

Vermehrungsbeet erkennbar; vielmehr kann der Grad der Affinität von Unterlage zur Edelsorte offensichtlich die vegetative Leistung des Baumes sehr beeinflussen.

Die aus verschiedenen *Malus*-Wildarten selektierten M-Klone zeigten im Vermehrungsbeet allgemein Starkwüchsigkeit. Bei einem Veredlungstest mit Sämlingen gleicher Herkünfte und der Sorte „Croncels“ wurden Unterschiede in der vegetativen und generativen Leistung festgestellt. Es ergab sich, daß nicht nur schwachwüchsige, sondern auch starkwüchsige Unterlagen einen relativ frühen Eintritt in die reproduktive Phase veranlassen können. In der baumschulmäßigen Anzucht traten jedoch bei diesen Wildartenklonen zahlreiche Unzulänglichkeiten auf, so daß sie gegenüber den bisher verwendeten vegetativ vermehrten *Malus*-Typenunterlagen keine Verbesserungen darstellen. Hinzu kommt noch, daß die *Malus*-Wildformen eine geringe Anpassungsfähigkeit besitzen, wie sich dies unter den gegebenen Standortverhältnissen der Versuchsanlage zeigte.

Die dritte Gruppe der *Malus*-Klone, die von Primitivformen örtlicher Herkunft gewonnen wurden, erbrachten dagegen beachtliche Wuchs- und Abrißleistungen, wobei sie nicht nur die *Malus*-Wildformen, sondern auch die bekannten EM-Typenunterlagen übertrafen. Es konnten auch unterschiedliche Wuchsgruppen ermittelt werden. Ihre gute Anpassungsfähigkeit an vorhandene Standortverhältnisse vermehrt ihre Bedeutung für unsere Arbeiten.

Die in dieser Arbeit verwendeten Bonitierungsdaten wurden von der techn. Assistentin Frau RENATE GUTSCHE mit großer Sorgfalt ermittelt, wofür ihr besonders gedankt sei.

Literatur

1. FUTH, G.: Erster Bericht über die Selektion von *Malus*-Unterlagen und deren vegetative Vermehrbarkeit. Der Züchter 26, 248—256 (1956). — 2. HILKENBÄUMER, F.: Das Verhalten von Kernobst- und Pflaumenunterlagen unter verschiedenen Standortverhältnissen während der Zeit des Ertragsanstieges. Z. Pflanzenzüchtg. 32, 79—106 (1953). — 3. OBERDIECK, J. G. C.: Beobachtungen über das Erfrieren vieler Gewächse und namentlich unserer Obstbäume in kalten Wintern, nebst Erörterung der Mittel, durch welche Frostschäden möglichst verhütet werden kann. Ravensburg: Eugen Ulmer (1872). — 4. GOETHE, R.: Die Frostschäden der Obstbäume und ihre Verhütung nach den Erfahrungen des Winters 1879/80 dargestellt. Berlin 1883. — 5. HILKENBÄUMER, F.: Einfluß von Unterlagen und Standort auf den Frostschaden an Kernobst im Winter 1939/40 in der Baumschule. Kühn-Archiv 56, 1—24 (1940). — 6. ATHENSTADT, H., J. SCHMADLACK und F. P. ZAHN: Über die Frostschäden an Obstgehölzen im Winter 1953/54. Archiv für Gartenbau 4, 6—66 (1956). — 7. SCHANDER, H.: Die Frühselektion bei der Apfelzüchtung am Beispiel der Züchtungsarbeiten an der Obstversuchsanstalt Jork. Der Erwerbsobstbau 174—178 (1959). — 8. KLIEWE, H.: Die Klimaregionen Mecklenburgs. Eine geographische Untersuchung ihrer Ursächlichkeit nach Mittelwert und witterungsklimatischer Methode. Inaugural-Dissertation, Greifswald (1951). — 9. REINHARD, H.: Klimaatlas von Mecklenburg. Unveröffentlicht. — 10. Meteorologischer und Hydrologischer Dienst der Deutschen Demokratischen Republik, Hauptamt für Klimatologie, schriftliche Mitteilung. — 11. Monatstabellen des Meteorologischen Hydrologischen Dienstes der DDR, Meteorologische Station Greifswald-Stadt (1900). — 12. KEMMER, E.: Die Kernobstunterlagen. 4. Merkblatt, 4. Aufl., Institut für Obstbau, Universität Berlin (April 1948). — 13. KRÜMMEL, H.: Die vegetativ vermehrbaren Unterlagen des Kern- und Steinobstes. Berlin: Deutscher Bauernverlag 1956. — 14. HENNING, W.: Morphologisch-systematische und genetische Untersuchungen an Arten und Artbastarden der Gattung *Malus*. Der Züchter 17/18, 289—349 (1947).

Aus der Bundesanstalt für Tabakforschung, Forchheim bei Karlsruhe

Die Vererbung des Nikotingehaltes beim Tabak

Von G. KOELLE

Mit 1 Abbildung

Der Nikotingehalt des Tabaks ist sowohl vom Entwicklungszustand der Pflanzen als auch sehr stark von äußeren Einflüssen wie Witterung und Düngung abhängig und daher großen Schwankungen unterworfen. Eine genetische Analyse hat damit die schwierige Aufgabe, gleichsam hinter dem dauernd wechselnden Gehalt das gleichbleibende genetische Prinzip zu erkennen. Ich habe mich seit einigen Jahren mit diesen Fragen befaßt, und es erscheint mir das Problem der Nikotinvererbung in doppelter Hinsicht interessant, einmal, weil hierbei die Fragwürdigkeit eines Dominanzwechsels deutlich wird, und zweitens, weil die Versuchsergebnisse Anlaß geben, das Nikotin als Zwischenglied einer Genwirkkette zu betrachten.

Bei Sichtung der in der Literatur genannten Ergebnisse von Kreuzungen zwischen nikotinhaltigen und nikotinfreien Tabaken kann man feststellen, daß trotz vieler Widersprüche den meisten Kreuzungsergebnissen das eine gemeinsam ist, daß die F_2 -Aufspaltung als einfache Mendelspaltung mit Unterschied in einem, höchstens zwei Genorten gedeutet werden kann. Die Widersprüche rühren

meist nur von einer verschiedenen Interpretation dieser Ergebnisse her.

Material und Methode

Als Versuchspflanzen dienten in erster Linie die beiden Sorten Havanna IIc und FO (Forchheimer Ogradowny), die schon viele Jahre an der Bundesanstalt für Tabakforschung als reine Sorten erhalten werden und als homozygot gelten können. Nach den Erfahrungen einiger Versuchsjahre zeigte sich, daß die Kennzeichnung einer Sorte mit „nikotinhaltig“ oder „nikotinfrei“ nicht genügt. Beides bezieht sich im landläufigen Sprachgebrauch nur auf den Nikotingehalt des Trockenmaterials. Es muß vielmehr noch angegeben werden, daß z. B. eine Sorte wie Havanna IIc sowohl im Grünzustand als auch nach der Trocknung relativ viel Nikotin enthält, FO dagegen im Grünzustand noch geringe Mengen von Nikotin enthalten kann, getrocknet aber nikotinfrei ist.

Die Nikotinbestimmungen am Trockenmaterial wurden mit der Pikratmethode durchgeführt (KOENIG u. DÖRR 1934). Dabei wurden von jeder Einzelpflanze

10 Blätter mittlerer Insertionshöhe geerntet, im Trockenschuppen getrocknet, das getrocknete Blattmaterial gemahlen und davon während der darauffolgenden Wintermonate 10 g pro Einzelpflanze destilliert. Mit Hilfe von 2 eingearbeiteten Arbeitskräften war es möglich, bis zu 1 500 Einzelpflanzenproben in einem Winter zu bewältigen.

Nikotinbestimmungen an grünen Pflanzen wurden 1955 ebenfalls mit dieser Pikratmethode, später aber mit der Tüpfelmethode nach KRAFT durchgeführt (KRAFT 1953).

Der Nikotingehalt wird in Prozent der absoluten Trockensubstanz angegeben.

Genetik des Nikotinabbaus und Analyse eines scheinbaren Dominanzwechsels

Da ein Versuch jeweils auf den Resultaten des Vorjahres basiert, ist es nötig, auf die Ergebnisse meiner früheren Versuche kurz einzugehen, wobei ihre damalige Deutung den heutigen Erkenntnissen angepaßt werden muß.

Die ersten Untersuchungen von F_2 -Pflanzen aus einer Kreuzung zwischen der nikotinfreien Sorte FO und der nikotinreichen Sorte Havanna II c ergaben 1953 eine fast ideale Aufspaltung in 3 nikotinfrei: 1 nikotinhaltig (KOELLE 1955), 1954 dagegen ein fast umgekehrtes Verhältnis, nämlich 68% nikotinhaltig: 32% nikotinfrei (KOELLE 1958). Da 1953 und 1954 die Versuche mit dem gleichen Pflanzenmaterial unternommen wurden, könnte man dieser unterschiedlichen Aufspaltung in den beiden Jahren den Namen „Dominanzwechsel“ geben, was aber einer unbefriedigenden bloßen Benennung gleichkäme. Die Untersuchungen der folgenden Jahre zeigten jedoch, daß die Ursache für diesen scheinbaren Dominanzwechsel in der Natur des Nikotins, und zwar in der Tatsache seines genetisch gesteuerten Abbaus zu suchen ist, worauf ich später noch näher eingehen werde.

Es war also vor allem nötig, diesen Nikotinabbau zu erfassen. 1955 habe ich einige Sorten und F_1 -Kreuzungen sowohl im grünen als auch im getrockneten Zustand untersucht und festgestellt, daß jede Sorte mit Ausnahme des FO im Grünzustand mehr oder weniger Nikotin enthielt und es während der Reifung und Trocknung mehr oder weniger abbaut, wobei die Stärke des Abbaus sich als eine sortentypische Eigenschaft erwies und starker Abbau gegenüber schwachem dominierte (KOELLE 1957).

Spätere Versuche, in denen der Nikotingehalt einer größeren Anzahl von Einzelpflanzen aus Elternsorten, F_1 und F_2 im grünen und getrockneten

Zustand bestimmt wurde, sicherten die Annahme eines genetisch gesteuerten Nikotinabbau-Vorganges. Dabei konnten auch in grünen Pflanzen des FO meßbare Mengen von Nikotin nachgewiesen werden, eine für die Deutung des Nikotinproblems sehr wesentliche Feststellung (KOELLE 1960).

Der Unterschied im endgültigen Nikotingehalt der Sorten liegt also in der Schnelligkeit, d. h. der Stärke ihres Nikotinabbaus. Nach dieser Feststellung liegt es nahe, nicht mehr wie bisher die relative Höhe des Nikotingehaltes, sondern nur die Stärke des Nikotinabbaus als primär von mendelnden Genen abhängig anzusehen. FO, der stark, d. h. so schnell abbaut, daß schon im Grünzustand oft gar kein Nikotin mehr vorhanden ist, muß also mehr Abbaufaktoren besitzen als Havanna II c, der langsamer, d. h. schwächer abbaut.

Die Frage nach der Anzahl der Genorte, in welchen sich Havanna II c und FO in bezug auf die Abbaufaktoren unterscheiden, wurde durch Prüfung von F_3 - und F_4 -Nachkommenschaften beantwortet. Das Aufspaltungsergebnis der F_2 von 1953 täuschte auf den ersten Blick einen Unterschied in nur einem Genort vor. Eine monogene Vererbung ließe aber in den Folgegenerationen nur wieder 3 Typen erwarten: Havanna II c ähnliche, FO ähnliche und F_1 ähnliche. Eine Prüfung von 30 Nachkommenschaften von F_2 - und F_3 -Pflanzen ließ aber nach ihrer Aufspaltung in nikotinfreie und nikotinhaltige Einzelpflanzen vier deutlich von einander unterscheidbare Typen erkennen, siehe Tab. 1 (aus KOELLE 1957). Der Unterschied im Nikotinabbau des Havanna II c und des FO muß also auf ihrem Unterschied in mindestens 2 Genorten beruhen, und zwar erscheint die Annahme von 2 Genorten sehr wahrscheinlich, da die Grenzen der vier Aufspaltungstypen durch einen deutlichen Sprung kenntlich sind, während ein Unterschied in drei Genorten diese Grenzen viel stärker hätte verwischen müssen. Siehe auch MAN and WEYBREW, die aus Kreuzungsversuchen mit amerikanischen Sorten auf einen Unterschied der Abbaugene in einem Fall in nur einem, im anderen Fall in zwei Genorten schließen (MAN and WEYBREW 1958).

Bei Dominanz des stärkeren Abbaus und bei einem Unterschied in zwei Genorten, deren Allele sich gleichsinnig ergänzen, sind in der F_2 fünf Genotypenklassen in folgendem Verhältnis zu erwarten: 1 (4 Abbaufaktoren):4 (3 Abbaufakt.):6 (2 Abbaufakt.):4 (1 Abbaufakt.):1 (0 Abbaufaktoren).

In diesem Aufspaltungsschema ist nur die Anzahl der Abbauallele berücksichtigt. Die Versuchsergebnisse berechtigen auch tatsächlich, ihre bloße

Tabelle 1. Prozentualer Anteil an nikotinfreien und nikotinhaltigen Einzelpflanzen in den einzelnen Nachkommenschaften aus der Kreuzung FO × Havanna II c (aus KOELLE 1957).

Phänotypengruppe:	I					II										
	1	2	3	4	17a	17b	16	18a	12	10	17c	6	8	5	7	11
nikotinfrei	100	98	98	96	94	78	77	76	74	72	72	72	72	70	70	68
nikotinhaltig	0	2	2	4	6	22	23	24	26	28	28	28	28	30	30	32

Phänotypengruppe:	III					IV										
	14	9	13	17	16a	18b	18	19	13a	17e	18c	15	20	17f		
nikotinfrei	28	20	6	6	4	4	2	2	2	2	2	0	0	0		
nikotinhaltig	72	80	94	94	96	96	98	98	98	98	98	100	100	100		

Tabelle 2. Häufigkeitsverteilung nach Untersuchung von Trockenmaterial. FO war nach der Trocknung immer nikotinfrei.

% Nikotin:	o	Spuren bis 0,10	0,11 bis 0,20	0,21 bis 0,30	0,31 bis 0,40	0,41 bis 0,50	0,51 bis 0,60	0,61 bis 0,70	0,71 bis 0,80	0,81 bis 0,90	0,91 bis 1,00	1,01 bis 1,10	1,11 bis 1,20	>1,20	Σ	\bar{x}	nik.-frei : nik.-haltig
1953 Hav. IIc (FO × Hav.) F ₁	25			10	12	3									25	0,32	
(FO × Hav.) F ₂	146	19	16	12	6		1								200		73:27
1954 Hav. IIc (FO × Hav.) F ₁	45	54	44	4	7	12	25	19	19	11	2	1			100	0,63	
(FO × Hav.) F ₂	398	211	103	6	64	44	41	26	32	16	9	2	1	1	1010		39:61
1956 Hav. IIc (FO × Hav.) F ₁	nicht untersucht	5	4	7	3	3	3								25	0,27	
(FO × Hav.) F ₂	641	104	33	45	51	42	22	4	3						945		68:32
1958 Hav. IIc (FO × Hav.) F ₁	67	1				10	21	35	18	7	2	1			95	0,65	
(FO × Hav.) F ₂	577	25	3	50	35	47	38	32	17	10	6	1			1097		53:47
1960 Hav. IIc (FO × Hav.) F ₁	71	2		1	2	7	20	20	22	16	11	7	2		110	0,70	
(FO × Hav.) F ₂	360	18	19	25	17	16	23	9	11	6	5		1	3	565		64:36

Anzahl im Sinne eines Gendosiseffektes als wesentlich für den Nikotinabbau zu betrachten. Ob aber die Lokalisation eines Abbauallels völlig gleichgültig ist, läßt sich noch nicht entscheiden. Das Aufspaltungsschema soll daher in unserem Fall nichts weiter sein als die einfachst mögliche Darstellung einer Aufteilung der F₂ in ihre verschiedenen Genotypen, um mit seiner Hilfe den scheinbaren Dominanzwechsel in den verschiedenen Jahren zu analysieren.

Die fünf erwarteten Genotypenklassen kann man auf die vier Phänotypengruppen der Tab. 1 verteilen, wobei die Klassen mit 4 und 3 Abbaufaktoren in der ersten Phänotypengruppe vereinigt sind, da beide Klassen während der Trocknung den Nikotinabbau vollständig durchführen.

Die entgegengesetzten Aufspaltungsergebnisse der Versuchsjahre 1953 und 1954 sind dann folgendermaßen zu erklären: In einem Jahr wie 1953 mit relativ niedriger allgemeiner Nikotinbildung genügen zwei Abbaufaktoren, um alles Nikotin während der Trocknung abzubauen und die F₂ wird in etwa 11 nikotinfreie : 5 nikotinhaltige aufspalten. In einem Jahr mit relativ starker Nikotinbildung wie 1954 sind für den vollständigen Nikotinabbau 3 Abbaufaktoren nötig, die F₂ wird in einem Verhältnis von etwa 5 nikotinfreie : 11 nikotinhaltige aufspalten. Damit wird der Eindruck eines Dominanzwechsels erweckt, ohne daß in Wirklichkeit irgendeine Änderung in den Dominanzverhältnissen eingetreten ist.

Der Wechsel im Aufspaltungsverhältnis ist durch all die Jahre, in denen ich die F₂ untersuchte, zu verfolgen (siehe Zusammenstellung in Tab. 2). War die Nikotinbildung — gemessen am Nikotingehalt des Havanna IIc — relativ hoch, wie 1954 und 1958, so überwiegen in der F₂ die nikotinhaltigen Pflanzen und auch die F₁ enthält, wenn auch nur geringe Mengen an Nikotin. War die Nikotinbildung relativ niedrig, wie 1953 und 1956, so ist das Aufspaltungsverhältnis der F₂ mehr nach dem nikotinfreien Bereich hin verschoben und die F₁ ist nikotinfrei.

Eine Ausnahme bilden die Nikotinwerte vom Sommer 1960. Hier wäre nach dem relativ hohen Nikotingehalt des Havanna IIc ein anderes Aufspaltungsverhältnis der F₂ zu erwarten. Der Widerspruch rührt wohl daher, daß 1960 alle Pflanzen des Versuches stark von *Peronospora tabacina* befallen und damit wohl in ihrem Stoffwechsel stark gestört waren. Die Ergebnisse von 1960 sind daher nur unter Vorbehalt mit denen der übrigen Versuchsjahre zu vergleichen.

Ich erkläre hier den Wechsel in der Aufspaltung damit, daß die Nikotinbildung in einem Jahr hoch, im anderen Jahr niedrig gewesen sei. Daß aber der Nikotingehalt tatsächlich durch Witterung und Düngung stark beeinflusst wird, ist eine bekannte Tatsache. Ich benutze in unserem Fall den Nikotingehalt des Havanna IIc als Maßstab für die Stärke der Nikotinbildung. 1953 z. B. hatte Havanna IIc nach der Trocknung einen durchschnittlichen Nikotingehalt von 0,32%, 1954 aber von 0,63%. Damit schließen wir von der nach der Trocknung noch vorhandenen größeren Menge an nicht abgebautem Nikotin auf eine größere Menge von ursprünglich gebildetem Nikotin. Dieser Schluß ist jedoch nicht zwingend. Ich werde in der Diskussion noch darauf zurückkommen.

Der Nikotingehalt als Resultat eines zeitlich ablaufenden Abbauvorganges

Eine graphische Darstellung der Häufigkeitsverteilung ergibt für die getrockneten F₂-Pflanzen eine einseitige Kurve, deren einer Schenkel zur Ordinate hin steil ansteigt und bei der sich im nikotinhaltigen Bereich einzelne Kollektive durch mehr oder weniger flache Gipfel hervorheben, siehe Abb. 1 b. Die Ergebnisse von Untersuchungen grüner F₂-Pflanzen zeigten aber, daß im Grünzustand noch der annähernd symmetrische Charakter ihrer Häufigkeitsverteilung gewahrt ist (KOELLE 1960). Man kann sich die Entstehung der einseitigen Verteilungskurve getrockneter F₂-Pflanzen derart vorstellen, wie

es das aus den empirischen Häufigkeitsverteilungen abgeleitete Schema in Abbildung 1 zeigt: In einem frühen Stadium der grünen Pflanzen (Abb. 1a) liegen die Kurven des FO, Havanna II c, der F_1 und F_2 noch nahe beieinander. Mit fortschreitendem Nikotin-Abbau rücken sie während der Reifung und Trocknung mit verschieden starker Geschwindigkeit gleichsinnig gegen die Null-Linie vor, wobei die Kurven der homogenen FO, Havanna und F_1 sich nur parallel verschieben und damit auseinander-rücken, die Kurve der heterogenen F_2 aber immer flacher auseinandergezogen wird, so daß nach der Trocknung ein Bild wie in Abb. 1b entsteht. Theoretisch müßten die Kurven von F_2 , F_1 und FO nach der Trocknung teilweise oder ganz hinter die Null-Linie, d. h. die Ordinate gerückt sein, wie die gestrichelten Linien in Abb. 1b zeigen. Da aber alle Nikotinwerte, die theoretisch kleiner als Null sind, in Wirklichkeit mit den Null-Werten zusammenfallen, biegen sich die Kurven der F_1 und F_2 nach oben um, die Kurve des FO fällt in die Ordinate, und es entsteht ein Bild, wie es die Nikotinuntersuchungen etwa ergeben.

Das hier gezeichnete Idealbild einer symmetrischen Verteilungskurve wird zwar praktisch kaum vorkommen. Infolge der Dominanz des stärkeren Abbaus wird das Häufigkeits-Maximum auch bei homogenem Pflanzenmaterial mit fortschreitendem Abbau immer mehr in den nikotinärmeren Bereich verschoben und die Kurve damit schief werden.

Diskussion

Wir haben festgestellt, daß der Nikotingehalt einer Sorte nach der Trocknung das Ergebnis eines genetisch gesteuerten Abbauproganges ist. Die Abbaufaktoren haben sich in allen Fällen als dominant gegenüber dem Nichtabbau erwiesen. Fassen wir die dominanten Faktoren als die fermentstärkeren auf, so ist auch keine andere Möglichkeit denkbar als die der Dominanz des stärkeren Abbaus gegenüber schwachem.

Das Abbauallel kann somit als das Wildallel (a^+) aufgefaßt werden, was mit der Nikotinarmut der Wildnicotianen im Einklang steht (SMITH and SMITH 1942). Der Tabak ist ein amphidiploider Bastard der Species *Nic. tomentosa* und *Nic. glauca* (GOODSPEED and CLAUSEN 1928), beides Arten, die nikotinarm sind, also viel Abbaufaktoren besitzen müssen. Nach dieser Entstehungsgeschichte des Tabaks als Bastard mit zwei vollständigen diploiden Chromosomensätzen von zwei Wildspecies wird es verständlich, warum zwei Genorte vorhanden sind, die gleichsinnig den Nikotinabbau steuern. Es muß nun im Laufe der Evolution des Tabaks ein Mutationsschritt $a^+ \rightarrow a$, vom stark abbauenden Wildallel zum schwach abbauenden Allel stattgefunden haben. Damit trat in der Gen-Wirkkette eine Aktivitätsminderung des Abbauschrittes ein, was eine Anreicherung des Zwischengliedes Nikotin zur Folge hatte.

Die Wirkung des rezessiven Allels ist hier also keine dem dominanten völlig fremdartige oder gar entgegengesetzte, sondern der Unterschied zwischen dem rezessiven Abbauverhalten des Havanna II c und dem dominanten des FO beruht nur auf einem Mehr oder Weniger eines gleichartigen Vorganges.

Die stark abbauenden Sorten besitzen eine Fähigkeit, die die schwach abbauenden verloren haben.

Ob stark abbauende Sorten wie FO noch das ursprüngliche Wildallel besitzen oder als Rückmutationen aufgefaßt werden wollen, läßt sich nicht entscheiden, jedoch hat letzteres viel Wahrscheinlichkeit für sich. Es konnten nämlich in unserem

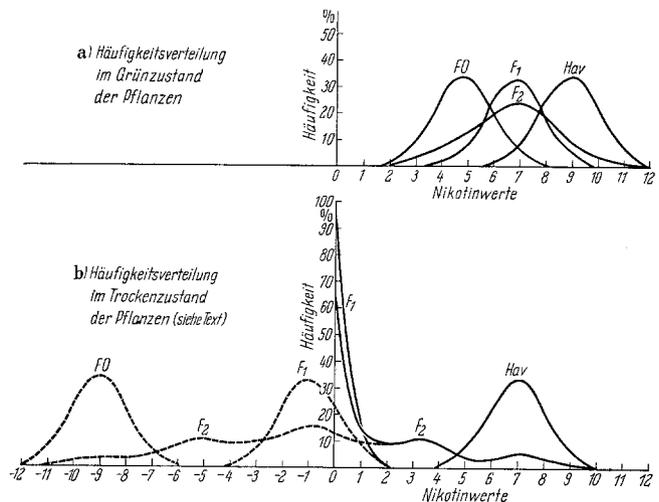


Abb. 1. Versuch einer schematisierten Darstellung des Nikotinabbaues.

Institut durch Auslese aus den nikotinhaltenen Sorten Havanna II c und Geudertheimer zwei stark abbauende Sorten gewonnen werden, deren Unterschied zu ihren Ausgangsformen noch einer genetischen Analyse bedarf, die aber vermuten lassen, daß sie Rückmutationen in einem einzigen Genort zum stärkeren Nikotinabbau darstellen.

Die Tabakchemiker haben festgestellt, daß der Tabak noch andere Alkaloide als das Nikotin besitzt, z. B. tritt als Abbauprodukt von Nikotin das Nornikotin auf. Es gibt Nornikotin-reiche Typen, die aber arm sind an Nikotin und umgekehrt (KUHN 1958, WEGNER 1956). Viele Versuche, die sich mit der Vererbung des Nikotins befassen, berücksichtigen auch das Nornikotin oder andere Alkaloide. Es ist aber durchaus möglich, daß das Nornikotin seinerseits wieder unter Einwirkung eines weiteren Genortes weiter abgebaut wird, also ein weiteres Zwischenglied einer Genwirkkette darstellt. Da aber einem einzelnen Gen nur jeweils ein einziger bestimmter Fermentprozeß zugeordnet wird, ist bei einer genetischen Analyse des Nikotingehaltes auch nur jeweils ein ganz bestimmter Einzelschritt für sich allein zu erfassen, in unserem Fall der des Nikotinabbaues. Ein Kreuzungsversuch, der etwas über die Vererbung des Nornikotins oder des Gesamtalkaloidgehaltes aussagen sollte, läuft Gefahr, daß dabei von verschiedenen Loci ausgehende und hintereinander ablaufende Genprozesse in einen Topf geworfen werden.

Die Kreuzungsergebnisse haben eindeutig gezeigt, daß der Unterschied in der Stärke des Nikotinabbaues auf dem Unterschied mendelnder Gene beruht. Für den Nikotinaufbau aber ließ sich eine derartige Abhängigkeit von mendelnden Faktoren nicht nachweisen, da der Abbau schon im Grünzustand einsetzt und man die tatsächliche Anfangsmenge an Nikotin, besonders bei stark abbauenden Sorten, nicht mehr erfassen kann. Unter all den zur

Verfügung stehenden Tabaksorten habe ich keine gefunden, die nicht im Grünzustand mehr oder weniger Nikotin enthalten hätte. Selbst der FO enthält ja nach den Erfahrungen von 1956 und 1958 im Grünzustand nachweisbare Mengen an Nikotin, womit der Einwand entfällt, daß die Nikotinfreiheit des FO nur auf einem Mangel an Nikotin-Aufbauvermögen und nicht auf seinem verstärkten Abbauvermögen beruhen könnte.

Der Nikotinaufbau scheint also eine Eigenschaft zu sein, die den Nicotianen eigen ist. Die Versuchsergebnisse und der Vergleich mit anderen biochemisch erfaßten genetischen Vorgängen lassen vermuten, daß die Fähigkeit zur Nikotinbildung nicht von mendelnden Erbinheiten abhängt, sondern daß das Nikotin selbst nur das Substrat darstellt, auf welches die Genwirkstoffe von 2 Loci einwirken. Der Nikotinabbau ist ein fermentativer Oxydationsprozeß (WAHL 1951). Der Genwirkstoff könnte also im Abbauferrment zu suchen sein. Dies ist meines Wissens noch nicht identifiziert. Man kann vorerst nur seine relative Menge rückschließend aus der Nikotinmenge schätzen, die nach seinen Einwirkungen, also nach der Reifung und Trocknung der Blätter noch übrig bleibt.

Die unterschiedlichen Ergebnisse der in der Literatur genannten Arbeiten über die Vererbung des Nikotins, daß einmal der Nikotinreichtum als dominant (HACKBARTH u. v. SENGBUSCH 1935, VALLEAU 1949), in allen anderen Fällen aber die Nikotinarmut, d. h. der Nikotinabbau als dominant beschrieben wurde (ARGHYROUDIS 1958, BURK and JEFFREY 1958, GRIFFITH, VALLEAU and STOKES 1955, MAN and WEYBREW 1958), sind damit auf dieselbe Weise zu erklären wie die hier beschriebenen Differenzen in den F_2 -Aufspaltungen der einzelnen Versuchsjahre: Die Menge des Substrates Nikotin wird durch äußere Bedingungen beeinflusst und kann daher an verschiedenen Orten verschieden hoch sein, während das Dominanzverhältnis der Abbaugene immer gleich bleibt.

Diese einfache Lösung der bestehenden Widersprüche in der Literatur erscheint vielleicht etwas kühn, denn sie basiert auf der bloßen Vorstellung, daß die ursprünglich aufgebaute Menge des Substrates Nikotin unabhängig von mendelnden Genen sei und nur von äußeren Einflüssen abhängt, die Menge des Genwirkstoffes aber sich den Änderungen seines Substrates nicht anpasse, sondern unabhängig von Umweltbedingungen nur von der Anzahl der Abbau-faktoren abhängt. Der Effekt wäre ja derselbe, wenn umgekehrt die Menge des Substrates gleichbliebe und der Genwirkstoff sich mit wechselnder Umwelt mengenmäßig änderte. Vom genetischen Standpunkt aus ist aber die erste Möglichkeit, die einer Milieuabhängigkeit des Substrates bei Milieu-unabhängigkeit des Genwirkstoffes, eher denkbar als umgekehrt. Sie hat in den geschilderten Versuchsergebnissen vorläufig nur geringe Anhaltspunkte und läßt sich erst beweisen, wenn das Abbauferrment identifiziert und quantitativ erfaßt und in Beziehung gebracht ist zur Menge des Nikotins in frühen Entwicklungsstadien grüner Pflanzen unter verschiedenen äußeren Bedingungen. Da nach dieser Hypothese das Nikotin sowohl Phänotypus als auch Substrat für Genwirkstoffe darstellt, ist damit zu-

gleich eine Erklärungsmöglichkeit gegeben für die Variabilität des Erbmerkmals Nikotingehalt.

Zusammenfassung

Die Unterschiede im Nikotingehalt der einzelnen Tabaksorten sind auf Unterschiede in der Stärke, d. h. der Schnelligkeit ihres Nikotinabbaues zurückzuführen: nikotinreiche Sorten bauen ihr Nikotin langsam, nikotinarme bauen es schnell ab. Dieser Unterschied in der Stärke des Abbaues hat sich nach Kreuzung einer schnell mit einer langsam abbauenden Sorte als genbedingt erwiesen. Er beruht bei den beiden benutzten Sorten auf ihrem Unterschied in zwei Genorten, wobei die Abbauallele der beiden Genorte sich in ihrer Wirkung gleichsinnig ergänzen.

Die Tatsache, daß zwei Genorte den Nikotinabbau steuern, erklärt sich aus der amphidiploiden Natur des Tabaks. Starker Abbau hat sich als dominant über schwächeren erwiesen. Das Abbauallel kann demnach als fermentstärkeres Wildallel betrachtet werden.

Für den Aufbau des Nikotins ließ sich eine Abhängigkeit von mendelnden Genen nicht nachweisen. Es wird daher die Auffassung vertreten, das Nikotin selbst nur als Substrat für die Wirkstoffe der Abbauallele zu betrachten.

Summary

The differences of tobacco varieties in their nicotine content are caused by the differences in their nicotine decomposition: varieties which decompose their nicotine quickly are nicotine poor, varieties which decompose their nicotine slowly are nicotine rich.

Crossing experiments between a nicotine rich and a nicotine poor variety proved these differences in the strength of decomposition to be dependent on differences in two geneloci. The alleles of these two geneloci complement each other in the sense of gene dose effect.

The amphidiploid nature of tobacco is considered to be the cause for the existence of two geneloci effecting the nicotine decomposition in a like manner.

As strong decomposition proved to be dominant over a weak one the decomposition allele may be identified with the wild allele.

No dependent relation of nicotine formation to any Mendelian genes could be observed. The hypothesis is discussed in regarding nicotine only as a substrate for the effective stuffs of decomposition alleles. The contradictory meanings concerning nicotine heredity may be resolved in the assumption that the quantity of the substrate nicotine changes with environmental changes whilst the quantity of gene stuffs is independent on environmental changes and only subjected to the number of decomposition alleles.

Literatur

1. ARGHYROUDIS, D.: Quelques sortes de tabac pauvres en nicotine obtenues en Grèce. Actes du Deuxième Congrès Scientifique International du Tabac, Brüssel, 364—370 (1958). — 2. BURK, L. C., and R. N. JEFFREY: A study of the inheritance of alkaloid quality in tobacco. Tobacco, New York, 147/25, 20—22 (1958). — 3. GOOD-SPEED, T. H., and R. E. CLAUSEN: Interspecific hybrid-

zation in *Nicotiana*. VIII. The sylvestris-tomentosa-tabacum hybrid triangle and its bearing on the origin of tabacum. Univ. Calif. Publ. Bot. 11, 245—256 (1928). — 4. GRIFFITH, R. B., W. D. VALLEAU and G. W. STOKES: Determination and inheritance of nicotine to non-nicotine conversion in tobacco. Science 121, 343—344 (1955). — 5. HACKBARTH, J., und R. V. SENGBUSCH: Die Vererbung des Nikotingehaltes von *Nic. tabacum*. Züchter 7, 1—5 (1935). — 6. KOENIG, P., und W. DÖRR: Methodik der Nikotinbestimmung. Z. f. Unters. d. Lebensmittel 67, 113—144 (1934). — 7. KOELLE, G.: Über die Nikotinvererbung der Tabaksorten Havanna II c und FO. Tabakforschung, Sammelheft 2, 13—16 (1955). — 8. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. II. Mitteilung: Über das Nikotinabbauvermögen in einzelnen Tabaksorten und seine Vererbung. Tabakforschung, Sammelheft 2, 46—48 (1957). — 9. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. III. Mitteilung: Die Züchtung von Stämmen mit verschieden hohem Nikotingehalt aus der Kreuzung der Tabaksorten Havanna II c × FO. Tabakforschung, Sammelheft 2, 65—68 (1957). — 10. KOELLE, G.: The hereditary transmission of nicotine content. Actes du Deuxième

Congrès Scientifique International du Tabac, Brüssel, 399—401 (1958). — 11. KOELLE, G.: Versuche zur Genetik des Nikotingehaltes. IV. Mitteilung: Der Nikotingehalt als Ergebnis quantitativ wirkender Abbau-faktoren, dargestellt an Nikotinwerten im grünen und getrockneten Zustand einiger Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 3, 125—128 (1960). — 12. KRAFT, D.: Die Tüpfelmethode in der Pflanzenzüchtung. Pharmazie 8, 170—173 (1953). — 13. KUHN, H.: Nikotinarme Tabake. Fachl. Mitt. d. Österr. Tabakregie, H. 2, 3—18 (1958). — 14. MAN, T. Y., and J. H. WEYBREW: Inheritance of alkaloids in hybrids between fluecured tobacco and related amphidiploids. Tobacco, New York, 146/12 20—25 (1958). — 15. SMITH, H. H., and C. R. SMITH: Alkaloids in certain species and interspecific hybrids of nicotiana. Journ. of Agric. Res. 65, 347—359 (1942). — 16. VALLEAU, W. D.: Breeding low-nicotine tobacco. Journ. of Agric. Res. 78, 171—181 (1949). — 17. WAHL, R.: Die Alkaloide einiger nikotinfreier Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 1, 38—39 (1951). — 18. WEGNER, E.: Papierchromatographische Studien zur Frage der Nornikotinbildung in einigen nikotinarmen Tabaksorten. Tabakforschung, Sammelheft 2, 39—40 (1956).

Aus dem Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Köln-Vogelsang

Untersuchungen zur Resistenz verschiedener Himbeersorten gegen die Virusüberträger *Amphorophora rubi* (Kalt.) und *Aphis idaei* (v. d. Goot)

Von GABRIELE BAUMEISTER

Von den etwa ein Dutzend Himbeervirosen, die heute in Europa als Hauptschädiger der Himbeeranlagen bekannt sind, wird ein großer Teil durch die beiden Läusearten *Amphorophora rubi* (Kalt.) und *Aphis idaei* (v. d. Goot) übertragen. Diese beiden Vektoren benutzen als Wirtspflanzen sowohl die Kultur-Himbeeren und -Brombeeren als auch deren Wildarten. Eine Unterbindung des Läusebefalls und gleichzeitig damit eine Verminderung der Übertragungsmöglichkeit der Viren durch Spritzungen mit Schädlingsbekämpfungsmitteln läßt sich nicht durchführen, da sich ein Besiedlungsmaximum der Vektoren etwa mit dem Zeitpunkt der Reife der Himbeerfrüchte deckt. Sollten dagegen bei sehr frühzeitigen Spritzungen wirklich sämtliche in der Anlage vorhanden gewesenen Himbeerläuse vernichtet worden sein, so ist immer noch mit einer Neuzuwanderung von Vektoren aus den ungespritzten Hausgärten oder von den Wildarten der Himbeeren und Brombeeren zu rechnen.

Die Vektorenfrage würde keine Rolle spielen, wenn genügend Himbeersorten mit einer natürlichen Immunität gegen sämtliche Viren vorhanden wären. Es bestehen aber bisher keinerlei Hinweise, daß Virusimmunität gesichert vorkommt. Allerdings sind Himbeersorten mit Toleranzen gegen eine oder auch mehrere Virosen bekannt. Diese äußerlich gesund erscheinenden Sorten können Träger von Dauerinfektionen sein, die durch die Vektoren auf anfällige Sorten übertragen werden. Daher ist die Vektorenfrage gerade in Mischpflanzungen von anfälligen und toleranten Sorten von erhöhter Bedeutung. Die Züchtung auf Toleranz kann nur in Verbindung mit einer gleichzeitigen Züchtung auf Vektorenresistenz sinnvoll sein.

Aus diesen Erkenntnissen heraus wird heute der Weg der Virusbekämpfung über die Vektoren, d. h. über die Vektorenresistenz, ganz allgemein als der

erfolgversprechendste angesehen, zumal auf diesem Gebiet seit gut dreißig Jahren Erfahrungen gesammelt werden konnten. Aus amerikanischen, englischen und holländischen Veröffentlichungen, auf die noch zurückzukommen ist, sind eine ganze Anzahl von Himbeersorten bekannt, die Resistenzen gegen den Vektor *Amphorophora rubi* (Kalt.) enthalten. Dagegen liegen für *Aphis idaei* (v. d. Goot) m. E. noch keine derartigen Untersuchungen vor.

Rassenunterschiede bei den Vektoren

Das unterschiedliche Resistenzverhalten einiger Sorten unter verschiedenen Umweltbedingungen legte die Annahme nach der Ausbildung von Lokalrassen bei den Vektoren nahe. So konnte BRIGGS (1959) für England unter morphologisch gleichen *Amphorophora*-Herkünften drei feststellen, die sich durch unterschiedliches Resistenzverhalten einiger Sorten ihnen gegenüber als physiologisch differenziert erwiesen. DE FLUITER und v. d. MEER (1952) konnten bei ihren Untersuchungen zwei morphologisch verschiedene Arten von *Aphis* verwenden, die *Aphis idaei* (v. d. Goot) und die *Aphis ruborum* (Boer.), wobei die erstere nur auf Himbeeren und Himbeer-Brombeersämlinge beschränkt sein soll, die letztere nur auf Brombeeren vorkommt. Bei der Prüfung der *Amphorophora*-Typen von Himbeeren und Brombeeren fanden die beiden Autoren, daß die morphologischen Unterschiede, die BOERNER für diese beiden Typen angegeben hatte, nicht bestätigt werden konnten. Sie vermerken jedoch für den Brombeertyp Farbvariationen von gelb bis gelbgrün. Bei Kulturversuchen ließ sich der Brombeertyp gut auf Kulturhimbeeren (St. Walfried) halten, besser allerdings noch auf Wildbrombeeren. Der Himbeertyp der *Amphorophora* bevorzugte jedoch Kultur- und Wildhimbeeren vor den Brom-