

Ein Fall von Faktorenkoppelung bei *Antirrhinum majus*.

Von **Erwin Baur** (Berlin).

Von BATESON¹⁾ sind vor einigen Jahren in F₂-Generationen von *Lathyruskreuzungen* Zahlenverhältnisse gefunden worden, welche durchaus nicht mit den auf Grund der Spaltungsgesetze erwarteten übereinstimmten. Die in den Versuchen beobachteten Zahlen zeigten dabei aber eine deutliche Gesetzmäßigkeit und sind vollkommen verständlich, wenn man die Annahme macht, daß in diesen Fällen gewisse Erbinheiten nicht völlig unabhängig von einander sich auf die Gameten verteilen, sondern daß da eine Art von Koppelung (Gametic-coupling) zwischen ihnen bestehe. Diese Koppelung hat zur Folge, daß die verschiedenen von dem Bastard gebildeten Gameten nicht in gleicher Zahl gebildet werden, wie es sonst der Fall ist, sondern in ungleicher.

Ob diese Erklärung zutreffend ist, mag dahin gestellt bleiben, jedenfalls steht aber das, was man auf Grund der BATESONschen Couplingtheorie erwarten muß, mit allen tatsächlichen Befunden im Einklang. Wir werden darum, vorläufig zum mindesten, mit dieser Theorie zu arbeiten haben.

Weitere Fälle von Faktorenkoppelung sind bisher nicht beschrieben. Es scheint mir daher angebracht, über einen sehr ähnlichen Fall bei *Antirrhinum* einiges mitzuteilen, zumal er die BATESONschen Beobachtungen in einem wesentlichen Punkte vervollständigt.

Es handelt sich um eine Art von Koppelung zwischen zwei Erbinheiten der Blütenfarbe von *Antirrhinum majus*. Die Farbe wird hier nach den Untersuchungen von Miß WHELDALÉ²⁾ und mir³⁾ von einer sehr großen Zahl von Erbinheiten beein-

¹⁾ Reports to the Evol. Committee, Rep. III. und IV.

²⁾ Wheldale, Proc. Roy. Soc. 79. 1907. S. 288. — Repts. Evol. Committee Roy. Soc. Rep. V. 1909. S. 1. — Zschr. i. Abstammungs- und Vererbungslehre 3. 1910. S. 311.

³⁾ Baur, Zschr. i. Abstammungs- und Vererbungslehre 3. 1910. S. 34.

flußt. Ich habe schon mehrfach eine Darstellung der Verhältnisse gegeben und wiederhole hier nur das zum Verständnis des Folgenden unbedingt Erforderliche. Einige der hauptsächlichlichen Erbinheiten der Blütenfarbe sind die Nachstehenden.

- B** Grundfaktor für jegliche Farbe überhaupt. Alle **bb**-Pflanzen haben rein weiße Blüten (Fig. 1 Taf. I¹) l. c.). Für sich allein, also ohne die Einwirkung anderer Erbinheiten, wie **C**, **F** usw., bewirkt **B** eine gelbe Farbe. (Fig. 2 Taf. I l. c.).
- C** Wandelt die durch **B** erzeugte gelbe Farbe in ein ganz schwaches gelblichweiß „elfenbeinfarbig“ um (Fig. 3 Taf. I).
- F** Bewirkt in Pflanzen, welche auch den Faktor **B** enthalten, eine zarte rosa Färbung auf dem Rücken der Oberlippe. Eine Pflanze **BBCCFF** ist in Fig. 27 und 28 Taf. I l. c. abgebildet. Eine Pflanze mit **BBccFF** sieht ähnlich aus, aber die Grundfarbe der Blüte ist hier (wegen **cc**) nicht elfenbein, sondern gelb.
- A** Beeinflußt den Farbenton der durch **F** in Verbindung mit **B** hervorgebrachten Rotfärbung. Alle Pflanzen mit **AA** oder **Aa** sind etwas dunkler und haben eine andere, schwer beschreibbare Nuance von rot. (Näheres nachher bei Faktor **M**.) Dieser Faktor **A** modifiziert in ganz analoger Weise auch alle übrigen durch die folgenden Faktoren bewirkten verschiedenen roten Blütenfarben.
- R** Bewirkt zusammen mit **B** und **F** eine Färbung, die als fleischfarbig bezeichnet wird, Fig. 4—6 Taf. I l. c. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** haben wir fleischfarbig auf elfenbein Grund oder fleischfarbig auf gelbem Grund. Fleischfarbig auf gelbem Grund **BBccFF-AARR** ist in Fig. 4 Taf. I l. c. abgebildet. Fig. 5 und 6 Taf. I ist dagegen fleischfarbig von der Formel **BBCCFF-AARR**. Je nachdem, ob **AA** bzw. **Aa** oder aber **aa** vorliegt, hat dieses Fleischfarbig deutlich verschiedene Farbentöne. Ohne Gegenwart von **B** und **F** bleibt **R** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARR** ist also weiß, eine von der Formel **BBCCffaARR** ist elfenbein usw.
- M** Bewirkt zusammen mit **B**, **F** und **R** eine rote Färbung. Der Ton dieses Rot wird sehr wesentlich beeinflußt durch

¹) Der vorhin zitierten Abhandlung (Zschr. Abst. und Vererbungslehre 3. 1910. S. 34).

die Faktoren **A** und **C**. So ist eine Pflanze von der Formel **BBCFFaARRMM** in Fig. 14 Taf. I l. c. abgebildet; eine mit der Formel **BBCFFAARRMM**, die also nur durch die Erbinheit **A** verschieden davon ist, sieht aus wie Fig. 7 Taf. I l. c. Ganz entsprechend diesem Unterschiede im Farbenton zwischen dem **A**-rot und dem **a**-rot sind auch die Unterschiede zwischen **A**-fleischfarbig und **a**-fleischfarbig. Je nach der Gegenwart oder dem Fehlen von **C** ist der Ton des Rot ein mehr gelbroter oder ein mehr blau-roter. Fig. 7 Taf. I l. c. ist eine **CC**-Pflanze, Fig. 8 Taf. I. eine **cc**-Pflanze. In Pflanzen, welche nicht auch gleichzeitig die Erbinheiten **BFR** enthalten, bleibt **M** völlig wirkungslos. Eine Pflanze von der Formel **bbCCFFAARRMM** ist weiß, eine von der Formel **BBCFF-AArrMM** ist rosarücken und nicht etwa rot. Es muß also die Faktorenkette **BFR** geschlossen vorhanden sein, damit **M** sich äußern kann.

- L** Bewirkt mit **B**, **F**, **R** und **M** eine noch dunklere Rot-Färbung, eine Pflanze von der Formel **BBFFAACCRRMMLL** ist in Fig. 10 Taf. I l. c. abgebildet, die entsprechende **aa**-Pflanze in Fig. 15.
- G** Eine Erbinheit, die das durch die Faktoren **B**, **F**, **A**, **R** u. s. w. hervorgerufene Rot stark ändert. Alle Pflanzen, die **G** enthalten, zeigen das Rot nicht als homogene einheitliche Farbe, sondern eigentümlich verwaschen „*picturatum*“ wie die Gärtner sagen. So sieht eine Pflanze von der Formel **BBCFFAARRMMLLGG** aus wie Fig. 12 Taf. I l. c., während die entsprechende **gg**-Pflanze in Fig. 10 Taf. I abgebildet ist. In analoger Weise ist Fig. 21, die **GG**-Form zu Fig. 9. Ebenso gibt es natürlich auch entsprechende *picturatum*-Pflanzen mit **aa**-rot als Farbe und die verschiedenen Kategorien von fleischfarbig kommen auch als homogen gefärbt und als *picturatum* vor.
- D** Ist ebenfalls ein Faktor, der in allen irgend wie rot oder rötlich gefärbten Pflanzen sich äußert. Es haben nämlich alle Pflanzen ohne diesen Faktor, also alle **dd**-Individuen eine elfenbeinfarbige Röhre der Blüte, während bei allen **DD**-Pflanzen die Röhre der Blüte in ähnlicher Weise gefärbt ist wie die Lippen der Blüten.

Im Allgemeinen spalten Bastarde, die in einer größeren Anzahl von diesen Faktoren heterozygotisch sind, ganz regelrecht auf. Eine Anzahl solcher Spaltungen habe ich anderweitig schon publiziert.¹⁾ Wenn aber eine Pflanze gleichzeitig in **G** und in **F** heterozygotisch ist, dann treten unter bestimmten, nachher noch zu besprechenden Umständen in **F 2** Zahlenverhältnisse auf, die auf Grund der Spaltungsgesetze zunächst ganz unverständlich sind.

Eine Pflanze von der Formel **BBccFfAARRMMIIgGDD** (Farbe „rot picturatum a. g. ganz“ in meiner Farbenbezeichnung) sollte den Spaltungsgesetzen nach aufspalten in folgende Kategorien: **9** rot picturatum a. g. ganz, **3** rot a. g. ganz, **4** gelb. Mit diesem Verhältnis 9 : 3 : 4 stimmen aber in gewissen Fällen die beobachteten Zahlen gar nicht, so z. B. in den folgenden Versuchen.

Es wurde gekreuzt eine Pflanze **A. 106** von der Formel **BBccFfAARRMMLIGGDD** die dunkelpicturatum a. g. ganz blühte mit einer andern Pflanze **A. 117** von der Formel **BBccffAARRMMIIgddd**, die gelb blühte. **F 1** (in S. 08. 183) bestand, wie der Formel der Eltern nach zu erwarten war, aus folgenden 3 Kategorien:

gelb	1
rot picturatum a. g. ganz	2
rot picturatum a. g. delila	6

Theoretisch wären nach der Formel der Eltern diese Farbkategorien im Verhältnis 2 gelb : 1 rot picturatum a. g. ganz : 1 rot picturatum a. g. delila zu erwarten gewesen. Bei so geringen Individuenzahlen ist aber selbstverständlich eine irgendwie genaue Uebereinstimmung zwischen theoretischen und empirischen Zahlen nicht zu erwarten.

Aus dieser **F. 1.** Generation wurden 2 Pflanzen zu Stamm-pflanzen gemacht, eine **A. 202** war rot picturatum a. g. ganz die andere **A. 204** war rot picturatum a. g. delila.

Die Formel von **A. 202** war — auf Grund der Formel der Eltern-pflanzen und nach dem Aussehen von **A. 202** — **BBccFfAARRMMIIgGDD** die Formel von **A. 204** in analoger Weise erschlossen — **BBcc-FfAARRMMIIgGdd**.

Von beiden Pflanzen wurde **F 2** aus Selbstbefruchtung in großer Individuenzahl gezogen. Ich gebe das Resultat in Form einer Tabelle (Tabelle I und II). Theoretisch wäre, wie

¹⁾ l. c. und in: Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

Tabelle I.
A. 202 × A. 202.

Farbenkategorien	in S. 09. 44. ¹⁾	in S. 10. 297.	beide Saaten zusammen	„ganz“ und „Delila“ nicht getrennt
rot picturatum a. g. ganz .	172	87	259	} 330
rot picturatum a. g. Delila	49	22	71	
rot a. g. ganz	15	10	25	} 30
rot a. g. Delila	5	—	5	
gelb	103	41	144	144
				Sa. 504

Tabelle II.
A. 204 × A. 204.

Farbenkategorien	in S. 09. 46.	in S. 10. 298.	beide Saaten zusammen
rot picturatum a. g. Delila . . .	92	131	223
rot a. g. Delila	10	8	18
gelb	78	87	166
			Sa. 407

oben gesagt zu erwarten gewesen, daß — wenn wir die Spaltung in „ganz“ und „delila“ bei **A. 202** außer Acht lassen — die beiden Pflanzen hätten aufspalten müssen nach dem Verhältnis 9 rot picturatum : 3 rot : 4 gelb. Rechnen wir für die **504** Nachkommen von **A. 202** dieses Verhältnis aus, so wäre zu erwarten gewesen

rot picturatum . . . 283,5 (gefunden 330)

rot 94,5 (gefunden 30)

gelb 126,0 (gefunden 144)

Das ist gar keine Uebereinstimmung. Das gleiche gilt auch für die Deszendenz von **A. 204**. Dort wäre für die 407 Pflanzen folgende Zusammensetzung zu erwarten gewesen:

Rot picturatum . . . 228,96 (gefunden 223),

rot 76,32 (gefunden 18),

gelb 101,76 (gefunden 166).

¹⁾ S. 09. 44. ist Abkürzung für Aussat Nr. 44 des Jahrganges 1909.

Zu Zahlenverhältnissen, die mit denen in F. 2. von **A. 202** tatsächlich beobachteten sehr große Aehnlichkeit haben, kommt man, wenn man annimmt, daß zwischen **G** und **F** eine Koppelung im Sinne BATESON'S besteht.

Die gewöhnlichen Mendelschen Zahlenverhältnisse, in unserem Fall das Verhältnis 9 : 3 : 4, sind nur zu erwarten, wenn die in **F** und **G** heterozygotischen Pflanzen ihre viererlei möglichen Gameten **FG**, **Fg**, **fG** und **fg** in gleicher Häufigkeit produzieren. Wenn das aber nicht der Fall ist, wenn etwa diese viererlei Gameten im Verhältnis 15 **FG** : 1 **Fg** : 1 **fG** : 15 **fg** gebildet werden, dann sind für F 2 ganz andere Zahlenverhältnisse zu erwarten. Führt man die Berechnung aus, so zeigt sich, daß die in der Deszendenz von **A. 202** gefundenen Zahlen sich ungefähr ergeben müssen, wenn **A. 202** die Gameten **FG**, **Fg**, **fG**, **fg**, im Verhältnis 6 : 1 : 1 : 6 produziert, es wären dann — ich will die Berechnung hier nicht ausführlich ableiten — zu erwarten:

rot picturatum	344 ¹⁾	(gefunden 330),
rot	33	(gefunden 30),
gelb	126	(gefunden 144).

In der Deszendenz von **A. 204** ist das Verhältnis zwischen den 3 Farbkategorien etwas anderes, es sind auffallend viele gelbe Pflanzen darunter. Es müßte theoretisch, auch wenn Koppelung zwischen **F** und **G** besteht, das Verhältnis der gelben zu den rot gefärbten Pflanzen 1 : 3 sein. Das ist aber hier nicht der Fall, sondern wir haben 166 gelbe Pflanzen und 241 rot gefärbte, d. h. etwa das Verhältnis 1 : 1,45. Gemeinsam ist aber der Spaltung von **A. 204** mit der von **A. 202**, daß die Zahl der roten (nicht picturatum) Pflanzen eine auffallend kleine ist.

Wie hier diese sehr starke Abweichung von dem gewöhnlichen Zahlenverhältnis zu deuten ist, weiß ich vorläufig nicht, um eine einfache Koppelung, so wie wahrscheinlich in dem Falle von **A. 202** kann es sich jedenfalls nicht handeln.

In ähnlicher Weise wie bei diesen beiden in **F** und **G** heterozygotischen Pflanzen **A. 202** und **A. 204** zeigen auch manche andere, ebenfalls in **G** und **F** heterozygotische Pflanzen in F 2 eine durchaus atypische Spaltung.

Demgegenüber besitze ich aber auch eine ganze Reihe anderer **FfGg** Pflanzen, die ganz vollkommen typisch spalten. Hierher

1) Die Bruchteile lasse ich weg.

gehören z. B. **A. 496** dessen Spaltung ich an anderer Stelle (ausführlich) besprochen habe.¹⁾ Die Pflanze war heterozygotisch außer in **F** und **G** auch noch in **C**, **D** und einem Formfaktor **E**, hatte die Formel **BB Cc Ff AARRMMII Gg Dd Ee**. Lassen wir die Spaltung in Hinsicht auf die Faktoren **C**, **D** und **E** außer Acht — sie zeigt nichts abnormes — so hatte die Nachkommenschaft aus Selbstbefruchtung die in Tabelle III wiedergegebene Zusammensetzung.

Tabelle III.
A. 496 × A. 496.

Farbenkategorien	gefunden in S. 10. 428.	theoretisch auf Grund der ein- fachen Spaltungs- regeln erwartet
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila, normal und pelorisch)	116	111, 96
rot (a. e. und a. g., ganz und Delila, normal und pelorisch)	31	37, 32
elfenbeinfarbig und gelb (normal und pelorisch)	52	49, 76
Sa. 199		

Hier ist zwischen den auf Grund der Spaltungsregeln erwarteten und den im Versuch gefundenen Zahlen, die Uebereinstimmung fast vollkommen. Das gleiche gilt für eine ganze Anzahl anderer **FfGg**-Pflanzen, so für **A. 461**, das die Formel **BB Cc FfAARRMMII Gg Dd** hatte. Die Spaltung dieser Pflanze ist — ebenfalls wieder ohne Berücksichtigung der Spaltung in **D** und **C** — in Tabelle IV dargestellt, die Spaltung einer weiteren Pflanze **A. 223** in Tabelle V.

Tabelle IV.
A. 461 × A. 461.

Farbenkategorien	gefunden in S. 10. 401.	theoretisch auf Grund der ein- fachen Spaltungs- regeln erwartet
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila)	103	88, 875
rot (a. e. und a. g., ganz und Delila)	27	29, 625
elfenbein und gelb	28	39, 500
Sa. 158		

¹⁾ Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. S. 78 und Taf. V.

Tabelle V.
A. 223 × A. 223.

Farbenkategorien	gefunden in S. 09. 60.	gefunden in S. 10. 302.	in beiden Aussaaten zusammen	theoretisch auf Grund der ein- fachenSpaltungs- gesetze zu er- warten
rot picturatum (a. e. und a. g., ganz und Delila) .	16	92	108	111, 96
rot (a. e. und a. g., ganz und Delila)	5	43	48	37, 32
elfenbein und gelb	6	37	43	49, 76
			Sa. 199	

Eine Vergleichung der Aszendenz dieser beiden so unterscheidbaren Kategorien von **FfGg**-Pflanzen 1.) der „normal spaltenden“ und 2.) der eingangs beschriebenen „atypisch spaltenden“, hatte das überraschende Ergebnis, daß alle normal spaltenden Pflanzen aus Kreuzungen stammten, wo die eine P 1-Pflanze **ffGG**, die andere **FFgg** gewesen war, während alle atypisch spaltenden aus Kreuzungen herrührten, wo die eine P 1-Pflanze **FFGG** die andere **ffgg** war.

In Form eines Schemas ist diese Gesetzmäßigkeit folgendermaßen darstellbar.

P₁	ffGG × FFgg	FFGG × ffgg
F₁	FfGg	FfGg
F₂	Keine Unregelmäßigkeit in der Spaltung, sondern ganz regelrechte Mendelsche Zahlenverhältnisse.	ganz atypische, wahrscheinlich auf einer Art Koppelung beruhende Spaltung.

Darnach hat es den Anschein, als ob immer diejenigen **FfGg**-Pflanzen, welche durch die Vereinigung eines **fg**- mit einem **FG**-Gameten entstehen, eine unregelmäßige Spaltung zeigen, während die durch Vereinigung eines **Fg**- mit einem **fG**-Gameten entstandenen ganz normal aufspalten.

Diese Vermutung wird zu prüfen sein durch die Untersuchung der Deszendenz einer **FfGg**-Pflanze, hier entstehen wieder **FfGg**-Pflanzen aber hier zum Teil aus der Vereinigung **fG × Fg**, zum Teil aus der Vereinigung **FG × fg**. Es müssen darnach in der Deszendenz einer selber ganz normal spaltenden **FfGg**-Pflanze

(etwa **A. 496**) auch atypisch spaltende **FfGg**-Pflanzen auftreten. Ob das zutrifft, werden einige Aussaaten dieses Jahres wohl ergeben.

Ein Licht auf die Ursachen der unregelmäßigen Spaltung der einen Kategorie von **FfGg**-Pflanzen, werfen diese Beobachtungen wohl kaum. Es ist aber möglich, durch bestimmte Versuche festzustellen, ob die atypischen Zahlenverhältnisse in F 2, wie die BATESONsche Koppelungstheorie annimmt, daher rühren, daß die verschiedenen Gameten in ungleicher Häufigkeit gebildet werden. Man braucht nur eine atypisch spaltende **FfGg**-Pflanze zu kreuzen mit einer **ffgg**-Pflanze. Bildet die **FfGg** ihre 4 möglichen Kategorien von Gameten **FG**, **Fg**, **fG**, **fg** in gleicher Häufigkeit aus, dann muß F 1 dieser Kreuzung bestehen aus $\frac{1}{4}$ **FfGg**, $\frac{1}{4}$ **Ffgg**, $\frac{1}{4}$ **ffGg** und $\frac{1}{4}$ **ffgg**, ist die Häufigkeit der Gameten aber nicht die gleiche, sondern haben wir, wie oben S. 135 angenommen, etwa das Verhältnis $6 \text{ FG} : 1 \text{ Fg} : 1 \text{ fG} : 6 \text{ fg}$, so muß F 1 dieser Kreuzung bestehen aus: $\frac{6}{14} \text{ FfGg}$, $\frac{1}{14} \text{ Ffgg}$, $\frac{1}{14} \text{ ffGg}$, $\frac{6}{14} \text{ ffgg}$ Pflanzen. Das Zahlenverhältnis der Gameten der **FfGg**-Pflanzen ist auf diese Weise direkt feststellbar. F 1 Generationen aus entsprechenden Kreuzungen habe ich dieses Jahr in großer Individuenzahl in Kultur.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Baur Erwin

Artikel/Article: [Ein Fall von Faktorenkoppelung bei Antirrhinum majus 130-138](#)