

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Pflanzenvirologie, Mikrobiologie und biologische Sicherheit, Braunschweig¹⁾
Landesanstalt für Pflanzenbau Forchheim²⁾

Veränderungen im Stammspektrum des Kartoffelvirus Y: Eine Ursache für die Zunahme der Virusanfälligkeit von Kartoffel- und Tabaksorten?

Changes in the spectrum of PVY strains and strain groups: Could this be a cause for the increase of virus susceptibility of potato and tobacco varieties?

Kerstin Lindner¹⁾ und Norbert Billenkamp²⁾

Zusammenfassung

Das Kartoffelvirus Y (PVY) ist ein Vertreter der Potyviridae, der größten und ökonomisch bedeutsamsten Familie der Pflanzenviren. Auf Grund seiner Symptome auf Kartoffel und Tabak wird PVY v. a. in die Stammgruppen O und N unterteilt. In den letzten 20 Jahren haben sich zwei neue PVY-Stämme in Europa etabliert, die als PVY^{NTN} und PVY^{NW} bezeichnet werden und erstmals 1984 bzw. 1991 beschrieben wurden. Auch in Deutschland haben sich diese neuen Vertreter der PVY^N-Stammgruppe im Laufe der letzten 10 Jahre zu den vorherrschenden PVY-Stämmen entwickelt. Während 1997 Kartoffeln insbesondere von PVY^O infiziert waren (Erhebungen in Bayern) konnte 6 Jahre später im Rahmen eines deutschlandweiten Ringversuches nachgewiesen werden, dass die meisten PVY-Infektionen durch die Stammgruppe N verursacht wurden. Mehr als 90 % dieser PVY^N-Infektionen waren 2003 dem PVY^{NTN}-Stamm zuzuordnen. Zudem konnte auf der Basis eines Bioassays ermittelt werden, dass der neue PVY^{NW}-Stamm die serologisch selektierten PVY^O-Isolate ebenfalls dominiert. Die zunehmende Bedeutung der PVY-Stämme PVY^{NTN} und PVY^{NW} ist vermutlich ein Grund für die Zunahme der PVY-Anfälligkeit von älteren Kartoffelsorten (Zulassung zwischen 1963 und 1993). Im Verfahren der Sortenzulassung werden Kartoffelsorten von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft für das Bundesordenamt auf ihre Virusanfälligkeit geprüft. Ein Vergleich der Einstufung der PVY-Anfälligkeit (1 = nicht oder sehr gering anfällig, 9 = sehr stark anfällig) in der Beschreibenden Sortenliste 1994 mit der Einstufung auf Grundlage neuerer Ergebnisse (BSL 2004) zeigt, dass die Sorten nun um durchschnittlich 2 Ausprägungsstufen schlechter bewertet werden. Kartoffelsorten mit extremer Y-Resistenz erwiesen sich bislang als beständig. Tabaksorten hingegen, die das PVY-Resistenzgen *va* besitzen, werden in den letzten Jahren zunehmend durch PVY infiziert. Die PVY-Isolate, die die Infektionen an *va*-resistenten Tabaksorten verursachen, waren dem PVY^{NTN}-Stamm zuzuordnen.

Die neuen Erkenntnisse zum PVY-Stammspektrum lassen es notwendig erscheinen, die Prüfung zur Bewertung der PVY-Anfälligkeit von Kartoffelsorten (Kartoffelvirusresistenzprüfung) den Bedingungen in der Praxis anzupassen.

Stichwörter: Potato virus Y, PVY-Stämme, Kartoffeln, Tabak, Sortenzulassung, Virusresistenz

Abstract

Potato virus Y (PVY) is a member of the Potyviridae, a large and economically important plant virus family. The two major strain groups of PVY are PVY^O and PVY^N, differentiated by symptoms on tobacco and potato plants. In addition, there have been two new subgroups of PVY^N, PVY^{NTN} and PVY^{NW}, first described in 1984 and 1991, respectively. During the last 10 years these new PVY^N subgroups have become the prevalent PVY strains in Germany. While in 1997 potatoes were predominantly infected by PVY^O (survey in Bavaria), six years later most of the PVY infections were caused by PVY^N (survey in Germany). More than 90 % of PVY^N infections in 2003 belonged to the PVY^{NTN} subgroup. Results of bioassays also indicated that there has probably been a sharp increase in the proportion of PVY^{NW} among PVY^O infections although this could not be confirmed by molecular-genetic assessments, yet. The increasing incidence of the subgroups NTN and NW may be a reason for the increase of PVY susceptibility of potato varieties, which were added to the National List between 1963 and 1993. Based on a susceptibility rating system used in registration for the National List ranging from grade 1 (no susceptibility) to 9 (very high susceptibility), PVY susceptibility increased on average by two grades per variety, whereas extreme resistance to PVY has been durable so far. On the contrary, tobacco varieties carrying the resistance gene known as *va* gene have become increasingly infected by PVY in recent years. The PVY isolates that caused the infections on resistant tobacco varieties in our experiment belong to the subgroup NTN.

The new knowledge about PVY strains emphasises the need to improve the evaluation system for PVY susceptibility of potato varieties (variety certification).

Key words: Potato virus Y, PVY-strains, potato, tobacco, variety registration, virus resistance

Einleitung

Die Kartoffel hat mit 293 000 ha Anbaufläche (ANONYMUS b, 2004) die mit Abstand größte Anbaufläche unter den vegetativ vermehrten landwirtschaftlichen Kulturen in Deutschland. Schaderreger, insbesondere Viren, überdauern in der Knolle und werden von Generation zu Generation übertragen. Virizide zum

Schutz der Kartoffel gibt es nicht. Der Einsatz von Insektiziden zur Bekämpfung der Blattläuse als Virusvektoren ist nur gegen persistent übertragbare Viren hinreichend wirksam. Als wichtigste Maßnahme gegen die Hauptkartoffelviren gilt die Züchtung von virusresistenten bzw. gering anfälligen Kartoffelsorten. Die Virusanfälligkeit von Kartoffelsorten ist eine wichtige wertbestimmende Eigenschaft, die vom Bundessortenamt im Rahmen des Zulassungsverfahrens geprüft wird. Die Resistenzprüfung erfolgt unter Federführung der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft (BBA). Die Untersuchungsergebnisse bilden die Grundlage für die Einstufung der Virusanfälligkeit, die in der Beschreibenden Sortenliste (BSL) veröffentlicht wird.

In der Kartoffelvirusresistenzprüfung wird die Widerstandsfähigkeit der zur Zulassung angemeldeten Sorten gegen das Kartoffelblattroll-Virus (PLRV) und das Kartoffelvirus Y (PVY) untersucht. Bei Antrag auf Verlängerung der Zulassung wird diese Prüfung seit 1998 im Rahmen der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung spätestens nach 10 Jahren wiederholt.

Im vorliegenden Beitrag wurde die Anfälligkeit von Kartoffelsorten für PVY, dem in Deutschland wirtschaftlich bedeutsamsten Kartoffelvirus, in der BSL 1994 mit der Einstufung der BSL 2004 verglichen. Die Angaben der BSL 1994 wurden deshalb verwendet, da diese Sortenliste sowohl die Bewertung der PVY-Anfälligkeit für die nach 1983 zugelassenen Sorten enthalten als auch eine zweite Bewertung der Sorten, deren Zulassung vor 1983 lag und die nach Einführung des Enzyme Linked Immunosorbent Assay (ELISA) 1982 sukzessive dieser Untersuchung unterzogen worden sind. Als eine mögliche Ursache für widersprüchliche Bewertungen der PVY-Anfälligkeit in den beiden Sortenlisten werden Veränderungen im PVY-Stammspektrum nachgewiesen. Ziel der Untersuchungen ist es, Informationen zur Epidemiologie von PVY zu erarbeiten und Schlussfolgerungen für die Durchführung der Resistenzprüfung zu ziehen.

Ein weiterer wirtschaftlich genutzter Vertreter der Familie der Solanaceen ist der Tabak. Mit ca. 4500 ha (2004) ist sein Anbauumfang in Deutschland eher gering bemessen (ANONYMUS c, 2004). Schädigungen an den Blättern können den Ertrag und die Qualität des Erntegutes wesentlich negativ beeinflussen. PVY erweist sich als der wichtigste viröse Schaderreger des Tabaks (HEINZE, 1983). Vertreter der Stammgruppe N des PVY sind dabei von größter Bedeutung, da sie die Tabakrippenbräune verursachen. Tabaksorten, die in Deutschland angebaut werden, sind gegen PVY resistent. Die monogen kontrollierte, unvollständig dominant oder rezessiv vererbte Resistenz geht auf die Virgin-A-Mutante zurück (KEGLER und FRIED, 1993). Auf der Basis des Resistenzgens *va* wird die Infektionsrate herabgesetzt, die Replikation des Virus verringert bzw. der Virustransport eingeschränkt. Das Virus wird mehr oder weniger an den Eintrittsorten lokalisiert. Symptome treten, wenn überhaupt, abgeschwächt auf. Die Inkubationszeit ist verlängert. Gegenüber einigen PVY-Stämmen liegt Immunität vor.

Um aktuelle Informationen zu den Resistenzeigenschaften von Tabaksorten zu erhalten, werden Versuche in der Landesanstalt für Pflanzenbau in Forchheim durchgeführt.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Zunahme der Anfälligkeit von Tabaksorten gegenüber PVY zu bestätigen und deren Ursachen zu ermitteln.

PVY gehört als Potyvirus zur größten und ökonomisch bedeutsamsten Familie der Pflanzenviren (DE BOKX und HUTTINGA, 1981). Das Virus wird unter natürlichen Bedingungen auf nicht-persistente Weise durch Blattläuse übertragen. PVY wurde erstmals 1931 von SMITH beschrieben. Es handelte sich dabei um PVY^O, den so genannten „ordinary“ oder gewöhnlich auftretenden Stamm, der schwere Nekrosen an Kartoffelkraut hervorruft. Anfang der 40er Jahre wurde ein weiterer PVY-Stamm beobach-

tet und auf Grund der Adernnekrosen, die er auf Tabak verursacht, als PVY^N (necrotic strain) bezeichnet (SMITH und DENNIS, 1940). Über sein Vorkommen in Deutschland wurde in den 50er Jahren erstmals berichtet (KÖHLER, 1955; BODE und VÖLK, 1957; KLINKOWSKI und SCHMELZER, 1957; SCHMELZER und KLINKOWSKI, 1958; ROSS, 1959). Neben den wirtschaftlich relevanten Stammgruppen O und N ist die Stammgruppe C bekannt. PVY^C steht biologisch und serologisch der O-Stammgruppe nahe. Vertreter dieser Stammgruppe sind in Europa nur in geringem Umfang nachzuweisen (KERLAN et al., 1999).

In den letzten 20 Jahren haben sich zwei neue PVY-Stämme in Europa etabliert, die als PVY^{NTN} (PVY^N tuber necrosis) und PVY^{NW} (Wilga – polnische Kartoffelsorte, an der erstmals der Stamm nachgewiesen wurde) bezeichnet werden (BECZNER et al., 1984; CHRZANOWSKA, 1991). Beide Stämme gehören auf Grund ihrer Symptome auf Tabak zur PVY^N-Stammgruppe. Da der N-terminalen Bereich des Hüllproteins des PVY^{NW} eine große Sequenzähnlichkeit zum PVY^O besitzt und das Virus demzufolge mit PVY^O-spezifischen monoklonalen Antikörpern (Mabs) nachgewiesen werden kann, wird dieser NW-Stamm serologisch der O-Stammgruppe zugeordnet. An Kartoffelkraut bewirkt PVY^{NW} geringe bis keine Krankheits Symptome (CHRZANOWSKA, 1995). Damit ist eine auf visuellen Bonituren basierende Eliminierung von PVY^{NW}-infizierten Pflanzen aus Vermehrungsbeständen während der Vegetationsperiode sehr erschwert. PVY^{NTN} verursacht sortenabhängig geringe bis schwere Symptome an Kartoffelkraut. Zudem ist dieser Virusstamm in der Lage, unter Feldbedingungen Ringnekrosen auf Kartoffelknollen zu verursachen. Jüngste Ergebnisse weisen jedoch darauf hin, dass PVY^{NW} und PVY^N unter bestimmten Wachstumsbedingungen (insbesondere kontrollierte Bedingungen im Gewächshaus) an hoch anfälligen Sorten ebenfalls Knollennekrosen hervorrufen können (BROWNING et al., 2004). PVY^{NTN}- und PVY^{NW}-Infektionen an Tabak führen neben einer Bräunung und Nekrotisierung der Blätter auch zu einer Stickstoffhöhung der Blätter, die eine Farbveränderung während der Trocknung verursachen kann, die die Qualität des Tabaks negativ beeinflusst.

Im Vergleich zu den typischen Vertretern der Stammgruppen O und N verhalten sich beide Stämme aggressiver (CHRZANOWSKA, pers. Mitteilung). Ausschließlich Kartoffelsorten, die das die extreme Y-Resistenz-vermittelnde Gen aus *Solanum stoloniferum* (Ry_{sto}) besitzen, werden von keinem PVY-Stamm befallen (SONG, 2004; FLIES et al., 2005). Polygen bestimmte Feldresistenzen von Kartoffelsorten und die PVY-Resistenz von Tabaksorten auf der Basis des *va*-Gens werden zunehmend durch PVY^{NTN} bzw. PVY^{NW} gebrochen (MASUTA et al., 1999; SCHIESSENDOPPLER, 1996).

Ziel der Erhebungen und Untersuchungen war es, das PVY-Stammspektrum in Deutschland zu analysieren und den Anteil der neuen Stämme PVY^{NTN} und PVY^{NW} an der O- und N-Stammgruppe zu quantifizieren.

Material und Methode

Freilandversuche – Kartoffel

Die Prüfung der Anfälligkeit von Kartoffelsorten für PVY im Rahmen der Wertprüfung und der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung wird über einen Zeitraum von zwei Jahren an drei Standorten (Braunschweig, Kleinmachnow, Donaueschingen) durchgeführt.

Diese Untersuchungen erfolgten als randomisierte Blockanlage mit 5 Wiederholungen und einer Teilstückgröße von einer Reihe zu je 10 Knollen, die im Abstand von 35 cm gepflanzt wurden (HINRICHS-BERGER und LANDSMANN, 2000). Nach jeweils

Tab. 1. Testsortiment in den Versuchsjahren 1996 bis 2004

Sorte	Genotyp	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
VAM	vava	X	X	X	X	X	X	X	X	X
TN 86	vava	X	X	X	X	X	X	X	X	X
PBD 6	vava		X	X	X	X	X	X	X	X
SCR	vava	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Zamojska 4	vava						X			
Wislica	vava							X	X	X
Burley 21	VAVA	X	X	X	X	X	X	X	X	X
NCTG 52	VAVA	X	X	X	X	X				
MN 44	VAVA	X	X	X	X	X				
NC 95	VAVA	X	X	X	X	X				
K 326	VAVA		X	X	X	X				
Habana 92	VAVA						X	X	X	X
Kentucky 17	VAVA						X	X	X	X

Legende: VAVA – anfällig für PVY^N
vava – resistent gegenüber PVY^N
X – Sorte im entsprechenden Jahr geprüft

zwei mit Zuchtstämmen bzw. Sorten bepflanzten Reihen wurde in die benachbarte Reihe hoch virusinfiziertes Knollenmaterial (Befall: > 50 % PLRV bzw. PVY) unterschiedlicher Kartoffelsorten für die Gestaltung eines hohen Infektionsdrucks ausgebracht. Nach erfolgter Abreife wurde das Sortengemisch geerntet und im folgenden Jahr wiederum als Infektionsmaterial verwendet. Als Virusvektoren wirken die natürlich vorkommenden Blattläuse. Bis auf Novodor-Applikationen zur Kartoffelkäferbehandlung wurde zum Schutz der Blattläuse auf jede weitere Insektizidspritzung verzichtet. In die Untersuchungen sind zudem virusanfällige Standardsorten (seit 2001 acht Sorten) einbezogen worden, die als Referenzsorten (Vergleichsvarianten) für die Bewertung des Virusbefalls herangezogen werden. Nach der natürlichen Abreife der Kartoffelpflanzen wurden pro Staude jeweils eine Knolle geerntet und der Virusbefall im Augenstecklingstest mit anschließendem ELISA ermittelt (CASPER und MEYER, 1981; CASPER, 1982). Auf der Basis dieser serologischen Methode erfolgt die Bewertung seit 1982.

Freilandversuche – Tabak

Zum Nachweis von Virulenzveränderungen von natürlich auf resistenten Tabaksorten (va-Gen) vorkommendem PVY wurden im Versuchszeitraum 1996 bis 2004 Tabaksorten in einem Feldversuch als vollständig randomisierte Blockanlage mit 2 (1996–2003) bzw. 3 (2004) Wiederholungen auf ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber PVY geprüft (Tab. 1).

Das Ziel bestand darin, Unterschiede im Virulenzverhalten von PVY über einen 9-jährigen Zeitverlauf zu ermitteln. Die Untersuchungen erfolgten im Rahmen von CORESTA (Cooperation Centre for Scientific Research Relative to Tobacco) Collaborative Experiments. Die Parzellengröße betrug $5,25 \times 1,8$ m mit 28 Tabakpflanzen pro Teilstück bzw. $6,00 \times 1,8$ m mit 32 Tabakpflanzen. Die Pflanzen wurden einer natürlichen Infektion ausgesetzt. Um den natürlichen Infektionsdruck durch PVY zu erhöhen, sind die Versuche direkt in Nachbarschaft zu Kartoffelfeldern angelegt worden. Das Blattlausauftreten wurde durch den Blattlausindex (BI) = Mittelwert (Σ Anzahl Blattläuse/Kalenderwoche, $x = 20$ – 24) eingeschätzt. Der Wert beschreibt die Intensität des Frühjahrsfluges der Blattläuse, wobei frühen Infektionen durch die Einbeziehung des Quotienten Kalenderwoche eine besondere Bedeutung beigemessen wird. Die PVY-Befallsermittlung erfolgte zum Zeitpunkt BBCH 51 (Blütenknospen sichtbar) durch Zählen der Pflanzen, deren Blätter Adernekrosen aufwiesen. Das Ergebnis wurde im Verhältnis zur Pflanzenanzahl insgesamt angegeben. Da davon ausgegangen werden kann, dass resistenzüberwindende Stämme zu gleichen Anteilen anfällige und resistente Sorten befallen, ist ein Vi-

rulenzfaktor (VF), der Änderungen bezüglich der Überwindung des va-Gens deutlich macht, durch folgende Gleichung geschätzt wurden:

$$VF = \frac{\text{mittlerer PVY-Befall der resistenten (vava) Sorten}}{\text{mittlerer PVY-Befall der anfälligen (VAVA) Sorten}}$$

Ein VF 0 bedeutet, dass keine resistenzbrechenden Stämme in der PVY-Population vorhanden sind. Wohingegen ein VF von 1 angibt, dass alle PVY-Stämme die Resistenz durchbrechen können (VERRIER und DOROSZEWSKA, 2003).

Laborversuche

Die Arbeiten zu Veränderungen im PVY-Stammspektrum erfolgten an Kartoffel. Grundlage für die Untersuchungen waren 4355 Blattsaftproben von PVY-infizierten Augenstecklingspflanzen aus den Augenstecklingstests der Beschaffenheitsprüfung der Länder (Ernte 2001 bis 2003).

Für die Stammcharakterisierung von resistenzbrechendem PVY an Tabak wurden Blätter der vava-Sorten (resistent), die PVY-Symptome aufwiesen, pro Prüfglied (Freilandversuch 2004) zu einer Mischprobe zusammengefasst und daraus ein Blattsaft hergestellt.

Die Bestätigung der PVY-Infektionen erfolgte mit dem ELISA. Für die Zuordnung dieser Isolate zu den PVY-Stammgruppen kam ein O-spezifischer Mab (ADGEN – 1129) und ein N-spezifischer Mab (BBA 3C8/5B12) im Triple Antibody Sandwich (TAS)-ELISA zur Anwendung. Zur weiteren Differenzierung der PVY^N-Isolate ist der Anteil der Proben erfasst worden, der ein PVY^{NTN}-spezifisches Produkt von 835 Basenpaaren aus dem P1-Bereich des PVY-Genoms im Ergebnis der Reverse Transcription-Polymerase Chain Reaction (RT-PCR) erbrachte (WEIDEMANN und MAISS, 1996). Diese Isolate sind dem PVY^{NTN}-Stamm zugeordnet worden. Die Bestätigung der Ergebnisse erfolgte mit ausgewählten Blattsaftproben, die bereits in der RT-PCR (P1-Bereich) untersucht worden waren, mittels Analyse von Restriktionsfragment-Längenpolymorphismen (RFLP) auf der Basis von RT-PCR-Produkten aus dem Hüllproteingenbereich (GLAIS et al., 1998; GLAIS et al., 2002; BOONHAM et al., 2002).

Alle Isolate, die mit einem PVY^O-spezifischen Mab reagierten, sind im Bioassay auf Tabak abgerieben worden. Drei Wochen nach der Inokulation erfolgte eine Bonitur auf Stängel- und Adernekrosen. Isolate, die diese Symptome verursachten, wurden dem PVY^{NW}-Stamm zugeordnet.

Ergebnisse

2004 waren in Deutschland 209 Kartoffelsorten zugelassen (ANONYMUS a, 2004). 134 dieser Sorten sind gerade 10 Jahre

Tab. 2. Einstufung der Anfälligkeit von Kartoffelsorten für PVY in den Beschreibenden Sortenlisten 1994 und 2004 (ANONYMUS, 1994; ANONYMUS a, 2004)

Sorte	Zulassungsjahr	Bewertung der Anfälligkeit für PVY		Veränderung in Stufen
		BSL 1994	BSL 2004	
Accent	1989	1	9	8
Afra	1990	2	3	1
Arnika	1988	1	3	2
Berber	1983	6	9	3
Bonanza	1993	1	5	4
Calla	1990	2	6	4
Cilena	1981	6	6	0
Cinja	1983	2	3	1
Ditta	1991	2	4	2
Donella	1990	2	3	1
Exquisa	1992	2	1	-1
Felicitas	1993	1	1	0
Filea	1993	1	2	1
Gloria	1972	6	6	0
Hela	1963	7	9	2
Hercules	1990	2	8	6
Ilona	1974	1	1	0
Junior	1990	4	7	3
Karatop	1990	4	1	-3
Leyla	1988	2	4	2
Linda	1974	6	8	2
Marabel	1993	1	2	1
Mentor	1970	6	7	1
Miriam	1988	3	6	3
Nicola	1973	6	7	1
Palma	1972	2	4	2
Planta	1984	2	3	1
Quarta	1979	5	5	0
Quinta	1990	3	8	5
Renate	1993	3	7	4
Rosara	1990	1	1	0
Rosella	1991	1	2	1
Roxy	1981	3	4	1
Sanira	1992	1	4	3
Satina	1993	1	6	5
Saturna	1970	6	7	1
Sibu	1993	1	1	0
Solara	1989	1	1	0
Sommergold	1987	1	1	0
Taiga	1973	7	8	1
Ulme	1991	1	2	1
Ute	1982	1	1	0
Walli	1993	3	8	5

Legende: Bewertung der Anfälligkeit für PVY

- | | | |
|---------------------|--------------------------|--------------------|
| 1 sehr gering | 2 sehr gering bis gering | 3 gering |
| 4 gering bis mittel | 5 mittel | 6 mittel bis stark |
| 7 stark | 8 stark bis sehr stark | 9 sehr stark |

bzw. eine kürzere Zeit auf dem Markt. Für 46 Sorten liegen sowohl Einstufungen aus der Wertprüfung als auch der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung hinsichtlich ihrer Anfälligkeit für PVY vor (Tab. 2). Vier Sorten sind extrem Y-resistent. Ein Brechen der PVY-Resistenz konnte bis heute in keinem Fall nachgewiesen werden. Die zur Zulassung ermittelte Note zur Einschätzung der Virusanfälligkeit wurde demzufolge beibehalten. Für acht Sorten konnte in der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung die Bewertung der Virusanfälligkeit zum Zeitpunkt der Zulassung bestätigt werden. Zwei Sorten erwiesen sich geringfügig widerstandsfähig

ger und 22 geringfügig anfälliger. Für acht Sorten wurde eine deutliche Zunahme der Virusanfälligkeit festgestellt. Dies kommt in der um mehr als drei Ausprägungsstufen höheren Note zum Ausdruck. Im Durchschnitt werden alle 42 Sorten im Ergebnis der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung um zwei Ausprägungsstufen schlechter bewertet. Auch wenn die in wenigen Fällen extreme Zunahme der Virusanfälligkeit für die Auswertung unberücksichtigt bleibt, weisen die Ergebnisse der Anbau- und Marktbedeutungsprüfung jedoch eindeutig auf eine Zunahme der PVY-Anfälligkeit von 10 Jahre alten und älteren Kartoffelsorten hin.

Der PVY-Befall von Tabak unterliegt sehr großen jährlichen Schwankungen (Tab. 3). Jahre mit hohem Blattlausindex weisen mit Ausnahme von 1998 erwartungsgemäß einen hohen PVY-Befall auf. Dieser Befallsdruck wiederum verursacht in der Regel höhere Virulenzfaktoren. Sieht man vom ersten Versuchsjahr ab, steigt der Virulenzfaktor zudem in Jahren mit starkem Befallsdruck (1997, 2000, 2002, 2004) stetig an.

Die 4355 PVY-Isolate aus der Beschaffenheitsprüfung für Kartoffelpflanzgut aus den Jahren 2001 bis 2003 konnten erwartungsgemäß nahezu ohne Ausnahme den beiden Stammgruppen O und N zugeordnet werden.

Ein Nord-Süd-Gefälle hinsichtlich des Auftretens einer PVY-Stammgruppe, das auf Grund verstärkten Auftretens von PVY^{NTN}-Knollennekrosen in Rheinland-Pfalz, Baden-Württemberg und Bayern vermutet wurde, konnte in Deutschland nicht festgestellt werden. Es deuteten sich jedoch Sortenabhängigkeiten in Bezug auf das verstärkte Auftreten einer Stammgruppe an (Abb. 1). Vier (Agrida, Aula, Exempla, Afra) dieser 19 Sorten waren überraschend zu 100 % mit PVY^O infiziert, so dass PVY^N hier nur in vernachlässigbar geringem Umfang in Mischinfektionen auftrat. Die übrigen 15 Sorten waren sowohl mit PVY^O als auch mit PVY^N infiziert. Es gab jedoch deutliche graduelle Unterschiede im Verhältnis der beiden Stammgruppen zueinander, wobei dieses Verhältnis pro Kartoffelsorte im Verlauf der drei Versuchsjahre mit Ausnahme von Quarta und Producent (Proben aus 2002) relativ konstant blieb. Danach war es möglich, die Kartoffelsorten entsprechend der die PVY-Infektion dominierenden Stammgruppe drei Anfälligkeitsgruppen zuzuordnen. Als PVY^O-anfällig wurden die Sorten definiert, für die im Mittel der Untersuchungen mehr als 60 % O-Vertreter nachgewiesen werden konnten. Analog dazu sind > 60 % mit PVY^N-infizierte Sorten als PVY^N-anfällig festgelegt worden. Sorten, die zu nahezu gleichen Teilen (< 60 % PVY^N- und < 60 % PVY^O-Infektionen) durch beide PVY-Stammgruppen-Vertreter infiziert wurden, stellten die PVY^{N+O}-anfällige Gruppe dar. Der Abbildung 1 ist zu entnehmen, dass von den 19 untersuchten Kartoffelsorten, die 2001 bis 2003 auf knapp 1/3 der Vermehrungsfläche angebaut wurden, nur die Sorte Nicola der N+O-anfälligen Gruppe zuzuordnen war. Sechs Sorten, Agrida, Aula, Exempla, Afra, Milva und Quarta, waren PVY^O-anfällig. Alle 12 weiterhin untersuchten Sorten, die ungefähr 70 % der betrachteten Vermehrungsfläche einnahmen, erwiesen sich als PVY^N-anfällig. Anhand dieses Ergebnisses kann ein verstärktes Vorkommen von Vertretern der PVY^N-Stammgruppe in Deutschland vermutet werden.

Tab. 3. Blattlausvorkommen, PVY-Befallshäufigkeit anfälliger Tabakpflanzen und Virus-Virulenzfaktor in den Jahren 1996 bis 2004

Jahr	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004
Virusbefall (%) anfälliger Sorten	25	100	32	39	76	59	96	16	100
Virulenzfaktor (VF)	0,15	0	0,09	0	0,05	0	0,11	0,04	0,22
Blattlausindex (BI)	1,27	3,07	5,77	1,20	6,25	1,89	5,99	0,30	8,58

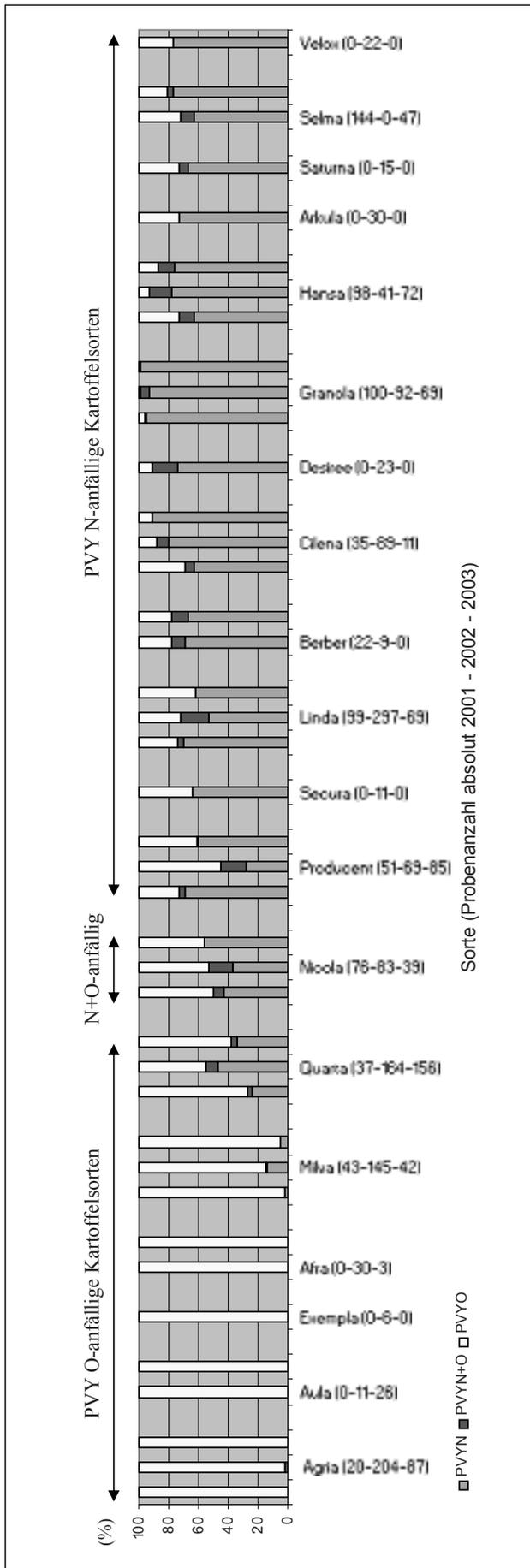


Abb. 1. Anteil der PVY-Stammgruppen O und N an den PVY-Infektionen in Abhängigkeit von der Kartoffelsorte (Anbaujahre 2001, 2002, 2003).

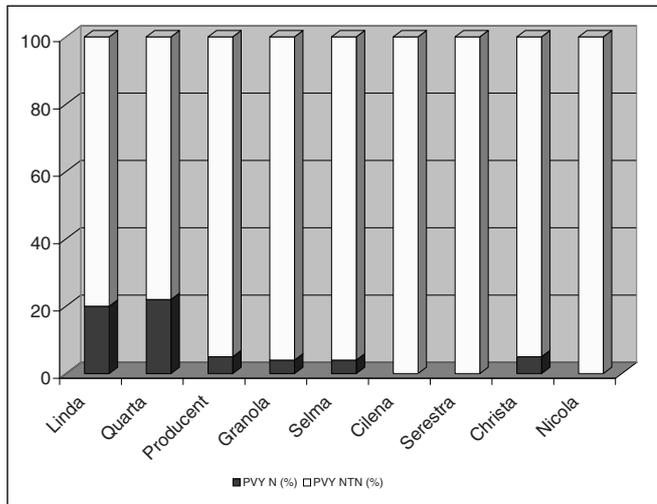


Abb. 2. Anteil des PVY^{NTN}-Stammes an den PVY^N-Infektionen (Erhebungen 2003).

Der PVY^{NTN}-Anteil am PVY^N-Vorkommen wurde durch RT-PCR-Analyse von nahezu 900 PVY^N-Isolaten ermittelt. 2001 und 2002 wurden Stichproben der PVY^N-Isolate untersucht. Der PVY^{NTN}-Anteil an den PVY^N-Infektionen lag in beiden Jahren zwischen 80 % und 90 %. 2003 wurden nahezu alle eingesandten PVY^N-Isolate untersucht und der PVY^{NTN}-Anteil in Abhängigkeit von der Kartoffelsorte ermittelt. In der Abbildung 2 sind die Ergebnisse für die Sorten dargestellt, für die mindestens fünf PVY^N-Isolate in der PCR analysiert wurden. Im Mittel der Sorten lag der PVY^{NTN}-Anteil an den PVY-Infektionen bei 96 %. Damit wird deutlich, dass der PVY^{NTN}-Stamm den PVY^N-Stamm weitgehend verdrängt hat. Nur für die Sorten Linda und Quarta konnte noch ein PVY^N-Anteil von ca. 20 % nachgewiesen werden. Insgesamt dominierte jedoch der PVY^{NTN}-Stamm die durch Vertreter der PVY^N-Stammgruppe hervorgerufenen Infektionen.

Zur Bestätigung der Ergebnisse zum PVY^{NTN}-Anteil an den PVY^N-Infektionen wurden 93 PVY^N-infizierte Blattsaftproben der Sorten Linda und Granola sowohl in der RT-PCR mit NTN-spezifischen Primern in P1-Bereich als auch in der RFLP auf der Basis von RT-PCR-Produkten im Hüllproteinbereich unter-

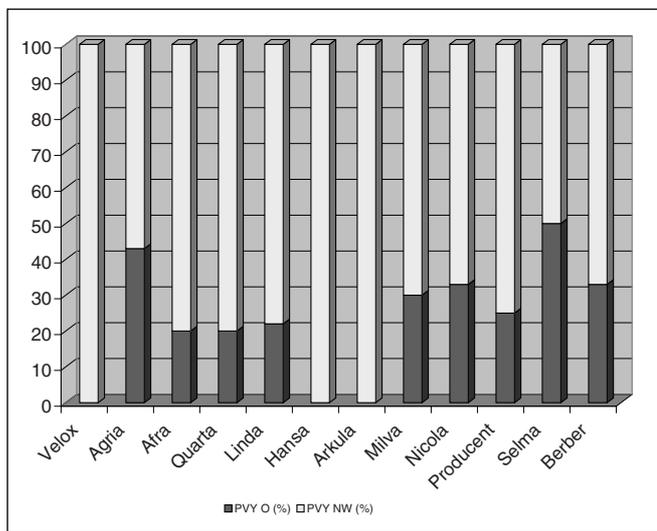


Abb. 3. Anteil des PVY^{NW}-Stammes an den dem PVY^O-Serotyp zuzuordnenden Infektionen (Erhebungen 2002).

sucht. 83 Proben wiesen in der RFLP PVY^{NTN}-Infektionen auf. Mittels RT-PCR (P1-Bereich) konnte in 78 Proben PVY^{NTN} nachgewiesen werden.

Der PVY^{NW}-Anteil an den dem PVY^O-Serotyp zuzuordnenden Infektionen wurde im Bioassay ermittelt. Kriterium war das Vermögen des Isolates, Stängel- oder Adernekrosen an Tabak zu verursachen. 76 % der abgeriebenen PVY^O-Isolate waren dazu in der Lage (Abb. 3). Zur Bestätigung dieser Ergebnisse wird derzeit eine Methode auf der Basis molekulargenetischer Techniken für den Virusnachweis im Labor vorbereitet (GLAIS et al., 2005; JACQUOT et al., 2005; TRIBODET et al., 2005).

Für die virusresistenten Tabakproben (Sorte: VAM, TN 86, PBD 6 und Wislica) aus 2004, die Virussymptome aufwiesen, konnte im ELISA eine PVY-Infektion bestätigt werden. Proben der Sorte SCR wurden nicht untersucht. Um die die Infektionen verursachenden Isolate einer PVY-Stammgruppe zuzuordnen, kam der TAS-ELISA mit PVY^N- und PVY^O-spezifischen Mabs zur Anwendung. Mit Hilfe dieser Untersuchungen konnte in allen vier Mischproben/Tabaksorte ausschließlich PVY^N nachgewiesen werden. Eine weitere PVY-Stammdifferenzierung auf der Basis einer RT-PCR machte deutlich, dass es sich bei den PVY^N-Vertretern um PVY^{NTN}-Isolate handelte.

Diskussion

10 Jahre alte und ältere Kartoffel- sowie resistente Tabaksorten (va-Gen) werden heute PVY-anfälliger bewertet als zum Zeitpunkt ihrer Zulassung. Bei Kartoffelsorten spiegelt sich diese Entwicklung in der Einstufung der Sorten in der BSL wider. Auf der Suche nach Ursachen für die Zunahme der PVY-Anfälligkeit ist das PVY-Stammgruppen- und Stammspektrum in Deutschland in den Jahren 2001 bis 2003 analysiert worden. Veränderungen zu Erhebungen und Erkenntnissen aus vorangegangenen Jahren wurden herausgearbeitet.

Im Ergebnis der Auswertung von 19 Kartoffelsorten, die in Form von Blattsaftproben PVY-infizierter Augenstecklingspflanzen der Beschaffenheitsprüfungen (2001 bis 2003) in die PVY-Stammgruppen-Analyse einbezogen wurden, kann von einem verstärkten Vorkommen der PVY^N-Stammgruppe in Deutschland ausgegangen werden. Auch RIGOTTI und GUGERLI (2004) kamen im Ergebnis einer Erhebung 2003 in der Schweiz zu der Feststellung, dass PVY^N im Vergleich zu PVY^O den weitestgehenden Anteil an den PVY-Infektionen der Kartoffel darstellt. Die 19 deutschen Kartoffelsorten wurden in den Jahren 2001 bis 2003 auf knapp 1/3 der Pflanzgutvermehrungsfläche angebaut. 12 der untersuchten Sorten, die ca. 70 % der betrachteten Vermehrungsfläche einnahmen, waren zu > 60 % bis 100 % mit PVY^N infiziert. Eine Sorte war im gleichen Ausmaß von beiden Stammgruppen befallen. Vier Sorten erwiesen sich in allen drei Versuchsjahren zu 100 % mit PVY^O-infiziert. PVY^N trat bei diesen Sorten nur in vernachlässigbar geringem Umfang in Mischinfektionen auf. Bei zwei weiteren Sorten wurde im Durchschnitt der Versuchsjahre ein PVY^O-Befall von 93 % bzw. 65 % ermittelt. Die vorwiegend durch PVY^O infizierten Sorten wurden auf ca. 1/4 der betrachteten Vermehrungsfläche angebaut. Der von McDONALD und SINGH (1996) angeführte Einfluss der Kartoffelsorte auf das sie besiedelnde PVY-Spektrum kann durch die vorliegenden Ergebnisse bestätigt werden. HINRICHS et al. (1997) wiesen zwar nach, dass nach Abreiben von drei Wochen alten Kartoffelpflanzen mit PVY^O bzw. PVY^N der Anteil der Stammgruppen-Vertreter an den erfolgten Infektionen pro Sorte nur in geringen Grenzen streute, wohingegen PODELLECK und SCHENK (1987) bei natürlich mit PVY infizierten Augenstecklingspflanzen der Pflanzgutkontrolle Sortenabhängigkeiten in Bezug auf das verstärkte Auftreten einer Stammgruppe feststellten. Von da-

her ist bei Einbeziehung weiterer Kartoffelsorten in die Untersuchungen mit einer quantitativen Veränderung des Verhältnisses der PVY-Stammgruppen der untersuchten Sorten zueinander zu rechnen. Auf Grund von Erhebungsdaten aus vorangegangenen Jahren ist jedoch nicht anzunehmen, dass die Stammgruppe O die PVY-Infektionen dominiert. Ein Vergleich der vorliegenden Daten mit Untersuchungsergebnissen aus den Jahren 1989 aus Niedersachsen (WEIDEMANN, 1991) und 1997 bis 1999 aus Bayern (ZOBELT und HEPTING, 2000) deutet eine Verschiebung im PVY-Stammspektrum zugunsten der Stammgruppe N an (Abb. 4). Eine kleine, vorwiegend von PVY^O infizierte Sortengruppe behauptete sich zwar über die Jahre. Bei denjenigen Kartoffelsorten, in denen beide Stammgruppen nachweisbar sind, verdrängten jedoch Vertreter der Stammgruppe N zunehmend die der Stammgruppe O.

Die PVY^O-Stammgruppe enthält Isolate, die offenbar bereits zusammen mit der Kartoffel im Laufe des 16. bis 18. Jahrhunderts nach Europa gelangten. PVY^N ist erstmals Mitte der 50er Jahre in Europa in Wildkartoffeln, die zu Züchtungszwecken nach Großbritannien eingeführt wurden, nachgewiesen worden (MURO, 1955). Das Virus verbreitete sich nachfolgend auf dem ganzen europäischen Kontinent (BOVEY, 1955; SZIRMAL, 1958; FIEDOROW, 1974). Begünstigend wirkte sich dabei aus, dass PVY^N-Infektionen symptomlos verlaufen können oder PVY^N-Symptome an Kartoffelkraut schwächer als die durch PVY^O hervorgerufenen sind (DE BOKX und PRON, 1977; SCHENK, 1991). Unter diesen Voraussetzungen verbleibt ein Restteil PVY^N-infizierter Kartoffelpflanzen nach der Selektion im Bestand und bildet die Voraussetzung für weitere Infektionen. Untersuchungen von KACZMAREK und WYDZIALKOWSKA (1996) deuten zudem an, dass PVY^O und PVY^N mit unterschiedlicher Effizienz von Blattläusen übertragen werden. Möglich erscheint auch, dass sich inzwischen andere Blattlausarten bzw. -biotypen herausgebildet haben, die die PVY^N-Übertragung effizienter als die von PVY^O durchführen (KATIS et al., 1986; VERBEEK, pers. Mitteilung). BEEMSTER (1978) wies außerdem darauf hin, dass eine Altersresistenz von Kartoffelpflanzen gegenüber PVY^N wiederholt später eintrat als die gegen PVY^O. Die dargestellten Ereignisse weisen auf einen Konkurrenzvorteil von PVY^N gegenüber dem O-Vertreter hin. Unzweifelhaft spielen jedoch das Kartoffelsortiment und die hier untersuchten Sorten eine ausschlaggebende Rolle für das Ergebnis der PVY-Stammgruppenzusammensetzung. Unter diesem Aspekt ist vermutlich auch die ermittelte Dominanz von den dem PVY^O-Serotyp zuzuordnenden Infektionen an 332 französischen und 193 US-amerikanischen Kartoffelproben zu verstehen (KERLAN et al., 1999; PICHE et al., 2004).

In den letzten 20 Jahren haben sich in Europa zwei neue PVY-Stämme etabliert, PVY^{NTN} und PVY^{NW}, die als Ergebnis von Rekombinationen im angegebenen Zeitraum diskutiert werden (REVERS et al., 1996). Weniger Beachtung wird hingegen der Aussage von SALAZAR (2004) beigemessen, dass insbesondere das Knollennekrose verursachende PVY^{NTN} seit alters her an *Solanum*-Arten in den Anden bekannt ist und erst durch Export und anschließende Selektion Bedeutung erlangte. Unabhängig vom Zeitpunkt des Rekombinationsereignisses weisen Krankheitssymptome an der Knolle und die Zunahme der PVY-Anfälligkeit von 10 Jahre alten und älteren Kartoffelsorten (Tab. 2) auf Veränderungen im PVY-Stammspektrum hin.

Der Anteil des PVY^{NTN}-Stammes an den PVY^N-Infektionen eigener Untersuchungen (Blattsaftproben von PVY-infizierten Augenstecklingspflanzen aus der Beschaffenheitsprüfung 2001 bis 2003) lag im Durchschnitt bei ca. 90%. Nur für wenige Sorten war noch ein PVY^N-Anteil von ca. 20% nachzuweisen. Insgesamt dominierte jedoch der PVY^{NTN}-Stamm die durch Vertreter der PVY^N-Stammgruppe hervorgerufenen Infektionen

Niedersachsen 1989	Bayern			Deutschland		
	1997	1998	1999	2001	2002	2003
	Agria	Agria		Agria	Agria	Agria
	Amigo	Amigo				
	Aula	Aula			Aula	Aula
	Bonanza	Bonanza				Bonanza
		Exempla			Exempla	
				Milva	Milva	Milva
					Afra	Afra
	Franca	Franca				
Nicola	Nicola	Nicola	Nicola	Nicola	Nicola	Nicola
	Ulme			Ulme		
Berber				Berber	Berber	
	Desiree	Desiree	Desiree		Desiree	
	Secura	Secura			Secura	
Producent	Producent	Producent		Producent	Producent	Producent
	Fausta	Fausta				
	Quarta	Quarta		Quarta	Quarta	Quarta
	Saturna	Saturna	Saturna		Saturna	
				Linda	Linda	Linda
	Irmgard	Irmgard	Irmgard			
Ponto	Ponto	Ponto	Ponto			
Christa	Christa	Christa	Christa	Christa		Christa
Cilena	Cilena	Cilena	Cilena	Cilena	Cilena	Cilena
	Atica	Atica	Atica	Atica		
	Panda	Panda	Panda			
	Rebecca	Rebecca				
	Artana	Artana				
	Calla	Calla				
	Granola	Granola		Granola	Granola	Granola
	Renate	Renate				
	Selma	Selma		Selma		Selma
		Walli				
				Ditta		
Hansa				Hansa	Hansa	Hansa
					Velox	

Legende:

	1997-1999	1989 und 2001-2003
	PVY ^O anfällig >55 % PVY ^O	PVY ^O anfällig > 60 % PVY ^O
	PVY ^{N+O} anfällig < 55 % PVY ^O > 45 % PVY ^O	PVY ^{N+O} anfällig < 60 % PVY ^O > 40% PVY ^O
	PVY ^N anfällig >55 % PVY ^N	PVY ^N anfällig > 60 % PVY ^N

Abb. 4. Veränderungen im Vorkommen von PVY-Stammgruppenvertretern im Zeitraum 1989–2003 in Abhängigkeit von der Kartoffelsorte.

deutlich. Ungefähr $\frac{3}{4}$ der serologisch nachgewiesenen PVY^O-Isolate aus der Beschaffenheitsprüfung 2002 waren im Bioassay dem PVY^{NW}-Stamm zuzuordnen. Auch die in der Schweiz durch RIGOTTI und GUGERLI (2004) bestätigten N-Infektionen erwiesen sich zu 82,4% durch PVY^{NTN} hervorgerufen. Parallel zu dem in Deutschland und in der Schweiz ermittelten umfangreichen Anteil des PVY^{NTN} an den N-Infektionen

erwies sich bei den nordamerikanischen PVY^O-Infektionen (PICHE et al., 2004) ebenfalls ein neuer PVY-Stamm vorherrschend, der als PVY^{N:O} bezeichnet wird und eine große Ähnlichkeit mit dem europäischen PVY^{NW}-Stamm aufweist (NIE et al., 2004). Es ist anzunehmen, dass derzeit weltweit eine Verschiebung des PVY-Stammspektrums hin zu neuen, aggressiveren PVY-Stämmen erfolgt.

Insbesondere der PVY^{NTN}-Stamm ist in der Lage, die PVY-Resistenz von Tabak auf der Basis des va-Gens zu brechen. Über einen 9-jährigen Zeitraum hinweg konnte eine Entwicklung hin zu zunehmend häufigeren PVY-Infektionen an PVY-resistenten Tabaksorten im Vergleich zu anfälligeren Sorten nachgewiesen werden. PVY-resistente Tabaksorten wurden insbesondere in Jahren mit hohem Blattlausdruck und damit vermutlich verbundenem hohem Virusdruck infiziert. Es ist anzunehmen, dass ein hoher Virusdruck die Infektion resistenter Sorten begünstigt. Dass er jedoch ausschließlich, unabhängig von der PVY-Stammspezifität, Ursache für das Brechen der Resistenz war, kann weitgehend ausgeschlossen werden, da in jedem Fall PVY^{NTN} als Ursache für die Infektionen des resistenten Tabakmaterials aus 2004 nachgewiesen wurde. CHRZANOWSKA et al. (2002) und CHRZANOWSKA und DOROSZEWSKA (2004) bestätigten in Gewächshausversuchen die va-Resistenz brechende Eigenschaft von PVY^{NTN}. Zudem konnte DOROSZEWSKA (2003) nachweisen, dass einzelne PVY^{NW}-Isolate ebenfalls in der Lage sind, resistente Tabaksorten zu infizieren.

Kommerziell werden in Deutschland nur resistente Tabaksorten auf der Basis des va-Gens angebaut. Da jedoch PVY^{NTN} und teilweise auch PVY^{NW} in der Lage sind, diese Resistenz zu brechen und die Präsenz dieser Stämme im PVY-Spektrum kontinuierlich zunimmt, ist der Schutz der Tabakpflanzen vor dem Virus durch das va-Gen immer weniger gewährleistet. Ziel der Tabakzüchter muss es sein, nach neuen Resistenzquellen zu suchen und sie in das aktuelle Zuchtmaterial einzukreuzen.

Kartoffelsorten, die in den letzten 5 Jahren zugelassen worden sind, weisen eine hohe polygen bestimmte PVY-Resistenz auf. Für mehr als $\frac{3}{4}$ dieser neu zugelassenen Sorten konnte eine sehr geringe bis geringe Anfälligkeit gegenüber PVY nachgewiesen werden (ANONYMUS, 2001; 2002; 2003; 2005; ANONYMUS a, 2004). Nur ca. 10 % dieser Kartoffelsorten sind stark bzw. sehr stark anfällig.

Als eine Ursache für die Zunahme der PVY-Anfälligkeit von Kartoffelsorten, die im Zeitraum 1963 bis 1993 zugelassen wurden, ist die Veränderung des PVY-Stammspektrums anzunehmen. Die neuen PVY-Stämme, die zunehmend die in der Vergangenheit als hinreichend resistent bzw. widerstandsfähig eingeschätzten Kartoffel- und Tabaksorten infizieren, dominieren die Stammgruppen.

Schlussfolgerungen

Für eine praxisrelevante Einschätzung der Widerstandsfähigkeit von Kartoffelsorten gegenüber PVY ist auf einen hohen Anteil von PVY^{NTN} und PVY^{NW} im Infektionsmaterial der Kartoffelvirusresistenzprüfung zu achten. Auf eine unbegrenzte Wiederverwendung der Folgegenerationen des hoch PLRV- und PVY-infizierten Sortengemischs aus den Infektionsreihen wird in Zukunft verzichtet. Neben dem zunehmenden Vitalitätsrückgang der Kartoffelpflanzen auf Grund des Abbaueffekts entwickelt sich eine eigene Virusarten- und Virusstammdynamik in diesem Kartoffelsortengemisch. In Zukunft wird die Ernte von stark virusverseuchten Vergleichsvarianten (Standard) auf ihre Virusarten- und PVY-Stammzusammensetzung geprüft und entsprechend der ermittelten Relationen gemischt.

Für die die Freilandversuche begleitenden Resistenztests im Gewächshaus sind ebenfalls praxisrelevante Mischungen von PVY^{NTN}- und PVY^{NW}-Isolaten zusammenzustellen.

Danksagung

Wir danken den Damen und Herren der Saat- und Pflanzgutankennungsstellen der Länder für die Zusendung der Blattsaft-

proben sowie Frau U. SCHNOCK und Frau F. TRAUTWEIN vom Bundessortenamt für die kritische und konstruktive Durchsicht des Manuskripts. Außerdem gilt unser Dank Frau Prof. M. CHRZANOWSKA (Plant Breeding and Acclimatization Institute, Młochów, Poland) und Herrn Dr. M. VERBEEK (Plant Research International BV, Wageningen, The Netherlands) für fachliche Anregungen und Informationen.

Literatur

- ANONYMUS, 1994: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 105 S.
- ANONYMUS, 2001: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 112 S.
- ANONYMUS, 2002: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 120 S.
- ANONYMUS, 2003: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 120 S.
- ANONYMUS a, 2004: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 128 S.
- ANONYMUS b, 2004: Statistisches Jahrbuch über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland 2004. Münster-Hiltrup, Landwirtschaftsverl., 549 S.
- ANONYMUS c, 2004: Statistik Rohtabakernte, Bundesverband deutscher Tabakpflanzer – Vereinigung der Tabak-Erzeugergemeinschaften.
- ANONYMUS, 2005: Beschreibende Sortenliste Kartoffeln. Hrsg. Bundessortenamt, Hannover, Dt. Landwirtschaftsverl., 128 S.
- BEZCZNER, L., J. HORVATH, I. ROMHANY, H. FÖRSTER, 1984: Studies on the aetiology of tuber necrotic ringspot disease in potato. *Potato Res.* **27**, 339–352.
- BEEMSTER, A. B. R., 1978: Acquisition of potato virus Y^N by *Mycus persicae* from primarily infected 'Bintje' potato plants. *Neth. J. Pl. Path.* **85**, 75–81.
- BODE, O., J. VÖLK, 1957: Beobachtungen über einen neuen Stamm des Kartoffel-Y-Virus. *Der Kartoffelbau* **8**, 140–141.
- BOKX, J. A. DE, P. G. M. PIRON, 1977: Effect of temperature on symptom expression and relative virus concentration in potato plants infected with potato virus Y^N and Y^O. *Potato Res.* **20**, 207–213.
- BOKX, J. A. DE, H. HUTTINGA, 1981: Potato virus Y. In: CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 242.
- BLANCO-URGOITI B., M. TRIBODET, S. LECLERC, F. PONZ, C. PEREZ DE SAN ROMAN, F. J. LEGORBURU, C. KERLAN, 1998: Characterization of potato potyvirus Y (PVY) isolates from seed potato batches. Situation of the NTN, Wilga und Z isolates. *European Journal of Plant Pathology* **104**, 811–819.
- BOONHAM, N., K. WALSH, S. PRESTON, J. NORTH, I. BARKER, 2002: The detection of tuber necrotic isolates of Potato virus Y, and the accurate discrimination of PVY^O, PVY^N and PVY^C strains using RT-PCR. *J. Virol. Methods* **102**, 103–112.
- BOVEY, R.: 1955: Note sur un virus nécrotique du tabac, observé en Suisse en 1954 et 1955. *Comptes rendus les Congrès Scientifique International Tabac, Paris*, 602–603.
- BROWNING, I., K. CHARLET, M. CHRZANOWSKA, P. DEDIC, C. KERLAN, A. KRYSZCZUK, J. SCHUBERT, C. VARVERI, A. WERKMAN, I. WOLF, 2004: What is PVY^{NTN}? The reaction of potato cultivars to inoculation with a range of PVY isolates. (Abstr.) *Proc. 12th EAPR-Virol. Sec., Rennes, France*, 51–53.
- CASPER, R., 1982: ELISA spart Zeit und Energie. *Der Kartoffelbau* **33**, 18–19.
- CASPER, R., S. MEYER, 1981: Die Anwendung des ELISA-Verfahrens zum Nachweis pflanzenpathogener Viren. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* **33**, 49–54.
- CHRZANOWSKA, M., 1991: New isolates of the necrotic strain of Potato virus Y (PVY^N) found recently in Poland. *Potato Res.* **34**, 179–182.
- CHRZANOWSKA, M., 1995: The reaction of Polish potato cultivars to PVY^{NTN}. (Abstr.) *Proc. 9th EAPR-Virol. Sec., Ribno, Bled, Slovenija*, 143–145.
- CHRZANOWSKA, M., T. DOROSZEWSKA, H. ZAGORSKA, 2002: Differentiation of PVY isolates depending on criterion of evaluation. *Acta Agrobotanica* **55**, 59–67.
- CHRZANOWSKA, M., T. DOROSZEWSKA, 2004: Biological differentiation of PVY strains found in potato and tobacco in Poland (Abstr.). *Proc. 12th EAPR Virol. Sec., Rennes – France*, 47.
- DOROSZEWSKA, T., 2003: PVY Subgroup Report. 2003 Joint Meeting of the CORESTA Agronomy and Phytopathology Study Group, 12–17. October; Bucharest, Romania.
- FIEDOROW, Z.: 1974: Separation of Y^O, Y^N and X-viruses of potato from the complex by means of test plants (PL). *Roczniki Nauk Rolniczych, Seria E.4*, 197–228.

- FLIES, B., J. HERMING, D. STREZELCZYK-ZYTA, C. GEBHARDT, W. MA-REZEWSKI, 2005: The Ryf (sto) gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122(718) in PVY resistant potato cultivars. *Molecular Breeding* **15**, 95–101.
- GLAIS, L., M. TRIBODET, J. P. GAUTHIER, S. ASTIER-MANIFACIER, C. ROBAGLIA, C. KERLAN, 1998: RFLP mapping of the whole genome of ten viral isolates representative of different biological groups of potato virus Y. *Arch. Virol.* **143**, 2077–2091.
- GLAIS, L., M. TRIBODET, C. KERLAN, 2002: Genomic variability in Potato potyvirus Y (PVY): evidence that PVY^{NW} and PVY^{NTN} variants are single to multiple recombinants between PVY^O and PVY^N isolates. *Arch. Virol.* **147**, 363–378.
- GLAIS, L., M. TRIBODET, C. KERLAN, 2005: Specific detection of the PVY^{NW}-variant of Potato virus Y. *J. Virol. Methods* **125**, 131–136.
- HEINZE, K., 1983: Leitfaden der Schädlingsbekämpfung, Band III: Schädlinge und Krankheiten im Ackerbau. Stuttgart, Wiss. Verlagsges., 916 S.
- HINRICHS, J., S. BERGER, H. BUCHENAUER, 1997: Anfälligkeit von Kartoffelsorten gegenüber dem N- und O-Stamm des Kartoffel-Y-Virus und gegenüber anderen Potyviren. *Z. PflKrankh. PflSchutz* **104**, 193–199.
- HINRICHS-BERGER, J., J. LANDSMANN, 2000: Zur Einstufung der Virusanfälligkeit von Kartoffeln im Rahmen der Sortenzulassung. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz* **52**, 300–304.
- JACQUOT, E., M. TRIBODET, F. CROIZAT, V. BALME-SINBALDI, C. KERLAN, 2005: A single nucleotide polymorphism-based technique for specific characterization of Y^O and Y^N isolates of Potato virus Y (PVY). *J. Virol. Methods* **125**, 83–93.
- KACZMAREK, U., J. WYDZIALKOWSKA, 1996: The spread of PVY strain in potato plants in Poland. (Abstr.) Proc. 13th Triennial Conference, EAPR, Veldhoven, The Netherlands, 304–305.
- KATIS, N., J. M. CARPENTER, R. W. GIBSON, 1986: Interferences between potyviruses during aphid transmission. *Pl. Path.* **35**, 152–157.
- KEGLER, H., W. FRIEDT, 1993: Resistenz von Kulturpflanzen gegen pflanzenpathogene Viren. Jena, G. Fischer, 408 S.
- KERLAN, C., M. TRIBODET, M. GUILLET, 1999: Variability of potato virus Y in potato crops in France. *J. Phytopathol.* **147**, 643–651.
- KLINKOWSKI, M., K. SCHMELZER, 1957: Beiträge zur Kenntnis des Virus der Tabak-Rippenbräune. *Phytopathologische Zeitschrift* **28**, 285–306.
- KÖHLER, E., 1955: Weitere Beiträge zur Kenntnis des Y-Virus der Kartoffel. *Phytopathologische Zeitschrift* **23**, 328–334.
- MASUTA, C., M. NISHIMURA, H. MORISHITA, T. HATAYA, 1999: A single amino acid change in viral genome associated protein of potato virus Y correlates with resistance breaking in 'Virgin A Mutant' tobacco. *Phytopathology* **89**, 118–123.
- MCDONALD, J. G., R. P. SINGH, 1996: Response of potato cultivars to north American isolates of PVY^{NTN}. *Am. Potato J.* **73**, 319–322.
- MURO, J., 1955: The reactions of certain solanaceous species to strains of potato virus Y. *Can. J. Botany* **33**, 355–361.
- NIE, X. Z., R. P. SINGH, M. SINGH, 2004: Molecular and pathological characterization of N:O isolates of the Potato virus Y from Manitoba. *Can. J. Plant Pathol.* **26**, 573–583.
- PICHE, L. M., R. P. SINGH, X. NIE, N. C. GUDMESTAD, 2004: Diversity among Potato virus Y isolates obtained from potato grown in the United States. *Phytopathology* **94**, 1368–1375.
- PODELLECK, R., G. SCHENK, G. ULBRICHT, 1987: Zum Auftreten des Kartoffel-Y-Virus (PVY) und seiner Hauptstammgruppen PVY (O) und PVY (N) in Pflanzkartoffelbeständen. *Saat- und Pflanzgut* **28**, 154–156.
- REVERS, F., O. LE GALL, T. CANDRESSE, M. LE ROMANCER, J. DUNEZ, 1996: Frequent occurrence of recombinant potyvirus isolates. *J. Gen. Virol.* **77**, 1953–1965.
- RIGOTTI, S., P. GUGERLI, 2004: Quantification of *Potyvirus* PVY^N and PVY^{NTN} isolates in Swiss potatoes by one-step duplex RT-PCR. (Abstr.) Proc. 12th EAPR-Virol. Sec., Rennes, France, 45.
- ROSS, H., 1959: Über die Verbreitung der Tabakrippenbräune-Stämme des Y-Virus der Kartoffel (Marmor Ypsilon Holmers var. Costaenecans Klinkowski & Schmelzer) in Deutschland und anderen Ländern. *Phytopathologische Zeitschrift* **35**, 97–102.
- SALAZAR, L., 2004: Potato viruses after the XX century: effects, dissemination and their control. In: Proc. of the International Scientific Symposium on Potato, Pyongyang, DPR Korea, 24. 9. 2003–26. 9. 2003. Minjujoseon Newspaper Company, 2004, 183–190.
- SCHENK, G., 1991: Dynamik des Virusbefalls von Kartoffeln in Mecklenburg-Vorpommern, Sachsen-Anhalt, Brandenburg, Thüringen und Sachsen. *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* **27**, 425–437.
- SCHIESSENDOPPLER, E., 1996: Change of susceptibility of potato cultivars to PVY-strain group as response of PVY^{NTN} introduction. (Abstr.) Proc. 13th Triennial Conference, EAPR, Veldhoven, The Netherlands, 310–311.
- SCHMELZER, K., M. KLINKOWSKI, 1958: Ein neuer Stamm des Tabakrippenbräune-Virus in Mitteldeutschland. *Naturwissenschaften* **45**, 62.
- SMITH, K. M., 1931: Composite nature of certain potato viruses of the mosaic group. *Nature* **127**, 702.
- SMITH, K. M., W. DENNIS, 1940: Some notes on a suspected variant of Solanum virus 2 (Potato virus Y). *Ann. Appl. Biol.* **27**, 65–70.
- SONG, Y. S., 2004: Genetic marker analysis in potato for extreme resistance (Ryst) to PVY and for chip quality after long term storage at 4 °C. Diss. TU München, 111 S.
- SZIRMAI, J., 1958: A burgonyo Y-virusának érbarmilást okozó változata a dohanykulturakban. *Növénytermelés* **7**, 341–350.
- TRIBODET, M., L. GLAIS, C. KERLAN, E. JACQUOT, 2005: Characterization of Potato virus Y (PVY) molecular determinants involved in the vein necrosis symptom induced by PVY^N isolates in infected *Nicotiana tabacum* cv. Xanthi. *J. Gen. Virol.* **86**, 2101–2105.
- VERRIER, J.-L., T. DOROSZEWSKA, 2003: The PVY collaborative experiment 1996–2002: a global synthesis of results; Vortrag P3 CORESTA Study Group Meeting Agronomy / Phytopathology – October 2003 – Bucarest; Abstract: www.coresta.org
- WEIDEMANN, H. L., 1987: Importance and control of potato virus Y^N (PVY^N) in seed potato production. *Potato Res.* **31**, 85–94.
- WEIDEMANN, H. L., 1991: Kartoffelvirus Y: Vorkommen der Stammgruppen PVY^O und PVY^N in Kartoffelsorten. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutz* **43**, 154–155.
- WEIDEMANN, H. L., E. MAISS, 1996: Detection of the potato tuber necrotic ringspot strain of potato virus Y (PVY^{NTN}) by reverse transcription and immunocapture polymerase chain reaction. *Z. PflKrankh. PflSchutz* **103**, 337–345.
- ZOBELT, U., L. HEPTING, 2000: Vorkommen und Verbreitung der wichtigsten Y-Virusstämme in Bayern. *Schule und Beratung* (7), 8–10.

Zur Veröffentlichung angenommen: 5. Oktober 2005

Kontaktanschriften: Dr. Kerstin Lindner, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Pflanzenvirologie, Mikrobiologie und biologische Sicherheit, Messeweg 11/12, D-38104 Braunschweig; Dr. Norbert Billenkamp, Landesanstalt für Pflanzenbau Forchheim, Kutschenweg 20, D-76287 Rheinstetten