreuzung, die sich auffällig durch ihren sehr weizenähnlichen Habitus

von den o.a. Introgressionslinien unterschied, wurde ebenfalls das Resistenzverhalten ermittelt und eine Erfassung der morphologischen Eigenschaften durchgeführt.

Nach vierjährigen Versuchen zeigten 25 der 30 Introgressionslinien eine stabile Braunrostresistenz. Bei den anderen 5 spalteten einzelne anfällige Individuen heraus. Die Beurteilung erfolgte nach künstlicher Inokulation im juvenilen sowie natürlicher und künstlicher Inokulation im adulten Pflanzenstadium. Die Braunrostresistenz wurde im Jungpflanzenstadium hauptsächlich auf die Wirkung eines dominanten Genes und in den Adultpflanzen auf zwei Gene zurückgeführt.

Bei der Analyse der morphologischen Eigenschaften im Hinblick auf ertragsrelevante Merkmale erzielten die Linien Pr7 und Pr26 die besten Ergebnisse. Beide Linien zeigten jedoch in den Resistenztests noch anfällige Individuen. Die Linien Pr20, Pr21, Pr22, Pr31 und Pr5 zeichneten sich durch die Ertragsbildung positiv beeinflussende Eigenschaften und große Stabilität im Resistenzverhalten aus.

Die zytologischen Untersuchungen der Introgressionslinien umfassten Mitose- und Meiosestadien, um neben der Chromosomenanzahl auch das Paarungsverhalten der Chromosomen zu erfassen. Annähernd 80% der Introgressionslinien besaßen einen 42-chromosomigen Status und ca. 83% der untersuchten Pflanzen zeigten eine störungsfreie Paarung in der Meiose.

In der Population von Pflanzen mit weizenähnlichem Habitus gestaltete sich die Selektion auf Braunrostresistenz außerordentlich schwierig. In den 4 Versuchsjahren nahm der Anteil resistenter Pflanzen stetig ab. Letztendlich konnte eine stabile resistente Linie mit weizenähnlichem Habitus selektiert werden. Diese wies gegenüber den Introgressionslinien und dem Ausgangselter 'Alcedo' ein deutlich besseres Ertragsverhalten auf, was für eine weitere züchterische Nutzung von Vorteil ist.

Der Einsatz der Fluoreszenz-, Rasterelektronen- und Transmissionselektronenmikroskopie bot eine Möglichkeit, Veränderungen im Resistenzmechanismus durch die Einlagerung der Braunrostresistenz in den Weizenhintergrund darzustellen.

Für die Ermittlung der histologischen Komponenten der Resistenz wurden zwanzig Introgressionslinien ausgewählt. Zur besseren Erfassung des Einflusses des genetischen Hintergrundes wurden für diese Untersuchungen auch der Weizen- *Ae. markgrafii* -Amphiploide und die Additionslinie B einbezogen. In der Additionslinie B lag das Chromosom B des *Ae. markgrafii*, das die Braunrostresistenz trägt, disom addiert zum Weizengenom vor. Die fluores-

zenzmikroskopischen Untersuchungen zeigten für *Ae. markgrafii* eine sehr starke hypersensitive Reaktion, die durch den Zusammenbruch von einer bis maximal drei Zellen gekennzeichnet war. Der Weizen- *Ae. markgrafii* - Amphiploide, die Additionslinie B und die Introgressionslinien waren ebenfalls durch hypersensitive Reaktionen gekennzeichnet, aber es gab Unterschiede in der Ausdehnung der nekrotischen Flächen. Der Amphiploide und die Additionslinie B hatten sehr große Nekrosen. Die nekrotischen Flächen der Introgressionslinien waren kleiner und es trat eine leichte Verschiebung der Abwehrreaktion in den prä-haustoriellen Bereich auf, was durch rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen weiter analysiert wurde.

Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der Wachsschicht der Blattoberflächen zeigten für den resistenten Ausgangselter *Ae. markgrafii* eine sehr lockere Struktur, wohingegen der braunrostanfällige Weizenelter 'Alcedo' eine sehr kompakt ausgebildete Wachsschicht besaß. Der Weizen- *Ae. markgrafii* - Amphiploide und die Additionslinie B nahmen hinsichtlich der Wachsstruktur eine Zwischenstellung im Vergleich zu den Ausgangseltern ein. Damit unterschieden sie sich strukturell nicht von den Introgressionslinien. Die Ursache für die Hemmung der Differenzierungsvorgänge an der Blattoberfläche wurde in einer veränderten Zusammensetzung der einzelnen Wachskomponenten gesehen.

Die transmissionselektronenmikroskopischen Aufnahmen von Blattquerschnitten infizierter Pflanzen stützten im Wesentlichen die Ergebnisse der fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen des Blattinneren. Der hypersensitive Zelltod, der den Kollaps der Haustorien einschloß, wurde im Pflanzeninneren als alleiniger Resistenzmechanismus identifiziert. Zellwandablagerungen, Papillenbildungen, der Einschluß von Haustorien o.ä. konnten nicht nachgewiesen werden.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Weizen- *Ae. markgrafii* -Introgressionslinien beschrieben, mit einer bislang noch nicht durchbrochenen Braunrostresistenz. Damit stellen sie ein wertvolles Ausgangsmaterial zur Verbesserung des Resistenzverhaltens von Hochleistungssorten dar. Um das Ertragsniveau schnell an das leistungsstarker Sorten heranzuführen, ist die Nutzung einer resistenten Linie mit einem sehr weizenähnlichen Habitus möglich. Offensichtlich sind hier weniger den Ertrag negativ beeinflussende Faktoren mit der Braunrostresistenz gekoppelt.

Der hypersensitive Abwehrmechanismus der selektierten Weizen- *Ae. markgrafii* - Introgressionslinien verbunden mit der Feldresistenz aus 'Alcedo' stellt eine Erweiterung der Basis an Resistenzgenen, die dem Züchter zur Verfügung steht, dar. Eine große Vielfalt von Resistenzgenen in den Sorten wirkt einer schnellen Vermehrung und Ausbreitung bestimmter Erregerrassen entgegen, was eine längerfristige Gesunderhaltung der Bestände unterstützt und hohe Erträge sichert.

7 Summary

169 *Aegilops markgrafii* var. *markgrafii* (Greuter) Hammer accessions were tested to detect the reaction against leaf rust (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks. & Henn.). The tests were carried out in the seedling stage after artificial inoculation. Two third of the *Ae. markgrafii* accessions analysed showed resistance against all applied leaf rust races in the seedling stage.

The *Ae. markgrafii* accessions studied mainly originate from Greece, the southern Aegean islands and Turkey. A higher number of resistant accessions were found in the area around Ankara (Turkey) which continued to the western and southern parts of the country.

Accessions with heterogeneous and susceptible reactions are distributed on the Aegean islands, Greece, Bulgaria and the southeastern part of Turkey. These areas represent obviously border areas for the centre with resistant accessions. In detail, resistant accessions were mainly distributed on the large islands preliminary to the coastal regions of Turkey. Accessions from the smaller islands of this area showed heterogeneous reactions and susceptibility. Compared to the western and southern Aegean islands the portion of resistant accessions of the eastern islands was increased.

Test crosses were carried out to determine the genetic basis of the leaf rust resistance from the *Ae. markgrafii* accession 'S740-69'. One dominant gene was detected to be responsible for the resistance reaction, but in addition some minor factors seem to be involved.

30 leaf rust resistant introgression lines were selected from the cross of *Triticum aestivum* L. cv. 'Alcedo' x *Ae. markgrafii* 'S740-69'. These lines were characterised with respect to the reaction against leaf rust, the inheritance of the resistance, morphological characters and cytogenetic changes. In addition, a population of plants of the same cross which could be clearly distinguished from the introgression lines by their wheat-like habit were also characterised with respect to resistance and morphological characters.

After four years of selection 25 of the 30 introgression lines showed a stable leaf rust resistance. In the remaining 5 lines single susceptible individuals occurred. The evaluation of the rust resistance was detected after artificial inoculation in the seedling stage and both artificial and natural inoculation at the adult plant stage. The leaf rust resistance in the seedling stage was obviously caused through a single dominant gene. In the adult plant stage the effect of two genes seems to be presumably.

The study of the morphological characters with respect to high yield introgression lines Pr7 and Pr 26 reached the best results. However, both lines had susceptible plants in the resistance tests. The lines Pr20, Pr21, Pr22, Pr31 and Pr5 were characterised by both positive features for high yield and a high stability in the resistance reaction.

Mitotical and meiotical analyses were applied to determine chromosome numbers and the pairing configurations. Approximately 80% of the introgression lines were euploid and 83% of the plants analysed showed correct chromosome pairing.

The leaf rust selection within the population with a wheat-like habit was very difficult. During the four experimental years there was a steady decrease of resistant plants. But finally one stable resistant line with a wheat-like habit was selected. This line showed a clearly superior yield compared to the introgression lines and the crossing parents, which could be very important for further breeding work.

Light and electron microscopical methods were applied to study changes in the resistance mechanism after the introgression of chromosomal segments from *Ae. markgrafii* into wheat background. In addition to twenty introgression lines and the crossing parents, addition line B containing the chromosome pair with leaf rust resistance from *Ae. markgrafii* and the amphiploid were analysed. The fluorescence microscopical investigations showed for *Ae. markgrafii* a very strong hypersensitive reaction with a collapse of one to three cells. The wheat- *Ae. markgrafii* -amphiploid, addition line B and the introgression lines were characterised by a hypersensitive reaction too, but there are differences in the extent of necrotic areas. The amphiploid and addition line B had very large necrosis. The necrotic areas of the introgression lines were smaller and the lines exhibited a slight alteration of the prehaustorial defence mechanisms.

Scanning electron microscopical analyses of the epicuticular waxes of the adaxial leaf surface showed for the resistant *Ae. markgrafii* accession a lax structure, whereas the susceptible *T. aestivum* L. cv. 'Alcedo' possessed a very compact wax layer. The wheat- *Ae. markgrafii* amphiploid and addition line B had as well as the introgression lines an intermediate position with respect to the wax structure. The reason for the decrease of the differentiation of the leaf rust fungus of the introgression lines were assumed as differences in the wax components.

Transmission electron microscope investigations of leaf sections supported the results from fluorescence microscopy. The hypersensitive cell death which included the collapse of haustoria was determined as exclusive resistance mechanism. Before the cell collapse a swelling of mitochondria could be observed in resistant plants. The nucleus of neighbouring cells which not included haustoria was transferred to the direction of the attacked cell. The defence reaction of the resistant *Ae. markgrafii* accession 'S740-69' is characterised by dissolving the whole cell content followed collapsing the cell which contained including the haustorium. No cell wall appositions, development of papillae or embedding of haustoria were detected.

The wheat- *Ae. markgrafii* -introgression lines presented in this work possess a leaf rust resistance, which has not been broken through up to now. Therefore, the lines are of value for wheat improvement. The utilisation of the wheat-like resistant line would be favourable to accelerate the breeding process. In this case fewer negative effects regarding yield connected with the leaf rust resistance.

The hypersensitive reaction of the selected wheat- *Ae. markgrafii* -introgression lines in connection with the field resistance of 'Alcedo' is an enlargement of the resistance gene basis, which can be used by breeders. A large diversity of resistance genes within the cultivars may reduce a rapid pathogen dispersion, which can support the healthiness of the crops to achieve high yields.

Literaturverzeichnis

- Allen EA, Hazen BE, Hoch HC, Kwon Y, Leinhos GME, Staples RC, Stumpf MA, Terhune BT (1991) Appressorium formation in response to topographical signals by 27 rust species. *Phytopathology* 81: 323-331
- Anker CC, Nix RE (2001) Prehaustorial resistance to the wheat leaf rust fungus, *Puccinia triticina*, in *Triticum monococcum* (s.s.). *Euphytica* 117: 209-215
- Assefa S, Fehrman H (2000) Resistance to wheat leaf rust in *Aegilops tauschii* Coss. and inheritance of resistance in hexaploid wheat. *Gen. Res. Crop Evol.* 47: 135-140
- Bai D, Knott DR (1992) Suppression of rust resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) by D-genome chromosomes. *Genome* 35: 276-282
- Bai D, Knott DR, Zale J (1998) The transfer of leaf rust resistance from *Triticum timopheevii* to durum and bread wheat and the location of one gene on chromosome 1A. *Can. J Plant Sci.* 78: 683-687
- Bai D, Scoles GJ, Knott DR (1994) Transfer of leaf rust and stem rust resistance from *Triticum triaristatum* to durum and bread wheats and their molecular cytogenetic localization. *Genome* 37: 410-418
- Bai D, Scoles GJ, Knott DR (1995) Rust resistance in *Triticum cylindricum* Ces. (4x, CCDD) and its transfer into durum and hexaploid wheats. *Genome* 38: 8-16
- Beer E (1991) Bekämpfungsschwelle für Blatt- und Ährenkrankheiten bei unterschiedlich widerstandsfähigen Sorten als Elemente des Integrierten Pflanzenschutzes in verschiedenen Winterweizenanbausystemen. *Gesunde Pfl.* 43: 323-332
- Beer E, Bodendörfer H, Bruns JB, Heitefuß R (1996) Überregionale Überprüfung einer Bekämpfungsschwelle für Blatt- und Ährenkrankheiten an unterschiedlich anfälligen Winterweizensorten in bundesweit durchgeführten Feldversuchen. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* 48 (10): 201-208
- Börner A, Freytag U, Cöster H (2002) Genetische Ressourcen und Prebreeding. *Votr. Pflanzenzüchtg.* 53: 96-99
- Bos L, Parlevliet JE (1995) Concepts and terminologie on plant/ pest relationships: Toward consensus in plant pathology and crop protection. *Annu. Rev. Phytopathol.* 33: 69-102
- Boyd LA, Smith PH, Melichar J The role of modifiers in disease resistance Proc.10th Intern. Wheat Genet. Symp., Paestum, Italy 2003. S.I.M.I. Rome, 339-341
- Brown-Guedira GL, Gill BS, Cox TS, Leath S (1997) Transfer of disease resistance genes from *Triticum araraticum* to common wheat. *Plant Breeding* 116: 105-112

- Chen XM, Line RF (1995a) Gene action in wheat cultivars for durable, high-temperature, adult-plant resistance and interaction with race-specific, seedling resistance to *Puccinia striiformis*. *Phytopathology* 85: 567-572
- Chen XM, Line RF (1995b) Gene number and heritability of wheat cultivars with durable, high-temperature, adult-plant (HTAP) resistance and interaction of HTAP and race-specific seedling resistance to *Puccinia striiformis*. *Phytopathology* 85: 573-578
- Christodoulakis D (1996a) The Flora of Ikaria (Greece, E. Aegean Islands). *Phyton* (Horn, Austria) 36 (1): 63-91
- Christodoulakis D (1996b) The phytogeographical distribution patterns of the Flora of Ikaria (E Aegean, Greece) within the E Mediterranean. *Flora* 191: 393-399
- Clifford BC (1988) *Puccinia recondita* Roberge. In: Smith IM, Dunez R, Lelliott RA, Phillips DH, Archer SA (eds) *European Handbook of Plant Diseases*. Blackwell Scientific Publ., 185-187
- Collins WW, Hawtin GC (1999) Conserving and using crop plant biodiversity in agroecosystems. In: Collins WW, Qualset CO (eds) *Biodiversity in agroecosystems*. CRC Press LLC, Boca Raton, London, New York, Washington DC., 267-282
- Cox TS, Bequette RK, Bowden RL, Sears RG (1997) Grain yield and breadmaking quality of wheat lines with the leaf rust resistance gene *Lr41*. *Crop Sci.* 37: 154-161
- Crute IR (1985) The genetic basis of relationships between microbial parasites and their hosts. In: Fraser RSS (ed) *Mechanisms of resistance to plant diseases*. Martinus Nijhoff/ Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht/ Boston/ Lancaster, 80-142
- Cummins GB, Hiratsuka Y (1983) *Illustrated genera of rust fungi*. The American Phytopathological Society, St. Paul, 149 S.
- Davis PH, Mill RR, Tan K (1985) *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Edinburgh University Press, Edinburgh
- Deising HB, Reimann S, Peil A, Weber WE (2002) Disease management of rusts and powdery mildews. *The Mycota XI*: 243-269
- Dudnik NS, Thormann I, Hodgkin T (2001) The extent of use of plant genetic resources in research - a literature survey. *Crop Sci.* 41: 6-10
- Edossa A (1996) Untersuchungen zur Morphologie, Resistenz und Qualitätseigenschaften von *Aegilops triuncialis* L. Herkünften und Kreuzungsnachkommenschaften von ausgewählten *Aegilops*arten mit Saatweizen. Dissertation, Landw. Fakultät, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle (Saale) 141 S.
- Eig A (1936) *Aegilops* L. In: Hannig, E.; Winkler, H. (Hrsg.), *Die Pflanzenareale*, 4. Reihe, Heft 4, Fischer-Verlag, Jena: 43-50

- El Bouhssini M, Benlhabib O, Nachit MM, Houari A, Bentika A, Nsarellah N, Lhaloui S (1998) Identification in *Aegilops* species of resistant sources to Hessian fly (Diptera: Cecidomyiidae) in Morocco. *Gen. Res. Crop Evol.* 45: 343-345
- Elmhirst JF, Heath MC (1987) Interactions of the bean rust and cowpea rust fungi with species of the *Phaseolus-Vigna* plant complex. I. Fungal growth and development. *Can J Bot* 65: 1096-1107
- Eversmeyer MG, Kramer CL (1998) Models of early spring survival of wheat leaf rust in the Central Great Plains. *Plant Dis.* 82: 987-991
- FAO (1996) 4. Internationale Technische Konferenz der FAO über Pflanzengenetische Ressourcen. Schriften zu Genetischen Ressourcen, Sonderband, 190 S.
- Fink W, Haug M, Deising H, Mendgen K (1991) Early defence responses of cowpea (*Vigna sinensis* L.) induced by non-pathogenic rust fungi. *Planta* 185: 246-254
- Frauenstein K, Hammer K (1985) Prüfung von *Aegilops*-Arten auf Resistenz gegen Echten Mehltau, *Erysiphe graminis* DC., Braunrost, *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. und Spelzenbräune, *Septoria nodorum* Berk. *Kulturpflanze* 33: 155-163
- Freytag S, Arabatzis N, Hahlbrock K, Schmelzer E (1994) Reversible cytoplasmic rearrangements precede wall apposition, hypersensitive cell death and defense-related gene activation in potato/ *Phytophthora infestans* interactions. *Planta* 194: 123-135
- German SE, Kolmer JA (1992) Effect of gene *Lr34* in the enhancement of resistance to leaf rust of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 84: 97-105
- Goodman RN, Novacky AJ (1994) The hypersensitive reaction in plants to pathogens - a resistance phenomenon. American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, 243 S.
- Gruber M (1993) Regensburger Pilzflora: Uredinales. In: Bresinsky A, Besl H (eds) Regensburger Mykologische Schriften, Band 2. Verlag der Regensburger Botanischen Gesellschaft, Regensburg, 1-70
- Hahn M, Deising H, Struck C, Mendgen K (1997) Fungal morphogenesis and enzyme secretion during pathogenesis. In: Hartleb H, Heitefuss R, Hoppe HH (eds) Resistance of crop plants against fungi. Fischer Verlag, Jena, 33-57
- Hammer K (1998a) Agrarbiodiversität und pflanzengenetische Ressourcen. Schriften zu Genetischen Ressourcen 10: 98 S.
- Hammer K (1998b) Genpools - Struktur, Verfügbarkeit und Bearbeitung für die Züchtung. In: Begemann F (ed) Schriften zu Genetischen Ressourcen, Vol 8. ZADI, Bonn, 4-14
- Hammer K, Laghetti G, Perrino P (1997) Proposal to make the island of Linosa/ Italy as a centre for on-farm conservation of plant genetic resources. *Gen. Res. Crop Evol.* 44: 127-135

- Hammer K, Laghetti G, Perrino P (1999) A checklist of the cultivated plants of Ustica (Italy). Gen. Res. Crop Evol. 46: 95-106
- Hanušova R, Hsam SLK, Bartoš P, Zeller FJ (1996) Suppression of powdery mildew resistance gene *Pm8* in *Triticum aestivum* L. (common wheat) cultivars carrying wheat-rye translocation T1BL .1RS. Heredity 77: 383-387
- Harding MW, Stutz JC, Roberson RW (1999) Host-parasite relationships in bean cultivars of varying susceptibility to bean rust. Can J Bot 77: 1551-1559
- Harlan JR (1995) Agricultural origins and crop domestication in the mediterranean region. Diversity 11: 14-16
- Hartleb H, Hartmann G, Wolff C, Rücker P (1995) Die Ertragswirksamkeit des Braunrostes (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm.) an Weizen und Roggen sowie des Zwergrostes (*Puccinia hordeii* Otth) an Gerste bei unterschiedlich resistenten Sorten in Sachsen-Anhalt. Gesunde Pfl. 47 (2): 59-64
- Hawkes JG (1995) Centers of origin for agricultural diversity in the mediterranean: from Vavilov to the present day. Diversity 11: 109-111
- Heath MC (1981) Resistance of plants to rust infection. Phytopathology 71 (9): 971-974
- Heath MC (1991) The role of gen-for-gen interactions in the determination of host species specificity. Phytopathology 81 (2): 127-130
- Heath MC (1995) Thoughts on the role and evolution of induced resistance in natural ecosystems, and its relationship to other types of plant defenses against disease. In: Hammerschmidt R, Kuc J (eds) Induced resistance to disease in plants. Kluwer Academic Publishers, 141-151
- Heitefuss R (1997) General principles of host-parasite interactions. In: Hartleb H, Heitefuss R, Hoppe H-H (eds) Resistance of crop plants against fungi. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 19-32
- Heitefuss R (2001) Defence reactions of plants against to fungal pathogens: principles and perspectives, using powdery mildew on cereals as an example. Naturwissenschaften 88: 273-283
- Hernandez JR, Hennen JF (2002) Rust fungi (Uredinales) of northwest Argentina. SIDA 20 (1): 313-338
- Hoch HC, Staples RC, Whitehead B, Comeau J, Wolf ED (1987) Signaling for growth orientation and cell differentiation by surface topography in *Uromyces*. Science 235: 1659-1662
- Hoffmann GM, Schmutterer H (1999) Parasitäre Krankheiten und Schädlinge an landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Vol. 2 erweiterte und ergänzte Aufl., Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 675 S.

- Hoisington D, Khairallah M, Reeves T, Ribaut JM, Skovmand B, Taba S, Warburton M (1999) Plant genetic resources: What can they contribute toward increased crop productivity? Proc. Nat. Acad. Sciences USA, Vol. 96, 5937-5943
- Hu GG, Rijkenberg FHJ (1998) Development of early infection structures of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in non-host cereal species. J. Phytopathology 146: 1-10
- Hussien T, Bowden RL, Gill BS, Cox TS, Marshall DS (1997) Performance of four new leaf rust resistance genes transferred to common wheat from *Aegilops tauschii* and *Triticum monococcum*. Plant Dis. 81: 582-586
- Innes RL, Kerber ER (1994) Resistance of wheat leaf rust and stem rust in *Triticum tauschii* and inheritance in hexaploid wheat of resistance transferred from *T. tauschii*. Genome 37: 813-822
- IPK (2004) Jahresforschungsbericht des Institutes für Pflanzengenetik und Kulturpflanzenforschung, Gatersleben (im Druck)
- Jacobs AS, Pretorius ZA, Kloppers FJ, Cox TS (1996) Mechanisms associated with wheat leaf rust resistance derived from *Triticum monococcum*. Phytopathology 86: 588-595
- Jacobs T (1989) Haustorium formation and cell wall appositions in susceptible and partially resistant wheat and barley seedlings infected with leaf rust. J. Phytopathology 127: 250-261
- Jiang J, Friebe B, Gill BS (1994) Recent advances in alien gene transfer in wheat. Euphytica 73: 199-212
- Jørgensen HJL, Lyshede OB, Allerup S (1995) Epicuticular wax of the first leaves of two barley cultivars studied by cryo scanning electron microscopy. J. Agronomy & Crop Sci. 174: 217-224
- Jørgensen JH (1992) Discovery, characterization and exploitation of Mlo powdery mildew resistance in barley. Euphytica 63: 141-152
- Junghanns W (1994) Charakterisierung von mehltreueresistenten *Triticum aestivum* - *Aegilops markgrafii* - Introgressionslinien. Dissertation, Landw. Fakultät, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle (Saale), 129 S.
- Kang Z, Huang L, Buchenauer H (2002) Ultrastructural changes and localization of lignin and callose in compatible and incompatible interactions between wheat and *Puccinia striiformis*. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz 109 (1): 25-37
- Kema GHJ, Lange W, Van Silfhout CH (1995) Differential suppression of stripe rust resistance in synthetic wheat hexaploids derived from *Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides* and *Aegilops squarrosa*. Phytopathology 85: 425-429
- Knott DR (1997) The inheritance of adult plant resistance to stem rust derived from wheat cultivars Bonza and Chris. Can. J. Plant Sci. 77: 289-292

- Kolmer JA (1992) Enhanced leaf rust resistance in wheat conditioned by resistance gene pairs with *Lr13*. *Euphytica* 61: 123-130
- Kolmer JA (1996) Genetics of resistance to wheat leaf rust. *Annu. Rev. Phytopathol.* 34: 435-455
- Lennox LC, Rijkenberg FHJ (1994) Towards an understanding of the expression of stem rust resistance gene *Sr5*. *J. Phytopathology* 140: 165-171
- Long DL, Leonard KJ, Roberts JJ (1998) Virulence and diversity of wheat leaf rust in the United States in 1993 to 1995. *Plant Dis.* 82: 1391-1400
- Loomis RS, Amthor JS (1999) Yield potential, plant assimilatory capacity, and metabolic efficiencies. *Crop Sci.* 1584-1596
- Ma H, Singh RP (1996) Contribution of adult plant resistance gene *Yr18* in protecting wheat from yellow rust. *Plant Dis.* 80: 66-69
- Ma H, Singh RP, Mujeeb-Kazi A (1995) Suppression/ expression of resistance to stripe rust in synthetic hexaploid wheat (*Triticum turgidum* x *T. tauschii*). *Euphytica* 83: 87-93
- Manninger K (1992) Occurrence and virulence of wheat leaf rust in Hungary. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 24: 84-86
- Mendgen K (1978b) Der Infektionsverlauf von *Uromyces phaseoli* bei anfälligen und resistenten Bohnensorten. *Phytopath. Z.* 93: 295-313
- Merezhko AF (1998) Impact of plant genetic resources on wheat breeding. *Euphytica* 100: 295-303
- Mesterhazy A, Bartoš P, Goyeau H, Niks RE, Csösz M, Andersen O, Casulli F, Ittu M, Jones E, Manisterski J, Manninger K, Pasquini M, Rubiales D, Schachermayr G, Strzembicka A, Szunics L, Todorova M, Unger O, Vanco B, Vida G, Walther U (2000) European virulence survey for leaf rust in wheat. *Agronomie* 20: 793-804
- Mujeeb-Kazi A, Rosas V, Roldan S (1996) Conservation of the genetic variation of *Triticum tauschii* (Coss.) Schmalh. (*Aegilops squarrosa* auct. non L.) in synthetic hexaploid wheats (*T. turgidum* L. s. lat. x *T. tauschii*; 2n=6x=42, AABBDD) and its potential utilization for wheat improvement. *Gen. Res. Crop Evol.* 43:129-134
- Nicholson RL, Epstein L (1991) Adhesion of fungi to the plant surface: prerequisite for pathogenesis. In: Cole GT, Hoch HC (eds) *The fungal spore and disease initiation in plants and animals*. Plenum Press, New York, 3-23
- Niks RE (1986) Failure of haustorium development as a factor in slow growth and development of *Puccinia hordei* in partially resistance barley seedlings. *Mol. Physiol. Plant Pathol.* 28: 309-322

- Niks RE (1987) Nonhost plant species as donors for resistance to pathogens with narrow host range. I. Determination of nonhost status. *Euphytica* 36: 841-852
- Niks RE (1989) Induced accessibility and inaccessibility of barley cells in seedlings leaves inoculated with two leaf rust species. *Phytopathology* 123: 296-308
- Niks RE, Dekens RG (1987) Histological studies on the infection of triticale, wheat and rye by *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. recondita* f. sp. *recondita*. *Euphytica* 36: 275-285
- Niks RE, Dekens RG (1991) Prehaustorial and posthaustorial resistance to wheat leaf rust in diploid wheat seedlings. *Phytopathology* 81: 847-851
- Oetmann A, Brockhaus R, Begemann F (1995) Erhaltung und nachhaltige Nutzung pflanzengenetischer Ressourcen. Deutscher Bericht zur Vorbereitung der 4. Internationalen Technische Konferenz der FAO über pflanzengenetische Ressourcen vom 17.-23. Juni 1996 in Leipzig. Schriftenreihe des BMELF, Reihe A: Angewandte Wissenschaft, Heft 441: 179 S.
- Ortelli S, Giezendanner U, Nösberger J, Winzeler H, Keller B, Winzeler M (1996) Effect of the Lr9 resistance gene on pathogenesis of the wheat leaf rust fungus. *Plant Dis* 80: 14-18
- Ortelli S, Winzeler H, Winzeler M, Fried PM, Nösberger J (1996a) Leaf rust resistance gene *Lr9* and winter wheat yield reduction: I. Yield and yield components. *Crop Science* 36: 1590-1595
- Park RF, Bariana HS, Wellings CR, Wallwork H (2002) Detection and occurrence of a new pathotype of *Puccinia triticina* with virulence for *Lr24* in Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 53: 1069-1076
- Park RF, Felsenstein FG (1998) Physiological specialization and pathotype distribution of *Puccinia recondita* in western Europe, 1995. *Plant Pathol.* 47: 157-164
- Parlevliet JE (1997) Durable resistance. In: Hartleb H, Heitefuss R, Hoppe H-H (eds) Resistance of crop plants against fungi. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm, 238-253
- Peil A, Schubert V, Schumann E, Weber WE (1997) RAPDs as molecular markers for the detection of *Aegilops markgrafii* chromatin in addition and euploid introgression lines of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 94: 934-940
- Pellegrineschi A, McLean S, Salgado M, Velazquez L, Hernandez R, Brito RM, Noguera M, Medhurst A, Hoisington D (2001) Transgenic wheat plants: a powerful breeding source. *Euphytica* 119: 133-136
- Perrino P (1988) The diversity in Vavilov's mediterranean gene center. *Kulturpflanze* 36: 85-105

- Rajaram S (2001) Prospects and promise of wheat breeding in the 21st century. *Euphytica* 119 (1-2): 3-15
- Read ND, Kellock LJ, Collins TJ, Gundlach AM (1997) Role of topography sensing for infection-structure differentiation in cereal rust fungi. *Planta* 202: 163-170
- Reader SM, Miller TE (1991) The introduction into bread wheat of a major gene for resistance to powdery mildew from wild emmer wheat. *Euphytica* 53: 57-60
- Rechinger KH (1943) Neue Beiträge zur Flora von Kreta. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105-1
- Rechinger KH (1950) Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Ägäis. *Vegetatio* 2: 55-119, 239-308, 365-386
- Rechinger KH, Rechinger-Moser F (1951) *Phytogeographia aegaea*. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien* 105-2
- Reddy DMRS, Harsulkar AM, Srinivasan A, Honrao BK, Lagu MD, Prashar M, Datta D, Rao VS, Ranjekar PK, Gupta VS Host-pathogen interaction studies in wheat leaf rust disease system. Proc. 10th Intern. Wheat Genet. Symp., Paestum, Italy 2003. S.I.M.I. Rome, 1236-1238
- Reeves TG, Rajaram S, van Ginkel M, Trethowan R, Braun H-J, Cassaday K (2001) New wheats for a secure, sustainable future. *CIMMYT*, 28 S.
- Reynolds MP, Calderini DF, Condon AG, Rajaram S (2001) Physiological basis of yield gains in wheat associated with the *Lr19* translocation from *Agropyron elongatum*. *Euphytica* 119: 137-141
- Rohringer R, Kim WK, Samborski DJ, Howes NK (1977) Calcofluor: An optical brightener for fluorescence microscopy of fungal plant parasites in leaves. *Phytopathology* 67: 808-810
- Rubiales D, Niks RE (1995) Characterization of *Lr34*, a major gene conferring nonhypersensitive resistance to wheat leaf rust. *Plant Dis.* 79: 1208-1212
- Rubiales D, Niks RE (1996) Avoidance of rust infection by some genotypes of *Hordeum chilense* due to their relative inability to induce the formation of appressoria. *Physiol Mol Plant Pathol* 49: 89-101
- Rubiales D, Niks RE, Martin A (1993) Genomic interactions in the resistance to mildew and rust fungi in hybrids and amphiploids involving the genera *Triticum*, *Hordeum* and *Secale*. *Cer. Res. Comm.* 21: 187-194
- Rubiales D, Ramirez MC, Carver TLW, Niks RE (2001) Abnormal germling development by brown rust and powdery mildew on *cer* barley mutants. *Hereditas* 135: 271-276

- Samborski DJ (1985) Wheat leaf rust. In: Roelfs AP, Bushnell WR (eds) The cereal rusts, Vol. II: Diseases, distribution, epidemiology, and control. Academic Press, Inc., London, 39-59
- SAS User's guide: Statistics. SAS Inst., Cary, NC.
- Schmalz H (1989) Pflanzenzüchtung. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 363S.
- Schmiedeknecht M (2000) Ordnung Rostpilze, Uredinales. In: Die große farbige Enzyklopädie Urania-Pflanzenreich: Viren, Bakterien, Algen, Pilze. Urania-Verlag, Berlin, 558-568
- Schubert V (1989) Untersuchungen an *Triticum aestivum*-*Aegilops markgrafii* Kreuzungen und die Nutzung hochrepetitiver DNA Sequenzen in der 'squash dot' Technik. Dissertation, Landw. Fakultät, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle (Saale), 79 S.
- Schubert V (1996) Die Sammlung pflanzengenetischer Ressourcen auf 17 Inseln der Kykladen. Vortr. Pflanzenzüchtg. 32: 214-216
- Schubert V (2000) Die Sammlung und Charakterisierung pflanzlicher genetischer Ressourcen und ihre Nutzung im Rahmen der Züchtungsforschung bei Weizen. Dissertationes Botanicae, Band 352. J. Cramer Verlagsbuchhandlung, Berlin Stuttgart, 116 S.
- Schubert V, Blüthner WD (1992) Zerlegung des Genoms von *Aegilops markgrafii* mit Hilfe von chromosomalen Additionslinien. Kühn Archiv 86: 38-46
- Schubert V, Blüthner WD (1995) *Triticum aestivum* - *Aegilops markgrafii* addition lines: production and morphology. Proc. 8th Intern. Wheat Genet. Symp., 1993, Beijing, 421-425
- Schubert V, Unger O, Weidner A, Blüthner WD (1993) Transfer of leaf rust resistance and non-glaucousness from *Aegilops markgrafii* to hexaploid wheat. In: Damania AB (ed) Biodiversity and Wheat Improvement. ICARDA, 147-154
- Schwab M, Noga G, Barthlott W (1995) Bedeutung der Epicuticularwachse für die Pathogenabwehr am Beispiel von *Botrytis cinerea*-Infektionen bei Kohlrabi und Erbse. Gartenbauw. 60 (3): 102-109
- Shirasu K, Schulze-Lefert P (2000) Regulators of cell death in disease resistance. Plant Mol. Biol. 44: 371-385
- Sibikeev SN, Krupnov VA, Voronina SA, Elesin VA (1996) First report of leaf rust pathotypes virulent to highly effective *Lr*-genes transferred from *Agropyron* species to bread wheat. Plant Breeding 115: 276-278
- Singh RP, Huerta-Espino J (1997) Effect of leaf rust resistance gene *Lr34* on grain yield and agronomic traits of spring wheat. Crop Sci. 37: 390-395

- Singh RP, Rajaram S (1994) Genetics of adult plant resistance to stripe rust in ten spring bread wheats. *Euphytica* 72: 1-7
- Smale M, Aquino P, Crossa J, del Toro E, Dubin J, Fischer T, Fox P, Khairallah M, Mujeeb-Kazi A, Nightingale KJ et al. (1996) Understanding global trends in the use of wheat diversity and international flows of wheat genetic resources: Economics working paper 96-02, CIMMYT, Mexico City
- Sorge G (1990) Erstellung eines Computerprogrammes zur Ermittlung von Spaltungsverhältnissen für resistenzgenetische Analysen. Diplomarbeit, Landw. Fakultät, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle (Saale), 28 S.
- Spanakakis A (2002) Stand der Resistenzzüchtung bei Weizen - Fortschritte, Möglichkeiten, zukünftiger Handlungsbedarf. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 53: 35-41
- Spurr AR (1969) A low viscosity epoxy embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26: 31-43
- Strid A (1996) Phytogeographia Aegaea and the Flora Hellenica Database. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 98 B Suppl.: 279-289
- Sweeney DW, Granade GV, Eversmeyer MG, Whitney DA (2000) Phosphorus, potassium, chloride, and fungicide effects on wheat yield and leaf rust severity. *J. Plant Nutr.* 23 (9): 1267-1281
- Tanaka M (1983) Geographical distribution of *Aegilops* species based on the collections at the Plant Germplasm Institute, Kyoto University. *Proc. 6th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Kyoto, Japan, 1009-1024
- Valkoun J, Hammer K, Kucerova D, Bartoš P (1985) Disease resistance in the genus *Aegilops* L. - stem rust, leaf rust, stripe rust and powdery mildew. *Kulturpflanze* 33: 133-153
- Valkoun JJ (2001) Wheat pre-breeding using wild progenitors. *Euphytica* 119: 17-23
- Van Slageren MW (1994) Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen Agricultural University Papers
- Vavilov NI (1951) The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot.* 13: 1-366
- Walther U (2000) Analyses of virulences and selection of resistant material on the host/pathogen combination barley/ *Puccinia hordei* and wheat/ *Puccinia recondita*. *Beitr Züchtungsforschung* 6: 1-9
- Wellings CR, McIntosh RA Host-pathogen studies of wheat stripe rust in Australia *Proc. 9th Intern. Wheat Genet. Symp.*, Saskatoon, Canada 1998, 336-338

- Williams PG (1984) Obligate parasitism and axenic culture. In: Bushnell WR, Roelfs AP (eds) The cereal rusts, Vol. I: Origins, specificity, structure, and physiology. Academic Press, Inc., London, 399-430
- Winzeler M, Mesterhazy A, Park RF, Bartoš P, Csösz M, Goyeau H, Ittu M, Jones E, Löschenberger F, Manninger K, Pasquini M, Richter K, Rubiales D, Schachermayr G, Strzembicka A, Trottet M, Unger O, Vida G, Walther U (2000) Resistance of European winter wheat germplasm to leaf rust. *Agronomie* 20: 783-792
- Worland AJ, Law CN, Plaschke J, Howie JA, Stratford R Detection and analysis of genes influencing adult plant resistance to rusts and mildew in wheat Proc. 9th EWAC Conference 1994, Gatersleben - Wernigerode, Germany 1995. IPK, Gatersleben, Germany & Cer. Res. Dept., John Innes Centre, Norwich, UK, 163-165
- Yang W, Yen C, Yang J, Zheng Y, Liu D (1998) Evaluation of *Aegilops tauschii* Coss for resistance to physiological strains CYR 30 and CYR 31 of wheat stripe rust in China. *Gen. Res. Crop Evol.* 45: 395-398
- Zeven AC, Zhukovsky PM (1975) Dictionary of cultivated plants and their centres of diversity. Excluding ornamentals, forest trees and lower plants. Pudoc, Wageningen

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1	Kreuzungsschema zur Erstellung resistenter <i>T. aestivum</i> - <i>Ae. markgrafii</i> -Introgressionslinien.....	17
Abbildung 2	Infektionsanlage für Resistenzuntersuchungen auf dem Versuchsfeld.....	23
Abbildung 3	Boniturschema für Weizenbraunrost (Befallstyp).....	24
Abbildung 4a	Geografische Verbreitung und das Resistenzverhalten der untersuchten <i>Ae. markgrafii</i> Abstammungen.....	32
Abbildung 4b	Fundorte und Resistenzverhalten der <i>Ae. markgrafii</i> - Abstammungen in der Ägäis.....	33
Abbildung 5a	Ganzpflanzen der Ausgangseltern 'Alcedo' (Al) und <i>Ae. markgrafii</i> (S740-69), vom amphiploiden Bastard (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und vier braunrostresistenten 42-chromosomigen Introgressionslinien (Pr1, Pr8, Pr19, Pr20).....	39
Abbildung 5b	Ähren als Draufsicht (obere Abb.), als Seitenansicht (mittlere Abb.) und Körner (untere Abb.) der Ausgangseltern 'Alcedo' (Al) und <i>Ae. markgrafii</i> (S740-69), vom Amphiploiden (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und vier braunrostresistenten 42-chromosomigen Introgressionslinien (Pr1, Pr8, Pr19, Pr20).....	41
Abbildung 6	Überprüfung der Unterteilung von 30 untersuchten Introgressionslinien in drei Cluster.....	49
Abbildung 7	Mittelwerte und Konfidenzintervalle der erhaltenen Cluster bezogen auf sieben ertragsbestimmende Merkmale in drei Versuchsjahren.....	50-52
Abbildung 8	Metaphase I der Mitose der Introgressionslinie Pr1 ($2n = 42$).....	53
Abbildung 9	Chromosomenpaarung in der Metaphase I der Meiose einer Pollenmutterzelle der Introgressionslinie Pr14.....	54
Abbildung 10	Quadrivalentbildung als Folge einer reziproken Translokation bei der Rückkreuzung der resistenten Introgressionslinie Pr4 x 'Alcedo' als anfälligem Elter.....	55
Abbildung 11a	Ganzpflanzen des Kreuzungseltern 'Alcedo' und 3 braunrostresistenten Pflanzen mit weizenähnlichem Habitus (M 485, M 481, M484).....	57

Abbildung 11b Ähren als Draufsicht (obere Abb.), Seitenansicht (mittlere Abb.) und Körner des Kreuzungselter ‘Alcedo’ und 3 braunrostresistenter Pflanzen mit weizenähnlichem Habitus (M 485, M 481, M484).....	58
Abbildung 12 Resistenzreaktionen auf Befall mit Weizenbraunrost am Beispiel der Kreuzungseltern ‘Alcedo’ (Al) (anfällig) und der <i>Ae. markgrafii</i> Abstammung ‘S740-69’ (Am) (resistent) sowie verschiedener resistenter Introgressionslinien (Pr1, Pr10, Pr 23, Pr25, Pr26 und Pr28).....	61
Abbildung 13 Stadien der Braunrostentwicklung.....	65
Abbildung 14 Nekrosen als Ergebnis einer hypersensitiven Reaktion.....	65
Abbildung 15 Abnormitäten in der Braunrostentwicklung.....	65
Abbildung 16 Wachsschicht auf der oberen Blattepidermis der Primärblätter.....	69
Abbildung 17 Blattquerschnitte braunrostinfizierter Pflanzen.....	72-73

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1	Kriterien und Terminologie der Klassifikation verschiedener Resistenztypen modifiziert nach Crute (1985).....	11
Tabelle 2	Herkünfte der <i>Ae. markgrafii</i> - Abstammungen.....	16
Tabelle 3	Verwendete Braunrostrassen bzw. -gemische und ihre Virulenz gegenüber bekannten Resistenzgenen in den Jahren 1993-1999 einschließlich der Virulenzen, die durch das Differentiallinien - Testsortiment (TS) nachgewiesen werden konnten.....	20-21
Tabelle 4	Das Resistenzverhalten der <i>Aegilops markgrafii</i> - Abstammungen gegenüber <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> im Jungpflanzentest unter Berücksichtigung der Anteile der Varietäten <i>markgrafii</i> und <i>polyathera</i>	30
Tabelle 5	F ₂ - Spaltungsverhältnisse aus Kreuzungen der braunrostresistenten <i>Ae. markgrafii</i> - Abstammung 'S740-69' mit verschiedenen anfälligen Abstammungen und reziprok (Jungpflanzentest).....	35
Tabelle 6a	Das Resistenzverhalten der euploiden Introgressionslinien gegenüber <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> im Jungpflanzentest.....	36
Tabelle 6b	Das Resistenzverhalten der euploiden Introgressionslinien gegenüber <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> im Adultpflanzentest.....	36
Tabelle 7a	F ₂ - Spaltungsergebnisse ausgewählter braunrostresistenter Introgressionslinien (Pr- Linien) nach Kreuzung mit dem anfälligen <i>Triticum aestivum</i> L. cv. 'Alcedo' (Al) im Jungpflanzentest.....	38
Tabelle 7b	F ₂ - Spaltungsergebnisse ausgewählter braunrostresistenter Introgressionslinien (Pr- Linien) nach Kreuzung mit dem anfälligen <i>Triticum aestivum</i> L. cv. 'Alcedo' (Al) im Adultpflanzentest.....	38
Tabelle 8	Morphologische Merkmale und Ertragskomponenten der braunrostresistenten Introgressionslinien in drei Versuchsjahren.....	43
Tabelle 9	Korrelation zwischen den ertragsrelevanten Merkmalen im gesamten Versuchszeitraum.....	45
Tabelle 10	Korrelation zwischen den ertragsrelevanten Merkmalen in den einzelnen Versuchsjahren.....	46-47
Tabelle 11	Somatische Chromosomenzahlen der Introgressionslinien in der Mitose.....	53
Tabelle 12	MI-Paarungsverhalten der Chromosomen der Introgressionslinien in der Meiose.....	54

Tabelle 13a	Das Resistenzverhalten der Population mit weizenähnlichem Habitus gegenüber <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> im Jungpflanzentest.....	56
Tabelle 13b	Das Resistenzverhalten der Population mit weizenähnlichem Habitus gegenüber <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i> im Adultpflanzentest.....	56
Tabelle 14	Vergleich der mittleren Ertragsparameter der braunrostresistenten Introgressionslinien zu der resistenten Linie aus der Population mit weizenähnlichem Habitus (Wzä.).....	60
Tabelle 15	Histologische Untersuchungen der Wirt-Pathogen Reaktion zwischen <i>Ae. markgrafii</i> (S740-69), dem Weizen- <i>Ae. markgrafii</i> Amphiploiden (Amphi), der Additionslinie B (Add B), den euploiden Introgressionlinien (Pr1-Pr20) und dem Weizenbraunrost <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i>	63
Tabelle 16	Histologische Untersuchung der Wirt-Pathogen Reaktion zwischen <i>T. aestivum</i> L. cv. 'Alcedo' und dem Weizenbraunrost <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i>	64
Tabelle 17	Vergleich der Nekroseflächen zwischen <i>Ae. markgrafii</i> (S740-69), dem Weizen- <i>Ae. markgrafii</i> Amphiploiden (Amphi), der Additionslinie B (Add B) und den euploiden Introgressionslinien (Pr1-Pr20).....	67

Anhangsverzeichnis

Nr.	Titel
1	Das Differentiallinien- Testsortiment
2	Herkunft und Fundorte der untersuchten <i>Aegilops markgrafii</i> - Abstammungen sowie ihr Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost <i>Puccinia recondita</i> Rob. ex Desm. f. sp. <i>tritici</i>
3	Standardabweichungen für die einzelnen Ertragsparameter der braunrostresistenten Linien (Pr1-31), der anfälligen Kontrolle 'Alcedo' (Al) sowie einer resistenten Linie aus der weizenähnlichen Population (Wzä.)
4	Korrelationsanalyse zur Klärung von Zusammenhängen der ertragsrelevanten Merkmale in den einzelnen Versuchsjahren
5	Vergleich der morphologischen Merkmale und Ertragskomponenten der braunrostresistenten Introgressionslinien und des Ausgangselters 'Alcedo' (Al) zu resistenten Pflanzen der Population mit weizenähnlichem Habitus (Wzä.)

Anhang 1: Das Differentiallinien- Testsortiment

Kreuzung	Resistenzgen
Thatcher ⁶ x Centenario	Lr1
Thatcher ⁶ x Webster	Lr2a
Thatcher ⁶ x Carina	Lr2b
Thatcher ⁶ x Brevit	Lr2c
Thatcher ⁶ x Loros	Lr2c
Thatcher ⁶ x Democrat	Lr3a
Bage x Thatcher ⁸	Lr3bg
Thatcher ⁶ x Aniversario	Lr3ka
Transfer x Thatcher ⁶	Lr9
Thatcher ⁶ x Exchange	Lr10
Thatcher ⁶ x Hussar	Lr11
Exchange x Thatcher ⁶	Lr12
Thatcher x Lr13	Lr13
Selkirk x Thatcher ⁶	Lr14a
Thatcher x Maria Escobar	Lr14b
Thatcher x Kenya 1483	Lr15
Thatcher x Exchange	Lr16
Klein Lucero x Thatcher	Lr17
Thatcher ⁷ x Africa 43	Lr18
Thatcher ⁷ x T 4	Lr19
Thatcher ⁷ x RL 5406	Lr21
Thatcher ⁶ x RL 5404	Lr22a
Lee 310 x Thatcher ⁶	Lr23
Thatcher ⁶ x C77-1	Lr28
Thatcher ⁶ x Terenzio	Lr30
Thatcher ⁶ x LS 7/ 7g11	Lr30
Thatcher ⁶ x PI 58548	Lr33
Thatcher ⁶ x PI 58448	Lr34
Weique, Salzmünder Bartweizen	Roggenresistenzen

Anhang 2: Herkunft und Fundorte der untersuchten *Ae. markgrafii*- Abstammungen sowie ihr Resistenzverhalten gegenüber Weizenbraunrost *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*

Nr.	Abstammung	Varietät ¹⁾	Herkunft/ Genbank ²⁾	Land	Region	Ort	Bonitur (JPT)				Wertung ³⁾			
							0	1	2	2-3		3	4	
1	PI 298887	m	USDA	Türkei	Balikesir	Ergili	9	5				r		
2	PI 298888	m	USDA	Türkei	Balikesir	Eregli, Manyas	6	8				r		
3	PI 298889/1	h	USDA	Türkei	Canakkale	Ezine	3	5				r		
4	PI 369571	m	USDA	Argentinien			15					r		
5	PI 369572	m	USDA	Argentinien			11					r		
6	PI 369573	m	USDA	Argentinien			14					r		
7	PI 542197	m	USDA	Türkei	Diyarbakir	8 km O von der Hani - Lice Straßenkreuzung	2				11	het		
8	PI 542198	m	USDA	Türkei	Diyarbakir	3 km SW von Dicle	10					r		
9	PI 542199/1	h	USDA	Türkei	Urfa	8 km SW von Hilvan, entlang der Straße W eines kleinen Dorfes	12					r		
10	PI 542200/1	h	USDA	Türkei	Urfa	42 km O von Urfa	8				2	het		
11	PI 542201	h	USDA	Türkei	Gaziantep	17 km NW von Gaziantep, zerklüftetes Berggebiet	8				4	het		
12	PI 542202	m	USDA	Türkei	Izmir	Aegean Agric. Res. Inst., Gene Bank, Menemen	6					r		
13	PI 542203	m	USDA	Türkei	Denizli	Asgisamili - Denizli, 500 m von der Kreuzung an der Pamukkale Straße	10					5	het	
14	PI 542204	m	USDA	Türkei	Denizli	Asgisamili - Denizli, 500 m von der Kreuzung an der Pamukkale Straße	6					8	het	
15	PI 542205/1	m	USDA	Türkei	Denizli	25 km S von Sarigol oder 10 km N der Buldan Kreuzung	5	3				4	het	
16	PI 542206/1	m	USDA				8					4	het	
17	PI 542207/1	m	USDA	Türkei	Izmir	300 m O von Aliaga, O Rand des Dorfes	7						r	
18	PI 542208/1	h	USDA	Türkei	Balikesir	6 km SO von Edremit	4	4					r	
19	PI 542209/2	h	USDA	Türkei	Gaziantep	14 km N von Gaziantep nach Yavuzeli	2					12	het	
20	PI 542219	p	USDA	Türkei	Izmir	Aegean Agric. Res. Inst., Gene Bank, Menemen	3					12	het	
21	PI 551119	m	USDA	Griechenland	Thessaly	4 km von Skiti an der Straße nach Aghiokambos, Larissa	1					8	het	
22	PI 551120	m	USDA	Griechenland	Thessaly	6 km vor Soteritsa an der Straße von der Küste nach Aghia, Larissa	3						r	
23	PI 551121	m	USDA	Griechenland	Thessaly	2 km vor dem Aghios Stephanos Kloster an der Straße von Trikala Aghiatriada	4				6		het	
24	PI 551124	m	USDA	Griechenland	Makedonia	2 km vor Kiri an der St. Antonios - Petralona Straße, Chalkidiki	2	4					r	
25	PI 551125	m	USDA	Griechenland	Zentralgriechenland	3 km W von Rafina an der Marathon - Athen Straße, Attica	13		1				r	
26	PI 551126/1	m	USDA	Griechenland	Zentralgriechenland	1 km von Pikermi an der Straße nach Athen, Attica	1	1					5	het
27	PI 551127	m	USDA	Griechenland	Zentralgriechenland	2 km N Schimatari an der Straße nach Chalkida, Boeotea	3	1	2				r	
28	PI 551128	m	USDA	Griechenland	Zentralgriechenland	10 km von Drossia an der Straße nach Loukissia, Boeotea	10		2				2	het
29	PI 551131/1	m	USDA	Griechenland	Peloponnesse	auf der Hälfte des Berges in der Nähe von Nauplio, Argolis	7	1					r	
30	PI 551133/1	m	USDA	Griechenland	Peloponnesse	5 km vor Almiri an der Ligurio - Korinthos Straße, Korinthos	7	1	2				5	het
31	PI 551134	m	USDA	Griechenland	Peloponnesse	N Rand von Kechries an der Loutro Elenis - Korinthos Straße, Korinthos	10	4					r	

...Fortsetzung: Anhang 2

32	PI 551135/1	m	USDA	Griechenland	Zentralgriechenland	5,5 km von Perachora an der Straße nach Vouliagmeni (Ireon), Korinthos	4	3	3		r
33	PI 551137	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	0,5 km vor Soulinari an der Vrachati - Nemea Straße, Korinthos				5	1 a
34	PI 551138	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	nahe Sparti, zwischen der Akropolis und dem Römischen Theater, Lakonia	5				2 het
35	PI 551142/1	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	1,8 km von Kardamylí an der Straße nach Kalamata, Messini	4				8 het
36	PI 551143	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	0,5 km von Sotirrianka an der Straße nach Kalamata, Messini	6	5	3		r
37	PI 551144	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	3 km von Lambena an der Straße nach Mavromati, Messini	11				r
38	PI 551146	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	2 km von Tripi an der Kalamata - Sparti Straße, Lakonia		6	5		r
39	PI 551147	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	1 km von Amykles O der Sparti - Gythio Straße, Lakonia	1	1	5	2	1 het
40	PI 551148	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	0,8 km von Vafio an der Straße zum Vafio Tholos Grab (2,5 km von Amykles)		3	4		r
41	PI 551149	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	0,5 km vor Xirokambi an der Straße von Palaeopanagia, Lakonia	4				10 het
42	PI 551150/1	m	USDA	Griechenland	Peloponnese	2 km von Dafni an der Straße nach Gorani (Abhänge des Taigetos -Berges), Lakonia	1		8		r
43	PI 560731	h	USDA	Türkei	Sürt	23,5 km O von Eruh an der Eruh - Sirmak Straße (5 km O des höchsten Passes der Straße)	7				7 het
44	KU 6-2	m	Uni Kyoto	Syrien		11 km S von Ma'aret el Nu'man (Aleppo - Hama)	1	12			r
45	KU 5482	h	Uni Kyoto	Irak		13,4 km von Amadiyah to Bamarni	10				r
46	KU 5484	h	Uni Kyoto	Türkei		29,4 km NO von Mardin nach Midayat	4				r
47	KU 5485	m	Uni Kyoto	Türkei		26,6 km NNW von Mardin nach Diyarbakir	11				r
48	KU 5489	m	Uni Kyoto	Türkei		11,4 km SO von Diyarbakir nach Mardin	1				r
49	KU 5492	h	Uni Kyoto	Türkei		46,2 km SW von Malatya nach Maras	7				r
50	KU 5852	p	Uni Kyoto	Türkei		16 km W von Amasya (Corum - Amasya)	10				r
51	KU 5853	p	Uni Kyoto	Türkei		6 km NW von Cerikli (Cerikli - Yozgat)	14				r
52	KU 5854	h	Uni Kyoto	Türkei		17 km SW von Sungurlu (Cerikli - Sungurlu)	13	1			r
53	KU 5859	h	Uni Kyoto	Türkei		22 km W von Ayas	5				r
54	KU 5860	h	Uni Kyoto	Türkei		58 km S von Ankara	1		1		r
55	KU 5862	p	Uni Kyoto	Türkei		38 km O von Sivrihisar (Ankara - Eskisehir)	2		1		r
56	KU 5871	m	Uni Kyoto	Griechenland			6				r
57	KU 5884	m	Uni Kyoto	Griechenland	Kreta	Iraklion	8				r
58	KU 5889	h	Uni Kyoto	Türkei		145 km W von Mardin (Urfa - Mardin)	2	4			r
59	KU 5891	m	Uni Kyoto	Türkei		85 km S von Mardin (Mardin - Diyarbakir)	5	6	2		r
60	KU 12121A	m	Uni Kyoto	Griechenland	Lesvos	3,7 km von Vatera nach Plomari	3				r
61	V 1	p	Schubert	Türkei		Fetiye	4				r
62	V 6/1 u. 2	m	Schubert	Türkei		Perge	5				r

...Fortsetzung: Anhang 2

63	VS Ae. ma 1	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	500 m SW Vari (Siros)				18	4	1	r	
64	VS Ae. ma 2	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	2 km SW Paros (Paros)				22	2		r	
65	VS Ae. ma 3	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km N von Agkairia (Paros)				16	1	4	7 het	
66	VS Ae. ma 4	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	2 km SW Naxos (Naxos)				1	23	2	r	
67	VS Ae. ma 5	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	Galanado (Naxos)				2	13	2	r	
68	VS Ae. ma 6	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	2,5 km SW Galanado (Naxos)				10	15	1	r	
69	VS Ae. ma 7	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	2 km S von Apirados (Naxos)				4	18	4	2	r
70	VS Ae. ma 8	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	SW Rand von Halki (Naxos)				26	1		r	
71	VS Ae. ma 9	p	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km NW Batsi (Andros)				9	17	2	r	
72	VS Ae. ma 10	p	Schubert	Griechenland	Kykladen	0,5 km SO Stivari (Andros)							7 18 a	
73	VS Ae. ma 11	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1,5 km NO Batsi (Andros)				10	13	1	1 het	
74	VS Ae. ma 12	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1,5 km SO Milopotamos (Ios)				7	9	1	het	
75	VS Ae. ma 13	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km N Alopronia (Sikinos)				9	13	1	r	
76	VS Ae. ma 14	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km N Adamas (Milos)				3	11	15	2	het
77	VS Ae. ma 15	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	3,5 km SO Kamares (Sifnos)				14			r	
78	VS Ae. ma 16	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km N Apollonia (Sifnos)				4	22		r	
79	VS Ae. ma 17	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	1,5 km N Merithas (Kithnos)				16	4		1 het	
80	VS Ae. ma 18	m	Schubert	Griechenland	Kykladen	2,5 km S Korissia (Kea)				27			1 het	
81	VS Ae. ma 19	h	Schubert	Griechenland	Kykladen	4 km O Pisses (Kea)				13			r	
82	VS Ae. ma 20	p	Schubert	Griechenland	Kykladen	1 km S Pisses (Kea)				13			r	
83	VS Ae. ma 21	p	Schubert	Griechenland	Kykladen	1,5 km SO Pisses (Kea)				18	2		r	
84	VS Ae. ma 22	h	Schubert	Griechenland	Kreta	2 km W Pachia Amos				13	3		r	
85	VS Ae. ma 23	m	Schubert	Griechenland	Kreta	zwischen Avdou und Aski				20	1		r	
86	VS Ae. ma 24	m	Schubert	Griechenland	Kreta	1 km N Martha				18	5	1	r	
87	VS Ae. ma 25	m	Schubert	Griechenland	Kreta	1 km N Monastiraki, in der Nähe der Schlucht				19	4		r	
88	VS Ae. ma 26	m	Schubert	Griechenland	Kreta	2 km SO Mochlos				20	3		r	
89	VS Ae. ma 27	m	Schubert	Griechenland	Kreta	2 km S Ag. Georgios (S Sitia)				18	4		r	
90	VS Ae. ma 28	m	Schubert	Griechenland	Kreta	4 km O Mallia, neben neuer Ausgrabungsstätte, Strandnähe				4	3	1	14 het	
91	VS Ae. ma 29	m	Schubert	Griechenland	Kreta	2 km O gegenüber Elounda / Schisma				10			1 het	
92	VS Ae. ma 30	p	Schubert	Griechenland	Kreta	5 km O gegenüber Elounda / Schisma					1	1	9 a	
93	VS Ae. ma 31	m	Schubert	Griechenland	Kos	1 km NO Andimakia				4	3	2	r	
94	VS Ae. ma 32	h	Schubert	Griechenland	Kos	3 km NO Andimakia				2	4	1	r	
95	VS Ae. ma 33	m	Schubert	Griechenland	Kos	2 km W Platani				2	7	1	r	
96	VS Ae. ma 34	m	Schubert	Griechenland	Kalymnos	1 km W Damos				1	1	9	i	

...Fortsetzung: Anhang 2

97	VS Ae. ma 35	m	Schubert	Griechenland	Kalymnos	Kamari		2	8	2		r	
98	VS Ae. ma 36	h	Schubert	Griechenland	Telendos	0,5 km SW Telendos		4	2			3het	
99	VS Ae. ma 37	m	Schubert	Griechenland	Leros	1 km S Sikia		8	3			r	
100	VS Ae. ma 38	m	Schubert	Griechenland	Lipsi	0,5 km S Lipsi		12				r	
101	VS Ae. ma 39	m	Schubert	Griechenland	Arki	Südteil des Dorfes Arki		3	1		1	6het	
102	VS Ae. ma 40	m	Schubert	Griechenland	Arki	0,5 km N Arki		1	1	1	1	het	
103	VS Ae. ma 41	p	Schubert	Griechenland	Fourni	3 km S Fourni						8a	
104	VS Ae. ma 42	m	Schubert	Griechenland	Ikaria	1 km SO Mavrato		4		4		r	
105	VS Ae. ma 43	m	Schubert	Griechenland	Ikaria	2 km N Oxea		1	12	7	3	r	
106	VS Ae. ma 44	h	Schubert	Griechenland	Ikaria	1 km W Mileopo		8	1	8		r	
107	VS Ae. ma 45	h	Schubert	Griechenland	Ikaria	Erdilos		3	6			r	
108	VS Ae. ma 46	h	Schubert	Griechenland	Ikaria	1 km S Ag. Polykarpos		2	3			r	
109	VS Ae. ma 47	h	Schubert	Griechenland	Ikaria	Proph. Ilias		1	23	3		r	
110	VS Ae. ma 48	p	Schubert	Griechenland	Ikaria	Proph. Ilias		1	2		5	1	4het
111	VS Ae. ma 49	m	Schubert	Griechenland	Samos	3 km O Vathi		5				r	
112	VS Ae. ma 50	h	Schubert	Griechenland	Samos	1,5 km SW Moni Agios Triados		5				r	
113	VS Ae. ma 51	m	Schubert	Griechenland	Samos	1 km W Kouraradeii		2	4			r	
114	VS Ae. ma 52	h	Schubert	Griechenland	Samos	3 km NNW Pirgos		9				r	
115	VS Ae. ma 53	h	Schubert	Griechenland	Samos	2 km NOO Karlovassi		6	5	1		r	
116	VS Ae. ma 54	h	Schubert	Griechenland	Kos	Asklipion		7	4			r	
117	VS Ae. ma 55	h	Schubert	Griechenland	Nissiros	2,5 km O Mandraki		3				3het	
118	VS Ae. ma 57	m	Schubert	Griechenland	Tilos	S Megalo Horio		4	1			r	
119	VS Ae. ma 58	m	Schubert	Griechenland	Symi	0,5 km NO Symi		11				r	
120	VS Ae. ma 60	m	Schubert	Griechenland	Rodos	Schmetterlingstal		3	1			r	
121	VS Ae. ma 61	m	Schubert	Griechenland	Rodos	2 km S Psinthos		4	3			r	
122	VS Ae. ma 62	m	Schubert	Griechenland	Rodos	4 km SO Emponas		7				r	
123	VS Ae. ma 63	m	Schubert	Griechenland	Rodos	2 km NO Lardos		4	4			r	
124	VS Ae. ma 64	m	Schubert	Griechenland	Chalki	Bucht und Friedhof von Chalki						14a	
125	VS Ae. ma 65	m	Schubert	Griechenland	Chalki	1 km W Emborios		5	2			r	
126	VS Ae. ma 66	h	Schubert	Griechenland	Chalki	0,5 km N Emborios		1	2			r	
127	VS Ae. ma 67	m	Schubert	Griechenland	Karpathos	1 km S Arkasa		4	1	1		r	
128	VS Ae. ma 68	h	Schubert	Griechenland	Karpathos	Hochtal Lastos		3	2	2	2	1het	
129	VS Ae. ma 69	m	Schubert	Griechenland	Karpathos	2 km SW Mesohori		5	1	1		r	
130	VS Ae. ma 70	h	Schubert	Griechenland	Kos	4 km OSO Kos		6	4			r	

Anhang 3: Standardabweichungen für die einzelnen Ertragsparameter der braunrostrésistenten Introgressionslinien (Pr1-Pr31), der anfälligen Kontrolle 'Alcedo' (Al) sowie einer résistenten Linie aus der Population mit weizenähnlichem Habitus (Wzä.)

Linie	Länge 95	s	Länge 97	s	Länge 98	s	AEZ 95	s	AEZ 97	s	AEZ 98	s	AED 95	s	AED 97	s	AED 98	s	
1	66,14	2,97	52,62	3,02	49,33	3,72	10	5,35	8	3,25	11	1,75	1,3	0,05	1,3	0,09	1,3	0,05	
2	67,20	3,42	56,67	2,31	52,00	5,35	11	2,51	16	2,52	8	3,11	1,2	0,00	1,2	0,00	1,4	0,05	
3	64,67	2,52	56,00	4,10	54,40	1,52	11	6,08	11	3,94	12	2,55	1,3	0,10	1,2	0,05	1,4	0,11	
4	74,33	3,78	60,00	1,87	52,80	3,11	7	3,06	10	2,68	11	1,47	1,3	0,15	1,3	0,05	1,3	0,10	
5	79,00	7,61	70,57	2,64	69,20	2,39	10	5,32	11	1,77	11	3,19	1,4	0,10	1,4	0,08	1,4	0,09	
6	75,75	7,09	59,17	5,00	54,17	1,60	11	1,63	9	7,73	14	2,19	1,3	0,08	1,4	0,16	1,4	0,14	
7	76,60	2,88	89,30	11,59	91,60	15,85	11	3,78	11	2,08	15	3,54	1,4	0,08	2,0	0,29	2,0	0,24	
8	75,25	6,45	63,00	2,78	55,00	3,54	7	1,29	11	3,16	10	0,71	1,4	0,06	1,3	0,09	1,3	0,07	
9	72,20	3,27	60,00	4,55	54,20	3,03	9	4,83	8	2,48	10	2,49	1,4	0,13	1,3	0,11	1,3	0,09	
10	76,00	3,24	60,50	4,93	51,80	4,09	10	5,02	13	3,74	9	1,30	1,3	0,07	1,2	0,08	1,3	0,07	
11	76,00	2,16	60,00	0,00	54,00	1,73	14	7,32	10	0,00	11	3,46	1,3	0,15	1,4	0,00	1,3	0,08	
12	75,75	2,99	58,00	3,00	48,40	2,30	13	6,18	9	2,08	7	1,79	1,4	0,12	1,4	0,12	1,3	0,05	
13	76,00	4,24	59,75	2,36	44,20	2,68	14	7,66	12	4,72	6	1,22	1,3	0,10	1,3	0,00	1,2	0,09	
14	75,25	3,40	61,50	0,71	47,20	2,17	10	4,55	6	2,83	7	1,67	1,3	0,12	1,4	0,14	1,2	0,08	
15	79,40	10,09	58,67	2,89	53,00	1,79	13	7,05	11	6,66	8	1,22	1,4	0,22	1,8	0,55	1,3	0,10	
16	70,75	3,59	55,40	4,77	44,40	3,05	7	3,37	9	5,81	8	2,97	1,3	0,18	1,3	0,07	1,3	0,05	
17	75,80	3,77	60,00	1,63	49,80	2,39	12	4,61	10	1,73	6	2,86	1,3	0,11	1,3	0,10	1,3	0,07	
18	89,75	4,50	72,50	6,86	58,67	4,84	14	5,83	16	5,74	10	3,33	1,3	0,14	1,2	0,05	1,2	0,10	
19	78,60	8,85	67,00	6,04	52,40	3,44	12	10,06	14	4,04	12	7,89	1,3	0,13	1,3	0,09	1,3	0,15	
20	86,33	1,53	72,50	0,71	57,40	1,81	16	7,00	25	1,41	11	4,83	1,2	0,06	1,3	0,07	1,4	0,15	
21	86,20	2,59	78,00	9,20	63,04	9,77	12	8,23	17	3,77	13	3,18	1,2	0,11	1,4	0,10	1,4	0,17	
22	85,00	2,12	67,33	1,15	53,88	3,83	11	4,64	18	4,93	11	3,62	1,3	0,11	1,3	0,06	1,3	0,16	
23	71,12	4,29	63,33	1,15	40,67	5,51	10	6,61	9	2,89	7	2,31	1,2	0,16	1,3	0,06	1,1	0,06	
24	69,00	2,71	62,33	3,51	43,20	5,17	9	6,50	11	1,73	6	1,50	1,4	0,08	1,4	0,06	1,3	0,09	
25	70,22	3,38	65,50	0,71	46,40	2,07	12	5,96	9	0,71	9	2,70	1,4	0,12	1,6	0,07	1,4	0,07	
26	67,80	2,59	69,00	16,64	60,60	14,43	10	2,86	11	10,12	10	2,52	1,3	0,11	1,6	0,06	1,7	0,31	
27	65,67	4,50	61,75	2,87	52,00	1,58	12	4,93	16	5,07	10	4,32	1,2	0,15	1,4	0,06	1,4	0,15	
28	66,80	8,93	59,67	3,51	49,67	4,32	8	4,33	9	2,64	9	2,32	1,4	0,11	1,3	0,00	1,3	0,04	
30	74,00	3,46	67,75	1,71	51,75	4,35	9	3,32	17	3,32	9	2,16	1,3	0,10	1,3	0,06	1,3	0,05	
31			70,00	2,16	54,00	3,16			15	6,08	8	1,36			1,3	0,10	1,3	0,00	
Al					85,00	5,66					9	2,17						1,9	0,05
Wzä.					93,33	6,66					15	2,00						2,1	0,25

Fortsetzung Anhang 3...

Linie	Fert 95	s	Fert 97	s	Fert 98	s	EAE 95	s	EAE 97	s	EAE 98	s	EPE 95	s	EPE 97	s	EPE 98	s
1	2,3	0,28	2,5	0,57	2,4	0,64	1,36	0,30	1,35	0,49	1,19	0,37	12,42	7,29	10,46	5,92	10,11	4,00
2	2,5	0,54	2,6	0,36	2,3	0,19	1,46	0,36	1,54	0,14	1,24	0,20	13,07	5,10	19,30	6,14	9,18	4,77
3	2,1	0,40	2,9	0,48	2,4	0,42	1,13	0,24	1,55	0,32	1,48	0,19	9,57	6,38	11,90	5,01	14,64	2,73
4	2,2	0,36	2,8	0,26	2,1	0,57	1,31	0,24	1,69	0,29	1,15	0,40	7,77	4,25	13,05	4,16	9,94	2,81
5	2,4	0,38	2,5	0,38	2,6	0,13	1,54	0,52	1,78	0,30	1,83	0,18	13,04	9,65	17,04	4,31	20,30	4,38
6	2,2	0,13	2,3	0,53	2,1	0,22	1,55	0,14	1,37	0,38	1,27	0,09	14,02	1,94	7,92	4,19	12,94	3,12
7	2,2	0,50	2,9	0,32	2,7	0,51	1,49	0,41	2,44	0,78	2,01	0,50	13,23	6,64	22,46	8,30	23,71	8,10
8	2,3	0,12	2,7	0,57	2,6	0,45	1,42	0,10	1,74	0,36	1,42	0,27	7,88	2,34	14,73	4,66	10,90	2,02
9	1,9	0,39	2,1	0,66	2,6	0,38	1,11	0,36	1,16	0,45	1,43	0,37	7,49	2,83	6,95	4,04	10,59	4,56
10	2,4	0,35	2,7	0,44	2,9	0,36	1,71	0,40	1,51	0,29	1,45	0,23	12,67	7,32	16,79	5,78	10,35	1,78
11	2,4	0,25	2,3	0,35	2,6	0,23	1,69	0,17	1,54	0,28	1,24	0,39	17,29	9,48	13,70	1,51	10,36	3,32
12	2,1	0,10	2,4	0,44	1,9	0,79	1,48	0,06	1,55	0,14	0,75	0,41	16,36	9,73	11,70	0,56	4,20	1,66
13	2,4	0,28	3,1	0,26	2,6	0,42	1,56	0,18	1,86	0,28	1,01	0,34	16,85	10,13	17,24	8,69	4,28	1,35
14	2,3	0,12	2,2	0,07	2,2	0,45	1,42	0,21	1,30	0,20	1,02	0,33	10,83	4,75	7,01	3,22	6,32	2,74
15	2,4	0,48	1,8	1,34	2,5	0,36	1,93	1,04	1,14	0,88	1,48	0,42	21,58	14,48	7,58	5,55	8,91	2,34
16	2,3	0,24	2,1	0,45	1,7	0,86	1,43	0,34	1,28	0,46	0,79	0,41	7,92	3,48	7,72	4,53	5,42	1,90
17	2,3	0,23	2,7	0,54	2,3	0,15	1,49	0,26	1,76	0,22	1,21	0,09	12,94	6,93	12,20	0,94	6,11	2,11
18	2,3	0,29	2,6	0,24	2,8	0,44	1,49	0,22	1,56	0,35	1,70	0,22	19,04	10,30	13,48	9,04	14,40	4,74
19	2,1	0,44	2,7	0,37	1,9	0,18	1,43	0,42	1,60	0,23	0,95	0,10	15,75	14,07	14,99	5,47	8,60	5,27
20	2,6	0,10	2,6	0,07	2,1	0,43	1,79	0,30	1,99	0,00	1,19	0,35	20,64	3,45	36,48	0,42	8,38	3,76
21	2,3	0,29	2,3	0,26	2,3	0,34	1,53	0,27	1,75	0,18	1,46	0,38	11,97	5,92	25,37	6,80	14,96	7,68
22	2,1	0,17	2,5	0,45	1,8	0,34	1,43	0,15	1,72	0,18	0,94	0,14	10,80	6,04	22,85	5,00	8,19	3,25
23	2,2	0,28	2,3	0,30	1,6	0,50	1,34	0,26	1,66	0,30	0,55	0,26	11,33	7,20	13,48	5,50	2,66	1,77
24	2,2	0,37	2,2	0,21	2,0	0,34	1,27	0,39	1,37	0,26	0,79	0,23	10,30	9,38	12,84	1,94	4,13	1,89
25	2,3	0,23	2,2	0,21	2,1	0,15	1,42	0,20	1,53	0,07	1,02	0,11	12,87	5,33	11,59	2,66	6,75	1,28
26	1,9	0,27	2,0	1,16	2,7	0,76	1,15	0,31	0,72	0,23	1,82	0,89	9,68	4,47	20,00	26,48	14,26	8,16
27	2,2	0,50	2,7	0,17	1,9	0,54	1,29	0,48	1,61	0,13	1,05	0,30	11,42	9,06	19,84	9,36	9,01	5,48
28	2,0	0,59	2,7	0,10	2,4	0,33	1,21	0,58	1,50	0,37	1,19	0,26	7,95	5,73	9,94	3,10	8,00	2,48
30	2,2	0,12	2,6	0,37	1,6	0,22	1,40	0,17	1,72	0,34	0,86	0,13	9,02	3,28	19,14	5,64	5,93	1,74
31			2,3	0,36	2,3	0,20			1,66	0,43	1,37	0,10			17,89	6,91	8,75	1,40
AI					2,7	0,34					1,63	0,49					8,93	2,28
Wzä.					2,6	0,52					3,1	0,57					42,13	1,96

Fortsetzung Anhang 3...

Linie	TKM 95	s	TKM 97	s	TKM 98	s
1	40,91	2,45	42,26	2,72	36,23	3,90
2	41,23	1,81	45,37	5,45	38,65	1,97
3	38,48	3,40	40,74	5,42	42,09	1,35
4	38,87	4,10	43,75	5,04	40,02	3,67
5	42,32	6,48	49,72	4,48	47,02	4,53
6	44,42	0,61	42,29	6,36	42,84	0,92
7	41,78	1,81	47,18	5,39	41,28	2,57
8	42,46	1,80	46,62	8,70	43,09	8,41
9	40,49	2,97	40,86	5,36	39,27	5,56
10	42,94	3,79	43,74	2,77	35,21	6,57
11	44,60	2,02	48,70	0,83	34,90	8,18
12	43,84	1,91	45,00	5,00	29,75	7,68
13	44,44	2,02	42,43	2,11	29,76	5,24
14	43,26	1,57	44,81	1,06	35,20	7,40
15	45,93	6,29	42,67	1,72	41,72	4,49
16	42,18	4,88	43,40	4,31	34,81	3,40
17	44,01	3,28	47,85	4,51	41,09	1,66
18	44,25	4,10	40,43	9,15	42,02	2,59
19	44,82	5,51	43,02	6,78	38,69	1,43
20	44,25	2,32	50,76	0,37	39,71	2,66
21	44,14	2,94	49,63	2,60	43,01	3,17
22	44,69	3,48	48,61	2,36	41,79	5,81
23	42,69	3,08	48,13	2,42	27,25	8,46
24	38,61	4,29	41,86	10,00	32,06	7,39
25	41,11	3,19	48,14	0,17	36,48	1,99
26	40,77	4,39	28,28	18,90	35,74	6,23
27	40,66	0,97	42,33	0,58	40,39	2,90
28	41,01	5,98	41,70	5,05	36,24	3,56
30	44,68	2,09	47,52	3,46	37,96	2,29
31			51,34	4,74	42,42	2,35
AI					28,22	4,87
Wzä.					52,36	1,56

Länge ...Pflanzenlänge
 AEZ ...Ährenzahl
 AED ...Ährendichte
 Fert ...Fertilität
 EAE ...Einzelährenertrag
 EPE ...Einzelpflanzenertrag
 TKM ...Tausendkornmasse

Anhang 4: Korrelationsanalyse zur Klärung von Zusammenhängen der ertragsrelevanten Merkmale in den einzelnen Versuchsjahren

Pflanzenlänge

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		74,290	63,603	53,639
N		29	30	30
STD		6,209	7,188	9,285
CORR	1995	1	0,591	0,341
CORR	1997	0,591	1	0,714
CORR	1998	0,341	0,714	1

Ährenzahl

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		10,240	11,795	9,546
N		29	30	30
STD		2,137	3,959	2,329
CORR	1995	1	0,320	0,075
CORR	1997	0,320	1	0,176
CORR	1998	0,075	0,176	1

Ährenlänge

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		33,326	31,517	31,132
N		29	30	30
STD		2,411	2,412	1,694
CORR	1995	1	0,120	-0,053
CORR	1997	0,120	1	0,391
CORR	1998	-0,053	0,391	1

Grannenlänge

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		1,989	1,699	1,790
N		29	30	30
STD		0,591	0,271	0,262
CORR	1995	1	0,315	0,115
CORR	1997	0,315	1	0,421
CORR	1998	0,115	0,421	1

Spindelstufen

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		43,604	42,695	41,776
N		29	30	30
STD		2,894	2,887	4,037
CORR	1995	1	0,320	0,147
CORR	1997	0,320	1	0,496
CORR	1998	0,147	0,496	1

...Fortsetzung Anhang 4**Ährendichte**

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		1,320	1,369	1,349
N		29	30	30
STD		0,067	0,165	0,151
CORR	1995	1	0,390	0,154
CORR	1997	0,390	1	0,724
CORR	1998	0,154	0,724	1

Kornzahl

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		97,504	104,281	95,433
N		29	30	30
STD		10,226	12,944	22,536
CORR	1995	1	0,046	0,142
CORR	1997	0,046	1	0,225
CORR	1998	0,142	0,225	1

Fertilität

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		2,210	2,427	2,259
N		29	30	30
STD		0,152	0,300	0,349
CORR	1995	1	0,129	0,158
CORR	1997	0,129	1	0,078
CORR	1998	0,158	0,078	1

Einzelährenertrag

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		1,391	1,550	1,229
N		29	30	30
STD		0,192	0,264	0,344
CORR	1995	1	0,269	0,146
CORR	1997	0,269	1	-0,059
CORR	1998	0,146	-0,059	1

Einzelpflanzenenertrag

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		11,900	15,016	9,743
N		29	30	30
STD		3,430	6,238	4,674
CORR	1995	1	0,160	0,069
CORR	1997	0,160	1	0,158
CORR	1998	0,069	0,158	1

...Fortsetzung Anhang 4**Tausendkorngewicht**

	Jahr	1995	1997	1998
Mittelwert		42,334	44,545	38,224
N		29	30	30
STD		2,158	4,453	4,573
CORR	1995	1	0,329	0,092
CORR	1997	0,329	1	0,186
CORR	1998	0,092	0,186	1

Anhang 5: Vergleich der morphologischen Merkmale und Ertragskomponenten der braunrost-resistenten Introgressionslinien und des Ausgangselters 'Alcedo' (Al) zu resistenten Pflanzen der Population mit weizenähnlichem Habitus (Wzä.) ¹⁾

Linie	Pflanzenlänge (cm)	Ährenzahl	Ährendichte (Spst./ cm ÄL)	Fertilität (KZ/ Spst.)	Einzelähren- ertrag (g)	Einzel- pflanzen- ertrag (g)	TKG (g/ 1000 Körner)
1	49,33 -	11	1,3 -	2,4	1,19 -	10,11 -	36,23
2	52,00 -	8 -	1,4 -	2,2	1,24 -	9,18 -	38,65
3	54,40 -	12	1,4 -	2,4	1,48 -	14,64 -	42,09
4	52,80 -	11	1,3 -	2,1	1,15 -	9,94 -	40,02
5	69,20 -	11	1,4 -	2,6	1,83 -	20,30 -	47,02
6	54,17 -	14	1,4 -	2,1	1,27 -	12,94 -	42,84
7	91,60	15	2,0	2,7	2,01 -	23,71 -	41,28
8	55,00 -	10	1,3 -	2,6	1,42 -	10,90 -	43,09
9	54,20 -	10	1,3 -	2,6	1,43 -	10,59 -	39,27
10	51,80 -	9	1,3 -	2,9	1,45 -	10,35 -	35,21 -
11	54,00 -	11	1,3 -	2,6	1,24 -	10,36 -	34,90 -
12	48,40 -	7 -	1,3 -	1,9	0,75 -	4,20 -	29,75 -
13	44,20 -	6 -	1,2 -	2,6	1,01 -	4,28 -	29,76 -
14	47,20 -	7 -	1,2 -	2,2	1,02 -	6,32 -	35,20 -
15	53,00 -	8 -	1,3 -	2,5	1,48 -	8,91 -	41,72
16	44,40 -	8	1,3 -	1,7 -	0,79 -	5,42 -	34,81 -
17	49,80 -	6 -	1,3 -	2,3	1,21 -	6,11 -	41,09
18	58,67 -	10	1,2 -	2,8	1,70 -	14,40 -	42,02
19	52,40 -	12	1,3 -	1,9	0,95 -	8,60 -	38,69 -
20	57,40 -	11	1,4 -	2,1	1,19 -	8,38 -	39,71
21	63,04 -	13	1,4 -	2,3	1,46 -	14,96 -	43,01
22	53,88 -	11	1,3 -	1,8 -	0,94 -	8,19 -	41,79
23	40,67 -	7 -	1,1 -	1,6 -	0,55 -	2,66 -	27,25 -
24	43,20 -	6 -	1,3 -	2,0	0,79 -	4,13 -	32,06 -
25	46,40 -	9	1,4 -	2,1	1,02 -	6,75 -	36,48 -
26	60,60 -	10	1,7	2,7	1,82 -	14,26 -	35,74 -
27	52,00 -	10	1,4 -	1,9	1,05 -	9,01 -	40,39
28	49,67 -	9	1,3 -	2,4	1,19 -	8,00 -	36,24 -
30	51,75 -	9	1,3 -	1,6 -	0,86 -	5,93 -	37,96 -
31	54,00 -	8 -	1,3 -	2,3	1,37 -	8,75 -	42,42
Al	85,00	9	1,9	2,7	1,63 -	8,93 -	28,22 -
Wzä.	93,33	15	2,1	2,6	3,10	42,13	52,36

¹⁾ - Signifikanz bei P = 0,05

Wissenschaftliche Entwicklung

Persönliche Informationen:

Name: Annette Weidner
Geboren: 10.12.1968 in Berlin- Lichtenberg
Nationalität: deutsch
Familienstand: ledig, zwei Söhne
Sprachen: Deutsch (Muttersprache)
Englisch
Russisch

Ausbildung:

1975 – 1985 Polytechnische Oberschule in Dessau
1985 – 1988 Betriebsberufsschule des VEG (Pflanzenproduktion)
Aschersleben
Berufsabschluss: Agrotechniker mit Abitur

1988 – 1993 Studium an der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Studiengang Agrarwissenschaften
Studienrichtung Pflanzenzüchtung, nach Auflösung der
Studienrichtung 1990 Wechsel in die Studienrichtung
Bodenschutz und Umweltgestaltung
Studienabschluss: Diplom-Agraringenieur

Berufliche Tätigkeit:

1993 – 1999 Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
Institut für Pflanzenzüchtung und Pflanzenschutz
Mitarbeit an zwei Forschungsprojekten
„Entwicklung und Charakterisierung von Saatweizenlinien mit
neuen Mehlauresistenzgenen aus tetraploiden Weizenarten“
„Selektion und Charakterisierung von Weizenlinien mit Resistenz
gegenüber Braunrost“

(2000-2001) Erziehungsurlaub

seit 2003 wissenschaftliche Mitarbeiterin im Institut für Pflanzengenetik
und Kulturpflanzenforschung Gatersleben, Abt. Genbank,
Arbeitsgruppe Ressourcengenetik und Reproduktion
Arbeitsschwerpunkt: Abiotischer Stress bei Getreide

Praktika:

Forschungsaufenthalt zur Einführung in die Methodik der
Fluoreszenzmikroskopie: Landbouwniversiteit Wageningen,
(Niederlande)
Pflanzliche Zell- und Gewebekulturen: IPK Gatersleben
Gentransfer in Getreide: IPK Gatersleben

Selbständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Gatersleben, d. 6. 4. 2004 Annette Weidner

Danksagung

Die in der vorliegenden Arbeit dargestellten Ergebnisse entstanden in Zusammenarbeit mit verschiedenen Arbeitsgruppen.

Herrn Prof. Dr. W.E. Weber möchte ich für seine stete Diskussionsbereitschaft und besonders für die sehr hilfreichen kritischen Anmerkungen danken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn PD Dr. habil. V. Schubert für die gute Betreuung, seine allseits gewährte Unterstützung und die für mich sehr lehrreiche Zusammenarbeit.

Ein herzliches Dankeschön allen anderen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern der AG Cytogenetik und der Gärtnerei für die große Hilfe bei der Durchführung der Versuche und dem außerordentlich angenehmen Arbeitsklima.

Frau Dr. K. Warnstorff, Arbeitsgruppe Biometrie und Agrarinformatik der MLU, danke ich recht herzlich für die Betreuung bei der statistischen Auswertung der Versuchsdaten.

Herrn Prof. Dr. H.B. Deising und Herrn Prof. K. Hammer möchte ich für die kritischen Hinweise zum Manuskript und anregenden Diskussionen danken.

Herrn Dr. O. Unger, Nordsaat Langenstein, und Frau Dr. U. Walther, BAZ Aschersleben, möchte ich für die stete Bereitstellung des Sporenmaterials und der Testsortimente danken.

Die Erstellung des Kartenmaterials erfolgte im Institut für Agrarökonomie und Agrarraumgestaltung der MLU. Herrn T. Chudy, Herrn G. Bursian und Frau M. Jedlitzke möchte ich an dieser Stelle für ihre große Hilfsbereitschaft und ihre Flexibilität, was die Schaffung von Freiräumen für meine Vorhaben betraf, danken.

Herrn Dr. R.E. Niks (Landbouwwuniversiteit Wageningen, Niederlande) danke ich für den interessanten und informativen Aufenthalt in Wageningen zur Einführung in die Methodik der Fluoreszenzmikroskopie.

Weiterer Dank gebührt Herrn Dr. G. Hause, Frau A. Hellwin und Frau R. Franke (Biozentrum Halle) für die große Unterstützung bei der Durchführung der Arbeiten am Transmissionselektronenmikroskop.

Herrn Syrowatka (Fachbereich Physik der MLU) gilt mein Dank für die Zusammenarbeit bei der Analyse des Pflanzenmaterials mit dem Rasterelektronenmikroskop.

Meinen Kindern gilt mein herzlichstes Dankeschön. Ohne ihre Selbständigkeit und dem Wissen, dass ich mich hundertprozentig auf sie verlassen kann, hätte die Arbeit nicht fertiggestellt werden können. Gleichzeitig möchte ich meinen Eltern danken, die einiges auf sich nahmen, um mir den Rücken frei zu halten. Großer Dank ebenfalls an Herrn M. Grau für den steten Ansporn und die zuweilen notwendige moralische Unterstützung.

Die Arbeit wurde durch das Kultusministerium für Wissenschaft und Forschung des Landes Sachsen-Anhalt (FKZ: 725 A/ 2283 G) und durch ein Stipendium im Rahmen der Graduiertenförderung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg unterstützt.