

(Aus dem Max Planck-Institut für Biologie, Tübingen.)

Mammut-Tabak mit frühreifen Blättern.

Ein weiterer Beitrag zur Genetik des Photoperiodismus, ein Beispiel züchterischer Kombination wirtschaftlich wertvoller physiologischer Merkmale.

Von GEORG MELCHERS.

(Mit 4 Textabbildungen.)

ALLARD (1919) [siehe auch GARNER u. ALLARD (1920)] fand eine im Sommer nicht blühende Mutante in Maryland-Tabaken. Diese wurde der Anlaß zur Entdeckung der Kurztagpflanzen und damit des Photoperiodismus überhaupt. Nach ihrem Riesenwuchs unter Langtagbedingungen erhielt die Mutante den Namen „Maryland Mammut“. Mit den im Verlaufe des Sommers früher oder später blühenden tagneutralen Tabaken verglichen, ist die den Tabakbauern interessierende Produktion an Blattmasse bei Mammut-Tabak sehr gesteigert. Dennoch ist die wirtschaftliche Bedeutung des Maryland Mammut-Tabak klein; die Blätter dieser Rasse erreichen nämlich bis in den späten Herbst nicht die für die Weiterverarbeitung wichtige „Dachreife“. Die Vermutung, das Ausbleiben des Vergilbens der Blätter sei bei dieser Rasse physiologisch mit dem Ausbleiben der Blütenbildung korreliert, liegt nur zu nahe; sie erweist sich aber als falsch.

Um eine in der tagneutralen Tabakrasse „Cavalla“ spontan aufgetretene Plastidenmutation mit dem Kurztagcharakter von „Maryland Mammut“ zu kombinieren, wurden die beiden Rassen gekreuzt. Das Ziel dieser Untersuchung „chlorophyllarme bis chlorophyllfreie Kurztagpflanzenteile“ wurde erreicht. Über die Ergebnisse von physiologischen Versuchen mit diesem Material wird zu gegebener Zeit berichtet werden.

LANG (1942/48) hatte festgestellt, daß das tagneutrale Verhalten der Rasse „Java“ verglichen mit dem Kurztagverhalten von „Maryland Mammut“ genetisch in einem Allelenpaar begründet ist. Es war wahrscheinlich, aber nicht sicher, daß für den Unterschied „Cavalla“/„Maryland Mammut“ dasselbe gilt. Daher wurden im Sommer 1950 nebeneinander „Cavalla“, „Maryland-Mammut“, die F_1 -Bastarde, umfangreiche F_2 -Familien und alle möglichen Rückkreuzungskombinationen angebaut. Die zunächst übertrieben scheinende Sorgfalt bei diesem Versuch wurde beachtet, weil aus einer früheren, in beiden Richtungen ($M \times C$ und $C \times M$) hergestellten F_1 -Kreuzung Anhaltspunkte für reziprok verschiedenes Verhalten in der Blühgeschwindigkeit vorzuliegen schienen. Daher wurde auch beim Anbau des Versuchs im Sommer 1950 größter Wert auf gleichmäßige Verteilung aller Familien auf dem Versuchsfeld gelegt. Die täglich aufgenommenen Daten für den Blühbeginn bestätigten die Vermutung der Beteiligung eines nicht mendelnden genetischen Einflusses auf die Blühgeschwindigkeit nicht.

Die Tabakrasse Maryland Mammut (M) und Cavalla (C) unterscheiden sich nun aber nicht nur im photoperiodischen Verhalten, sondern außerdem höchst auffällig in der Blattröhe. C ist durch besonders frühes Vergilben der Blätter ausgezeichnet. Das

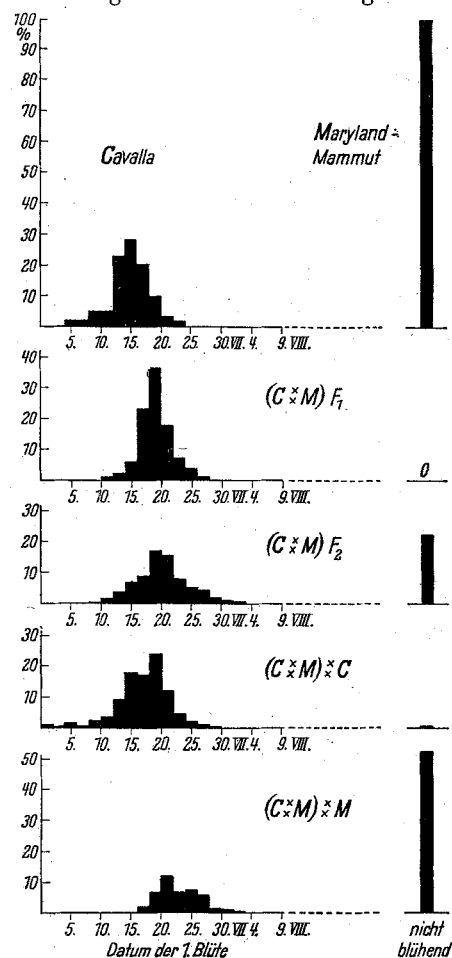


Abb. 1. Verteilung der Aufblühdaten der 1. Blüte von *Nicotiana tabacum* „Cavalla“ und „Maryland Mammut“, der F_1 -Bastarde, F_2 -Bastarde und der Rückkreuzungen unter gleichen Außenbedingungen auf dem Versuchsfeld im Sommer 1950 in Tübingen.

Material konnte daher auch leicht nach dem Merkmalspaar „nicht vergilbend“ (im weiteren kurz „grün“ genannt) und „früh vergilbend“ (im weiteren kurz „gelb“ genannt) aufgenommen werden.

Die Abb. 1 faßt die Ergebnisse der Aufnahme der Blütenzeiten zusammen. Die Aufblühdaten der F_1

zeigen im Vergleich mit beiden Eltern fast vollständige Dominanz des tagneutralen Verhaltens. In der F_2 treten annähernd 25% Kurztagpflanzen auf, in den Rückkreuzungen mit dem rezessiven Elter. (M) erwartungsgemäß etwa 50%, in denen mit dem dominanten Elter keine Kurztagpflanzen. Die kleinen Verschiebungen der Variationskurven ($C \times M$) F_1 und F_2 ($C \times M$) \times M verglichen mit Cavalla und die angedeutete Zweigipfeligkeit der Verteilung der Rückkreuzungen mit C deuten auf einen kleinen Einfluß des rezessiven Allels im heterozygoten Zustand auf die Ausbildung des Merkmals „Blühgeschwindigkeit unter sommerlichen Bedingungen“ hin. Auch die tagneutrale Rasse „Cavalla“ unterscheidet sich also von der Kurztagrasse „Maryland Mammut“ bezüglich des Photoperiodismus nur in einem Gen.

Die F_1 -Pflanzen verhalten sich in der Blattriefe wie M. Das von C stammende Merkmal „frühes Vergilben“ ist also rezessiv. Die Analyse der F_2 und der Rückkreuzungen ergab, daß frühes Vergilben der Blätter wie bei C nur dann eintritt, wenn 2 voneinander unabhängige Gene in beiden rezessiven Allelen in einer Pflanze vereinigt sind. D. h., in F_2 kommen auf 15 grüne 1 gelbe Pflanze, und in Rückkreuzungen mit dem für dieses Merkmal rezessiven Elter C kommen auf 3 grüne 1 gelbe. Für den Fall, daß das Gen für photoperiodisches Verhalten unabhängig von den beiden für das frühe Vergilben vererbt wird, besteht folgende Erwartung für die Merkmalsverteilung in F_2 und beiden Rückkreuzungen:

Merkmale:	grün blühend	grün nicht blühend	gelb blühend	gelb nicht bl.
F_2	45	15	3	1
Rückkreuz. mit M	1	1	0	0
Rückkreuz. mit C	3	0	1	0

In Tab. 1 sind die dem wahren Versuchsumfang entsprechenden Erwartungen in den 4 Klassen den gefundenen Zahlen gegenübergestellt. Erwartungen und

Befunde stimmen voll befriedigend überein, wie die Prüfung nach der χ^2 -Methode (KOLLER 1943) ergibt. In dem Material der Rückkreuzung ($C \times M$) \times M findet sich eine Pflanze in der „verbotenen“ Klasse „gelb blühend“, in dem der Rückkreuzung ($C \times M$) \times C finden sich 3 Pflanzen in der „verbotenen“ Klasse „grün nicht blühend“. Hier liegen vielleicht Fehler beim Pikieren, Auspflanzen oder bei der Klassifizierung der Merkmale im Versuchland vor, was bei einem Material von 3298 Pflanzen insgesamt verzeihlich erscheint. Das frühe Vergilben der Blätter erweist sich demnach als durch 2 unabhängige rezessive Allelenpaare bedingt, die unabhängig von dem für Kurztagverhalten ebenfalls rezessiven Allelenpaar vererbt werden. Das Zuchtziel „Mammut-Tabak mit früh vergilbenden Blättern“ ist also eine in drei unabhängigen Genen vollständig rezessive Kombination, die in der F_2 im Verhältnis 1:63 auftritt und im Versuch von 1950 in 15 Pflanzen erhalten wurde.

Von 10 Pflanzen dieser Merkmalskombination wurden im Herbst 1950 Stecklinge von Seitensprossen im Gewächshaus bewurzelt. Diese blühten im Winter 50/51. Im Sommer 51 wurden je 220 Nachkommen dieser 10 Pflanzen im Vergleich mit mehreren heute im Anbau befindlichen Kulturrassen des Tabaks angepflanzt. Die Abb. 2 und 3 zeigen charakteristische Ansichten von Teilen des Versuchsfeldes am 22. VIII. 1951. Die tagneutralen Rassen stehen in voller Blüte, die „Dachreife“ der Blätter ist noch nicht sehr weit fortgeschritten. Die reinen Maryland-Mammut-Pflanzen sind noch völlig dunkelgrün. Die Neukombinationen haben, wie selbst das unvoreilhafteste schwarzweiß-Photo erkennen läßt, schon weitgehend vergilbte Blätter und sind ohne Blüten.

So selbstverständlich es ist, daß die F_3 -Familien hinsichtlich der Merkmale „gelb“ und „nicht blühend“ völlig einheitlich sind, so selbstverständlich variieren

Tabelle 1.

	grün blühend		grün nicht blühend		gelb blühend		gelb nicht blühend		gelb blühend und nicht blühend		χ^2	χ^2/m	erlaubte Grenze für χ^2/m
	Befund	Erwartung	Befund	Erwartung	Befund	Erwartung	Befund	Erwartung	Befund	Erwartung*			
M	0	0	69	69	0	0	0	0					
C	0	0	0	0	65	65	0	0					
(M \times C) F_1	69	69	0	0	0	0	0	0					
(C \times M) F_1	70	70	0	0	0	0	0	0					
(M \times C) F_2	194	188,44	60	62,81	8	12,56	6	4,19	14	16,67	2,160	0,720	4,719
(M \times C) \times (C \times M) F_2	207	196,17	58	65,39	9	13,08	5	4,36	14	17,44	0,720	0,360	5,916
(C \times M) F_2	207	193,36	53	64,45	11	12,89	4	4,30	14	17,44	3,115	1,038	4,719
F_2 zusammen	608	577,96	171	192,65	28	38,53	15	12,84	15	17,19	2,112	1,056	5,916
											3,299	1,100	4,719
											3,280	1,640	5,916
											7,277	2,426	4,719
M \times (M \times C)	147	144	141	144	0	0	0	0			0,125	0,125	9,000
M \times (C \times M)	139	140,5	142	140,5	0	0	0	0			0,032	0,032	9,000
(M \times C) \times M	121	140,5	160	140,5	0	0	0	0			5,413	5,413	9,000
(C \times M) \times M	130	136	142	136	1	1	0	0			0,528	0,528	9,000
Rückkreuzung mit M zusammen	537	561	585	561	1	0	0	0			2,053	2,053	9,000
C \times (C \times M)	213	210	0	0	67	70	0	0			0,319	0,319	9,000
C \times (M \times C)	218	204	0	0	54	68	0	0			3,843	3,843	9,000
(C \times M) \times C	199	194,25	3	0	60	64,75	0	0			0,465	0,465	9,000
(M \times C) \times C	211	199,5	0	0	55	66,5	0	0			2,652	2,652	9,000
Rückkreuzung mit C zusammen	841	822,75	3	0	236	274,25	0	0			5,335	5,335	9,000

* Da für die Klasse „gelb nicht blühend“ die Erwartung in allen drei F_2 -Familien < 5 ist, wurde χ^2 ein zweites Mal unter Zusammenfassung der Klassen „gelb blühend“ und „gelb nicht blühend“ berechnet.

sie untereinander und innerhalb jeder Familie nach anderen Merkmalen. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß einer der 10 Stämme schon alle anderen, an einen Kulturtabak heute zu stellende Ansprüche erfüllt. Es würde die Aufgabe unseres Instituts überschreiten, außerdem fehlen die notwendigen Hilfs-

waren. Da die Ausbildung von Seitensprossen mit der Größe der Pflanzen stark korreliert zu sein pflegt, wurde das Material außerdem in Klassen mit Pflanzen von 0—50, 50—100, 100—150, 150—200 und >200 cm eingeteilt. Die Abb. 4 zeigt auf den ersten Blick, daß die F_3 -Familien sich in ihrer Neigung zur Geizenbil-



normalvergilbend, blühend
„Maryland“ (Nic 156/4152/50)

frühvergilbende nicht blühende
 F_3 -Familie T 252 s

nicht vergilbend, nicht blühend
„Maryland Mammut“ T 356 s

Abb. 2. Ansicht eines Teils des Versuchsfeldes im August 1951. In der Mitte: die nicht blühende, schon stark vergilbte F_3 -Familie T 252 s, links: blühend „Maryland“ (Nic 156, 4152/50) des *Nicotiana*-Sortiments Gatersleben¹, rechts: nicht blühend, noch stark dunkelgrün und wenig gestreckt „Maryland Mammut T 356 s“. Phot.: Dr. R. MALY.



normalvergilbend, blühend
„Pfälzer U 101“ Nic 126/51

frühvergilbende, nicht blühende
 F_3 -Familie T 261 s

normalvergilbend, blühend
„Holländischer Zigaretten Tabak“
Nic 147; 4131/50

Abb. 3. Ansicht eines Teils des Versuchsfeldes im August 1951. In der Mitte: die nicht blühende, schon stark vergilbte F_3 -Familie T 261 s mit extremem Längenwuchs und Blattrichtum, links: blühend „Pfälzer U 101, U-Stamm VIII Nic 126/51 des *Nicotiana*-Sortiments Gatersleben¹, rechts: blühend „Holländischer Zigaretten Tabak“ Nic 147 4131/50 des *Nicotiana*-Sortiments Gatersleben. Phot.: Dr. R. MALY.

mittel, einen qualitativ befriedigenden Tabak aus diesem Material zu züchten. Das Material bietet aber schon jetzt Anhaltspunkte für weitere Selektionsmöglichkeiten. Für den Tabakbauern ist nicht nur das Ausbleiben der Blütenbildung und der stark erhöhte Blattertrag von Interesse, er wird auch das Fehlen von Seitensprossen („Geizen“) sehr begrüßen. Die 10 F_3 -Familien wurden am 15. 8. 51 in 2 Gruppen klassifiziert, 1. Pflanzen, deren größte Seitensprosse ≤ 2 cm lang waren, 2. Pflanzen, deren Seitensprosse > 2 cm

lang waren. Da die Ausbildung von Seitensprossen mit der Größe der Pflanzen stark korreliert zu sein pflegt, wurde das Material außerdem in Klassen mit Pflanzen von 0—50, 50—100, 100—150, 150—200 und >200 cm eingeteilt. Die Abb. 4 zeigt auf den ersten Blick, daß die F_3 -Familien sich in ihrer Neigung zur Geizenbil-

¹ Dem Direktor des Instituts für Kulturpflanzenforschung Herrn Prof. Dr. HANS STUBBE danke ich für die Überlassung des Saatguts.

auch die Klasse „150—200 cm“ sehr viel mehr Pflanzen mit Seitensprossen ≤ 2 cm als solche mit Seitensprossen > 2 cm enthält. Ähnlich dürfte es sich mit anderen nicht geprüften Merkmalen verhalten.

Nachdem bewiesen ist, daß das Erreichen einer rechtzeitigen Dachreife mit dem Nichtblühen unter Langtagbedingungen nicht physiologisch korreliert und auch genetisch nicht gekoppelt ist, ist es nur mehr

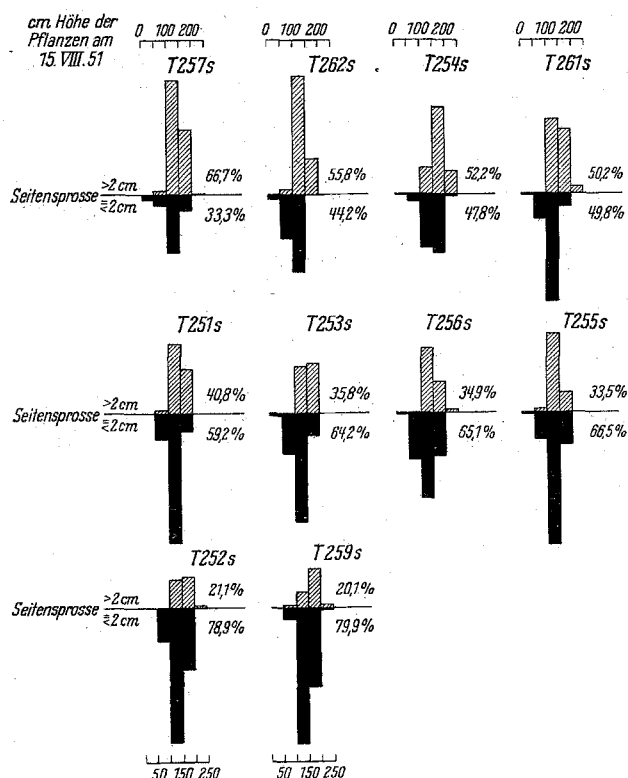


Abb. 4. Graphische Darstellung der Geizenbildung der 10 im Sommer 1951 kultivierten F_2 -Familien. Die starke Verschiedenheit in diesem Merkmal deutet die Möglichkeit weiterer Selektion nach einem Stamm mit sehr geringer Neigung zur Geizenbildung an.

eine Frage der Größe des F_2 -Materials und weiterer sorgfältiger Selektionsarbeit, u. U. nach Einkreuzen anderer Kulturrassen, qualitativ befriedigende Tabaksorten zu schaffen, die eine große Ertragssteigerung mit dem Vorteil von Arbeitersparnis für den Tabakbauern kombinieren, denn bei solchen Rassen fallen die Arbeiten des Ausbrechens von Blüten und Seitensprossen fort. Die Vermehrung solcher Sorten muß entweder durch im Herbst bewurzelte Stecklinge im Winter im Gewächshaus oder im Sommer nach ausreichender Kurztaginduktion erfolgen. Dadurch wird die Erhaltung der Sorten in der Hand des Züchters erleichtert, Verunreinigung durch direkten Nachbau beim Anbauer so gut wie ausgeschlossen.

Das Ziel der Pflanzenzüchtung ist fast immer die „Veränderung der Natur“ der Pflanzen. Frühes Ver-

gilben der Blätter ohne Blütenbildung ist „unnatürlich“. Im Falle der Tabakzüchtung, bei der der Mensch hohen Ertrag an frühreifen Blättern mit Nichtblühen als Vorteil gegenüber dem natürlichen Verhalten erstrebt, ist diese Veränderung leicht auf dem Wege der Kombinationszüchtung, deren Grundlage die MENDELschen Regeln sind, zu erhalten. Unter Anwendung der nun seit 50 Jahren den Züchtern aller Kulturvölker geläufigen Methoden gelingt, wie dieses Beispiel neben den tausenden schon bekannten wieder zeigt, eine vom wirtschaftlichen Standpunkt echte Neuschöpfung.

Zusammenfassung.

1. Kurztagcharakter der Rasse „Maryland Mammut“ von *Nicotiana tabacum* ist gegenüber Tagneutralität der Rasse „Cavalla“ durch die rezessiven Allele eines Gens bedingt.

2. Frühes Vergilben der Blätter von „Cavalla“ ist gegenüber Nicht-vergilben der Blätter von „Maryland Mammut“ durch 2 voneinander und von dem Gen für photoperiodisches Verhalten unabhängige rezessive Allelenpaare bedingt.

3. Man erhält also aus der Kreuzung „Cavalla“ \times „Maryland Mammut“ die für den Tabakbauern interessante Neukombination von früher Dachreife mit Fehlen der Blütenbildung im Sommer, d. h. erhöhtem Blättertrag und Ausfall an Pflegearbeit, in F_2 in einem Verhältnis von 1:63.

4. Der Vergleich von 10 F_2 -Familien dieser Neukombination für das Merkmal „Geizenbildung“ zeigt, daß weitere Selektion in der Richtung auf „Ausbleiben der Geizen während der Hauptvegetationszeit“ erfolgversprechend ist.

Für die sorgfältige Mitarbeit bei der Pflege der Kulturen und die Aufnahme der Merkmale im Versuchsland danke ich Frl. Dr. H. ATZLER, Frl. U. ENGELMANN und Herrn Gartenmeister W. BREIDENBACH.

Literatur.

1. ALLARD, H. A.: Gigantism in *Nicotiana tabacum* and its alternative inheritance. Amer. Naturalist 53, 218—233 (626), (1919). — 2. GARNER, W. W. and H. A. ALLARD: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. agric. Res. 18, 553—606 (1920). — 3. KOLLER, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Dresden u. Leipzig. Theodor Steinkopf-Verlag (1943). — 4. LANG, A.: Beiträge zur Genetik des Photoperiodismus I. Faktorenanalyse des Kurztagcharakters bei *Nicotiana tabacum* „Maryland-Mammut“. Z. Vererbungslehre 80, 210—219 (1942). Nachdruck derselben Arbeit mit Nachtrag: Genetik der Vernalisation und des Photoperiodismus. Vernalization and Photoperiodism, a Symposium by A. E. MURNEEK and R. O. WHITE, Lotsya, Chronica Botanica Company, Waltham Mass. (1948).

Zusatz bei der Korrektur: Herr Dr. K. SCHMID, Tabakforschungsinstitut, Forchheim bei Karlsruhe teilte brieflich mit, daß die im Sommer 1951 den Neukombinationen entnommenen Blattproben nach fachmännischer Aufarbeitung „in der Farbe ohne Zweifel hervorragend“ seien, wenn man berücksichtigt, daß es im Interesse des deutschen Tabakanbaues liegt, auch hellfarbige, für Schneidegützwende geeignete Sorten zu beziti. Für eine gründliche Qualitätsprüfung reichte das vom Tabakforschungs-Inst. aufgearbeitete Material nicht aus. — Ich danke Herrn Dr. SCHMID für seine Bemühungen.