

Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter dem Einfluß eines gametophytisch wirksamen Gens in der ersten Koppelungsgruppe sowie ein Modell für die Untersuchung verzweigter Koppelungsgruppen

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie, Universität zu Köln

Competition between the male Gametophytes in *Oenothera* under the Influence of a Gametophytic Gene in the First Linkage Group and a Model for Investigations of Branched Genetic Maps

Summary. The progeny ratios obtained in male backcrosses of *Oenothera* hybrids to the complexes *hookeri* and *flavens* (identified by two marker genes and by the translocation break) showed statistically significant differences from Mendelian expectations.

Presence of a gametophytic gene in the first linkage group is proposed. Its alleles ga^+ and ga^- are thought to control development of the male gametophytes in such a manner that pollen grains carrying the different ga alleles and developing in a heterozygous female plant, will fertilize the female gamete with different average frequencies.

A series of genetic models is developed, all taking into account the relative probability of the alleles ga^+ and ga^- to function in fertilization, the probability of crossing over between the gene loci studied, and the branched configuration of the linkage group, due to the presence of the translocation.

Based on these models, the relationships between the relative frequencies of the different classes of gametes are predicted for several theoretically possible arrangements of the genes within the linkage group.

The models have general application for the localization of gametophytic genes and for the localization of genes in branched linkage groups.

It turns out to be impossible to give an estimate for the disadvantage of ga^- as compared to ga^+ from the backcross data alone. The empirical data permit only a combined estimate of the probabilities of fertilization by ga^- and of crossing over between Ga and the locus of the marker gene.

Comparison between the empirical data and the model makes it possible to determine the location of the marker loci and the locus of Ga with respect to one another. A branched linkage group appears most likely, but a linear arrangement in two chromosome arms cannot be ruled out.

The observed cross-over values, and consequently, the map distances between the genes studied, are highly variable, both in different hybrids and in the progeny of a single hybrid.

A. Problemstellung

Seit langem ist bekannt, daß bei *Oenothera* in der Nachkommenschaft bestimmter Komplexkombinationen, für die auf Grund ihrer Chromosomenverknüpfung freie Rekombination der Allele der gewählten Testloci zu erwarten wäre, Abweichungen der beobachteten Spaltungszahlen von den theoretischen Mendel-Verhältnissen vorkommen. Diese Abweichungen werden auf Gonenkonkurrenz zurückgeführt. Für eine Darstellung des Problemkreises sei auf die Zusammenfassung der Literatur bei HARTE (1967) verwiesen. Die Beobachtungen führten zu der Interpretation, daß mit den Testloci ein gametophytisch wirksames Gen gekoppelt sein muß. Den Gameten, die verschiedene Allele dieses Locus Ga enthalten, kommt eine unterschiedliche Befruchtungswahrscheinlichkeit zu.

Obgleich Beobachtungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* im ♂ Geschlecht schon seit RENNER (1917) vorliegen, ist bisher die Lokalisation der entsprechenden Gene nicht geklärt, und es ist ebenfalls offen, auf welchem Stadium der Pollenentwicklung zwischen Meiose und Befruchtung und durch welchen Mechanismus die Konkurrenz zwischen den Gonen

oder ihren Abkömmlingen, den Pollenkörnern und Pollenschläuchen, entschieden wird. Den damit zusammenhängenden Fragen soll durch die im folgenden beschriebenen Versuche für den gametophytisch wirksamen Locus Ga in der ersten Koppelungsgruppe nachgegangen werden.

Diese umfaßt die Chromosomenenden 1 bis 4, die in den Kombinationen der Komplexe *hookeri* und *flavens* einen Viererring bilden, so daß der Translokationspunkt als Testlocus verwendet werden kann. Im Chromosomenende 3 ist der Locus s (Blütenfarbe) lokalisiert. Die Koppelungsgruppe enthält außerdem den Locus de (Gipfelform) an noch nicht näher bestimmter Stelle (HARTE 1948).

Erste Untersuchungen zeigten, daß nicht, wie zuerst vermutet, das Allel $+^s$, sondern die Allele, die mit dem Komplex *hookeri* in den Bastard eingeführt werden, in Rückkreuzungen des Pollens auf entsprechende Homozygote gegenüber den Allelen aus *flavens* eindeutig bevorzugt sind (HARTE 1948, 1961). Diese Befunde wurden gewonnen an den Komplexkombinationen $flavens\ s + de \times hookeri +^s de$ und $flavens +^s + de \cdot hookeri\ s\ de$ in Rückkreuzungen auf *Oe. hookeri sulfurea*. Die verwendeten Bastarde waren an allen 3 Testloci (s , de und Translokationspunkt) heterozygot und für die Rückkreuzung wurde nur eine Homozygote verwendet. Bei dieser Versuchsanordnung kann nur die Tatsache der zwischen Gonen mit den verschiedenen Restkomplexen (Definition

dieses Begriffes s. HARTE 1948) bestehenden Konkurrenz und Unabhängigkeit von der Verbindung der untersuchten Komplexe mit bestimmten Allelen des *s*-Locus festgestellt werden.

Zur Beantwortung der eingangs aufgeworfenen Fragen ist eine Ausdehnung der Versuche nötig. Durch Verwendung weiterer Bastarde, die für *s* bzw. +*s* homozygot sind, und Verwendung anderer ♀ Partner für die Testkreuzungen, die über die genetische Konstitution der zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuche Auskunft geben, sollte die Frage bearbeitet werden, ob dem Grad der Heterozygotie einerseits und dem ♀ Kreuzungspartner andererseits eine Bedeutung bei der Konkurrenz zwischen den Gonen, aus denen die zur Befruchtung gelangenden Gameten entstehen, zukommt. Wenn diese Fragen verneint werden können, so sind sowohl selektive Befruchtung als auch Inkompatibilitätsreaktionen zwischen Pollenschlauch und Griffelgewebe als Ursache der Konkurrenz auszuschalten.

Die cytologischen Analysen wurden zum größten Teil von der biologisch-technischen Assistentin Fräulein Irmelinde KEMPER durchgeführt, bei den Bonitierungen half die landwirtsch.-techn. Assistentin Fräulein Irmgard PETRI. Den Genannten sei an dieser Stelle bestens für ihre Mitarbeit gedankt.

B. Material

Als Ausgangsmaterial und als ♀ Partner für die Testkreuzungen wurden folgende Sorten verwendet:

Bezeichnung	genetische Konstitution der verwendeten Komplexe	Chromosomen	verwendete Abkürzungen	
			Sorte	Komplex
<i>Oe. hookeri</i> de Vries gelbblütig	<i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>	1·2 3·4	Hg	<i>h</i> + <i>s</i>
<i>Oe. hookeri sulfurea</i> großblütig	<i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>	1·2 3·4	Hs	<i>h</i> <i>s</i>
<i>Oe. suaveolens</i> gelbblütig	<i>flavens</i> + <i>s</i> + <i>de</i>	1·4 2·3	Sg	<i>fl</i> + <i>s</i>
<i>Oe. suaveolens sulfurea</i>	<i>flavens</i> <i>s</i> + <i>de</i>	1·4 2·3	Ss	<i>fl</i> <i>s</i>

Bei Verwendung dieser Sorten zur Herstellung der Bastarde werden sie im folgenden als „Eltern“, bei Verwendung für die Rückkreuzungen mit dem Pollen der Bastarde als „Testpartner“ bezeichnet.

Aus diesen Eltern wurden folgende Bastarde hergestellt:

Nr.	♀	♂	Genetische Konstitution	
1.	Hg	× Hs	<i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>	· <i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>
2.	Hs	× Hg	<i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>	· <i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>
3.	Hg	× Sg	<i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>	· <i>flavens</i> + <i>s</i> + <i>de</i>
4.	Hg	× Ss	<i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>	· <i>flavens</i> <i>s</i> + <i>de</i>
5.	Hs	× Sg	<i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>	· <i>flavens</i> + <i>s</i> + <i>de</i>
6.	Hs	× Ss	<i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>	· <i>flavens</i> <i>s</i> + <i>de</i>
7.	Sg	× Hg	<i>flavens</i> + <i>s</i> + <i>de</i>	· <i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>
8.	Sg	× Hs	<i>flavens</i> + <i>s</i> + <i>de</i>	· <i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>
9.	Ss	× Hg	<i>flavens</i> <i>s</i> + <i>de</i>	· <i>hookeri</i> + <i>s</i> <i>de</i>
10.	Ss	× Hs	<i>flavens</i> <i>s</i> + <i>de</i>	· <i>hookeri</i> <i>s</i> <i>de</i>

Mit Ausnahme der beiden ersten Bastarde sind alle heterozygot für die Komplexe mit dem Allel *de* auf dem *hookeri*-Chromosom, während die Allele *s* und +*s* sowohl homozygot als auch heterozygot in verschiedener Verteilung auf die beiden Komplexe vorliegen. Die reziproken komplexheterozygoten Bastarde unterscheiden sich außerdem durch das Plasmon, das bei den Bastarden 3 bis 6 aus *Oe. hookeri*, bei den Bastarden 7 bis 10 aus *Oe. suaveolens* stammt.

Mit dem Pollen der Bastarde wurden Testkreuzungen auf entsprechende Partner ausgeführt. Es wurde der Fruchtansatz bestimmt und die Anzahl der Samen je Kapsel gezählt. Nach Kapseln getrennt wurden die Anzahl der tauben und keimhaltigen Samen sowie die Ausfälle durch nicht keimfähige Samen und absterbende Sämlinge und Pflanzen festgestellt. Diese Untersuchungen dienten der Kontrolle der Einheitlichkeit des Materials und der Versuchsbedingungen. Sie werden im folgenden nur erwähnt, soweit einzelne Aufzuchten gesicherte Abweichungen zeigen, die sich auf die Spaltzahlen auswirken könnten. Für die aufgezogenen Pflanzen wurden, soweit möglich, Blütenfarbe und Gipfform protokolliert. Für einige Aufzuchten wurden die Pflanzen hierbei nummeriert und von jeder einzelnen junge Blütenknospen zur Bestimmung der Chromosomenkonfiguration in der Meiose der PMZ in entsprechend gekennzeichneten Gläsern fixiert (Fixiergemisch: Alkohol-Eisessig 3:1; Verarbeitung als Eisenkarmin-Quetschpräparate). Optik: Zeiss-Standard-Mikroskop, Neofluar 100× Öl, Okulare 12,5×.

C. Ergebnisse der Versuche

I. Versuchsplan

Von jedem der 10 Bastarde wurden 2 Blüten verschiedener Pflanzen verwendet. Von jeder Blüte wurde Pollen in möglichst gleichmäßiger Bestäubungsdichte auf mehrere kastrierte Blüten je einer Infloreszenz der vier Testpartner gebracht, nach Möglichkeit unter Verwendung von je zwei Antheren für die Griffel eines Testpartners. Dieser Versuchsplan ermöglicht eine Reihe von Vergleichen sowohl zwischen den Nachkommenschaften eines Bastards als auch zwischen denen verschiedener Bastarde.

1. Vergleiche zwischen Nachkommenschaften eines Bastards

1—1. zwischen Bestäubungen verschiedener Blüten des Testpartners mit dem Pollen einer Blüte des zu untersuchenden Bastards

1—2. zwischen verschiedenen Blüten eines Bastards

1—3. zwischen verschiedenen Testpartnern bei Bestäubung mit dem Pollen einer Blüte

1—4. Wechselwirkung Blüte × Testpartner.

Die beiden ersten Vergleiche dienen der Kontrolle der Einheitlichkeit des Materials, die beiden nächsten geben Aufschluß über den Einfluß der Testpartner auf die Spaltung in der Nachkommenschaft des betreffenden Bastards.

Für den Vergleich zwischen den Bastarden können infolge der Struktur des Materials die im folgenden aufgeführten Unterschiede und ihre Wechselwirkun-

Genanordnung I	Typ	Genanordnung II	Typ	ergibt	Kombination mit $s - Ga - de$
$s - T - Ga$	linear oder verzweigt	$de - T - Ga$	linear oder verzweigt	$(s - de) - T - Ga$	$\begin{array}{c} Ga \\ \\ s - T - de \end{array}$ verzweigt
		$T - Ga - de$	linear	$s - T - Ga - de$	$s - T - Ga - de$
$T - Ga - s$	linear	$de - T - Ga$	linear oder verzweigt	$de - T - Ga - s$	$de - T - Ga - s$
		$T - Ga - de$	linear	$T - Ga - (s - de)$	linear unmöglich

gen berücksichtigt werden. Dabei ist es zweckmäßig, die beiden Komplexhomozygoten getrennt zu untersuchen.

2. Vergleiche zwischen den Bastarden

- 2-1. zwischen komplexhomozygoten Bastarden
- 2-2. zwischen reziproken Bastarden, d. h. gleichartigen Gen-Komplexkombinationen mit dem Plasmon von *Oe. hookeri* bzw. *Oe. suaveolens*;
- 2-3. zwischen Bastarden mit *Oe. hookeri* de Vries bzw. *Oe. hookeri sulfurea*;
- 2-4. zwischen Bastarden mit *Oe. suaveolens* gelb bzw. *Oe. suaveolens sulfurea*;
- 2-5. zwischen Bastarden mit Homozygotie bzw. Heterozygotie am s -Locus.

Für die Vergleiche zwischen den 8 Bastarden stehen 7 Freiheitsgrade zur Verfügung, die je nach Bewertung der erwähnten Unterschiede in verschiedener Weise aufgliedert werden können. Bei der Auswertung wird jeweils angegeben, welche Aufgliederung gewählt wurde. Im folgenden wird auf Vergleiche, die keine gesicherten Differenzen ergaben, im allgemeinen nicht mehr eingegangen.

II. Spaltungen der Testmerkmale in der Nachkommenschaft

a) Spaltung nach der Blütenfarbe gelb-*sulfurea*. Die Verwendung von s als Testlocus ist möglich, wenn der Bastard heterozygot $s/+^s$ und der ♀ Rückkreuzungspartner homozygot s/s ist, also in der Nachkommenschaft der Bastarde 1, 2, 4, 5, 8, 9 bei Rückkreuzung auf *Oe. hookeri sulfurea* oder *Oe. suaveolens sulfurea*.

1. Komplexhomozygote Bastarde ($h +^s \cdot h s$) und ($h s \cdot h +^s$): Die beiden Bastarde 1 und 2, die in bezug auf die Komplexkonstitution homozygot, aber für den s -Locus heterozygot sind, dienen der Kontrolle darüber, ob sich die beiden Komplexe $^h hookeri +^s$ und $^h hookeri s$ unterscheiden. Es ergab sich mit insgesamt 858 gelb: 871 *sulfurea* eine sehr gute Übereinstimmung mit der Erwartung 1:1 (Tab. 1, Bastarde 1 und 2). Die χ^2 -Zerlegung (Tab. 2) zeigte völlige Homogenität der Aufspaltung zwischen den verschiedenen Bestäubungen jeder als Pollenlieferant verwendeten Blüte, zwischen den beiden Blüten eines jeden Bastards, zwischen den verschiedenen Rückkreuzungen auf Hs und Ss und zwischen den beiden

reziproken Bastarden. Es liegt also eine ungestörte Mendel-Spaltung vor, ohne Anzeichen einer Konkurrenz zwischen den Genen mit verschiedenen s -Allelen.

Die Rückkreuzung $Hs \times (h s \cdot h +^s)$ Blüte 1, in der sich ein Überschuß an gelbblütigen Pflanzen ergab (Spaltung 141 gelb: 57 *sulfurea*), wurde nicht verwertet, weil im Gegensatz zu den sehr geringen Ausfällen in den anderen Aufzuchten zwischen Pikieren und Auszählen von 348 Pflanzen 150 = 43,1% eingegangen waren und nicht kontrolliert werden kann, ob diese Ausfälle alle Genotypen gleichmäßig betrafen.

2. $h +^s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h +^s$: Die Nachkommenschaft dieser beiden Bastarde ergab gesicherte Abweichungen von der Erwartung 1:1 (Tab. 1, Bastarde 4 und 9). Aus dem Überwiegen des Phänotyps „gelbblütig“ ergibt sich eine Bevorzugung des aus $^h hookeri$ stammenden Allels $+^s$. Die χ^2 -Zerlegung (Tab. 2) ergab Homogenität zwischen den Bestäubungen mit einer Blüte, zwischen den beiden Blüten eines jeden Bastards, zwischen den Kreuzungen auf verschiedene ♀ Testpartner und zwischen den reziproken Bastarden (für alle Vergleiche $P > 0,1$).

3. ($h s \cdot fl +^s$) und ($fl +^s \cdot h s$): Die Spaltungszahlen sind aus Tab. 1, Bastarde 5 und 8, zu entnehmen. Die erste Blüte des Bastards ($h s \cdot fl +^s$) ergab je zwei Kapseln der Rückkreuzungen auf Hs und Ss , die zweite Blüte ergab eine Aufzucht aus mehreren Kapseln auf Hs und zwei Kapseln auf Ss . Wie der χ^2 -Test (Tab. 2) zeigt, besteht Homogenität zwischen den Bestäubungen eines Testpartners und zwischen den verschiedenen Testkreuzungen mit dem Pollen einer Blüte, aber eine gesicherte Inhomogenität zwischen den beiden Blüten. In beiden Fällen überwiegt zwar der Phänotyp „*sulfurea*“, was einer Bevorzugung der Genen mit dem aus $^h hookeri$ stammenden Allel s entspricht, aber der Anteil der gelbblütigen Pflanzen ist verschieden.

Auch für die Nachkommenschaft des Bastards ($fl +^s \cdot h s$) ist die Abweichung der Spaltung von der Erwartung 1:1 gesichert. Die χ^2 -Zerlegung ergibt Homogenität zwischen den Bestäubungen, zwischen den Testkreuzungen und zwischen den beiden Blüten ($P > 0,1$). Das Spaltungsverhältnis „*hookeri*-Allel“: „*flavens*-Allel“ in der Nachkommenschaft stimmt mit demjenigen der zweiten Blüte des reziproken Bastards überein (χ^2 -Test: $Phom > 0,2$), so daß dessen erste Blüte als Ausnahme anzusehen ist, die bei der weiteren Auswertung getrennt behandelt werden muß.

4. Vergleich der komplementären Komplex-Gen-Kombination. In der Nachkommenschaft der beiden Gen-Komplex-Kombinationen wurde, ohne daß eine Differenz zwischen den reziproken Bastarden fest-

Tabelle 1. Spaltung in der Nachkommenschaft aus Kreuzungen mit dem Pollen der Bastarde auf Griffel verschiedener Testpartner

Testkreuzungen auf		<i>Hs</i> und <i>Ss</i>		<i>Hg</i> und <i>Hs</i>		<i>Hg, Hs, Sg, Ss</i>	
Merkmal		Blütenfarbe		Gipfform		Chromosomenkonfiguration	
Allele		gelb + ^s	<i>sulfurea</i> s	spitz + ^{de}	breit de	<i>hookeri</i> 1·2 3·4	<i>flavens</i> 1·4 2·3
Bastard	Blüte	Anzahl der Nachkommenschaften					
1 <i>h</i> + ^s · <i>h</i> s	1	2	61	60	—	—	—
	2	6	253	265	—	—	—
2 <i>h</i> s · <i>h</i> + ^s	1	3	257	255	—	—	—
	2	6	287	291	—	—	—
3 <i>h</i> + ^s · <i>fl</i> + ^s	1	2	—	—	31	122	—
	2	5	—	—	236	384	—
4 <i>h</i> + ^s · <i>fl</i> s	1	3	189	38	30	107	114
	2	6	138	25	20	128	114
5 <i>h</i> s · <i>fl</i> + ^s	1	4	3	224	49	110	—
	2	7	122	267	108	410	—
6 <i>h</i> s · <i>fl</i> s	1	1	—	—	48	60	35
	2	6	—	—	198	406	316
7 <i>fl</i> + ^s · <i>h</i> + ^s	1	1	—	—	74	141	—
	2	5	—	—	120	657	—
8 <i>fl</i> + ^s · <i>h</i> s	1	2	71	133	23	89	—
	2	7	226	448	153	636	—
9 <i>fl</i> s · <i>h</i> + ^s	1	2	63	8	14	38	22
	2	7	170	22	57	79	144
10 <i>fl</i> s · <i>h</i> s	1	1	—	—	24	47	40
	2	5	—	—	67	144	56

Tabelle 2. Prüfung der Homogenität der Spaltung für das Merkmal Blütenfarbe gelb: *sulfurea* in der Nachkommenschaft von 6 Bastarden (χ^2 -Zerlegung; n = Anzahl der Freiheitsgrade)

Bastard Nr. Komplekkombination	1		2		4		5		9		8	
	<i>h</i> + ^s · <i>h</i> s	n	<i>h</i> s · <i>h</i> + ^s	n	<i>h</i> + ^s · <i>fl</i> s	n	<i>fl</i> s · <i>h</i> + ^s	n	<i>h</i> s · <i>fl</i> + ^s	n	<i>fl</i> + ^s · <i>h</i> s	n
Variationsursache	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n
total	0,859	5	0,631	4	182,649	6	161,283	6	273,067	8	98,528	7
Spaltung 1:1	0,189	1	0,071	1	178,708	1	156,688	1	217,461	1	91,863	1
Homogenität zw. Blüte 1 u. Blüte 2	0,097	1	0,034	1	0,075	1	0,001	1	51,746	1	0,101	1
Homogenität Kreuzungen mit Blüte 1	0,066	1	—	—	0,711	1	0,281	1	0,068	1	0,548	1
Homogenität Aufzuchten d. Kreuzung <i>Hs</i> × Blüte 1	—	—	—	—	—	—	—	—	0,039	1	—	—
Homogenität Aufzuchten d. Kreuzung <i>Ss</i> × Blüte 1	—	—	—	—	0,264	1	—	—	0,00	1	—	—
Homogenität Kreuzungen mit Blüte 2	0,123	1	0,536	1	1,409	1	1,759	1	0,037	1	1,243	1
Homogenität Aufzuchten d. Kreuzung <i>Hs</i> × Blüte 2	—	—	0,001	1	—	—	1,815	1	1,963	1	1,173	1
Homogenität Aufzuchten d. Kreuzung <i>Ss</i> × Blüte 2	0,383	1	—	—	1,483	1	0,739	1	1,753	1	3,599	1
Vergleich der reziproken Bastarde	χ^2	n	V	F	χ^2	n	V	F	χ^2	n	V	F
„zwischen“	0,017	1	0,017	10,34	1,416	1	1,416	1,65	0,655	1	0,655	1,88
„in“	1,231	7	0,176	—	8,536	10	0,854	—	10,659 (ohne <i>Hs</i> · <i>fl</i> + ^s Blüte 1)	9	1,184	—

zustellen war, ein Überwiegen des Phänotyps gefunden, der dem mit ^hhookeri in den Bastard eingegangenen Allel des s-Locus entspricht. Hieraus kann geschlossen werden, daß die Pollenschläuche, die in ihren Kernen dieses Allel bzw. das Chromosomenstück, auf dem es lokalisiert ist, enthalten, mit größerer relativer Häufigkeit zur Befruchtung gelangen als diejenigen, die das entsprechende Chromosomenstück des flavens-Komplexes enthalten, unabhängig davon, welches s-Allel jeweils damit verbunden ist. Es fragt sich aber, ob diese Bevorzugung des hookeri-Anteils in den komplementären Kombinationen aus ^hhookeri + ^s mit flavens s und ^hhookeri s mit flavens + ^s völlig gleich ist. Zu diesem Zweck wurde die Aufspaltung in „hookeri-Allel“ und „flavens-Allel“ miteinander verglichen, ohne Rücksicht darauf, ob dieses Allel jeweils s oder + ^s war. Die Prüfung der 4 Gen-Komplex-Kombinationen ergab nach Zusammenfassung der reziproken Bastarde (unter Ausschluß der als abweichend erkannten Blüte 1 des Bastards (*hs · fl + s*)) eine gesicherte Inhomogenität zwischen den beiden Gruppen mit s bzw. + ^s im ^hhookeri-Komplex ($P < 0,01$) und bestätigte die Homogenität innerhalb der Gruppen ($P > 0,01$). Die Inhomogenität kommt dadurch zustande, daß in den Bastarden mit *h + s* die Bevorzugung des hookeri-Allels in den zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuchen wesentlich stärker ist als in den Bastarden mit *h s*.

b) Spaltung nach der Gipfform spitz-flach. Alle Bastarde, in denen die Komplexe ^hhookeri und flavens kombiniert sind, sind heterozygot *de| + de*. In den Nachkommenschaften aus den Testkreuzungen der Bastarde 3 bis 10 auf *Oe. hookeri de* Vries und *Oe. hookeri sulfurca*, die beide homozygot *de|de* sind, kann die Spaltung nach der Gipfform spitz:flach ausgewertet werden.

Die Spaltungszahlen sind aus Tab. 1 zu entnehmen. Bei allen Bastarden ist ein gesichertes Defizit an spitzgipfligen Pflanzen festzustellen, das jedoch nicht so stark ausgeprägt ist wie für das flavens-Allel des s-Locus in den entsprechenden Nachkommenschaften derselben Bastarde. Für die Gesamtanalyse wurden die 8 Bastarde zunächst zu zwei Vergleichsgruppen zu je 4 Bastarden, danach zu 4 Vergleichsgruppen zu je zwei Bastarden zusammengefaßt, in der Weise, daß sich die Vergleichsgruppen durch eine oder zwei der eingangs genannten Variationsursachen unterschieden. Die Analyse ergab durchweg, daß die Variabilität zwischen den 2 bzw. 4 Vergleichsgruppen nicht gesichert größer war als innerhalb dieser Gruppen. In der Einzelanalyse (Tab. 3) ist bei einigen Bastarden eine gesicherte Inhomogenität für eine oder zwei der Variationsursachen „zwischen Blüten“, „zwischen Kreuzungen auf verschiedenen Testpartnern“ und „zwischen Kapseln einer Rückkreuzung“ (= Aufzuchten) festzustellen. Es ist jedoch keine allgemeine Tendenz zu sehen, so daß nicht auf einen gesetzmäßigen Einfluß des Testpartners auf die Spaltung in der Nachkommenschaft geschlossen werden kann.

Beim Vergleich der reziproken Bastarde (Tab. 3) zeigt die Untersuchung des Varianzverhältnisses F, daß mit einer Ausnahme die Unterschiede zwischen den Vergleichsgruppen nicht größer sind, als auf Grund der Variabilität zwischen den Nachkommenschaften eines

Tabelle 3. Prüfung der Homogenität der Spaltung für das Mehrmal Gipfform in der Nachkommenschaft von 8 Bastarden (χ^2 -Zerlegung; n = Anzahl der Freiheitsgrade)

Bastard Nr. Komplexbombinationen Variationsursache	3		4		7		9		5		8		6		10	
	H + s · fl + s χ^2	n	H + s · H + s χ^2	n	fl + s · H + s χ^2	n	fl s · H + s χ^2	n	H s · fl + s χ^2	n	fl + s · H s χ^2	n	H s · fl s χ^2	n	fl s · H s χ^2	n
total	106,070	5	122,408	4	404,539	5	14,842	3	223,066	3	368,895	5	77,081	4	46,024	4
Spaltung 1:1	73,895	1	120,988	1	367,758	1	11,253	1	194,637	1	334,518	1	67,978	1	35,461	1
Homogenität zwischen	15,558	1	2,000	1	24,252	1	0,206	1	4,835	1	0,051	1	4,985	1	0,089	1
Kreuzungen d. Blüte 2	3,281	1	0,320	1	10,989	1	3,380	1	2,032	1	5,890	1	0,739	1	10,319	1
Aufzuchten der Kreuzung Hs × Bl.2	0,268	1	—	—	—	—	—	—	4,284	1	—	—	—	—	—	—
Aufzuchten der Kreuzung Ss × Bl.2	13,068	1	1,540	1	1,540	1	—	—	17,278	1	28,436	1	3,380	2	0,155	1
Vergleich der reziproken Bastarde	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n
„zwischen rez. Bastarden“	5,779	1	18,529	1	5,779	1	18,529	1	2,068	1	2,068	1	0,420	1	0,420	1
„in rez. Bastarden“	33,241	7	5,906	4	4,749	7	1,476	4	62,806	7	8,972	7	19,667	7	2,809	7
					1,21		12,55		4,34		6,68					

Bastards zu erwarten ist. Nur bei den beiden Kombinationen von $h + s$ mit *flavens* s ist der Unterschied zwischen den reziproken Bastarden gesichert. Dieser eine Fall berechtigt aber nicht dazu, auf einen Plasmon-Einfluß zu schließen.

Für die Spaltung der Gipfform ist allgemein eine größere Heterogenität festzustellen als für die Blütenfarbe. Unterschiede sind vor allem zwischen Nachkommenschaften einzelner Bastarde zu finden. Ihr Auftreten läßt keine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Es kann daher nicht auf eine allgemeine Wirkung etwa des Kreuzungspartners, des Plasmons bestimmter Bastard-Eltern oder der Kombination der Allele am s -Locus geschlossen werden.

c) Spaltung nach *hookeri*- und *flavens*-Chromosomen. Bei Rückkreuzung der komplexheterozygoten Bastarde, die einen Viererring aufweisen, ist eine Aufspaltung nach *flavens*-Chromosomen und *hookeri*-Chromosomen zu erwarten. Bei Rückkreuzung auf *Oe. hookeri* ergeben die ersteren wieder einen Viererring, die letzteren Bivalente. Liefert der Testpartner dagegen den *flavens*-Komplex, dann ergeben die *flavens*-Chromosomen des Bastards Bivalente, die *hookeri*-Chromosomen einen Viererring. Die Untersuchung der Chromosomenkonfiguration der Rückkreuzungspflanzen führt daher zur Klassifikation der Spaltung nach *flavens*- und *hookeri*-Chromosomen. Die Gesamtanalyse ergibt, daß die Differenzen zwischen den 4 Bastarden nicht größer sind, als bei der gegebenen Variabilität zwischen den Nachkommenschaften der einzelnen Bastarde zufällig erwartet werden kann.

Bei der Beurteilung der Spaltung ist zu berücksichtigen, daß nicht von allen Pflanzen PMZ in einem für die Konfigurationsbestimmung geeigneten Stadium erhalten wurden. Die Erfolgsquote liegt zwischen 30 und 75%. Die Untersuchung der Ausfälle ergab, daß das Verhältnis gelb:*sulfurea* unter den analysierbaren und den nicht-analyisierbaren Pflanzen im Rahmen der Zufallsfehler

gleich ist, also keine Selektion in bezug auf dieses Merkmal vorliegt. Dagegen sind unter den als „nicht-analyisierbar“ klassifizierten Pflanzen relativ mehr spitzgipfelige zu finden als unter den „analysierbaren“, so daß mit einem Selektionseffekt gerechnet werden muß, der bei den Schlußfolgerungen berücksichtigt wird. Diese Selektion ist jedoch nicht so stark, daß sie das Defizit an Pflanzen mit *flavens*-Chromosomen erklären kann. Für die Analyse wurden Nachkommenschaften, die wenig analysierbare Pflanzen ergeben hatten, zusammengefaßt. Daher ist die Anzahl der Freiheitsgrade z. T. geringer als für die entsprechenden Analysen der anderen Merkmale.

Es wurden die Nachkommenschaften der 4 Bastarde aus $h + s$ und $h s$ mit $fl s$ untersucht (Tab. 1, letzte Spalte). Die Analyse ergab in Nachkommenschaften einzelner Bastarde für einige Variationsursachen eine gesicherte Heterogenität. Es sind jedoch keine Gesetzmäßigkeiten zu erkennen (Tab. 4). So beruht die Heterogenität zwischen Kreuzungen der Blüte 2 von $h + s \cdot fl s$ darauf, daß in der Nachkommenschaft der Rückkreuzung auf Ss relativ mehr Pflanzen mit Bivalenten auftreten, die also *flavens*-Chromosomen aus dem Pollen erhalten haben, als im Durchschnitt der übrigen Kreuzungen vorhanden sind. In der Nachkommenschaft von $h s \cdot fl s$ sind dagegen aus der Testkreuzung auf Hg mehr Pflanzen mit *hookeri*-Chromosomen aufgetreten als aus der Testkreuzung auf Hs . In Anbetracht der erheblichen Ausfälle gerade in diesen Aufzuchten und des erwähnten Selektionseffektes in bezug auf die Ausfälle bei der Konfigurationsbestimmung kann diesen Unterschieden jedoch keine Bedeutung beigemessen werden.

d) Rekombinationen der Testmerkmale. In den Rückkreuzungen auf Hs kann für die Bastarde, die am s -Locus heterozygot sind, die Rekombination zwischen den Loci s und de untersucht werden (Tab. 5). In der Nachkommenschaft aller 4 Bastarde zeigt sich ein deutliches Überwiegen der Merkmalskombination, die dem *hookeri*-Elter des betreffenden Bastards entspricht, also gelb-breit bei den Bastarden 4 und 9 und *sulfurea*-breit bei den Bastarden 5 und 8.

Die anderen Elternkombinationen, also *sulfurea*-spitz bzw. gelb-spitz sind sehr viel seltener. Für das Verhältnis der beiden Rekombinationsklassen zueinander und zum

Tabelle 4. Prüfung der Homogenität der Spaltung nach *flavens*- und *hookeri*-Chromosomen in den Nachkommenschaften von 4 Bastarden

Variationsursache	Bastard Nr. Komplexbkombination	2		7		4		8	
		$h + s \cdot fl s$	$fl s \cdot h + s$	$h s \cdot fl s$	$fl s \cdot h s$	$h s \cdot fl s$	$fl s \cdot h s$	$h s \cdot fl s$	$fl s \cdot h s$
		χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n
total		139,470	6	103,396	4	155,877	6	51,338	3
Spaltung 1:1		112,290	1	88,889	1	88,602	1	50,676	1
Homogenität zwischen	Blüte 1 u. Blüte 2	4,246	1	0,743	1	6,168	1	0,521	1
	Kreuzungen d. Blüte 1	0,070	1	—	—	—	—	—	—
	Kreuzungen d. Blüte 2	20,958	1	—	—	50,277	2	0,141	1
	Aufzuchten d. Kreuzung $Hs \times Bl. 2$	0,687	1	13,764	2	10,831	2	—	—
	Aufzuchten d. Kreuzung $Ss \times Bl. 2$	1,219	1					—	—
Vergleich der 4 Bastarde		χ^2	n	V	F				
total		450,081	19						
Spaltung 1:1		326,096	1						
Homogenität zwischen Bastarden		14,362	3	4,787					
Homogenität in Nachkommenschaften der einzelnen Bastarde		95,262	15	6,351		1,32			

selteneren Elter lassen sich keine Gesetzmäßigkeiten erkennen.

Die Rekombination zwischen dem *s*-Locus und dem Translokationspunkt (Tab. 6) zeigt eine eindeutige Bevorzugung der *hookeri*-Chromosomen mit dem $+^s$ -Allel. Die andere Elternkombination, *fl s*, ist so benachteiligt, daß die Neukombinationen, *hs* und *fl +^s*, in gleicher Häufigkeit wie sie auftreten.

In den Rückkreuzungen auf beide *hookeri*-Sorten kann die Rekombination zwischen *de* und dem Translokationspunkt untersucht werden (Tab. 7). Unter den Elternkombinationen ist *h de* deutlich bevorzugt gegenüber *fl +^{de}*. Die Neukombination *h +^{de}* ist noch häufiger als der seltener Elter. Am seltensten tritt die Kombination *fl de* auf.

Für die Rekombination der 3 Testmerkmale, Blütenfarbe, Gipfform und Translokationspunkt ist in Tab. 8 die Zusammenfassung aller hierfür untersuchten Testkreuzungen gegeben.

D. Diskussion der Ergebnisse

I. Allgemeine Befunde und Auschluß möglicher Ursachen

Eine Interpretation der Versuchsergebnisse muß folgende Befunde berücksichtigen:

Im Pollen eines komplexhomozygoten Bastards $^h\text{hookeri} \cdot ^h\text{hookeri}$, der für den *s*-Locus heterozygot ist, sind die beiden möglichen Pollentypen, $h +^s$ und $h s$, gleich funktionsfähig. Durch den Austausch des Chromosomenstückes mit $+^s$ gegen ein solches mit *s* entsteht keine Beeinträchtigung des Komplexes $^h\text{hookeri}$. Wenn dagegen Pollen von komplexheterozygoten Bastarden, die die Komplexe $^h\text{hookeri}$ und *flavens* enthalten, für Rückkreuzungen verwendet werden, ist die Befruchtungshäufigkeit der beiden zu erwartenden Pollensorten, die in der Gen-Kombination den beiden Elterntypen entsprechen, nicht gleich. In bezug auf alle 3 Testloci (*s*, *de* und den Translokationspunkt T) sind unter den Nachkommenschaften die Phänotypen, die aus Pollen mit den *hookeri*-Allelen des entsprechenden Testlocus entstehen, häufiger als diejenigen, die aus Pollen mit den *flavens*-Allelen hervorgehen. Die Benachteiligung ist unabhängig davon, in welcher Weise die beiden Komplexe mit den beiden *s*-Allelen kombiniert sind. Homozygotie oder Heterozygotie am *s*-Locus ist ohne Einfluß. Graduelle Unterschiede der Benachteiligung der *hookeri*-Allele sind dagegen vorhanden, und zwar sowohl zwischen den Bastarden als auch zwischen den Nachkommenschaften einzelner Blüten der Bastarde.

Zunächst ist zu prüfen, ob entwicklungsgeschichtliche Ursachen für die abweichenden Spaltungszahlen gefunden werden können. Pollen von *Oe. hookeri* und *Oe. suaveolens* ist, unabhängig von dem jeweils vorhandenem *s*-Allel, sowohl bei Selbstung als auch bei Kreuzung voll funktionsfähig. Es sind also mit Sicherheit in den verwendeten Komplexen $^h\text{hookeri}$ und *flavens* keine Pollenletal- oder Polleninaktivierungsfaktoren vorhanden. Die Ausfälle während der embryonalen (taube und nicht keimfähige Samen) und postembryonalen Entwicklung (Absterben der Pflanzen nach der Keimung) lassen mit der einen erwähnten Ausnahme keinen Zusammenhang mit der Variabilität der Spaltungszahlen erkennen. Eine Selektion

Tabelle 5. Spaltung nach den Merkmalen Blütenfarbe und Gipfform in der Rückkreuzung des Pollens von 4 Bastarden auf *Oe. hookeri sulfurea*

Bastard	Blüte	Blütenfarbe		<i>sulfurea</i>		
		Allele	gelb	spitz	breit	
			$+^s +^{de}$	$+^s de$	$s +^{de}$	$s de$
$h +^s \cdot fl s$	1		14	104	16	3
	2		4	34	0	3
$h s \cdot fl +^s$	1		1	2	48	108
	2		41	38	3	167
$fl +^s \cdot h s$	1		22	13	1	74
	2		64	96	9	286
$fl s \cdot h +^s$	1		12	35	2	3
	2		5	8	3	1

Tabelle 6. Rekombination für Blütenfarbe und Translokationspunkt in den Testkreuzungen von Bastardpollen auf *Oe. hookeri sulfurea* und *Oe. suaveolens sulfurea*

Bastard	Blüte	<i>hookeri</i>		<i>flavens</i>		
		Allele	gelb	<i>sulfurea</i>	gelb	<i>sulfurea</i>
			$+^s$	<i>s</i>	$+^s$	<i>s</i>
$h +^s \cdot fl s$	1	104	3	10	11	
	2	55	19	5	10	
$fl s \cdot h +^s$	1	22	1	0	1	
	2	98	7	4	6	

Tabelle 7. Rekombination für Gipfform und Translokationspunkt in den Testkreuzungen von Bastardpollen auf *Oe. hookeri*

Bastard	Blüte	<i>hookeri</i>		<i>flavens</i>		
		Gipfform	spitz	breit	spitz	breit
		Allele	$+^{de}$	<i>de</i>	$+^{de}$	<i>de</i>
$h +^s \cdot fl s$	1	14	74	7	5	100
	2	7	76	4	5	92
$h s \cdot fl s$	1	8	27	25	2	62
	2	64	260	63	25	412
$fl s \cdot h +^s$	1	4	16	2	0	22
	2	3	37	10	0	50
$fl s \cdot h s$	1	3	37	10	0	50
	2	10	43	5	3	61
Summe		110	533	116	40	

Tabelle 8. Rekombination der 3 Testmerkmale in Kreuzungen des Pollens der Bastarde $h +^s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h +^s$ auf *Oe. hookeri sulfurea*

Chromosomen	Blütenfarbe	gelb		<i>sulfurea</i>		
		Gipfform	spitz	breit	spitz	breit
		Allele	$+^s +^{de}$	$+^s de$	$s +^{de}$	$s de$
<i>hookeri</i>			17	118	5	2
<i>flavens</i>			2	2	9	3

tion als Ursache für das Defizit bestimmter Phänotypen kann dadurch ebenso ausgeschlossen werden wie eine Koppelung der Testloci mit zytotischen Letalfaktoren.

Es muß also angenommen werden, daß die Entscheidung über das Defizit bestimmter Genotypen nach der Meiosis, und zwar vor oder bei der Befruchtung gefällt wird. Ein Einfluß des ♀ Testpartners auf die Spaltungsverhältnisse konnte ausgeschlossen werden. Damit ist der Nachweis geführt, daß sowohl selektive Befruchtung als auch ein Einfluß der im Griffelgewebe enthaltenen Gene auf das Pollenschlauchwachstum nicht in Betracht zu ziehen sind.

II. Interpretation

Eine Interpretation der dargelegten Befunde wird auf genetischer Basis versucht durch die Annahme eines gametophytisch wirksamen Locus *Ga*, der einen Einfluß auf die Befruchtungswahrscheinlichkeit der Gameten hat, nicht mit einem der verwendeten Testloci identisch ist, aber zur gleichen Koppelungsgruppe gehört. Dieser Locus ist in den beiden untersuchten Komplexen durch verschiedene Allele vertreten. Das Allel aus *flavens* soll mit ga^- , dasjenige aus *hookeri* mit ga^+ bezeichnet werden.

Über die Wirkung dieser Allele kann auf Grund der beschriebenen Versuche und Beobachtungen über die Funktionsfähigkeit der Pollenkörner von *Oe. hookeri* und *Oe. suaveolens* gesagt werden, daß sie nicht isoliert auf die Entwicklung der Pollenkörner und Pollenschläuche einwirken, in deren Kern sie enthalten sind, sondern daß sich ihre Wirkung erst dann manifestiert, wenn sich Gonen mit verschiedenen Allelen nebeneinander in den Antheren auf einer heterozygoten Pflanze entwickeln. Diese Wirkung ist von der Art, daß dann den Gameten mit dem *flavens*-Allel ga^- eine geringere Befruchtungswahrscheinlichkeit zukommt als denjenigen mit dem Allel ga^+ aus *hookeri*.

III. Entwicklung eines genetischen Modells

Modell 1: Koppelungsgruppe mit 2 Loci.

Um zu prüfen, ob diese Interpretation mit den Befunden übereinstimmt, wird ein genetisches Modell entwickelt. Dieses Modell soll erkennen lassen, zu welchen Folgerungen die Anwesenheit eines gametophytisch wirksamen Locus in einer Koppelungsgruppe in bezug auf die Verschiebung der Spaltungszahlen für die Testmerkmale führt, wenn den Gonen, die verschiedene Allele dieses Locus enthalten, nicht die gleiche Befruchtungswahrscheinlichkeit zukommt.

Nomenklatur. Es werden verwendet: große lateinische Buchstaben für den Genlocus; kleine lateinische Buch-

staben mit einem Index (+, - bzw. 1, 2) für die Allele; große Frakturbuchstaben für den Phänotyp.

Zunächst sei der einfachste Fall einer Koppelungsgruppe mit 2 Loci, *Ga* und dem Testlocus *A*, mit je 2 Allelen (ga^+ , ga^-) und (a_1 , a_2) betrachtet. Die Elternkombinationen seien mit $ga^+ a_1$ und $ga^- a_2$ bezeichnet. Die Austauschwahrscheinlichkeit für die Strecke *Ga*-*A* sei *q*, entsprechend die Wahrscheinlichkeit für Nicht-Austausch $1 - q$ ($q \leq 0,5$). Alle Austauschwahrscheinlichkeiten werden auf Chromatiden bezogen. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein zur Befruchtung gelangender Gamet aus einer Gone mit ga^- hervorgegangen ist, sei $w(ga^-) = p$ ($p \leq 0,5$). Entsprechend ist $w(ga^+) = 1 - p$. Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der 4 Typen von Gonen und die Befruchtungswahrscheinlichkeiten für die sich aus ihnen entwickelnden Gameten sind aus Tab. 9 zu entnehmen.

Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein zur Befruchtung gelangender Gamet die Testallele a_1 bzw. a_2 enthält, sei $w(a_1)$ und $w(a_2)$, wobei $w(a_1) + w(a_2) = 1$ ist. Diese Befruchtungswahrscheinlichkeit der Gameten mit bestimmten Testallelen ist eine Funktion der beiden Wahrscheinlichkeiten *p* und *q*. Für die Gameten mit den Allelen des selteneren Elterntypes nimmt sie die Form an: $w(a_2) = p + q - 2pq$.

Es fragt sich nun, welchen Wert $w(a_2)$ annimmt in Abhängigkeit von den beiden Parametern *p* und *q*. Aus der Formel ergibt sich, daß sowohl für $p = 0,5$ (gleiche Befruchtungswahrscheinlichkeit für Gameten mit ga^+ und ga^-) als auch für $q = 0,5$ (keine Koppelung zwischen *Ga* und *A*) die Befruchtungswahrscheinlichkeiten $w(a_1) = w(a_2) = 0,5$ sind, unabhängig davon, welchen Wert der andere Parameter annimmt. Gilt sowohl $0 < q < 0,5$ als auch $0 < p < 0,5$, dann ist immer $w(a_1) > w(a_2)$, unabhängig davon, wie groß *p* und *q* sind, d. h. daß das Allel, das aus demselben Elter stammt wie ga^- , benachteiligt ist. Wenn $p = 0$, dann wird $w(a_2) = q$ und umgekehrt $w(a_2) = p$, wenn $q = 0$. Dazwischen gibt es unendlich viele Wertepaare von *p* und *q*, die jeweils denselben Wert für $w(a_2)$ ergeben. Wenn eine der drei Wahrscheinlichkeiten *p*, *q* und $w(a_2)$ bekannt ist, ist es nicht möglich, den Wert der beiden anderen anzugeben. Dagegen ist es wohl möglich, wenn entweder *p* oder *q* bekannt ist, den Minimalwert für $w(a_2)$ an-

Tabelle 9. Befruchtungswahrscheinlichkeiten für Gonen mit den Allelen a_1 bzw. a_2 des Testlocus bei Koppelung mit dem gametophytisch wirksamen Gen *Ga*

Allel-kombination	Typ	Wahrscheinlichkeit für das Auftreten der Gonen	Befruchtungswahrscheinlichkeit
$ga^+ a_1$ $ga^- a_2$	Eltern	$1 - q$	$(1 - p)(1 - q)$ $p(1 - q)$
$ga^- a_1$ $ga^+ a_2$	Austausch <i>Ga</i> - <i>A</i>	<i>q</i>	$p \cdot q$ $(1 - p) \cdot q$
a_1 a_2	E_1 E_2	0,5 0,5	$(1 - p)(1 - q) + p \cdot q = 1 - (p + q - 2pq)$ $(1 - p) \cdot q + p(1 - q) = p + q - 2pq$

zugeben, der unter dieser Voraussetzung nicht unterschritten werden kann. Ebenso ist es möglich, wenn nur $w(a_2)$ bekannt ist, den Maximalwert anzugeben, der entweder von p oder q erreicht wird, wenn der andere Parameter 0 wird und, falls diese Voraussetzung nicht zutrifft, von keinem der beiden unterschritten werden kann. Zur Veranschaulichung enthält die Tab. 10 die Werte, die $w(a_2)$ annimmt, wenn für p und q bestimmte Werte vorgegeben werden.

Tabelle 10. Befruchtungswahrscheinlichkeit $w(a_2)$ für Gameten mit dem mit ga^- gekoppelten Testallel a_2 , bei vorgegebenen Werten von p und q (q = Austauschwahrscheinlichkeit $Ga-A$) (p = Befruchtungswahrscheinlichkeit für Gameten mit ga^-)

	q					
p	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0
0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
0,4	0,5	0,48	0,46	0,44	0,42	0,4
0,3	0,5	0,46	0,42	0,38	0,34	0,3
0,2	0,5	0,44	0,38	0,32	0,26	0,2
0,1	0,5	0,42	0,34	0,26	0,18	0,1
0	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0

Modell 2: Koppelungsgruppe mit 3 Loci. Es soll als nächstes der Fall einer Koppelungsgruppe mit 3 Loci, Ga und den beiden Testloci A und B mit den Allelen (a_1, a_2) und (b_1, b_2) , betrachtet werden. Es sind 3 verschiedene Anordnungen dieser Loci möglich:

1. $Ga-A-B$; Ga distal von A
2. $A-Ga-B$; Ga zwischen A und B
3. $A-B-Ga$; Ga distal von B .

Es brauchen nur die beiden ersten Fälle betrachtet zu werden, da sich der dritte durch Vertauschung von A und B aus dem ersten ableiten läßt.

Wie im zuerst besprochenen Fall sei $w(ga^-) = p$ die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein zur Befruchtung gelangender Gamet aus einer Gone mit ga^- stammt, entsprechend gilt $w(ga^+) = (1 - p)$. Die Elternkombinationen sollen mit $ga^+ a_1 b_1$ und $ga^- a_2 b_2$ bezeichnet werden. Für die Kombinationen der Testallele werden folgende Bezeichnungen gewählt: $a_1 b_1 = E_1$, $a_2 b_2 = E_2$ (Elternklassen, E), $a_1 b_2 = X_1$, $a_2 b_1 = X_2$ (Austauschklassen, X). Es lassen sich die Wahrscheinlichkeiten für das Auftreten der Allelenkombinationen in den Gonen unter den 2 verschiedenen Voraussetzungen angeben. Die Befruchtungswahrscheinlichkeiten der aus diesen Gonen hervorgehenden Gameten ergeben sich durch Multiplikation mit $(1 - p)$ für Gonen mit ga^+ und mit p für Gonen mit ga^- . Durch Addition ergeben sich die Befruchtungswahrscheinlichkeiten für Gameten mit einer der beiden Elternkombinationen E_1 und E_2 oder einer der Austauschkombinationen X_1 und X_2 der Testallele.

Modell 2-1: $Ga-A-B$. Es sind zwei Genstrecken vorhanden, $Ga-A$ und $A-B$. Die crossing-over-Wahrscheinlichkeiten auf diesen beiden Strecken seien q für $(Ga-A)$ und r für $(A-B)$. Die Wahrscheinlichkeiten für Nicht-Austausch sind entsprechend $(1 - q)$ und $(1 - r)$. Im Modell 1 ist die Befruchtungswahrscheinlichkeit der Gameten mit a_2 gegeben durch die Größe $(p + q - 2 p q)$. Bei Erweiterung zu Modell 2-1 wird das Verhältnis von Elternklassen zu Austauschklassen $E:X$ bestimmt durch die Größe r . Die sich ergebenden Befruchtungswahrscheinlichkeiten sind, bezogen auf die Gametentypen, in Tab. 11, und, bezogen auf die Kombination der Testallele, in Tab. 12 enthalten. Daraus ergeben sich die Relationen der Befruchtungswahrscheinlichkeiten für die vier Klassen (Tab. 13).

Aus den Formeln folgt, daß unabhängig von den Werten, die p, q und r annehmen, bei diesem Modell auf jeden Fall folgendes gilt:

1. Die Klasse E_1 hat die größte Befruchtungswahrscheinlichkeit.
2. Die Klasse X_2 hat die kleinste Befruchtungswahrscheinlichkeit.
3. Die Rangordnung der Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Klassen E_2 und X_1 hängt von der Relation zwischen r und $(p + q - 2 p q)$ ab.

Modell 2-2: $A-Ga-B$. Es wird die Reihenfolge der Loci $A-Ga-B$ angenommen. Für die Austausch-

Tabelle 11. Befruchtungswahrscheinlichkeiten für Gameten mit den Allelen ga^+ und ga^- und verschiedenen Kombinationen der Allele der Testloci (für Erläuterung der Symbole vgl. Text)

Allelenkombination	Typ	Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Gonen	Befruchtungswahrscheinlichkeit
Modell 2-1. (r = Austauschwahrscheinlichkeit $A-B$)			
$ga^+ a_1 b_1$	Eltern	$(1 - q) (1 - r)$	$(1 - p) (1 - q) (1 - r)$
$ga^- a_2 b_2$			$p \cdot (1 - q) (1 - r)$
$ga^+ a_2 b_2$	einfacher Austausch	$q \cdot (1 - r)$	$(1 - p) \cdot q \cdot (1 - r)$
$ga^- a_1 b_1$	$Ga-A$		$p \cdot q \cdot (1 - r)$
$ga^+ a_1 b_2$	einfacher Austausch	$(1 - q) \cdot r$	$(1 - p) (1 - q) \cdot r$
$ga^- a_2 b_1$	$A-B$		$p \cdot (1 - q) \cdot r$
$ga^+ a_2 b_1$	Doppelaustausch	$q \cdot r$	$(1 - p) \cdot q \cdot r$
$ga^- a_1 b_2$	$Ga-A$ und $A-B$		$p \cdot q \cdot r$
Modell 2-2. (r = Austauschwahrscheinlichkeit $Ga-B$)			
$a_1 ga^+ b_1$	Eltern	$(1 - q) (1 - r)$	$(1 - p) (1 - q) (1 - r)$
$a_2 ga^- b_2$			$p \cdot (1 - q) (1 - r)$
$a_2 ga^+ b_1$	einfacher Austausch	$q (1 - r)$	$(1 - p) \cdot q \cdot (1 - r)$
$a_1 ga^- b_2$	$A-Ga$		$p \cdot q (1 - r)$
$a_1 ga^+ b_2$	einfacher Austausch	$(1 - q) r$	$(1 - p) (1 - q) r$
$a_2 ga^- b_1$	$Ga-B$		$p \cdot (1 - q) \cdot r$
$a_2 ga^+ b_2$	Doppelaustausch	$q \cdot r$	$(1 - p) q \cdot r$
$a_1 ga^+ b_1$	$A-Ga$ und $Ga-B$		$p \cdot q \cdot r$

Tabelle 12. Befruchtungswahrscheinlichkeiten für Gonon mit verschiedenen Kombinationen der Testallele
(E = Elternkombination; X = Crossover-Kombination)

Allelenkombination	Typ	1. Modell: Ga-A-B	2. Modell: A-Ga-B
a ₁ b ₁	E ₁	Eltern + Einfach- austausch Ga-A $(1-p)(1-q)(1-r) + p \cdot q(1-r)$ $= (1-r)[1 - (p+q-2pq)]$	Eltern + Dop- pelaustausch (A-Ga) und (Ga-B) $(1-p)(1-q)(1-r) + p \cdot q \cdot r$ $= 1 - (p+q+r-pq-pr-qr)$
a ₂ b ₂	E ₂	$p(1-q)(1-r) + (1-p) \cdot q(1-r)$ $= (1-r)(p+q-2pq)$	$p(1-q)(1-r) + (1-p) \cdot q \cdot r$ $= p-pq-pr+qr$
a ₁ b ₂	X ₁	Einfachaustausch A-B + Doppelaus- tausch (Ga-A) und (A-B) $(1-p)(1-q)r + p \cdot q \cdot r$ $= r[1 - (p+q-2pq)]$	Austausch (A-Ga) + Austausch (Ga-B) $p \cdot q(1-r) + (1-p)(1-q)r$ $= r+pq-pr-qr$
a ₂ b ₁	X ₂	$p(1-q) \cdot r + (1-p) \cdot q \cdot r$ $= r(p+q-2pq)$	$(1-p)q(1-r) + p(1-q)r$ $= q-pq+pr-qr$

Tabelle 13. Relation der Befruchtungswahrscheinlichkeiten für die vier Kombinationen der Testallele bei verschiedenen Relationen der Werte für p, q und r im Modell Ga-A-B
(für Erläuterung der Symbole vgl. Text)

1.	$(p + q - 2pq) = 0$ (p = 0; q = 0)	w(E ₁) = 1; w(E ₂) = w(X ₁) = w(X ₂) = 0
1.1	$(p + q - 2pq) = 0$; r = 0	w(E ₁) > w(X ₁) > w(E ₂) = w(X ₂) = 0
1.2	$(p + q - 2pq) = 0$; 0 < r < 0,5	w(E ₁) = w(X ₁) = 0,5; w(E ₂) = w(X ₂) = 0
1.3	$(p + q - 2pq) = 0$; r = 0,5	
2.	$0 < (p + q - 2pq) < 0,5$	
2.1	$0 = r < (p + q - 2pq) < 0,5$	w(E ₁) > w(E ₂) > w(X ₁) = w(X ₂) = 0
2.2	$0 < r < (p + q - 2pq) < 0,5$	w(E ₁) > w(E ₂) > w(X ₁) > w(X ₂) > 0
2.3	$0 < r = (p + q - 2pq) < 0,5$	w(E ₁) > w(E ₂) = w(X ₁) > w(X ₂) > 0
2.4	$0 < (p + q - 2pq) < r < 0,5$	w(E ₁) > w(X ₁) > w(E ₂) > w(X ₂) > 0
2.5	$0 < (p + q - 2pq) < r = 0,5$	w(E ₁) = w(X ₁) > w(E ₂) = w(X ₂) > 0
3.	$(p + q - 2pq) = 0,5$	
3.1	$0 = r < (p + q - 2pq) = 0,5$	w(E ₁) = w(E ₂) = 0,5; w(X ₁) = w(X ₂) = 0
3.2	$0 < r < (p + q - 2pq) = 0,5$	w(E ₁) = w(E ₂) > w(X ₁) = w(X ₂) > 0
3.3	$0 < r = (p + q - 2pq) = 0,5$	w(E ₁) = w(E ₂) = w(X ₁) = w(X ₂) = 0,25

wahrscheinlichkeiten zwischen (A-Ga) wird q beibehalten. Der Austausch auf der Strecke (Ga-B) soll die Wahrscheinlichkeit s haben, entsprechend Nicht-Austausch (1 - s). Auch hier gilt, daß E₁ die größte Befruchtungswahrscheinlichkeit besitzt. Die Relation der drei übrigen Klassen, E₂, X₁ und X₂, wird, da die Größe p × q klein ist gegenüber p und q bzw. p × s klein gegenüber p und s und q × s klein gegenüber q und s, im wesentlichen durch die drei Wahrscheinlichkeiten p, q und s bestimmt. Daraus ergibt sich, daß E₂ die seltenste Klasse ist, wenn p < r und p < q ist. Einzelheiten sind wieder den Tab. 11, 12 und 13 zu entnehmen.

Bei der Entscheidung zwischen diesen beiden Modellen ist noch zu beachten, daß bei Zutreffen von Modell 2-1 sich auch ohne Kenntnis der Werte, die die Wahrscheinlichkeiten p, q und r annehmen, Feststellungen über die Relationen zwischen den Befruchtungswahrscheinlichkeiten der einzelnen Gametenklassen machen lassen, während dies bei Modell 2-2 nicht der Fall ist. Aus Tab. 12 ergibt sich, daß bei Modell 2-1 die folgenden bedingten Wahrscheinlichkeiten gelten:

$$w(b_2|a_1) = w(b_1|a_2) = r$$

und

$$w(b_1|a_1) = w(b_2|a_2) = (1 - r)$$

sowie die Relationen

$$\frac{w(E_2)}{w(E_1)} = \frac{w(X_2)}{w(X_1)} = \frac{p + q - 2pq}{1 - (p + q - 2pq)}$$

bzw.

$$\frac{w(E_2)}{w(E)} = \frac{w(X_2)}{w(X)} = p + q - 2pq$$

und

$$\frac{w(X_1)}{w(E_1)} = \frac{w(X_2)}{w(E_2)} = \frac{r}{1 - r}, \quad \text{bzw.} \quad \frac{w(E_1)}{w(a_1)} = \frac{w(E_2)}{w(a_2)} = r.$$

Modell 3: Koppelungsgruppe mit 4 Loci. Da die Modelle der Interpretation eines konkreten Falles zugrunde gelegt werden sollen, erscheint es in Anbetracht der Vielzahl der sich ergebenden Möglichkeiten nicht sinnvoll, auch für den Fall einer Koppelungsgruppe aus 4 Loci die möglichen Fälle allgemein zu diskutieren. Vielmehr soll gleich der Sonderfall betrachtet werden, daß von den 4 Loci einer mit Ga und ein weiterer mit dem Translokationspunkt T identisch ist. Die beiden anderen seien die Testloci A und B. Die Zweckmäßigkeit dieses Vorgehens ergibt sich aus folgender Überlegung. Die bisher besprochenen Modelle setzen eine lineare Genanordnung in der Koppelungsgruppe voraus. Für den vorliegenden Fall ist aber zu beachten, daß diese Voraussetzung nicht ohne nähere Prüfung als gegeben angenommen werden darf, da die Testloci in einem

Chromosomenring von 4 Chromosomen lokalisiert sind.

Durch T ist die interchromosomale Koppelungsgruppe in 4 Teilgruppen unterteilt. Jede Teilgruppe ist in einem Chromosomenarm der Paarungsfigur lokalisiert. Damit ist in jeder Teilgruppe, im Gegensatz zur Betrachtungsweise bei den bisher besprochenen Modellen, eine polare Anordnung der Loci gegeben, wobei durch T das proximale und durch das Chromosomenende das distale Ende der Teilgruppe definiert ist. Ga und die Testloci A und B können in dieser Struktur verschiedene Positionen einnehmen.

Die Elterntypen seien $a_1 b_1 ga^+$ im Komplex k_1 und $a_2 b_2 ga^-$ im Komplex k_2 . Für die Befruchtungswahrscheinlichkeit der Gametentypen ist die Lage der Loci zu Ga von Bedeutung. Entsprechend dem Vorgehen bei Modell 2 werden diejenigen Fälle, die sich durch Vertauschung der Testloci T, A und B auseinander ableiten lassen, nicht gesondert behandelt.

Modell 3-1: lineare Anordnung in einem oder zwei Chromosomenarmen, Ga distal am Ende der Gengruppe, Ga-T-A-B. Die Austauschwahrscheinlichkeiten seien q für die Strecke Ga-T, r für die Strecke T-A, s für die Strecke A-B. Die Befruchtungswahrscheinlichkeiten für die Gameten mit den Allelen des Ga zunächst liegenden Locus ergeben sich aus Modell 1, für den nächsten Locus aus Modell 2-1. Für die Einbeziehung des dritten Locus lassen sich bedingte Wahrscheinlichkeiten angeben:

$$w(b_1|a_1) = w(b_2|a_2) = 1 - s \quad \text{und} \\ w(b_2|a_1) = w(b_1|a_2) = s.$$

Die Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gametenklassen stehen, wie bei Modell 2-1, zueinander und zu den entsprechenden Summen in bestimmten Verhältnissen:

$$\frac{w(k_1 a_1 b_2)}{w(k_1 a_1)} = \frac{w(k_1 a_2 b_1)}{w(k_1 a_2)} = \frac{w(k_2 a_1 b_2)}{w(k_2 a_1)} = \frac{w(k_2 a_2 b_1)}{w(k_2 a_2)} = s$$

und

$$\frac{w(k_1 a_1 b_1)}{w(k_1 a_1)} = \frac{w(k_2 a_1 b_1)}{w(k_2 a_1)} = \frac{w(k_1 a_2 b_2)}{w(k_1 a_2)} = \frac{w(k_2 a_2 b_2)}{w(k_2 a_2)} = 1 - s.$$

Modell 3-2: lineare Anordnung, Ga proximal von einem der Testloci, A-Ga-T-B.

Die Austauschwahrscheinlichkeit auf der Strecke T-B sei s. In gleicher Weise wie für Modell 3-1 lassen sich die Befruchtungswahrscheinlichkeiten für diesen Fall aus dem Modell 2-2 ableiten, auf Grund der bedingten Wahrscheinlichkeiten

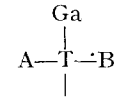
$$w(b_1|k_1) = w(b_2|k_2) = 1 - s; \quad w(b_2|k_1) = w(b_1|k_2) = s.$$

Es gelten dieselben Relationen zwischen den Befruchtungswahrscheinlichkeiten der verschiedenen Gametenklassen bzw. den Summen wie für Modell 3-1.

Versuche mit mehr als 3 Loci in einer Koppelungsgruppe können auch dadurch, daß nacheinander ein oder mehrere Loci vernachlässigt werden, in eine Anzahl von Dreipunktversuchen zerlegt werden. Durch Kombination der Daten aus mehreren solcher Untersuchungen nach Modell 2 kann dann, in An-

lehnung an die bei Koppelungsuntersuchungen allgemein üblichen Methoden, die Reihenfolge der Loci in der Koppelungsgruppe erschlossen werden. Wenn alle 3 Loci A, B und Ga in einem oder zwei der Chromosomenarme des Viererrings lokalisiert sind, werden die Vergleiche der Daten mit den Voraussagen über die Relationen der zu erwartenden Phänotypenklassen zur Annahme eines linearen Modells führen, bei dem Ga entweder distal (Modell 3-1) oder im Innern der Koppelungsgruppe liegt (Modell 3-2).

Modell 3-3: verzweigte Koppelungsgruppe



Die 3 Genloci A, B und Ga sollen auf drei Chromosomenarmen einer Translokationsfigur, die durch reziproke Translokation zwischen zwei Chromosomen entstanden ist, lokalisiert sein. Die Austauschwahrscheinlichkeiten seien q für die Strecke Ga-T, r für die Strecke A-T, s für die Strecke B-T. Unabhängig davon, wie weit die Genloci auf den Chromosomenarmen von T entfernt sind, werden sich bei Untersuchung von je 2 der 3 Loci und dem Translokationspunkt die Anordnungen A-T-B, A-T-Ga bzw. B-T-Ga ergeben. Die Befruchtungswahrscheinlichkeiten für die beiden letzteren Fälle ergeben sich nach dem Schema von Modell 2-1. Für das Verhältnis der Befruchtungswahrscheinlichkeiten von Elternklassen: Austauschklassen ist bei Untersuchung der 3 Loci A-T-B p ohne Bedeutung. Die Relation wird ausschließlich durch die Austauschwerte auf den Strecken A-T und T-B bestimmt. Die Befruchtungswahrscheinlichkeiten der verschiedenen Gametentypen sind für diesen Fall in Tab. 14 enthalten. Es gelten die bedingten Wahrscheinlichkeiten

$$w(a_1 k_1|b_1) = w(a_1 k_1|b_2) \\ w(a_2 k_1|b_1) = w(a_2 k_1|b_2) \\ w(a_1 k_2|b_1) = w(a_1 k_2|b_2) \\ w(a_2 k_2|b_1) = w(a_2 k_2|b_2)$$

und die Relationen

$$\frac{w(a_2 k_2 b_2)}{w(a_1 k_1 b_1)} = \frac{w(a_1 k_2 b_2)}{w(a_2 k_1 b_1)} = \frac{w(a_2 k_2 b_1)}{w(a_1 k_1 b_2)} = \frac{w(a_1 k_2 b_1)}{w(a_2 k_1 b_2)} = \\ = \frac{p + q - 2 p q}{1 - (p + q - 2 p q)}$$

$$\frac{w(a_2 k_1 b_1)}{w(k_1 b_1)} = \frac{w(a_1 k_2 b_2)}{w(k_2 b_2)} = \frac{w(a_2 k_1 b_2)}{w(k_1 b_2)} = \frac{w(a_1 k_2 b_1)}{w(k_2 b_1)} = r$$

$$\frac{w(a_1 k_1 b_2)}{w(a_1 k_1)} = \frac{w(a_2 k_2 b_1)}{w(a_2 k_2)} = \frac{w(a_2 k_1 b_2)}{w(a_2 k_1)} = \frac{w(a_1 k_2 b_1)}{w(a_1 k_2)} = s$$

$$\frac{w(a_2 k_2 b_2)}{w(E)} = \frac{w(a_1 k_2 b_2)}{w(X_r)} = \frac{w(a_2 k_2 b_1)}{w(X_s)} = \frac{w(a_1 k_2 b_1)}{w(X_{rs})} =$$

$$= p + q - 2 p q.$$

Wenn die Koppelungsbeziehungen der drei Genloci A, B und Ga betrachtet werden, wird die Anordnung,

Tabelle 14. Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gameten-
typen bei einer verzweigten Koppelungsgruppe

Typ	Gen- kombination	Wahrscheinlichkeiten	
		Genen	Befruchtung
E	$\begin{matrix} a_1 k_1 b_1 \\ a_2 k_2 b_2 \end{matrix}$	$(1-r)(1-s)$	$1 - \frac{(p+q-2pq)}{p+q-2pq}$
X _r	$\begin{matrix} a_2 k_1 b_1 \\ a_1 k_2 b_2 \end{matrix}$	$r(1-s)$	$1 - \frac{(p+q-2pq)}{p+q-2pq}$
X _s	$\begin{matrix} a_1 k_1 b_2 \\ a_2 k_2 b_1 \end{matrix}$	$(1-r)s$	$1 - \frac{(p+q-2pq)}{p+q-2pq}$
X _{rs}	$\begin{matrix} a_2 k_1 b_2 \\ a_1 k_2 b_1 \end{matrix}$	$r \cdot s$	$1 - \frac{(p+q-2pq)}{p+q-2pq}$

r = Austausch auf der Strecke A—T
s = Austausch auf der Strecke B—T
q = Austausch auf der Strecke Ga—T
p = s · Text

die sich aus dem Versuch ergibt, durch die Entfernung der drei Loci von T bestimmt. Um dies zu veranschaulichen, soll zunächst der allgemeine Fall einer verzweigten Koppelungsgruppe mit 3 Testloci A, B und C betrachtet werden. Die 3 Genloci sollen nach der Rangordnung ihrer Austauschwerte auf der Strecke Genlocus—T benannt werden, so daß gilt:

Austausch (A—T) = Austausch (B—T) = Austausch (C—T). Da die Anordnung dieser Loci in bezug auf T festliegt, folgt für die Relationen der Austauschwerte:

Loci A—B:

Austausch (A—B) > Austausch (A—T) und Austausch (A—B) > Austausch (B—T)

Loci A—C:

Austausch (A—C) > Austausch (A—T) und Austausch (A—C) > Austausch (C—T)

Loci B—C:

Austausch (B—C) > Austausch (B—T) und Austausch (B—C) > Austausch (C—T).

Es folgt ebenfalls:

Austausch (A—B) \cong Austausch (A—C) \cong Austausch (B—C).

Wenn die Relationen > gelten, führt dies bei Dreipunktauswertung zu der irrigen Deutung der Genanordnung als A—C—B.

Bei der Untersuchung der trifaktoriellen Spaltungen an einem Material, das diesem Modell entspricht, ergeben sich aus den gefundenen Relationen der Austauschwerte die Genanordnungen

1. A—C—B
2. A—T—B
3. B—T—C
4. A—T—C.

Durch Kombination von je zwei dieser Anordnungen folgt:

aus 1. und 2. A—(C, T)—B

aus 2. und 3. (A, C)—T—B

aus 2. und 4. A—T—(B, C)

aus 3. und 4. (A, B)—T—C.

Obgleich in jedem Fall die Reihenfolge von je 2 Loci ungeklärt bleibt, sind diese vier Möglichkeiten nicht miteinander zu vereinbaren. Weiter folgt

aus 1. und 3. A—C—T—B,

aus 1. und 4. A—T—C—B.

Auch hier ergibt sich ein unlösbarer Widerspruch. Aus diesen Feststellungen lassen sich zwei Folgerungen ableiten:

1. Die Kombination der Schlußfolgerungen aus den Untersuchungen über je 3 von 4 Genloci, von denen einer mit dem Translokationspunkt identisch ist, führt zu einander widersprechenden Feststellungen über die Anordnung der Loci.

2. Bei Untersuchung von 3 Loci aus einer verzweigten Koppelungsgruppe ohne Berücksichtigung von T wird derjenige Locus, der die geringste genetische Distanz zu T hat, zwischen den beiden anderen lokalisiert werden. Wenn die Austauschwerte variabel sind und die Variationsbereiche sich überschneiden, werden sich aus unabhängigen Versuchen einander widersprechende Anordnungen der 3 Genloci ergeben.

Wenn sich also derartige Widersprüche ergeben, dann ist die Annahme einer linearen Anordnung der Loci in dieser Koppelungsgruppe als widerlegt zu betrachten und die Anordnung der 3 Genloci auf verschiedenen, jeweils durch den Translokationspunkt getrennten Chromosomenarmen als eine verzweigte Koppelungsgruppe anzunehmen.

IV. Vergleich der Versuchsdaten mit den Modellen

a) Allgemeine Beziehungen zwischen Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gameten und relativen Häufigkeiten der Phänotypen in Testkreuzungen.

Nachdem bekannt ist, welche Voraussagen sich aus den einzelnen Modellen ergeben, kann versucht werden, die Modelle zu den empirischen Befunden in Beziehung zu setzen. Nun sind weder die Befruchtungswahrscheinlichkeiten noch die Austauschwahrscheinlichkeiten bekannt, und es ist außerdem unbekannt, welche Anordnung die Loci in der Koppelungsgruppe haben. Es muß vielmehr versucht werden, diese Informationen aus den Versuchsdaten zu gewinnen.

In den Nachkommenschaften aus den Testkreuzungen ist die relative Häufigkeit der einzelnen Phänotypen eine Funktion der Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gameten mit den entsprechenden Allelenkombinationen. Es ist also möglich, die relativen Häufigkeiten als bestmögliche Schätzwerte der zugehörigen Befruchtungswahrscheinlichkeiten zu betrachten, für die unter Berücksichtigung des Stich-

probenfehlers Mutungsbereiche berechnet werden können.

1. Modell 1: In bezug auf einen einzelnen Locus ergibt sich dann unter Anwendung von Modell 1 folgendes:

Da die relative Häufigkeit h des Phänotyps \mathfrak{A}_2 , $h(\mathfrak{A}_2)$, in Rückkreuzungsnachkommenschaften eine Funktion von $w(a_2)$ ist, kann immer, wenn $h(\mathfrak{A}_2) < h(\mathfrak{A}_1)$ ist und die übrigen Voraussetzungen gegeben sind, auf Koppelung von A mit dem Locus Ga geschlossen werden. Es kann weiter ein Schätzwert für die Größe $w(a_2) = (p + q - 2 p q)$ gewonnen werden. Wie erwähnt, ergibt sich für viele Wertepaare von p und q derselbe Wert $w(a_2)$. Aus der relativen Häufigkeit $h(\mathfrak{A}_2)$ kann daher weder ein Schätzwert für die Stärke der Benachteiligung von ga^- gegenüber ga^+ , also den Wert von p , noch für den Wert von q , also den Austausch auf der Strecke $Ga - A$, bestimmt werden. Aus den empirischen Daten kann nur abgeleitet werden, welchen Wert p (bzw. q) annehmen muß, um bei vorgegebenem Wert von q (bzw. p) eine Befruchtungswahrscheinlichkeit $w(a_2)$ zu ergeben, die mit der gefundenen relativen Häufigkeit $h(\mathfrak{A}_2)$ übereinstimmt, wobei noch beim Schluß von $h(\mathfrak{A}_2)$ auf $w(a_2)$ und weiter auf p und q der Stichprobenfehler berücksichtigt werden muß.

2. Modell 2: Die Varianten des Modells 2 erlauben den Vergleich mit bifaktoriellen Spaltungen. Für beide Modelle 2-1 und 2-2 ließen sich Feststellungen darüber treffen, wie das Verhältnis der Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gameten mit den Allelenkombinationen E_1 , E_2 , X_1 und X_2 unter verschiedenen Voraussetzungen über das Größenverhältnis von p , q und r sein wird. Es gibt einige Relationen, die bei beiden Modellen möglich sind, während andere nur bei einem Modell auftreten können (s. o.). So kann immer dann, wenn $w(E_2)$ der kleinste der 4 Werte ist, Modell 2-1 ausgeschlossen werden.

Die Zuordnung der Phänotypenklassen zu den Gametenklassen erfolgt derart, daß der seltenere Elterntyp mit E_2 identifiziert und seine Allele mit $a_2 b_2$ bezeichnet werden. Die Zuordnung der Symbole A und B zu den Genloci erfolgt in der Weise, daß dasjenige Allel des Elters E_2 , das in der selteneren der beiden Austauschklassen enthalten ist, als a_2 bezeichnet wird. Dadurch sind die übrigen Zuordnungen festgelegt.

Es werden die relativen Häufigkeiten $h(\mathfrak{C}_1)$, $h(\mathfrak{C}_2)$, $h(\mathfrak{X}_1)$ und $h(\mathfrak{X}_2)$ als Schätzwerte für die entsprechenden Befruchtungswahrscheinlichkeiten verwendet. Aus der Rangordnung der vier Phänotypenklassen auf Grund ihrer relativen Häufigkeit kann dann anhand von Tab. 13 festgestellt werden, unter welchen Voraussetzungen Modell 2-1 bzw. 2-2 zutreffen kann. Wenn nur eine Möglichkeit verbleibt, dann ist damit die Entscheidung über die Reihenfolge der 3 Loci in der Koppelungsgruppe gefällt.

Wenn Modell 2-1 zutrifft, gelten die Erwartungen:

$$\frac{h(\mathfrak{C}_1)}{h(\mathfrak{C}_2)} = \frac{h(\mathfrak{X}_1)}{h(\mathfrak{X}_2)} \quad \text{bzw.} \quad \frac{h(\mathfrak{C}_1)}{h(\mathfrak{X}_1)} = \frac{h(\mathfrak{C}_2)}{h(\mathfrak{X}_2)}$$

Falls die empirisch gefundenen Relationen unter Berücksichtigung des Stichprobenfehlers gesichert von diesen Erwartungen abweichen, dann kann Modell 2-1 als nicht zutreffend ausgeschlossen werden. Wird Modell 2-1 angenommen, dann sind aus den Quotienten der relativen Häufigkeiten auch Schätzwerte für die Größen r und $(p + q - 2 p q)$ zu gewinnen.

b) Prüfung der Einzelspaltungen. Als erstes sind die Einzelspaltungen der Testmerkmale mit dem Modell 1 zu vergleichen. Wenn auf Koppelung des Testgens mit einem Locus Ga geschlossen werden kann, kann der Schätzwert für p und die obere Grenze des Mutungsbereichs für die vorgegebene Fehlerwahrscheinlichkeit $\alpha = 0,01$ berechnet werden. In der Tab. 15 sind für die Testmerkmale die Werte von $h(\mathfrak{A}_2)$ als Schätzwerte für $(p + q - 2 p q)$, berechnet aus den Summen der Spaltungszahlen der reziproken Bastarde unter Ausschluß der Nachkommenschaften der abweichenden Blüten, zusammengestellt. Bezogen auf die Spaltung verschiedener Testmerkmale in derselben Nachkommenschaft, muß p immer denselben Wert haben. Damit ist eine Möglichkeit gegeben, nach der Formel $p \pm 2,57$ die obere Grenze des Mutungsbereichs für p festzulegen (bei einer Fehlerwahrscheinlichkeit $\alpha = 0,01$) und entsprechend den Minimumwert für den Austausch auf den untersuchten Grenzstrecken zu bestimmen. Der Maximalwert für q , falls $p = 0$ ist, ergibt sich in gleicher Weise aus $h(\mathfrak{A}_2)$.

Die Anwendung dieser Formeln auf die Spaltung nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea* in den hier vorgelegten Versuchen ergibt für die Bastarde $h + s \cdot fl s$ und reziprok, wenn $+s = a_1$ und $s = a_2$ gesetzt werden, den Wert $h(\mathfrak{A}_2) = 0,142$. Daraus berechnet sich bei $q = 0$, also absoluter Koppelung zwischen den Loci s und Ga , der Schätzwert $p = 0,14$ (obere Grenze des Mutungsbereichs 0,19) und bei vollständigem Ausfall von ga^- der Schätzwert $q = 0,14$. Wenn sowohl $0 < p$ als auch $0 < q$ gilt, dann müssen beide Wahrscheinlichkeiten unter dem angegebenen Wert liegen.

Einige der zusammengehörenden Paare der Schätzwerte für p und q sind aus Tab. 10 zu entnehmen, weitere sind nach der dort verwendeten Formel zu berechnen.

Für die Bastarde $h s \cdot fl + s$ und reziprok ist $a_1 = s$ und $a_2 = +s$ zu setzen. Der Schätzwert für $w(a_2)$ ergibt sich aus $h(\mathfrak{A}_2) = 0,331$. Bei der als Ausnahme erkannten Blüte 1 ist dieser Wert $h(\mathfrak{A}_2) = 0,013$.

Hieraus folgt, daß die komplementäre Kombination aus $h s$ mit $fl + s$ und $h + s$ mit $fl s$ und innerhalb der letzteren die verwendeten Blüten sich entweder durch den Grad der Benachteiligung von ga^- gegenüber ga^+ oder durch die verschiedene Häufigkeit des crossing-over auf der Strecke $Ga - s$ unterscheiden müssen.

Für die Strecke $Ga - de$ ($a_1 = de$, $a_2 = +de$) ergeben sich Schätzwerte für $w(a_2)$ zwischen 0,19 und 0,33. Die Ausnahme, Bastard 6, Blüte 1, liegt höher. Die gleiche Betrachtung kann auf die Strecke $Ga - T$ (Translokationspunkt) angewendet werden ($a_1 = hookeri$; $a_2 = flavens$). Für die untersuchten Bastarde ergeben sich aus $h(\mathfrak{A}_2)$ maximale Schätzwerte für p von 0,17 und 0,25. Nur die Ausnahme, Blüte 1 des Bastards $h s \cdot fl s$ (nr. 6), liegt auch hier wesentlich höher.

Tabelle 15. Abschätzung von $(p+q-2pq)$ und des oberen Grenzwertes von p auf Grund der Spaltungszahlen der Tab. 1

Bastarde Nr.	Gen-Komplexkombination	a_1	a_2	n	$h(\mathcal{G}_2)$ = Schätzwert für $(p+q-2pq)$	Oberer Grenzwert für $(p+2,57\sigma)$
3 und 7	$h+s \cdot fl+s$ u. rez.	de	$+de$	1765	0,2611	0,29
4 und 9	$h+s \cdot fls$ u. rez.	$+s$	s	653	0,1424	0,17
		de	$+de$	473	0,2558	
		hook-	flav-	478	0,1757	
5 und 8	$hs \cdot fl+s$ u. rez. (ohne 5-Blüte 1)	s	$+s$	1267	0,3307	0,21
		de	$+de$	901	0,1953	
	5-Blüte 1	s	$+s$	227	0,0132	
		de	$+de$	159	0,3081	
6 und 10	$hs \cdot fls$ u. rez. (ohne 6-Blüte 1)	de	$+de$	886	0,3261	0,30
		hook-	flav-	550	0,2509	
	6-Blüte 1	de	$+de$	108	0,4444	
		hook-	flav-	62	0,4354	

Tabelle 16. Vergleich der relativen Häufigkeiten der 4 Phänotypenklassen bifaktorieller Spaltung mit den beiden Modellen der Koppelung von 2 Loci mit Ga (nach Daten der Tabellen 5, 6 und 7)

Bastarde	Testloci	Allelenkombination der Gameten	vereinbar mit					
			Modell 2-1	Modell 2-2				
A	B	E_1 $a_1 b_1$	E_2 $a_2 b_2$	X_1 $a_1 b_2$	X_2 $a_2 b_1$			
4 u. 9 $h+s \cdot fls$ u. rez.	Komplex	s	1) $h+s$ 2) 279 3) 0,784	fls 28 0,079	hs 30 0,084	$fl+s$ 19 0,053	$Ga-T-s$	$s-Ga-T$
4, 6, 9, 10 $h+s \cdot fls$ u. rez. $hs fls$ u. rez. ohne 6 - Bl. 1	Komplex	de	1) hde 2) 506 3) 0,687	$fl+de$ 91 0,123	$h+de$ 102 0,138	$flde$ 38 0,052	$Ga-T-de$	$T-Ga-de$
6 - Bl. 1			2) 27 3) 0,436	25 0,403	8 0,129	2 0,032		
4 u. 9 $h+s \cdot fls$ u. rez.	s	de	1) $+sde$ 2) 181 3) 0,733	$s+de$ 21 0,085	$+s+de$ 35 0,142	sde 10 0,040	$(Ga-s-de)$	$s-Ga-de$
5 u. 8 $hs fl+s$ u. rez. ohne 5 - Bl. 1	de	s	1) des 2) 527 3) 0,647	$+de+s$ 127 0,156	$de+s$ 147 0,181	$+des$ 13 0,016	$(Ga-de-s)$	$s-Ga-de$
5 - Bl. 1	s	de	1) sde 2) 108 3) 0,679	$+s+de$ 1 0,006	$s+de$ 48 0,302	$+sde$ 2 0,013	$(Ga-s-de)$	$s-Ga-de$

1 = Genetische Konstitution der ♂ Gameten

2 = Häufigkeit der aus ihnen entstehenden Phänotypenklassen $\mathcal{G}_1, \mathcal{G}_2, \mathcal{X}_1$ und \mathcal{X}_2

3 = relative Häufigkeit dieser Phänotypenklassen $h(\mathcal{G}_1), h(\mathcal{G}_2), h(\mathcal{X}_1)$ und $h(\mathcal{X}_2)$

Diese Variabilität beweist, daß die Größe $(p+q-2pq)$ nicht konstant ist, d. h. daß wenigstens einer der beiden Parameter p und q , vielleicht auch beide, verschiedene Werte annehmen können. Eine Variabilität von p bedeutet, daß die Benachteiligung

von ga^- gegenüber ga^+ in Pollenproben verschiedener Herkunft nicht dieselbe ist. Wenn gesichert verschiedene Werte annehmen kann, bedeutet dies, daß der Austausch auf der Strecke $A-T$ mehr als zufällig variiert.

Die Koppelung zwischen den 3 Testloci *s*, *de* und *T* ist bereits früher nachgewiesen. Da sich für alle $p < 0,5$ ergibt, wird angenommen, daß es sich in allen drei Fällen um denselben gametophytischen Locus *Ga* handelt, der damit dieser Koppelungsgruppe zugewiesen wird.

c) Prüfung der bifaktoriellen Spaltungen. Um diesen Locus näher zu lokalisieren, sollen als nächstes die bifaktoriellen Spaltungen von je 2 der 3 Testloci betrachtet werden. In Tab. 16 sind die mit einem Zufallsfehler behafteten relativen Häufigkeiten der 4 Phänotypenklassen als bestmögliche Schätzwerte der Befruchtungswahrscheinlichkeiten gegeben.

Wenn für die Loci *s* und *T* die Zuordnung der Symbole entsprechend der gegebenen Vorschrift vorgenommen wird, ist der Translokationspunkt mit *A* und der *s*-Locus mit *B* zu bezeichnen. Aus der Rangordnung der relativen Häufigkeiten der vier Klassen kann auf die Relation $w(E_1) > w(E_2) = w(X_1) > w(X_2)$ geschlossen werden, mit der Einschränkung, daß bei Berücksichtigung der Stichprobenfehler die Rangordnung der Klassen E_2 und X_1 nicht eindeutig zu bestimmen ist. Damit gilt entweder das Modell 2-1 *Ga-T-s* und die Bedingung $0 < (p + q - 2pq) \cong r < 0,5$ oder das Modell 2-2 *T-Ga-s*. Die Anordnung *Ga-s-T* läßt sich ausschließen.

Die Prüfung der Rekombination Komplex *-de* läßt die beiden Anordnungen 2-1 *Ga-T-de* und 2-2 *T-Ga-de* möglich erscheinen. Die Quotienten deuten, auch unter Berücksichtigung der oben erwähnten Einschränkung, auf Modell 2-1 hin.

Aus der Summe der Nachkommenschaften der Bastarde 4 und 9 und der Bastarde 5 und 8 (Zeilen 4, 5 und 6 der Tab. 15) folgt, daß nur die Anordnung *s-Ga-de* mit allen Beobachtungen in Einklang zu bringen ist. Die beiden anderen möglichen Anordnungen *Ga-s-de* und *Ga-de-s* sind mit wenigstens einer der Aufspaltungen nicht zu vereinbaren, wenn eine lineare Anordnung vorausgesetzt wird. Wenn dagegen das Modell 3-3 einer verzweigten Koppelungsgruppe in Erwägung gezogen wird, weist die Vieldeutigkeit der Befunde für die Anordnung dieser 3 Loci auf eine erhebliche Variabilität der Austauschwerte auf den drei beteiligten Genstrecken hin. Die gleiche Schlußfolgerung ergibt sich auch auf einem anderen Weg.

Die Schätzwerte für $w(a_2)$, die aus den Spaltungen verschiedener Testmerkmale aus den Nachkommenschaften eines Bastards gewonnen wurden, können zueinander in Beziehung gesetzt werden. Für eine Testkreuzung eines bestimmten Bastards hat p immer denselben Wert, unabhängig davon, welches der mit *Ga* gekoppelten Testmerkmale zur Abschätzung von $w(a_2)$ benutzt wurde. Wenn die Schätzwerte, die auf Grund der Spaltung von 2 oder 3 Testmerkmalen gewonnen werden, unterschiedlich sind, so ergibt sich daraus eine verschiedene Häufigkeit des crossing-

over auf den untersuchten Genstrecken. Bei drei Bastarden und einer Blüte des 4. Bastards, für die beide Genstrecken *Ga-s* unter *Ga-de* geprüft werden konnten, ist der Austauschwert für die Strecke *Ga-de* größer als für die Strecke *Ga-s*, während bei einer Blüte eines Bastards die Relation der Austauschwerte umgekehrt ist. Diese Befunde sind nur zu erklären, wenn, unabhängig davon, ob eine lineare Genanordnung *s-Ga-de* oder Modell 3-3 vorliegt, der Austausch auf den beiden Genstrecken *s-Ga* und *Ga-de* variabel ist.

In keinem Fall kann sofort eine eindeutige Entscheidung gefällt werden. Durch Kombination der verschiedenen Möglichkeiten bleiben für die Lage des Translokationspunktes mehrere Hypothesen offen, die sich am einfachsten in einem Schema darstellen lassen (s. S. 165).

Es verbleiben also drei mögliche Genanordnungen in der Koppelungsgruppe. Die beiden Möglichkeiten einer linearen Anordnung unterscheiden sich durch die Vertauschung der Stellung der beiden mittleren Loci *T* und *Ga*. Die Unmöglichkeit, bei Zugrundelegung eines linearen Modells zwischen diesen beiden Fällen zu unterscheiden, war aber gerade für eine verzweigte Koppelungsgruppe charakteristisch.

Eine Entscheidung über das Vorliegen einer linearen oder einer verzweigten Koppelungsgruppe wäre mit Hilfe der Relationen aus den Zweifaktor- und Dreifaktorspaltungen möglich. Es ist aber zu bedenken, daß die Verzerrung (bias) infolge des ungleichmäßigen Ausfalls der verschiedenen Phänotypen bei der Konfigurationsbestimmung eine Abschätzung von Mutungsbereichen für die Relationen unmöglich macht. Eine Prüfung auf diesem Weg anhand des vorliegenden Materials ist damit hinfällig.

Abschließend ist festzustellen, daß, auch wenn das Vorliegen einer linearen Genanordnung nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, doch vieles dafür spricht, daß eine verzweigte Koppelungsgruppe vorliegt. Es wird ein Modell angenommen, bei dem die drei Loci *s*, *de* und *Ga* auf verschiedenen Chromosomenarmen der vierstrahligen Paarungsfigur lokalisiert sind. Der Locus *s* liegt im Chromosomenarm 3, folglich sind *Ga* und *de* in den Chromosomenarmen 1, 2 oder 4 lokalisiert, aber nicht beide in demselben. Da *Ga* zwischen *s* und *de* lokalisiert wurde, folgt, daß der Austausch auf der Strecke *Ga-T* kleiner sein muß als der Austausch auf den Strecken *s-T* und *de-T*.

Zusammenfassung

Die Nachkommenschaften aus Rückkreuzungen des Pollens von Bastarden mit den durch zwei Testgene und den Translokationspunkt markierten Komplexen *^hhookeri* und *flavens* zeigen Spaltungszahlen, die gesichert von der Mendel-Erwartung abweichen.

Es wird ein gametophytisch wirksamer Genlocus in der ersten Koppelungsgruppe angenommen, dessen Allele *ga⁺* und *ga⁻* so auf die Entwicklung der ♂ Gametophyten (Pollen und Pollenschläuche) einwir-

ken, daß den Gameten mit verschiedenen *ga*-Allelen eine unterschiedliche Befruchtungswahrscheinlichkeit zukommt, wenn sich die Pollenkörner auf einer heterozygoten Mutterpflanze entwickelt haben.

Es werden in mehreren Stufen genetische Modelle entwickelt, bei denen die den Allelen *ga*⁺ und *ga*⁻ zugeordneten Befruchtungswahrscheinlichkeiten, die Austauschwahrscheinlichkeiten auf den untersuchten Genstrecken und die Verzweigung der Koppelungsgruppe durch einen Translokationspunkt berücksichtigt werden.

Anhand dieser Modelle werden Voraussagen über die zu erwartenden Relationen zwischen den relativen Häufigkeiten der einzelnen Gametenklassen unter verschiedenen Voraussetzungen über die Anordnung der Genloci in der Koppelungsgruppe möglich.

Durch die Formulierung des Modells kann es über den vorliegenden Fall hinaus allgemein sowohl für die Lokalisation von gametophytisch wirksamen Loci als auch für die Lokalisation beliebiger Genloci in verzweigten Koppelungsgruppen verwendet werden.

Es erweist sich als unmöglich, aus Rückkreuzungsdaten den Grad der Benachteiligung von *ga*⁻ gegenüber *ga*⁺ zu bestimmen. Aus empirischen Daten kann vielmehr nur ein Schätzwert gewonnen werden, in den die Befruchtungswahrscheinlichkeiten und der

Austausch auf der Strecke zwischen *Ga* und dem Testlocus eingehen.

Durch Vergleich der empirischen Daten mit den Modellen wird versucht, die Anordnung der Testloci und des Locus *Ga* in bezug auf den Translokationspunkt zu bestimmen. Die meisten Befunde sprechen für eine verzweigte Koppelungsgruppe, in der die drei Loci *s*, *de* und *Ga* auf drei Armen der Translokationsfigur angeordnet sind. Eine lineare Anordnung in zwei Chromosomenarmen kann jedoch nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Die Austauschwerte für die untersuchten Genstrecken zeigen eine erhebliche Variabilität zwischen Bastarden und zwischen verschiedenen Nachkommenschaften eines Bastards.

Literatur

1. HARTE, C.: Cytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden *Oenothera*-Bastarden. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre **82**, 495–640 (1948). —
2. HARTE, C.: Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter Verwendung der Testloci *fr*, *s* und *de*. Z. Vererbungslehre **92**, 142–164 (1961). —
3. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz. Handbuch d. Pflanzenphysiologie **18**, 447–478 (1967). —
4. RENNER, O.: Versuche über die gametische Konstitution der *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **18**, 121–294 (1917).

Eingegangen 18. Januar 1969

Angenommen durch
G. MELCHERS und W. SEYFFERT

Professor Dr. CORNELIA HARTE,
Institut für Entwicklungsphysiologie
der Universität Köln,
5 Köln-Lindenthal, Gyrhofstr. 17 (BRD)