Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*.

II. Faktorenkoppelung.

Von **Erwin Baur**-Berlin.

Die Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum majus* und verwandten Arten, die ich seit einer Reihe von Jahren im Gange habe¹⁾, zeigen mir von Jahr zu Jahr deutlicher, daß nahezu alle Unterschiede zwischen den vielerlei Rassen einer Art und ebenso aber auch sehr wahrscheinlich die Unterschiede zwischen den verschiedenen von mir bisher gekreuzten und genauer untersuchten wilden Arten auf mendelnden Genen beruhen. Die Zahl der bekannten Gene wird naturgemäß immer größer, je mehr Rassen einer Spezies in den Bereich der Untersuchung gezogen werden. Aber es zeigt sich dabei doch auch, daß viele neue untersuchte Sippen nichts anderes sind, als einfach nur bisher noch nicht besessene Kombinationen der früher schon bekannten Gene. Während ich zur Zeit der Veröffentlichung meiner ersten Mitteilung über meine Kreuzungsversuche nur 9 Gene kannte, welche die Blütenfarbe wesentlich beeinflussen, kenne ich heute bereits 14 ziemlich genau. Von Genen, welche in der Blütenform besonders deutlich sich äußern, kannte ich damals nur zwei, heute fünf usw.

Mit etwa 20 Genen wird aber die gesamte ganz erstaunlich große Mannigfaltigkeit der Blütenfarben aller mir heute bekannten Sippen der Großart *A. majus* wohl zu verstehen sein. Überhaupt ist die Zahl der Gene, durch welche die, auf den ersten Blick ganz unübersehbar zahlreichen Kulturrassen und wilden Sippen der Großart *A. majus* sich unterscheiden, keine allzu große. Ich betone dabei ausdrücklich das Wort „unterscheiden“, denn was wir als „Erbinheit“ oder „Gen“ bezeichnen, ist im Grunde genommen nur ein „immer als Einheit

¹⁾ Vgl. diese Zeitschrift Bd. 3, S. 34.

mendelnder Unterschied zwischen zwei Sippen“. Ohne alles theoretische Beiwerk kann man also auch sagen: die Zahl der genotypischen Unterschiede, welche die verschiedenen Rassen der Großart *A. majus* trennen, ist gar keine so unübersehbar große. Alle die zahllosen verschiedenen Rassen sind immer nur wieder andere Kombinationen dieser wenigen als Einheiten mendelnden Unterschiede. Die vorläufige Feststellung dieser Tatsache scheint mir eines der wichtigsten Ergebnisse meiner bisherigen Untersuchungen zu sein.

Alle diese verwickelten Verhältnisse klarzulegen, ist eine sehr zeitraubende Arbeit, ich habe bisher etwa 300 verschiedene Sippenkreuzungen gemacht und bis F_2 , zum Teil bis F_3 analysiert. Das Resultat dieser Versuche ist, daß die einmal erkannten Gene immer mehr greifbar werden, ich kann mit ihnen und mit den aus ihnen zusammengestellten Erbformeln meiner Pflanzen genau so arbeiten, wie der Chemiker mit seinen Atomen und Molekülen und mit seinen Formeln.

Publiziert habe ich über alle diese Versuche absichtlich noch fast nichts, ich möchte die Analyse der Spezies *A. majus* noch erst ein Stück weiter durchführen und dann alles im Zusammenhang darstellen.

Wenn ich im nachstehenden einiges von meinen Versuchen herausgreife, so geschieht das deswegen, weil es sich hier um eine Einzelfrage handelt, welche augenblicklich eifrig besprochen wird, und welche die vorläufige Abschließung meiner Versuche sehr in die Länge gezogen hat und noch zieht. Seit Bateson zuerst gezeigt hat, daß bei der Gametenbildung von Bastarden, die in mehreren Genen heterozygotisch sind, eigentümliche von ihm als „Gametic-coupling“ und „spurious allelomorphism“ bezeichnete Erscheinungen auftreten, sind eine ganze Reihe entsprechender Fälle auch bei andern Pflanzen und Tieren beschrieben worden. Eine Darstellung des augenblicklichen Standes der Frage hat erst kürzlich Bateson selbst gegeben¹⁾.

Die Sache ist die, daß wenn wir eine Sippe AAbb kreuzen mit einer anderen aabb, der so entstandene Bastard AaBb nach Batesons Annahme seine viererlei Gameten AB, Ab, aB, ab nicht immer in dem Verhältnis 1:1:1:1 bildet, sondern öfters in einem andern Verhältnis: $n:1:1:n$ wobei $n > 1$, und zwar fand Bateson, daß besonders die Verhältnisse 3:1:1:3, 7:1:1:7, 15:1:1:15 usf. häufig vorzukommen scheinen.

¹⁾ Bateson and Punnett: Journ. of Genetics 1 1911, S. 293.

Der Bastard AaBb kann natürlich auch erzeugt werden durch die Kreuzung $Ab \times aB$ und ein auf diese Weise entstandener Bastard Aa, Bb bildet nach den Befunden Batesons ganz allgemein anscheinend seine Gameten in einem Verhältnis $1:n:n:1$ (wobei ebenfalls $n > 1$), und zwar besonders oft in den Verhältnissen $1:3:3:1$, $1:7:7:1$, $1:15:15:1$ usf.

Die von Bateson und anderen Beobachtern gefundenen empirischen Zahlen zeigen mit den auf Grund der Annahme eines derartigen Zahlenverhältnisses der Gameten theoretisch berechneten eine so weitgehende Übereinstimmung, daß die Annahme im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht ist.

Solche Koppelungen von Faktoren spielen auch in meinen *Antirrhinum*-Kreuzungen eine große Rolle, ich habe darüber ganz kurz schon einiges mitgeteilt¹⁾.

Zunächst besteht eine Koppelung offenbar zwischen den von mir als F und G bezeichneten Faktoren der Blütenfarbe. F ist einer der grundlegenden Faktoren für rote Farbe, alle ff-Pflanzen sind nicht rot, d. h. entweder „elfenbein“ oder „gelb“ oder „weiß“.

G ist ein Faktor, der die auf Grund des Vorhandenseins von F und einer Reihe weiterer Faktoren „homogen rot“ gefärbte Blüte (vgl. Fig. 7, Taf. I in Bd. 3 dieser Zeitschrift) zu „picturatum“ (vgl. Fig. 12, Taf. I) d. h. eigentümlich verwaschen rot macht.

Zwischen F und den übrigen Faktoren, welche rote Blütenfarbe bewirken, besteht, soviel mir bisher bekannt ist, keinerlei Koppelung, sie haben in allen meinen Kreuzungen völlig unabhängig voneinander gemendelt und ebenso mendelt auch G unabhängig von diesen anderen Farbenfaktoren²⁾.

Kreuzen wir eine „rot a. g. ganz picturatum“ gefärbte Pflanze (Fig. 12, Taf. I l. c.), die GG und FF und die übrigen Faktoren für rote Blütenfarbe enthält, und die wir der Einfachheit halber weiterhin nur mit FFGG bezeichnen wollen, mit einer anderen gelben (Fig. 2, Taf. I l. c.), die ffgg ist und die im übrigen, von F abgesehen, alle anderen Faktoren für rote Farbe enthält, und die wir weiterhin nur mit ffgg bezeichnen wollen, so zeigt in allen von mir bisher untersuchten Fällen der so entstandene Bastard FfGg keine normale Spaltung

¹⁾ Baur: In Verhandl. Naturf. Ver. Brünn (Mendelfestschrift), Bd. 49 1911, S. 130.

²⁾ Dagegen besteht zwischen G und einem Faktor, der rot geäderte Blüten (Fig. 26, Taf. I l. c.) macht, eine sehr eigentümliche in Koppelung und Abstoßung sich äußernde Beziehung. Ich komme darauf nachher noch kurz zurück.

in F_2 , sondern eine ausgesprochene Koppelung. Ich gebe die bisher von mir analysierten Kreuzungen nebenstehend in der Tabelle I.

Es besteht demnach zwischen den auf Grund der einfachen Spaltungsgesetze zu erwartenden Zahlen für die in F_2 dieser Kreuzung auftretenden 3 Farbenkategorien und den im Versuch gefundenen gar keine Übereinstimmung. Zahlen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den im Versuch gefundenen aufweisen, bekommt man dagegen, wenn man annimmt, daß hier wie in den Bateson-schen Koppelungsfällen diese Bastarde $FfGg$ ihre viererlei Gameten FG , Fg , fG , fg , nicht in gleicher Häufigkeit bilden, sondern daß die Gameten FG und fg in sehr viel größerer Zahl gebildet werden als die Gameten Fg und fG . Unter der Voraussetzung, daß diese Bastarde die vier Gameten im Verhältnis $7:1:1:7$ bilden, wären für F_2 die drei Farbenkategorien picturatum, rot und gelb zu erwarten im Verhältnis $177:15:64$ und für unseren Versuch würden sich so die Zahlen $854, 37$ picturatum : $72, 15$ rot : $307, 84$ gelb ergeben (gefunden wurden $748:73:410$).

Da nicht ohne weiteres anzunehmen ist, daß in den 5 verschiedenen Kreuzungen die relative Gametenhäufigkeit überall dieselbe ist, mußte festgestellt werden, ob die in F_2 der einzelnen Kreuzungen gefundenen Zahlen für sich betrachtet in Einklang stehen mit den aus der Annahme einer bestimmten Gametenhäufigkeit zu erwartenden Zahlen. Das Resultat der entsprechenden Berechnungen ist in der letzten Rubrik der Tabelle I (Bemerkungen) mitgeteilt. In den Kreuzungen 2 und 4 ergeben sich unter der Annahme, daß die Gameten im Verhältnis $7 FG:1 Fg:1 fG:1 fg$ gebildet werden, Zahlen, die mit den gefundenen sehr weitgehend übereinstimmen. In den Kreuzungen 3 und 5 ist die Übereinstimmung zwischen den gefundenen Zahlen und den für das Verhältnis $3:1:1:3$ berechneten ebenfalls eine sehr gute. Sehr schlecht ist dagegen die Übereinstimmung zwischen den empirischen und den theoretischen Zahlen in der Kreuzung 1. Es treten hier vor allem viel zu viele gelbe Pflanzen in F_2 auf. Auch wenn irgend eine Koppelung zwischen F und G besteht, müßte doch das Verhältnis aller „rot gefärbten“ zu allen „nicht roten“ Pflanzen, d. h. von rot + picturatum : gelb immer $= 3:1$ sein. Das ist aber hier nicht der Fall, sondern das Verhältnis rot + picturatum : gelb ist in F_2 von A. 202 etwa $= 2,5:1$ und in F_2 von A. 204 $= 1,45:1$! Eine sichere Deutung dieses Befundes kann ich nicht geben. Man kommt zu Verhältniszahlen, die den in F_2 dieser Kreuzungen gefundenen entsprechen, wenn man die Annahme macht, daß die

Tabelle I.

P ₁	F ₁ in Saat	Beschaffenheit von F ₁	Hieraus die Stammpflanzen	F ₂ in Saat	Spaltung in:			Bemerkungen
					picturatum	rot	gelb bzw. elfenbein	
Kreuzung 1 ¹⁾ . A. 106 × A. 117 rot pict. × gelb FfGG × ffgg	10. 183	9 Pflanzen, davon: 1 gelb 8 rot picturatum (Theoretisch zu erwarten 1 gelb: 1 rot picturatum, aber wegen der zu kleinen Individuenzahl keine bessere Übereinstimmung mit dem Befund zu ver- langen.)	A. 202 rot picturatum	09. 44 10. 297 Sa. beider Saaten:	221 109 330	20 10 30	103 41 144	Gametenverhältnis: 6:1:1:6 gäbe: 344 pict.: 33 rot: 126 gelb 7:1:1:7 „ 348 „: 30 „: 126 „ auffallendes „zuviel“ von gelb.
Kreuzung 2. A. 189 × A. 216 gelb × rot picturatum ffgg × FFGG	10. 29	27 Pflanzen, alle bläßrot picturatum	A. 204 rot picturatum	09. 46 10. 298 Sa. beider Saaten:	92 131 223	10 8 18	78 87 166	Gametenverhältnis: 7:1:1:7 gäbe 281 pict.: 24 rot: 101 gelb auffallendes „zuviel“ an gelb.
Kreuzung 3. A. 189 × A. 193 gelb × rot picturatum ffgg × FFGG	10. 26	32 Pflanzen, alle bläßrot picturatum	A. 671	11. 34	44	7	21	Gametenverhältnis: 7:1:1:7 gäbe 49 pict.: 4 rot: 18 gelb
Kreuzung 4. A. 189 × A. 340 gelb × rot pict. ffgg × FFGG	10. 35	27 Pflanzen, alle rot picturatum	A. 688	11. 32	74	11	34	Gametenverhältnis: 3:1:1:3 gäbe 76 pict.: 13 rot: 30 gelb 4:1:1:4 „ 78 „: 11 „: 30 „ 6:1:1:6 „ 81 „: 8 „: 30 „
Kreuzung 5. A. 207 × A. 216 elfenbein × rot pict. ffgg × FFGG	10. 59	27 Pflanzen, alle bläßrot picturatum	A. 677	11. 38	50	2	28	Gametenverhältnis: 7:1:1:7 gäbe 55 pict.: 5 rot: 20 gelb
			A. 697	11. 55	37	5	17	Gametenverhältnis: 3:1:1:3 gäbe 38 pict.: 6 rot: 15 gelb
Gesamtresultat aller Kreuzungen					748	73	410	
Auf Grund der einfachen Spaltungsgesetze wären zu erwarten gewesen 9 picturatum: 3 rot: 4 gelb, d. h.					692.46	230.82	307.76	

¹⁾ Diese fortlaufende Numerierung der Kreuzungen gilt nur für die vorliegende Abhandlung zur leichteren Orientierung des Lesers. Die Nummern der Stammpflanzen (wie A. 496 usw.) sind dagegen die Nummern meines Stammbuches, unter denen diese Pflanzen immer von mir angeführt werden. Ebenso sind die Saatnummern (z. B. S. 10. 116), die Nummern meiner Saatbücher, durch welche immer die Saaten bezeichnet werden.

Tabelle II.

P ₁	F ₁ in Saat	Beschaffenheit von F ₁	Hieraus die Stammpflanzen	F ₂ in Saat	Spaltung in			Bemerkungen
Kreuzung 6. A. 385 > A. 286 rot > gelb FFgg > ffGG	09. 214	nur eine Pflanze, blabrot picturatum	A. 486	10. 428	picturatum 116	rot 31	elfenbein bzw. gelb 52	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 112 pict.: 37 rot: 50 gelb 1:3:3:1 " 103 " : 47 " : 50 " 1:7:7:1 " 100 " : 49 " : 50 "
Kreuzung 7. A. 249 > A. 286 rot > gelb FFgg > ffGG	09. 186	nur eine Pflanze, blabrot picturatum	A. 461	10. 401 11. 8 Sa. beider Saaten:	103 50 158	27 19 46	28 24 52	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 143 pict.: 47 rot: 63 gelb 1:3:3:1 " 129 " : 59 " : 63 " 1:7:7:1 " 100 " : 49 " : 50 "
Kreuzung 8. A. 245 > A. 286 rot > gelb FFgg > ffGG	09. 181	11 Pflanzen, alle blabrot picturatum	A. 456	10. 396	57	25	28	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 59 pict.: 20 rot: 26 gelb 1:3:3:1 " 54 " : 25 " : 26 "
Kreuzung 9. A. 40 > A. 106 schwarzrot rot > pict. FFgg > ffGG	08. 189	60 Pflanzen, alle picturatum	A. 223	09. 60 10. 302 Sa. beider Saaten:	16 92 108	5 43 48	6 37 43	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 112 pict.: 37 rot: 50 gelb 1:3:3:1 " 103 " : 47 " : 48 " 1:7:7:1 " 101 " : 49 " : 49 "
Kreuzung 10. A. 254 > A. 286 rot gestreift > gelb FFgg > ffGG	09. 189	etwa 60 Pflanzen, alle blabrot picturatum	A. 483	09. 59 09. 292 Sa. beider Saaten:	32 47 79	12 16 28	26 23 49	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 87,75 pict.: 29,15 rot: 39 gelb 1:1:1:1 " 80,44 " : 36,56 " : 39 " 1:3:3:1 " 37 " : 17 rot: 18 "
Kreuzung 11. A. 257 > A. 622 rot > gelb FFgg > ffGG	10. 116	26 Pflanzen, alle blabrot picturatum	A. 755	11. 88	17	5	6	Gametenverhältnis: 1:1:1:1 gäbe 15,75 pict.: 5,75 rot: 7 gelb 1:3:3:1 " 14,43 " : 6,56 " : 7 "
Summa					571	198	241	
Theoretisch bei einem Gametenverhältnis 1:1:1:1:					568,25	189,375	252,500	
" " " "					520,781	236,719	252,500	
" " " "					508,944	248,554	252,500	

¹⁾ Teils überall gefärbt, teils die rote Farbe nur in Streifen. Rotgestreift > ganz rot mendelet bei Kreuzung regelrecht. F₁ ist ganz rot, F₂ ist $\frac{3}{4}$ rot: $\frac{1}{4}$ gestreift. Der Picturatumcharakter mendelet unabhängig von der Streifung. Ich komme auf die in anderer Hinsicht sehr eigenartige Vererbung der Streifung später einmal zurück.

Gameten nicht in einem Verhältnis $n:1:1:n$, sondern in einem Verhältnis $n:1:1:x$ gebildet werden, wobei $x > n$. Etwa eine Gametenserie von $7 FG:1 Fg:1 fG:9 fg$ würde ähnliche Zahlen ergeben wie die in F_2 von *Antirrhinum* A. 204 gefundenen.

Vielleicht hängt diese weitere Komplikation damit zusammen, daß überhaupt gelegentlich Pflanzen, die Ff sind — auch wenn sie im übrigen homozygotisch sind —, mehr Gameten f als Gameten F bilden. Auf solche Fälle bin ich mehrfach gestoßen, ihre genaue Untersuchung steht aber noch aus.

Abgesehen von dieser noch nicht ganz klargestellten, etwas zu großen Häufigkeit der gelben Pflanzen in manchen Kreuzungen lassen sich aber jedenfalls die Störungen in der Zusammensetzung von F_2 dieser $FfGg$ -Bastarde durch die Annahme verständlich machen, daß hier die Gameten nicht im Verhältnis $1:1:1:1$ produziert werden, sondern im Verhältnis $n:1:1:n$, wobei $n > 1$.

Diese Annahme läßt sich nun durch einfache Rückkreuzungsversuche prüfen, wie ich schon früher¹⁾ angegeben habe. Wenn ein normal spaltender Bastard $FfGg$ rückgekreuzt wird mit einer $ffgg$ -Pflanze, dann muß die so erzielte Nachkommenschaft aus den Farbkategorien „picturatum“, „rot“ und „gelb“ im Verhältnis $1:1:2$ bestehen, und wenn der Bastard, wie wir in unseren Fällen angenommen haben und annehmen müssen, seine Gameten im Verhältnis $nFG:1Fg:1fG:nfg$ bildet, so müssen diese 3 Kategorien in der Häufigkeit n picturatum : 1 rot : $n + 1$ gelb auftreten. Man wird umgekehrt also aus der Zusammensetzung einer solchen Rückkreuzungsgeneration ersehen können, in welchem Verhältnis der Bastard seine Gameten bildet.

Bisher habe ich nur eine solche Rückkreuzung ausgeführt, und zwar habe ich A. 668 (aus Kreuzung 3) rückgekreuzt mit A. 189 ($ffgg$). A. 189 bestäubt mit Pollen von A. 668 gab in S. 11, 232 eine Nachkommenschaft von 218 Pflanzen und von dieser waren:

rot picturatum	90
rot	22
elfenbein bzw. gelb	106

Ohne Koppelung, d. h. bei einem Gametenverhältnis $1:1:1:1$, wäre, wie vorhin gesagt, zu erwarten gewesen rot picturatum : rot : elfenbein bzw. gelb = $1:1:2$. Nach dieser Rückkreuzung zu schließen, liegt aber hier etwa das Verhältnis $4:1:5$ vor, und es ergibt sich

¹⁾ Baur: Verh. Naturf. Ver. Brünn 49 1911, S. 130.

somit, daß A. 668 seine Gameten im Verhältnis $4 FG : 1 Fg : 1 fG : 4 fg$ ausbildet.

Die auf Grund der Zusammensetzung von F_2 aus Selbstbestäubung gemachte Annahme, daß der Grund für die atypischen Zahlenverhältnisse darin zu suchen sei, daß dieser Bastard seine Gameten in ungleicher Häufigkeit produziert, ist also durch diesen Rückkreuzungsversuch vollauf bestätigt worden. Wir hatten für diese Pflanze auf Grund der Zusammensetzung von F_2 aus Selbstbefruchtung für die Gameten die Häufigkeit $3 : 1 : 1 : 3$ berechnet, doch würde auch das Gametenverhältnis $4 : 1 : 1 : 4$ Zahlen geben, die mit den im Versuch gefundenen nahezu ebenso gut stimmen. Das zeigt ein Blick auf die Tabelle I, wo auch für die Gametenserie $4 : 1 : 1 : 4$ die bei Selbstbefruchtung zu erwartende Zusammensetzung der F_2 -Generation mitgeteilt ist.

In allen bisher besprochenen Kreuzungen waren die Bastarde F_1Gg in der Weise entstanden, daß ein Gamet FG sich vereinigte mit einem Gameten fg .

Wesentlich andere Resultate ergaben alle Kreuzungen, bei denen der Bastard F_1Gg entsteht durch die Vereinigung eines Gameten Fg mit einem fG , d. h. durch die Kreuzung einer roten (nicht picturatum!) Pflanze mit einer gelben bzw. elfenbeinfarbigem, die den Picturatum-Faktor G enthält¹). F_1 ist auch in diesem Falle picturatum, und in F_2 erfolgt eine Aufspaltung in picturatum, rot und elfenbein bzw. gelb. Die Resultate einer Anzahl solcher Kreuzungen sind in Tabelle II S. 206 zusammengestellt.

Die Zusammensetzung von F_2 aller dieser Kreuzungen ist hier ziemlich genau im Einklang mit dem nach der einfachen Spaltungsregel zu erwartenden Verhältnis $9 : 3 : 3 : 4$. Es wären danach für die Gesamtsumme aller F_2 -Generationen (1010 Pflanzen) zu erwarten gewesen 568 picturatum : 189 rot : 252 gelb, gefunden wurden die Zahlen 571 : 198 : 241. Das ist eine weitgehende Übereinstimmung, die wesentlichste Abweichung besteht darin, daß etwas zu wenig gelbe Pflanzen gefunden wurden. Theoretisch muß das Verhältnis picturatum + rot : gelb = $3 : 1$ sein, es ist hier aber etwa $3,2 : 1$. Das kann ein Zufall sein.

Da Bateson und seine Mitarbeiter bei allen ihren entsprechenden Versuchen gefunden haben, daß die nach diesem zweiten Modus er-

¹) Was man ihr äußerlich nicht ansehen, sondern nur durch Kreuzungen feststellen kann.

zeugten Bastarde die Gameten nach einem Verhältnis $1:n:n:1$ bilden, wobei n besonders häufig $= 3$ oder $= 7$ oder $= 15$ usw. ist, lag es nahe, auch in den Versuchen mit *Antirrhinum* etwas derartiges zu erwarten. Offenbar ist das nicht der Fall. Das Verhältnis von picturatum:rot muß bei einem Gametenverhältnis $1:1:1:1$ genau gleich $3:1$ sein. Bei einem Gametenverhältnis $1:3:3:1$ ist das in F_2 zu erwartende Verhältnis von picturatum:rot schon $2,2:1$ und bei einem Gametenverhältnis $1:7:7:1$ ergibt sich als Verhältnis picturatum:rot schon $2,05:1$ und bei noch stärkeren Koppelungen nähert es sich rasch dem Verhältnis $2:1$. Zweifellos ist nun aber in unseren Kreuzungen überall das Verhältnis von picturatum zu rot fast genau $= 3:1$. In der Summe aller Kreuzungen ist das Verhältnis picturatum zu rot $571:198$, d. h. $= 2,9:1$. Die Sachlage ist demnach hier bei *Antirrhinum*, wie ich schon früher angegeben habe, sehr wahrscheinlich die, daß Heterozygoten, die entstanden sind als $FG \times fg$, ihre Gameten im Verhältnis $n FG : 1 Fg : 1 fG : n fg$ bilden, wobei $n > 1$, während Heterozygoten, die entstanden sind als $Fg \times fG$, ihre Gameten im Verhältnis $1:1:1:1$ bilden, d. h. normale Spaltung zeigen. Die völlig sichere Entscheidung kann freilich auch hier erst der Rückkreuzungsversuch bringen, der bisher noch nicht ausgeführt worden ist.

Außer in F und G waren die bisher besprochenen und in den Tabellen I und II aufgeführten Bastarde zum Teil auch in anderen Genen heterozygotisch, so in D (ganz — Delila), E (normal — pelorisch), C (elfenbein — gelb). Hinsichtlich dieser anderen Faktoren zeigte die Spaltung in keinem Falle etwas besonderes. Ich teile nachstehend in Form einer Tabelle (Tabelle III) für alle in Tabellen I und II aufgeführten Stammpflanzen die genaue Zusammensetzung von F_2 mit, mit Unterscheidung aller verschiedenen Kategorien.

Tabelle III.

A. 202. F_1GgDd , sonst homozygotisch (aus Kreuzung 1), spaltete in S. 09. 44 und S. 10. 297 folgendermaßen:

	S. 09. 44	S. 10. 297	zusammen	
picturatum a. g.	172	87	259	330
„ a. g. Delila	49	22	71	
rot a. g. ganz	15	10	25	30
„ a. g. Delila	5	—	5	
gelb	103	41	144	144

A. 204. FfGgdd, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 1), spaltete folgendermaßen:

	S. 09. 46	S. 10. 298	zusammen
picturatum a. g. Delila	92	131	223
rot a. g. Delila	10	8	18
gelb	78	87	166

A. 671. FfGgDd, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 2), spaltete folgendermaßen:

	S. 11. 34	
picturatum a. g. ganz	35	44
„ a. g. Delila	9	
rot a. g. ganz	5	7
„ a. g. Delila	2	
gelb	21	21

A. 668. FfGgCc, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 3), spaltete folgendermaßen:

	S. 11. 32	
rot pict. a. e. Delila	60	74
„ „ a. g. „	14	
rot a. e. Delila	7	11
„ a. g. „	4	
elfenbein	24	34
gelb	10	

A. 677. FfGg. sonst homozygotisch (aus Kreuzung 4), spaltete folgendermaßen:

	S. 11. 38
pict. a. g. Delila	50
rot a. g. Delila	2
gelb	28

A. 697. FfGgDd, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 5), spaltete folgendermaßen:

	S. 11. 55	
pict. a. e. ganz	29	37
„ a. e. Delila	8	
rot a. e. ganz	3	5
„ a. e. Delila	2	
elfenbein	17	17

A. 496. FfGgCcDdEe, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 6), spaltete folgendermaßen:

	S. 10. 428	
pict. a. e. ganz, normal	46	116
„ a. g. „ „	15	
„ a. e. „ pelor.	18	
„ a. g. „ „	9	
„ a. e. Delila normal	20	
„ a. g. „ „	5	
„ a. e. „ pelor.	3	
„ a. g. „ „	—	
rot a. e. ganz, normal	10	31
„ a. g. „ „	5	
„ a. e. „ pelor.	4	
„ a. g. „ „	2	
„ a. e. Delila normal	4	
„ a. g. „ „	3	
„ a. e. „ pelor.	2	
„ a. g. „ „	1	
elfenbein normal	25	52
gelb „	13	
elfenbein pelor.	12	
gelb „	2	

A. 461. FfGgCc¹) Dd sonst homozygotisch (aus Kreuzung 7), spaltete folgendermaßen:

	S. 10. 401	S. 11. 8	zusammen	
pict. a. e. ganz	17	5	22	153
„ a. g. „	68	33	101	
„ a. e. Delila	8	2	10	
„ a. g. „	10	10	20	
rot a. e. ganz	2	5	7	46
„ a. g. „	20	10	30	
„ a. e. Delia	3	2	5	
„ a. g. „	2	2	4	
elfenbein	6	1	7	52
gelb	22	23	45	

A. 456. FfGgCc, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 8), spaltete folgendermaßen:

	S. 10. 396	
pict. a. e. ganz	30	57
„ a. g. „	27	
rot a. e. ganz	20	25
„ a. g. „	5	
elfenbein	16	23
gelb	7	

A. 223. FfGgCcDd, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 9), spaltete folgendermaßen:

	S. 10. 302	S. 09. 60	beide Saaten
pict. a. e. ganz	48	11	80
„ a. g. „	21		
pict. a. e. Delila	20	5	28
„ a. g. „	3		
rot a. e. und a. g. ganz	38	3	31
rot a. e. und a. g. Delila	5	2	7
elfenbein	28	6	43
gelb	9		

¹) Während sonst fast stets die Cc-Pflanzen elfenbeinfarbig sind und von den CC-Pflanzen kaum unterschieden werden können, waren in dieser Kreuzung die Cc-Pflanzen gelb und nicht sicher von den cc-Pflanzen unterscheidbar. Diese Er-

A. 222. FfGgCcDd, sonst homozygotisch (aus Kreuzung 9), spaltete folgendermaßen:

	S. 09. 59	S. 09. 292	beide Saaten
pict. a. e. und a. g. ganz	23	36	59
„ a. e. „ a. g. Delila	9	11	20
rot a. e. „ a. g. ganz	9	12	21
„ a. e. „ a. g. Delila	3	4	7
elfenbein und gelb	26	23	49

A. 483. FfGgCcDd (aus Kreuzung 10), heterozygotisch ferner noch in einem Streifungsfaktor, spaltete folgendermaßen:

	S. 10. 415
pict. a. e. ganz	8
„ a. g. „	20
„ a. e. Delila	—
„ a. g. „	8
gestreift pict. a. e. ganz	1
„ „ a. g. „	2
„ „ a. e. Delila	1
„ „ a. g. „	1
rot a. e. ganz	2
„ a. g. „	1
„ a. e. Delila	3
„ a. g. „	1
rotgestreift a. e. ganz	3
„ a. g. „	4
„ a. e. Delila	—
„ a. g. „	1
elfenbein	4
gelb	12

A. 755. FfGgDd, sonst heterozygotisch (aus Kreuzung 11), spaltete folgendermaßen:

	S. 11. 88
pict. a. g. ganz	13
„ a. g. Delila	4
rot a. g. ganz	3
„ a. g. Delila	2
gelb	6

scheinung, daß gelegentlich einmal die „Dominanz“ gerade umgekehrt ist als sonst, habe ich verschiedentlich, auch bei anderen Genen beobachtet, woran das liegt, weiß ich noch nicht. Versuche darüber sind im Gang. Vielleicht spielt da noch ein weiteres Gen seine Rolle.

Ob zwischen G und einer Reihe weiterer Faktoren der Blütenfarbe oder überhaupt anderen Faktoren ähnliche Koppelungen bestehen wie zwischen G und F, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Es ist mir aber auf Grund der bisherigen Versuche schon sehr wahrscheinlich, daß zwischen G und einem Faktor für rote Aderung der Blüten (Fig. 26, Taf. I, Bd. 3 dieser Zeitschrift) sowie einem weiteren Faktor für homogene rote Farbe ebenfalls eine sehr eigenartige Koppelung und Abstoßung besteht, die aber ganz oder doch fast ganz absolut ist.

Während in den bisher bekannten Koppelungsfällen die als $AB \times ab$ entstandenen Bastarde $AaBb$ ihre Gameten im Verhältnis $n AB : 1 Ab : 1 aB : n ab$ bilden, werden bei absoluter Koppelung in dieser Kreuzung nur zweierlei Gameten von den F_1 -Pflanzen gebildet, nur AB und ab . Der als $Ab \times aB$ entstandene Bastard bildet dann entsprechend nur die Gameten Ab und aB aus. Vielleicht ist aber diese Koppelung nur scheinbar absolut, indem in Wirklichkeit auch hier alle Gameten gebildet werden, und zwar im Verhältnis $n : 1 : 1 : n$ bzw. $1 : n : n : 1$, wobei aber n eine sehr große Zahl ist. Die Entscheidung können hier nur Versuche mit sehr großen Individuenzahlen bringen.

Einen analogen Fall von absoluter oder fast absoluter Koppelung kenne ich auch in der Gattung *Aquilegia*. Die Tatsachen sind folgende: Ich besitze drei, hinsichtlich der Blattfarbe verschiedene, bei Inzucht konstante Sippen, 1. eine Sippe mit grünen Blättern, 2. eine Sippe mit gelblich grünen *chlorina*-farbigen Blättern und ferner 3. eine Sippe mit grün auf *chlorina*-farbigem Grund marmorierten Blättern. Auch diese letztgenannte „*variegata*“-Sippe ist bisher völlig konstant geblieben, hat nie rein grüne Sämlinge ergeben. Die Kreuzung der 3 Sippen gab eigenartige Resultate. Es wurden gekreuzt die folgenden Pflanzen:

1. *Aqu. 1*¹⁾ grünblättrig, bei Selbstbefruchtung konstant.

2. *Aqu. 2 chlorina*-blättrig „ „ „

3. *Aqu. 3 variegata*-blättrig „ „ „

Die Kreuzungen ergaben²⁾:

	F_1	F_2
<i>Aqu. 1</i> $\times$ <i>Aqu. 2</i> (grün $\times$ <i>chlorina</i>) . .	einheitlich grünblättrig	Spaltung in $\frac{3}{4}$ grün : $\frac{1}{4}$ <i>chlorina</i> , nämlich 755 grün und 243 <i>chlorina</i>

¹⁾ Stammbuchnummer.

²⁾ Die Zahlen sind bereits früher, diese Zeitschrift Bd. 4, S. 81. aus anderen Gründen mitgeteilt, ich habe aber damals diese Koppelungsfragen noch nicht diskutiert.

	F ₁	F ₂
<i>Aqu. 1</i> × <i>Aqu. 3</i> (grün × <i>variegata</i>) . .	einheitlich grünblättrig	Spaltung in $\frac{3}{4}$ grün : $\frac{1}{4}$ <i>variegata</i> , nämlich 614 grün und 185 <i>variegata</i>
<i>Aqu. 3</i> × <i>Aqu. 2</i> (<i>variegata</i> × <i>chlorina</i>) .	einheitlich <i>variegata</i>	Spaltung in $\frac{3}{4}$ <i>variegata</i> : $\frac{1}{4}$ <i>chlorina</i> , näm- lich 144 <i>variegata</i> u. 54 <i>chlorina</i>

Ein derartiges „Dreieck“¹⁾ scheint auf den ersten Blick durchaus nicht mit der Presence-Absence-Theorie zu harmonieren. Es müssen mindestens zwei Erbeinheiten diese 3 Sippen trennen, und man müßte erwarten, daß eine von den drei, zwischen diesen Sippen möglichen, verschiedenen Kreuzungen in F₂ eine Spaltung nach dem Zweimerkmalschema ergeben müßte, daß also in F₂ einer von den 3 Kreuzungen alle drei Blattfarbencategorien erscheinen müßten.

Es liegt am nächsten, anzunehmen, daß hier zwei Erbeinheiten mitspielen, die folgendermaßen zu präzisieren wären:

1. eine Erbeinheit A, die grüne Farbe ermöglicht, und zwar grüne Farbe in Flecken (*variegata*) auch ohne die zweite Erbeinheit B. Eine Pflanze ohne A, d. h. eine aabb-Pflanze wäre *chlorina*-farbig. *Aqu. 2* wäre dann zu bezeichnen als aabb;
2. eine Erbeinheit B, welche homogene grüne Färbung ermöglicht, und zwar für sich allein schon, auch in aa-Pflanzen.

Die drei Versuchspflanzen hätten danach folgende Formelbezeichnung:

Aqu. 1 = aaBB (konstant grün).

Aqu. 2 = aabb (konstant *chlorina*).

Aqu. 3 = AAbb (konstant *variegata*).

Die drei Kreuzungen stellen sich auf Grund dieser Formeln so dar:

$$\begin{array}{l} \text{I. } \left. \begin{array}{l} \textit{Aqu. 1} \times \textit{Aqu. 2} \\ \text{grün} \times \textit{chlorina} \end{array} \right\} = \text{aaBB} \times \text{aabb.} \end{array}$$

F₁ wäre dann: aaBb, d. h. heterozygotisch grünblättrig, und

F₂ müßte bestehen aus 3 grün : 1 *chlorina*.

(Stimmt mit dem Ergebnis des Versuches.)

$$\begin{array}{l} \text{3.}^2) \left. \begin{array}{l} \textit{Aqu. 3} \times \textit{Aqu. 2} \\ \textit{variegata} \times \textit{chlorina} \end{array} \right\} = \text{AAbb} \times \text{aabb.} \end{array}$$

¹⁾ Dieses Wort ist, soviel ich mich erinnere, zuerst von H. Nilsson-Ehle, dem ich diese zunächst paradoxen Resultate mitteilte, gebraucht worden.

²⁾ Ich bespreche der leichteren Verständlichkeit halber hier Kreuzung 3 vor Kreuzung 2.

F_1 wäre dann: Aabb, d. h. heterozygotisch *variegata*-blättrig.

F_2 müßte bestehen aus 3 *variegata* : 1 *chlorina*.

(Stimmt mit dem Ergebnis der Versuche.)

2. $\left. \begin{array}{l} \text{Aqu. 1} \times \text{Aqu. 3} \\ \text{grün} \times \text{variegata} \end{array} \right\} = \text{aaBB} \times \text{AAbb}.$

F_1 wäre dann AaBb d. h. grün.

F_2 müßte bestehen aus grün, *variegata* und *chlorina* im Verhältnis 12 : 3 : 1.

(Stimmt nicht mit den Versuchsergebnissen, es wurden nur grüne und *variegata*-farbige F_2 -Pflanzen erhalten, keine *chlorina*-farbigen.)

Auch bei **jeder** anderen Formulierung der zwei Faktoren, welche zur Erklärung der drei Farbenrippen mindestens nötig sind, wird immer eine der drei Kreuzungen in F_2 alle drei Farbenkategorien ergeben müssen, wenn es sich um einfache Mendelspaltungen handelt.

Verständlich wird der Befund, wenn man die Annahme macht, daß in der letzten der drei Kreuzungen (Kreuzung 2), wo der Bastard entsteht durch die Vereinigung eines Gameten Ab mit einem aB, zwischen A und b einerseits und a und B andererseits eine absolute oder fast absolute Koppelung besteht, so daß dieser Bastard, statt die Sexualzellen AB, Ab, aB und ab im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1 zu bilden, nur die zweierlei Gameten Ab und aB in gleicher Anzahl produziert. Ohne die Annahme einer derartigen Koppelung dürfte dieser Befund bei der Kreuzung der drei *Aquilegia*-Sippen nicht zu verstehen sein, einerlei wie man die zwei Erbeinheiten, die dabei mindestens mitspielen müssen, im einzelnen definiert.

Die *Aquilegia*-Kreuzungen werde ich — für's erste jedenfalls — nicht fortsetzen, ich teile deshalb diese Resultate hier mit, aber bei meinen *Antirrhinum*-Kreuzungen bin ich auf eine ganze Anzahl ähnlicher „paradoxe Dreiecke“ gestoßen. Die Kreuzung der drei Farben-typen picturatum, rot und rotgeadert, gibt, wie vorhin schon erwähnt, z. B. solche Dreiecke, und bei der Vererbung der Streifung kommt ähnliches vor. Versuche, die im Gange sind, werden hoffentlich in absehbarer Zeit diese Fragen entscheiden.

Berlin. Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule.
Januar 1912.