

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.

Über Wirkung und Erbgang gelbverstärkender Faktoren (y-Faktoren) bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen

Von

HEIDI BIEBER¹⁾

Bei wild- und lohfarbigen Hauskaninchen findet man in den gelb pigmentierten Haaren bzw. Haarabschnitten mannigfaltige Farbschattierungen, die von rötlich-gelb bis cremefarbig reichen (vgl. S. 318). Mehrere Arbeiten haben sich mit diesen variierenden Gelbtönen beschäftigt (Nachtsheim 1949, Cleffmann 1953, Robinson 1958, Bieber 1969), ohne jedoch die Unterschiede quantitativ zu messen, genetische gegen modifikatorische Ursachen abzugrenzen und den Erbgang der zugrunde liegenden Allele klären zu können.

Solche Gelb-Variation gibt es nicht nur im Fell von schwarzwildem oder lohfarbigen Kaninchen, sondern bei allen wildfarbigen Säugern. Bei ihnen unterliegt die Gelbfärbung dem Einfluß von Klimafaktoren (Eisentraut 1963, Lubnow 1966, Bieber und Lubnow 1970), wobei ebenfalls ungeklärt ist, wie weit das Klima als Selektionsfaktor auf den Genotyp wirkt und wie weit es die Gelbfärbung bei konstantem Genotyp modifiziert.

Da Haltung und Zucht von Wildtieren im Labor schwierig und ihre Farbgenetik weitgehend unbekannt ist, die Farbgenetik der Hauskaninchen dagegen intensiv erforscht wurde (Nachtsheim 1949, Danneel 1947, 1949, Cleffmann 1953, Lubnow 1963), soll die Analyse des Erbganges der gelbverstärkenden Faktoren an Hauskaninchen unternommen werden. Eine Zusammenstellung der Farbgene beim Hauskaninchen findet sich bei Nachtsheim.

Eine der Allelenserien, die A-Serie, regelt die Verteilung des Pigments und umfaßt, in der Reihenfolge ihrer Dominanz, die Gene A, a^t und a. Dabei bewirken die Gene A Wildfärbung, a^t die Lohfarbigkeit (d. h. einfarbig schwarze Haare auf dem Rücken, einen hellen Wildbauch und helle Zonen (Lohabzeichen) an Nase, Ohren, Augen und im Nacken) und a einfarbiges Fell (vergl. auch Tab. 1). Im Normalfall haben alle wild- und lohfarbigen Tiere das Gen für Normalgelb Y und daher eine schwach gelbliche, eher cremefarbige Bauchseite; ebenso sind die Binden der wildfarbigen Tiere nur schwach gelb pigmentiert. Der intensiv rötliche Ton der Schwarz-

¹⁾ Für die Förderung dieser Arbeit danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die Remissionswerte wurden von der Rechenanlage IBM 7090/1410 am Bonner Institut für angewandte Mathematik mit freundlicher Unterstützung der GMD ausgewertet.

lohs auf dem Bauch, die typische „Lohfarbe“, wird durch bestimmte, das gelbe Pigment verstärkende γ -Faktoren ($\gamma_1, \gamma_2 \dots$) hervorgerufen. Diese gelbverstärkenden γ -Faktoren wurden einerseits mit dem Wildtyp kombiniert — daraus entstand das sog. Hasenkaninchen —, andererseits mit den cremefarbenen Lohs verbunden, was zur typischen „Loh“-färbung führte (Nachtsheim 1949). Zahl und Wirkung der Gelbverstärker ($\gamma_1, \gamma_2 \dots$) sollen hier untersucht werden.

Tabelle 1: Genotypen und Gelb-Pigmentierung von Schwarzwild- und Schwarzloh-Kaninchen (nach Nachtsheim 1949).

1. CEBDAY Schwarzwild, Binden und Bauch hellgelb, cremefarbig
2. CEBDaY Schwarzloh, Bauch und Lohabzeichen an Nase, Ohren, Augen und im Nacken blaßgelb, cremefarbig
3. CEBDAY/y Hasenkaninchen, Binden und Bauch rötlich
4. CEBDaY Schwarzloh, Bauch und Lohabzeichen stark rötlich

Material und Methode

Die Analyse der Gelb-Pigmentierung habe ich an 50 Hauskaninchen vorgenommen. Als P-Generation standen mit 3 am Bauch stark gelbrötlich gefärbte Schwarzloh-Tiere (Genotyp 4) und ein in den Binden der Rückenhaare und am Bauch sehr hell-gelb pigmentiertes Swarzwild-Kaninchen (Genotyp 1) zur Verfügung. Mit diesen Elterntieren und ihren Nachkommen habe ich Kreuzungen folgenden Typs durchgeführt:

- Typ I: einfache Nachzucht reinrassiger Loh-Tiere ($a^t y/a^t y$) zu F_1 und F_2 sowie Kreuzung von F_1 - mit F_2 - mit P-Tieren,
- Typ II: Testkreuzung von reinrassigen Loh-Tieren ($a^t y/a^t y$) mit heterozygoten Schwarzlohs ($a^t y/aY$) oder Schwarzwild-Kaninchen (AY/aY),
- Typ III: heterozygote Schwarzlohs ($a^t y/aY$) wurden miteinander gekreuzt.

Für die Experimente habe ich hauptsächlich lohfarbige Tiere benutzt, da bei diesen die Ausgangstiere stark gelb-rötlich pigmentiert waren, was auf eine Kombination der a^t -Gene mit Gelbverstärkern schließen ließ. Ein Pigmentschwund in den F_1 - oder F_2 -Generationen sollte bei der intensiven Pigmentierung leichter zu registrieren sein als bei normal gelbgefärbten Schwarzwild-Kaninchen.

Die adulten Versuchstiere wurden am Ende der Kreuzungsexperimente getötet und ihre Bauchfelle auf die Gelb-Intensität hin untersucht (Lubnow und G. Niethammer 1963).

Für die photometrischen Messungen konnte ich ein Elrepho der Firma Zeiss benutzen, dessen Meßwerte im CIE-System von einer IBM 7090 ausgewertet wurden.

Bei den Schwarzwild-Kaninchen habe ich zunächst Rücken und Bauchfelle ausgemessen. Da sich keine nennenswerten Unterschiede in der Gelb-Sättigung zwischen Rücken und Bauch ergaben, sind in Tabelle 3 nur die Remissionswerte der Bauchfelle verzeichnet. Die Ergebnisse der Kreuzungsexperimente wurden schließlich mit Hilfe mehrerer Tests auf ihre statistische Sicherheit hin geprüft.

Ergebnisse

Genealogie und Remissionswerte

In der folgenden Tabelle 2 sind die Kreuzungsexperimente, nach Kreuzungstyp getrennt, aufgeführt (vgl. oben).

Tabelle 2: Kreuzungsexperimente.

Kreuzungs- typ (s. S. 318)	Eltern		Filiargenerationen			
	♀	♂	homozygot (a ^t y/a ^t y)		heterozygot (a ^t y/a ^t Y)	
I	6649 (a ^t y/a ^t y)	264 (a ^t y/a ^t y)	♂ 917; ♀ 918	F ₁		
I	6650 (a ^t y/a ^t y)	264 (a ^t y/a ^t y)	♂ 919; ♀ 920—922	F ₁		
I	921 (a ^t y/a ^t y)	264 (a ^t y/a ^t y)	8370—8373	Rück- kr.		
I	922 (a ^t y/a ^t y)	917 (a ^t y/a ^t y)	♂ 929; ♀ 930	F ₂		
I	922 (a ^t y/a ^t y)	917 (a ^t y/a ^t y)	8366—8369	F ₂		
I	922 (a ^t y/a ^t y)	917 (a ^t y/a ^t y)	♂ 927; ♀ 928	F ₂		
I	922 (a ^t y/a ^t y)	917 (a ^t y/a ^t y)	8301, 8302	F ₂		
II	869 (AY/a ^t Y)	264 (a ^t y/a ^t y)			♂ 885; ♀ 886; ♀ 887	F ₁
II	918 (a ^t y/a ^t y)	885 (a ^t y/a ^t Y)	8365	F ₂	8363, 8364	F ₂
II	6650 (a ^t y/a ^t y)	885 (a ^t y/a ^t Y)	8362	Rück- kr.	♂ 925; ♂ 926	Rück- kr.
II	886 (a ^t y/a ^t Y)	917 (a ^t y/a ^t y)	8307, 8308	F ₂	8379	F ₂
III	886 (a ^t y/a ^t Y)	885 (a ^t y/a ^t Y)			a ^t y/a ^t Y	a ^t /a ^t ·
III	887 (a ^t y/a ^t Y)	885 (a ^t y/a ^t Y)			8375; ♀ 931; ♀ 932	8374, 8376
					8377, 8378	2 Alaska (einfarbig) schwarz
					♂ 933	
					♀ 934	

Tabelle 3: Remissionswerte aller Versuchstiere.

Nr.	Sättigung p	Helligkeit Y	Wellenlänge λ		
♀ 6649	48,5	22,3	584	homozygot: a'y/a'y	
♀ 6650	51,3	17,0	586		
♂ 264	43,6	20,9	588		
♂ 917	48,8	23,0	584		
♀ 918	45,8	17,5	586		
♂ 919	48,9	20,9	585		
♀ 920	46,2	16,7	586		
♀ 921	50,6	21,2	586		
♀ 922	47,4	18,6	587		
♂ 927	48,8	23,2	585		
♀ 928	45,5	19,4	587		
♂ 929	48,0	21,9	585		
♀ 930	47,4	18,8	585		
8301	45,9	24,0	584		
8302	47,7	22,9	584		
♀ 8307	46,8	23,6	583		
♂ 8308	48,8	22,1	585		
8362	46,7	22,5	584		
8365	50,7	25,3	583		
8366	49,9	22,3	585		
8367	48,4	21,3	584		
8368	50,3	23,5	584		
8369	48,4	21,3	585		
8370	49,9	21,1	585		
8371	48,4	21,3	584		
8372	47,6	20,4	585		
8373	48,6	20,4	584		
Mittelwert	48,1	21,2	585		
Varianz	1,8	2,1	1,2		
♂ 885	22,1	51,3	581		heterozygot: a'y/a'Y
♀ 886	41,9	33,7	582		
♀ 887	41,7	38,9	583		
♂ 925	35,4	39,3	582		
♀ 926	37,8	31,8	583		
♀ 931	28,6	44,2	581		
♀ 932	38,2	38,6	582		
♀ 934	40,5	37,6	582		
♀ 8309	37,0	36,3	583		
♀ 8310	40,4	32,5	584		
8363	42,5	34,4	582		
8364	39,8	35,2	583		
8375	32,4	44,9	583		
8377	31,1	49,3	583		
8378	37,1	39,2	583		
8379	33,8	44,2	583		
Mittelwert	36,3	39,5	583		
Varianz	5,6	5,8	0,8		

Nr.	Sättigung p	Helligkeit Y	Wellenlänge λ	
♂ 888	32,7	45,7	583	heterozygot: at ^y /AY
♂ 889	34,4	42,6	581	
♂ 890	39,6	41,5	582	
♀ 891	46,1	28,7	584	
Mittelwert	38,2	39,6	583	AY/aY und at ^y /aY
Varianz	6,0	7,5	1,3	
♀ 869	20,1	64,2	575	
♂ 933	20,9	52,2	576	
♂ 8374	23,7	60,6	578	
♂ 8376	23,0	61,1	571	
Mittelwert	21,9	59,5	575	
Varianz	1,7	5,1	2,9	

Aus Tabelle 3 ergeben sich klar drei Gruppen mit verschiedener Gelbpigmentierung und unterschiedlicher Helligkeit, die offenbar den Genotypen y/y, y/Y bzw. Y/Y entsprechen:

Alle stark gelb-rötlich gefärbten Tiere (mit dem Genotyp y/y) haben eine Farbintensität von 45—51 % der Spektralfarbe bei Helligkeiten zwischen 17 und 25. (Schwarz hat im CIE-System den Wert 1; Weiß den Wert 80). Farbintensität und Helligkeit der schwächer gelb gefärbten Tiere (Genotypen y/Y und Y/Y) schwanken etwas mehr, die Sättigungswerte liegen jedoch deutlich unter denen der homozygoten at^y/at^y-Tiere bei gleichzeitig deutlich gesteigener Helligkeit (zwischen 32 und 60).

Bei den Kreuzungsexperimenten II und III entsprachen die Filialgenerationen einem einfachen, intermediären Erbgang bei freier Kombinierbarkeit der Gene A (bzw. at oder a) und Y (bzw. y), vergl. Tabelle 2. Außerdem ergaben sich keine Übergangstypen zwischen der Gruppe mit stärker gefärbtem und dunklerem und jener mit schwächer pigmentiertem und hellerem Fell. Daher handelt es sich bei der verstärkten Gelb-Pigmentierung (zumindest bei meinen Versuchstieren) nur um einen Verstärkerfaktor. (Von Nachtsheim wurde der Verstärkerfaktor mit y, das Gen für normales Gelb mit Y angegeben. Diese Symbole sollen hier weiter gelten.) Der Verstärkerfaktor y wirkt schwächer, wenn er nur einfach vorliegt (bei at^y/aY und at^y/AY), stärker im homozygoten Fall (at^y/at^y). In den beiden Kreuzungen des Typs III (Tabelle 2) fielen sehr hellgelb gefärbte Loh-Tiere. Sie entsprechen in den Remissionswerten für Sättigung, Helligkeit und der Wellenlänge dem Normalgelb-pigmentierten Schwarzwild-♀ 869. Die Tiere 8374, 8376 und ♂ 933 haben die ursprüngliche helle Lohfärbung (Nachtsheim) und besitzen das Genom (at^y/aY).

Parallel mit der erhöhten Menge an gelben Melaninkörnern im Haar verschiebt sich auch der mittlere Farbeindruck geringfügig von Normalgelb (Y/Y) bei 575 mm nach Gelb mit 1 Verstärkerallel (y/Y) bei 583 mm bis in

den mehr gelb-rötlichen Bereich des Spektrums bei 2 Allelen (y/y) und 585 nm.

Statistische Sicherung der Ergebnisse

Die Trennung in die Gruppen mit Y/Y , y/Y bzw. y/y erfolgte bei den F_1 -Tieren nach dem Erbgang; war bei den Kreuzungsexperimenten eine Aufspaltung zu erwarten (Typ II u. III), so trennte ich die F_2 -Tiere in Übereinstimmung mit dem Erbgang nach ihren Remissionswerten. Ob und wie sicher sich die jeweiligen Mittelwerte und Verteilungen trennen lassen, konnte durch t-Tests (v. d. Waerden 1965) geklärt werden (Tabelle 4). Ein weiterer t-Test sollte zeigen, ob sich die Farbwerte der Tiere mit einem Gelbverstärker am dominanten Gen (also bei a^+y/aY) von denen mit einem Gelbverstärker am rezessiven Gen (also bei AY/a^+y) unterscheiden (Tabelle 4).

Tabelle 4: Prüfgrößen des t-Tests.

	$y/y : y/Y$	$y/Y : Y/Y$	$y/y : Y/Y$	$(a^+y/aY) : (a^+y/AY)$
sign. Schranke tp	für $p < 0,01 = 2,69$ für $p < 0,001 = 3,52$ bei $n = 47$	für $p < 0,01 = 2,82$ für $p < 0,001 = 3,79$ bei $n = 24$	für $p < 0,01 = 2,76$ für $p < 0,001 = 3,66$ bei $n = 31$	für $p < 0,01 = 2,88$ für $p < 0,001 = 3,92$ bei $n = 20$
Sättigung	10,07	5,18	27,30	0,61
Helligkeit	14,69	6,23	27,46	0,05
Wellenlänge	0,00	10,03	12,45	0,00

Durch die Testergebnisse ist klar erwiesen, daß sich dunklere, stark gefärbte y/y -Tiere statistisch sicher von den helleren, schwächer gelb gefärbten y/Y -Tieren trennen lassen. Beide Gruppen sind außerdem signifikant verschieden in Sättigung, Helligkeit und Wellenlänge von den Tieren mit zwei Normalgelb-Allelen (Y/Y).

Der Test $(y/aY) : (y/AY)$ ergab, daß die Wirkung eines Gelbverstärkers wahrscheinlich gleich groß ist, unabhängig davon, ob das Gen mit dem Verstärkerfaktor einem rezessiven oder dominanten Gen der A-Serie gegenübersteht.

Aus Tabelle 3 geht noch hervor, daß Helligkeit und Sättigung der Bauchhaare negativ korreliert sind. Bei d o p p e l t e m Gelbverstärker-Allel und entsprechend viel gelbem Pigment erscheint das Haar mit Pigmentkörnern dicht besetzt und relativ dunkel. Wirkt nur e i n Allel des Verstärkerfaktors, so sind die Pigmentkörner locker verteilt und die Luftzwischenräume hellen das Haar stark auf.

Das Verhältnis von Sättigung p : Helligkeit Y aller 50 Versuchstiere wurde schließlich durch eine Korrelation geprüft (v. d. Waerden). Die

signifikante Schranke (bei $n - 2 = 48$ Freiheitsgraden) muß für $p < 0,01$ sein : $r = 0,372$; für $p < 0,001$ ist $r = 0,465$.

Der Testwert lag erwartungsgemäß weit über der Schranke:

Sättigung : Helligkeit : $r = - 0,9411$

Diskussion

Die farbverstärkenden y -Faktoren für die Gelb-Pigmentierung lagen zunächst nur in Verbindung mit dem Loh-Gen a^t vor. Durch Kreuzung dieser stark gelb-rötlich ausgefärbten reinrassigen Lohs mit sehr hellgelb pigmentierten Schwarzwild-Tieren konnte in der F_1 -Generation ein y -Faktor durch das Allel Normalgelb Y ersetzt werden (Tabelle 2). Im Phänotyp waren die im Gelbverstärker-gen heterozygoten Lohs (y/Y) weniger stark pigmentiert als die homozygoten Loh-Elterntiere (mit y/y); die im Gelbfaktor heterozygoten Schwarzwild-Kaninchen (y/Y) gewannen dagegen in den Binden der Rückenhaare und am Bauch wesentlich mehr Farbtintensität als das bezüglich Normalgelb homozygote Schwarzwild-Elterntier (mit Y/Y). In der F_2 -Generation spalteten dann Loh-Tiere mit homozygoten Normalgelb-Gen (Y/Y) heraus, die in Sättigung, Helligkeit und der Wellenlänge mit dem Schwarzwild-Elterntier (Y/Y) übereinstimmten.

Auch bei der früher unternommenen Schwarzwildzucht lagen alle Sättigungswerte niedrig (Bieber 1969; Tabelle 5). Allein die Sättigungswerte dreier sogenannter Hasenkaninchen erreichten vergleichbare Größen mit denen der y/Y -Tiere (s. Tabelle 5). Die Verbindung des Wildfarbigkeits-Genoms mit einem Verstärkerallel macht aus dem wildfarbigen Tier (mit $\frac{AY}{\cdot Y}$) aber gerade den Farbton des Hasenkaninchens (mit $\frac{AY}{\cdot Y}$), der zum Rassenmerkmal geworden ist (Nachtsheim).

Tabelle 5: Sättigungswerte von Kaninchen (Bieber).

Tiere	Sättigung p
Mittelwert, gebildet aus den Einzelwerten von 34 Schwarzwild-Kaninchen (Y/Y)	23,7
Hasenkaninchen (y/Y), Nr.:	
♀ 427	35,2
♂ 35	32,8
♀ 19	32,0

Zusammenfassung

Stark gelb-rötlich gefärbte Loh-Kaninchen wurden mit hellgelb pigmentierten Schwarzwild-Kaninchen gekreuzt. Die vertiefte Gelbfärbung der Loh-Tiere geht auf einen Gelbverstärker y zurück; ihm entspricht bei den normalen, hellgelben Färbungen das unvollständig dominante Allel Y (Nachtsheim).

Homozygote Lohs (y/y) erreichen eine Farbsättigung der Bauchhaare von etwa 50 % der Spektralfarbe. Heterozygot (y/Y) beträgt die Farbintensität etwa 35 % der Spektralfarbe. Der heterozygote y-Faktor verstärkt die Gelb-Pigmentierung unabhängig von den Allelen der A-Serie stets gleich stark.

Die Bauchhaare von normalgelb gefärbten Loh- oder Schwarzwild-Kaninchen (Y/Y) sind zu etwa 22 % der Spektralfarbe pigmentiert. Die Helligkeit der Gelbfärbung ist mit der Farbintensität negativ korreliert, so daß stark pigmentierte Haare dunkel und wenig pigmentiert hell erscheinen.

Summary

Strongly coloured yellow-reddish tan pattern rabbits were crossed with light yellow pigmented agouti rabbits. The intensified colouring of the tan pattern rabbits originates in a yellow-activator y which corresponds with the incompletely dominant allele Y of the normal light yellow colourings (Nachtsheim).

Homocytotic tan pattern rabbits (y/y) approximate a 50 per cent degree of saturation of the spectral colour in their belly-coat. Being heterocytotic (y/Y) the intensity amounts to some 35 per cent of the spectral colour. In all cases the heterocytotic y-factor intensifies the yellow-pigmentation in like manner, independently from the alleles of the A-series.

The pigmentation of the belly hairs of regularly coloured tan pattern- or agouti-rabbits (Y/Y) reaches about 22 per cent of the spectral colour.

Since there is a negative correlation between the yellow colouring and the intensity of the colour, strongly pigmented hairs appear as dark- and little pigmented hairs as bright ones.

Literaturverzeichnis

- Bieber, H. (1969): Das Haarfarbmuster wildfarbiger Hauskaninchen und sein Einfluß auf die Fellfarbe. Z. wiss. Zool., 179, 301—332.
- Bieber, H., und E. Lubnow (1970): Die Farbanpassung mit ihren genetischen und modifikatorischen Ursachen bei der Hausmaus (*Mus musculus*) und der afrikanischen Bergratte (*Aethomys namaquensis*). Z. Naturforschg., 25b, 389 bis 398.
- Cleffmann, G. (1953): Untersuchungen über die Fellzeichnung des Wildkaninchens. Ein Beitrag zur Wirkungsweise des Agoutifaktors. Z. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 85, 137—162.
- Danneel, R. (1947): Phänogenetische Untersuchungen über die Haar- und Fellzeichnung des Wildkaninchens. Biol. Zentralbl., 66, 330—343.
- (1949): Haarzeichnung und Fellmuster des Wildkaninchens. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Kiel 1948, Zool. Anz., 13, 36—41.
- Eisentraut, M. (1963): Die Hörnchen (Sciuridae) von Fernando Poo. Bonn. Zool. Beitr., 14, 177—186.
- Lubnow, E. (1963): Die Haarfarben der Säugetiere. II. Untersuchungen über die schwarzen und gelben Melanie. Biol. Zentralbl., 82, 465—476.
- (1966): Farbuntersuchungen an Eichhörnchen aus verschiedenen Höhenlagen des Kamerungebirges. Bonn. Zool. Beitr., 17, 45—52.
- Lubnow, E., und G. Niethammer (1964): Zur Methodik von Farbmessungen für taxonomische Untersuchungen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in München 1963, 646—663.
- Nachtsheim, H. (1949): Vom Wildtier zum Haustier. P. Parey, Berlin und Leipzig.
- Robinson, R. (1958): Genetic studies of the rabbit. Bibliographia Genetica, 17, 229—558.
- Van der Waerden, B. L. (1965): Mathematische Statistik, Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Anschrift: Dr. Heidi Bieber, 2 Hamburg 70, Kuehnstr. 149.