

DER ZÜCHTER

32. BAND

1962

HEFT 1

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

Untersuchungen zur Genetik der Resistenz gegen den Vektor *Amphorophora rubi* (Kalt.) bei Himbeersorten

Von GABRIELE BAUMEISTER

Im Zuge der Erforschung der Himbeervirosen und ihrer Übertragung wurde schon verhältnismäßig frühzeitig die Bedeutung der *Amphorophora rubi* (Kalt.) als Hauptvektor erkannt. Eine Anzahl von Untersuchungen über das Verhalten verschiedener Himbeersorten gegen diesen Überträger sind von amerikanischen und europäischen Autoren durchgeführt worden. Die Feststellung von Sorten, die Resistenzen gegen die *Amphorophora* enthalten, stand im Vordergrund dieser Arbeiten. Eine frühere Veröffentlichung (BAUMEISTER 1961) bringt eine Zusammenstellung der Himbeersorten, für die Resistenzen bekannt sind. Nur wenige Autoren befaßten sich bis jetzt mit der Erforschung der genetischen Grundlagen der Vektorenresistenz.

Hierbei waren die Untersuchungen von HUBER und SCHWARTZE (1938) und HUBER (1939) bahnbrechend. Diese Autoren führten bereits in den Jahren 1935—1938 mit der für Nordamerika als stark *Amphorophora*-resistent erkannten Himbeersorte Lloyd George Kreuzungsversuche zur Feststellung der Vererbbarkeit der Resistenz durch. Neben der Prüfung resisterter und anfälliger Sorten unter Gewächshaus- und Freilandbedingungen bezogen sie auch die erste Generation aus Kreuzungen der Lloyd George mit anfälligen Sorten und aus Kreuzungen anfälliger Sorten miteinander in ihre Versuche mit ein. Sie beobachteten Unterschiede in der Ausprägung der Resistenz und teilten ihre Befunde in die Befallsstufen: resistent — teilresistant und anfällig ein. Allerdings arbeiteten sie mit z. T. sehr niedrigen Nachkommennzahlen — bei Kreuzungen im Höchstfall mit 50, bei Selbstungen mit 1—14 Sämlingen, so daß Angaben über das Spaltungsverhältnis bei diesen Versuchen nicht gemacht werden. Aus ihren Ergebnissen schlossen die Autoren, daß sich die Resistenz vererbt. Sie nahmen für die Sorte Lloyd George zwei oder mehr dominante Resistenzfaktoren an, die heterozygot in der Sorte enthalten sein mußten. In den teilresistanten Sorten vermuteten sie das Vorhandensein von wenigstens einem Resistenzfaktor, während die anfälligen Sorten keinerlei Resistenzfaktoren zu enthalten schienen.

In Europa befaßten sich KRONENBERG und de FLUITER (1951) mit dem gleichen Problem. Auch sie schlossen an ihre Sortenuntersuchungen auf Resistenz gegen die *Amphorophora rubi* (Kalt.) Prüfungen der Nachkommenschaften aus Selbstungen und aus Kreuzungen resisterter und anfälliger Sorten an. Wie HUBER und SCHWARTZE stellten sie Unterschiede im Resistenzgrad fest und beobachte-

ten, daß der Anteil an resistenten Nachkommen bei Kreuzungen zwischen resistenten und teilresistanten Sorten höher lag als bei den Selbstungen resisterter Sorten, die neben resistenten auch anfällige Nachkommen brachten. Bei der Selbstung der teilresistanten Sorte Newburgh erhielten sie ebenfalls resisteute Nachkommen. Selbstungen anfälliger Sorten werden nicht angeführt. Dagegen trat bei der Kreuzung anfälliger Eltern in einem Fall ein resisterter Sämling auf. KRONENBERG und de FLUITER schlossen aus ihren Ergebnissen ebenfalls auf die Vererbung der Resistenz und bestätigten die von HUBER und SCHWARTZE erhaltenen Befunde, ohne jedoch näher auf den Vererbungsmodus der Resistenz einzugehen.

Erst die Arbeiten von KNIGHT, KEEP und BRIGGS (1959) und KNIGHT, BRIGGS und KEEP (1960) gaben nähere Aufschlüsse über die genetischen Grundlagen der *Amphorophora*-Resistenzen, speziell bei den Himbeersorten Baumforth A und Chief. Diese Arbeiten lagen bei Beginn der eigenen Untersuchungen noch nicht vor und konnten daher bei der Arbeitsplanung nicht berücksichtigt werden. Auf sie soll innerhalb der Diskussion der Ergebnisse noch ausführlicher eingegangen werden.

Material und Methodik

Im Sommer 1958 wurden planmäßig Selbstungen und Kreuzungen solcher Sorten durchgeführt, die für die Resistenzzüchtung von Interesse sein könnten. Als Resistenzelter wurde besonders die Herkunft „4a“¹ als aussichtsreicher Träger einer allgemeinen Vektorenresistenz berücksichtigt. Außer ihr wurden auch noch die resistente Herkunft „72a“² und die Sorte Eaton als Resistenzelter verwendet. An anfälligen Sorten stand ein genügend großes Angebot zur Verfügung, so daß aus ihnen diejenigen ausgewählt werden konnten, die durch Fruchtqualität und Ertrag züchterisch wertvoll waren. Aus arbeitstechnischen Gründen wurden als anfällige Sorten nur Schönenmann, Paul Camenzind und Deutschland in

¹ Die „4a“ ist eine Falschlieferung der Sorte Deutschland aus einer Baumschule in der Nähe von Hannover. Sie ist ein reiner *Rubus idaeus vulgaris*-Typ. Wahrscheinlich ist in ihr die Sorte Magnum bonum enthalten, die ebenfalls resistent ist.

² Die „72a“ stammt aus einer Lieferung von Geneva (USA) aus dem Jahr 1949. Sie ist eine nicht identifizierbare Sorte, die im Verhalten der Frucht auf *Rubus idaeus strigosus* hinweist, durch einige weitere Merkmale auch eine Beteiligung von *Rubus occidentalis* nicht ausschließt (BAUER, mündliche Mitteilung).

die Kreuzungen miteinbezogen. Die Sorte Schönenmann war besonders anfällig gegen die *Amphorophora rubi*. Da sie außerdem über eine hohe Selbstfertilität verfügt, wurde sie geselbststet und diente als Kontrolle für den unter den Versuchsbedingungen möglichen Höchstbefall an *Amphorophora*.

Im Sommer 1960 wurden an den aus diesen Kreuzungen erhaltenen Sämlingen Selbststungen und Rückkreuzungen vorgenommen, außerdem wurden die resistenten Eltersorten „4a“ und „72a“ geselbststet und miteinander gekreuzt.

Die aus den Kreuzungen erhaltenen Samen wurden mit Hilfe einer Anschnittsmethode (BAUMEISTER, 1959) zu einer beschleunigten Keimung gebracht, wobei gleichzeitig das Keimungsverhalten der einzelnen Nachkommenschaften beobachtet wurde. Die Keimung erfolgte innerhalb von vier bis sechs Wochen nach Anschnitt der Samen. Der Prozentsatz der Keimung schwankte in den einzelnen Nachkommenschaften zwischen 35% und 86%, in Abhängigkeit von deren spezifischer Keimfähigkeit.

Die Sämlinge wurden im Gewächshaus angezogen. Frühstens im Stadium der 5-Blatt-Entwicklung erfolgte der Besatz mit je 5 *Amphorophora rubi* (Kalt.) aus einer virusfreien Stammkultur, die aus etwa 5 Mutterläusen gleicher Provenienz aufgebaut worden war. Es handelte sich um den Himbeertyp der *Amphorophora* (siehe auch BAUMEISTER 1961), dem von den beiden in Köln vorkommenden *Amphorophora*-Typen die weitaus größere Rolle bei der Übertragung der Himbeervirosen zukommt.

Das Verhalten der Läuse auf den Sämlingen wurde in Abständen von 2—3 Tagen während der ersten vier Wochen beobachtet. Danach waren die Abstände zwischen den einzelnen Bonituren größer. Pflanzen, von denen die Läuse abwanderten, wurden bis zu sechsmal neubesetzt. Jede Versuchsreihe wurde 6—8 Wochen lang beobachtet, obgleich schon nach den ersten vierzehn Tagen eine gute Beurteilung des Resistenzverhaltens der einzelnen Sämlinge möglich war. Die längere Beobachtungsdauer sollte die Wahrscheinlichkeit eines Beurteilungssirrums auf ein Minimum reduzieren.

Auf den anfälligen Sämlingen entwickelten sich in dieser Zeit große *Amphorophora*-Kolonien, die einen hohen Populationsdruck auf das gesamte Versuchsmaterial ausübten und wesentlich zur Sicherung der Befallsunterschiede beitrugen.

Die Anordnung der Sämlingsgruppen war so getroffen, daß Sämlinge aus der stark anfälligen Nachkommenschaft der Selbstung Schönenmann zwischen jede Gruppe der Sämlinge anderer Kreuzungen zu stehen kamen. Innerhalb der einzelnen Sämlingsgruppen war die Anordnung der Pflanzen rein zufällig, stark anfällige Pflanzen wechselten mit resistenten. Die freie Beweglichkeit der Läuse kam der Befallsentwicklung im Freiland gleich.

Bonitiert wurde nach einem Schema von 5 Befallsstufen, wie es bereits beschrieben wurde (BAUMEISTER 1961). Die ersten beiden Gruppen (ohne Befall = 0 und Befall 1—5 Läuse maximal) sind in dieser Arbeit unter der Bezeichnung „resistant“ zusammengefaßt, die Gruppe 3: Befall bis zu 20 *Amphorophora* wird mit „teilresistant“ bezeichnet, die Gruppen 4 und 5 (mehr als 20 *Amphorophora* bis zu

Koloniebildungen) gelten als „anfällig“. Die Unterscheidung in verschiedene Resistenzgrade konnte bei den angewandten strengen Versuchsbedingungen mit Sicherheit erfolgen und ist reproduzierbar.

Die unter den optimalen Befallsbedingungen im Gewächshaus festgestellten resistenten und teilresistenten Sämlinge wurden 1959 in das Freiland ausgepflanzt, konnten jedoch erst im Sommer 1960 bonitiert werden, da die trockene Hitze des Sommers 1959 keinen Läusebesatz aufkommen ließ. Keine der im Gewächshaus resistenten Pflanzen zeigte sich im Freiland anfällig. Im Gegenteil, der Anteil an hochgradig resistenten Pflanzen lag im Freiland höher als im Gewächshaus. Der Gewächshauftest war wesentlich empfindlicher als der Freilandtest und zeigte die Unterschiede im Resistenzgrad eindeutiger als die Freilandbonituren, die immer mehr oder weniger zufallsabhängig sind.

Aus der großen Anzahl der resistenten Sämlinge wurde unter den blühenden Pflanzen im Sommer 1960 ein Teil ausgewählt und geselbststet oder mit einer ihrer Eltersorten rückgekreuzt. Ein Teil der aus diesen Kreuzungen erhaltenen Samen konnte im Winter 1960/61 zur Keimung gebracht und die Aufspaltungen bei den Sämlingsnachkommenschaften untersucht werden.

Arbeitshypothese

Bei Untersuchungen zur Resistenz einer Anzahl von Himbeersorten und ihrer Selbstungs- und Kreuzungsnachkommen gegen den Vektor *Amphorophora rubi* (Kalt.), deren Ergebnisse bereits veröffentlicht wurden (BAUMEISTER 1961), ließen sich Gradunterschiede in der Resistenz beobachten, die nicht durch die Annahme eines einzigen dominanten Resistenzfaktors zu erklären sind. Das Auftreten von resistenten und teilresistenten Sämlingen in der Nachkommenschaft aus Kreuzungen stark anfälliger Eltersorten weist darauf hin, daß die Vererbung der Resistenz nicht unbedingt dominant erfolgt, wie bisher angenommen wurde. Es wurden Sorten beobachtet, die Resistenzfaktoren enthalten müssen, die sich phänotypisch nicht ausprägen.

Das Vorkommen unterschiedlicher Resistenzgrade, wie sie auch von HUBER und SCHWARTZE (1938) und KRONENBERG und de FLUTER (1951) vermerkt werden, und das Herausspalten resistenten Sämlinge aus Kreuzungsnachkommenschaften anfälliger Eltersorten, für das KRONENBERG und de FLUTER ebenfalls einen Hinweis geben, legt folgende Hypothese nahe:

Eine Erklärung der Befunde läßt sich durch die Annahme von zwei Komplementärgenen für das Zustandekommen der Resistenz geben, die zur Unterscheidung im folgenden mit A und B bezeichnet werden.

Gemeinsames Vorhandensein bedingt Resistenz. Bei Homozygotie eines oder auch beider Resistenzfaktoren wird der Grad der Resistenz verstärkt. Bei Homozygotie nur eines der beiden Resistenzfaktoren allein ist keinerlei Resistenz zu erwarten. Die Pflanze müßte sich in diesem Fall phänotypisch ebenso verhalten wie bei Fehlen jeglichen Resistenzfaktors. Das Gleiche trifft bei Anwesenheit nur eines heterozygoten Faktors zu.

Tabelle 1. Aufspaltungen bei Selbstungen von resistenten Sorten und Herkünften.

Selbstung	Anzahl Pflanzen	Spaltung 12:4						Spaltung 9:7 (5:4:7)			
		erhalten		erwartet		χ^2	P (annähernd)	erwartet		χ^2	P (annähernd)
		resistant	anfällig	resistant	anfällig			resistant	anfällig		
,,4a“ × s	12	11	1	9	3	1,777	0,19	6,75	5,25	6,116	<0,01
,,72a“ × s	47	39	8	35,25	11,75	1,596	0,22	26,5	20,5	13,518	<0,01
Eaton × s	13	9	4	9,75	3,25	0,231	0,65	7,3	5,7	0,903	0,35
		3:6:1	4					4,06:3,25 ¹	5,69	3,105	0,22

¹ Die Zahlen geben die Aufspaltung in resistente und teilresistente Nachkommen bei dieser Selbstung an.

Für eine stark resistente Pflanze sind folgende Konstitutionsformeln anzunehmen:

$$AA BB, AA Bb \text{ oder } Aa BB.$$

Bei schwächer resistenten (= teilresistenten) Pflanzen wäre die Konstitution AaBb.

Für anfällige Pflanzen wären die Konstitutionen aa bb, AA bb, aa BB, oder Aa bb, aa Bb möglich.

Für die Selbstungen resisterter bzw. teilresistenter Sorten sind Aufspaltungen von 12:4 und 9:7 zu erwarten, wobei im ersten Fall nur stark resistente, im zweiten jedoch auch teilresistente Sämlinge in der Nachkommenschaft auftreten müssen.

Bei Kreuzungen resisterter Pflanzen mit anfälligen ist in der Nachkommenschaft mit Aufspaltungen von 12:4 (4:8:4)¹, 8:8 (4:4:8) oder (0:8:8), 4:12 (0:4:12) und 6:10 (2:4:10) zu rechnen.

Ein Teil dieser Aufspaltungen (12:4, 8:8 und 4:12) ließe sich auch durch die Annahme eines einzigen dominanten Genes erklären, wenn die Unterschiede zwischen resistent und teilresistent und das Aufspalten in resistente und teilresistente Nachkommen bei Kreuzungen anfälliger Eltern nicht berücksichtigt werden.

Bei Kreuzungen anfälliger Sorten, die jeweils einen verschiedenen Komplementärfaktor enthalten, ist das Auftreten von Resistenten zu erwarten, wobei folgende Genkonstitutionen vorkommen können:

$$Aa Bb, AA Bb, Aa BB \text{ und } AA BB,$$

je nachdem, ob in den Eltersorten die Komplementärfaktoren hetero- oder homozygot vorgelegen haben. Beispiele für das Vorkommen resisterter Nachkommen aus Kreuzungen anfälliger Eltern wurden bereits in Tab. 2 (BAUMEISTER 1961) gegeben.

Versuchsergebnisse

A. Ergebnisse aus Untersuchungen der F₁

1. Selbstungen resisterter Herkünfte und Sorten.

Als stark resistente Sorten wurden die beiden Herkünfte „4a“ und „72a“ und als schwächer resisterter Typ die Sorte Eaton geselbstet. Alle drei Sorten zeigten bei der Selbstung Störungen im Fruchtansatz und in der Samenkeimung. Der Fruchtansatz der Blüten war ungleichmäßig und die entwickelten Samen z. T. taub. Von den Früchtchen mit ausgebildetem Embryo keimte nur ein geringer Prozentsatz, darunter war eine Anzahl nicht lebensfähiger Keimlinge mit starken Chlorophylldefekten. Unter den wenigen erhaltenen Sämlingen traten die von KNIGHT, KEEP und BRIGGS (1959) beschriebenen zwergwüchsigen „Frilly“-Typen auf.

¹ In den Klammern ist die zu erwartende Aufspaltung bei Berücksichtigung der Unterschiede „resistant“: „teilresistant“ : „anfällig“ angegeben.

Die Nachkommenschaften der Selbstungen spalteten in der erwarteten Weise auf.

Während aus der Selbstung „4a“ und „72a“ nur stark resistente und anfällige Sämlinge hervorgingen, waren bei der Sorte Eaton außerdem auch teilresistente Sämlinge zu beobachten. Zum Unterschied zu den beiden Herkünften, die nur bei der Annahme einer Spaltung 12:4 signifikant nicht abweichende χ^2 -Werte zeigen, würde für die Nachkommenschaft der Eaton auch eine Aufspaltung von 9:7 (5:4:7) in Frage kommen. Es lag daher nahe, für Eaton eine andere Genkonstitution anzunehmen als für die beiden Herkünfte, zumal sie sich bei den früheren Untersuchungen bereits durch schwächere Resistenz von diesen unterschieden hatte (BAUMEISTER 1961). Auf Grund des Spaltungsergebnisses 12:4 ist für die beiden Herkünfte mit Genkonstitutionen von AA Bb oder Aa BB zu rechnen, während für Eaton die Konstitution Aa Bb angenommen werden kann.

Die Aufspaltung 9:7 bei der Selbstung der Eaton spricht für das Vorkommen von zwei Genen für die Resistenz, wogegen das bei den Selbstungen der Herkünfte erhaltene Spaltungsverhältnis von 12:4 resp. 3:1 auch durch die Annahme eines einzigen dominanten Resistenzfaktors zu erklären wäre.

2. Kreuzungen resisterter Herkünfte miteinander. Die Selbstungen der Herkünfte „4a“ und „72a“ hatten vermuten lassen, daß sie eines der Komplementärgene homozygot enthielten, jedoch war nicht zu erkennen gewesen, ob es sich dabei jeweils um das gleiche Gen handelte. Es wurden deshalb beide Herkünfte miteinander gekreuzt. Enthält „4a“ ein anderes Komplementärgen homozygot als „72a“, so müßte als Ergebnis der Kreuzung AA Bb × Aa BB die Nachkommenschaft einheitlich resistent, ohne anfällige Sämlinge sein. Innerhalb der resistenten Nachkommenschaft war jedoch mit einem Verhältnis von 12 stark resistent: 4 teilresistent zu rechnen.

Die Nachkommenschaft spaltete dagegen in 12 stark resistent: 4 anfällig auf, teilresistente wurden nicht beobachtet (Tabelle 2).

Die Aufspaltung entsprach damit den Ergebnissen bei den Selbstungen von „4a“ und „72a“. Für beide Herkünfte war also die gleiche Konstitution für die Resistenz anzunehmen.

3. Kreuzungen resisterter Herkünfte mit der anfälligen Sorte Paul Camenzind. Da die „4a“ und „72a“ bei ihrer Kreuzung die gleiche Genkonstitution in bezug auf ihre Resistenz gezeigt hatten, mußten bei einer Kreuzung mit der anfälligen Sorte Paul Camenzind auch die Nachkommen aus beiden Kreuzungskombinationen gleichartig aufspalten. Die Kreuzung wurde für die „4a“ auch reziprok durchgeführt. Die Ergebnisse der Aufspaltung in der Nachkommen-

Tabelle 2. Aufspaltung bei der Kreuzung der beiden resistenten Herkünfte „4a“ und „72a“. erwartete Aufspaltung 12:4

Kreuzung	Nach-kommen-schaft	Anzahl Pflanzen	erhalten		erwartet		χ^2	P (annähernd)
			resistant	anfällig	resistant	anfällig		
„4a“ × „72a“	297	178	138	40	133,5	44,5	0,607	0,45
„72a“ × „4a“	279	72	59	13	54,0	18,0	1,852	0,18
	280	65	50	15	48,75	16,25	0,128	0,73
	Summe	315	247	68	236,25	78,75	2,587	0,45

schaft aus diesen Kreuzungen sind in Tab. 3 zusammengefaßt.

In den Nachkommenschaften waren resistente, teilresistente und anfällige Pflanzen zu unterscheiden. Bei der Annahme, daß die Sorte Paul Camenzind kein Resistenzgen enthielt, mußte die Aufspaltung 8:8 (o:8:8) sein, besaß die Paul Camenzind jedoch eines der Komplementärärgene heterozygot, so mußten die Nachkommenschaften in 4:4:8 aufspalten. Bei allen in Tab. 3 angeführten Kreuzungen sprachen

als stark anfällig erwiesen. Schönemann, die hochgradig selbstfertil war, wurde geselbstet und als Kontrolle für den Läusebefall verwendet. Alle 285 Sämlinge aus diesen Selbstungsnachkommenschaften waren stark anfällig für *Amphorophora rubi* (Kalt.). Die Sorte mußte also frei von Resistenzfaktoren

sein oder aber, wie die vorher besprochene Paul Camenzind, einen der beiden Komplementärfaktoren enthalten. In letzterem Fall war also eine gleichartige Aufspaltung zu erwarten wie bei der Kreuzung „4a“ × Paul Camenzind.

Wie Tab. 4 zeigt, fehlen bei der Aufspaltung stark resisteute Typen. Nur teilresistente und anfällige Sämlinge im Spaltungsverhältnis 8:8 wurden beobachtet. Alle Pflanzen mit Resistenzmerkmalschaften hatten einen Besatz von mehr als 5 *Amphorophora*.

Tabelle 3. Aufspaltungen bei der Kreuzung der resistenten Herkünfte „4a“ und „72a“ mit der anfälligen Sorte Paul Camenzind. erwartete Spaltung 4:4:8

Kreuzung	Nach-kommen-schaft	Anzahl Pflanzen	erhalten			erwartet			χ^2	P (annähernd)
			resistant	teilresistant	anfällig	resistant	teilresistant	anfällig		
„4a“ × Paul Camenzind	1114	150	31	47	72	37,5	37,5	75	4,733	0,09
	848	86	28	16	42	21,5	21,5	43	3,395	0,19
Paul Camenzind × „4a“	910	74	13	17	44	18,5	18,5	37	3,965	0,15
	911	106	24	29	53	26,5	26,5	53	0,474	0,80
„72a“ × Paul Camenzind	1104	100	29	27	44	25,0	25,0	50	1,520	0,47
	Summe	516	125	136	255	129,0	129,0	258	14,087	0,17

die gefundenen Zahlen für die letztere Annahme. Auch der aus der Summe der Nachkommenschaften erhaltene Wert für χ^2 überschritt nicht die Grenze der Signifikanz und bestätigte die Homogenität der Nachkommenschaften aus den beiden verschiedenen Resistenzeltern.

Nach diesem Ergebnis enthält die Paul Camenzind einen der Komplementärfaktoren heterozygot und hat entweder die Konstitution Aa bb oder aa Bb.

Für die „4a“ und „72a“ bestätigte sich die Konstitution AA Bb bzw. Aa BB.

4. Kreuzungen der resistenten Herkunft „4a“ mit den anfälligen Sorten Schönemann und Deutschland. Die Sorten Schönemann und Deutschland hatten sich bei den Untersuchungen zur Sortenresistenz

Hierbei verhielten sich die Nachkommenschaften von „4a“ × Schönemann und reziprok, wie auch die von „4a“ × Deutschland und reziprok gleichartig.

Eine Ausnahme macht nur die Kreuzungsnachkommenschaft 618, für die sich die Aufspaltung 4:12 besser erklären läßt als 8:8. Eventuell sind Versuchsfehler bei der Pollenentnahme, durch Verwendung verschiedener Pflanzen als Pollenspender, die Ursache für diese abweichende Spaltung.

Die Sorten Schönemann und Deutschland ergaben in ihrer Kreuzung mit „4a“ eine signifikant nicht abweichende Spaltung von 8 teilresistant: 8 anfällig. Für sie ist auf eine Konstitution aa bb zu schließen, während sich für die „4a“ die Konstitution AA Bb oder Aa BB bestätigt.

Tabelle 4. Aufspaltungen bei Kreuzungen der resistenten Herkunft „4a“ mit den anfälligen Sorten Schönemann und Deutschland. erwartete Spaltung 8:8 (o:8:8)

Kreuzung	Nach-kommen-schaft	Anzahl Pflanzen	erhalten		erwartet		χ^2	P (annähernd)
			teilresistant	anfällig	teilresistant	anfällig		
„4a“ × Schönemann	900	123	53	70	61,5	61,5	2,348	0,13
Schönemann × „4a“	615	75	36	39	37,5	37,5	0,120	0,73
	616	94	43	51	47,0	47,0	0,680	0,43
	618	48	11	37	24,0	24,0	14,084	0,01
„4a“ × Deutschland	564	98	52	46	49,0	49,0	0,368	0,55
	846	83	46	37	41,5	41,5	0,976	0,33
Deutschland × „4a“	674	8	2	6	4,0	4,0	2,000	0,17
	Summe ¹	481	242	249	240,5	240,5	6,492	0,39

¹ unter Auslassung der Nachkommenschaft 618, siehe Text

5. Kreuzung der anfälligen Sorte Schönemann mit der Sorte Eaton.

Bei der Kreuzung der Sorte Schönemann mit Eaton als Resistenzelter ergab sich eine Aufspaltung von 4:12 (0:4:12) in der Nachkommenschaft.

Es wurden nur teilresistente neben anfälligen Sämlingen beobachtet. Aus dem Spaltungsverhältnis ergibt sich, daß die für Eaton aus ihrem Selbstungsverhalten angenommene Konstitution Aa Bb zutrifft, für Schönemann bestätigt sich die Konstitution aa bb.

B. Ergebnisse der Untersuchungen der F₂ (Inzuchlinien) und Rückkreuzungen mit beiden Eltern

6. Selbstungen und Rückkreuzungen bei der F₁. Im Sommer 1960 wurden an einigen resistenten Sämlingen aus Kreuzungen der Herkunft „4a“ mit den Sorten Schönemann und Paul Camenzind Selbstungen und auch Rückkreuzungen mit den einzelnen Elternteilen durchgeführt. Für einen Teil des erhaltenen Samenmaterials liegen bereits Ergebnisse der Befallsprüfungen vor.

Bei den Selbstungen, wie auch bei den aus Rückkreuzungen mit der Herkunft „4a“ erhaltenen Nachkommenschaften waren ähnliche Fertilitäts- und Keimungsstörungen zu beobachten, wie sie bereits bei den Selbstungen der resistenten Sorten besprochen wurden. So traten z. B. bei der Selbstung des resistenten Sämlings 59/60, 69 = („4a“ × Schönemann) × s 19% chlorophylldefekte Keimlinge auf.

Tabelle 5.
erwartete Spaltung 4:12

Kreuzung	Nach-kom-men-schaft	Anzahl Pflanzen	erhalten			erwartet			χ ²	P (annähernd)
			teilresistant	anfällig	teilresistant	anfällig				
Schönemann × Eaton		620	98	26	72	24,5	73,5	0,123	0,73	

Die in den Testversuchen erhaltenen Ergebnisse sind in Tab. 6 zusammengestellt. In den Gruppen a und c sind Sämlingsnachkommenschaften mit jeweils gleichen Aufspaltungen zusammengestellt. Gruppe b enthält die Selbstung und Rückkreuzung eines Sämlings, dessen Resistenzkonstitution sich von der der anderen Sämlinge unterscheidet.

Die in Gruppe a, Tab. 6, angeführten Selbstungen wie auch die Rückkreuzung („4a“ × Schönemann) × „4a“ brachten die erwarteten Aufspaltungen 12:4, wobei keine teilresistenten Sämlinge auftraten. Die bei diesen Kreuzungen und Selbstungen verwendeten Sämlinge mußten, wie der resistente Elter „4a“, die Genkonstitution AA Bb oder Aa BB haben.

Für den in Gruppe b, Tab. 6, angeführten Sämling 59/57, 171 ergab die Selbstung eine Aufspaltung in 5:4:7, wie sie bei der Eaton (Tab. 1) beobachtet wurde. Die Konstitution dieses Sämlings war danach Aa Bb. Sie wurde bestätigt in der Rückkreuzung des gleichen Sämlings mit dem resistenten Elter „4a“, die die in diesem Fall zu erwartende Aufspaltung der Nachkommenschaft in 8:4:4 brachte.

In der Gruppe c, Tab. 6, sind Rückkreuzungen resisternter Sämlinge mit dem anfälligen Elter Schönemann angeführt. Es traten nur teilresistente und anfällige Nachkommen im Verhältnis 8:8 auf, wie bei der Kreuzung „4a“ × Schönemann (Tab. 4).

Tabelle 6. Aufspaltungen in der F₂ aus Kreuzungen der resistenten Herkunft „4a“ mit den anfälligen Sorten Paul Camenzind und Schönemann.

Kreuzung	Nach-kom-men-schaft	Anzahl Pflanzen	erhalten			erwartet			ange-nomme-ne Spaltung	χ ²	P (an-nähernd)
			resistant	teil-resistant	anfällig	resistant	teil-resistant	anfällig			
<i>a)</i>											
(„4a“ × s) × s											
Sämling 49/8, 2	791	10	9	—	1	7,5	—	2,5	12:4	1,200	0,28
Sämling 49/8, 6	801	125	102	—	23	93,7	—	31,3	12:4	2,935	0,09
(Paul Camenzind × „4a“) × s											
Sämling 59/61, 73	255	62	45	—	17	46,5	—	15,5	12:4	0,193	0,67
Sämling 59/61, 67	257	75	53	—	22	56,25	—	18,75	12:4	0,751	0,41
(„4a“ × Schönemann) × s											
Sämling 59/60, 69	204	101	77	—	24	75,75	—	25,25	12:4	0,083	0,78
(„4a“ × Schönemann) × „4a“											
Sämling 59/60, 55	404	58	48	—	10	43,5	—	14,5	12:4	1,863	0,18
	Summe	431	334	—	97	323,2	—	107,8	12:4	7,025	0,32
<i>b)</i>											
(Schönemann × „4a“) × s											
Sämling 59/57, 171	127	104	33	31	40	32,5	26,0	45,5	5:4:7	1,635	0,45
(Schönemann × „4a“) × „4a“											
Sämling 59/57, 171	397	19	13	1	5	9,5	4,75	4,75	8:4:4	4,263	0,14
<i>c)</i>											
(„4a“ × Schönemann) × Schönemann											
Sämling 59/60, 55	406	47	—	26	21	—	23,5	23,5	0:8:8	0,532	0,47
(Schönemann × „4a“) × Schönemann											
Sämling 59/57, 177	545	149	—	86	63	—	74,5	74,5	0:8:8	3,550	0,06
	Summe	196	—	112	84	—	88,0	88,0	0:8:8	4,082	0,15

Die Sämlinge hatten also die Konstitution AA Bb oder Aa BB, wie sie für den Sämling 59/60, 55 auch schon bei seiner Rückkreuzung mit „4a“ (Gruppe a, Tab. 6) festgestellt worden war. Für die Schönemann ergab sich erneut das Fehlen jedes Resistenzgenes.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Die in den Abschnitten 1—6 besprochenen Spaltungen bei Selbstungs- und Kreuzungsnachkommen in resistente, teilresistente und anfällige Sämlinge wie auch das Auftreten der Spaltung 9:7 (5:4:7) bei der Sorte Eaton und der Selbstung des Sämlings 59/57, 171 sprechen für die Annahme von zwei Resistenzgenen für das Zustandekommen der Resistenz.

Das abweichende Verhalten der Sorte Eaton in der Selbstung und auch in ihrer Kreuzung mit der anfälligen Sorte Schönemann gegenüber den Herkünften „4a“ und „72a“ bestätigt für diese Sorte eine andere Genkonstitution. Dieser Unterschied läßt sich durch die Annahme von zwei Resistenzgenen erklären, die in der Sorte Eaton beide heterozygot, in den Herkünften „4a“ und „72a“ einmal homo- und einmal heterozygot vorkommen. Das Vorkommen anfälliger Nachkommen aus ihren Selbststungen schließt für beide Herkünfte die Homozygotie der Resistenzfaktoren aus.

Die Kreuzungen „4a“ × „72a“ und reziprok lassen erkennen, daß die Resistenzgrundlagen für diese beiden Herkünfte identisch sind. Wenn für das Zustandekommen einer Resistenz die Homozygotie eines der Faktoren genügen würde, so hätten aus den Selbststungen und Kreuzungen beider Herkünfte nur resistente Nachkommen hervorgehen dürfen. Da das aber nicht der Fall ist, mußte eine Komplementärwirkung der Gene angenommen werden. Sie bestätigte sich in den Kreuzungen beider Herkünfte mit der anfälligen Sorte Paul Camenzind, deren Nachkommenschaften in 4:4:8 aufspalteten. Spaltungen in 12:4, wie zu erwarten wäre, wenn die Homozygotie eines der beiden Gene allein für die Resistenz bestimmend wäre, waren nicht zu beobachten.

Der Nachweis von Resistenzfaktoren in phänotypisch anfälligen Sorten (Paul Camenzind) beweist, daß einer der Resistenzfaktoren in anfälligen Sorten enthalten sein kann, ohne daß diese Resistenz sichtbar wird. Damit erklärt sich das Auftreten resistenter Nachkommen aus Kreuzungen anfälliger Eltern.

Die Sorten Schönemann und Deutschland erwiesen sich als frei von jedem Resistenzgen. Für die Sorte Schönemann konnte dieser Befund auch in ihrer

Selbstung und in ihrer Rückkreuzung nachgewiesen werden.

Die Spaltung 6:10 (2:4:10), die bei der Besprechung der Arbeitshypothese als weitere Spaltungsmöglichkeit angeführt wurde, konnte bei den besprochenen Versuchen nicht beobachtet werden. Sie ist bei einer Kreuzung der Sorte Eaton oder des Sämlings 59/57, 171 mit der Paul Camenzind zu erwarten, da für ihr Vorkommen der resistente Elternteil die Konstitution Aa Bb und der anfällige Elternteil eines der Resistenzgene heterozygot enthalten muß. Da jedoch in den bisher getesteten Kreuzungsnachkommenschaften der Paul Camenzind nur die Herkünfte „4a“ und „72a“ (AA Bb oder Aa BB) als Resistenzeltern verwendet wurden, konnte diese Aufspaltung nicht auftreten.

Aus den bisherigen Ergebnissen lassen sich für die bei den Kreuzungen verwendeten Herkünfte und Sorten folgende Genkonstitutionen für die Resistenz ableiten:

Sorte	Genkonstitution	bestätigt in:
„4a“	AA Bb oder Aa BB	F_1 „4a“ × s „4a“ × „72a“ und reziprok „4a“ × Schönemann und reziprok „4a“ × Deutschland und reziprok „4a“ × Paul Camenzind und reziprok F_2 $(“4a“ \times \text{Schönemann}) \times “4a“$ $(\text{Schönemann} \times “4a“) \times “4a“$
„72a“	AA Bb oder Aa BB	„72a“ × s „72a“ × „4a“ und reziprok „72a“ × Paul Camenzind
Eaton	Aa Bb	Eaton × s Schönemann × Eaton
Paul Camenzind	Aa bb oder aa Bb	Paul Camenzind × „4a“ und reziprok „72a“ × Paul Camenzind
Schönemann	aa bb	F_1 Schönemann × s Schönemann × „4a“ und reziprok Schönemann × Eaton F_2 $(\text{Schönemann} \times “4a“) \times \text{Schönemann}$ $(“4a“ \times \text{Schönemann}) \times \text{Schönemann}$
Deutschland	aa bb	„4a“ × Deutschland und reziprok

Diskussion

Mit der in den vorher besprochenen Kreuzungsversuchen bestätigten Hypothese — zwei Komplementärwirkung der Gene bewirken eine Resistenz, die verstärkt wird, sobald eines dieser Gene homozygot vorliegt — lassen sich sowohl die Unterschiede im Resistenzverhalten als auch das Auftreten resistenter Sämlinge in Nachkommenschaften anfälliger Eltersorten erklären. Diese Hypothese widerspricht auch nicht den Befunden von HUBER und SCHWARTZE (1938, 1939) und KRONENBERG und de FLUITER (1951).

Die während der Zeit meiner Kreuzungsprüfungen veröffentlichten Ergebnisse zur Genetik der Resistenz bei Baumforth A und Chief von KNIGHT, KEEF und BRIGGS (1959) und KNIGHT, BRIGGS und KEEF (1960) führten zu einer anderen Auffassung. Die Voraussetzungen für einen unmittelbaren Vergleich sind nicht gegeben, da sich die englischen Versuche auf

anderes Ausgangsmaterial und eine andere Versuchs- und Selektionsmethodik beziehen.

KNIGHT, KEEP und BRIGGS untersuchten das Resistenzverhalten der Sorten Baumforth A und Chief gegen die drei ihnen bekannten *Amphorophora*-Stämme. Maßgeblich für die Beurteilungen waren die Freilandbonitierungen. Daneben verwendeten sie einen Gewächshaus-Schnelltest, in dem vornehmlich das Verhalten der Sämlinge gegen Stamm 3 der *Amphorophora* getestet wurde. Die Autoren kamen bei ihren Untersuchungen auf die Genzahlen A_1 bis A_7 , die entweder einzeln dominant, kombiniert oder auch als Komplementärgene in den von ihnen untersuchten Sorten und Kreuzungsnachkommen vorliegen. Ihre Resistenzwirkung gegenüber den einzelnen Läusestämmen ist unterschiedlich. Die Gene A_3 und A_4 sollen Komplementärgene sein, die nur gemeinsam eine Resistenz gegen den sporadisch auftretenden *Amphorophora*-Stamm 2 haben. Ob diese Gene mit den in dieser Arbeit festgestellten Komplementärgenen A und B identisch sind, müßte erst ein Vergleich des Versuchsmaterials oder der *Amphorophora*-Stämme ergeben.

Eine Vollresistenz gegen alle drei Läusestämme ist nach den englischen Autoren schon bei der Anwesenheit der beiden Gene $A_1 + A_3$ zu erreichen. Für die praktische Züchtung wird die Verwendung dieser beiden Genkombinationen als voll ausreichend angesehen.

Die KNIGHTSche Hypothese berücksichtigt nur die Befunde „resistant“ und „anfällig“ und geht nicht auf die quantitative Ausprägung der Resistenz ein. Zwar wurden Unterschiede im Resistenzgrad auch bei den englischen Untersuchungen beobachtet. Sie werden aber als „minor genes“-Effekte erklärt, die nicht näher untersucht wurden.

Wenn auch die Unterschiede in Material und Methodik keinen unmittelbaren Vergleich meiner Befunde mit den englischen zulassen, so ist es jedoch durchaus möglich, daß die bei den Herkünften „4a“, „72a“ und bei der Sorte Eaton festgestellten Resistenzgene A und B mit einigen der von KNIGHT, KEEP und BRIGGS beobachteten Gene identisch sind. Vielleicht entsprechen sie den Komplementärgenen A_3 und A_4 oder auch den Genen A_1 und A_3 .

In den englischen Aufspaltungsdaten liegt daher kein Widerspruch zu den vorstehend besprochenen Befunden, in denen nur mit einem Rassentyp der *Amphorophora* gearbeitet wurde, sondern eine Ausweitung, wie sie das Arbeiten mit drei Läusestämmen mit sich bringen kann. In den Versuchen zur Feststellung der *Amphorophora*-Resistenz bei verschiedenen Himbeersorten (BAUMEISTER 1961) wurde bereits darauf hingewiesen, daß das unterschiedliche Verhalten einiger Sorten gegenüber den beiden für Köln beobachteten *Amphorophora*-Stämmen deutlich für das Vorkommen verschiedener Resistenzgene für diese beiden Typen spricht.

In Übereinstimmung mit den englischen Autoren sind auch die Beobachtungen über das Auftreten von nicht lebensfähigen und zwergwüchsigen Sämlingen unter den Nachkommen aus Selbstungen resisterter Eltern. KNIGHT, KEEP und BRIGGS (1959) stellten bei dem für Baumforth A gefundenen Resistenzgen A_1 eine Koppelung mit einem Semi-Letalfaktor fest. Ein solcher Semi-Letalfaktor muß

sich vor allem bei einer Homozygotie der Resistenzgene auswirken. Vielleicht ist in ihm die Erklärung zu suchen, warum bisher noch keine homozygot resistenten Sorten gefunden werden konnten. Er würde auch das Fehlen von Fertilitäts- und Keimungsstörungen bei der Selbstung der anfälligen Sorte Schönenmann und bei Kreuzungen von resistenten mit anfälligen Sorten erklären.

Zur Bestätigung der erhaltenen Ergebnisse müßten weitere Kreuzungen durchgeführt werden, wie z. B. die bereits angeführte Kreuzung Eaton × Paul Camenzind oder auch eine Kreuzung der Sorte Paul Camenzind mit den in Tab. 2 (BAUMEISTER 1961) angeführten anfälligen Sorten, die ebenfalls einen heterozygoten Resistenzfaktor vermuten lassen. Es bestünde hierbei die Möglichkeit festzustellen, welcher der beiden Faktoren — ob A oder B — in der Paul Camenzind enthalten ist.

Die Feststellung von phänotypisch nicht sichtbaren Resistenzfaktoren in *Amphorophora*-anfälligen Himbeersorten eröffnet möglicherweise neue Wege zur Resistenz bei Kombinationen züchterisch wertvoller, jedoch anfälliger Sorten.

Zusammenfassung

1. Eine Hypothese über die komplementäre Wirkung zweier Resistenzfaktoren, die auch die Gradunterschiede in der Resistenz gegen den Vektor *Amphorophora rubi* (Kalt.) erklärt, konnte in Selbstungs- und Kreuzungsversuchen von resistenten und anfälligen Himbeersorten bestätigt werden.

2. Für die resistenten Herkünfte „4a“ und „72a“ wurde die gleiche Genkonstitution AA Bb oder Aa BB festgestellt.

3. Für die schwächer resistente Sorte Eaton wurde die Konstitution Aa Bb gefunden.

4. Die Sorte Paul Camenzind enthält heterozygot eines der beiden Komplementärgene.

5. Die Sorten Schönenmann und Deutschland enthalten keinerlei Resistenzgene.

Diese Arbeit wurde mir durch ein Forschungsstipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft und der Max-Planck-Gesellschaft ermöglicht, für dessen Vermittlung ich Herrn Professor Dr. W. RUDORF danken möchte. Gleichzeitig möchte ich Herrn Dr. R. BAUER und Herrn Dr. F. GRUBER herzlich dafür danken, daß sie mir für meine Versuche ihr Himbeersortiment und ihre Selektionen zur Verfügung stellten und mir bei der Durchführung der Kreuzungen behilflich waren.

Literatur

1. BAUMEISTER, G.: Eine Methode zur Keimungsbeschleunigung bei *Rubus*-Samen. Der Züchter 29, 185—187 (1959). — 2. BAUMEISTER, G.: Untersuchungen zur Resistenz verschiedener Himbeersorten gegen die Virusüberträger *Amphorophora rubi* (Kalt.) und *Aphis idaei* (v. d. Goot). Der Züchter 31, 351—357 (1961). — 3. HUBER, G. A.: Further data on breeding mosaic-escaping raspberries. Phytopathology 29, 647—648 (1939). — 4. HUBER, G. A., and C. D. SCHWARTZE: Resistance in the red raspberry to the mosaic-vector *Amphorophora rubi* Kalt. J. Agric. Research 57, 623—633 (1938). — 5. KNIGHT, R. L., E. KEEP, and J. B. BRIGGS: Genetics of resistance to *Amphorophora rubi* Kalt. in the raspberry. I. The gene A_1 from Baumforth A. J. Genetics 56, 261—277 (1959). — 6. KNIGHT, R. L., J. B. BRIGGS and E. KEEP: Genetics of resistance to *Amphorophora rubi* Kalt. in the raspberry. II. The genes A_2 — A_7 from the American variety Chief. Genet. Res., Camb. 1, 319—331 (1960). — 7. KRONENBERG, H. G., en H. J. de FLUITER: Resistente van frambozen tegen de grote frambozenluis *Amphorophora rubi* Kalt. Tijdschr. Plantenziekten 57, 114—123 (1951).