

Gonenkonkurrenz in der Samenanlage von *Oenothera*

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität zu Köln

Competition Between Haploid Cells in the Ovary of *Oenothera*

Summary. Investigations were made on the segregation of the genes *s*, *de* and of the translocation point of the first linkage-group in the progeny of backcrosses of heterozygotes of *Oenothera* with the complexes ^h*hookeri* and *flavens* with *Oe. hookeri sulfurea* ♂. The deviations from mendelian expectation are statistically significant. The phenotype corresponding to the *hookeri*-parent of the F₁ occurs with the greatest relative frequency.

An interpretation of the results is given on the assumption that in the first linkage group, which appears cytologically as a translocation group of four chromosomes, a gene with gametophytic action is located. The complex ^h*hookeri* contains the allel *ga-Q*⁺, the complex *flavens* *ga-Q*⁻. These alleles influence the development of the haploid cells in the ovary in such a way that in a heterozygote mother plant the haploid cells with the allel *ga-Q*⁺ have a greater chance to form the embryosac and the egg cell than haploid cells with the allel *ga-Q*⁻.

There is a strong negative interference in the parts of the chromosomes adjacent to the translocation point.

The variability of the recombination of the three loci leads to the assumption of highly variable crossover-values in the chromosomes here investigated. A correlation between this variability of crossing-over and of the negative interference with pairing anomalies in a translocation group is taken into consideration.

Hypotheses concerning the genetic basis of the competition between haploid cells in the ovary and the anther and the action of these gametophytic genes are discussed.

A. Einleitung

Die beiden Formen, in denen die haploide Generation der höheren Pflanzen auftritt, nämlich Embryosack und Pollenschlauch, sind entwicklungsgeschichtlich sehr gut untersucht. Im Gegensatz dazu ist über die genetischen Grundlagen der Entwicklung dieser Gametophyten, außer der Selbstinkompatibilitätsreaktion der Pollenschläuche, fast nichts bekannt.

Bei *Oenothera* sind durch Untersuchung der Spaltung von Testmerkmalen in Rückkreuzungen und Selbstungen von verschiedenen Bastarden mehrere Gene nachgewiesen, die auf die Entwicklung der Gametophyten einwirken. Eines dieser Gene, das einen Einfluß auf die Konkurrenzfähigkeit der Gonen mit verschiedenen Allelen dieses Locus bei der Bildung des Embryosackes in der Samenanlage von heterozygoten Pflanzen hat, wurde der ersten Koppelungsgruppe mit den Chromosomenenden 1 bis 4 zugewiesen (HARTE 1961). Für die Literatur zum Thema Gonenkonkurrenz sei auf die ausführliche Diskussion bei HARTE (1967) verwiesen. Die bisher vorliegenden Befunde lassen eine Reihe von Fragen offen, zu deren Klärung die im folgenden dargelegten Versuche beitragen sollen.

B. Versuchsplan

1. Problemstellung

Anhand der früheren Untersuchungen konnten ohne ein entsprechendes genetisches Modell nur vorläufige Angaben über die mögliche Lokalisation des gametophytisch wirksamen Gens gemacht werden. Nachdem ein solches Modell ausgearbeitet wurde

(HARTE 1969), das auch auf verzweigte Koppelungsgruppen, die Translokationsfiguren zugeordnet sind, angewendet werden kann, kann an einem vergrößerten Material der Versuch einer genaueren Lokalisation unternommen werden. Das dazu benötigte Material gestattet es gleichzeitig, die Variabilität der Spaltungszahlen in Abhängigkeit von individuellen Differenzen zwischen Blüten und Pflanzen und von der genetischen Konstitution der Bastarde zu untersuchen und damit zu einer Beurteilung der Variabilität der Konkurrenzwirkung und der Austauschwerte auf den untersuchten Genstrecken zu gelangen.

2. Material

Es wurden dieselben Bastarde mit den Komplexen ^h*hookeri* (*h*) und *flavens* (*fl*) verwendet wie für die Untersuchung der Gonenkonkurrenz im ♂ Geschlecht (HARTE 1969). Es sollen dieselben Symbole wie dort verwendet werden. Für die entsprechenden Zusammenstellungen sei daher auf die zitierte Arbeit verwiesen. Außerdem wurde eine weitere Herkunft der *Oenothera suaveolens* in die Untersuchung einbezogen, die nach ihrem Fundort als *Oe. suaveolens* Grado bezeichnet wird*. Alle Bastarde, mit Ausnahme des Bastards *Oe. hookeri* gelbblütig × *Oe. hookeri sulfurea*, sind heterozygot für die Loci *de* (Gipfelform) und *T* (Translokationspunkt). Einige sind außerdem heterozygot für den Locus *s* (Blütenfarbe). Als Testpartner für die Rückkreuzungen, die über die genetische Konstitution der Samenanlage Auskunft geben sollten, wurde *Oe. hookeri sulfurea* (*Hs*) mit den Allelen *de s* in den Chromosomen 1 · 2 3 · 4 verwendet. In den Nachkommenschaften wurde der Phänotyp der einzelnen Pflanzen in bezug auf Blütenfarbe und Gipfelform bestimmt. In einigen Aufzuchten wurden junge Blütenknospen von nummerierten Pflanzen in der schon mehrfach

* Für Überlassung des Samenmaterials danke ich Herrn Prof. Dr. W. STUBBE, Universität Düsseldorf.

beschriebenen Weise in entsprechend gekennzeichneten Gläschen fixiert (Alkohol-Eisessig 3:1), um die Chromosomenkonfiguration in der Meiose festzustellen (Eisenkarminquetschpräparate, Zeiss-Standardmikroskop, Objektiv 100×Öl, Okulare 12,5×). Auf diese Weise konnte der Translokationspunkt in einigen Aufzuchten als weiterer Testlocus verwendet werden.

Die cytologischen Untersuchungen wurden zum größten Teil von der biologisch-technischen Assistentin, Fräulein Irmelinde KEMPER, durchgeführt. Bei den Bonitierungen half die landwirtschaftlich-technische Assistentin, Fräulein Irmgard PETRI. Beiden sei für ihre Mitarbeit bestens gedankt.

3. Durchführung der Versuche

Die Testkreuzungen wurden in der Weise durchgeführt, daß an mehreren Pflanzen eines jeden Bastards mehrere kastrierte Blüten einer Infloreszenz mit Pollen des Testpartners *Oe. hookeri sulfurea* reichlich bestäubt wurden. Die Kapseln wurden einzeln geerntet und ausgesät. Nur wenn der Samenansatz relativ gering war, wurden in einigen Fällen Samen aller Kapseln einer Pflanze bei der Aussaat vereinigt.

Es wurde die Anzahl der Samen je Kapsel gezählt, die Anzahl der tauben und toten, nicht keimfähigen Samen und der Ausfall durch absterbende Sämlinge und Pflanzen zwischen Aussaat und Bonitierung bestimmt. Diese Untersuchungen dienen der Kontrolle der Einheitlichkeit des Versuchsmaterials. Sie werden im folgenden nur erwähnt, wenn abweichende Ergebnisse vorliegen, die zu unerwarteten Spaltungszahlen in Verbindung gesetzt werden können. Die Kreuzungen zur Herstellung der Bastarde wurden mehrmals durchgeführt. Die Rückkreuzungen wurden bis zu viermal wiederholt, wobei nicht in jedem Versuchsjahr alle Bastarde verwendet wurden. Einige Rückkreuzungen konnten durch zu starke Ausfälle beim Frucht- und Samenansatz und während der Aufzucht nicht ausgewertet werden. Als

Folge davon ist die Anzahl der Wiederholungen nicht für alle Bastarde gleich.

C. Ergebnisse der Versuche

1. Spaltung nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea*

a) *Oe. (hookeri gelbblütig × hookeri sulfurea)*, $h + s \cdot hs$. Wie bei der Prüfung des Pollens zeigt der komplex-homozygote Bastard $h + s \cdot h s$, der in Serie 3 untersucht wurde, nach Rückkreuzung mit *Hs* eine Spaltung 1:1 nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea* (Tab. 1). Es besteht Homogenität der Aufspaltung zwischen verschiedenen Pflanzen und zwischen den Blüten einer Pflanze (Tab. 2a). Es sind keine Anzeichen für das Vorliegen einer Konkurrenz zwischen Gonen mit den durch die beiden Allele des *s*-Locus markierten Chromosomen 1 · 2 der beiden verwendeten Komplexe $hhookeri s$ und $hhookeri + s$ zu finden. Es liegt auch keine Benachteiligung in der Vitalität der *sulfurea*-Pflanzen gegenüber den gelbblütigen vor.

b) *Oe. (hookeri gelbblütig × suaveolens sulfurea)* und reziprok, $h + s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h + s$. Für beide Bastarde wurde die Rückkreuzung mit *Hs* in 4 Serien untersucht. Es überwiegen die gelbblütigen Pflanzen, die Abweichung von der Erwartung 1:1 ist gesichert (Tab. 1b und 2b). Der Bastard $h + s \cdot fl s$ zeigt Homogenität der Aufspaltung zwischen den Serien, zwischen den Pflanzen innerhalb der Serien und zwischen den Kapseln einer Pflanze. Der reziproke Bastard $fl s \cdot h + s$ zeigt eine gesicherte Inhomogenität des Materials, wenn die Spaltungszahlen der Nachkommenschaften einzelner Pflanzen zugrunde gelegt werden. In den Serien 3 und 4 treten jeweils eine Pflanze mit normaler Mendel-Spaltung und eine mit einem Überwiegen der gelbblütigen Pflanzen in der Nachkommenschaft auf. Im Vergleich zu den übrigen Serien sind die ersteren als Abweicher zu klassifizieren. Nach Ausschluß der Nachkommen dieser 2 Pflanzen ergibt sich eine gesicherte Abweichung von der Mendel-Spaltung und Homogenität zwischen den Serien,

zwischen den Pflanzen innerhalb der Serien 1 und 2 und zwischen den Kapseln einer Pflanze. Der Vergleich der beiden reziproken Bastarde ergibt Homogenität zwischen den Nachkommenschaften in den Serien 1, 3 und 4, dagegen eine gesicherte Differenz in der Serie 2. Dieser Befund scheint zunächst im Widerspruch zur Analyse der einzelnen Bastarde zu stehen. Die Betrachtung der Daten zeigt aber, daß für den Bastard $h + s \cdot fl s$ in der Serie 2 die geringste Abweichung von der Erwartung 1:1 zu verzeichnen ist, für den reziproken Bastard dagegen in derselben Serie die größte Abweichung. Beim Vergleich der 4 Serien eines Bastards können diese noch als zufällige Abweichungen vom Mittel angesehen werden.

c) *Oe. (hookeri sulfurea × suaveolens gelb)* und reziprok, $hs \cdot fl + s$ und $fl + s \cdot hs$. Beide Bastarde sind in der Serie 1 mit je einer, in der Serie 4 mit mehreren Pflanzen untersucht (Tab. 1c u. 2c). Es überwiegen die *sulfurea*-blütigen Pflanzen. Da die Individuenzahlen der Nachkommenschaften in den

Tabelle 1. Spaltung nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea* in Rückkreuzungsnachkommenschaften von 7 Bastarden (Bastard ♀ × *Oe. hookeri sulfurea* ♂)

Bastard	Serie	Anzahl der Nachkommen mit Blütenfarbe *		
		gelb	<i>sulfurea</i>	
a $hhookeri + s \cdot hhookeri s$	3	482	436	
b $hhookeri + s \cdot flavens s$	1	314	251	
	2	320	298	
	3	506	418	
	4	174	132	
$flavens s \cdot hhookeri + s$	1	496	292	
	2	249	128	
	Pflanze	3 1	142	143
		2	106	76
		4 1	34	34
		2	97	73
c $hhookeri s \cdot flavens + s$	1	104	106	
	4	146	200	
$flavens + s \cdot hhookeri s$	1	89	78	
	4	427	547	
d $hhookeri \cdot flavens + s$ Grado	1	625	606	
	$flavens + s$ Grado $hhookeri s$	1	143	179

* nach Prüfung der Homogenität der Aufspaltung wurden die Nachkommenschaften mehrerer Kapseln je Pflanze bzw. Pflanzen je Serie zusammengefaßt.

beiden Serien stark differieren, sollen die Serien getrennt untersucht werden. In Serie 1 ist die Abweichung von der Mendel-Spaltung nur sehr gering; die Spaltungszahlen beider Bastarde sind homogen. In der Serie 4 weicht die Spaltung von der Erwartung 1:1 ab. Es besteht Homogenität zwischen beiden Bastarden, zwischen den Pflanzen eines Bastardtyps und zwischen den Kapseln einer Pflanze. Für jeden Bastard ergibt die Prüfung, daß die Aufspaltung in Serie 1 unter Berücksichtigung der Individuenzahlen noch als zufällige Abweichung vom Mittel der Serie 4 angesehen werden kann.

d) *Oe. (hookeri sulfurea* × *suaveolens* Grado) und reziprok $h s \cdot fl + s$ Grado und $fl + s$ Grado · $h s$. Die Rückkreuzungen dieser Bastarde mit $H s$ stimmen in der Aufspaltung überein; die Spaltung weicht nicht von der Erwartung 1:1 ab (Tab. 1d und 2d).

e) Vergleich der Bastarde. Für den Vergleich der Bastarde muß die Klassifikation der Blütenfarbe nach der Herkunft der entsprechenden Allele aus dem *hookeri*- bzw. *flavens*-Elter erfolgen. Wie aus den Einzelbesprechungen der Bastarde hervorgeht, lassen sich die Nachkommenschaften in zwei Gruppen gliedern, solche mit einer Mendel-Spaltung 1:1 und andere mit Überwiegen des *hookeri*-Typs. Die Bastardnachkommenschaften mit gestörter Spaltung sind unter sich homogen (4 Bastarde, $\chi_{hom}^2 = 7,079$, $n = 3$).

2. Spaltung nach der Gipfform spitz:breit

Eine Aufspaltung nach dem Merkmal Gipfform ist in den Rückkreuzungen der komplexheterozygoten Bastarde mit $H s$ zu finden. Das Allel *de* stammt aus *hookeri*, das Allel $+^{de}$ aus *flavens*. Die Variabilität der Aufspaltung ist für dieses Merkmal größer als für die Blütenfarbe, wie dies auch bei der Untersuchung der Pollennachkommenschaften festgestellt wurde (Tab. 3 u. 4). In allen Fällen überwiegen die breitgipfligen Pflanzen. Die Abweichung von der Erwartung 1:1 ist gesichert.

a) *Oe. (hookeri* gelb × *suaveolens* gelb) und reziprok, $h + s \cdot fl + s$ und $fl + s \cdot h + s$. Die beiden Bastarde sind in Serie 4 mit 4 bzw. 3 Pflanzen untersucht. In den Nachkommenschaften von $h + s \cdot fl + s$ ist bei Überwiegen der breitgipfligen Pflanzen die Übereinstimmung zwischen den Blüten einer Pflanze als zufällig anzusehen. Für Differenzen zwischen den Pflanzen wird der Grenzwert gerade überschritten. Beim reziproken Bastard $fl + s \cdot h + s$ sind die Nachkommenschaften der 4 Pflanzen untereinander homogen.

Tabelle 2. Prüfung der Homogenität der Spaltung für das Merkmal Blütenfarbe gelb:*sulfurea* in den Nachkommenschaften von 7 Bastarden (χ^2 -Teste; n = Anzahl der Freiheitsgrade; + = $P < 0,01$)

Variationsursache	n	χ^2
a <i>hookeri</i> + $s \cdot hookeri$ s		
Spaltung 1:1	1	2,305
Homogenität zwischen Kapseln und Pflanzen	6	7,584
b <i>hookeri</i> + $s \cdot flavens$ s		
Spaltung	1	33,390 +
Homogenität zwischen Serien	3	8,260
Homogenität zwischen Pflanzen und Kapseln innerhalb der Serien	25	36,557
<i>flavens</i> s · <i>hookeri</i> + s		
Spaltung	1	76,469 +
Homogenität zwischen Pflanzen	9	27,172 +
nach Ausschluß der Abweicher: Spaltung	1	94,688 +
Homogenität zwischen Serien	3	5,293
Homogenität zwischen Pflanzen in Serien	4	3,596
Homogenität zwischen den reziproken Bastarden		
$h + s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h + s$ in Serie 1	1	2,102
in Serie 2	1	20,552 +
in Serie 3	1	0,736
in Serie 4	1	0,002
c <i>hookeri</i> s · <i>flavens</i> + s und reziprok		
Homogenität zwischen Serie 1 und 4 für $h s \cdot fl + s$ für $fl + s \cdot h s$	1	2,806
	1	5,096
Serie 1: Spaltung	1	0,215
Homogenität zwischen Bastarden	1	0,529
Serie 4: Spaltung	1	22,936 +
Homogenität zwischen Bastarden	1	0,276
Homogenität zwischen Pflanzen eines Bastardtyps	5	7,527
Homogenität zwischen Kapseln einer Pflanze	10	7,028
d <i>hookeri</i> s · <i>flavens</i> + s Grado und reziprok		
Spaltung	1	0,186
Homogenität zwischen reziproken Bastarden	1	4,132
Homogenität zwischen Pflanzen eines Bastardtyps	5	12,765

b) *Oe. (hookeri* gelb × *suaveolens sulfurea*) und reziprok, $h + s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h + s$. Beide Bastarde wurden in allen 4 Serien untersucht. In allen Serien besteht Homogenität zwischen den Nachkommenschaften verschiedener Pflanzen, zwischen den Blüten einer Pflanze und zwischen den beiden Bastarden. Zwischen den Serien sind gesicherte Unterschiede dadurch vorhanden, daß Serie 2 bei beiden Bastarden nur sehr wenige spitzgipflige Pflanzen ergab. Die drei übrigen Serien sind untereinander homogen.

c) *Oe. (hookeri sulfurea* × *suaveolens* gelb) und reziprok, $h s \cdot fl + s$ und $fl + s \cdot h s$. Beide Bastarde wurden in Serie 1 und 4 untersucht. In den Serien sind die Nachkommenschaften homogen; zwischen den Serien bestehen gesicherte Unterschiede. In Serie 1 traten relativ mehr Spitzgipflige auf.

d) *Oe. (hookeri sulfurea* × *suaveolens sulfurea*) und reziprok $h s \cdot fl s$ und $fl s \cdot h s$. Diese Bastarde sind nur in Serie 4 untersucht. Es besteht Homogenität zwischen den Nachkommenschaften eines jeden Bastards und zwischen den reziproken Bastarden.

e) *Oe. (hookeri sulfurea* × *suaveolens* Grado) und reziprok $h s \cdot fl + s$ Grado und $fl + s$ Grado · $h s$. Es besteht Homogenität zwischen den Nachkommenschaften eines Bastards und zwischen den reziproken Bastarden, die beide in Serie 1 untersucht wurden.

Tabelle 3. Spaltung nach der Gipfform spitz: breit in Rückkreuzungsnachkommenschaften von 10 Bastarden (Bastard ♀ × *Oe. hookeri sulfurea* ♂)

Bastard	Serie	Anzahl der Nachkommen mit Gipfform	
		spitz	breit
<i>h + s de · fl + s + de</i>	4	139	251
<i>fl + s + de · h + s de</i>	4	230	428
<i>h + s de · fl s + de</i>	1	198	494
	2	35	553
	3	145	720
	4	62	204
<i>fl s + de · h + s de</i>	1	120	520
	2	3	344
	3	83	356
	4	52	169
<i>h s de · fl + s + de</i>	1	80	131
	4	58	244
<i>fl + s + de · h s de</i>	1	72	96
	4	223	565
<i>h s de · fl s + de</i>	4	228	818
<i>fl s + de · h s de</i>	4	93	332
<i>h s de · fl + s + de Gr</i>	1	237	429
<i>fl + s + de Gr · h s de</i>	1	86	236

f) Vergleich der Bastarde. Für den Vergleich zwischen den Bastarden können die Nachkommenschaften reziproker Bastarde, u. U. nach Serien getrennt, wegen der bei den Einzelbesprechungen bereits erwähnten Homogenität zusammengefaßt werden. Zwischen den so entstehenden Gruppen ergibt sich eine gesicherte Inhomogenität. Eine Übereinstimmung besteht in Serie 1 zwischen den vier Bastarden, in denen ^h*hookeri* mit *flavens + s*

bzw. *flavens + s* Grado kombiniert ist. Auch nach Ausschluß dieser Gruppen bleibt die Inhomogenität zwischen den restlichen bestehen.

3. Bifaktorielle Spaltung

In den Nachkommenschaften der Bastarde, die am *s*-Locus heterozygot sind, kann die Rekombination zwischen den beiden gekoppelten Loci *s* und *de* untersucht werden. Die Klasse, die der Merkmalskombination des *hookeri*-Elters des verwendeten Bastards entspricht, tritt immer mit der größten relativen Häufigkeit auf. Unter den Rekombinationsklassen tritt diejenige, die aus Gameten mit der Kombination von +^{de} mit dem *s*-Allel des *hookeri*-Elters hervorgeht, mit der geringsten relativen Häufigkeit auf.

In Tab. 5 wurden nur die Pflanzen aufgenommen, an denen beide Testmerkmale auswertbar waren. Bei den statistischen Analysen der Einzelspaltungen (Tab. 1 bis 4) wurden jedoch auch die Pflanzen berücksichtigt, für die aus verschiedenen Gründen die Bonitierung eines Merkmals ausfiel. Der Prüfung der Homogenität wurde die Summe der für beide Einzelspaltungen homogenen Nachkommenschaften eines jeden Bastards zugrunde gelegt. Wegen der sehr geringen Häufigkeit in der einen Austauschklasse wurden dabei die beiden Austauschklassen zusammengefaßt.

Die Differenzen zwischen den beiden Nachkommenschaften der verschiedenen Bastarde und zwischen den Serien sind gesichert.

4. Spaltung nach der Chromosomenkonfiguration

In der Serie 1 wurden an insgesamt 3 Nachkommenschaften der Bastarde *fl s · h + s* und *h + s · fl s* Konfigurationsbestimmungen durchgeführt, so daß hier der

Tabelle 4. Prüfung der Homogenität der Spaltung für das Merkmal Gipfform spitz: breit in den Nachkommenschaften von 10 Bastarden (χ^2 -Teste; *n* = Anzahl der Freiheitsgrade; + = $P < 0,01$)

Serie	Variationsursache	<i>n</i>	χ^2	<i>n</i>	χ^2	χ^2_{hom} zwischen reziproken Bastarden
4	<i>hookeri + s · flavens + s</i>			<i>flavens + s · hookeri + s</i>		
	Spaltung	1	33,651 +	1	59,581 +	
	Homogenität zwischen Pflanzen	2	9,952 +	3	1,117	0,017
1, 3, 4	<i>hookeri + s · flavens s</i>			<i>flavens s · hookeri + s</i>		
	Spaltung	1	742,191 +	1	480,077 +	Serien 1, 3, 4
	Homogenität zwischen Serien	2	3,779	2	1,634	0,1979
1, 4	<i>hookeri s · flavens + s</i>			<i>flavens + s · hookeri s</i>		
	Spaltung	1	14,538 +	1	11,738 +	
	Homogenität zwischen Pflanzen und Kapseln	4	4,909	11	5,305	0,914
4	<i>hookeri s · flavens s</i>			<i>flavens s · hookeri s</i>		
	Spaltung	1	332,792 +	1	134,402 +	0,001
	Homogenität zwischen Pflanzen und Kapseln	12	3,612	4	0,418	
1	<i>hookeri s · flavens + s</i> Grado			<i>flavens + s</i> Grado · <i>hookeri s</i>		
	Spaltung	1	55,351 +	1	118,385 +	1,332
	Homogenität zwischen Pflanzen und Kapseln	2	7,238	2	0,024	

Translokationspunkt als weiterer Testlocus verwendet werden kann. Es wurden nicht in den Fixierungen aller Pflanzungen PMZ in einem für die Konfigurationsbestimmung günstigen Stadium der Meiose gefunden. Die Prüfung der Homogenität zwischen analysierbaren und nicht analysierbaren Pflanzen ergab, daß die Ausfälle zufällig über die Phänotypenklassen verteilt sind, so daß hierdurch keine Verzerrung der Spaltungszahlen erfolgt. Das Verhältnis der Pflanzen mit 7 Bivalenten zu denen mit einem Viererring weicht gesichert von der Erwartung 1:1 ab. Die Aufspaltung für die drei Testmerkmale Blütenfarbe, Gipfform und Chromosomenkonfiguration ist in den beiden Nachkommenschaften homogen, sie werden für die weitere Auswertung daher zusammengefaßt (Tab. 6). Die beiden Elternklassen, nämlich gelb — breit — Bivalente und *sulfurea* — spitz — Viererring sind am häufigsten vertreten mit Überwiegen der *hookeri*-Kombination. Die Häufigkeit in den Austauschklassen ist gering.

Tabelle 5. Spaltung der Bastardnachkommenschaften aus Rückkreuzungen mit *Oe. hookeri sulfurea* ♂ nach Blütenfarbe und Gipfform

	Blütenfarbe wie Gipfform Gametentyp	<i>hookeri</i> -Elter		<i>flavens</i> -Elter	
		spitz X ₂	breit E ₁	spitz E ₂	breit X ₁
Bastard	Serie				
<i>h + s de · fl s + de</i>	1 Pfl. 2 u. 3 *	7	334	91	160
	2	0	319	35	234
	3	7	480	138	250
	4	25	133	37	71
<i>fl s + de · h + s de</i>	1 Pfl. 2 u. 3 *	4	398	116	122
	2	0	247	3	120
	3 Pfl. 1	3	136	50	82
	Pfl. 2	0	99	30	39
	4 Pfl. 1	2	31	12	18
	Pfl. 2	2	89	36	31
<i>h s de · fl + s + de</i>	1	5	101	75	29
	4	3	174	55	70
<i>fl + s + de · h s de</i>	1	2	76	70	19
	4	8	410	215	155
<i>h s de · fl + s + de</i> Gr	1	0	312	237	117
<i>fl + s + de</i> Gr · <i>h s de</i>	1	1	178	85	58

* Pfl. 1 in Tab. 6

D. Vergleich der Ergebnisse der Rückkreuzungen mit einem theoretischen Modell

1. Interpretation der Versuchsdaten

Für die Untersuchungen der Koppelungsbeziehungen eines gametophytisch im Pollen wirksamen Locus wurde ein genetisches Modell entwickelt, das auch der Interpretation der vorliegenden Untersuchung zugrunde gelegt werden kann (HARTE 1969).

Vor der Anwendung dieses Modells ist zu prüfen, ob die Voraussetzungen für die Annahme eines gametophytisch wirksamen Locus gegeben sind oder ob andere Ursachen für die von der Mendel-Erwartung abweichenden Spaltungszahlen gefunden werden können.

Die Komplexe ^h*hookeri* und *flavens* können, unabhängig von den *s*-Allelen, in den Stammformen in funktionsfähigen Eizellen auftreten. Die Kontrolluntersuchungen zeigten, daß im allgemeinen keine ungewöhnlichen Ausfälle während der Aufzuchten vorkommen, die für die Störung der Spaltungszahlen verantwortlich sein könnten. Die wenigen Aufzuchten, bei denen dieser Verdacht besteht, werden bei der Diskussion nicht berücksichtigt. Die Möglichkeit einer Störung der Spaltungszahlen durch selektive Befruchtung kann durch frühere Untersuchungen mit verschiedenen Rückkreuzungspartnern (HARTE 1961) ausgeschaltet werden. Es kann somit aus den von der Mendel-Erwartung abweichenden Spaltungszahlen der Testmerkmale der Schluß gezogen werden, daß die Phänotypenhäufigkeit der Rückkreuzungsnachkommen die relative Häufigkeit der entsprechenden Allelenkombination in den befruchtungsfähigen Eizellen widerspiegelt. Wenn diese gesichert von der Erwartung einer ungestörten Mendel-Spaltung abweicht, kann die Anwesenheit eines game-

Tabelle 6. Rekombination der Merkmale Blütenfarbe, Gipfform und Chromosomenkonfiguration in Nachkommenschaften von *Oe. (hookeri gelb × suaveolens sulfurea)* und *Oe. (suaveolens sulfurea × hookeri gelb)*

a) Serie 1. Rückkreuzungen mit <i>Oe. hookeri sulfurea</i>				
Blütenfarbe	gelb	<i>sulfurea</i>		
Gipfform	spitz	breit	spitz	breit
Chromosomen				
^h <i>hookeri</i> -	23	106	18	8
<i>flavens</i> -	7	3	35	24
nicht analysierbar	16	56	16	18
b) Rückkreuzungen mit <i>Oe. hookeri gelb</i>				
Chromosomen	^h <i>hookeri</i>		<i>flavens</i>	
Gipfform	spitz	breit	spitz	breit
	37	51	17	14
c) Serie 0 (aus HARTE 1961)				
Blütenfarbe	<i>hookeri</i> -allel		<i>flavens</i> -allel	
Gipfform	spitz	breit	spitz	breit
Chromosomen				
^h <i>hookeri</i>	4	122	0	3
<i>flavens</i>	5	11	44	40

tophytisch wirksamen Locus in der betreffenden Koppelungsgruppe angenommen werden, dessen Allele auf die Konkurrenzfähigkeit der Gonen bei der Bildung des Embryosackes einwirken.

Für die Testloci *s*, *de* und T kann auf Grund der Befunde der Schluß auf Koppelung mit einem gametophytisch wirksamen Locus gezogen werden. Es ist bekannt, daß alle 3 Loci miteinander gekoppelt

Tabelle 7. Einfach- und Doppelaustausch bei verschiedenen Annahmen über die Anordnung der Loci in der ersten Koppelungsgruppe

Phänotypen entsprechend Herkunft der Allele für			Häufigkeit in		Lokalisation und Anzahl der crossing-over bei Anordnung der Loci		
Blütenfarbe	Gipfel-form	Chromo-somen	Serie 1	Serie 0	<i>s-T-de</i>	<i>T-s-de</i>	<i>T-de-s</i>
h fl	h fl	h fl	141	166	0	0	0
h fl	fl h	h fl	47	44	<i>T-de</i> 1 ×	<i>s-de</i> 1 ×	<i>T-de</i> u. <i>de-s</i> 2 ×
h fl	h fl	fl h	21	11	<i>s-T</i> u. <i>T-de</i> 2 ×	<i>T-s</i> 1 ×	<i>T-de</i> 1 ×
h fl	fl h	fl h	15	8	<i>s-T</i> 1 ×	<i>T-s</i> u. <i>s-de</i> 2 ×	<i>de-s</i> 1 ×

Austauschhäufigkeit		$\chi^2_{hom[3]} = 7,330; P > 0,05$		
		<i>s-T</i> 12,1%	<i>T-s</i> 12,1%	<i>T-de</i> 27,2%
		<i>T-de</i> 27,2%	<i>s-de</i> 25,2%	<i>de-s</i> 25,2%
Doppelaustausch	gefunden	7,1%	5,1%	20,1%
	erwartet	3,3%	3,1%	6,8%

sind, so daß ein Genlocus mit den beschriebenen Eigenschaften, der vorläufig *ga*-♀ genannt werden soll, derselben Koppelungsgruppe zugewiesen werden kann.

2. Zuordnung der Allele *ga*⁺ und *ga*⁻ zu den Komplexen

Als nächstes stellt sich die Frage nach der Kombination der Allele dieses Genlocus mit den Allelen der Testloci in den beiden Elternkomplexen. Der Vergleich der gefundenen Spaltungszahlen mit dem Modell wird entsprechend dem Vorgehen für die Analyse des Pollens durchgeführt. Für die Bedeutung der verwendeten Symbole muß auf die ausführliche Darstellung der Modelle verwiesen werden (l. c.).

Wie beim Pollen soll von den beiden Allelen des Locus *ga* dasjenige, das eine Bevorzugung der betreffenden Genen bewirkt, mit *ga*⁺, das andere mit *ga*⁻ bezeichnet werden. In den Bastardnachkommenschaften treten die Allele des *hookeri*-Elters, nämlich *de* und das jeweils mit ^h*hookeri* in den Bastard eingeführte Allel des *s*-Locus sowie die Chromosomen 1 · 2 3 · 4 mit größerer relativer Häufigkeit auf als die aus *flavens* stammenden Allele (bzw. Chromosomen), so daß *ga*-♀⁺ dem Komplex ^h*hookeri* und *ga*-♀⁻ dem Komplex *flavens* zugewiesen werden müssen.

3. Rekombination der drei Loci *s*, *de* und *T*

Die Untersuchung der Rekombination der drei Testloci *s*, *de* und *T* in den beiden bereits erwähnten Nachkommenschaften der Bastarde *h* × ^s · *fls* und *fls* · *h* + ^s der Serie 1 ergibt, daß von den drei möglichen Anordnungen dieser Loci, nämlich *s-T-de*, *de-s-T* und *T-de-s*, die letztere ausgeschlossen werden kann, weil die Phänotypenklassen, die bei dieser Reihenfolge der Loci als Doppelaustausch-

klassen angesprochen werden müßten, mit größerer relativer Häufigkeit auftreten als die anderen, die dementsprechend als Einfachaustauschklassen zu bezeichnen wären (Tab. 7). Zwischen den beiden anderen Anordnungen ist keine Entscheidung zu treffen.

Zum Vergleich können Nachkommenschaften aus früher bearbeiteten Rückkreuzungen von *fl* + ^s · *hs* und *h* + ^s · *fls* (HARTE 1961; im folgenden Serie 0 genannt) herangezogen werden. Die beiden Serien unterscheiden sich durch die relativen Häufigkeiten in den schwach besetzten Austauschklassen, so daß sie nicht zusammengefaßt werden können (Tab. 6). Die Auswertung dieser Serie in der oben dargelegten Weise führt zum gleichen Ergebnis.

Aus dem Modell folgt, daß, wenn die komplementären Phänotypenklassen zusammengefaßt werden, der Einfluß der *ga*-Allele eliminiert wird. In Tab. 7 ist die Zusammenfassung dargestellt, der zu entnehmen ist, daß in beiden Serien, unabhängig davon, welche der beiden verbleibenden Anordnungen der drei Loci angenommen wird, die relative Häufigkeit derjenigen Klassen, die jeweils als Doppelaustauschklassen anzusprechen sind, größer ist als aus dem zufälligen Zusammentreffen der Austauschvorgänge auf den beiden beteiligten Genstrecken zu berechnen ist. Auf jeden Fall liegt also eine starke negative Interferenz auf den beteiligten Genstrecken vor. Dies bedeutet, daß in denjenigen meiotischen Zellen, in denen ein crossing-over auf einer Genstrecke erfolgt, die Wahrscheinlichkeit für einen weiteren Austausch auf einer benachbarten Strecke größer ist als in den übrigen Zellen.

Aus den Versuchsdaten, insbesondere aus der Heterogenität der Rekombination *s-de*, ist weiter zu entnehmen, daß der Austausch auf den untersuchten Genstrecken sehr stark variiert, und zwar in Abhängigkeit

sowohl von einzelnen Pflanzen wie von den Serien. Entsprechendes wurde auch für Pollennachkommenschaften derselben Bastarde gefunden (HARTE 1969).

Es liegt hier ein Chromosomenbereich vor, in dem eine ungewöhnlich große Variabilität der Austauschwerte mit der seltenen Erscheinung der negativen Interferenz des crossing-over auf benachbarten Genstrecken kombiniert ist. Dieser Bereich enthält den Translokationspunkt T. Die Lokalisation der Loci *s* und *de* auf verschiedenen Armen der Translokationsfigur kann sowohl auf Grund der vorliegenden Befunde als auch auf Grund der Pollennachkommenschaften als erwiesen angesehen werden. Es ist daher naheliegend, die beiden eben erwähnten Befunde mit einer Variabilität der Paarung im Umkreis des Translokationspunktes in Zusammenhang zu bringen. Aus cytologischen Untersuchungen an geeigneten Objekten (Mais, *Antirrhinum*) (BURNHAM 1932a, b, ERNST 1938, 1939, McCLINTOCK 1932) ist bekannt, daß an solchen Stellen Störungen der Chromosomenpaarung nicht selten vorkommen und insbesondere ein Ausfall der Paarung im unmittelbaren Bereich des Translokationspunktes bei normaler Paarung der weiter entfernten distalen Chromosomenteile möglich ist. Wenn ein solches Verhalten auch bei *Oenothera* angenommen wird, was infolge der ungünstigen cytologischen Verhältnisse im Pachytän nicht kontrolliert werden kann, so ergibt sich ohne Schwierigkeiten eine einleuchtende Erklärung für die beobachtete Koinzidenz der Befunde über Variabilität des crossing-over und negativer Interferenz: wenn in der unmittelbaren Umgebung des Translokationspunktes eine vollständige Paarung stattfindet, ist in allen Armen der Translokationsfigur die Möglichkeit für ein crossing-over gegeben; wenn dagegen in einer meiotischen Zelle in dieser Region die Paarung gestört ist, entfällt der Austausch auf allen dem Translokationspunkt benachbarten Genstrecken. Es ist bekannt, daß die Häufigkeit des crossing-over von außerhalb der Chromosomen liegenden Faktoren beeinflusst werden kann. Die vorliegenden Befunde lassen die Deutung zu, daß dies auch für die Paarungsstörungen zutrifft.

Aus der Interferenz ergibt sich eine unerwartete Schwierigkeit bei der Beurteilung der Relationen zwischen einzelnen Phänotypenklassen, weil die aus den Modellen abzuleitenden Beziehungen nur unter der Voraussetzung einer Unabhängigkeit des crossing-over auf den beteiligten Genstrecken gelten. Die bei der Beschreibung der Modelle aufgezeigte Verwendung der Relationen mit dem Ziel, bestimmte Genanordnungen auszuschließen, ist daher an diesem Material nicht möglich.

4. Lokalisation von *ga* durch Untersuchung der Teilstrecken

a) Rekombination *s-de*. Es wird die Zweifaktorspaltung von *s* und *de* betrachtet. Es sollen die Symbole A und B für die Genloci und (a_1, a_2) bzw. (b_1, b_2) für die Allele der Testloci verwendet werden. Die Zuordnung dieser Symbole zu den Allelen der Test-

gene soll entsprechend der gegebenen Vorschrift durchgeführt werden (l. c.). Zunächst wird das Modell mit einer linearen Anordnung der Loci geprüft. In allen Serien entspricht die seltenste der beiden Elternklassen dem *flavens*-Elter und die seltenste der beiden Austauschklassen enthält das *flavens*-Allel +^{de}. Dieses ist demnach mit a_2 zu identifizieren. Damit ist die weitere Zuordnung gegeben.

$$E_1 = a_1 b_1 = de, \text{ hookeri-Allel des } s\text{-Locus,}$$

$$E_2 = a_2 b_2 = +^{de}, \text{ flavens-Allel des } s\text{-Locus,}$$

$$X_1 = a_1 b_2 = de, \text{ flavens-Allel des } s\text{-Locus,}$$

$$X_2 = a_2 b_1 = +^{de}, \text{ hookeri-Allel des } s\text{-Locus.}$$

Im Modell ist A der *ga* benachbarte Testlocus. Daraus folgt, daß *ga* nicht distal von dem mit B identifizierten Genlocus *s* liegen kann, die Reihenfolge *ga-s-de* ist ausgeschlossen.

Eine Entscheidung zwischen den beiden anderen Anordnungen *s-ga-de* und *s-de-ga* wäre möglich, wenn nicht in dem durch die Testloci markierten Chromosomenbereich die erwähnte erhebliche negative Interferenz vorkommen würde.

b) Rekombination *s-T*. Die beiden Aufzuchten der Serie 1, für die die Konfiguration der Einzelpflanzen bestimmt wurde, ermöglichen die Lokalisation von *ga* unter Einbeziehung des Translokationspunktes T. Die bifaktorielle Spaltung ist bei beiden Bastarden homogen ($P > 0,05$), so daß die Werte zusammengefaßt werden können. Unter den Austauschklassen ist die Kombination (*flavens*-Chromosomen, gelbblütig) seltener als (*hookeri*-Chromosomen, *sulfurea*-blütig); folglich muß der Translokationspunkt der *flavens*-Chromosomen mit a_2 identifiziert werden. Daraus folgt: X_1 = (*hookeri*-Chromosomen, *sulfurea*-blütig) und X_2 = (*flavens*-Chromosomen, gelbblütig) und Ausschluß der Genanordnung *Ga-s-T*. In der Serie 0 ist die Häufigkeit der Austauschklassen zu gering, um eine Entscheidung herbeizuführen. Es besteht aber kein Widerspruch zu den Schlußfolgerungen, die aus Serie 1 gezogen wurden.

Wenn versuchsweise die Anordnung *ga-T-s* angenommen wird, kann ein Schätzwert für die Austauschhäufigkeit auf der Strecke T-s berechnet werden. Aus $h(\bar{x}) = 46/234$ ergibt sich ein Austauschwert von 19,6%.

c) Rekombination *de-T*. Die Spaltung der Nachkommenschaften der Serie 1, einschließlich einer bisher noch nicht verwendeten Rückkreuzung des Bastards *fl s · h + s* mit *Oe. hookeri* gelbblütig, ist homogen, so daß die Werte zusammengefaßt werden können. Mit Bezug auf die Strecke *de-T* ergibt sich die Identifizierung von T mit A und von *de* mit B des Modells, und damit Ablehnung der Anordnung *ga-de-T*. Die Befunde der Serie 0 scheinen diesem zu widersprechen und legen die Ablehnung von *Ga-T-de* nahe. Die Anordnung *T-ga-de* ist mit beiden zu vereinbaren. Bei Widersprüchen ist jedoch an eine Auswirkung der geschilderten ungewöhnlichen

Verhältnisse im untersuchten Chromosomenbereich zu denken und auch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß das geprüfte Modell einer linearen Koppelungsgruppe nicht zutrifft, sondern eine verzweigte Koppelungsgruppe entsprechend dem Modell 3-3 vorliegt. Aus diesen Gründen kann die Entscheidung über die Anordnung dieser drei Loci an dieser Stelle nicht getroffen werden.

d) Struktur der Koppelungsgruppe. Auf Grund der Untersuchung der Teilstrecken konnten eine Reihe von Anordnungen der Loci ausgeschlossen werden. Durch Kombination der verbleibenden Möglichkeiten soll eine weitere Einengung versucht werden. Folgende Genanordnungen sind mit allen Versuchsdaten vereinbar:

I. 1. s-T-de	2. de-s-T	3. verzweigt	Ga
II. 1. s-ga-de	2. s-de-ga		
III. 1. ga-T-s	2. T-ga-s		de

Zwischen diesen gibt es 12 Kombinationsmöglichkeiten, von denen jedoch 8 zu Widersprüchen führen. Darunter sind alle, die I-2 enthalten. Diese Anordnung ist damit ausgeschlossen. Folgende Kombinationen vertragen sich widerspruchsfrei miteinander und führen zu vier Möglichkeiten für die Lokalisation von Ga:

A I-1, II-1, III-1	s-T-ga-de
B I-1, II-1, III-2	s-ga-T-de
C I-1, II-2, III-1	s-T-de-ga
D I-1, II-3, III-1	s-T-de
	ga

Unter Berücksichtigung der Tatsache, daß nur die Reihenfolge T-ga-de widerspruchsfrei mit allen Versuchsdaten zu vereinbaren war, ist der Anordnung A der Vorzug zu geben. Wegen der erwähnten Unsicherheiten können aber die anderen drei Anordnungen nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

Bei der Untersuchung der Pollennachkommenchaften blieben für die Lokalisation des für die Konkurrenz im ♂ Geschlecht verantwortlichen Gens drei Möglichkeiten, die mit A, B und D des obigen Schemas übereinstimmen. Auf Grund der Lokalisation des gametophytisch wirksamen Gens ist also nicht zu entscheiden, ob es sich in beiden Fällen um verschiedene Loci handelt. Die Hypothese einer Identität der Loci ga-♂ und ga-♀ kann auf jeden Fall anhand des vorgelegten Materials nicht widerlegt werden.

E. Folgerungen

1. Vergleich der genetischen Basis der Gonenkonkurrenz in den Samenanlagen und im Pollen

Die Untersuchung der Gonenkonkurrenz im Pollen derselben Bastarde, die auch für die Samenanlagen

untersucht wurden, führte zu dem Schluß, daß ein gametophytisch wirksamer Locus in der ersten Koppelungsgruppe zu lokalisieren ist mit den Allelen ga⁺ im Komplex ^hhookeri und ga⁻ in flavens (HARTE 1969). Es muß offen bleiben, ob es sich um dasselbe Gen handelt, das in den hier vorgelegten Versuchen erfaßt wurde. Es läßt sich aber feststellen, daß drei Hypothesen über die Struktur des genetischen Systems der gametophytisch wirksamen Gene in Betracht zu ziehen sind (im folgenden G-Hypothesen genannt):

- G 1: zwei verschiedene Gene, ga ♀ und ga ♂, in derselben Koppelungsgruppe
- G 2: ein Komplexgen aus zwei Teilen, von denen einer im Pollen, der andere in der Samenanlage wirksam wird.
- G 3: ein einziges Gen, das im weiblichen und männlichen Gametophyten dieselbe Wirkung hervorruft.

Beim Mais wurden Gene nachgewiesen, die gametophytisch nur im ♂ Geschlecht wirksam sind (ausführliche Literaturdiskussion bei HARTE 1967). Ein zur Hypothese G 2 analoger Fall liegt in der Struktur des Inkompatibilitätslocus von *Oenothera organensis* vor (LEWIS 1951).

2. Wirkungsmechanismus gametophytischer Gene

Unabhängig davon, welche genetische Struktur vorliegt, sind für den Wirkungsmechanismus derartiger gametophytisch wirksamer Gene drei Hypothesen zu diskutieren (im folgenden W-Hypothesen genannt):

W 1: Es handelt sich um einen oder mehrere Genloci, die nur während der Frühentwicklung der Gametophyten in einem bzw. beiden Geschlechtern aktiv werden und autonom einen für die Befruchtungswahrscheinlichkeit der Gameten wichtigen Entwicklungsvorgang bestimmen.

W 2: Zwischen benachbarten Gonen besteht eine Wechselwirkung von der Art, daß eine relative Benachteiligung der Gonen mit ga⁻ eintritt, wenn sie sich zusammen mit Gonen, die ga⁺ enthalten, entwickeln müssen. Dies ist sowohl in der Samenanlage als auch in der Anthere einer heterozygoten Pflanze der Fall.

Gegen die Hypothese W 1 und W 2 könnte eingewendet werden, daß es zwar nicht unmöglich, aber doch nur schwer vorstellbar ist, daß Gene nur während einer im Vergleich zur Gesamtentwicklung der Pflanze sehr kurzen Entwicklungsphase von nur wenigen Stunden oder höchstens Tagen unmittelbar nach der Meiose tätig sein sollen und dann, spätestens nach der Befruchtung, für die Dauer der gesamten weiteren Entwicklung des Sporophyten blockiert

sind. Diese Schwierigkeit wird bei einer anderen Hypothese vermieden.

W 3: Es sei angenommen:

- 1) Die beiden Allele, ga^+ und ga^- , wirken im Diplonten mit Dominanz von ga^+ , ohne einen phänotypisch sichtbaren Effekt hervorzurufen.
- 2) Beide Allele wirken auch im Gametophyten, wobei infolge der Haploidie der Dominanzeffekt entfällt.

Wenn bei dieser Ausgangssituation eine Wechselwirkung zwischen den Genprodukten von Gametophyt und Sporophyt stattfindet in der Weise, daß während der frühen Entwicklungsstadien der Gonen diejenigen, die das ga^- -Allel enthalten, auf einer Mutterpflanze, die ga^+ enthält, gehemmt werden, so führt dies dazu, daß in der weiteren Entwicklung der Gonen zu Gametophyten und zu Gameten diejenigen mit dem ga^+ -Allel bessere Entwicklungschancen haben.

In der Anthere entwickeln sich alle Gonen zum Pollen. Die relative Hemmung von Gonen mit ga^- könnte sich hier so auswirken, daß sie bei der weiteren Entwicklung zum Pollenschlauch benachteiligt sind, so daß die Chancen, zur Befruchtung zu gelangen, geringer sind als für Pollenschläuche aus Gonen mit ga^+ . In einer Samenanlage entwickelt sich immer nur eine von den vier Gonen zum Embryosack. Die Bevorzugung bestimmter Genotypen, nämlich der Gonen mit ga^+ , wird zur Folge haben, daß in der Gesamtheit der Samenanlagen eines am ga -Locus heterozygoten Bastards in den zur Befruchtung gelangenden Eizellen das Allel ga^+ häufiger vertreten sein wird als ga^- .

Dieses entwicklungsgeschichtliche Modell der Genwirkung des ga -Locus vermeidet die Schwierigkeit, die in der Annahme liegen könnte, daß ein Gen ausschließlich während der kurzen Phase der Entwicklung des haploiden Gametophyten wirkt und während der Sporophytenphase unwirksam ist. Die Hemmung der Gonen mit ga^- wäre dann auf die Wechselwirkung zwischen Sporophyt und den sich entwickelnden Gametophyten zurückzuführen, die wegen der engen Beziehung zwischen beiden über die Funktion des Tapetums sowohl in den Antheren wie in den Samenanlagen durchaus möglich erscheint.

3. Zusammenfassung der G- und W-Hypothesen

Wenn die Hypothesen über das genetische System der gametophytisch wirksamen Gene mit den Hypothesen über den Wirkungsmechanismus derartiger Gene kombiniert werden, so zeigt es sich, daß zwar alle G- mit allen W-Hypothesen widerspruchsfrei kombiniert werden können, daß aber bei Kombination der Hypothesen G 3 und W 3 ein sehr einfaches Modell entsteht:

ein Gen mit zwei Allelen; Wirkung im Sporophyten mit Dominanz von ga^+ über ga^- , zellautonome Wirkung im Gametophyten; Wechselwirkung zwi-

schen dem Genprodukt, das im sich entwickelnden Gametophyten entsteht, und demjenigen, das in der Mutterpflanze gebildet wird, von der Art, daß diese Wechselwirkung für die Entwicklungschancen des Gametophyten entscheidend ist. Wechselwirkung zwischen den Gonen und dem ihnen benachbarten Gewebe (Tapetum), unabhängig davon, ob es sich um Samenanlagen oder um Antheren handelt.

Die Folge ist, daß Gonen mit ga^- auf einer Mutterpflanze, die ga^+ enthält, relativ benachteiligt sind gegenüber Gonen mit ga^+ .

Die anderen nicht auszuschließenden Kombinationen der genannten G- und W-Hypothese führen zu Modellvorstellungen, die komplizierter sind als dieses Modell.

Zusammenfassung

An heterozygoten Bastarden mit den Komplexen *hookeri* und *flavens* wurde eine Prüfung der Spaltung für die Merkmale Blütenfarbe, Gipfform und z. T. Chromosomenkonfiguration in der Nachkommenschaft aus Rückkreuzungen mit *Oe. hookeri sulfurea* ♂ durchgeführt. Für alle Testmerkmale ist die Abweichung der Spaltung von der Mendel-Erwartung 1:1 gesichert. In der Nachkommenschaft treten die Merkmale bzw. Merkmalskombinationen, die dem *hookeri*-Elter des Bastards entsprechen, mit der größten relativen Häufigkeit auf.

Die Versuchsergebnisse wurden interpretiert auf Grund der Annahme, daß in der ersten Koppelungsgruppe, die cytologisch einer Translokationsfigur zugeordnet ist, ein gametophytisch in der Samenanlage wirksames Gen vorhanden ist, mit den Allelen $ga^{\ominus+}$ im Komplex *hookeri* und $ga^{\ominus-}$ im Komplex *flavens*, dessen Allele derart auf die Entwicklung der Gametophyten einwirken, daß in der Samenanlage Gonen mit dem Allel ga^+ auf einer heterozygoten Pflanze mit größerer Wahrscheinlichkeit den Embryosack und die Eizelle bilden als diejenigen mit dem Allel ga^- .

Anhand eines Modells wird versucht, den Locus ga in der ersten Koppelungsgruppe zu lokalisieren. Die Testloci s und de können verschiedenen Armen der Translokationsfigur zugewiesen werden. Für die Lage von ga verbleiben 4 Möglichkeiten.

Es besteht eine negative Interferenz des crossing-over auf den beiden Genstrecken $s-T$ und $T-de$. Die Unterschiede in den Spaltungsverhältnissen und in der Rekombination der Testmerkmale in den einzelnen Nachkommenschaften lassen auf eine erhebliche Variabilität des crossing-over auf den untersuchten Genstrecken schließen. Sowohl die negative Interferenz als auch die Variabilität des crossing-over wird mit möglichen Paarungsstörungen im Bereich des Translokationspunktes in Zusammenhang gebracht.

Es werden Hypothesen für die genetische Basis der Gonenkonkurrenz in Samenanlagen und Pollen sowie

für den Wirkungsmechanismus gametophytisch wirksamer Gene entwickelt.

Literatur

1. BURNHAM, C. R.: An interchange in maize giving low sterility and chain configurations. Proc. nat. Acad. Sci. USA **18**, 434–440 (1932a). — 2. BURNHAM, C. R.: The associations of non-homologous parts in a chromosomal interchange in maize. Proc. 6. Internat. Congr. Genetics **2**, 19–20 (1932b). — 3. ERNST, H.: Meiosis und crossing-over. Cytologische und genetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. **33**, 241–294 (1938). — 4. ERNST, H.: Cytogenetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. **34**, 81–111 (1939). — 5. HARTE, C.: Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter Verwendung der Testloci fr, s und de. Z. Vererbungslehre **92**, 142–164 (1961). — 6. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz. In: Handbuch Pflanzenphysiologie **18**, 447–478 (1967). — 7. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter dem Einfluß eines gametophytisch wirksamen Gens in der ersten Kopplungsgruppe sowie ein Modell für die Untersuchung verzweigter Kopplungsgruppen. TAG. **39**, 163–178 (1969). — 8. LEWIS, D.: Structure of the incompatibility gene. III. Types of spontaneous and induced mutations. Heredity **5**, 399–414 (1951). — 9. MCCLINTOCK, B.: Cytological observations in *Zea* on the intimate association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis and its relation to diakinesis configurations. Proc. 6. Internat. Congr. Genetics **2**, 126–128 (1932).

Eingegangen 10. Februar 1969

Angenommen durch W. SEYFFERT

Frau Prof. Dr. CORNELIA HARTE
 Universität zu Köln
 Institut für Entwicklungsphysiologie
 Gyrhofstr. 17
 5 Köln-Lindenthal (BRD)