

465

Untersuchungen über die Vererbung des grandiflora-Merkmals bei Petunia × hybrida Vilm.*

II. Die Verwendung tetraploider Linien der grandiflora-Klasse für die Züchtung neuer Formen der superbissima-Klasse, insbesondere solcher mit gelber Blütenfarbe

R. REIMANN-PHILIPP

Max-Planck-Institut für Kulturpflanzenzüchtung, Hamburg-Volksdorf

Investigations on the Inheritance of the Character grandiflora in Petunia x hybrida Vilm.

II. The Use of Tetraploid grandiflora Lines for the Breeding of New superbissima Forms, Especially those with Yellow Flowers

Summary. 1. In the diploid petunias of the class of grandiflora the dominant allele G at the grandiflora locus which determines the character of large flowers is normally linked to a recessive lethal gene l which eliminates zygotes and simultaneously diminishes the chance of fertilization of the pollen transferring it. Large flowered petunia plants in the class of grandiflora are therefore normally heterozygous with respect to the alleles of the grandiflora locus and have the genotype Gl/gL.

Grandiflora homozygotes Gl/GL or GL/GL originate from rare crossover events, and so does the genotype GL/gl. 2. Since the very bright leaf color of the grandiflora homozygotes reduces their vigor, the breeding of homozygous large flowered varieties has no practical importance. A special interest therefore arises for the genotype GL/gl because, in spite of heterozygosity, the offspring do not include undesirable small-flowered plants with the exception of some

originating from rare combinations of crossover gametes.

3. The tetraploid genotype GL/GL/gl/gl was produced by colchicine treatment. Analysis of the offsprings of the next two generations showed that in tetraploid material the zygotic effect of the lethal gene works in the same way as in diploids, producing again automatic elimination of small-flowered plants. Moreover, it was found that gametes of the genotype gl/gl can be transferred not only by egg-cells but also by the pollen.

4. Consequently, it is possible to achieve an automatic elimination of the small-flowered plants also in the tetraploid class of *superbissima*. This may be done by replacing the linkage group gL of *superbissima* petunias by the gl type of the artificially produced new tetraploid material. Homozygous large-flowered plants do not occur in tetra-

ploid material because gametes of the genotype GG are not transferable by the pollen.

5. Particularly the above mentioned qualities, that is the crossability to tetraploid petunias of the class of superbissima and the possibility of transferring some desired characters, as for example the linkage group gl or the yellow flower color to the latter, determine the value of the newly produced tetraploid material. Since some of the typical characters of superbissima petunias, particularly those concerning flower shape, do not occur in the new tetraploid material the latter is of no direct ornamental interest, except for the yellow-flowered lines.

6. The allele G which produces large flowers both in superbissima and in the new tetraploid material brightens, in addition, the leaf color in the new tetraploid material. Since the degree of brightness increases with the number of G alleles in the genotype, it is rather easy to identify the different tetraploid heterozygotes in the new material.

 Yellow-flowered lines were also produced as starting material for the polyploidization of the genotype GL/gl. factory in large-flowered diploid varieties, could be intensified by tetraploidy. Because the yellow flower color didn't occur in *superbissima*, the newly produced tetraploid yellow-flowered material is important also for transmission of this character to the latter. Tetraploid yellow-flowered lines were produced in order to examine whether the tint of the yellow flower color, unsatis-

The experiments showed that the intensity of yellow flower color in the new tetraploid yellow-flowered and very large-flowered material still does not reach that of modern diploid small-flowered multiflora petunias. However, for the production of both practically pure, large, and yellow-flowered tetraploid varieties and of tetraploid large and

yellow-flowered F1-hybrids the new material offers interesting possibilities, which are discussed in detail.

I. Einleitung

Als eine der wesentlichen Ursachen für die bekannten Störungen im Erbgang des grandiflora-Merkmals bei Petunia, die sich insbesondere durch ein Defizit an großblumigen Pflanzen ausdrücken, war in früheren Analysen die Kopplung des Allels G mit einem zygotisch und teilweise auch gonisch wirkenden Letalfaktor erkannt worden (REIMANN-PHILIPP 1962). Auch EWART (1963) nahm als Erklärung für die in seinen Versuchen beobachteten Abweichungen von einer monohybriden Merkmalsspaltung eine Kopplung zwischen dem die Großblumigkeit vererbenden Gen und mindestens einem Letalfaktor an. Normale diploide großblumige Heterozygoten haben demnach den Genotyp Gl/gL, wobei die Allele G und g große bzw. kleine Blüten vererben und L das dominante Normalallel zum rezessiven Letalfaktor l darstellt.

Da Austausch auftritt - die genaue Ermittlung des Austauschwertes verbietet sich wegen der im männlichen Geschlecht beobachteten, gonisch subletalen Wirkung von l, die den normalerweise monohybriden Erbgang des grandiflora-Merkmals stört —, entstehen an großblumigen Genotypen außer dem nicht lebensfähigen Gl/Gl auch die Genotypen GL/Gl, GL/GL und GL/gl.

Die Existenz der lebensfähigen GL/GL-Homozygoten ermöglicht zwar die Herstellung von rein großblumigen grandiflora-Sorten, doch nur auf dem Wege über die Züchtung von F1-Hybriden durch Massenkreuzung des Typs $gL/gL \times GL/GL$; denn trotz des Fehlens von l sind die grandiflora-Homozygoten in ihrer Vitalität geschwächt.

Ursache hierfür ist eine andere Kopplung, nämlich die zwischen G und einem Chlorophylldefekt-Gen, das homozygotisch rezessiv sehr helles Laub und heterozygotisch deutlich helleres Laub als das der dominant

^{*} Herrn Prof. Dr. R. v. Sengbusch zum 70. Geburtstag gewidmet.

dunkellaubig kleinblumigen Pflanzen hervorruft. Da Austausch bisher nicht auftrat, bleibt die Möglichkeit offen, daß es sich bei dem Chlorophylldefekt nicht um eine Kopplung von G mit einem rezessiven Chlorophyllfaktor handelt, sondern um eine pleiotrope Wirkung von G, weswegen auf eine Buchstabensymbolisierung des "Chlorophyll-Faktors" in den Genotypenformeln zunächst verzichtet wurde. Die auf Grund der helleren Laubfarbe geschwächte Vitalität der grandiflora-Homozygoten, die sich insbesondere durch eine verminderte Fertilität ausprägt, reicht zwar gerade aus für ihre Verwendung als Heterosispartner. Sie gestattet aber nicht die Herstellung von reinerbig großblumigen Sorten, da diese nicht die erforderliche Wuchskraft und Unempfindlichkeit aufweisen, wie sie die großblumigen, mittelgrünen F1-Hybriden des Genotyps GL/gL zeigen. Auch eine Verwendung dieser Genotypen als Kreuzungspartner, die zur Zeit die einzige Möglichkeit zur Erzeugung von rein großblumigen F₁-Sorten bietet, ist wegen ihrer unbefriedigenden Pollen- und Samenproduktion problematisch. Die geschilderten Schwierigkeiten führten dazu, ein besonderes Interesse dem Austauschgenotyp

GL/gl

zu widmen. In seinen Nachkommen ergibt sich ein Defizit für die kleinblumigen Pflanzen, da letztere als gl/gl-Genotypen nicht lebensfähig sind und kleinblumige Pflanzen überhaupt nur als Produkte von Austausch-Gameten, also in Form der Genotypen gL/gl oder gL/gL, entstehen können. Statt der für rezessive Homozygoten typischen Häufigkeit von 25% wurde im Mittel aller bisher durchgeführten Versuche mit Linien dieses Genotyps für die kleinblumigen Individuen nur eine Häufigkeit von 1 unter 60, d. h. 1,6% gefunden, eine Zahl also, die wegen ihrer Geringfügigkeit die Forderung nach rein großblumigen grandiflora-Sorten nicht wesentlich verletzt. Da wegen der Hellaubigkeit der GL/GL-Genotypen auch die dominanten Homozygoten zumindest subletal sind, repräsentiert der Genotyp GL|gl in gewisser Hinsicht ein System balancierter Letalfaktoren.

Die vorliegenden Versuche dienen zur Klärung der Frage, ob nicht der erwähnte Austausch-Genotyp mehr noch als im diploiden Zustand im tetraploiden für die praktische Züchtung von Bedeutung sein kann. Für tetraploide Petunien ist nämlich von Seidel (1962) endgültig nachgewiesen worden, daß GGGG-Genotypen auch dann nicht fertil sind, wenn nachweislich alle G-Allele in der Kopplung mit L vorliegen, so daß hier das Ziel der Züchtung von rein großblumigen Sorten ohne Auftreten von kleinblumigen Pflanzen praktisch nicht durchführbar ist. Zwar treten auch bei Verwendung von Triplex-Genotypen als Kreuzungspartner kleinblumige Pflanzen in den Nachkommenschaften nicht auf, doch war bisher eine sichere Identifizierung der Triplex-Eltern praktisch nicht möglich. Infolgedessen erschien es interessant, den Versuch zu machen, die Kopplungsgruppe gl durch Kreuzung auf die vorhandenen tetraploiden Petunien, insbesondere die superbissima-Klasse, zu übertragen und die dort vorhandenen, in der Kopplung gL vorliegenden, vollvitalen Allele zu verdrängen.

II. Methoden

Die Polyploidisierung erfolgte nach SEIDEL (1962) durch mehrmaliges Aufbringen eines Tropfens Colchicinlösung von 0,02% mit Aerosil als Trägersubstanz auf den Vegetationspunkt des Haupttriebes und nachfolgende systematische Entfernung aller sich bildender Nebentriebe.

Zur zytologischen Untersuchung, für die Zeiß-Standard-Mikroskope zur Verfügung standen, wurden junge Herzblätter 3 Stunden bei 0 °C in 0,02 mol 8-Oxychinolin vorbehandelt, sodann in ein Färbe-Mazerationsgemisch von 9 Teilen 2% Orcein und 1 Teil normale Salzsäure überführt und nach 6 Stunden in 45% Essigsäure gequetscht.

III. Ergebnisse

1. Polyploidisierung des Genotyps GL/gl

Mit der Methode, die von Seidel (1962) als am vorteilhaftesten für die Colchicinierung von grandiflora-Petunien erkannt wurde, gelang 1964 auch die Polyploidisierung einiger Pflanzen zweier Linien des Genotyps GL/gl aus der Sorte 'Weiße Wolke', doch mit einer im Vergleich zu Seidels Arbeiten sehr geringen Ausbeute. Die Behandlungsgeneration lieferte nach Selbstbestäubung eine Nachkommenschaft, die aus 330 großblumigen und 3 kleinblumigen Pflanzen bestand, und die damit eine Aufspaltung repräsentierte, wie sie im diploiden Zustand für den Locus GL/gl mit 59 großblumig: 1 kleinblumig typisch ist. Die zytologische Untersuchung ergab auch, daß nur 8 der großblumigen Pflanzen tetraploid waren. Was bereits Seidel generell für tetraploidisierte grandiflora-Petunien fand, bestätigte sich auch für dieses Material: in ihren äußeren Merkmalen, insbesondere der Größe der Blüten, ähneln die tetraploiden, großblumigen Petunien weit mehr den diploiden grandiflora-Homozygoten als den großblumigen Pflanzen der bereits Ende des vergangenen Jahrhunderts natürlich entstandenen, tetraploiden superbissima-Petunien. Während aber Seidel für die von ihm erzeugten tetraploiden grandiflora-Petunien des Genotyps GL/GL/GL/GL im männlichen Geschlecht absolute Sterilität fand, produzierten 5 der 8 tetraploiden grandiflora-Heterozygoten Pollen in normalen Mengen und von normalem Aussehen. Dennoch erwies sich ihre Fertilität als sehr gering.

Zur Feststellung der Zahl der in ihrem Genotyp vorhandenen Allele G bzw. g wurden die acht tetraploiden grandiflora-Heterozygoten mit dem Pollen von kleinblumigen superbissima-Petunien bestäubt, die den Genotyp gggg hatten. In den Testkreuzungsnachkommenschaften wird für das Auftreten von großblumigen und kleinblumigen Pflanzen ein Spaltungsverhältnis von 5:1 oder 1:1 erwartet, je nachdem, ob der mütterliche Elter den Genotyp GGgg oder Gggg hatte. Die beiden Spaltungen sind auch mit relativ geringen Nachkommenschaftsgrößen leicht zu unterscheiden. Individuen des Genotyps GGGg liefern nach Kreuzung mit dem Genotyp gggg dagegen eine nur aus großblumigen Pflanzen bestehende Nachkommenschaft.

Wie die in Tabelle 1 aufgeführten Ergebnisse zeigen, konnte für 5 der tetraploiden grandiflora-Heterozygoten der Genotyp GGgg wahrscheinlich

Tabelle 1. Bestimmung der Zahl der im Genotyp vorhandenen Allele G bzw. g durch Testkreuzung der künstlich erzeugten, tetraploiden, groβblumigen Petunien als Mutter mit kleinblumigen superbissima-Petunien des Genotyps gggg als Vater

Nummer der zu identi- fizierenden Pflanzen	Aufspaltung der Nachkommen- schaften in		angenommenes Spaltungs-	angenommener Genotyp	
	großblumige Pflanzen	kleinblumige Pflanzen	verhältnis	der Mutter	
T 65/1	56	14	5:1	GGgg	
T 65/2	43	11	5:1	GGgg	
T 65/3	5	0	unbestimmbar		
T 65/4	67	22	5:1	GGgg	
T 65/5	2	0	unbestimmbar		
T 65/6	15	1	5:1	GGgg	
T 65/7	16	0	∞ großblumig	$GG\overset{\circ}{G}g$	
T 65/8	38	12	5:1	GGgg	

gemacht werden, zwei ließen sich wegen zu kleiner Nachkommenschaften nicht identifizieren, während für eine weitere (T 65/7) die Nachkommenschaftsgröße gerade ausreichte, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 95% den Genotyp GGGg zu bestimmen. Diese letztere sowie eine von den genotypisch nicht identifizierten gehörten zu den drei Pflanzen, die im Gegensatz zu den fünf übrigen nur geringe Pollenmengen produzierten.

In den Nachkommenschaften aus Kreuzung dieser tetraploiden, großblumigen Heterozygoten interessierten die in Tabelle 2 wiedergegebenen Aufspaltungen sowohl der Merkmale groß- und kleinblumig als auch hell- und dunkellaubig.

Tabelle 2. Merkmalsspaltungen in den Nachkommenschaften aus Kreuzung tetraploider, großblumiger Heterozygoten

	Anzahl der Pfla Nachkommens großblumig	kleinblumig dunkelgrün (gggg)	
Typ der Kreuzung	hellgrün dunkelgrün (GGGg; GGgg) (Gggg)		
$ \overline{\circ GGGg} \times \overline{GGgg} \ \delta $	32	4	0
$ \overline{Q} GGgg \times GGgg $	118	39	2

Wie bereits Seidel (1962) nachwies, sind sowohl bei den natürlich entstandenen wie auch bei den künstlich erzeugten tetraploiden Petunien Gameten des Genotyps GG im männlichen Geschlecht nicht funktionsfähig, selbst wenn G nachweislich in der Kopplung mit L vorliegt. Aus Kreuzung der Duplex-Heterozygoten wäre demnach ein Spaltungsverhältnis von 29 großblumig: 1 kleinblumig zu erwarten, falls der mit g gekoppelte Letalfaktor l in tetraploiden Genotypen unwirksam ist. Für diese Annahme scheint der Umstand zu sprechen, daß in der Nachkommenschaft der Duplex-Heterozygoten neben 157 großblumigen auch zwei kleinblumige Pflanzen auftraten und sich damit eine Aufspaltung ergibt, die nicht signifikant von 29:1 abweicht. Das weite Verhältnis der Aufspaltung läßt aber ebensogut die Annahme zu, daß die den Letalfaktor homozygotisch enthaltenden, kleinblumigen Pflanzen nicht lebensfähig sind und daß es sich bei den dennoch auftretenden Kleinblumigen um Austauschgenotypen handelt, wie sie im diploiden Material auch auftreten.

Bei der Beurteilung der Farbe des Laubes wurde im wesentlichen nur zwischen hellaubig einerseits und dunkellaubig andererseits unterschieden, wobei allerdings zu betonen ist, daß bei kleinblumigen Pflanzen die dunkelgrüne Laubfarbe deutlich dunkeler ist als bei großblumigen. Letztere, die zunächst nur mutmaßlich als Simplex-Heterozygoten (= Gggg) betrachtet wurden, entsprachen im Farbton des Laubes dem GenotypGg der diploiden grandiflora-Klasse, den üblicherweise die im Handel befindlichen F_1 -Hybriden besitzen.

Theoret. Appl. Genetics

Innerhalb der Gruppe der helllaubigen Individuen trat eine starke Variation der Laubfarbe

in Erscheinung, die deswegen nicht weiter beachtet wurde, weil die Farbunterschiede zwischen den extrem hellaubigen Pflanzen (vermutlich den Triplex-Heterozygoten) und der Masse der übrigen hellaubigen fließend sind. Als Arbeitshypothese wurde angenommen, daß die normal hellaubigen, großblumigen Pflanzen, die im Farbton des Laubes den diploiden grandiflora-Homozygoten ähneln, die Duplex-Heterozygoten des Genotyps GGgg repräsentieren.

Kleinblumige Pflanzen mit hellgrünem Laub wurden bisher trotz intensiven Suchens weder im diploiden noch im tetraploiden Material gefunden, es sei denn, die hellgrüne Laubfarbe der ausgelesenen Kleinblumigen hatte andere genetische Ursachen als die im grandiflora-Locus begründeten.

Für die Richtigkeit der vorstehend geäußerten Annahmen spricht Tab. 2. Bei Funktionsunfähigkeit von Pollen des Genotyps GG (SEIDEL 1962) wäre nämlich aus der Kreuzung

$$\subsetneq GGGg \times GGgg$$

ein Verhältnis von 9 hellaubig, großblumig (4 GGGg + 5 GGgg):1 dunkellaubig, großblumig (Gggg) zu erwarten, das dem gefundenen Verhältnis von 32:4 recht gut entspricht. Eine noch bessere Aussage liefert wegen der größeren Zahl der vorhandenen Nachkommen die Kreuzung der Duplex-Heterozygoten, aus der eine Aufspaltung von

21 großblumig, hellaubig (4GGGg + 17GGgg): 8 großblumig, dunkellaubig (Gggg)

hervorgehen sollte. Dieser Erwartung entspricht das gefundene Verhältnis von 118 großblumig, hellaubig: 39 großblumig, dunkellaubig mit einem p von 46% für $\chi^2 = 0.6$.

Zur weiteren Prüfung der Annahme, daß eine Identifizierung der 3 tetraploiden Heterozygoten GGGg, GGgg und Gggg auf Grund der Laubfarbe möglich ist, wurden zur Erzeugung der nächsten Generation großblumige Pflanzen mit extrem hellem, normal hellem und dunkelem Laub zu je einer isolierten Bestäubungsgruppe zusammengestellt. Trotz bis zum Ende der Vegetationsperiode fortgesetzter, künstlicher Bestäubung zwischen den Individuen innerhalb der Gruppen lieferte die Gruppe der extrem hellaubigen Pflanzen keinen Samen. Die Einzelpflanzennachkommenschaften der beiden übrigen sind in Tab. 3 aufgeführt. In dem Fall, daß die helllaubigen Pflanzen tatsächlich Duplex-Heterozygoten, die dunkellaubigen großblumigen Pflanzen dagegen Simplex-Heterozygoten repräsentieren, wäre für die großblumigen Pflanzen in den Nachkommenschaften der betreffenden Bestäubungsgruppen eine Aufspaltung von 21 hell-: 8 dunkellaubig bzw. 1 hell-: 2 dunkellaubig zu erwarten. Tab. 3 zeigt, daß diese Verhältnisse annähernd auch gefunden wurden, doch trat in beiden Spaltungen ein signifikanter Überschuß an hellaubigen Pflanzen auf.

Tabelle 3. Aufspaltung in Individuen mit hell- und dunkelgrüner Laubfarbe in den Nachkommenschaften von Bestäubungsgruppen, die sich vermullich aus Pflanzen mit dem Genotyp GGgg bzw. Gggg zusammensetzten

angenommene Genotyp der Bestäubungs- gruppe	r Nummer der Einzel- pflanzen- nach- kommen- schaft	Verhältnis der Aufspaltung großblumiger Pflanzen in hell- laubig: dunkel- laubig	Zahl der klein- blumigen, dunkel- laubigen Pflanzen
\overline{GGgg}	P 67/27	24: 0	0
	P 67/28	41:12	1
	P 67/29	16: 0	2
		Summe 81:12	3
Gggg	P 67/20	16:26	
000	P 67/21	12:20	
	P 67/22	4: 9	
	P 67/23	11:11	1
	P 67/24	8:22	
	P 67/25	12:17	1
	P 67/26	53:79	1
	P 67/30	7: 0	
	P 67/31	4: 0	
		Summe 127:184	3

Hinsichtlich der Häufigkeit des Auftretens von kleinblumigen Pflanzen gilt für die Nachkommen der Duplex-Heterozygoten das gleiche wie für die entsprechende Nachkommenschaft der vorangegangenen Generation. Ihre Entstehung kann sowohl durch Kombination von Austauschgameten erklärt werden, in welchen zumindest eines der g-Allele in der Kopplung mit L anstatt, wie normalerweise, mit l vorliegt, als auch durch Ausbleiben der letalen Wirkung von l in tetraploiden Genotypen.

Zur Frage, welche der beiden Möglichkeiten wahrscheinlicher ist, liefert die Nachkommenschaft der untereinander bestäubten Simplex-Heterozygoten eine wertvolle Aussage. In ihr sollten nicht nur die großblumigen, dunkellaubigen Pflanzen doppelt so häufig auftreten wie die großblumigen hellaubigen, wie annähernd auch gefunden wurde, sondern 25% der Individuen der Gesamtnachkommenschaft sollten außerdem kleinblumig sein. Es traten jedoch neben 311 großblumigen Pflanzen nur drei kleinblumige auf!

Da hinsichtlich der Aufspaltung des Merkmals Laubfarbe Befund und Erwartung annähernd einander entsprachen, dagegen hinsichtlich der Häufigkeit des Auftretens der kleinblumigen Pflanzen in den Nachkommenschaften der Simplex-Heterozygoten ein nahezu völliges Defizit festgestellt wurde, darf angenommen werden, daß die zygotische Wirkung des Letalfaktors l auch im tetraploiden Zustand wirksam ist. Kleinblumige Pflanzen können daher offenbar nur entstehen, wenn zumindest eines der vier g-Allele in der Kopplung mit L vorliegt, wie beispielsweise in dem Genotyp gL|gl|gl|gl. Da in

Duplex-Genotypen wegen der größeren relativen Häufigkeit der L-Allele die Chancen für die Entstehung der Austauschkombination gL größer sind als in Simplex-Genotypen, ist es nicht verwunderlich, wenn im Gegensatz zum Normalfall Simplex-Heterozygoten hier weniger rezessive Homozygoten abspalten als Duplex-Heterozygoten.

Ob ähnlich wie im diploiden Material auch im tetraploiden eine subletale Wirkung des Letalfaktors auf die ihn übertragenden Pollen nachgewiesen werden kann, ist noch unentschieden; denn die wegen des Vorhandenseins der drei diploiden Pollengenotypen GG, Gg und gg komplizierteren Verhältnisse der Konkurrenz erfordern besondere Untersuchungen, die bisher noch nicht durchgeführt wurden.

Wie schon für die beiden vorangegangenen Generationen, so galt auch für diese, daß abgesehen von den nahezu pollenlosen, extrem hellaubigen, großblumigen Pflanzen die überwiegende Mehrzahl der Individuen Pollen in normalen Mengen und von normalem Aussehen bildeten. Bei künstlicher Selbstbestäubung oder Bestäubung untereinander blieben die Pflanzen jedoch zunächst steril, setzten dann aber bei fortgesetzter Bestäubung gegen Ende der Vegetationsperiode doch noch Samenkapseln an. Da Kreuzungen mit den tetraploiden Petunien der superbissima-Klasse in der Regel in beiden Richtungen und auch an jungen Pflanzen gut gelangen, dürften die zu Beginn der Vegetationsperiode beobachteten Sterilitätserscheinungen auf die Wirkung der Parasterilität zurückzuführen sein, die offenbar im tetraploiden Zustand dieses Materials viel ausgeprägter in Erscheinung tritt als im diploiden. Die erst spät einsetzende Fruchtbarkeit entspräche damit einer für parasterile Arten und insbesondere Petunien von verschiedenen Autoren gefundenen. Erscheinung, die darauf zurückzuführen ist, daß mit zunehmendem Alter der Pflanzen die Wirkung der S-Allele nachläßt.

Da die Versuche ergaben, daß auf Grund der zygotisch letalen Wirkung des mit g gekoppelten Letalfaktors kleinblumige Pflanzen auch im tetraploiden Material nur in geringer Häufigkeit als Austauschgenotypen auftreten können, während eine gonisch subletale Wirkung des Letalfaktors nicht oder zumindest nur schwach ausgeprägt vorhanden sein dürfte, kann das dieser Arbeit zugrunde liegende Ziel als erreichbar betrachtet werden. Es bestand darin, in der superbissima-Klasse von Petunia die Kombination der Allele gL durch die Kombination gl zu ersetzen, um damit superbissima-Petunien zu züchten, die trotz der Heterozygotie für die Allele des grandiflora-Locus kleinblumige Pflanzen nur sehr selten abspalten.

Kreuzungen des Typs $GL/GL/gl/gl \times \text{großblumig}$, superbissima (=GL/GLgL/gL) oder GL/gL/gL/gL) wurden bereits durchgeführt.

IV. Rein großblumige, gelbblühende, tetraploide Linien, die samenecht fallen

Nachdem rein großblumige Sorten als F₁-Hybriden aus der Kreuzung von grandiflora-Homozygoten und reinerbig kleinblumigen Sameneltern bereits in den meisten der bei *Petunia* vorkommenden Blütenfarben gezüchtet worden waren, gelang schließlich auch die Züchtung von gelbblühenden großblumigen F₁-Hybriden (Reimann-Philipp, 1962, unveröffentlicht).

Sowohl bei den eigenen Züchtungen dieses Typs¹ wie auch bei ähnlichen anderen, die später im Handel erschienen, erreicht die Intensität der Gelbfärbung der Blüten jedoch nicht diejenige der kleinblumigen, gelbblühenden Sorten der multiflora-Klasse, wie beispielsweise von 'Yellow Gleam'. Um zu prüfen, ob bei der Gelbfärbung im Gegensatz zu den anderen Blütenfarben die Intensität mit steigender Blütengröße grundsätzlich abnimmt, wurden sowohl von kleinblumigen wie auch von großblumigen gelbblühenden Petunien tetraploide Formen hergestellt. Hierbei wurden die zu tetraploidisierenden, gelbblühenden, großblumigen Linien von vornherein so konstruiert, daß sie die Allele des grandiflora-Locus in der Form GL/gl enthielten, wie es folgende Kreuzung ermöglichte

 $\c GL/gl$ (aus 'Weiße Wolke') $\times \c GL/GL$ (reinerbig großblumig gelbblütig); $\c F_1 = 50\% \c GL/GL + 50\% \c GL/gl$.

Dabei wurde der heterozygotische Elter bewußt als Samenelter benutzt, da wegen der gonisch subletalen Wirkung von l die Kombination gl bei Konkurrenz mit GL durch den Pollen nur mit verminderter Häufigkeit übertragen wird. Daß die Verteilung von grandiflora-Homo- und Heterozygoten in der F_1 tatsächlich dem Verhältnis 1:1 entsprach, ließ sich eindeutig an der Laubfarbe der Sämlinge erkennen, von denen 40 hell- und 46 dunkellaubig waren.

Mit dem bereits anfangs beschriebenen Verfahren wurden die dunkellaubigen Sämlinge colchiciniert. Alle von ihnen hatten später weiße Blüten mit stark gelbem Schlund. Unter den aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Nachkommenschaften waren 13 tetraploid; sie enthielten insgesamt 377 Pflanzen, die alle großblumig waren und unter denen sich 9 gelbblühende befanden. Die Aufspaltung des Merkmals "Laubfarbe" und die Fertilitätsverhältnisse waren bei diesem großblumigen Material ganz ähnlich wie bei dem im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen. Trotz einer normalen Produktion von normal aussehenden Pollen, deren Übertragung auf tetraploide, kleinblumige Petunien zur Ausbildung normaler, großer Kapseln führte, gab es bei Selbstbefruchtung oder Geschwisterpaarung nur an älteren Pflanzen Samenansatz.

Das Fehlen von kleinblumigen Pflanzen zeigt an, daß auch in diesem tetraploiden Material die Wirkung des mit g gekoppelten Letalfaktors l die Entstehung des homozygot rezessiven Genotyps verhindert. Kleinblumige Pflanzen können demnach nur in seltenen Fällen durch die Kombination von Austausch-Gameten entstehen, so daß eine tetraploide, gelbblühende Sorte gezüchtet werden kann, die praktisch rein großblumig ist.

Aus der Aufspaltung der Blütenfarben, insbesondere aus dem von 35:4 nicht signifikant abweichenden Verhältnis 368 weiß: 9 gelb ($\chi^2 = 0.21$; p = 0.66), läßt sich erkennen, daß auch für sie ein monohybrider Erbgang zugrunde liegt. Die aus der Colchicinierung entstandenen, tetraploiden Eltern-

pflanzen waren demnach Duplex-Heterozygoten nicht nur für die Allele des grandiflora-Locus, sondern auch für die Allele des Blütenfarbgens, das dominant weiße und rezessiv gelbe Blüten hervorruft und das sich — wie auch im diploiden Zustand — in Heterozygoten durch die Ausbildung eines stark gelben Schlundes intermediär ausprägt. Rückkreuzungen der Duplex-Heterozygoten als Pollenelter mit kleinblumigen, tetraploiden, gelbblühenden Pflanzen, deren sämtliche g-Allele in der Kopplung mit L vorlagen, ergaben eine Aufspaltung von

66 großblumig: 11 kleinblumig

bzw. von

65 weiß : 12 gelb;

beide Ergebnisse entsprechen sehr gut dem erwarteten Verhältnis von 5:1 (für Blütengrößen $\chi^2=0.31$; p=0.58; für Blütenfarben $\chi^2=0.064$; p=0.79). Besonders interessiert hier, daß die kleinblumigen Pflanzen annähernd genau mit der erwarteten Häufigkeit auftraten, woraus folgt, daß die gl/gl-Gameten der als Pollenelter verwendeten Duplex-Heterzygoten normal funktionsfähig waren.

Die neu erzeugten, großblumigen Tetraploiden übertreffen in der Blütengröße die diploiden grandiflora-Homozygoten zwar erheblich, unterscheiden sich aber hinsichtlich der Intensität der Gelbfärbung von diesen nicht wesentlich. Dennoch werden an ihre Verwendung große Erwartungen geknüpft, da bereits bei den z. Z. noch wenigen vorhandenen Pflanzen sowohl für die Ausprägung der Gelbfärbung als auch für die der Blütenform, insbesondere der Wellung des Randes, eine weit größere Variabilität zu beobachten ist als in entsprechendem diploiden Material. Das berechtigt zu der Hoffnung, daß durch die im tetraploiden Zustand veränderten Dosis-Effekte der Genwirkungen sowie durch das erweiterte Spiel der Wechselwirkungen einerseits der hemmenden und andererseits der verstärkend modifizierenden Gene günstige Voraussetzungen für die Auslese von intensiver gelb gefärbten, großblumigen Pflanzen vorliegen. Ob allerdings in diesem tetraploiden, praktisch rein großblumigen Material eine Intensität der Gelbfärbung erreicht werden kann, wie sie die neueren gelbblühenden Sorten der multiflora-Klasse aufweisen, ist fraglich, weswegen zusätzlich ein anderer Weg, der eine Dreifachkreuzung vorsieht, eingeschlagen wurde.

V. Tetraploide, großblumige, gelbblütige F₁-Hybriden

Einerseits, um zu versuchen, durch die Verwendung kleinblumiger, stark gelber Kreuzungspartner die Intensität der gelben Blütenfarbe zu erhöhen, und andererseits, um einen illegalen Samennachbau zu verhindern, wie es vorzugsweise durch die Züchtung von F_1 -Hybriden geschehen kann, wurde das in Abb. 1 dargestellte tetraploide Material für folgende Dreifachkreuzung hergestellt:

pollensteril, tetraploid, kleinblumig, gelbblütig aus der Kreuzung

(2 pollensteril, tetraploid, kleinblumig, gelbblütig × 3 pollenfertil, tetraploid, kleinblumig, gelbblütig)

★ ♂ praktisch rein großblumig, pollenfertil, tetraploid, gelbblütig.

¹ Die von der "Süddeutschen Pflanzenzucht für Gemüse und Blumen" (A. Haubner, Worms a. Rhein) 1963 in den Handel gebrachte, gelbblütige grandiflora-Sorte 'Hagen' wurde in Zusammenarbeit mit dem Institut für Angewandte Genetik der Technischen Hochschule Hannover gezüchtet.

Für die Polyploidisierung des kleinblumigen Samenelters diente ein diploides Ausgangsmaterial, das aus Kreuzungen eigner, cremefarbener Linien mit den gelbblühenden multiflora-Sorten 'Brass Band', 'Moon-Glow' und 'Yellow Dandy' hervorgegangen war. Von diesem diploiden Material lagen auch plasmatischpollensterile Linien vor, die ebenfalls in den tetraploiden Zustand überführt wurden. Wie nämlich schon Seidel (1962) feststellte, ist die bei der Erzeugung von diploiden F1-Hybriden häufig verwendete, plasmatisch bedingte und dominant vererbte Pollensterilität der Petunien auch im tetraploiden Material wirksam. Die pollenfertilen, tetraploiden, kleinblumigen Linien dienen daher in der Dreifachkreuzung lediglich zur Stammerhaltung des pollensterilen Samenelters.

Als großblumiger, tetraploider Pollenelter können dieselben gelbblütigen Linien benutzt werden, die im vorangegangenen Abschnitt beschrieben wurden. Trotz ihrer Heterozygotie für die Allele des grandiflora-Locus spalten sie wegen der zygotischen Wirkung des Letalfaktors bei Bestäubung untereinander kleinblumige Pflanzen nur dann ab, wenn diese aus der Kombination von Austauschgameten hervorgehen. Die selbsttätig wirkende Eliminierung der unerwünschten Kleinblumigen auf Grund der zygotisch letalen Wirkung der Kombination von Keimzellen des Typs gl/gl kann jedoch in der beschriebenen Dreifachkreuzung nicht ausgenutzt werden, da die kleinblumigen Kreuzungspartner natürlicherweise nicht den Genotyp gl/gl/gl/gl haben können. Die Entstehung von Kleinblumigen kann also hier nur in derselben Weise verhindert werden, wie es die Züchter von superbissima-Petunien üblicherweise tun, nämlich durch die Verwendung von Triplex-Heterozygoten. Während aber die Identifizierung der Triplex-Typen in den Sorten der superbissima-Klasse durch Auslese der Individuen mit den größten Blüten nicht genügend zuverlässig ist, erleichtert im eigenen Material ihre extrem helle Laubfarbe die Identifizierung und Verwendung als Pollenelter. Sollte sich wider Erwarten erweisen, daß ihre Vitalität und damit auch Pollenproduktion für eine rationelle Erzeugung von F1-Hybriden nicht ausreicht, müssen die auf Grund ihrer Laubfarbe ebenfalls leicht zu identifizierenden Duplex-Typen als Pollenelter verwendet und damit in den F₁-Hybriden etwa ¹/₆ Kleinblumige in Kauf genommen werden.

Die erzeugten F₁-Hybriden entsprechen in der Blütengröße dem großblumigen Elter, stehen jedoch in der Intensität der Gelbfärbung zwischen dem großblumigen und dem kleinblumigen Elter. Letzterer unterscheidet sich sowohl in der Blütengröße wie auch in der Intensität der Gelbfärbung nicht wesentlich vom diploiden Ausgangsmaterial, doch ist in allen wesentlichen Merkmalen die Variabilität viel größer. Da der großblumige Elter hinsichtlich der Intensität der gelben Blütenfarbe keinen Fortschritt gegenüber den diploiden Homozygoten bringt, ist es vorwiegend diese Variabilität der als Samenelter dienenden Kleinblumigen, auf die sich die Hoffnung gründet, die Stärke der Gelbfärbung der großblumigen F₁ zu erhöhen.

Im Vergleich mit den bereits vorhandenen diploiden, großblumigen, gelbblütigen F_1 -Hybriden wie z. B. 'Haubners Hagen' haben die neu erzeugten

tetraploiden zwar den Vorteil größerer und ansprechenderer Blüten, im augenblicklichen Stadium der Züchtung jedoch noch nicht den Vorteil einer intensiveren Gelbfärbung.

VI. Diskussion der Ergebnisse

Die beschriebenen Versuche bei Petunia weisen zahlreiche Parallelen zu den von Fiedler (1957) durchgeführten Arbeiten mit tetraploiden Formen von Kapperts allgefüllten Levkojen auf. In beiden Fällen wurden in autotetraploidem Material die Wirkungen und Dosis-Effekte dreier gekoppelter Gene untersucht, von denen das eine ein rezessiver Chlorophyllfaktor, das zweite ein rezessiver Letalfaktor und das dritte ein die Morphologie der Blüte bestimmendes Gen ist. Wie bei den Levkojen, so können auch bei den Petunien der Letalfaktor und der Chlorophyllfaktor dazu dienen, die hinsichtlich der Blütenmorphologie unerwünschten Genotypen selbsttätig zu eliminieren bzw. die erwünschten Genotypen auf Grund der Wirkung des Chlorophyllfaktors zu markieren. Beide Versuchsreihen repräsentieren zudem bemerkenswerte Beispiele für den Wert der Anwendung von Befunden genetischer Untersuchungen in der praktischen Züchtung.

Im Vergleich zu den Verhältnissen im diploiden Material ergeben sich im tetraploiden Besonderheiten auf Grund der hier auftretenden, erweiterten Dosis-Effekte aller drei Gene.

Der das Immerspalten diploider Levkojen im Verhältnis 1 gefüllt-: 1 einfachblühend verursachende Letalfaktor wirkt gonisch, indem er die Übertragung der Pollen verhindert, die ihn enthalten. Durch die Eizellen wird er dagegen normal übertragen. Wie FIEDLER nachwies, sind die diploiden Pollen tetraploider Levkojen nur dann nicht funktionsfähig, wenn der Letalfaktor in ihren beiden Genomen vorhanden ist. Übertragen die Pollen dagegen neben dem Letalfaktor auch ein Normalallel, besitzen sie eine normale Funktionsfähigkeit. Bei Petunia übt der Letalfaktor im diploiden Material zwar auch eine gewisse gonische Wirkung auf die ihn übertragenden Pollen aus, wodurch letztere in Konkurrenz mit den das Normalallel übertragenden Pollen eine geringere Befruchtungschance erhalten, doch erlangt er seine hauptsächliche Bedeutung durch die Eliminierung der Homozygoten. Die bisher erzielten Versuchsergebnisse an autotetraploidem Material sprechen dafür, daß seine zygotische Wirkung sich bei der Eliminierung der Nulliplex-Homozygoten, nämlich der kleinblumigen Individuen des Genotyps gl/gl/gl, in vollem Maße ausprägt, daß aber eine gonische Wirkung sich nicht oder jedenfalls viel schwächer als im diploiden Material bemerkbar macht. Für die Petunienzüchtung ergibt sich daraus ein praktischer Vorteil, weil eine normale Übertragung der gl/gL- oder auch der gl/gl-Gameten eine Verdrängungszüchtung erlaubt, durch welche die in den tetraploiden Petunien der superbissima-Klasse vorhandenen Allele des Typs gL durch solche des Typs gl ersetzt und damit auch dort eine selbsttätige Eliminierung der unerwünschten, kleinblumigen Pflanzen erreicht werden können. Da Kreuzungen zwischen tetraploiden und diploiden Petunien nur in Ausnahmefällen gelingen, mußte zur Realisierung

dieses Plans ein tetraploider Kreuzungspartner hergestellt werden.

Die für die spontan entstandenen, tetraploiden Petunien der superbissima-Klasse typischen Merkmale der Blütenform können durch Tetraploidisierung von großblumigen, diploiden Petunien nicht erzielt werden. Letztere können in der Blütengröße im tetraploiden Zustand zwar das diploide Ausgangsmaterial übertreffen, bleiben aber in der Blütenform, von einer größeren Festigkeit der Blüten abgesehen, nahezu unverändert. Nach Seidel (1962) sind in den Petunien der suberbissima-Klasse und in den künstlich erzeugten Tetraploiden von grandiflora-Petunien die die Blütengröße bestimmenden Faktoren zwar Allele desselben Locus, doch bringen in den superbissima-Petunien die dort vorhandenen Allele pleiotrop die für diese Klasse charakteristischen Merkmale der Blütenform hervor. Außerdem darf angenommen werden, daß auch der spezielle genetische Hintergrund der superbissima-Petunien an der Ausprägung dieser Blütenformmerkmale beteiligt ist. Der Wert der in den vorliegenden Versuchen beschriebenen, neu erzeugten tetraploiden Petunien liegt also in erster Linie in der Bereitstellung eines Materials, das mit den superbissima-Petunien kreuzbar ist und die Übertragung eines planmäßig aufgebauten Genotyps auf diese erlaubt.

Hinsichtlich der Intensität der gelben Blütenfarbe wurde festgestellt, daß ihre Stärke mit steigender Blütengröße abnimmt. Die bisher erzeugten tetraploiden, großblumigen Linien übertreffen zwar die bereits vorhandenen, diploiden großblumigen Sorten in verschiedener Hinsicht und repräsentieren damit einen neuen Typ, doch wurde noch nicht erreicht, in großblumigen Linien dieselbe Intensität der Gelbfärbung zu erzielen wie in den relativ stark gelb gefärbten kleinblumigen Sorten. Die im tetraploiden Material auftretende große Variabilität berechtigt aber zu der Hoffnung, daß durch eine bewußte Kom-

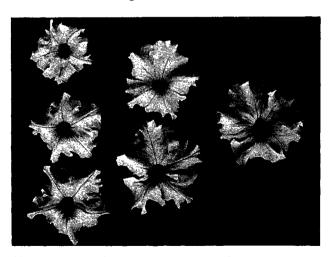


Abb. 1. Blütengrößen der verschiedenen Eltern sowie der F_1 einer zur Erzeugung von großblumigen, gelbblütigen, tetraploiden F_1 -Hybriden dienenden Dreifachkreuzung. Rechts: pollenfertiler, gelbblütiger, tetraploider, großblumiger Pollenelter (Duplex-Typ); Mitte oben: pollensteriler, tetraploider, gelbblütiger, kleinblumiger Samenelter; links: drei verschiedene kleinblumige, pollenfertile, gelbblütige, tetraploide Linien, die zur Stammerhaltung des pollensterilen Samenelters dienen (links oben in Größe und Intensität der Gelbfärbung etwa der diploiden Sorte 'Brass Band' entsprechend); Mitte unten: pollensterile, tetraploide, großblumige, gelbblütige F_1

binationszüchtung oder F₁-Hybrid-Züchtung, mit welcher die Effekte verstärkend modifizierender Gene planmäßig ausgenutzt werden, Steigerungen möglich sind. Diese Erwartungen gründen sich auch auf die Befunde der Blütenfarbanalysen von van Wyk (1964) an diploiden Petunien, die besagen, daß die Ausprägung des Merkmals "gelbe Blütenfarbe" sowohl durch hemmende Faktoren geschwächt als auch durch entgegengesetzt modifizierende Gene verstärkt werden kann.

Zusammenfassung der Ergebnisse

- 1. Das die Großblumigkeit bestimmende, dominante Allel G des grandiflora-Locus ist bei den diploiden Petunien der grandiflora-Klasse normalerweise mit einem rezessiven Letalfaktor l gekoppelt, der die Entstehung der Zygoten verhindert und zugleich die Befruchtungschancen der ihn übertragenden Pollen herabsetzt. Großblumige Petunienpflanzen der grandiflora-Klasse sind demnach hinsichtlich der Allele des grandiflora-Locus normalerweise heterozygotisch und haben den Genotyp Gl/gL. Da Austausch auftritt, entstehen jedoch in seltenen Fällen sowohl die grandiflora-Homozygoten der Genotypen Gl/GL oder GL/GL als auch der Genotyp GL/gl.
- 2. Da die grandiflora-Homozygoten eine sehr helle Laubfarbe haben, die ihre Vitalität vermindert, hat die Züchtung von homozygotisch großblumigen Sorten keine praktische Bedeutung. Infolgedessen kommt dem Genotyp GL/gl eine besondere Bedeutung zu, weil trotz der Heterozygotie in seiner Nachkommenschaft die unerwünschten kleinblumigen Pflanzen nicht entstehen, es sei denn als seltene Kombinationen von Austauschgameten.
- 3. Durch Colchicinierung wurde der tetraploide Genotyp GL/GL/gl/gl erzeugt. Die Analyse der Nachkommenschaften der beiden nächsten Generationen ergab, daß im tetraploiden Material die zygotische Wirkung des Letalfaktors in gleicher Weise in Erscheinung tritt wie im diploiden, so daß auch hier eine selbsttätige Eliminierung der kleinblumigen Pflanzen erwirkt werden kann. Außerdem wurde festgestellt, daß die Gameten des Genotyps gl/gl nicht nur durch die Eizellen, sondern auch durch die Pollen übertragen werden können.
- 4. Wie daraus folgt, ist eine Verdrängungszüchtung möglich, die zum Ziel hat, die in den spontan entstandenen, tetraploiden Petunien der superbissima-Klasse vorhandene Kopplungsgruppe gL durch die im neu erzeugten, tetraploiden Material vorhandene Kopplungsgruppe gl zu ersetzen, um auch dort eine selbsttätige Eliminierung der unerwünschten kleinblumigen Pflanzen zu erreichen.
- 5. Vornehmlich diese Eigenschaften, nämlich die Kreuzbarkeit mit den tetraploiden Petunien der superbissima-Klasse und die Möglichkeit der Übertragung einiger erwünschter Merkmale auf diese, wie insbesondere der Kopplungsgruppe gl oder der gelben Blütenfarbe, bestimmen den Wert des neu erzeugten tetraploiden Materials. Da nämlich die für die superbissima-Petunien typischen erwünschten Eigenschaften der Blütenform im neu erzeugten tetraploiden Material nicht auftreten, hat letzteres keinen direkten Zierwert. Eine Ausnahme bilden allerdings die gelbblühenden Linien.

6. Das sowohl in den superbissima-Petunien wie auch in den künstlich erzeugten tetraploiden Petunien die Großblumigkeit vererbende Allel G des grandiflora-Locus bewirkt im künstlich erzeugten tetraploiden Material zusätzlich eine Aufhellung der Laubfarbe. Da die Aufhellung mit steigender Zahl der im Genotyp vorhandenen G-Allele zunimmt, können die verschiedenen tetraploiden Heterozygoten im künstlich erzeugten tetraploiden Material relativ leicht identifiziert werden.

7. Für die Tetraploidisierung des Genotyps GL/gl wurden als Ausgangsmaterial auch gelbblühende Linien hergestellt. Die Erzeugung von tetraploiden, gelbblühenden Linien sollte zeigen, ob sich die Intensität der gelben Blütenfarbe, die in den diploiden grandiflora-Sorten nicht befriedigt, durch Tetraploidie verstärken läßt. Da die gelbe Blütenfarbe in der Klasse der superbissima-Petunien bisher fehlte, ist das künstlich erzeugte tetraploide gelbblühende Material außerdem zur Übertragung dieser Eigenschaft auf die superbissima-Petunien wertvoll.

Die Versuche ergaben bisher, daß im neu erzeugten tetraploiden gelbblühenden und sehr großblumigen Material die Intensität der gelben Blütenfarbe nicht die Stärke erreicht, die von den neueren kleinblumigen diploiden gelben Sorten her bekannt ist. Sowohl für die Herstellung von praktisch rein großblumigen tetraploiden gelbblühenden Linien als auch von tetraploiden großblumigen gelbblühenden F_1 -Hybriden bietet das neue Material aber interessante Möglichkeiten, die eingehend diskutiert werden.

Mein herzlicher Dank gilt Fräulein Heidrun Rusche, Hannover, Fräulein Hanna Rohde, Hamburg, und Fräulein Doris Abromeit, Hamburg, für die von ihnen geleistete Arbeit bei der Herstellung der Polyploiden, der zytologischen Kontrolle und der Betreuung des Zuchtmaterials, sowie Herrn K. Engelhardt, Hamburg, für die photographischen Arbeiten.

Literatur

1. EWART, L. C.: The inheritance of flower size in grandiflora and multiflora petunias. — Thesis 1963 (pers. Mitteilung). — 2. FIEDLER, W.: Erblichkeitsverhältnisse bei einer tetraploiden "immerspaltenden" Levkoje. Der Züchter 27, 193—203 (1957). — 3. REIMANN-PHILIPP, R.: Untersuchungen über die Vererbung des grandiflora-Merkmals bei Petunia × hybrida Vilm. Z. Pflanzenzüchtung 48, 143—176 (1962). — 4. REIMANN-PHILIPP, R.: Entwicklungsarbeiten zur Züchtung von F₁-Hybriden bei Blumen. Z. Pflanzenzüchtung 51, 249—314 (1964). — 5. SEIDEL, H.: Beiträge zur Genetik und Züchtung der tetraploiden Superbissima-Petunien (Petunia × hybrida Vilm. Superbissima-Gruppe). Z. Pflanzenzüchtung 48, 327—359 (1962). — 6. Wyk, Doris van: Genetisch-Biochemische Untersuchungen über die Flavonole bei Petunia Hybrida. Z. Vererbungsl. 95, 25—41 (1964).