

DER ZÜCHTER

19. BAND

1949

HEFT 10

(Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Universität Berlin.)

Die Genetik des *incana*-Charakters und der Anthozyanbildung bei der Levkoje.

Von Prof. Dr. H. KAPPERT.

Die seit der Wiederaufnahme vererbungswissenschaftlicher Untersuchungen in das Experiment einbezogene Levkoje (CORRENS 1901) hat die Genetik mit zwei Problemen lange beschäftigt. Das erste Problem: das Immerspalten der Kultursippen in gefüllt und einfach blühende Individuen, wurde vor 12 Jahren durch den Nachweis selbständiger, mit dem Einfachen gekoppelter und austauschbarer Letalfaktoren gelöst (KAPPERT 1937). Das zweite Problem: die Vererbung der Behaarung von Blatt und Stengel bei den eigentlichen *incana*-Sippen in Verbindung mit der Blütenfarbe ist von SAUNDERS 1924 soweit geklärt worden, daß die polygene Natur dieser Merkmale und ein Zusammenwirken von Behaarungs- und Farbfaktoren augenscheinlich wurde. Der Versuch, die Zahl der beteiligten Gene und die Art des Zusammenwirkens zu bestimmen, brachte aber wenig befriedigende Ergebnisse, die zu einer neuen experimentellen Bearbeitung des *incana*-Problems drängten. Die dazu angestellten Untersuchungen, über die zu einem Teil bereits in einem Vortrag vor der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1944 berichtet wurde, und die inzwischen durch weitere Experimente ergänzt wurden, führten zu einer einfachen und grundsätzlich voll befriedigenden Erklärung der Vererbungsverhältnisse.

Bei der zweifellos vorliegenden Polygenie des Merkmals „behaart“, auf die aus dem Ergebnis von Kreuzungen unbehaart \times unbehaart = behaart geschlossen werden mußte, schien es wichtig, die zur Verfügung stehenden unbehaarten Sippen in bezug auf ihren Gehalt an komplementär wirkenden Behaarungsfaktoren zu untersuchen. Für eine solche Aufgabe ist die diallele Paarung zweifellos die vollkommenste Methode, und so wurden aus der Kategorie der „lackblättrigen“ Levkojen, wie die unbehaarten „glabra“-Formen der *Matthiola incana* in den Katalogen der Saatzüchter genannt werden, Vertreter verschiedener *glabra*-Gruppen untereinander gekreuzt, und zwar: die „Quedlinburger Sommerlevkoje“, die „Schnee-

flocke“ und die violett blühende Levkoje mit Lackblatt. Verschiedene Formen der gleichen Gruppe, z. B. der Quedlinburger Sommerlevkojen erwiesen sich in ihren *incana*-Faktoren als identisch, so daß die diallelen Kreuzungen auf drei Kombinationen beschränkt werden konnten. Später machte die Einbeziehung des „semi-*incana*“-Charakters auch die Kreuzung aller *glabra*-Vertreter mit diesem Typus notwendig. Für die Feststellung der Beziehungen der Behaarungsgene zu den Farbfaktoren war dann die Kreuzung dieser Formen mit einer anthozyanfreien *incana*-Sippe erforderlich. Zuletzt waren dann die Koppelungsverhältnisse der Gene untereinander zu untersuchen.

I. Die *incana*- und semi-*incana* Gene.

Aus der Gruppe der lackblättrigen Sommerlevkoje standen die „allgefüllte“ weißblühende und eine gelbe mit hellem Laub zur Verfügung, von der niedrigen, weißblühenden „Schneeflocke“ eine auf Stammmaterial der Gebr. Dippe A. G. zurückgehende Individualauslese Nr. 958 sowie von den farbig blühenden *glabra*-Sorten die Nachzucht Nr. 294 einer violetten Sorte der Gebr. Dippe A. G. Von den semi-*incana*-Typen, d. h. den Levkojen mit behaarter Unter- und glatter Blattoberseite waren drei mit verschiedenen Namen bezeichnete Herkünfte beschafft worden, die aber keine Unterschiede im Aussehen und Verhalten erkennen ließen. Jede der genannten *glabra*-Sorten gab in Kreuzungen mit jeder anderen eine behaarte F_1 und in der F_2 eine Spaltung nach 9 *incana* : 7 *glabra*, wie aus den zur Tabelle II zusammengestellten Zahlen hervorgeht. In jeder Kreuzung sind also zwei dominierende Allele beteiligt, deren Kombination den dichten Filz von Sternhaaren auf dem jungen Blatt verursacht. Den Eltern fehlt je ein dominierender Faktor und zwar jeder der beteiligten Gruppen ein anderer, wie die dihybriden Spaltungen im Verhältnis 9 : 7 erkennen lassen. (Vgl. Tabelle.)

Tabelle I. Spaltungszahlen aus den Kreuzungen *incana* \times *glabra*.

| <i>incana</i> Elter | <i>glabra</i> Elter | Vers.-Nr. | Gener. | Spaltungszahlen | Sa. | Idealzahlen für 3:1 Verhältnis | P. |
|---------------------|-------------------------------|-----------|--------|------------------|-----|--------------------------------|------|
| 58 = weiße Stange | 707 ♂ = allgefüllt | K 958,44 | F_2 | 79 i. : 27 gl. | 106 | 78,50: 26,50 | 0,92 |
| | 1,18 ♀ = helllaub. gl. | K 753,43 | F_3 | 575 : 190 | 765 | 573,75: 191,25 | 0,92 |
| | 958 ♂ = Schneeflocke | K 956,44 | F_2 | 81 : 28 | 109 | 81,75: 27,25 | 0,80 |
| | 958 ♀ = „ | K 937,43 | F_2 | 283 : 80 | 363 | 272,25: 90,75 | 0,20 |
| | | K 951,44 | F_2 | 86 : 27 | 113 | 84,75: 28,25 | 0,34 |
| 6,9 = blaue R-Baum | 294 ♂ = violett mit Lackblatt | K 957,44 | F_2 | 234 : 91 | 325 | 243,75: 81,25 | 0,21 |
| | 958 ♂ = Schneeflocke | K 910,43 | F_2 | 215 i. : 82 gl. | 297 | 222,75: 74,25 | 0,30 |
| | | 44 | F_3 | 210 : 64 | 284 | 205,50: 68,50 | 0,70 |
| | 958 ♂ = Schneeflocke | K 911,43 | F_3 | 392 i. : 140 gl. | 532 | 399,00: 133,00 | 0,63 |

Von den geprüften *incana*-Sorten ist nur die „weiße Stange“ mit allen drei *glabra*-Gruppen gekreuzt worden. Da aber aus den bisher vorliegenden zahlreichen Kombinationen der verschiedensten *incana*-Formen untereinander niemals *glabra*-Typen als Spaltungsprodukte erhalten worden sind, so darf angenommen werden, daß alle behaarten Genotypen in bezug auf die *incana*-Faktoren übereinstimmen. Gegenüber der lackblättrigen „Schneeflocke“ zeigen die *incana*-Typen „Blaue Riesenbaum“ und die Neuzüchtung Z 22 ein übereinstimmendes Verhalten: Jede Kreuzung zwischen *incana* und *glabra* gibt eine 3 : 1 Spaltung, und zwar mit Zahlen, welche der Erwartung in einer Weise entsprechen, die in Anbetracht des meist schwächeren Wachstums der *glabra*-Genotypen überraschen. Der Platzersparnis wegen sind aber die Zahlen der Tabelle aus mehreren Einzelresultaten

dominierende Faktoren bedingt wird, die als G (Grundfaktor), E (Entwickler und J (*incana*) symbolisiert sein mögen. Ein Ersatz von G durch g führt zur Glattblättrigkeit, etwa vom Genotyp der „Schneeflocke“, e bedinge das Lackblatt der Quedlinburger Sommerlevoje, i den Typ der violetten *glabra*. Da der Normaltyp der *Matthiola* sicher behaart gewesen ist, müssen die *glabra*-Typen auf rezessive Mutationen der verschiedenen *incana*-Faktoren zurückgeführt werden, entsprechend dem folgenden Schema:

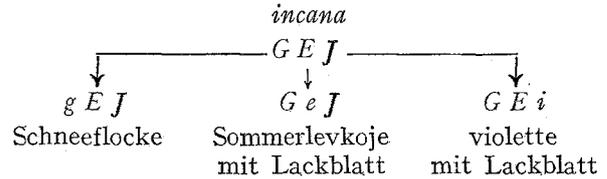


Tabelle II. Spaltungszahlen aus den Kreuzungen *glabra* × *glabra*.

| P _A | P _B | Vers.-Nr. | Gener. | Spaltungszahlen | Sa. | Idealzahlen für 9 : 7 Verhältnis | P. |
|--------------------|-----------------------------|-----------------------|----------------|------------------|------|----------------------------------|-------|
| 707 = allgefüllt | 958 ♂ = Schneefl. | K 961,44 | F ₂ | 56 i. : 59 gl. | 115 | 64,70 : 50,30 | 0,10 |
| | 958 ♀ = „ | K 611,41 | F ₂ | 91 : 71 | 162 | 91,12 : 70,88 | 0,97 |
| | | K 611,42 ¹ | F ₂ | 671 : 490 | 1161 | 652,96 : 507,94 | 0,29 |
| | 294 ♂ = viol. <i>glabra</i> | K 962,44 | F ₂ | 109 i. : 99 gl. | 208 | 117,00 : 91,00 | 0,28 |
| | 294 ♀ = „ | K 624,41 | F ₂ | 139 : 70 | 209 | 117,54 : 91,42 | 0,003 |
| 958 = Schneeflocke | | K 464,40 | F ₂ | 232 : 127 | 359 | 202,5 : 157,50 | 0,002 |
| | 294 ♂ = viol. <i>glabra</i> | K 950,44 | F ₂ | 185 i. : 143 gl. | 328 | 184,50 : 143,50 | 0,96 |

¹ Wiederholungsversuch Keimpflanzen.

zusammengezogen, und vor allem sind in den F₃-Ergebnissen eine ganze Anzahl von spaltenden F₂-Nachkommenschaften vereinigt. Einzelne Teilergebnisse zeigen jedoch stärkere Abweichungen und zwar mitunter zugunsten der *incana*- mitunter der *glabra*-Gruppe, entsprechend dem verschiedenen Verhalten der *glabra*-Phänotypen, die einerseits gegen Keimlingskrankheiten in der Saatschale resistenter zu sein scheinen, andererseits gegenüber der Konkurrenz der *incana* während des weiteren Wachstums ganz zweifellos unterlegen sind. Die Annahme monogenischer Unterschiede sämtlicher *glabra*-Typen gegenüber *incana* ist mit den Zahlen der Tabelle I somit gut begründet.

Nach den Zahlen der Tabelle II ist andererseits an dem dihybriden Charakter der Bastarde aus der Kombination von Vertretern der verschiedenen *glabra*-Gruppen nicht zu zweifeln. Während also jeder *glabra*-Genotyp sich nur in einem Gen gegenüber dem *incana*-Typus unterscheidet, besteht zwischen zwei verschiedenen *glabra*-Typen jeweils ein Unterschied in zwei Faktoren, so daß der *incana*-Charakter durch drei

Kreuzungen von „Schneeflocke“ mit „allgefüllt 707“ müssen dann Spaltungen in bezug auf G und E, von „allgefüllt“ mit „violett-lackblättrig“ Spaltungen in bezug auf J und E, Bastardierungen zwischen „Schneeflocke“ und „violett *glabra*“ aber Spaltungen in bezug auf G und J geben. Da aber das *incana*-Merkmal nur bei Gegenwart aller dominierenden Faktoren zustande kommt, muß die Phänotypenverteilung in der Spaltungspopulation einer *glabra* × *glabra*-Kombination dem dihybriden 9 : 7-Verhältnis entsprechen. In der Überzahl der durchgeführten Versuche ist die Übereinstimmung zwischen dieser Erwartung und dem Befund in der Tat eine gute. Unter den Kreuzungsnachkommen der violetten *glabra* und der allgefüllten 707 (= K 624,41 und K 464,40) finden sich aber zwei Beispiele einer sehr starken Abweichung, die kaum noch Zufallscharakter haben kann. In beiden Fällen handelt es sich aber offenbar um einen sekundären Ausfall der *glabra*-Genotypen unter der Wirkung anderer, die Vitalität schwächender Faktoren, und zwar von Chlorophyllfaktoren, die in K 464 gelbgrüne (*aurea*-)Typen entstehen lassen, die bei voller

Tabelle III. Das Verhalten der F₃-Generation aus Kreuzungen *glabra* × *glabra* (Keimschalen-Auszählungen).

| Kreuzungseltern | Vers.-Nr. | Zahl der F ₃ -Familien aus dihybrid.-monohybrid.-homozygot. <i>incana</i> -Pflanzen der F ₂ | | | <i>incana</i> : <i>glabra</i> Verhältnis in den dihybriden - monohybriden Nachkommenschaften | | P-Werte für die dihybrid.-monohybrid. | |
|--|-----------|---|------|-----|--|-----------------|---------------------------------------|------|
| | | gefd. 11 | 12 | 0 | | | | |
| ♀ 294 = viol. mit Lackblatt ♂ 707 = „allgef.“ So.-Levkoje | K 624,42 | gefd. 11 | 12 | 0 | 873 : 684 | 957 : 303 | 0,88 | 0,45 |
| | | erw. 10,4 | 10,4 | 2,6 | 875,8 681,2 | 945,0 315,0 | | |
| ♀ 958 = Schneeflocke | K 611,42 | gefd. 11 | 10 | 3 | 853 : 661 | 988 : 329 | 0,84 | 0,99 |
| | | erw. 10,8 | 10,8 | 2,7 | 851,6 662,3 | 987,8 329,2 | | |
| ♂ 707 = „allgef.“ So.-Levkoje | K 611,43 | gefd. 28 | 35 | 10 | 2046 : 1582 | 3544 : 1217 | 0,86 | 0,86 |
| | | erw. 32,4 | 32,4 | 8,1 | 2040,75 1587,25 | 3570,75 1190,25 | | |

Belichtung im Sommer lebensunfähig sind. Demgemäß wird dann auch das Defizit an *glabra*-Phänotypen durch die Ergebnisse des Freilandversuches hervorgerufen, in dem 145 *incana* auf 52 *glabra*-Pflanzen gefunden wurden. Ein im Gewächshaus in den ersten Entwicklungsstadien ausgezählter Keimchalenversuch hatte dagegen 87 *incana* auf 75 *glabra* gebracht statt 90,9:70,1. Auch bei K 624,41 ist ein Chlorophyllfaktor beteiligt, der, ähnlich dem *glabra*-Faktor, das Wachstum ein wenig beeinträchtigt. Das Zusammentreffen der beiden Faktoren läßt in diesem Falle aber ein Defizit an hellen *glabra*-Typen entstehen. Unter 99 hellgrünen Pflanzen werden nur 27 *glabra* statt 43,4 gefunden, während die dunkelgrünen unter 110 Pflanzen 43 *glabra* statt der erwarteten 48 aufwiesen. Die ursprünglich dihybride Spaltung des *incana*-Charakters kann also auch für diese Fälle kaum bezweifelt werden, zumal auch die Ergebnisse

Spaltung erkennen ließ, z. B. K 1108 = (958 × 294) × (58 × 207) = (Schneeflocke × violett *glabra*) × (weiße Stange × allgefüllte Sommerlevkoje). Die *glabra*-Pflanzen aus der ersten Kreuzung bestehen aus drei farbigen: *GEEii* und vier weißen: *ggEEJ*- bzw. *ggEEii*, die der zweiten aus *GGeeJJ*-Typen. Bei der Bastardierung der weißen *glabra*-Individuen wird dann der Zufall ebenso häufig eine *GEi* wie eine *gEi*-Gamete mit *GeJ* zusammen kommen lassen, so daß ebensoviel dihybride *GgEeJJ* wie trihybride *GgEeJi*-Pflanzen mit *incana*-Charakter erwartet werden müssen. Nur im Versuch K 1111 ist mit einem etwas häufigeren Auftreten dihybrider Spaltungspopulationen zu rechnen (4 di- auf 3 trihybride!), da aber dieser Versuch nur 2 Nachkommenschaften umfaßt, übt er auf die Verteilung kaum einen Einfluß aus, die bei 28 trihybrid und 32 dihybrid spaltenden Nachkommenschaften dem idealen Verhältnis recht gut

Tabelle IV. Ergebnis der Kreuzung von *glabra*-Typen aus der F₂ verschiedener *glabra* × *glabra* bzw. *glabra* × *incana* Bastardierungen.

| Vers.-Nr. | Herkunft | Nachk.-schaften mit einer Spaltung | | Zahl der <i>incana</i> : <i>glabra</i> -Typen in den trihybriden - dihybriden Spaltungspopulationen | | P-Werte für die trihybriden-dihybriden Spaltungen | |
|-----------------------------|--|------------------------------------|-------------|---|------------------------------|---|------|
| | | 27:37 | 0:7 | | | | |
| K 1108,46 (F ₂) | (958 × 294) × (58 × 707) = (Schneefl. × viol. <i>gl.</i>) × (w. Stge. × allgef.) | 8 (10) | 12 (10) | 268 : 396 (280) (384) | 718 : 569 (724) (563) | 0,37 | 0,74 |
| K 1009,46 (F ₂) | (958 × 58) × (294 × 707) = (Schneefl. × w. Stge.) × (viol. <i>gl.</i> × allgef.) | 12 (8,5) | 5 (8,5) | 590 : 833 (600) (823) | 277 : 187 (261) (203) | 0,60 | 0,13 |
| K 1110,46 (F ₂) | (958 × 58) × (118 × 294) = (Schneefl. × w. Stge.) × (gelbe So.-Lev. × viol. <i>gl.</i>) | 4 (7,5) | 11 (7,5) | 108 : 129 (100) (137) | 271 : 196 (263) (204) | 0,27 | 0,78 |
| K 1111,46 (F ₂) | (707 × 958) × (58 × 294) = (allgef. × Schneefl.) × (w. Stge. × viol. <i>gl.</i>) | 0 (0,86) | 2 (1,14) | — — | 72 : 43 (65) (50) | | 0,08 |
| K 1113,46 (F ₂) | (294 × 707) × (958 × 58) = (viol. <i>gl.</i> × allgef.) × (Schneefl. × w. Stge.) | 4 (3) | 2 (3) | 195 : 291 (205) (281) | 155 : 132 (152) (126) | 0,51 | 0,72 |
| | | 28 | 32 | 1161 : 1649 (1185) (1625) | 1493 : 1127 (1474) (1146) | 0,84 | 0,46 |

aus der F₃-Generation der Erwartung in jeder Beziehung entsprechen (vgl. Tabelle III).

Als weiterer Beweis für die digenischen Differenzen zwischen zwei verschiedenen *glabra*-Genotypen kann der Nachweis doppelt rezessiver Genotypen dienen. Dazu wurden aus der F₂ der Kreuzung Schneeflocke × allgefüllt (= K 611) 41 *glabra*-Pflanzen als Pollenlieferanten für eine gleichzeitige Bestäubung beider Elterntypen ausgewählt. Drei von diesen brachten sowohl mit der Schneeflocke als auch mit der allgefüllten Sommerlevkoje nur *glabra*-Nachkommen, enthielten also ebenso den rezessiven *glabra*-Faktor der Schneeflocke „g“ wie den der Sommerlevkoje „e“. Zu erwarten wären bei 41 Individuen 5,87 *gg ee*-Genotypen (= 1/7 aller *glabra*). Aus der Kreuzung violette *glabra* × allgefüllte Sommerlevkoje wurden in entsprechenden Versuchen 5 doppelt rezessive *ii ee*-Genotypen unter 27 geprüften, gefunden während 3,85 zu erwarten waren.

Trihybride Spaltungen ließen sich einwandfrei in den Kreuzungen nachweisen, zu denen *glabra*-Pflanzen aus zwei F₂-Populationen benutzt wurden, deren eine in zwei und deren andere in dem dritten Faktor eine

entspricht. Auch die Spaltungszahlen zeigen im einzelnen wie in ihrer Gesamtheit eine recht gute Übereinstimmung mit den erwarteten Werten (vgl. Tabelle IV).

Der Nachweis der dreifach rezessiven Genotypen aus den trihybriden Spaltungsnachkommenschaften ließ sich wieder durch Kreuzung einer größeren Zahl von *glabra*-Individuen mit allen drei *glabra*-Eltern führen. In 3 von 30 Versuchen wurden ausschließlich *glabra*-Nachkommen erhalten, was nur bei einer *gg ee ii*-Konstitution der Testpflanze möglich ist. Die weitere Kreuzung einer solchen *glabra*-Pflanze mit der weißen Stange gab einen *incana*-Bastard, der wieder *incana* und *glabra* im Verhältnis 27:37 brachte, ein Beweis, daß die weiße Stange ihren *incana*-Charakter tatsächlich 3 dominierenden Genen verdankt, *G*, *E* und *J*¹.

Die Beteiligung weiterer Gene an dem Zustandekommen des *incana*-Charakters ist selbstverständlich

¹ Die benutzten Symbole sind als mnemotechnisch einfache Hilfen der Erbanalyse benutzt worden und sollen keineswegs die endgültige Gen-Symbolisierung bei *Matthiola* vorwegnehmen.

durchaus möglich, sie konnte bisher aber nicht nachgewiesen werden. Um so interessanter ist dafür ein Typus von Levkojen, der zwischen den *incana*- und den *glabra*-Formen vermittelt, ein „semi-*incana*“-Typ, bei dem nur die Unterseite der Blätter mit Sternhaaren dicht bedeckt ist, während die Oberseite nur ganz vereinzelte Haare in der Nähe der Mittelrippe und am Blattrand besitzt und daher den Lackblattcharakter aufweist. Als Vertreter dieses semi-*incana*-Typus standen 3 unter verschiedenen Bezeichnungen bezogene Saatgutproben zur Verfügung, die sich aber in allen erkennbaren Merkmalen als identisch erwiesen. Experimentiert wurde daher nur mit einer als Nr. 690 geführten Sommerlevkoje mit blauen, nach dem Innern zu aufgehellten Blüten, und zwar wurden Bastarde zwischen dieser semi-*incana* und der weißen Stange und den Vertretern der drei *glabra*-Typen hergestellt. Aus den Kreuzungen mit *incana* sowie mit den *ee* oder *ii*-führenden *glabra*-Sorten wurden *incana*-Bastarde erhalten, nur die Kreuzung mit der *gg*-führenden Schneeflocke brachte *glabra*-Typen, die aber nicht rein weiß waren, sondern eine Spur von Färbung zeigten. Die erhaltenen Spaltungszahlen aus der F₂ deuteten auf einen monogenischen Unterschied zwischen *incana* und semi-*incana* mit Dominanz bzw. Prävalenz von *incana* und ebenso auf ein monohybrides Verhältnis in den Kreuzungen mit Schneeflocke, nur daß hier der *glabra*-Charakter prävalierte. Die Bastarde mit den beiden übrigen *glabra*-Typen: mit der allgefüllten (707) und der violetten mit Lackblatt (294) gaben offenbar dihybride Nachkommenschaften.

Die Übereinstimmung der gefundenen Zahlen mit der Erwartung war in den ersten Versuchen allerdings zum Teil sehr wenig befriedigend. So gab die F₂ der Kreuzung semi-*incana* × violett mit Lackblatt (= *GGEEii*) 126 *inc.*: 27 *sem.*: 34 *gl.*, Zahlen, die um 20,9, 8,1 und 12,8 von den erwarteten abweichen (vgl. Tabelle V). Der daraus errechnete Wert von $\chi^2 = 9,52$ wird als Zufallsergebnis nur in etwa 8 Versuchen unter 1000 gefunden. Weniger als einmal unter 10 000 Fällen ist aber „zufällig“ ein Resultat zu erwarten, wie es in der Bastardierung semi-*incana* × Schneeflocke erhalten wurde. Trotzdem ist ein Zweifel, daß es sich bei der letzten Kreuzung um eine monohybride Spaltung mit 1 semi-*incana*: 3 *glabra* handelt, ebenso wenig begründet, wie die Vermutung, daß die Annahme einer dihybriden Spaltung mit den Grundzahlen 9:3:4 in den Bastardnachkommen semi-*incana* × violett mit Lackblatt unberechtigt wäre. Die spaltenden Familien der F₃ zeigen nämlich im nächsten Jahre in beiden Kreuzungen eine recht befriedigende Übereinstimmung zwischen Erwartung und Befund. Die Ursache des verschiedenen Verhaltens der F₂ und F₃ beruht nicht zuletzt auf der mitunter nicht unerheblichen Variabilität in dem Grade der Behaarung, die sich als umweltabhängig erweist und die Abgrenzung zwischen den Phänotypen erschwert. So zeigen die Aufnahmeprotokolle die Klassifizierungsschwierigkeiten durch Bezeichnungen wie „fast *incana*“ oder „fast *glabra*“, Kategorien, die sich dann in den Folgegenerationen als *incana* bzw. *glabra* Heterozygoten erwiesen. Besonders instruktiv zeigten Versuche aus der letzten Aussaat die Umwelteinflüsse auf die Ausbildung der Behaarung. Als Material für die Auszählung standen zeitig in Kisten

pikierte Pflanzen von normaler Entwicklung zur Verfügung sowie Reste derselben Saat, die in den Keimchalen stehen geblieben und infolge des dichten Standes schlecht entwickelt waren. Die Heterozygoten aus der Nr. 1168 = semi-*incana* × *incana*

Tabelle V. Ergebnisse der Bastardierungen zwischen semi-*incana*, *incana* und *glabra*-Genotypen.

| Herkunft aus Kreuzungen von semi- <i>incana</i> mit: | F ₁ -Nachkommenschaften | | | F ₃ -Familien Zahl aller | F ₂ -Nachkommenschaften | | | F ₃ -Nachkommenschaften | | Heterozygoten <i>incana</i> Anzahl |
|--|------------------------------------|-------------|--|-------------------------------------|---|--|---|--|--------|------------------------------------|
| | Zahl | Bezeichnung | Spaltung | | Anzahl | dihybrider F ₂ -Pflanzen Spaltung | Anzahl | monohybrider F ₂ -Pflanzen Spaltung | Anzahl | |
| <i>incana</i> : „w. Stge.“ = 690 × 58 | 7 | 1167 bis 73 | 578 <i>inc.</i> : 204 <i>gl.</i> 586,5 195,5 | 24 | — | 17 (16) | 725 <i>inc.</i> : 240 <i>gl.</i> 723,75 : 241,25 | 7 (8) | | |
| <i>glabra</i> : „allgefüllt“ = 690 × 707 u. reziprok | 4 | 1177/78 | 230 <i>inc.</i> : 80 <i>sem.</i> : 119 <i>gl.</i> 241,05 80,4 107,1 | 4 | 66 <i>inc.</i> : 21 <i>sem.</i> : 31 <i>gl.</i> 66,4 22,1 29,5 | 1 (0,9) | 42 <i>inc.</i> : 17 <i>sem.</i> 44,25 14,75 15 <i>gl.</i> 43 <i>inc.</i> : — 14,5 | 0 (0,4) | | |
| hellaubige <i>glabra</i> = 690 × 118 | 1 | 1174 | 61 <i>inc.</i> : 17 <i>sem.</i> : 24 <i>gl.</i> 57,4 19,1 25,5 | 11 | 176 <i>inc.</i> : 56 <i>sem.</i> : 64 <i>gl.</i> 166,5 55,5 74,0 | 1 2,45 3 (2,45) | 38 <i>inc.</i> : 12 <i>sem.</i> 37,5 12,5 41 <i>gl.</i> 131 <i>inc.</i> : — 43,0 129,0 | 2 (1,2) | | |
| violett <i>glabra</i> = 690 × 294 | 2 | 1175/76 | 126 <i>inc.</i> : 27 <i>sem.</i> : 34 <i>gl.</i> 105,1 35,1 46,8 | 3 | 94 <i>inc.</i> : 22 <i>sem.</i> : 25 <i>gl.</i> 83,8 27,9 37,3 | | | | | |
| Schneeflocke = 690 × 958 | 1 | 1180 | 27 <i>sem.</i> : 66 <i>gl.</i> 28,25 84,75 | 12 | — | 7 (8) | 105 <i>sem.</i> : 288 <i>gl.</i> 98,25 294,75 | 5 (4) | | |

weiße Stange gaben hier ein Verhältnis von 373 *inc.* : 120 *semi-incana* (ideal = 377,25 : 125,75). Von den letzten wurden 2 als fraglich (= *glabra*?) bezeichnet. Die Auszählung der Saatschalenreste registrierte aber 189 *inc.* : 18 *sem.* : 36 *glabra*! Das bedeutet aber, daß infolge der schlechten Entwicklungsbedingungen in der Saatschale nur $\frac{1}{3}$ der rezessiven *semi-incana* Genotypen es zu der typischen Merkmalsausbildung brachte. Die gleiche Kreuzung Nr. 1169 gab noch mehr scheinbare *glabra*-Pflanzen in der Keimchale. Die dihybrid spaltenden F_3 -Familien aus der Bastardierung *semi-incana* \times violette *glabra* (1175 und 1176) zeigten eine Phänotypenverteilung von 79 *inc.* : 21 *sem.* : 28 *gl.* unter dem pikierten Material (ideal = 72 : 24 : 32), während aus den Saatschalen 43 *inc.*, 1 *sem.* (1), 27 *glabra* notiert wurden. Aus den Heterozygoten der Kreuzung *semi-incana* \times Schneeflocke wurde die monohybride Spaltung von 105 *semi* : 288 *gl.* (ideal = 98,25 : 294,75) bei der Auszählung der Pikierkisten gefunden, die Zählung der Saatschalenreste gab aber nur 42 *semi-incana* auf 308 *glabra*.

Bei dieser Umweltabhängigkeit der Merkmalsausprägung wird eine mangelnde Übereinstimmung zwischen den Zahlen der Erwartung und des Experimentes verständlich, und nach den Ergebnissen der F_3 -Generation kann kein Zweifel mehr an der Art der Spaltung des *semi-incana*-Merkmals bestehen. Gegenüber einer normalen *incana*-Form, wie sie durch die weiße Stange repräsentiert wird, besteht ein Unterschied in einem Gen. In den Kreuzungen mit den *glabra*-Typen „allgefüllte“ So-Levkoje und violette mit Lackblatt verhält sich *semi-incana* wie die Schneeflocke, sie gibt mit beiden eine dihybride Spaltung im Verhältnis 9 : 3 : 4. Sie muß daher sowohl das dominierende Allel zu *e* der allgefüllten, wie zu *i* der violetten *glabra* besitzen, wie die Schneeflocke auch. Statt des *g*-Faktors, der den *glabra*-Charakter der Schneeflocke bedingt, muß aber in der *semi-incana* ein Gen vorhanden sein, das die Entwicklung des Haarfilzes auf die Blattunterseite beschränkt. Da die Spaltung nach Bastardierung sowohl mit der glattblättrigen Schneeflocke ebenso wie mit der *incana* weiße Stange

auf einen monogenischen Unterschied hinweist, und auch die Schneeflocke sich von der weißen Stange nur in einem Faktor unterscheidet, so muß der *semi-incana*-Faktor zu dem *glabra*-Gen „*g*“ der Schneeflocke ebenso allel sein, wie der *incana*-Faktor „*G*“ der weißen Stange. Der *semi-incana*-Faktor bildet also mit *G* und *g* eine multiple Allelserie und sei als g^{sem} bezeichnet. Der homozygote *semi-incana*-Genotyp ist dann als $g^{sem}g^{sem}EEJJ$ zu symbolisieren. Das monohybride Verhältnis in *incana*-Kreuzungen erklärt sich dann als eine Spaltung in bezug auf *G* und g^{sem} , wo *G* normalerweise über g^{sem} dominiert, während in Bastardierungen mit Schneeflocke die Spaltung in bezug auf g^{sem} und *g* erfolgt, wo dann aber das *g*-Merkmal über das g^{sem} -Merkmal dominiert. Der ansteigenden Reihe der Ausbildung des Haarfilzes von $gg = glabra$ -Formen mit nur einzelnen Haaren, über $g^{sem}g^{sem} = semi-incana$ mit einem Haarfilz auf der Blattunterseite bis $GG =$ typisch *incana* entsprechen hier also nicht die Dominanzverhältnisse der Allele, wie das sonst in multiplen Serien die Regel ist. Die Einbeziehung der *semi-incana* in die Versuche hat also nicht zur Auffindung eines weiteren *incana*-Faktors geführt.

II. Die Gene der durch Anthozyan bedingten Blütenfarbe.

Die Levkoje bildete das erste Beispiel einer Ausnahme von dem normalen Verhalten eines Bastardes, dessen Eltern sich in mehreren Merkmalen unterschieden. Kreuzungen von farbigen *incana* mit weißen (oder gelblichen) *glabra*-Formen gaben nämlich schon in den ersten Versuchen von CORRENS (1901) keine unabhängige Spaltung, sondern stets ein Zusammengehen, eine „Koppelung“ des *incana*-Charakters mit der Anthozyanbildung in der Blüte und ein völliges Fehlen von Anthozyan bei den *glabra*-Typen. Diese Koppelung war bisher in allen Versuchen anzutreffen, in denen eine farbige blühende behaarte Form mit einer farblosen glattblättrigen gekreuzt wurde. Ein Austausch wurde nie beobachtet, obwohl die Individuenzahl in zahlreichen eigenen Versuchen nach

Tabelle VI. Die Spaltung der Blütenfarbe in Verbindung mit dem *incana-glabra*-Charakter.

| F_2 <i>incana</i> \times <i>glabra</i> | | | | | | | F_2 <i>glabra</i> \times <i>glabra</i> | | | | | | | | |
|--|------------------------------------|-------------------------|-----------------|------------|---------------|------------|--|------------------------------------|--------------|------------------|--------|---------------|------------|------------|------------|
| Nummer der Sorten | beteiligte <i>incana</i> -Faktoren | Nr. | F_2 -Spaltung | | | | Nummer der Sorten | beteiligte <i>incana</i> -Faktoren | Nr. | F_2 -Spaltung | | | | | |
| | | | <i>incana</i> | | <i>glabra</i> | | | | | <i>incana</i> | | <i>glabra</i> | | | |
| | | | farbig | weiß | farbig | weiß | | | farbig | weiß | farbig | weiß | | | |
| 58 \times 294 | $GEJ \times GEi$ | K 957 | 177 182,8 | 57 60,9 | 66 60,9 | 25 20,1 | 294 \times 707 | $GEi \times GeJ$ | K 624 | 91, 94,5 | — | 25 31,5 | 52 42,0 | | |
| \times 707 | $GEJ \times GeJ$ | K 958 | 67 58,5 | 10 19,5 | — | 27 26,0 | | | K 101 | 101 111,3 | — | 30 33,7 | 49 45,0 | | |
| \times 958 | $GEJ \times gEJ$ | K 956 K 951 K 937 | 58 56,7 | 23 18,9 | — | 28 25,2 | | | \times 958 | $GEi \times gEJ$ | K 962 | 110 117,6 | — | 32 39,2 | 67 52,2 |
| | | | 65 63,5 | 21 21,2 | — | 27 28,2 | | | | | K 954 | 104 87,8 | — | 25 29,2 | 27 39,0 |
| | | | 195 182,2 | 58 60,8 | — | 71 81,0 | K 950 | 185 173,2 | | | — | 62 57,8 | 61 77,0 | | |
| 6,9 \times 958 | $GEJ \times gEJ$ | K 910 | 172 170,3 | — | — | 55 56,7 | 707 \times 958 | $GeJ \times gEJ$ | K 952 | 130 134,4 | — | 49 44,8 | 60 59,8 | | |
| | | | | | | | | | K 611 | 91 91,1 | — | — | 71 70,9 | | |
| | | | | | | | | | K 961 | 56 64,6 | — | — | 59 50,4 | | |

Nr. 58 = *incana*, weiße Stange
 Nr. 6,9 = *incana*, blaue Riesen-Baum

Nr. 294 = *glabra*, violett blühende
 Nr. 707 = *glabra*, allgefüllte weiße So.-Levkoje
 Nr. 958 = *glabra*, Schneeflocke, weiß.

Zehntausenden zählte, so daß diese Koppelung zu den „absoluten“ zu zählen wäre. Trotzdem gibt es aber im Levkojensortiment sowohl weißblühende *incana*, wie farbig blühende *glabra*-Sorten. Kreuzt man Vertreter dieser beiden Typen, z. B. die weiße Stange (*incana*) mit der lackblättrig violetten, so erhält man eine völlig unabhängige dihybride Spaltung in bezug auf Behaarung und Blütenfärbung: 9 F₂-Phänotypen sind *incana*-farbig, 3 *incana*-weiß, 3 *glabra*-farbig, 1 *glabra*-weiß. Der *glabra*-Faktor *i* der violetten mit Lackblatt ist also mit dem Anthozyanfaktor *F* frei kombinierbar, so daß die weiße Stange als GGJJEEff zu symbolisieren wäre.

In Kreuzungen mit den farblosen *glabra*-Formen und zwar gleicherweise der weißen Sommerlevkojen wie der Schneeflocke manifestiert sich das *F*-Gen aber nur in der Kategorie der *incana*-Individuen, so daß aus der Spaltungsreihe 9 E · F · : 3 E · ff : 3 ee F · : 1 eeff 9 *inc.* farb. : 3 *inc.* weiß : 4 *gl.* weiß eine Spaltung wird (vgl. Tabelle VI, Kreuzung 58 × 707 und 58 × 958). Die Wirkung des Farbfaktors *F* ist also sowohl von der Gegenwart des in der Sommerlevkoje fehlenden *incana* Gens *E*, ebenso wie von der Anwesenheit des in der Schneeflocke fehlenden *G*-Faktors abhängig. Unabhängig ist aber seine Wirkung von dem dritten *incana*-Gen *J*, so daß der GGEEii-*glabra*-Typus in Verbindung mit *F* farbige Blüten hervorbringt. Die in den Versuch einbezogenen *glabra*-Sorten besitzen sämtlich den Farbfaktor, da in Spaltungen, für welche eine farbige Sippe als *incana*-Elter diente, alle *incana*-Abspalter farbig blühen (z. B. Kreuzung 6,9 × 958), ebenso wie in sämtlichen Kombinationen der *glabra*-Sorten untereinander die abgespaltenen *incana* ausnahmslos farbig sind. Weiße Blütenfarbe besitzen nur diejenigen *glabra*, denen der Faktor *G* oder *E* oder beide fehlen. In den Kombinationen *Ge* × *gE* müssen daher sämtliche *glabra*-Individuen weiß blühen (Kreuzung 707 × 958 der Tabelle).

Damit erweist sich die Fähigkeit zur Anthozyanbildung als ebenfalls trigenisch bedingt und zwar abhängig von einem von den *incana*-Faktoren freispaltenden Gen *F* und zwei weiteren Faktoren *G* und *E*, die gleichzeitig für die Ausbildung der Behaarung notwendig sind. Farbige bzw. farblose Levkojen werden also von den folgenden Phänotypen repräsentiert:

| | | |
|-----------------------------|---------------|--------|
| farbige <i>incana</i> | = GGEEJJFF | |
| weiße <i>incana</i> | = GGEEJJff | |
| farbige semi- <i>incana</i> | = GGEEJJFF | |
| weiße semi- <i>incana</i> | = GGEEJJff | |
| farbige <i>glabra</i> | = GGEEiiFF | |
| weiße <i>glabra</i> | = GGEEiiff | |
| | oder GGeeJJFF | und ff |
| | „ ggEEJJFF | „ ff |
| | „ GGeeiiFF | „ ff |
| | „ ggEEiiFF | „ ff |
| | „ ggeeJJFF | „ ff |
| | „ ggeeeiFF° | „ ff. |

Von besonderem Interesse für die Entscheidung der Frage, ob die Gene *G* und *E* tatsächlich zugleich in den morphogenen Prozeß der Haarbildung und den einfach chemischen Prozeß der Anthozyanentstehung eingreifen, oder ob hier besondere, absolut gekoppelte Faktoren angenommen werden müssen, ist das Verhalten des *g^{sem}*-Allels der semi-*incana*-Typen. Die

Abschwächung der Wirkung des *g^{sem}* gegenüber *G*, wodurch die Haarbildung auf die Unterseite begrenzt wird, führt nämlich auch zu einer verminderten Farbstoffbildung. Alle *g^{sem}g^{sem}*-Genotypen zeigen, vorausgesetzt, daß *E* und *F* vorhanden sind, eine Aufhellung der Blüte, die dadurch zustande kommt, daß die Färbung von der Randpartie der Petalen nach dem fast weißen Innern immer schwächer wird, wodurch sich diese Art der Aufhellung gegenüber der Wirkung des mit dem Füllungsfaktor gekoppelten *H*-Gens (KAPPERT 1937) unterscheidet. Bei einem Vorhandensein von zwei absolut gekoppelten Genen hätte die Mutation, die den Behaarungsfaktor in ein schwächer wirkendes Allel veränderte, auch gleichzeitig einen Faktor für die Farbstoffbildung in ein Allel mit geringerer Wirkung verändern müssen, eine Annahme, die nicht gerade viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Nachdem wir nun außerdem wissen, daß chemische Reaktionen auch als primäre Ursachen morphogener Prozesse wirken können, liegt keine Veranlassung vor, noch länger die Existenz verschiedener, absolut gekoppelter Gene anzunehmen.

III. Koppelungsversuche mit den *incana*- und Anthozyanfaktoren.

Abgesehen davon, daß die Abhängigkeit der Anthozyanbildung von der Gegenwart der Faktoren *G* und *E* durch die Annahme einer absoluten Koppelung besonderer, ebenfalls komplementär wirkender Farbgene erklärt werden könnte, geben die Versuche keinen Hinweis auf irgendwelche Koppelungsbeziehungen zwischen den Faktoren *G*, *E*, *J* und *F*. Versuche mit praktisch züchterischer Zielsetzung, bei denen es sich darum handelte, das Markierungsgen für das Chromosom mit dem Faktor für Blütenfüllung *s* in die *incana*-Gruppe einzuführen, führten aber zur Aufdeckung von Koppelungen des *E*- bzw. *F*-Gens mit zwei Färbungsmodifikatoren *L* bzw. *l* und *B* bzw. *b*. Von diesen bedingt *L* eine satte, leuchtende, *l* eine stumpfe, *B* eine blauviolette, *b* eine rote Farbe. Für die Prüfung auf Koppelungen standen die Nachkommenschaften von 212 F₂-Pflanzen mit *incana*-Charakter und zwar von 99 blauen (68 leuchtend und 31 stumpf), 67 roten (44 leuchtend und 23 stumpf) und 46 weißen zur Verfügung. Für die weitere züchterische Bearbeitung waren die einzelnen Nachkommenschaften nur in bezug auf Spaltung oder Konstanz hinsichtlich der beteiligten Gene beurteilt worden, die Zahlenverhältnisse selbst waren nicht festgestellt. Die Untersuchung auf Koppelung und freie Spaltung mußte sich daher auf der Verteilung der F₂-Genotypen gründen, wobei das folgende Verfahren zur Anwendung kam: Bei freier Spaltung zweier Genpaare, etwa *E* : *e* und *F* : *f* muß die Verteilung der *FF* : *ff*-Genotypen unter den *EE*, d. h. unter den Genotypen mit einheitlichen *incana*-Nachkommenschaften, die gleiche sein wie unter den in *incana* und *glabra* spaltenden *Ee*-Genotypen. Wie die Tabelle VII zeigt, ist diese Übereinstimmung für die Gene *F* und *E* in fast vollkommener Weise gegeben, wodurch die auf Grund der F₂-Spaltung angenommene Unabhängigkeit dieser beiden Faktoren nochmals bestätigt wird. Unabhängig ist weiter die Spaltung zwischen *E* und *B*, *F* und *L*, sowie zwischen *B* und *L*. Dagegen muß nach den Zahlen der Tabelle zwischen *E* und *l* eine ziemlich feste Koppelung bestehen, da die 47 kon-

stanten *incana*-Nachkommenschaften bis auf 3 einheitlich stumpf sind, während unter 119 Nachkommenschaften von *Ee*-Genotypen nur 10 mit stumpfen Blütenfarben angetroffen werden und 107 in bezug auf leuchtend und stumpf spalten und nur 2 sich als homozygotisch *LL* erweisen. Ähnlich liegen die Verhältnisse zwischen *F* und *B*, bei denen die Koppelung ebenfalls eine feste sein muß. Der Austausch dürfte in beiden Fällen einen Wert zwischen 5 und 10% erreichen.

weiterer Farbbestimmer wirksam sein, der in den weißen *incana*-Sippen fehlt. Er wird aber erst 1928 erwähnt und experimentell nicht näher geprüft, auch nicht symbolisiert (vgl. SAUNDERS 1928). Auch die Behaarung soll von der gleichzeitigen Wirkung zweier Faktoren abhängig sein: *H* und *K*. Während aber die Farbfaktoren *C* und *R* unabhängig von dem Vorhandensein oder Fehlen der Behaarungsfaktoren farbige Blüte bedingen, entsteht der *incana*-Charakter bei *HK*-Pflanzen nur, wenn auch die Farbgene *C* und *R* vorhanden sind. *CrHK* und *cRHK*-Typen sind ebensowenig behaart wie *CRHk* und *CRhk* oder *CRhk*. Hier liegt also schon ein Gegensatz zu unserer Erklärung der Erblichkeitsverhältnisse des *incana*-Charakters und seiner Beziehung zu der Blütenfärbung vor, die eine gleiche Bedeutung der komplementären Gene *G* und *E* für beide Merkmale annimmt. Mit einer Hilfsannahme wären nun unsere Versuche allerdings auch nach SAUNDERS zu interpretieren. Die weißen bzw. schwefelgelben Handelssorten mit Lackblatt sind nach der Autorin alle vom Genotyp *cRHK* oder *CrhK*. Schreiben wir unserer „Schneeflocke“ die erste, der allgefüllten Sommerlevkoje die zweite

Tabelle VII¹. Übersicht über die Koppelungsbeziehungen zwischen *incana*- und Farbfaktoren.

| | | | | | | | | | |
|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|
| | <i>EE</i> | <i>Ee</i> | <i>Sa</i> | <i>D</i> | | <i>FF</i> | <i>Ff</i> | <i>Sa</i> | <i>D</i> |
| <i>FF</i> | 19 20,8 | 49 47,2 | 68 | ± 1,8 | <i>BB</i> | 1 3,7 | 8 5,3 | 9 | ± 2,7 |
| <i>Ff</i> | 28 30,0 | 70 68,0 | 98 | ± 2,0 | <i>Bb</i> | 9 36,9 | 81 53,1 | 90 | ± 27,9 |
| <i>ff</i> | 18 14,1 | 28 31,9 | 46 | ± 3,9 | <i>bb</i> | 58 27,4 | 9 39,6 | 67 | ± 30,6 |
| Sa. | 65 | 147 | 212 | | Sa. | 68 | 98 | 166 | ! |
| <i>BB</i> | 2 2,6 | 7 6,5 | 9 | ± 0,5 | <i>LL</i> | 0 0,8 | 2 1,2 | 2 | ± 0,8 |
| <i>Bb</i> | 27 25,5 | 63 64,5 | 90 | ± 1,5 | <i>Ll</i> | 46 45,0 | 64 65,0 | 110 | ± 1,0 |
| <i>bb</i> | 18 18,9 | 49 48,1 | 67 | ± 0,9 | <i>ll</i> | 22 22,1 | 32 31,9 | 54 | ± 0,1 |
| Sa. | 47 | 119 | 166 | | Sa. | 68 | 98 | 166 | |
| <i>LL</i> | 0 0,6 | 2 1,4 | 2 | ± 0,6 | <i>BB</i> | 0 0,1 | 7 6,0 | 2 2,9 | 9 |
| <i>L</i> | 3 31,2 | 107 78,8 | 110 | ± 28,2 | <i>Bb</i> | 2 1,1 | 59 59,5 | 29 29,2 | 90 |
| <i>ll</i> | 44 15,3 | 10 38,7 | 54 | ± 28,7 | <i>bb</i> | 0 0,8 | 44 42,4 | 23 21,8 | 67 |
| Sa. | 47 | 119 | 166 | ! | Sa. | 2 | 110 | 54 | 166 |

Kursiv = erwartete Zahlen bei freier Spaltung der beteiligten Gene.

¹ Die hier wiedergegebenen Zahlen wurden mir freundlicherweise von dem Saatzüchtbetrieb RUDOLF SCHREIBER u. SÖHNE zur Verfügung gestellt, wofür ich der Firma und besonders der Saatzüchtleiterin Fr. E. PAULY zu danken habe.

Eine weitere Koppelung besteht zwischen dem *incana*-Faktor *E* und einem Chlorophyllfaktor *t*, der bei der reingelben Sommerlevkoje mit Lackblatt (Stamm 1,18) eine gelbgrüne Laubblattfärbung, eine verzögerte Entwicklung und eine Vitalitätsminderung herbeiführt. Kreuzungen der hellgrünen *glabra* mit verschiedenen *incana*-Sorten gaben die folgenden Spaltungszahlen:

Genformel zu, so muß die Kreuzung beider auch nach SAUNDERS einen *incana*-Bastard geben, der allerdings nicht di-, sondern trihybrid sein würde.

Ebenso ließe die Kreuzung allgefüllt × farbig mit Lackblatt = *CrhK* × *CRHk* einen dreifach heterozygoten *F*₁-Bastard erwarten. In beiden Fällen liegt aber nach den Ergebnissen der *F*₂ ganz zweifellos eine dihybride Spaltung vor, und die Kreuzung allgefüllt ×

| | <i>incana</i> dunk. : hell | <i>glabra</i> dunk. : hell | Sa. | <i>incana</i> : <i>glabra</i> | dunkel : hell |
|--|-------------------------------|-------------------------------|-----|-------------------------------|---------------------|
| K 454 <i>alA</i> = <i>F</i> ₂ (1,18 × gelbe Stange) | 55 : 2 : 3 : 11 | | 71 | 57 : 14 | 58 : 13 |
| K 455 <i>alF-J</i> = <i>F</i> ₂ (1,18 × 9,6) | 59 : 5 : 1 : 20 | | 105 | 84 : 21 | 80 : 25 |
| K 458 = <i>F</i> ₂ (1,18 × weiße Stange) | 137 : 6 : 4 : 37 | | 184 | 143 : 41 | 141 : 43 |
| K 459 = <i>F</i> ₂ (1,18 × St. Wi) | 66 : 1 : 1 : 13 | | 81 | 67 : 14 | 67 : 14 |
| | 337 : 14 : 9 : 81 | | 441 | 351 : 90 | 346 : 95 |
| | | | | [330,75] : [110,25] | [330,75] : [110,25] |

Die Koppelung zwischen dem *incana*-Charakter und der dunklen Blattfärbung ist ganz augenscheinlich. Eine Berechnung der Austauschwerte aus der Gruppe der *incana* gab 6,2%, aus den *glabra*-Typen 5,1% und aus der Summe der Neukombinationen den Wert 5,3%, auch diese Koppelung ist also eine sehr enge. Leider ist in den Kreuzungen mit 1,18 der Faktor *l* nicht beteiligt, so daß über die Reihenfolge der Gene im *E*-Chromosom noch keine Angaben möglich sind.

IV. Die Ergebnisse von E. SAUNDERS und ihre Deutung.

Nach SAUNDERS ist die Ausbildung von Anthozyan von dem Zusammenwirken zweier Faktoren: *C* und *R* abhängig. Neben diesen beiden soll noch ein

incana = *CrhK* × *CRHK* gibt statt der erwarteten dihybriden eine monohybride *F*₂. Das macht dann die Abnahme einer absoluten Koppelung zwischen *R* und *H* bzw. *r* und *h* notwendig. Merkwürdigerweise soll die Koppelung nach der Arbeit vom Jahre 1928 aber keine absolute sein, sondern elterliche und Austauschgameten im Verhältnis von 15 : 1 oder sogar 3 : 1 bringen (l. c. S. 150). Das ist nun aber unmöglich, da ein solcher Austausch in Kreuzungen mit farbigen *incana*-Sippen auch farbige *glabra* bringen müßte und zwar wären bei einem Gametenverhältnis von 15 : 1 : 1 : 15 unter den *glabra*-Typen 10,8%, bei einem 3 : 1 : 1 : 3-Verhältnis aber sogar 30,4% farbige zu erwarten. Farbige *glabra*-Typen treten aber in der Spaltungsgeneration von Kreuzungen einer *incana* mit

weißen oder gelben *glabra*-Handelssorten vom Typ der Schneeflocke oder der allgefüllten, von denen die eine nach SAUNDERS als *CrhK* anzusprechen wäre, niemals auf.

Dem Erklärungsversuch mit Hilfe der Koppelungshypothese stellt sich aber noch eine zweite Schwierigkeit entgegen: Nach SAUNDERS (1924) gibt es Fälle, wo *R* und *H* in derselben Kreuzung einmal freispalten, einmal absolut gekoppelt erscheinen. In Kreuzungen einer als *sulphur B* bezeichneten *glabra*-Sorte mit abgespaltenen *glabra*-Typen wird im Experiment 3 der Publikation von 1924 aus $B \times 18$ 233 einerseits eine Spaltung von 334 *inc.* : 257 *gl.* = 9 : 7, aus derselben Kreuzung aber auch eine andere Spaltungspopulation von 41 *inc.* : 63 *gl.* = 27 : 37 erhalten. Der *sulphur B* sollten nach anderen Spaltungsergebnissen die Gene *CrhK* zukommen, der abgespaltene *glabra*-Typ sollte *cRHK* führen, so daß bei absoluter Koppelung *RH/rh* eine 9 : 7 Spaltung zu erwarten wäre. Die offensichtlich trihybride Verteilung 41 : 63 (ideal 43,9 : 60,1) zwingt SAUNDERS zu der Annahme einer in diesem Falle unabhängigen Spaltung der Gene *R* und *r* von *H* und *h*. Im Experiment 9 liegen die Verhältnisse ähnlich, nur daß hier die Lösung der Koppelung eine scheinbar tetrahybride Verteilung in der F_2 erklären muß. Der restlosen Aufklärung dieser Ergebnisse steht der Umstand im Wege, daß die zahlreichen bei den Experimenten benutzten *glabra*-Typen in bezug auf ihre Konstitution nicht genügend analysiert sind. Vor allem fehlen die Kreuzungen der *glabra*-Typen untereinander. So ist z. B. *sulphur B* mit *sulphur A* gekreuzt und brachte eine dihybride F_2 , „no double white“ 1887 ist mit *sulphur A* geprüft und ergab wieder einen bifaktoriellen Unterschied, die genotypische Übereinstimmung von „no double white“ mit *sulphur B* ist aber nicht durch Kreuzung bewiesen. Noch unsicherer wird die Deutung der Experimente 10—19, in denen *incana* \times *glabra*-Bastarde mit anderen *glabra*-Pflanzen zurückgekreuzt wurden und zum Teil ebenfalls höhere Spaltungsgrade in der Nachkommenschaft brachten, als bei absoluter Koppelung zwischen *R* und *H* erwartet werden könnte. Nimmt man aber für alle diese Fälle einer höheren Spaltung an, daß das abgespaltene Elter in einem weiteren Faktor heterozygotisch war, so ließen sich die Spaltungszahlen durchaus ohne die Annahme eines vollständigen Koppelungsbruchs verstehen. Die absolut gekoppelten Gene *RH* könnten dann unserem Faktor *G*, der auf Behaarung und Blütenfarbe gleichzeitig einwirkt, gleichgesetzt werden. Für den *C*-Faktor, der mit unserem *E* identisch wäre, wird von SAUNDERS eine derartige pleiotrope Wirkung ja auch angenommen. Der Faktor *K*, der bei der Farbbildung keine Rolle spielt, wäre mit unserem *J* gleichbedeutend. Die Beteiligung weiterer Faktoren an der Ausbildung des *incana*-Charakters könnte sich natürlich aus der Einbeziehung weiterer *glabra*-Sippen in die Versuche noch ergeben. Eine Bemerkung von SAUNDERS, daß eine *glabra*-Sippe „marineblau“ sich anders verhielt, als die übrigen farbig lackblättrigen, läßt z. B. auf einen zweiten *J*-Faktor schließen. Experiment 3 von SAUNDERS wäre dann als Kreuzung $gEJF$ (= *sulphur B*) \times $GeJF/GeiF$ (ausgespaltene „no double cream“) leicht zu verstehen: F_1 bestände aus zweierlei Genotypen: $GgEeJJFF + GgEeJiFF$, also in der F_2 zum Teil aus 9 *inc.* : 7 *gl.*, zum Teil aus 27 *inc.* : 37 *gl.*

spaltenden Individuen. Unter den *glabra*-Phänotypen der dihybriden F_2 wären allerdings auch farbige zu erwarten (*GEiF*), die von SAUNDERS nicht angegeben werden, doch kamen von der ganzen *glabra*-Gruppe nur ungefähr die Hälfte zur Blüte. Vielleicht enthielt aber auch der eine Kreuzungspartner stark wirksame Aufhellungsfaktoren, die dann die nur leicht angefärbten *glabra* weiß erscheinen ließen. Die dem Anschein nach tetrahybride Spaltung neben der dihybriden im Experiment 9 könnte durch eine allerdings sehr starke Abweichung ($D/m = 2,85$) von den trihybriden Spaltungszahlen vorgetäuscht sein, so daß die gefundenen Spaltungen 155 *inc.* : 141 *gl.* einerseits und 84 *inc.* : 168 *gl.* andererseits als Folgen einer Bastardierung $GEiF \times gEJF/geJF$ (= farbig *glabra* \times ausgespalten weiß *glabra*) aufgefaßt werden könnten, die eine ideale Verteilung von 166,5 : 129,5 bzw. von 106,4 : 145,6 erwarten ließen. Die von SAUNDERS zur Erklärung des *incana*-Problems herangezogenen Komplikationen eines von der absoluten über die partielle Koppelung bis zur völlig freien Spaltung schwankenden Koppelungsverhaltens sind als ganz unnötig und als unwahrscheinlich abzulehnen. Grundsätzlich wird aber ihre Erklärung des *incana*-Problems als Fall eines schon etwas komplizierten Zusammenwirkens mehrerer Gene, durch die neuen Versuche bestätigt.

Zusammenfassung.

Nach allen vorliegenden Versuchen ist die Ausbildung des Haarkleides bei der Levkoje, ebenso wie die durch Anthozyane bedingte Färbung der Blüte polygen bedingt. Von den an dem Zustandekommen des *incana*-Merkmals beteiligten Genen konnten durch die hier mitgeteilten Untersuchungen drei voneinander frei spaltende Faktoren, *G*, *E* und *J* nachgewiesen werden. *G* und *E* sind gleichzeitig für die Anthozyanbildung erforderlich, dazu muß aber außerdem ein weiterer Faktor *F* treten, der auf die Behaarung ohne Einfluß ist. $G \cdot E \cdot J \cdot ff$ -Genotypen sind daher weiß *incana*, Genotypen mit *gg* oder *ee* sind stets weiß *glabra*, $G \cdot E \cdot ii$ sind *glabra*, und zwar farbig bei Gegenwart, weiß bei Fehlen von *F*.

Außer dem den *glabra*-Charakter verursachenden Allel *g* gibt es ein weiteres Allel zu *G*, das den Haarfilz auf die Unterseite der Blätter beschränkt und das als g^{sem} symbolisiert wurde und das dem H_1 von SAUNDERS entspricht. Die Abschwächung seiner Wirkung gegenüber *G* zeigt sich auch in der Ausbildung der Blütenfarbe: $g^{sem} g^{sem}$ -Genotypen zeichnen sich durch verminderte Farbstoffbildung vor allem in den Mittelpartien der Petalen aus. Gegenüber g^{sem} ist das *glabra* bedingende *g* das prävalierende Allel. Die Dominanzverhältnisse der Allele entsprechen hier also nicht ihren quantitativ abgestuften Wirkungen auf die Merkmale der Behaarung und Färbung, sondern durchbrechen die Regel, daß das die höhere Intensitätsstufe der Merkmalsausprägung verursachende Allel über das der geringeren Stufe dominiert, ein Verhalten, wie es ähnlich die *R*-Allele beim Mais in bezug auf ihre Wirkung auf die Antheren und Griffelfärbung zeigen (EMERSON 1921).

Mit dem *incana* und Farbfaktor *E* ist ein Modifikator der Blütenfärbung *L* gekoppelt, der die satte, leuchtende Farbe gegenüber der stumpfen Tönung bedingt. Auch ein Chlorophyllfaktor *T*, dessen Fehlen ein helles

Laub bedingt, gehört zu dieser Koppelungsgruppe. Der dritte für die Anthozyanbildung notwendige Faktor *F* ist mit einem Gen gekoppelt, das blaue Farbtöne bedingt.

Eine Koppelung von Behaarungs- und Farbfaktoren, die sich bald als absolut, bald als partiell zeigen soll, oder gar in gewissen Fällen freier Kombinierbarkeit weichen soll, läßt sich nicht nachweisen. Auch die länger zurückliegenden Versuche von SAUNDERS können eine solche Annahme nicht stützen.

Literatur.

CORRENS: Über Levkojenbastarde. Bot. Centralbl. 84, 97 (1900). — EMERSON: The genetic relations of plant color in maize. Cornell Univ., Agric. Exp. St. Mem. 2, 39. (1921). — KAPPERT: Die Genetik der immerspaltenden Levkojen. Ztschr. indukt. Abst.- u. Vererbungslehre 78, 233 (1937). — SAUNDERS: Further studies in *Matthiola incana* I. sap colour and surface character. Journ. of Gen. 14, 101 (1924). — SAUNDERS: *Matthiola*. Bibliographia Genetica 4, 141 (1928).

(Aus dem Staatl. Weinbauinstitut, Abt. Rebenzüchtung Freiburg i. Br.)

Untersuchungen über die Anfälligkeit der Rebe (Gattung *Vitis*) gegen den Rebstichler (*Byctiscus betulae* L.).

Von JOHANNES ZIMMERMANN, Freiburg Br.

Mit 7 Abbildungen.

In unsern Weinbergen tritt im Frühjahr mit beginnendem Austrieb der Rebstichler (*Byctiscus betulae* L.) auf. Er benagt die schwellenden Knospen, die Triebe und jungen Blätter (Abb. 1)¹. Die Blätter werden von der Oberseite unter Aussparung der stärkeren Nerven in rechteckiger Form befallen. Wird das Blatt in seiner ganzen Dicke durchnagt, so spricht man von „Lochfraß“ (Abb. 5); bleibt die Unterhaut stehen, so liegt „Fensterfraß“ (Abb. 6) vor. An diesen Fraßstellen zerreißt das Blatt bei

eigenschaften der Rebe gegenüber anderen tierischen Parasiten, von Interesse zu wissen, ob und wieweit in der Gattung *Vitis* Resistenzfaktoren gegen den Rebstichler nachweisbar sind.

1948 hatte GÖTZ (Staatl. Weinbauinstitut Freiburg) an Einzelblättern verschiedener Rebsorten Freßversuche mit Käfern des Rebstichlers in Glasschalen angesetzt. Dabei zeigten sich Unterschiede im Schadbild. Dieser Versuch bedurfte 1949 einer Wiederholung an lebenden Reben. Unterschiede in

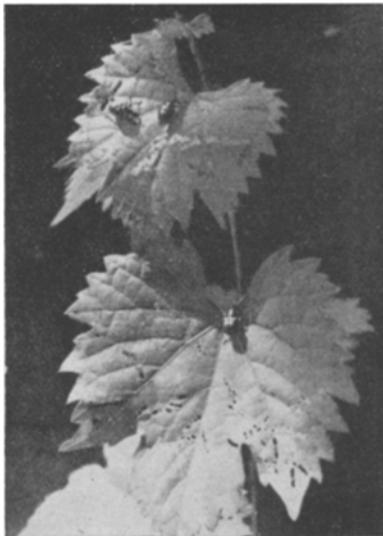


Abb. 1. Rebstichler mit Fraßspuren an den Blättern von Traminer $\times 58$ G = Fr 13 038.



Abb. 2. „Brutvorbereitung“, Blattstiel angestochen. Kober 125 AA F₂ = Fr 5023.

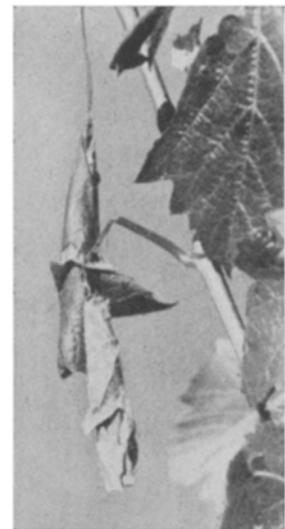


Abb. 3. „Wickel“, Burgunder \times Vi 2401.

weiterem Wachstum. Für die Eiablage durchbohrt das befruchtete Weibchen des Rebstichlers den oberen Teil des Blattstieles (Abb. 2), so daß die Lamina welkt. Das welkende Blatt wird von den Käfern zigarrenartig zusammengerollt, und in den „Blattwickel“ werden die Eier abgelegt (Abb. 3). Bei starkem Befall können schwere Schäden an den Rebeständen auftreten. Allerdings sind diese örtlich sehr begrenzt, so daß der Versuch, den Rebstichler auf züchterischem Wege zu bekämpfen, zur Zeit wirtschaftlich nicht lohnend ist. Immerhin ist es für die Züchtungsforschung, insbesondere im Hinblick auf die Resistenz-

der Befallstärke können für die Rebenzüchtung Bedeutung erlangen².

Versuchsanstellung.

Eine Anzahl Stecklings- und Sämlingsreben verschiedener genetischer Zusammensetzung wurden auf ihr Verhalten gegenüber dem Rebstichler in Drahtgazekäfigen geprüft (Abb. 4).

² In Erweiterung seiner tierpsychologischen Studien mit dem Rebstichler stellte Dr. Götz der Rebenzüchtung 25 Versuchskäfige zur Verfügung und besorgte das Käfermaterial. Die Bewertung der Schadbilder wurde gemeinsam vorgenommen. Für seine Unterstützung und Mitarbeit spreche ich auch hier Herrn Dr. Götz meinen besten Dank aus.

¹ Aufnahmen: Rolleiflex mit Kleinbildfilm.