

Übersichtsarbeiten

Nutzung des genetischen Potentials wilder Arten zur züchterischen Verbesserung von Kulturreis (*Oryza sativa* L.)

Friedrich J. Zeller

Improving cultivated rice (*Oryza sativa* L.) by making use of the genetic potential of wild species

1. Einführung

Genetische Variation ist die Basis der Pflanzenzüchtung. Schon bei seinen frühesten Eingriffen in die Evolution bestimmter Pflanzenarten hat der Mensch Formen selektiert, die besser an seine Bedürfnisse angepaßt waren. Er nutzte das Potential natürlicher genetischer Ressourcen, um beispielsweise bei Getreidearten Formen zu finden, deren Samen nach der Reife nicht mehr ausfielen, sondern einen festen Kornsitzen besaßen. Auch andere, moderne Zuchtziele wie die Erhöhung des Ertrags oder die Verbesserung der Produktqualität machten es notwendig, auf die in der jeweiligen Kulturart vorhandene genetische Variation zurückzugreifen.

Die Realisierung vieler Zuchtziele durch Nutzung der in der Kulturart vorhandenen Variation hat jedoch in der modernen Pflanzenzüchtung zu einer Verarmung genetischer Diversität geführt. Im Gegensatz zu Landsorten, die in früheren Zeiten angebaut worden sind, unterscheiden

sich die modernen Zuchtsorten nur noch in verhältnismäßig wenigen Merkmalen voneinander. Die Verwendung neuer Gene für Resistenz in der Züchtung hatte zum Beispiel zur Folge, daß auch die zu bekämpfenden Krankheitserreger neue Virulenzgene entwickelten, mit denen sie die Resistenzen in den Sorten überwinden konnten und sie so verwundbarer gegenüber neuen Pathogenrassen machten.

Neben dem genetischen Reservoir der Formen innerhalb einer Kulturpflanzenart gibt es die Potentiale der Wildarten, aus denen sich die Kulturarten entwickelt haben, und die vieler Arten, mit denen die Kulturarten verwandt sind. Wenn sich Wildarten oder verwandte Arten mit Kulturarten kreuzen lassen, kann man nach erfolgtem Genaustausch häufig beobachten, daß neue Merkmale in die Kulturarten übertragen werden. Die Gene für diese Merkmale können den Habitus verändern, z. B. Wuchsform, Halm- oder Stengellänge, Toleranzen gegenüber neuen Streßfaktoren einbringen, z. B. gegenüber Salz, Aluminiumtoxizität, Krankheitserregern oder die Qualität bestimmter Inhaltsstoffe

Summary

The rapid spread of high-yielding varieties in the last decades has greatly narrowed the genetic base of cultivated rice (*Oryza sativa* L.). The preservation and use of the diverse germ plasm in wild rice species is vital to the further improvement of the crop and serves to safeguard the genetic vulnerability caused by diseases, insects and abiotic stresses. Wild species provide a huge genetic reservoir to be used in breeding of cultivated rice.

Key words: genetic resources, wild rice species, *Oryza*, gene transfer.

Zusammenfassung

Die rasche Verbreitung von Hoch-Ertrags-Sorten in den vergangenen Jahrzehnten hat die genetische Basis des Kulturreises (*Oryza sativa* L.) stark eingeschränkt. Die Erhaltung und Nutzung der verschiedenen Wildreisarten als Genquellen ist für die weitere Verbesserung der Kulturart unbedingt notwendig. Die genetische Verwundbarkeit der Kulturart durch Krankheiten, Schädlinge und abiotischen Streß kann dadurch vermindert werden. Wildarten bilden ein großes genetisches Reservoir, das in der Reiszüchtung auch in Zukunft intensiv genutzt werden muß.

Schlagworte: Genetische Ressourcen, Wildreisarten, *Oryza*, Genübertragung.

positiv oder negativ beeinflussen. Da das genetische Potential der Kulturarten für viele wirtschaftlich wichtige Merkmale nahezu ausgeschöpft ist, muß der Züchter bei seiner Suche nach neuer genetischer Variation immer häufiger auf das Potential der wilden Arten zurückgreifen.

Im folgenden soll bei der Kulturart Reis die Bedeutung des genetischen Potentials wilder Arten, die mit Kulturreis kreuzbar sind, für die Verbesserung der Krankheitsresistenz und anderer physiologischer Merkmale sowie Toleranz gegenüber abiotischem Streß demonstriert werden.

2. Reis (*Oryza sativa* L.)

Mit einer Produktion von etwa 573 Mio. t jährlich (FAO, 1998) ist der Reis nach dem Weizen die zweitwichtigste Nahrungspflanze des Menschen. Wichtigstes reisproduzierendes Land ist China mit 198 Mio. t (FAO, 1998), gefolgt von Indien mit 123 Mio. t, Indonesien (50 Mio. t), Bangladesch (28 Mio. t), Vietnam 26 Mio. t, Thailand (21 Mio. t) und Burma (19 Mio. t). Mehr als 90 % der Weltreisproduktion stammt aus Asien und werden dort auch konsumiert. Wichtigster Reisexporteur ist Thailand. Das Land verkauft etwa 5 Mio. t jährlich ins Ausland, gefolgt von den USA (2.3 Mio. t), die mit ca. 8 Mio. t erst an 11. Stelle der reisproduzierenden Länder stehen.

Die Weltbevölkerung wächst unaufhaltsam, besonders in den Entwicklungsländern, in denen es immer schwieriger wird, die Menschen ausreichend zu ernähren. Nach Berechnungen der FAO ist für diese Länder im Jahre 2025 bei Reis mit einem Mehrbedarf von 70 % zu rechnen.

Neben pflanzenbaulichen Verbesserungen erhofft man sich in der Zukunft besonders von der Züchtung deutliche Fortschritte bei der Erhöhung des Ertrags, bei der Verbesserung der Qualität des Kornes sowie der Resistenz gegen biotische und abiotische Streßfaktoren. Unter biotischen Streßfaktoren versteht man Krankheiten und Schädlinge, unter abiotischen Faktoren Überschwemmungen, Dürre, Salz, Eisen- und Aluminiumtoxizität.

Trotz großer Bemühungen war es in der Vergangenheit schwer, bei der Verwirklichung der genannten Zuchtziele, genügend genetische Variation im Genpool des Kulturreis zu finden. Daher versuchten die Züchter in den letzten Jahren, immer häufiger auf das genetische Potential der wilden Arten von *Oryza* zurückzugreifen.

3. Abstammung, Domestikation und Systematik

Es gibt zwei Reisarten, die vom Menschen in Kultur genommen wurden: *Oryza sativa* L., der weltweit angebaut wird, und *Oryza glaberrima* Steud., der in Westafrika wächst. Wie Weizen, Mais und andere Getreidearten gehört der Reis zur Familie der Gräser (*Poaceae*) und ist wahrscheinlich vor mindestens 130 Mio. Jahren entstanden. Ausgrabungen in China lassen vermuten, daß *Oryza* schon vor mehr als 8.000 Jahren in der Huang-Huai- Ebene in der Gegend von Wuyang der Provinz Henan in Zentralchina vom Menschen domestiziert wurde (CHEN und JIANG, 1997). Wahrscheinlich verlief die Domestikation in Asien unabhängig voneinander an verschiedenen Stellen entlang eines breiten Gürtels, der sich am Fuße des Himalayas von Nordindien über die nördlichen Landesteile von Burma, Thailand, Laos, Vietnam bis nach Südchina erstreckte. Bei den damaligen Reisformen handelte es sich vermutlich um an den Monsunregen angepaßte, feuchtigkeitsliebende Gebirgspflanzen, die durch Säen an wechselnden Standorten ausgebracht wurden und ohne künstliche Bewässerung im Regenfeldbau aufwuchsen.

Der wilde Vorfahre der asiatischen Kulturreisform ist *O. rufipogon*, von dem es sowohl perennierende als auch annuelle Formen gibt (Abbildung 1). *O. rufipogon* findet man in Pakistan, Burma bis China und Indonesien. Die annuelle Form ist die Wildart *O. nivara*, die ähnlich wie *O. rufipogon* in den Tropen und Subtropen Asiens verbreitet ist. Ihre Pflanzen sind spindelbrüchig, haben weiches Stroh, lange Grannen und rot-gefärbte Körner. Aus dieser Art haben sich im Laufe der Zeit *O. sativa*-Formen entwickelt, bei denen man hinsichtlich der Kornform und der unterschiedlichen Verbreitung die Subspezies *O. sativa* ssp. *indica* und *O. sativa* ssp. *japonica* unterscheidet. Während die *indica*-Form, die längliche und schmale Körner bildet, welche beim Kochen ihre körnige Struktur behalten, in den Tropen verbreitet ist, wird die *japonica*-Form mit runden, dickkörnigen Samen, die nach langem Kochen zum Verkleben neigen (Milchreis), mehr in den Subtropen und den milden Regionen Japans, Südeuropas, der USA und Südamerikas angebaut.

Parallel und unabhängig vom asiatischen Kulturreis hat sich der afrikanische Reis *O. glaberrima*, der seinen Ursprung im Nigertal hat, entwickelt. Man unterscheidet ein primäres Genzentrum am oberen Niger, das vor etwa 3500 Jahren entstanden sein dürfte und ein sekundäres Genzentrum, das vor ca. 2500 Jahren entstand, im Nigerdelta im

heutigen Mali (PORTERES, 1956). Der afrikanische Reis geht auf die annuelle Wildform *O. breviligulata* (ISHII et al., 1996) und diese auf die perennierende Wildform *O. longistaminata* zurück (Abbildung 1).

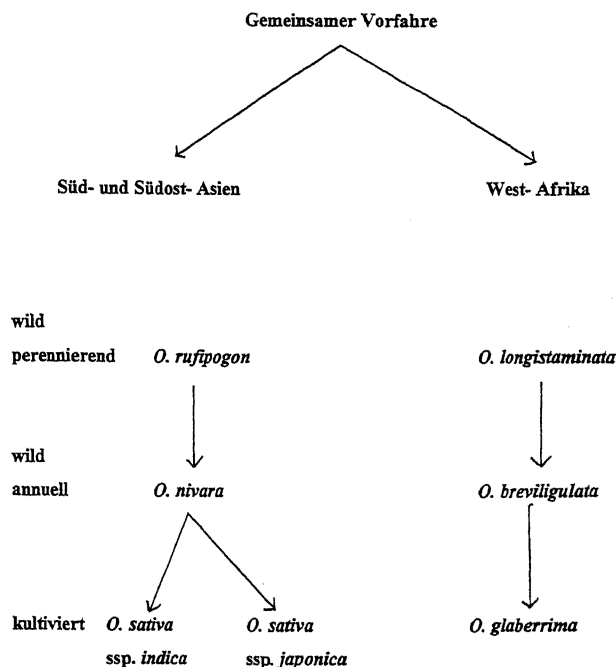


Abbildung 1: Evolution der Kulturformen von Reis (*Oryza*)
Figure 1: Evolution of the cultivated rice (*Oryza*) species

Es gibt mindestens 23 wilde Reisarten von *Oryza*, 15 von ihnen sind wie *Oryza sativa* diploid und besitzen einen Chromosomensatz von $2n = 24$, acht Arten sind tetraploid, $2n = 4x = 48$. *Oryza sativa* gehört mit 0.92 pg/2C (UOZU et al., 1997) zu den Getreidearten mit dem geringsten DNA-Gehalt pro Zellkern.

4. Gentransfer mit Hilfe konventioneller Methoden

4.1 Übertragung von Genen für Resistenz gegenüber biotischen und abiotischen Streßfaktoren

Da für viele wirtschaftlich wichtige Merkmale die genetische Variation im Kulturreis weitgehend ausgeschöpft ist, ging man in der Züchtung dazu über, die gewünschten Formen auch in den Wildarten zu suchen. Im Jahre 1963 wurde auf den Philippinen in Reis erstmals das Grassy Stunt Virus beobachtet, das sich in den 70er Jahren zunächst in Taiwan und dann in anderen Ländern epidemieartig ausbreitete. Grassy Stunt, das seinen Namen nach dem grasähnlichen, gedrungenen Wuchs und starker Bestockung befallener Pflanzen erhalten hat, gehört zu den gefährlichsten Viruserkrankheiten von *Oryza sativa* im asiatischen Raum.

Tabelle 1: Genpools, Chromosomenzahlen, Genombezeichnungen und Verbreitung verschiedener Reisarten (nach KHUSH, 1997)
Table 1: Genepools, chromosome numbers, genome symbols and distribution of different rice species (after KHUSH, 1997)

Primärer Genpool <i>Oryza sativa</i> -Komplex				Sekundärer Genpool <i>O. officinalis</i> -Komplex			
<i>Oryza sativa</i> -Komplex	2n	Genom	Verbreitung	<i>O. officinalis</i> -Komplex	2n	Genom	Verbreitung
<i>O. sativa</i>	24	AA	weltweit	<i>O. punctata</i>	24	BB	Afrika
<i>O. nivara</i>	24	AA	Tropen & Subtropen, Asien	<i>O. minuta</i>	48	BBCC	Philippinen, Papua Neuguinea
<i>O. rufipogon</i>	24	AA	Tropen & Subtropen, Asien, Australien	<i>O. officinalis</i>	24	CC	Tropen & Subtropen, Asien
<i>O. breviligulata</i>	24	A ^{EA} B	Afrika	<i>O. rhizomatis</i>	24	CC	Sri Lanka
<i>O. glaberrima</i>	24	A ^{EA} B	Westafrika	<i>O. eichingeri</i>	24	CC	Süd- & Ostafrika
<i>O. longistaminata</i>	24	A ^{EA} B	Afrika	<i>O. latifolia</i>	48	CCDD	Süd- & Mittelamerika
<i>O. meridionalis</i>	24	A ^m A ^m	Australien	<i>O. alta</i>	48	CCDD	Süd- & Mittelamerika
<i>O. glumaeparula</i>	24	A ^{GP} A ^{GP}	Süd- & Mittelamerika	<i>O. grandiglumis</i>	48	CCDD	Süd- & Mittelamerika
				<i>O. australiensis</i>	24	EE	Australien
				<i>O. brachyantha</i>	24	FF	Afrika
Tertiärer Genpool <i>O. meyeriana</i> -Komplex				<i>O. ridleyi</i> -Komplex			
<i>O. meyeriana</i> -Komplex				<i>O. ridleyi</i> -Komplex			
<i>O. granulata</i>	24	GG	Süd- & Südostasien	<i>O. longiglumis</i>	48	HHJJ	Irian Jaya, Papua Neuguinea, Indonesien
<i>O. meyeriana</i>	24	HHJJ	Süd- & Südostasien	<i>O. ridleyi</i>	48	HHJJ	Süd- & Südostasien
Unbekanntes Genom							
<i>O. schlechteri</i>	48	unbek.	Papua Neuguinea				

Das Virus, von dem zwei Stämme (RGSV und RGSV-2) bekannt sind (HIBINO, 1996), wird von der Stirnhöckerzirpenart Brown Planthopper übertragen. Anfang der 70er Jahre wurden im International Rice Research Institute (IRRI) auf den Philippinen 6723 Herkünfte von *Oryza sativa* und verschiedenen Wildarten auf Virusresistenz getestet, eine einzige resistente Linie wurde in der Art *O. nivara* gefunden. Da *O. nivara* dem primären *Oryza*-Genpool angehört (Tabelle 1), in dem nur Arten vertreten sind, die wie *O. sativa* das A-Genom besitzen, war es möglich, durch Genaustausch zwischen homologen Chromosomen das dominante Resistenzgen *Gs* für den RGSV-Stamm des Grassy Stunt Virus in kurzer Zeit in angepaßte Kulturreisorten einzukreuzen (KHUSH und LING, 1974). Das *nivara*-*Gs*-Gen besitzt allerdings keine Resistenz gegenüber dem Virusstamm RGSV-2. Grassy Stunt ist jedoch heute kein großes Problem mehr, da die meisten in Asien angebauten Reissorten über Resistenz gegenüber dem Vektor des Virus, Brown Planthopper, verfügen.

Ein weiteres Beispiel für eine erfolgreiche Einkreuzung eines wichtigen Merkmals eines Vertreters des primären Genpools mit dem A-Genom ist das Gen *Xa21*, das aus der Wildart *O. longistaminata* stammt und Resistenz gegen die Weißfleckkrankheit besitzt (KHUSH et al., 1991). Diese in allen reisanbauenden Ländern gefürchtete Krankheit wird durch das Bakterium *Xanthomonas oryzae* verursacht.

Mit Hilfe molekularer Marker konnte *Xa21*, das gegenüber mindestens 19 Rassen des Erregers Resistenz zeigt, auf Chromosom 11 lokalisiert und kartiert werden (RONALD et al., 1992).

In Kalifornien, USA, gelang es, Resistenz gegen die von dem Pilz *Corticium sasakii* verursachte Reisstengelfäule aus der Wildart *O. rufipogon*, die mit ihrem A-Genom ebenfalls dem primären Genpool angehört, in den Kulturreis zu übertragen (TSENG und OSTER, 1994). Reisstengelfäule, die gewöhnlich erst bei älteren Pflanzen auftritt, ist in Kalifornien derzeit die gefährlichste Reiskrankheit. *O. rufipogon* besitzt außerdem Gene für Resistenz gegen die bakterielle Weißfleckkrankheit und das Tungro Virus, eine in Süd-Ostasien weitverbreitete Krankheit (HULL, 1996), die nach Befall zu einem gedrungenen Wuchs der Pflanzen und zu erheblichen Ertragseinbußen führt (Tabelle 2).

Kerngene mehrerer *Oryza*-Wildformen des primären Genpools sind wertvolle Quellen für Krankheitsresistenz; aber auch das Zytoplasma verschiedener Arten, die das A-Genom tragen, hat erheblich zum Zuchtfortschritt von Kulturreis beigetragen. Im Jahre 1970 entdeckten LIN und YUAN (1980) auf der chinesischen Insel Hainan eine mit Kulturreis verwandte Wildform, *Oryza sativa* f. *spontanea*. In Kreuzungen mit Kulturreisorten führt das Cytoplasma dieser Wildform zu Pollensterilität. Die Zytoplasma-Quelle für männliche Sterilität (cms), die auch 'wild abortive'

Tabelle 2: Biotische und abiotische Streßfaktoren von Kulturreis und genetische Ressourcen in züchterisch wertvollen Wildarten von *Oryza*
Table 2: Biotic and abiotic stress factors of cultivated rice and genetic resources in desirable wild species of *Oryza*

Streßfaktoren	Resistenz bzw. Toleranz in wilden <i>Oryza</i> -Arten
Blast (Reisbrennen, Brusone Krankheit) (Erreger: <i>Pyricularia grisea</i>)	<i>O. longiglumis</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. nivara</i> , <i>O. ridleyi</i>
Sheath Blight (Blattscheidendürre) (Erreger: <i>Corticium sasakii</i>)	<i>O. minuta</i> , <i>O. rufipogon</i>
Stem Rot-Reis-Stengelfäule (Erreger: <i>Sclerotium oryzae</i>)	<i>O. fatua</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. rufipogon</i>
Bacterial Blight (Weißfleck-Krankheit) (Erreger: <i>Xanthomonas oryzae</i>)	<i>O. australiensis</i> , <i>O. brachyantha</i> , <i>O. breviligulata</i> , <i>O. latifolia</i> , <i>O. longiglumis</i> , <i>O. longistaminata</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. ridleyi</i> , <i>O. rufipogon</i> , <i>O. australiensis</i> , <i>O. eichingeri</i> , <i>O. granulata</i> , <i>O. latifolia</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. punctata</i>
Brown Planthopper (<i>Nilaparvata lugens</i>)	<i>O. breviligulata</i> , <i>O. eichingeri</i> , <i>O. glaberrima</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. punctata</i>
Green Leafhopper (<i>Nephotettix virescens</i>)	<i>O. eichingeri</i> , <i>O. latifolia</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. punctata</i>
White-backed Planthopper (<i>Sogatella furcifera</i>)	<i>O. brachyantha</i>
Yellow Stem Borer (<i>Scirpophaga incertulas</i>)	<i>O. brachyantha</i> , <i>O. minuta</i> , <i>O. nivara</i> , <i>O. officinalis</i> , <i>O. ridleyi</i>
Stemborer (<i>Chilo</i> spp.)	<i>O. punctata</i>
Zigzag Leafhopper (<i>Recilia dorsalis</i>)	<i>O. officinalis</i>
Thrips	<i>O. nivara</i>
Grassy Stunt-Virus	<i>O. officinalis</i> , <i>O. rufipogon</i>
Tungro-Virus	<i>O. brachyantha</i>
Laterit-Böden	<i>O. rufipogon</i>
Schwefelsaure Böden	<i>O. australiensis</i> , <i>O. breviligulata</i> , <i>O. glaberrima</i> , <i>O. longistaminata</i> , <i>O. meridionalis</i> , <i>O. nivara</i> , <i>O. rhizomatis</i>
Dürre	

(WA) bezeichnet wird, war der Grundstein für die Hybridreiszüchtung in China. Obwohl zwischenzeitlich in anderen Wildreisarten (*O. nivara*, *O. glumaepatula*, *O. perennis*, *O. rufipogon*) weitere Plasmen, die zu männlicher Sterilität führen, gefunden wurden, hat sich in China cms-WA zu 88 % durchgesetzt (VIRMANI, 1996). Zahlreiche effektive Restorerlinien in kultivierten *indica*-Reissorten wurden inzwischen identifiziert, die in der Lage sind, die Fertilität der cms-WA-Linien wiederherzustellen. BHARAI et al. (1995) lokalisieren ein dominantes und ein unvollständig dominantes Restorer-gen mit Hilfe trisomer Linien auf den Chromosomen 7 bzw. 10. Ertragszunahmen zwischen 15 und 20 % der Hybridsorten gegenüber den selbstbefruchtenden Sorten führten dazu, daß in China heute etwa auf der Hälfte der gesamten Reisfläche Hybridsorten angebaut werden (VIRMANI, 1996). Andere Länder wie Indien, Indonesien, Vietnam und die Philippinen unternehmen zur Zeit große Anstrengungen, eigene Hybridsorten auf den Markt zu bringen.

Während die Übertragung fremder Plasmen und Kern-gene aus dem primären Genpool in adaptierte Kulturreis-formen ohne Probleme bewerkstelligt wird, ist die Einführung nützlicher Gene aus dem sekundären Genpool schwieriger. Die Wildreisart *O. punctata*, die Resistenz gegenüber dem Brown Planthopper, dem White-backed Planthopper und dem Zigzag Leafhopper besitzt und das B-Genom trägt (Tabelle 2), wurde mit Kulturreis gekreuzt (KHUSH, 1997), jedoch konnte bislang kein Gentransfer in *O. sativa* nachgewiesen werden. Darüberhinaus gelang es, zwischen *O. sativa* und der Wildart *O. officinalis*, die das C-Genom besitzt und auch dem sekundären Genpool angehört, Bastarde herzustellen. Eine Regeneration der F_1 -Pflanzen, die meist männlich steril waren, gelang aber nur über Embryokulturen (JENA und KHUSH, 1990). Die Paarung der aus dem A- und C-Genom stammenden Chromosomen miteinander war sehr gering. Nach Rückkreuzung solcher Bastarde mit *O. sativa* wurden allotriploide AAC-Linien, hypotriploide und einige diploide Nachkommen selektiert. Unter letzteren fanden sich Linien, die Resistenz gegenüber Brown Planthopper und White-backed Planthopper besaßen (JENA und KHUSH, 1990). Der Brown Planthopper, auch Überträger des Grassy Stunt Virus, gehört zu den destruktivsten Schädlingen im Reisbau. Durch seine Saugschäden an den Blättern hinterläßt er Welkeerscheinungen, sog. 'hopper burns', und nesterweise 'verbrannte' Pflanzen. White-backed Planthopper tritt in asiatischen Ländern vor allen dort auf, wo Brown Planthopper-resistente Sorten bereits angebaut werden. Außer in

O. officinalis wurde Resistenz gegen den White-backed Planthopper in den Wildarten *O. punctata* und *O. latifolia* gefunden (VELUSAMY, 1989). Die in den Tropen und Subtropen Asiens beheimatete Art *O. officinalis* besitzt auch Gene für Resistenz gegen das Tungro-Virus.

Aus der tetraploiden Wildart *O. minuta*, die auf den Philippinen und Papua Neuguinea beheimatet ist und die beiden Genome B und C besitzt, wurden mit Erfolg Gene für Resistenz gegen die bakterielle Weißfleckenkrankheit und die Brusone Krankheit in das Kulturreisgenom übertragen (AMANTE-BORDEOS et al., 1992; MARIAM et al., 1996). Der Erreger der Brusone-Krankheit, *Pyricularia grisea* (VALENT und CHUMLEY, 1991), gilt als der den Reis auf der ganzen Welt am meisten schädigende Pilz. Mindestens 14 dominante Gene und 12 QTL's (Quantitative Trait Loci) für Resistenz bzw. partielle Resistenz gegen diese Krankheit wurden bereits den zugehörigen Chromosomen zugeordnet und mit Hilfe molekularer Marker kartiert (YU et al., 1996; PAN et al., 1998).

Nach Kreuzung der Wildart *O. minuta* mit *O. sativa* wurden unter Verwendung von Embryokulturen F_1 -Bastarde regeneriert, die zwar hochgradig pollensteril waren, aber mit Kulturreisherkünften rückgekreuzt werden konnten. In der BC_2 und deren Selbstungsnachkommen wurden Brusone-resistente Individuen gefunden, die einen Chromosomensatz von $2n = 24$ aufwiesen, aber partiell fertil waren. Die Beobachtung gelegentlicher Bivalentpaarung der Chromosomen in den Meiosen der Pollenmutterzellen der F_1 -Bastarde läßt vermuten, daß Gentransfer über Rekombinationsereignisse partiell homologer Chromosomen stattgefunden hat. Versuche zur Übertragung der Resistenz gegen den Stemborer (*Chilo* spp.), die auch in *O. minuta*-Herkünften beobachtet wurde, sind derzeit im IRRI im Gange (CHAUDHARY und KHUSH, 1990).

In der Nachkommenschaft von Kreuzungen zwischen *O. latifolia*, einer tetraploiden Wildart, die in Mittel- und Südamerika beheimatet ist und die Genome C und D besitzt, mit *O. sativa* wurden Linien für Resistenz gegen den Brown Planthopper, White-backed Planthopper und Weißfleckenkrankheit gefunden (BRAR und KHUSH, 1997).

Auch die in den australischen Tropen beheimatete diploide Wildart *O. australiensis* (Genom: EE), die mit einem DNA-Gehalt von 1.96 pg/2C das größte Genom aller bekannten *Oryza*-Arten besitzt, und die in Afrika vorkommende diploide Art *O. brachyantha* (Genom: FF), die mit 0.72 pg/2C das kleinste Genom unter den *Oryza*-Arten aufweist (UOZU et al., 1997), gehören dem sekundären Genpool an. Unter geselbsteten BC_2 -Nachkommen aus

Kreuzungen colchiziniert auto-tetraploider Kulturreissorten mit *O. australiensis* wurden einige Linien gefunden, die resistent gegenüber Brown Planthopper und Weißfleckenkrankheit waren (MULTANI et al., 1994). Das Gen für Resistenz gegen Brown Planthopper wurde mit Hilfe von Restriktions-Fragment-Längen-Polymorphismen (RFLP's) auf Chromosom 12 lokalisiert (ISHII et al., 1994).

Ebenso traten in BC₂-Nachkommenschaften der Kreuzungen *O. sativa* x *O. brachyantha* Pflanzen auf, die Resistenz gegenüber mehreren Rassen der Weißfleckenkrankheit (BRAR und KHUSH, 1997) bzw. gegenüber Stemborer und Yellow Stemborer (Tabelle 2) besaßen (CHAUDHARY und KHUSH, 1990; BRAR und KHUSH, 1997).

Wildarten von *Oryza* besitzen außer wertvollen Genen für Resistenz gegenüber Krankheiten und Schädlingen auch Mechanismen, bei länger andauernder Dürre zu überleben (Tabelle 2). Dürretoleranz ist in der Entwicklung von Trockenreissorten (upland rice) im Regenfelddbau ein wichtiges Zuchtziel (NGUYEN et al., 1997), dem in der Zukunft sehr viel mehr Beachtung geschenkt werden muß als bisher. Mehrere, dem primären und sekundären Genpool angehörende Wildarten besitzen Gene für Dürretoleranz (Tabelle 3), die durch Kreuzung in den Kulturreis übertragen werden können. Weitere abiotische Streßfaktoren im Reisbau sind widrige Bodenverhältnisse, z. B. Aluminiumtoxizität oder hoher Salzgehalt (SHATISH et al., 1997). In der Wildart *O. rufipogon* wurden Toleranzgene gefunden, die es Pflanzen erlauben, auf schwefelsauren Böden zu wachsen. In *O. brachyantha* fand man Toleranzgene, um auf bestimmten Laterit-Böden wachsen zu können (KHUSH, 1997).

Bei allen bisher untersuchten Individuen aus Kreuzungen zwischen Kulturreis und den Wildarten, die die Genome C, D, E und F besitzen, konnte die Übertragung kompletter Fremdchromosomen ausgeschlossen werden. Untersuchungen mit RFLP's haben für *O. officinalis* (C-Genom) bestätigt, daß die Gene über Crossingover-Ereignisse in den Kulturreis übertragen worden sind (JENA et al., 1992). Sol-

che Gentransfers von Wildformen in Kulturformen (weite Kreuzungen) sind auch bei *Triticum* (Weizen), *Lycopersicon* (Tomate) und *Solanum* (Kartoffel) bekannt geworden (ZELLER, 1998).

Eine Gruppe wilder *Oryza*-Arten, zu denen *O. granulata* und *O. meyeriana* gehören, unterscheiden sich in ihren DNA-Eigenschaften so sehr von *O. sativa* (AGGARWAL et al., 1996), daß man ihnen ein neues Genomsymbol, GG, gegeben hat. Kreuzungen dieser Arten mit Kulturreis sind mit Hilfe von Embryokulturen gelungen, und Nachkommenschaften werden im IRRI zur Zeit auf übertragene Gene untersucht. Auch die tetraploiden Arten *O. longiglumis* und *O. ridleyi* (Genom: HHJJ), die züchterisch interessante Gene besitzen (Tabelle 2), haben im Vergleich zu *O. sativa* völlig andere DNA-Eigenschaften (AGGARWAL et al., 1996). Obwohl Bastarde zwischen *O. sativa* und *O. ridleyi* hergestellt werden konnten, wurde bisher kein Gentransfer in die Kulturart nachgewiesen (BRAR und KHUSH, 1997). Da Crossingover-Ereignisse in Kreuzungsbastarden zwischen Wildarten des diploiden *O. meyeriana*-, des tetraploiden *O. ridleyi*-Komplexes sowie der tetraploiden Art *O. schlechteri* und dem Kulturreis noch viel seltener sind als mit anderen Wildarten, hat man diese Formen in einem tertiären Genpool zusammengefaßt (KHUSH, 1997).

4.2 Transfer von Genen für physiologische Merkmale

Außer Genen für Resistenz und Toleranz gegenüber biotischen und abiotischen Streßfaktoren wurden in Wildarten zahlreiche Gene für wirtschaftlich wichtige physiologische Merkmale gefunden (Tabelle 3). Kürzere Reifezeit ist ein solches Merkmal. Traditionelle Reissorten reifen in 150 bis 180 Tagen. Durch Kombinationszüchtung und Einkreuzung von Genen für Frühreife versucht man, Sorten zu entwickeln, die schon in 100 bis 130 Tagen reif werden. Auch in der Wildart *O. australiensis* wurde ein Gen für Frühreife gefunden und in den Kulturreis eingekreuzt (ISHII et al., 1994). Das rezessive Gen wurde mit Hilfe von RFLP-Markern auf Chromosom 10 lokalisiert.

Manche Gräserarten wie die Quecke sind in der Lage, mit Hilfe vegetativen Wachstums unterirdische Achsenorgane (Rhizome), andere Arten Sproßausläufer (Stolonen) zu entwickeln und anschließend neue Triebe zu bilden. Solche Fähigkeiten hat man in den Reisswildarten *O. rhizomatis* und *O. schlechteri* beobachtet, die man jetzt in der Züchtung nutzen will (KHUSH, 1997). Drei andere Wildarten, die aus Mittel- und Südamerika stammen und dem sekun-

Tabelle 3: Gene für physiologische Merkmale aus Wildarten von *Oryza*
Table 3: Genes for physiological traits derived from wild species of *Oryza*

Frühreife	<i>O. australiensis</i>
Rhizom- bzw. Stolonenbildung	<i>O. rhizomatis</i> , <i>O. schlechteri</i>
Biomasse-Produktion	<i>O. alta</i> , <i>O. grandiglumis</i> , <i>O. latifolia</i>
Internodien-Wachstum	<i>O. glumaepatula</i> , <i>O. meridionalis</i> <i>O. rufipogon</i>
Perennierfähigkeit	<i>O. longistaminata</i> , <i>O. rufipogon</i>
Ertrag	<i>O. rufipogon</i>

dären Genpool angehören, verfügen über Gene, die zu einer Produktion großer Mengen an Biomasse in der Lage sind (Tabelle 3).

Im Naßreisbau gibt es Tiefwasser-Reiskulturen in Flußtälern, in denen der Wasserstand stark wechseln kann. Wenn bei der Schneeschmelze oder nach starken Regenfällen das Wasser pro Tag nicht mehr als 10 bis 15 cm ansteigt, kann das Wachstum der Tiefwasserpflanzen Schritt halten. Das rasche Wachstum vollzieht sich insbesondere in den Internodien. Nach Abzug des Hochwassers lagern die Halme auf dem Boden, bilden an den Nodien Adventivwurzeln, die sich im Boden verankern, richten sich auf, blühen und reifen ab. Man hat Gene für starkes Internodienwachstum in Kulturreisformen, aber auch in Wildarten, zum Beispiel das Gen *dw₃* in *O. rufipogon* (EIGUCHI et al., 1993a) gefunden (Tabelle 3) und nutzt es bereits nach Einkreuzung in adaptierten Zuchtsorten (EIGUCHI et al., 1993b).

Die dem primären Genpool angehörenden Wildarten *O. longistaminata* und *O. rufipogon* besitzen die Fähigkeit, jedes Jahr wieder neu auszutreiben, sie sind perennierend (KHUSH, 1997). In Gegenden, in denen Trockenreis angebaut wird und der Boden zu erodieren droht, ist man an Kulturreisformen interessiert, die perennierfähig sind. Daher sind zur Zeit im IRRI Untersuchungen im Gange, die entsprechenden Gene aus diesen beiden Wildarten in *O. sativa* zu übertragen.

Wichtigstes Ziel in der Reiszüchtung ist und bleibt hoher Ertrag. Bisher galt es als wenig wahrscheinlich, daß das genetische Potential nicht-adaptierter, wilder Arten zur Erhöhung des Ertragspotentials von Kulturreis beitragen könnte. Untersuchungen chinesischer und amerikanischer Wissenschaftler haben jedoch kürzlich gezeigt, daß Gene für quantitative Merkmale (Quantitative Trait Loci = QTL's) der Wildform *O. rufipogon* den Ertrag von Hybridreis bis zu 17 % erhöhen können (XIAO et al., 1996; TANKSLEY und MCCOUCH, 1997). Kreuzungen einer zytoplasmatisch männlich sterilen, kommerziellen chinesischen Inzuchtlinie für die Entwicklung von Hybridsorten mit einer aus Malaysia stammenden *O. rufipogon*-Herkunft und Selbstungen der BC₂-Nachkommen führten zu dieser Linie, die mit Hilfe der sogenannten QTL-Rückkreuzungsmethode entstanden ist. Die beiden für hohen Kornertrag notwendigen Genkomplexe *yld1.1* und *yld2.1* wurden auf den Reis-Chromosomen 1 bzw. 2 lokalisiert und führen zu Ertragszunahmen bis zu 1.2 t/ha.

5. Gentransfer mit Hilfe biotechnologischer Methoden

Die vorangehende Beschreibung hat deutlich gemacht, daß es in *Oryza* zahlreiche Wildarten gibt, die eine Fülle von Genen für wirtschaftlich wichtige Merkmale besitzen. Ein Teil dieser Gene, insbesondere derjenigen Arten, die dem primären Genpool angehören, ist durch Crossingover ohne große Probleme in das Kulturreis-Genom zu übertragen. Größere Schwierigkeiten beim Transfer machen Wildarten des sekundären Genpools, und bei der Übertragung von Genen aus Arten des tertiären Genpools sind noch größere Hindernisse zu überwinden.

In den letzten Jahren wurden Untersuchungen angestellt, mit Hilfe von Protoplasten Zellkerne, d. h. den gesamten Chromosomensatz von Kulturreis mit Kernen verschiedener Wildarten zu fusionieren (SHIMAMOTO, 1996). Mehrere Kombinationen wurden zu ganzen Pflanzen regeneriert, Samen produzierte jedoch nur der somatische Bastard *O. sativa* x *O. eichingeri*. Um die Gene nutzen zu können, müssen die Fusionsbastarde jedoch mit Kulturreis rückgekreuzt und die Gene in das Reisgenom integriert werden.

Sehr viel gezielter erreicht man Gentransfers durch die Schaffung transgener Pflanzen mittels DNA-Transformation. WANG et al. (1996) und RONALD (1998) gelang es, das Gen *Xa21* für bakterielle Weißfleckkrankheit aus der Wildart *O. longistaminata* zu isolieren und in eine Kulturreisform zu transformieren. Die transgenen Linien besitzen Resistenz gegenüber zahlreichen Isolaten des Erregers. Auch mit der Übertragung von Resistenz gegenüber Schädlingen hat man erste Erfolge unter Verwendung eines Toxingens von *Bacillus thuringiensis* (Bt) erzielt. Dieses Bakterium bildet ein Protein, das im Darm von Schmetterlingslarven zur Auflösung der Membran der Wandzellen führt. Man hat *cry*-Gene, die für insektenspezifische δ -Endotoxine von Bt codieren, isoliert, auf Goldpartikel aufgebracht und mit der DNA-Partikelpistole in Pflanzengewebe von *Oryza sativa* geschossen. Auf diese Weise konnten transgene Reislinien selektiert werden, die resistent gegenüber dem Yellow stem borer (*Scirpophaga incertulas*) sind (WÜNN et al., 1996; NAYAK et al., 1997; WU et al., 1997; ALAM et al., 1998).

Eine Reihe von Schädlingen sezerniert um die Infektionsstelle herum bestimmte Proteasen in die Pflanzenzellen und kann durch den Abbau zellulärer Proteine die für den eigenen Stoffwechsel notwendigen Aminosäuren der Pflanze nutzen. Manche Pflanzenarten, z. B. die afrikanische Cowpea (*Vigna unguiculata*) ist in der Lage, diese Strategie durch die Produktion eines Trypsin-Inhibitors zu

durchkreuzen. Dieses Protein verhindert bei Fraßinsekten die Bildung des Verdauungsenzyms Trypsin und entwickelt dadurch Resistenz gegenüber Schädlingen. Das Gen *CpTi* für den Cowpea-Trypsin Inhibitor konnte kürzlich isoliert und mit Hilfe einer Protoplasten-Transformation in Anwesenheit von Polyethylenglycol in Kulturreisarten übertragen werden (XU et al., 1996). Transgene Reislinien exprimieren nun Resistenz gegenüber dem Striped Stemborer (*Chilo suppressalis*) und dem Pink Stem borer (*Sesamia inferens*). Darüberhinaus gelang es in anderen Experimenten, nach Protoplasten-Transformation ein Gen für Chitinase in das Reisgenom zu integrieren. Die transgenen Pflanzen zeigten daraufhin Resistenz gegenüber dem pathogenen Pilz *Rhizoctonia solani* (LIN et al., 1995). Das Enzym Chitinase ist in der Lage, das Chitin in den Zellwänden der Erreger zu zerstören und diese dadurch abzutöten.

Diese ersten Ergebnisse der Übertragung isolierter Gene zur Schädlings-, Pilz- und Bakterienbekämpfung in *Oryza sativa* sind vielversprechend. Transgene Sorten gelten heute als eine wertvolle Ergänzung für die Erweiterung der genetischen Variation und für die Realisierung zahlreicher Zuchtziele beim Kulturreis.

6. Ausblick

Die wilden Arten von *Oryza* sind eine unschätzbar wichtige Ressource der Menschheit. Durch die Intensivierung des Ackerbaus werden diese Arten jedoch immer mehr zurückgedrängt. Die Aktivitäten zur Erhaltung der genetischen Diversität der wilden Arten sowohl in ihren natürlichen Lebensräumen (*in situ*-Konservierung) als auch in den lokalen und internationalen Genbanken (*ex situ*-Konservierung) müssen weiter intensiviert werden. Internationale Einrichtungen wie das International Rice Research Institute (IRRI) in Los Baños, Philippinen (JACKSON, 1997) und das National Institute of Agrobiological Resources in Tsukuba, Japan (NAKAGAHARA et al., 1997) müssen auch in Zukunft großzügig finanziell gefördert werden, damit die begonnenen Arbeiten zügig weitergeführt und neue Projekte in Angriff genommen werden können. Traditionelle Methoden müssen dabei ebenso ihren Platz haben wie der Einsatz der Zellbiologie und Gentechnologie. Durch die Konzentrierung auf das Hauptziel der Verbesserung des Ertrags- und Qualitätspotentials neuer Sorten, müßte es möglich sein, in Zukunft zur Ernährungssicherung vor allem der in den Entwicklungsländern lebenden Menschen beizutragen.

Literatur

- AGGARWAL, R. K., D. S. BRAR and G. S. KHUSH (1996): Two new genomes in the *Oryza* complex identified on the basis of molecular divergence analysis using total genomic DNA hybridization. *Mol. Gen. Genet.*, 254, 1–12.
- ALAM, M. F., K. DATTA, E. ABRIGO, A. VASQUEZ, D. SENADHIRA and S. K. DATTA (1998): Production of transgenic deepwater indica rice plants expressing a synthetic *Bacillus thuringiensis cryIA(b)* gene with enhanced resistance to yellow stem borer. *Plant Science*, 135, 25–30.
- AMANTE-BORDEOS, A., L. A. SITCH, R. NELSON, R. D. DALMACIO, N. P. OLIVA, H. ASSWIDINNOOR and H. LEUNG (1992): Transfer of bacterial blight and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *Oryza sativa* L. *Theor. Appl. Genet.*, 84, 345–354.
- BHARAI, T. S., S. S. VIRMANI and K. S. KHUSH (1995): Chromosomal location of fertility restoring genes for 'Wild Abortive' cytoplasmic male sterility using primary trisomics in rice. *Euphytica*, 83, 169–173.
- BRAR, D. S. and G. S. KHUSH (1997): Alien introgression in rice. *Plant Molecular Biology*, 35, 35–47.
- CHAUDHARY, R. C. and G. S. KHUSH (1990): Breeding rice varieties for resistance against *Chilo* spp. of stem borers in Asia and Africa. *Insect Sci. Applic.*, 11, 659–669.
- CHEN, B. and Q. JIANG (1997): Antiquity of the earliest cultivated rice in central China and its implications. *Econ. Botany*, 51, 307–310.
- HIBINO, H. (1996): Biology and epidemiology of rice viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 34, 249–274.
- EIGUCHI, M., H.-Y. HIRANO, Y. SANO and H. MORISHIMA (1993a): Effects of water depth on internodal elongation and floral induction in a deepwater-tolerant rice line carrying the *dw₃* gene. *Japan. J. Breed.*, 43, 135–139.
- EIGUCHI, M., R. SANO, H.-Y. HIRANO and Y. SANO (1993b): Genetic and developmental bases for phenotypic plasticity in deepwater rice. *J. Heredity*, 84, 201–205.
- FAO (1998) <http://apps.fao.org/>
- HULL, R. (1996): Molecular biology of rice tungro viruses. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 34, 275–297.
- ISHII, T., D. S. BRAR, D. S. MULTANI and G. S. KHUSH (1994): Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earliness introgressed from *Oryza australiensis* into cultivated rice, *O. sativa* L. *Genome*, 37, 217–221.
- ISHII, T., T. NAKANO, H. MAEDA and O. KAMIJIMA (1996): Phylogenetic relationships in A-genome species of rice as revealed by RAPD analysis. *Genes Genet. Syst.* 71, 195–201.

- JACKSON, M. T. (1997): Conservation of rice genetic resources: the role of the international rice gene bank at IRRI. *Plant Molec. Biology*, 35, 61–67.
- JENA, K. K. and G. S. KHUSH (1990): Introgression of genes from *Oryza officinalis* Well ex Watt to cultivated rice, *Oryza sativa* L. *Theor. Appl. Genet.*, 80, 737–745.
- JENA, K. K., G. S. KHUSH and G. KOCHERT (1992): RFLP analysis of rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines. *Theor. Appl. Genet.*, 84, 608–616.
- KHUSH, G. S. (1997): Origin, dispersal, cultivation and variation of rice. *Plant Molecular Biology*, 35, 25–34.
- KHUSH, G. S., E. BACALANGCO and T. OGAWA (1991): A new gene for resistance to bacterial blight from *O. longistaminata*. *Rice Genet. Newsletter*, 7, 121–122.
- KHUSH, G. S. and K. C. LING (1974): Inheritance of resistance to grassy stunt virus and its vector in rice. *J. Heredity*, 65, 134–136.
- LIN, S. C. and L. P. YUAN (1980): Hybrid rice breeding in China: In: Innovative approaches to rice breeding, IRRI, Philippines, pp. 35–51.
- LIN, W., C. S. ANURATHA, K. DATTA, I. POTRYKUS, S. MUTHUKRISHNAN and S. K. DATTA (1995): Genetic engineering of rice for resistance to sheath blight. *Bio/Technology*, 13, 686–691.
- MULTANI, D. S., K. K. JENA, D. S. BRAR, B. G. DE LOS REYOS, E. R. ANGELES and G. S. KHUSH (1994): Development of monosomic alien addition lines and introgression of genes from *O. australiensis* Domin. to cultivated rice *O. sativa* L. *Theor. Appl. Genet.*, 88, 102–109.
- NAKAGAHARA, M., K. OKUNA and D. VAUGHAN (1997): Rice genetic resources: history, conservation, investigative characterization and use in Japan. *Plant Molecular Biology*, 35, 69–77.
- NAYAK, P., D. BASU, S. DAS, A. BASU, D. GHOSH, N. A. RAMAKRISHNAN, M. GHOSH and K. SEN (1997): Transgenic elite indica rice plants expressing *CryIaC* δ -endotoxin of *Bacillus thuringiensis* are resistant against yellow stem borer (*Scirpophaga incertulas*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94, 2111–2116.
- NGUYEN, H. T., R. CHANDRA BABU and A. BLUM (1997): Breeding for drought resistance in rice: physiology and molecular genetics considerations. *Crop Sci.*, 37, 1426–1434.
- PAN, Q., L. WANG, T. TANISAKA and H. IKEHASHI (1998): Allelism of rice blast resistance genes into Chinese rice cultivars and identification of two new resistance genes. *Plant Pathology*, 47, 165–170.
- PORTERES, R. (1956): Taxonomie agrobotanique des riz cultivés, *O. sativa* L. et *O. glaberrima* Steudel. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.*, 3, 341–356.
- RONALD, P. C. (1998): Transgener resistenter Reis. *Spektrum der Wissenschaft* 1998, 72–77.
- RONALD, P. C., B. ALBANO, R. TABIEN, L. ABENES, K. WU, S. MCCOUCH and S. D. TANKSLEY (1992): Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight disease resistance locus, *Xa21*. *Mol. Gen. Genet.*, 236, 113–120.
- SHATISH, P., O. L. GAMBORG and M. W. NABORS (1997): Establishment of stable NaCl-resistant rice plant lines from anther culture: distribution pattern of K^+/Na^+ in callus and plant cells. *Theor. Appl. Genet.*, 95, 1203–1209.
- SHIMAMOTO, K. (1996): Genetic manipulation of rice: from protoplasts to transgenic plants. *Jpn. J. Genet.*, 67, 273–290.
- TANKSLEY, S. D. and S. R. MCCOUCH (1997): Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science*, 277, 1063–1066.
- TSENG, S. T. and J. J. OSTER (1994): Registration of 87-Y-550, a rice germplasm line resistant to stem rot disease. *Crop Sci.*, 34, 314.
- UOZU, S., H. IKEHASHI, N. OHMIDO, H. OHTSUBO, E. OHTSUBO and K. FUKUI (1997): Repetitive sequences: cause for variation in genome size and chromosome morphology in the genus *Oryza*. *Pl. Mol. Biology*, 35, 791–799.
- VALENT, B. and F. G. CHUMLEY (1991): Molecular genetic analysis of the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 29, 443–467.
- VELUSAMY, R. (1989): Resistance of wild rices, *Oryza* spp., to the whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera-Delphacidae). *Crop Protection*, 8, 265–270.
- VIRMANI, S. S. (1996): Hybrid rice. *Advances in Agronomy*, 57, 377–462.
- WANG, G. L., W. Y. SONG, D. L. RUAN, S. SIDERIS and P. C. RONALD (1996): The cloned gene *Xa21* confers resistance to multiple *Xanthomonas oryzae* pv *oryzae* isolates in transgenic plants. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 9, 850–855.
- WU, C., Y. FAN, C. ZHANG, N. OLIVA and S. K. DATTA (1997): Transgenic fertile *japonica* rice plants expressing a modified *cryIA(b)* gene resistant to yellow stem borer. *Plant Cell Reports*, 17, 129–132.
- WÜNN, J., A. KLÖTT, P. K. BURKHARDT, G. C. GHOSH BISWAS, K. LAUNIS, V. A. IGLESIAS and I. POTRYKUS (1996): Transgenic indica rice breeding line IR58 expressing a synthetic *cryIA(b)* gene from *Bacillus thuringiensis*

provides effective insect pest control. *Bio/Technology*, 14, 171–176.

XIAO, J. S. GRANDILLO, S. N. AHN, S. R. MCCOUCH and S. D. TANKSLEY (1996): Genes from wild rice improve yield. *Nature*, 384, 223–224.

XU, D., Q. XUE, D. MCELROY, Y. MAWAL, V. A. HILDER and R. WU (1996): Constitutive expression of a cowpea trypsin inhibitor gene, *CpTi*, in transgenic rice plants confers resistance to two major rice insect pests. *Molecular Breeding*, 2, 167–173.

YU, Z. H., D. J. MACKILL, J. M. BONMAN, S. E. MCCOUCH, E. GUIDERDONI, J. L. NOTTEGHEM and S. D. TANKSLEY (1996): Molecular mapping of genes for resistance to rice blast (*Pyricularia grisea* Sacc.). *Theor. appl. Genet.*, 93, 859–863.

ZELLER, F. J. (1998): Genetische Ressourcen von Wildpflanzenarten beleben die Kulturpflanzenzüchtung. *Biologie in unserer Zeit*, 28 (6), 371–380.

Anschrift des Verfassers

Prof. Dr. Friedrich J. Zeller, Lehrstuhl für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Technischen Universität München, D-85350 Freising-Weihenstephan

Eingelangt am 12. Juni 1998

Angenommen am 18. September 1998