

Entwicklung der Kenntnisse über *Septoria nodorum* Berk. im Hinblick auf die Toleranz- oder Resistenzzüchtung bei Weizen

A. Brönnimann

Eidgenössische Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau,
Zürich-Reckenholz, Schweiz

Schlagworte: *Septoria nodorum*, Weizen, Toleranzzüchtung, 'slow septoriing'

Zusammenfassung

Der aus Anlass des Gedenktages zu Ehren des unermüdlichen Förderers der Resistenzzüchtung bei Getreide, Dr. W. Feekes, abgefasste Beitrag über *Septoria nodorum* Berk. bei Weizen ist als Uebersichtsreferat mit Betonung der toleranz- oder resistenzzüchterischen Aspekte gedacht.

Nach einer Darstellung der geschichtlichen Entwicklung, der Systematik sowie der Bedeutung des Parasiten wird auf dessen Epidemiologie eingegangen. Sodann werden einige Erkenntnisse über die Schadwirkung von *S. nodorum* in bezug auf Entwicklungsstadien, Organe und Ertragskomponenten des Weizens vorgestellt. Die geringe Korrelation zwischen Befall und Schädigung bei Vergleich von Sorten und Zuchtmaterial wird diskutiert und auf die Existenz von Toleranzen hingewiesen. Ebenso kommt das Problem der in der Regel grösseren Empfindlichkeit kurzhalbmiger Formen zur Sprache. Aufgrund verschiedener genetischer Studien wird bei der *Septoria*-Toleranz des Weizens vorwiegend additiv polygen bedingte Vererbung mit relativ hoher Heritabilität angenommen. Deshalb sind unmittelbar keine spektakulären Erfolge bei der züchterischen Bearbeitung zu erwarten; dagegen verspricht dieser Erbgang eine hohe Stabilität einer einmal erreichten Toleranz. Nebst der regulären Kreuzungszüchtung wird eine solche mit Hilfe der Mutationstechnik als ebenfalls gangbarer Weg bezeichnet, wobei nicht nur erhöhte *Septoria*-Toleranz, sondern auch Formen mit verzögerter Befallsentwicklung gefunden wurden. Heute wird dieser 'slow septoriing' Effekt allgemein vermehrt beachtet. Eine optimale züchterische Verbesserung der *Septoria*-Verträglichkeit wird in der Kombination sowohl der Erhöhung der Toleranz als auch der Ausnützung des 'slow septoriing' Effektes gesehen. Abschliessend gelangt auch die Möglichkeit der chemischen Bekämpfung von *S. nodorum* zur Diskussion. Es wird festgestellt, dass wegen des permanenten Ertrags- und teilweise Qualitäts-Leistungsdrucks, der auf der Getreidezüchtung lastet, die Gefahr besteht, das *Septoria*-Problem lediglich durch Einsatz von Fungiziden zu lösen und die Toleranz- oder Resistenzzüchtung zu vernachlässigen. Die Züchter wurden ermuntert, die Bearbeitung der *S. nodorum*-Toleranz trotzdem voranzutreiben und nicht zu resignieren. Die

Bedeutung von Sorten mit geringer *Septoria*-Empfindlichkeit im Rahmen des integrierten Pflanzenschutzes wird hervorgehoben.

Einleitung

Wenn an einem Gedenktag zu Ehren von Dr. W. Feekes ein Beitrag über *Septoria nodorum* vorgesehen ist, sprechen hierfür ganz besondere Gründe. War es doch Dr. Feekes, welcher frühzeitig, zu einer Zeit als die Bedeutung von Ahrenkrankheiten noch nicht im Gedankengut des mittel- und nordeuropäischen Weizenzüchters verankert war, die Gefährlichkeit dieser Krankheit erkannt hat. Mit dem ihm eigenen Enthusiasmus hat er sich dieses Problems angenommen und es insbesondere verstanden, das bereits vorhandene Wissen in die Praxis umzusetzen und er hat auch zu vermehrter Forschungstätigkeit angeregt. Es war Dr. Feekes, der als einer der ersten künstliche Infektionen in seinem Zuchtgarten anstrebte, wie sie dan von Dr. Bockmann (Bockmann, 1962a, 1963a) zu Beginn der 60er Jahre durchgeführt wurden (Abb. 1). Mit einem Vortrag über *S. nodorum* wird deshalb das Werk von Dr. Feekes sicherlich geehrt. Zugleich kommt dadurch das Nederlands Graan-Centrum einer traditionellen Aufgabe im Sinne des ehemaligen Präsidenten Feekes nach: dem Zusammenbringen der interessierten Fachkreise zum Informations- und Gedankenaustausch.

In der Folge soll ein kurzer Ueberblick über die Fortschritte in der Kenntnis



Abb. 1. Dr. W. Feekes (rechts) und Dr. H. Bockmann bei der Beurteilung eines mit *Septoria nodorum* befallenen Weizenfeldes im Jahre 1963.

von *S. nodorum* gegeben werden. Nach einigen Hinweisen über die geschichtliche Entwicklung dieser Krankheit werden verschiedene Aspekte der Epidemiologie und der Schadwirkung dargestellt, um anschliessend die Probleme der Toleranz- oder Resistenzzucht zu diskutieren. Schliesslich wird versucht, einige Gedanken über zukünftige Massnahmen zur Verhütung von Ertragsausfällen durch *S. nodorum* zu formulieren. Die Ausführungen richten sich nicht an den spezialisierten Phytopathologen, sondern eher an den praktischen Getreidezüchter oder Getreidebauer.

Geschichtliche Entwicklung

Ueber das Auftreten von *Septoria nodorum* liegen aus den verschiedenen Weizenanbaugebieten der Erde Berichte vor. So hat beispielsweise Weber im Jahre 1922 die Krankheit eingehend beschrieben. Aus Holland meldete van Poeteren bereits 1932 Befall, und verschiedene andere Autoren wiesen ebenfalls auf das Problem 'kafjesbruin' hin (z.B. Becker, 1955). Boltshauser beschrieb die Krankheit in der Schweiz erstmals im Jahre 1891. Allerdings geriet diese Beobachtung dann wieder in Vergessenheit und erst während des zweiten Weltkrieges trat das Problem, bedingt durch den Mehranbau von Weizen in Gebieten, welche hierfür weniger geeignet sind, wieder in das Bewusstsein des Getreidebauern. Insbesondere wurden empfindliche Ertragsseinbussen im St. Galler Rheintal beobachtet. Wie so oft wurden diese Schäden vorerst als Folge von physiologischen Störungen oder von Düngungsproblemen taxiert, und erst im Jahre 1952 hat Müller (1952) in seinen Untersuchungen über Erreger der Getreideblattdürre als Ursache der Ertragsausfälle eindeutig pilzliche Parasiten, namentlich auch *S. nodorum*-Befall ermittelt. Es gelang ihm auch der Nachweis der Zuordnung von *Septoria nodorum* als die imperfekte Form des Askomyzeten *Leptosphaeria nodorum*. Der Name *Septoria nodorum* ist übrigens nach geltenden Nomenklatur-Regeln in verschiedener Weise zu beanstanden, hat sich jedoch in der Praxis durchgesetzt. Müller befasste sich auch mit der Unterscheidung von *Septoria nodorum* und *S. tritici*, den perfekten und imperfekten Zyklus berücksichtigend (Abb. 2).

In Züchterkreisen wurde während eigentlich recht langer Zeit eher unzureichend zwischen *Septoria nodorum* und *S. tritici* unterschieden, was aber sowohl in bezug auf geographische Ausbreitung der beiden Schaderreger, als auch aufgrund des Schadbildes falsch ist. Heute sind diese Erkenntnisse Allgemeingut und man weiss auch, dass bei Weizen die Quellen für Toleranz und Resistenz gegenüber diesen Parasiten nicht die selben sind. Der Vollständigkeit halber sei auch noch erwähnt, dass ausser *S. nodorum* und *S. tritici* noch andere Septoriosen existieren und gelegentlich festgestellt werden; beispielsweise haben Krüger et al. (1979) über die Differenzierung von *S. nodorum* und *S. avenae* berichtet. Bei der Darstellung der Entwicklung der Kenntnisse über *S. nodorum* müssen die Arbeiten eines Wissenschafters besonders erwähnt werden, nämlich jene von Dr. H. Bockmann, Kiel-Kitzeberg/BRD. Bockmann hat schon sehr früh auf die Gefahr von *S. nodorum* im mittel- und nordeuro-

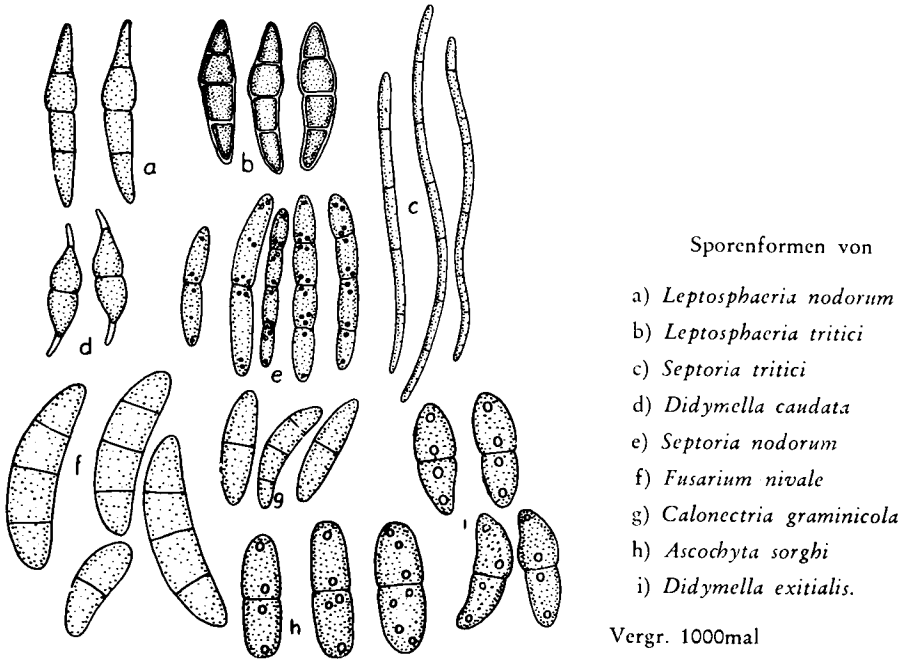


Abb. 2. Sporenformen von pilzlichen Erregern der Getreideblattdürre (nach Müller, 1952).

päischen Weizenbau hingewiesen (Bockmann, 1932), Methoden der Kultivierung des Pilzes zur künstlichen Infektion im Freiland entwickelt und damit einen der Grundsteine oder die Voraussetzungen für die moderne Resistenzzüchtung gelegt (Bockmann, 1962b, 1963b, 1963c). Die Ergebnisse der damaligen Infektionsversuche und Sortenprüfungen wurden verschiedentlich in den Berichten des Graan Centrums veröffentlicht (Bockmann, 1962a, 1963a).

Arbeiten über *S. nodorum* sind in der Folge allmählich häufiger erschienen; die Beschäftigung mit *S. nodorum* wurde 'salonfähig'. Diese Feststellung spiegelt sich nicht zuletzt in der zunehmenden Anzahl von Publikationen wider, welche in den letzten vier Jahrzehnten erschienen sind und die verschiedensten Aspekte des *Septoria*-Problems behandeln (Abb. 3).

Einige Elemente der Epidemiologie

Grundsätzlich muss bei der Abklärung der epidemiologischen Verhältnisse von *S. nodorum* auch der perfekte Zyklus des Parasiten in Betracht gezogen werden. Ueber die Bedeutung des perfekten Stadiums gehen jedoch die Meinungen der Spezialisten auseinander; mehrheitlich wird ihm eine untergeordnete Bedeutung zugeschrieben, was sich auch mit unseren Beobachtungen deckt. In der Schweiz werden Askosporen von *Leptosphaeria nodorum* zwar festgestellt, aber

Anzahl Publikationen

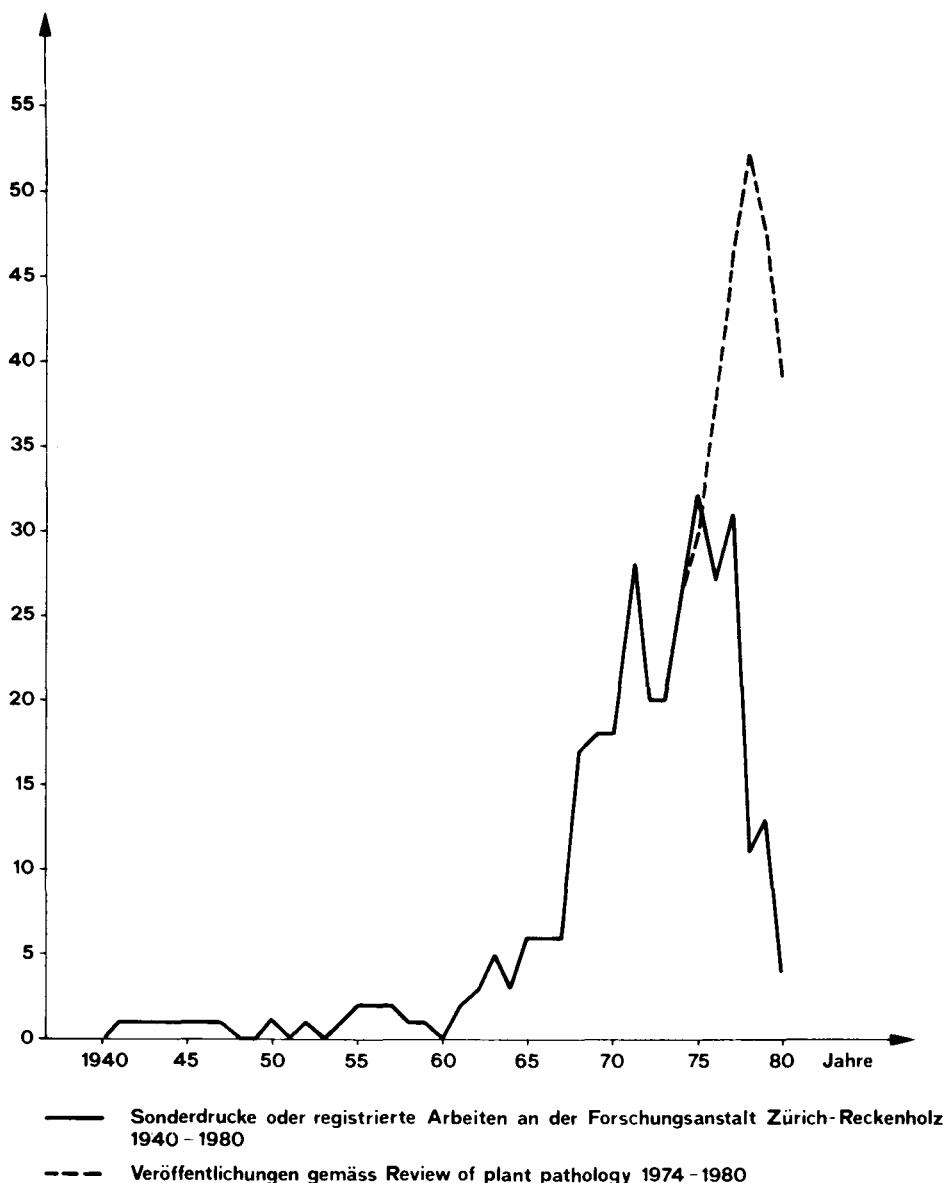


Abb. 3. Publikationen über *Septoria nodorum* 1940-1980.

stets in bescheidenem Ausmass. Dem perfekten Zyklus müsste dann eine verstärkte Beachtung geschenkt werden, wenn innerhalb der genetischen Variabilität des Parasiten grosse Virulenzunterschiede festgestellt würden. Beurteilt an der Pathogenität von Pykno-sporen verschiedener Stämme konnte bisher unter Feldbedingungen keine Einteilung in Biotypen oder physiologische Rassen vorgenommen werden (Brönnimann, 1968b). Krupinsky et al. (1973) berichteten dagegen von einem erfolgreichen Nachweis der Variation in der Pathogenität zwischen Isolaten unter Laborbedingungen. Auch Griffiths et al. (1980) konnten unterschiedliche Pathogenität nachweisen, welche jedoch eine Einteilung in physiologische Rassen nicht erlaubte. Für die Propagierung der Krankheit ist einerseits wichtig, dass der Erreger kein obligater Parasit ist, über saprophytische Eigenschaften verfügt und sich unter bestimmten Voraussetzungen auf befallenen Ernterückständen während längerer Zeit aufhalten kann (Scharen, 1966). Andererseits ist der Saatgutbefall von grosser Bedeutung. Der Nachweis, dass *S. nodorum* eine samenbürtige Krankheit ist, gelang übrigens erst recht spät durch Machacek im Jahre 1945. Nach Angaben des gleichen Autors bleibt der Parasit auf Körnern während längerer Zeit – sogar bis zu 7 Jahren – lebensfähig (Machacek et al., 1952). Nebst den beiden Infektionsquellen spielt für den Aufbau einer Epidemie natürlich die Anfälligkeit der Weizensorten, aber insbesondere auch jene anderer Gramineen eine Rolle. Als solche bezeichnete bereits Weber (1922) Roggen und Wiesenrispengras, nicht aber *Avena*- und *Hordeum*-Arten. Neueren Untersuchungen zufolge ist *S. nodorum* auch auf totem dikotylen Pflanzenmaterial gefunden worden (Obst, 1971). Ueber die optimalen klimatischen Ansprüche für die Propagierung des Parasiten sind in der Literatur mehrere Angaben vorhanden (z.B. Shearer et al., 1972, 1974). Feuchtwarme Witterung gilt allgemein als günstige Voraussetzung. Aber auch in niederschlagsärmeren Gebieten wurde bereits starker *S. nodorum*-Befall registriert, beispielsweise im Osten des Staates Montana/USA. Der zufolge der niedrigen Nachttemperaturen gebildete Tau genügt offensichtlich, um bei empfindlichen Sorten Befall zu erzeugen (Brönnimann et al., 1972).

Aufgrund der Experimente von Bockmann (1932) ist bekannt, dass eine direkte Ausbreitung von *S. nodorum* nicht zu erwarten ist, weil die Konidien mit einem dünnen Schleimmantel umhüllt sind und dadurch eine gute Haftfähigkeit auf der Unterlage aufweisen. Dagegen ist Wasser für den Sporentransport wichtig. Die Sporen werden mit Regenspritzern oder Tautropfen weitergetragen, wobei der Wind durch die Verwehung sporenenthaltender Wassertropfen indirekt mitwirkt. Bei Infektionsversuchen an Winterweizen, dessen Halm-längen mit Hilfe der Mutationstechnik variiert wurden, gelang der Nachweis, dass die Ausbreitung des Parasiten von einer Infektionsquelle vom Zeitpunkt der Infektion und von der Halmlänge des Bestandes abhängt (Brönnimann et al., 1973). Je früher die Infektion und je kurzhalziger der Bestand umso grösser ist in der Regel die Ausbreitungsgefahr. Gesamthaft muss festgehalten werden, dass bezüglich der Epidemiologie von *S. nodorum* ein guter Grundstock an Wissen zwar vorhanden ist, jedoch viele Fragen noch offen sind, welche einer zusätzlichen Abklärung bedürfen.

Schadbild/Schadanalyse

Schadbild

Der Erreger befällt praktisch alle Pflanzenteile des Weizens mit Ausnahme der Wurzeln. Die Schadbilder am Keimling, an Blatt und Blattscheiden und insbesondere an der Aehre werden als bekannt vorausgesetzt. Etwas zu wenig bekannt ist die Auswirkung des Befalles der Knoten. Insbesondere bei verzögerter Ernte erfolgt dadurch ein Knicken der Halme an dieser Stelle, so dass dann eine 'Lagerung im 1. Stock' entsteht.

Die Kenntnisse über die Schädigung von Weizen durch *S. nodorum* konnten von dem Moment an vertieft werden, seit dem Experimente mit Hilfe von künstlichen Infektionen gezielt durchführbar wurden. Künstliche Infektion mittels einer Sporensuspension hat sich allgemein durchgesetzt, die Produktion der Sporen wurde bereits mehrfach beschrieben (vgl. z.B. Brönnimann, 1968a).

Schadanalyse

Bei Weizen sind für den Ertrag bekanntlich die Anzahl Pflanzen je Flächeneinheit, die Anzahl ährentragender Halme je Pflanze, die Anzahl Körner je Aehre und schliesslich das Körnergewicht massgebend. Letztere beiden Faktoren ergeben ihrerseits den Aehrenertrag. *S. nodorum* hat nun in verschiedener Weise die Möglichkeit, die Ertragskomponenten zu beeinflussen. Am ausgeprägtesten wirkt sie sich im Sinne einer Reduktion des Körnergewichtes, meistens am Tausendkorngewicht gemessen, aus. Die Kornzahl je Aehre wird gelegentlich auch, aber in weit geringerem Masse, beeinflusst. Weniger übersichtlich sind die Verhältnisse in bezug auf die Beeinflussung der Bestandesdichte. Natürlich ist bei Verwendung befallenen, ungebeizten Saatgutes eine Beeinträchtigung dieser Grösse zu erwarten. Zuzufolge der Bestockungsfähigkeit des Weizens erfolgt jedoch hier vielfach eine Korrektur, so dass wenigstens bei leichtem Saatgutbefall keine allzu grossen Auswirkungen zu erwarten sind. Auf die Bedeutung des Saatgutbefalles im Hinblick auf die Uebertragung der Krankheit wurde bereits hingewiesen.

Aufgrund der starken Auswirkung von *Septoria*-Befall auf die Kornausbildung wird allgemein das Tausendkorngewicht zur Messung des Schädigungsgrades verwendet. Gegenüber dem mittleren Aehrenertrages hat das Tausendkorngewicht den Vorteil, dass es eine direkt messbare, nicht aus Einzelkomponenten zusammengesetzte Grösse darstellt. Herr Feekes bediente sich eines zusätzlichen Messkriteriums: Mit kräftigem Griff drückte er im Feld jeweils ein Büschel Aehren in seiner Hand zusammen und konnte anhand der Fülle dieser Probe erstaunlich präzise Rückschlüsse auf die Kornausbildung ziehen, was zusammen mit der Beurteilung des Befalles ein abgerundetes Bild über den Schädigungsgrad ergab.

Ueber die Reaktion des Weizens gegenüber *S. nodorum*-Befall sind in den letzten Jahrzehnten umfassende Abklärungen vorgenommen worden. So wurde als empfindlichstes Entwicklungsstadium die Zeitspanne zwischen Beginn des Aehrenschiebens und Ende der Blüte festgestellt (Brönnimann, 1968a), wobei

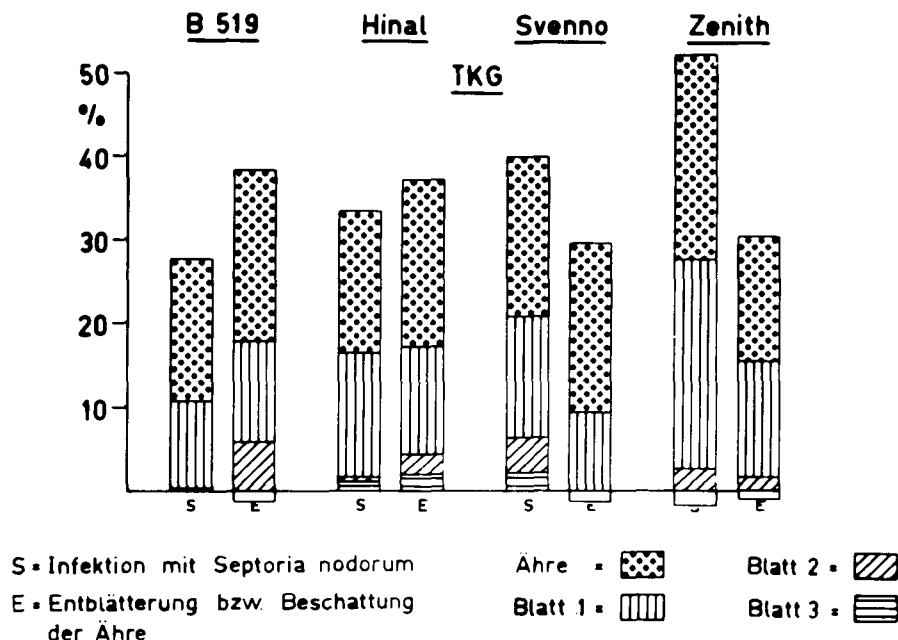


Abb. 4. Schädigung von Ähre und obersten drei Blättern von Weizen mit unterschiedlicher Empfindlichkeit gegenüber *Septoria nodorum* und Vergleich zu entsprechender Entblätterung bzw. Beschattung der Ähre, gemessen an der Reduktion des Tausendkorngewichtes (TKG) (nach Brönnimann, 1969a).

natürlich auch die Sporenkonzentration den Schädigungsgrad beeinflusst. Allgemein wird bei Infektionsversuchen heute eine Konzentration von 10^6 - 10^7 Sporen je ml als optimal bezeichnet, welche Konzentration sich auch experimentell als richtig erwies.

Bezüglich der Empfindlichkeit der Organe konnte in Versuchen mit Sorten von unterschiedlicher Toleranz nachgewiesen werden, dass vor allem der Befall der Ähre und des obersten Blattes sich schädigend auf die Pflanze auswirken (Abb. 4). Zum Vergleich wurden auch Parallelversuche durchgeführt, bei welchen die zur Diskussion stehenden Organe nicht infiziert, sondern entblättert wurden. Dabei stellte man fest, dass Sorten mit starker Empfindlichkeit auf *S. nodorum*-Befall vergleichsweise schwächer auf Entblätterung reagierten (Brönnimann, 1969a). Wenn Ähre und Fahnenblatt als empfindlichste Organe taxiert werden und der Befall der unteren Blätter offensichtlich geringere Auswirkungen auf die Kornausbildung zeigten, so darf letzterer im Hinblick auf die Entwicklung der Krankheit auf der Pflanze nicht unterschätzt werden.

Bereits vor Beginn der Durchführung von Exaktexperimenten, insbesondere aber aufgrund der Beobachtungen mit künstlichen Infektionen zeigte sich, dass die Zusammenhänge zwischen Befall und Schädigung komplexer Natur sind.

Fand man doch vielfach Sorten, welche trotz starken Befalles relativ geringe Schädigung aufwiesen, aber auch die umgekehrte Situation war anzutreffen: geringer Befall und relativ starke Schädigung. Rückschlüsse vom Befall auf die Schädigung sind deshalb generell lediglich innerhalb einer Sorte, nicht aber im Vergleich zwischen den Sorten zulässig. Die Ursachen der unterschiedlichen Empfindlichkeit oder Toleranz konnten bisher nicht restlos geklärt werden. Verschiedene Autoren vermuten zusätzlich zur Zerstörung des Assimilationsapparates und der Beeinträchtigung der Translokation toxische Effekte des Parasiten auf die Pflanze (Bousquet et al., 1974; Devys et al., 1974; Kent et al., 1976).

Selektionsmethodik und Sortenprüfung

Hervorgehend aus sich eher im Rahmen von Modellversuchen bewegenden Anfälligkeitsprüfungen wurden in den 60er und zu Beginn der 70er Jahre an verschiedenen Institutionen in grösserem Umfange mit der systematischen Durchsicht des vorhandenen Zuchtmaterials auf *S. nodorum*-Toleranz begonnen. Basierend auf den Arbeiten über die Epidemiologie und Schadenanalyse hat sich dabei allgemein die folgende Prüfmethode durchgesetzt: Durch Vergleich des infizierten Materials mit der nichtinfizierten Kontrolle kann ein Mass für die Empfindlichkeit oder Toleranz gefunden werden. Wie beispielsweise die Prüfung einer empfindlichen Sorte ausfallen kann, ist anhand einer 25-Aehrenprobe bildlich dargestellt (Abb. 5). Anstelle der Beurteilung am Tausendkorn-

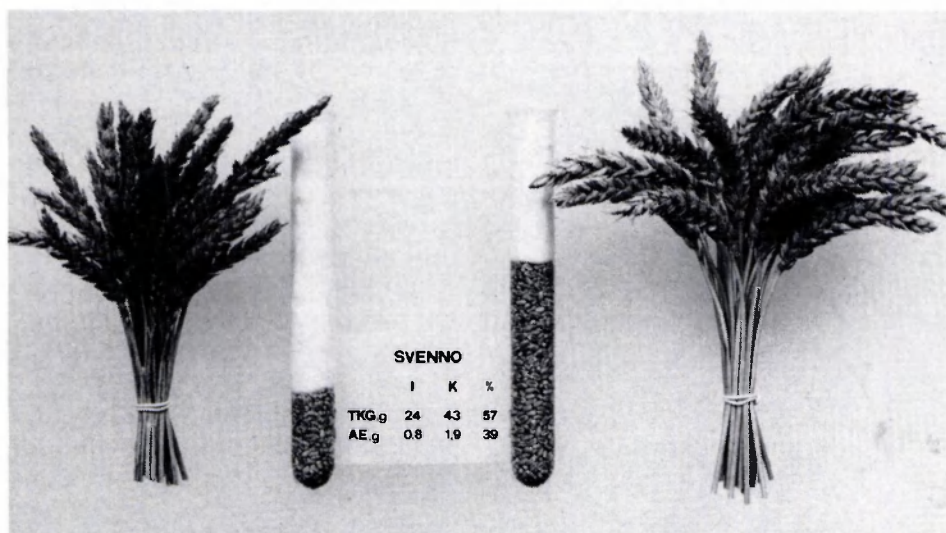


Abb. 5. 25-Aehrenprobe und entsprechender Ertrag von mit *Septoria nodorum* infizierten (links) und gesunden (rechts) Pflanzen einer empfindlichen Sorte. TKG = Tausendkorngewicht, AE = Aehrenertrag, % = Infektion in Prozent der Kontrolle.

gewicht ist vielfach die visuelle Beurteilung der Kornausbildung durchaus genügend (Abb. 6). Der Befall von Blatt und Aehre wurde wohl auch beurteilt, aber eher im Sinne der Ueberprüfung des Infektionserfolges und stets in der Hoffnung, doch noch resistente Formen zu finden.

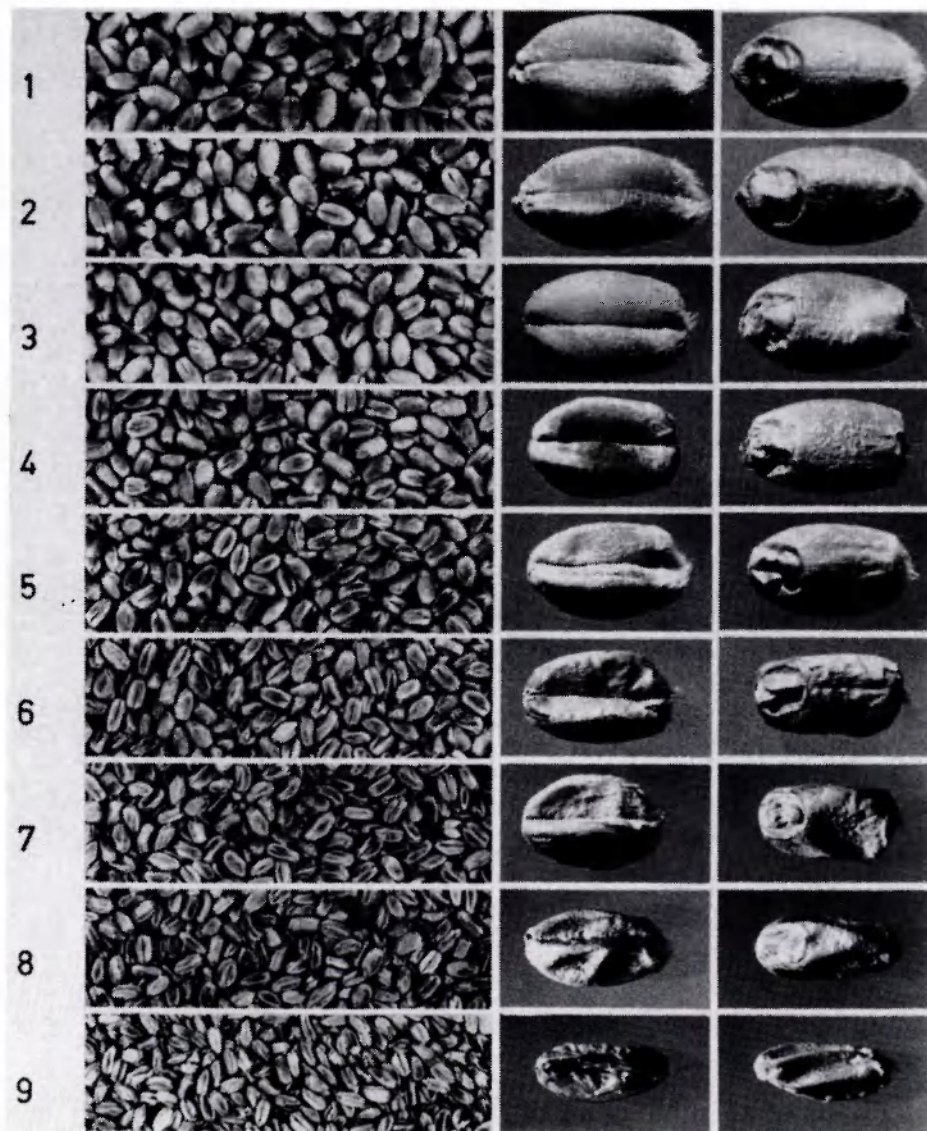


Abb. 6. Schlüssel zur Beurteilung der Kornausbildung. 1 = gesund, 9 = sehr starke Schädigung durch *Septoria nodorum*.

An der Forschungsanstalt Zürich-Reckenholz wurden in dieser Epoche nebst dem eigenen Zuchtmaterial Zuchtstämme oder Sortimente vieler Züchter und Institute geprüft, wobei Herr Dr. Feekes fast nach epidemiologischen Grundsätzen handelte und die sich in Bildung begriffene europäische *Septoria*-Familie, dessen Haupt er selbstverständlich war, auf die Toleranzprüfungstätigkeit in der Schweiz hinwies und auch oft Besucher oder Ausbildungsaufenthalte vermittelte. Durch diese intensive Prüfungstätigkeit war es möglich, ein recht umfangreiches Geniteursortiment mit jungem Material aufzubauen, sofern vom Sorteninhaber hierzu die Einwilligung erteilt wurde.

Tolerante Formen wurden im Prinzip quer durch alles geprüfte Material gefunden, und eine Gruppierung nach Provenienzen oder bestimmten Abstammungen war generell nicht möglich. Gute Toleranz zeigte vielfach südamerikanisches Material, aber auch Sorten russischer Herkunft wiesen oft einen beachtlichen Toleranzgrad auf. Die in dieser Zeit in der Züchtung oft bis ins Extreme betriebene Auslese auf Kurzhalmigkeit seine negativen Auswirkungen in bezug auf *Septoria*-Toleranz: kurzhalmige Sorten wiesen generell eine erhöhte Empfindlichkeit auf. In vielen Experimenten wurde dieser Frage nachgegangen. Es zeigte sich, dass sowohl züchterisch als auch durch Wachstumsregulatoren verkürzte Formen stärker befallen und geschädigt werden (Brönnimann, 1969b). Die *Septoria*-Empfindlichkeit kurzhalmiger Sorten ist nach dem bisherigen Stand der Kenntnisse nicht eine genetisch bedingte Koppelung, sondern muss eher als eine indirekte Auswirkung über das veränderte Mikroklima, die Verkürzung der Infektionswege usw. erklärt werden. Die eher extreme Vorstellung in bezug auf Kurzhalmigkeit hat sich inzwischen auch etwas zurückgebildet; zudem wurde seither die Variabilität bezüglich *Septoria*-Toleranz bei kurzhalmigem Material systematisch züchterisch bearbeitet und heute sind kurzhalmige Formen mit beachtlicher Toleranz bekannt. Natürlich ist die Kombination Kurzhalmigkeit/*Septoria*-Toleranz immer noch seltener als bei langhalmigem Zuchtmaterial.

Die umfangreiche Prüfungstätigkeit brachte zwar wesentliche Informationen in bezug auf Materialkenntnis. Mit dem Uebergang zu Prüfungen im jüngeren Zuchtmaterial, und dadurch dem Beginn der eigentlichen züchterischen Bearbeitung des *Septoria*-Problemes, wurden auch die Schwachstellen der Prüfungsmethodik sowie das Fehlen von Grundlagenkenntnissen offenbar. Als Nachteil der Prüfungsmethodik muss der relativ grosse Arbeitsaufwand bezeichnet werden. Durch Rationalisierung im Arbeitsablauf konnten seither verschiedene Verbesserungen erzielt werden. Als Beispiele sind die Einführung effizienter Infektionsvorrichtungen, elektronische Kornzählgeräte oder die EDV-Auswertung zu erwähnen. Ein weiterer Nachteil der Methode besteht darin, dass das Ergebnis der Toleranzprüfung erst in einem späten Zeitpunkt verfügbar ist und unmittelbare Selektionsmassnahmen am geprüften Material, insbesondere im Hinblick auf allfällige direkte Verwendung zu Kreuzungszwecken, nicht möglich sind.

Ueberlegungen zur Genetik der Toleranz

Bedingt durch die weltweit grosse Bedeutung der Getreiderostkrankheiten und geprägt von hervorragenden Arbeiten, welche auf diesem Gebiet durch namhafte Persönlichkeiten dieses Jahrhunderts Schule machten, war es eigentlich nicht verwunderlich, dass vielfach die Versuchung nahe lag, Erkenntnisse aus dem Bereich der Getreideroste auf andere Wirt-Parasit-Systeme zu übertragen. Das 'thinking in terms of rusts' hatte sich ausgebreitet, und es ist eigentlich Ironie, dass ausgerechnet an einer Getreiderostkonferenz, 1968 in Portugal, in einer *Septoria*-Diskussion mit Prof. William Q. Loegering, Minnesota/USA, der fast befreiende Gedanke kam, bei Arbeiten mit *S. nodorum* alles was für Rost gilt, vorerst zu vergessen (if you are working with *Septoria* just forget everything about rusts).

Zum besseren Verständnis der Genetik der Toleranz wurden an der Forschungsanstalt Zürich-Reckenholz zu Beginn der 70er Jahre eine Reihe entsprechender Studien ausgeführt. Erste Untersuchungen in diesem Bereich hatten bereits Laubscher et al. 1966 vorgenommen. Diese Autoren vertraten die Ansicht, dass erbliche Resistenz gegenüber diesem Pilz besteht. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Frecha 1973. Aufgrund seiner ebenfalls an Keimlingspflanzen vorgenommenen Experimente und basierend auf Befallsbeobachtungen stellte er einen monogen dominanten Erbgang für Resistenz fest. In unseren Rückkreuzungs- und Diallelprüfungen, durchgeführt in Feldversuchen und gemessen an den Ertragskomponenten, konnten diese Ergebnisse allerdings nicht bestätigt werden, und es wurde vorwiegend additiver polygen bedingter Erbgang mit relativ hoher Heritabilität festgestellt (Brönnimann, 1970, 1975). Es muss bei dieser Gelegenheit auch erwähnt werden, dass solche Feldversuche extrem arbeitsaufwendig sind, und es ist daher nicht verwunderlich, dass man sich lieber Laboruntersuchungen an Jungpflanzen zuwendet, wobei gerade bei der Abklärung von Toleranz-Erbgängen letztere in ihrer Aussagekraft beschränkt sind. Unter Verwendung von Chromosomen-Substitutionslinien konnten diese Erkenntnisse auch seither weiter bestätigt und vertieft werden (Kleijer et al., 1980).

Züchtungsverfahren

Konventionelle Züchtung

Bedingt durch den polygen additiven Erbgang sind bei Weizen natürlich keine sprunghaften spektakulären Verbesserungen in der *S. nodorum*-Toleranz zu erwarten, wie dies beispielsweise bei mono- oder oligogen vererbbarer Resistenz der Fall ist. Nach bisherigen Erfahrungen hat dieser Vererbungsmodus jedoch den Vorteil einer hohen Stabilität; eine einmal erreichte *S. nodorum*-Toleranz bleibt erhalten. Allerdings ist die Erzeugung von Zuchtmaterial mit hoher Toleranz vielfach eher ein Wunschtraum des Züchters, denn Ertrag, Qualität, Standfestigkeit sowie Resistenzen gegenüber anderen Krankheiten müssen ebenfalls berücksichtigt werden. Im zähen Ringen um zusätzliche Ertragsprocente be-

steht dann oft die Gefahr, die Toleranz und Resistenz gegen Krankheiten zu vernachlässigen. Es wurde bereits auf die Interaktion Halmhöhe und *Septoria*-Toleranz hingewiesen. Bei der Beurteilung einer Toleranz ist ein Vergleich zwischen Zuchtstämmen nur innerhalb derselben Halmhöhegruppe möglich. In gleicher Weise muss übrigens auch die Reifegruppierung beachtet werden.

Züchtung mit Hilfe der Mutationstechnik

Mit dem Ziel, die *Septoria*-Toleranz im Zuchtmaterial mit bereits hohem agromischem Wert zu verbessern, wurde in Zusammenarbeit zwischen der Forschungsanstalt Changins/Nyon und Reckenholz/Zürich im Jahre 1967 ein Programm mit Hilfe der Mutationstechnik gestartet. Mehrere Sorten wurden in der Folge entweder mit Gammastrahlen oder EMS (Ethylmethansulfonat) behandelt. Nach Massenauslese in M_2 und M_3 und Einzelpflanzenselektion in M_4 im infizierten Zuchtgarten und stets gemessen an der Kornausbildung konnte eine beachtliche Erhöhung der Toleranz erreicht werden (Fossati et al., 1975). Zwar neigten die toleranten Formen auch zu einer leichten Zunahme in der Halmhöhe, jedoch wurden auch Linien gefunden, welche diesen unerwünschten Nebeneffekt nicht aufwiesen. Ein weiterer Weg, die Mutationstechnik in den Dienst der Erhöhung der *Septoria*-Toleranz zu stellen, bestand darin, die Halmhöhe unter Beibehaltung der ursprünglichen Toleranz mutativ zu verkürzen. Diese Methode erwies sich jedoch aufgrund der bisherigen Erfahrung als nicht erfolgreich (vgl. Brönnimann et al., 1973). Diese Untersuchungen stiessen auch auf das Interesse der International Atomic Energy Agency (IAEA) und wurden von dieser zum Projekt erhoben. Die Mutationstechnik gelangt heute in unserem *Septoria*-Zuchtprogramm nicht mehr zur Anwendung. Nicht, weil die direkte Veränderung der *Septoria*-Toleranz auf diesem Wege zu geringe Erfolgswahrscheinlichkeit aufweisen würde; die Massnahme steht im Zusammenhang mit strukturellen und personellen Veränderungen in unserer Arbeitsorganisation im Rahmen der Züchtung.

Neuere Entwicklung in der Septoria-Toleranzzüchtung

Die Untersuchungen über die Möglichkeit der Züchtung *Septoria*-toleranter Formen mit Hilfe der Mutationstechnik brachten unerwartet weitere Erkenntnisse, welche sich in der Folge indirekt auch auf die Methodik in der konventionellen Toleranzzüchtung auswirkten. Bei der Beurteilung von Zuchtmaterial, welches aus dem Mutationsprogramm stammte, zeigten einige Linien nach künstlicher *Septoria*-Infektion eine deutlich verlangsamte Befallsentwicklung. Hier erwies sich das Denken in 'terms of rusts' nun wieder als vorteilhaft und der von Professor R. M. Caldwell in den USA geprägte Begriff des 'slow rusting' (Caldwell, 1970) konnte sinngemäss auch auf *S. nodorum* übertragen werden: Slow Septoriing. Dabei haben wir es nicht mehr unbedingt mit Toleranz zu tun, sondern mit einer teilweisen Resistenz. Dieser Tatsache wird heute an mehreren Zuchtstellen besondere Beachtung geschenkt. An der Forschungsanstalt Zürich-Reckenholz wird beispielsweise sämtliches Zuchtmaterial – die Selektion erfolgt in der Regel in den Generationen F_2 - F_5 – aber auch in den Sor-

tenprüfungen nebst der Beurteilung der Schädigung der Kornausbildung, im Feld Blatt- und Ährenbefall mehrmals bonitiert. Dadurch kann, abgesehen von der Ueberprüfung des Infektionserfolges, auch die Befallsentwicklung beurteilt werden. Als Selektionskriterium wird nicht mehr die Bonitierungsnote in einem bestimmten Entwicklungsstadium des Weizens verwendet, sondern die durch Abszisse und Befallskurve begrenzte Fläche im Diagramm. Dadurch gewinnt die visuelle Beurteilung an Aussagekraft.

Fried et al. (1980) konnten nachweisen, dass eine solche Befallsbeurteilung bei Zuchtmaterial, welches an zwei verschiedenen Standorten geprüft wurde, sogar eine geringere Variation aufwies als die gemessene Toleranz anhand der Kornausbildung. Dies ist allerdings nicht verwunderlich, hängt doch das Tausendkorngewicht nicht nur von der *Septoria*-Beeinträchtigung ab; standortbedingte Interaktionen sind zu erwarten. Mit der Messung am Tausendkorngewicht wird jedoch der als Toleranz erklärbare Anteil der Befallsverminderung miterfasst, was bei Abstützung lediglich auf die visuell ermittelte Befallsentwicklung nicht möglich ist. Die erwähnte Verarbeitung der Bonitierungswerte ist jedoch geeignet, den Slow-Septoriing-Effekt quantitativ festzuhalten. Die Beurteilung anhand der Krankheitsentwicklung ist bezüglich Arbeitsaufwand günstiger als eine Ertragsanalyse, und züchterische Entscheide können zwar nicht vor der Blüte gefällt werden, sie stehen aber bei der Ernte zur Verfügung. Trotz bestechender Vorteile eines solchen Testes kann natürlich auf die Toleranzprüfung, gemessen an der Kornausbildung, nicht verzichtet werden. Die weitere Entwicklung ist eher in der Kombination der beiden Prüfverfahren zu suchen. Interessant wäre natürlich eine Prüfung der Resistenz, wenn die Beurteilung bereits an Pflanzen im Jugendstadium mit genügender Aussagekraft vorgenommen werden könnte. Ueber ermutigende Resultate in bezug auf Uebereinstimmung der Jugendresistenz in Klimakammern und Beurteilung an ausgewachsenen Pflanzen im Feld berichten Rufty et al., 1981.

Damit befinden wir uns bereits inmitten des Begriffswirrwarrs der Resistenz, welcher spätestens mit der Kreation der Begriffe horizontaler und vertikaler Resistenz eingesetzt hat (van der Plank, 1963). Der Begriff der Resistenz gegen pilzliche Krankheiten in der Pflanzenzüchtung wird heute in verschiedenster Weise verwendet und manchmal auch missbraucht, und man kommt oft vom Gefühl nicht los, jedermann verstehe unter Resistenz etwas anderes. Es ist eigentlich erstaunlich, dass nicht längstens der Begriff der diagonalen Resistenz geprägt wurde; unter dieser könnte vermutlich die soeben beschriebene, nicht durch Toleranz erklärbare *S. nodorum*-Resistenz eingereiht werden. Aus den dargelegten Gründen ist es wohl richtiger, statt von Resistenz von geringerer Empfindlichkeit zu sprechen. Man kann dadurch den Begriffswirrwarr umgehen, und sowohl Toleranz als auch Teilresistenz könnten unter diesen Begriff eingereiht werden.

Es ist erfreulich, wie heute weltweit der Herabsetzung der *S. nodorum*-Empfindlichkeit erhöhte Bedeutung zugeordnet wird. Abgesehen von den Anstrengungen, welche an verschiedenen Instituten in USA und Europa gemacht werden, muss namentlich auf die Arbeiten in Australien hingewiesen werden. Mit



Abb. 7. Informationsaustausch: Dr. W. Feekes (Mitte) an der Internationalen Winterweizen-Konferenz 1975, in Jugoslawien, im Gespräch mit Fachkollegen.

viel Schwung und Initiative haben sich dort namentlich auch Züchter des Problems angenommen; vorbildlich ist die gegenseitige Information mit Hilfe der Australian Septoria News Letters, welche seit 1975 regelmässig erscheinen (Anonym, 1975). Hier besteht im europäischen Raum eine Lücke, die seit dem Hinschied von Herrn Feekes, welcher auf seinen Reisen diese Mission jeweils erfüllte, als besonders fehlend empfunden wird (Abb. 7).

Beurteilung des heutigen Standes der Verhütung von *S. nodorum*-Schäden sowie zukünftige Erfolgsaussichten

In den bisherigen Ausführungen wurden die Möglichkeiten und Grenzen der Toleranz- oder Resistenzzüchtung bei Weizen gegenüber *S. nodorum* dargelegt. Es darf festgehalten werden, dass grundsätzlich Methoden mit Anwendungseignung in der praktischen Züchtung vorhanden sind. Es fragt sich jedoch, wie weit diese auch konkret zum Tragen kommen. Wird im europäischen Raum versucht, den Anteil am Züchtungsaufwand, welcher der Toleranz- oder Resistenzzüchtung im allgemeinen oder *S. nodorum* im speziellen gewidmet wird, zu ermitteln, so stimmen die Schätzungen eher nachdenklich. Zwar bemühen sich die Züchter um die Toleranz- und Resistenzprobleme, und sie werden vielfach

durch staatliche Institute unterstützt. Unter dem permanenten Leistungsdruck in bezug auf den Ertrag und teilweise auch die Qualität neuer Sorten kommt aber die Züchtung auf Ertragssicherheit gelegentlich zu kurz. Diese Feststellung ist nicht als Kritik an der europäischen Weizenzüchtung aufzufassen. Die wirtschaftlichen Sachzwänge, welche zu dieser Situation führen, sind bekannt und müssen nicht speziell erörtert werden. Natürlich kann die Toleranz- oder Resistenzzüchtung nicht alle Krankheitsprobleme lösen, und es geht im wesentlichen darum, im Kräftespiel zwischen Wirt und Parasit durch Einflussnahme auf die Genetik des Wirtes das Gleichgewicht zugunsten der landwirtschaftlichen Nutzpflanze, zumindest zeitlich befristet, zu verschieben. Wie erwähnt, sind bei *S. nodorum* die Erfolgsaussichten aufgrund des erörterten polygen additiven Erbganges und zufolge der dadurch bedingten hohen Stabilität einer einmal züchterisch erreichten Toleranz durchaus optimistisch zu beurteilen. Es wäre deshalb schade, wenn sie wegen der nun vorhandenen Möglichkeit der chemischen Bekämpfung vernachlässigt würde.

Es war zu Beginn der 70er Jahre, als erstmals Fungizide auf dem Markt oder zumindest in Prüfung kamen mit Wirkung auch gegen Aehrenkrankheiten und entsprechende Versuche angelegt wurden (vgl. z.B. Obst et al., 1972; Spiertz, 1973). Verschiedenerorts verfolgte man auch in Züchtungskreisen die Entwicklung im Bereich dieser Fungizide mit grossem Interesse. Insbesondere waren nun die Voraussetzungen gegeben, durch Einsatz von Fungiziden Zuchtmaterial während der ganzen Vegetationsperiode gesund zu erhalten und dadurch das Ertragspotential präziser zu bestimmen. Kombiniert mit künstlichen Infektionen bot sich zugleich die Gelegenheit, Ertragsverluste bedingt durch Krankheiten besser zu erfassen. Dr. Feekes hat diese Entwicklung sofort erkannt. So schrieb er beispielsweise am 13.11.1972 (Feekes, 1972):

‘Man soll ausprobieren, ob und wie man Fungizide benutzen kann bei der Züchtung, z.B. F_2 , F_3 , F_4 sauber spritzen um Ertragspotential besser sehen zu können und erst danach Infektionsversuche und Fungizide um den wirklichen Verlust kennen zu lernen. Modifikations-Wunschform und der Faktor, welche hier wichtig sind usw.

Ich hoffe, dass man zu einer Planung kommt. Im Prinzip soll das Mitte Januar fertig sein. Ich hoffe, dass das Ganze begleitet wird von einer Arbeitsgruppe.’

Herr Feekes hat diese Gedanken auch später weiterverfolgt, wie dies aus einem Begleitbrief zu seinen berühmten Tabellen, datiert vom 24.6.73, hervorgeht (Feekes, 1973):

‘... Krankheiten – schematisch und chemische Spritzerei. Eigentlich für eine Methode, um während der Züchtung Optimal-Spritzung zu benutzen, um Verluste und Toleranz kennenzulernen parallel mit den ECAF-Versuchen von De Vos (JBS).

Ich praktiziere das auf 3/4 ha, auch Nickerson, Desprez und wahrscheinlich Kleinhout bei Lein machen mit.

Man sollte per Krankheit die Epidemie möglichst angeben müssen, auch oekologische Einflüsse.

... Und welche Verluste man erwarten kann bei den 'zufälligen' unterschiedlichen Epidemien, die Mutter Natur uns verschenkt und die Züchtung neblig machen (ich gebe später einige Beispiele von derartigen Situationen, die ich verstehen möchte mittels Optimal-Spritzung von Wiederholungen).

... Ich schreibe später noch eine Erläuterung wie auch eine Diskussion in bezug auf optimal spritzen als *Hilfsmittel* bei der Züchtung.'

Seither hat sich auf dem Gebiet der chemischen Bekämpfung von Aehrenkrankheiten eine gewaltige Entwicklung angebahnt, und in verschiedenen Ländern Mitteleuropas ist der Einsatz von Fungiziden schon fast zur Routine geworden. Es ist naheliegend und begreiflich, dass die Pflanzenschutzmittelindustrie Fungizide nicht lediglich zur experimentellen Ermittlung von Ertragspotentialen im Rahmen von Züchtungsarbeiten entwickelt hat. Die chemische Bekämpfung von *S. nodorum* ist bei starkem epidemiehaftem Auftreten sicher ein wertvolles Mittel zur Verhütung grösserer Ertragsausfälle, sofern auch die notwendigen Entscheidungskriterien für den gezielten Einsatz vorhanden sind. In bezug auf die Bemühungen der Züchter um die Verhütung von Schäden durch pilzliche Krankheiten mit Hilfe der 'genetischen Waffe', d.h. durch Züchtung auf Toleranz oder Resistenz, wird man jedoch den Eindruck nicht los, dass wegen der nun vorhandenen Möglichkeiten der chemischen Behandlung hier und da Resignation eingetreten ist. Es darf nicht vergessen werden, dass auch eine chemische Bekämpfung nicht die Lösung des Problems sein kann. Abgesehen von den zusätzlichen finanziellen Aufwendungen ist insbesondere auch die Gefahr der Resistenzbildung beim Parasiten gegenüber Pestiziden zu beachten. Bereits liegen Meldungen vor, wonach bei *S. nodorum* solche Resistenzen gefunden wurden (Horsten et al., 1980). Die weitere Entwicklung muss deshalb eher im Sinne des integrierten Pflanzenschutzes gesehen werden. Dabei haben eben auch resistente und tolerante Sorten ihre Bedeutung. An die Züchter ergeht daher die Aufforderung, sich trotz der Möglichkeit einer chemischen Bekämpfung der Produktion solcher Sorten mit der notwendigen Sorgfalt anzunehmen.

Herr Feekes (1978) hat in dem ihm eigenen Weitblick in einem seiner letzten Briefe am 13.3.78 die Situation treffend charakterisiert und mögliche Lösungen skizziert. Er schreibt dort:

*Ich weiss natürlich dass die Krankheit draussen immer bereit ist neues zu leisten, neue Fysois usw.
Wie man diese Gefahr verringern kann, weiss ich nicht.
Organisierte Nützung Fungiziden + systematisch dirigierte
Resistenzzüchtung + Anbau von Sortengemisch (systematisch
zusammenge stellt) ?
Was ich wohl weiss ist, dass falls Lichten (die meisten)*

jetzt "Resistenz" finden und glücklich sind, dass man kaum versteht das solche Resistenz meistens nur schnell ist und oft wenig bedeutet. Unvollständige Kenntnisse! Das gilt oft auch für die Sortenlisten und für die Verkaufspropaganda, usw.

Diesen Überlegungen ist im Prinzip nichts beizufügen. Fassen wir sie als Leitgedanken für die weitere Entwicklung auf dem Gebiet der Krankheitsbekämpfung auf. Leider war es Herrn Feekes nicht mehr vergönnt, diese Fragen international weiterzuverfolgen und auf holländischer Ebene im Schosse des Graan-Centrums zu koordinieren. Die Absicht hierzu hatte er allerdings in dem soeben erwähnten Brief vom 13. März 1978 formuliert:

Ich habe noch viel zu tun, insbesondere rund den Schwierigkeiten, welche internationale Zusammenarbeit begleiten. So war ich seit 5. Januar so ein 8-9000 km auf den Straßen nach UK, Fz, B, L, D.

Weiter beende ich in 1978 das Präsidium vom Ned. Graan Zentrum und sogar so etwas faast (viel) Arbeit, im Bezug auf die weitere Organisation. Ich will eine neuen "Broekhuizen" und das zu verteidigen kostet Arbeit und Papier.

Ausserdem möchte ich noch gerne die Resistenzzüchtung abändern:

Fassen wir seine letzten Absichten und Wünsche als Auftrag auf und setzen wir uns über die Landesgrenzen hinweg für die Belange der Resistenzzücht ein — im Sinne von Dr. Feekes.

Summary

The development of the knowledge about Septoria nodorum Berk. with regard to breeding for tolerance or resistance in wheat

Key-words: Septoria nodorum, wheat, breeding for tolerance, 'slow septoriing'

This contribution on *Septoria nodorum* Berk. in wheat was written in honour of Dr. W. Feekes the unremitting promoter of breeding for resistance in cereals. It is a review with special emphasis on the aspects of breeding for tolerance or resistance to *Septoria* in wheat.

After a view on the history, the systematics and the importance of the parasite its epidemiology will be discussed. Some aspects of the damaging effect of *S. nodorum* with regard to the growth stage, the plant parts, and the yield components of wheat will be explained. Comparing varieties and experimental lines the low correlation between the degree of infection and the damage observed will be discussed and the existence of tolerance will be demonstrated. A generally greater susceptibility of dwarf types will be discussed also. Numerous genetic studies lead to the conclusion that *Septoria* tolerance is additively and polygenically inherited with a relatively high heritability value. Therefore no immediate or spectacular success will be expected through breeding. Once tolerance is achieved this mode of inheritance appears to have a high degree of stability. Apart from conventional breeding methods techniques such as mutation breeding may bring success. In the latter case not only tolerance but also a low infection rate could be observed. Thus, there is an increasing interest in the so called 'slow septoriing' effect. Most progress in breeding for *Septoria* tolerance is expected through a combination of tolerance with the 'slow septoriing' effect. Finally the possibilities of a chemical control of *Septoria nodorum* is discussed. There is a danger however that because of the high standards for yield and quality in cereal breeding too much emphasis is put into the use of fungicides rather than attacking the problem through breeding for tolerance and resistance. The breeders are encouraged not to resign but rather to enhance the efforts in the area of *Septoria* tolerance. The importance of varieties with low *Septoria* susceptibility within the frame of the integrated plant protection is emphasised.

Literaturverzeichnis

- Anonym, 1975. Australian Septoria Newsletters. Ed. R. Wilson; Roseworthy Agricultural College, S. Australia.
- Becker, G. J. F., 1955. Onderzoek naar de afrijpingsziekten van tarwe. Tienjarenplan voor graanonderzoek, Verslag over het tweede jaar 2: 87-95. Wageningen.
- Bockmann, H., 1932. Ein Beitrag zur Biologie und wirtschaftlichen Bedeutung des Erregers der Braunfleckigkeit des Weizens: *Macrophoma hennebergii* (Kühn). *Angew. Bot.* 14: 79-86.
- Bockmann, H., 1962a. Künstliche Infektionsversuche mit *Septoria* und *Fusarium* an verschiedenen Winterweizensorten im Nordostpolder im Sommer 1961. *Tech. Ber. Ned. Graancentrum, Wageningen* 8.
- Bockmann, H., 1962b. Künstliche Freilandinfektionen mit den Erregern der Fuss- und Aehrenkrankheiten des Weizens. I. Vorbereitung und Durchführung der Feldinfektionen sowie deren Neben- und Nachwirkungen. *NachrBlatt Dtsch. PflSchutzdienst (Braunschweig)* 14: 153-156.
- Bockmann, H., 1963a. Künstliche Infektionsversuche mit *Septoria* und *Fusarium* an verschiedenen Weizensorten im Nordostpolder im Sommer 1962. *Tech. Ber. Ned. Graancentrum, Wageningen* 10.
- Bockmann, H., 1963b. Künstliche Freilandinfektionen mit den Erregern der Fuss- und Aehrenkrankheiten des Weizens. II. Die Infektionswirkung und ihre Beurteilung nach dem Schadbild. *NachrBlatt Dtsch. PflSchutzdienst (Braunschweig)* 15: 33-37.
- Bockmann, H., 1963c. Künstliche Freilandinfektionen mit den Erregern der Fuss- und Aehrenkrankheiten des Weizens. III. Die Schadenanalyse. *NachrBlatt Dtsch. PflSchutzdienst (Braunschweig)* 15: 135-139.

- Bolzhauser, B., 1891. Eine Krankheit des Weizens. *Mitt. thurgauische Naturforsch. Ges.* 9: 1-3.
- Bousquet, J. F. & M. Skajennikoff, 1974. Isolement et mode d'action d'une phytotoxine produite en culture par *Septoria nodorum* Berk. *Phytopath. Z.* 80: 355-360.
- Brönnimann, A., 1968a. Zur Kenntnis von *Septoria nodorum* Berk., dem Erreger der Spelzenbräune und einer Blattdürre des Weizens. *Phytopath. Z.* 61: 101-146.
- Brönnimann, A., 1968b. Prüfung der Pathogenität einiger Stämme von *Septoria nodorum* Berk. *Phytopath. Z.* 62: 190-194.
- Brönnimann, A., 1969a. Ursachen der unterschiedlichen Verträglichkeit des Weizens gegenüber Befall durch *Septoria nodorum* Berk. *Phytopath. Z.* 66: 353-364.
- Brönnimann, A., 1969b. Einfluss einer züchterisch oder durch Chlorocholinchlorid bedingten Halmverkürzung bei Sommerweizen auf den Befall und die Schädigung durch *Septoria nodorum* Berk. *Z. Acker- u. PflBau* 129: 247-258.
- Brönnimann, A., 1970. Zur Vererbung der Toleranz des Weizens gegenüber Befall durch *Septoria nodorum* Berk. *Z. PflZüchtung* 63: 333-340.
- Brönnimann, A., B. K. Sally & E. L. Sharp, 1972. Investigations on *Septoria nodorum* in spring wheat in Montana. *Plant Dis. Repr.* 56: 188-191.
- Brönnimann, A., A. Fossati & F. Häni, 1973. Ausbreitung von *Septoria nodorum* Berk. und Schädigung bei künstlich induzierten Halmstärke-Mutanten der Winterweizensorte Zenith (*Triticum aestivum*). *Z. PflZüchtung* 70: 230-245.
- Brönnimann, A., 1975. Beitrag zur Genetik der Toleranz auf *Septoria nodorum* Berk. bei Weizen (*Triticum aestivum*). *Z. PflZüchtung* 75: 138-160.
- Caldwell, R. M., J. J. Roberts & Z. Eyal, 1970. General resistance ('slow rusting') to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in winter and spring wheats. *Phytopathology* 60: 1287.
- Devys, M., J. F. Bousquet, M. Skajennikoff & M. Barbier, 1974. L'ochracine (melléine), phytotoxine isolée du milieu de culture de *Septoria nodorum* Berk. *Phytopath. Z.* 81: 92-94.
- Feekes, W., 1972. Persönliche Mitteilungen (Briefauszug).
- Feekes, W., 1973. Persönliche Mitteilungen (Briefauszug).
- Feekes, W., 1978. Persönliche Mitteilungen (Briefauszug).
- Fossati, A. & A. Brönnimann, 1975. Obtentions de mutants tolérants à *Septoria nodorum* Berk. chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L.). *Z. PflZüchtung* 75: 205-216.
- Frecha, J. H., 1973. The inheritance of resistance to *Septoria nodorum* in wheat. *Bol. Genét. Inst. Fitotech. Castelar* 8: 31-32.
- Fried, P. M. & A. Brönnimann, 1980. *Septoria nodorum*: Epidemiologie und Vergleich von Selektionsmethoden. *Ber. Arbeitstagung* (1980 Gumpenstein) 105-123.
- Griffiths, E. & H. C. Ao, 1980. Variation in *Septoria nodorum*. *Ann. appl. Biol.* 94: 294-296.
- Horsten, J. and H. Fehrmann, 1980. Fungicide resistance of *Septoria nodorum* and *Pseudocercospora herpotrichoides*. II. Characterization of resistant strains. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 87: 513-522.
- Kent, S. & G. A. Strobel, 1976. Phytotoxin from *Septoria nodorum*. *Trans. Br. mycol. Soc.* 67: 353-358.
- Kleijer, G., A. Fossati & F. X. Paccaud, 1980. Genetic analysis of tolerance to *Septoria nodorum* Berk. in wheat using chromosome substitution lines. *Z. PflZüchtung* 85: 287-293.
- Krüger, J. & G. M. Hoffmann, 1978. Differenzierung von *Septoria nodorum* Berk. und *Septoria avenae* Frank f. sp. *triticea* T. Johnson. *Z. PflKrankh. PflSchutz* 85: 645-650.
- Krupinsky, J. M., A. L. Scharen & J. A. Schillinger, 1973. Pathogenic variation in *Septoria nodorum* (Berk.) Berk. in relation to organ specificity, apparent photosynthetic rate and yield of wheat. *Physiol. Pl. Path.* 3: 187-194.
- Laubscher, F. X., B. von Wechmar & D. van Schalkwyk, 1966. Heritable resistance of wheat varieties to glume blotch (*Septoria nodorum* Berk.). *Phytopath. Z.* 56: 260-264.
- Machacek, J. E., 1945. The prevalence of *Septoria* on cereal seed in Canada. *Phytopathology* 35: 51-53.
- Machacek, J. E. & H. A. H. Wallace, 1952. Longevity of some common fungi in cereal seed. *Canad. J. Bot.* 30: 164-169.
- Müller, E., 1952. Pilzliche Erreger der Getreideblattdürre. *Phytopath. Z.* 19: 403-416.
- Obst, A., 1971. Infektionsquellen für *Septoria nodorum*. *NachrBlatt Dtsch. PflSchutzdienst (Braunschweig)* 23: 177-179.

- Obst, A. & H. Kees, 1972. Neue Wege bei der chemischen Bekämpfung der Spelzenbräune des Weizens. *NachrBlatt Dtsch. PflSchutzdienst (Braunschweig)* 24: 17-20.
- Plank, J. E. van der, 1963. Plant diseases: Epidemics and Control. Academic Press, New York, 349 S.
- Poeteren, N. van, 1932. Verslag over de werkzaamheden van den plantenziektenkundigen dienst in het jaar 1931. *Versl. Meded. Plantenziektenk. Dienst Wageningen* 66: 11-12.
- Rufty, R. C., T. T. Hebert & C. F. Murphy, 1981. Evaluation of Resistance to *Septoria nodorum* in wheat, *Plant Dis.* 65: 406-409.
- Scharen, A. L., 1966. Cyclic production of pycnidia and spores in dead wheat tissue by *Septoria nodorum*. *Phytopathology* 56: 580-581.
- Shearer, B. L. & J. C. Zadoks, 1972. The latent period of *Septoria nodorum* in wheat. 1. The effect of temperature and moisture treatments under controlled conditions. *Neth. J. Pl. Path.* 78: 231-241.
- Shearer, B. L. & J. C. Zadoks, 1974. The latent period of *Septoria nodorum* in wheat. 2. The effect of temperature and moisture under field conditions. *Neth. J. Pl. Path.* 80: 48-60.
- Spiertz, J. H. J., 1973. Effects of successive applications of maneb and benomyl on growth and yield of five wheat varieties of different heights. *Neth. J. agric. Sci.* 21: 282-296.
- Weber, G. F., 1922. II. *Septoria* diseases of wheat. *Phytopathology* 12: 537-585.