

Certationsversuch zur Gonenkonkurrenz unter dem Einfluß des Locus *Ga* bei *Oenothera*

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität Köln

Certation Experiment Concerning Competition between Pollentubes under the Influence of the Locus *Ga* in *Oenothera*

Summary. The material for the experiments were two *Oenothera*-Hybrids with the complexes ^h*hookeri* and *flavens* which were heterozygous for the gametophytic gene *ga* and for the genes *s* and *de*. Certation experiments were done by pollinating the styles of *Oe. hookeri sulfurea* with different amounts of pollen grains and by interruption of pollen tube growth by cutting off the styles at different times after pollination.

There is no correlation between the experimental treatment and the segregation for the two genes in the progeny. The competition between pollen cells with the alleles respectively *ga*⁺ and *ga*⁻ therefore cannot be due to differences in growth rates during the developmental stage of pollen tube-growth in the style but must occur during the germination of the pollen on the stigma or in the last stage of development of the pollen tubes shortly before fertilization. The data reveal great variability of crossing-over in the chromosome-region under investigation.

A. Einleitung

Bei *Oenothera* wurde an der Spaltung von Testmerkmalen in kontrollierten Nachkommenschaften festgestellt, daß zwischen Meiosis und Befruchtung eine Selektion stattfindet, die zur Folge hat, daß in Abweichung vom Mendel-Modell die Befruchtungswahrscheinlichkeiten der Gonen verschiedener genetischer Konstitution nicht gleich sind. Diese Selektion wird als Gonenkonkurrenz bezeichnet (Lit. s. HARTE 1967). Auf Pflanzen, die die Komplexe ^h*hookeri* und *flavens* enthalten und heterozygot für ein in der 1. Koppelungsgruppe lokalisiertes, gametophytisch wirksames Gen *Ga* sind, also die genetische Konstitution *ga*⁺/*ga*⁻ besitzen, entstehen in der Meiosis Gonen, die entweder das Allel *ga*⁺ oder das Allel *ga*⁻ enthalten. Den ♂ Gameten, die aus Gonen mit dem Allel *ga*⁻ hervorgehen, kommt eine geringere Befruchtungswahrscheinlichkeit zu als denjenigen mit *ga*⁺ (HARTE, 1961, 1969 a, b). Als Folge davon ergeben sich nach Rückkreuzung des Pollens solcher Heterozygoten auf Testpartnern entsprechender genetischer Konstitution Verschiebungen der Spaltungszahlen für Testgene, die in derselben Koppelungsgruppe wie *Ga* lokalisiert sind. Es handelt sich um *s* (Blütenfarbe), *de* (Gipfform) und *T* (Translokationspunkt der Chromosomen ^h*hookeri* 1 · 2 3 · 4 und *flavens* 1 · 4 2 · 3). Bisher ist nicht geklärt, in welchem Stadium der Entwicklung der Gametophyten oder Gameten zwischen Meiosis und Befruchtung diese Konkurrenz wirksam wird. Der im folgender beschriebene Versuch soll zur Klärung dieser Fragen beitragen.

B. Versuchsplan

I. Problemstellung

Wenn die Konkurrenz im ♂ Geschlecht nach dem Auskeimen der Pollenkörner auf der Narbe, also entweder während des Wachstums der Pollenschläuche im Griffel oder bei der Befruchtung der in begrenzter Anzahl im Fruchtknoten verfügbaren Eizellen, stattfindet, dann ist dies durch den erstmals von CORRENS an *Melandrium* (1917) durchgeführten klassischen Certationsversuch festzustellen.

Bei spärlicher Bestäubung, wenn die Anzahl der Pollenschläuche geringer ist als die der verfügbaren Samenanlagen im Fruchtknoten, sollten alle entwicklungsfähigen Pollenschläuche auch zur Befruchtung gelangen können und die Spaltung der Mendel-Erwartung entsprechen. Bei reichlicher Bestäubung, wenn die Pollenschläuche im Überschuß gegenüber den Samenanlagen vorhanden sind, sollten bei Konkurrenz im Griffel die am schnellsten wachsenden Pollenschläuche, bei Konkurrenz im Fruchtknoten um die Samenanlagen die am schnellsten reagierenden Pollenschläuche die Hauptmasse der Samenanlagen befruchten, so daß für die langsam wachsenden bzw. langsam reagierenden Pollenschläuche nur noch wenige Samenanlagen zur Verfügung stehen. In den Nachkommenschaften sollte demnach der Anteil der Phänotypen, die den benachteiligten Allelen entsprechen, mit zunehmender Bestäubungsdichte abnehmen.

Eine andere Versuchsanordnung besteht darin, das Eindringen der Pollenschläuche in den Fruchtknoten durch Abschneiden des Griffels beliebig zu

unterbrechen. Bei frühzeitigem Abschneiden des Griffels kommen nur die am schnellsten wachsenden Pollenschläuche zur Befruchtung, bei längerem zeitlichem Abstand zwischen Bestäubung und Abschneiden des Griffels haben auch die langsamer wachsenden Pollenschläuche die Gelegenheit, vor diesem Zeitpunkt in den Fruchtknoten einzudringen. Wenn Differenzen der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche genetisch bedingt und Ursache der abnormen Spaltung sind, sollte sich bei dieser Versuchsanordnung eine Verschiebung des Spaltungsverhältnisses in der Nachkommenschaft zugunsten der „bevorzugten“ Phänotypen in Abhängigkeit von der Vorverlegung des Zeitpunktes der Unterbrechung des Griffels feststellen lassen.

Durch einen Certationsversuch mit Veränderung der Konkurrenzbedingungen durch Variation der Bestäubungsdichte (spärliche und reichliche Bestäubung der Narbe) und Abschneiden der Griffel zu verschiedenen Zeiten nach der Befruchtung kann also geklärt werden, ob eine Entscheidung der Konkurrenz durch eine unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit oder eine unterschiedliche Befruchtungsreaktion der genetisch verschiedenartigen Pollenschläuche in Betracht zu ziehen ist, oder ob der Ausgang der Konkurrenz bereits durch einen Entwicklungsvorgang, der zeitlich vor dem genannten liegt, entschieden wird.

II. Material

Da frühere Versuche (HARTE 1969a) die Unabhängigkeit der Konkurrenz vom ♀ Kreuzungspartner und Homogenität des Verhaltens der reziproken Bastarde gezeigt hatten, wurde der Certationsversuch auf die Rückkreuzung der beiden Bastarde *Oe. hookeri sulfurea* × *suaveolens* gelblütig ($hs \cdot fl + s$) und *Oe. hookeri* gelblütig × *suaveolens sulfurea* ($h + s \cdot fl s$) auf *Oe. hookeri sulfurea* ♀ (*Hs*) beschränkt. In den Nachkommenschaften wurde die Spaltung nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea* und z. T. nach der Gipfform spitz: breit ausgewertet. Auf die Bestimmung der Konfiguration der Nachkommen, d. h. auf die Verwendung des Translokationspunktes als weiteren Testlocus, wurde wegen des Umfangs der damit verbundenen cytologischen Untersuchungen verzichtet.

III. Durchführung des Versuchs

An zwei Versuchstagen wurden morgens zwischen 7^h und 9^h an Infloreszenzen von *Oe. hookeri sulfurea* je 2–5 Blüten kastriert. Am Abend (20^h bis 20^{45h}) wurden je zwei Infloreszenzen mit dem Pollen einer Blüte des Bastards (im folgenden Pollenblüte genannt) bestäubt, und zwar an einer Infloreszenz mit reichlicher, an der zweiten mit spärlicher Auftragung des Pollens. Insgesamt wurden 26 Pollenblüten von $hs \cdot fl + s$ und in einem weiteren Versuch 27 von $h + s \cdot fl s$ verwendet. Zur Kontrolle wurden gleichzeitig Bestäubungen mit Pollen von *Oe. hookeri* de Vries auf *Oe. hookeri sulfurea* durchgeführt. Die Temperatur war während des ersten Versuchs 25–30 °C, während des zweiten Versuchs eine Woche später, etwa 20 °C.

Eine Voruntersuchung hatte ergeben, daß unter der Bedingung des Versuchsfeldes während der herrschenden Schönwetterperiode die ersten Pollenschläuche nach etwa 12 Std. den Griffel durchwachsen hatten. Von diesem Zeitpunkt an wurde, beginnend mit 8 Uhr des

nächsten Tages, in der 1. Serie alle 3 Std. bis 11 Uhr des folgenden Tages an den Blüten von 4 Infloreszenzen, je 2 Paaren mit reichlicher und spärlicher Bestäubung, der Griffel dicht oberhalb des Fruchtknotens abgeschnitten und zur Kontrolle des Pollenschlauchwachstums fixiert. Bei der 2. Serie mit Pollen der Bastards $hs \cdot fl + s$, wurden von 8–17^h alle 1½ Stunden, danach alle 3 Stunden an je 4 bestäubten Infloreszenzen die Griffel abgeschnitten.

Die abgeschnittenen Griffel wurden in Alkohol-Eisessig 3:1 fixiert. Nach Jodkaliumfärbung wurden Totalquetschpräparate zur Untersuchung der Pollenschläuche hergestellt (STEINER 1957).

IV. Vergleiche

Dieser Versuchsplan erlaubt folgende Vergleiche:

1. zwischen den Kapseln einer Infloreszenz (= gleiche Pollenblüte und Bestäubungsdichte)
2. zwischen reichlicher und spärlicher Bestäubung mit dem Pollen einer Blüte
3. zwischen den verschiedenen als Pollenlieferant verwendeten Blüten
4. zwischen den Abschneideterminen.

Die Differenz „zwischen Bastarden“ fällt zusammen mit der Differenz „zwischen Versuchstagen“.

Bei den Bonitierungen der Versuchspflanzen half die landwirtschaftlich-technische Assistentin Fräulein IRMGARD PETRI; die Untersuchung der Griffel wurde von Herrn cand. rer. nat. WILFRIED GOTTER durchgeführt. Den Genannten sei für ihre Mitarbeit an dieser Stelle bestens gedankt.

C. Ergebnis der Versuche

I. Kontrolluntersuchungen

a) *Verhalten der Griffel*. Im ersten Versuch waren ab 17^h, d. h. 21 Std. nach der Bestäubung (n. Best.), die Griffel bereits leicht vom Fruchtknoten zu lösen, ab 2^h nachts (30 Std. n. Best.) fielen die Griffel bei Berührung ab, um 8^h (36 Std. n. Best.) waren die meisten Griffel bereits vertrocknet. Beim zweiten Versuch (Temperatur etwas niedriger) sahen die Griffel nach 36 Std. noch frisch aus, fielen aber bei Berührung ab. Zum letzten Versuchstermin (39 Std. n. Best.) war bei allen Blüten der Griffel abgestoßen. Auf Grund dieser Befunde kann angenommen werden, daß spätestens 30 Std. n. Best., wahrscheinlich aber schon früher, das Trengewebe zwischen Griffel und Fruchtknoten soweit ausgebildet ist, daß weitere Pollenschläuche nicht mehr durchwachsen können.

b) *Pollenschlauchwachstum im Griffel*. Die Kontrolle der Griffel ergab, daß 12 Std. n. Best. in den Blüten mit reichlicher Bestäubung 10–50% der Pollenschläuche den Griffel durchwachsen hatten, in Blüten mit spärlicher Bestäubung dagegen nur 0–15%. 15 Std. n. Best. waren in den reichlich bestäubten Blüten praktisch alle Pollenschläuche bereits durchgewachsen, nach spärlicher Bestäubung etwa 50–90%. 18 Std. n. Best. war nur in einigen spärlich bestäubten Griffeln noch von etwa 10% der Pollenschläuche die Spitze zu sehen. Von 21 Std. n. Best. an hatten alle Pollenschläuche, auch in den spärlich bestäubten Blüten, den Griffel durchwachsen. Ein gleichartiges Verhalten fand sich auch in den gleichzeitig durchgeführten Vergleichskreuzungen mit dem Pollen von *Oe. hookeri* de Vries.

c) *Fruchtiensatz*. Die Feststellung, daß die Spitze eines Pollenschlauches den Fruchtknoten durchwachsen hat, läßt bei der gewählten Untersuchungstechnik keine Aus-

sage darüber zu, ob sich die generativen Zellen bereits in diesem Teil befinden und ob der eingedrungene Teil des Pollenschlauchs ausreichend groß ist, um nach dem Abschneiden selbständig weiterzuwachsen. Hierüber kann jedoch durch Untersuchung des Frucht- und Samenansatzes Auskunft erhalten werden.

Das Abschneiden der Griffel 12 Std. nach der Bestäubung hat zur Folge, daß die Fruchtknoten abgestoßen werden. Da bei *Oenothera* sich auch Fruchtknoten mit nur sehr wenigen befruchteten Samenanlagen zur Frucht entwickeln können, ergibt sich hieraus, daß die nach 12 Std. bereits in den Fruchtknoten eingedrungenen Pollenschläuche dort nicht zur Befruchtung gelangen konnten. Die ersten Kapseln wurden erzielt, nachdem der Griffel nach reichlicher Bestäubung wenigstens 13,5 Std. am Fruchtknoten verblieben war. Bei den Abschneideterminen von 15^h n. Best. und früher ist ein deutlich geringerer Fruchtansatz (% d. Kapseln bezogen auf bestäubte Blüten) nach spärlicher Bestäubung im Vergleich zur reichlichen Bestäubung festzustellen. Ein Fruchtansatz bei allen bestäubten Blüten findet sich jedoch erst, wenn das Abschneiden der Griffel frühestens 18 Std. n. Best. erfolgte. Entsprechendes ergab sich auch aus den parallel durchgeführten Kontrollbestäubungen mit Pollen von *Oe. hookeri* de Vries.

Bei spärlicher Bestäubung war der obere Teil des Fruchtknotens steril. Da es bekannt ist, daß bei *Oenothera* die Samenanlagen an der Basis des Fruchtknotens zuerst befruchtet werden, ist dies ein sicherer Hinweis dafür, daß die Anzahl der in den Fruchtknoten eingedrungenen befruchtungsfähigen Pollenschläuche geringer war als die Anzahl der vorhandenen Samenanlagen (OEHLKERS 1923).

d) *Samenansatz*. Eine weitere Kontrolle darüber, ob tatsächlich wesentliche Differenzen der Bestäubungsdichte zwischen reichlicher und spärlicher Bestäubung vorlagen, ist durch den Samenansatz in den Fruchtknoten gegeben. Mit Pollen von $h + s \cdot fl s$ ergaben sich nach reichlicher Bestäubung im Mittel 142,4, nach spärlicher Bestäubung 41,6 Samen/Kapsel. Für den Bastard $h s \cdot fl + s$ entsprechend 75,7 und 31,4 Samen/Kapsel.

Da die Differenz für jedes Paar von Infloreszenzen, die mit dem Pollen derselben Blüte bestäubt waren, in derselben Richtung liegt, ist der Unterschied der Bestäubungsdichte als gesichert anzusehen. Für diese Aufstellung wurden die Kapseln der Abschneidetermine von 15 Std. n. Best. und weniger nicht berücksichtigt. Diese ergaben, wie auf Grund der Pollenschlauchuntersuchung zu erwarten war, insgesamt einen sehr geringen Samenansatz, bei dem aber der Unterschied zwischen spärlich und reichlich bestäubten Blüten deutlich ist. Von 18 Std. an hatte der Zeitpunkt des Abschneidens der Griffel keinen Einfluß mehr auf die Anzahl der je Fruchtknoten entwickelten Samen.

II. Spaltungen der Testmerkmale

a) *Einfluß des Abschneidens der Griffel und der Bestäubungsdichte*. Für beide Bastarde ergab sich die schon bekannte deutliche Abweichung von der Erwartung 1:1. Für die χ^2 -Analysen wurden die Nachkommenschaften der Kapseln einer Infloreszenz (gleiche Pollenblüte und Bestäubungsdichte) zusammengefaßt. In Tab. 1 sind die Spaltungszahlen in einer noch weitergehenden Zusammenfassung dargestellt. Es wurden nur die Pflanzen aufgenommen, an denen beide Merkmale klassifiziert werden konnten. Bei den Berechnungen der Tab. 2 wurden auch die wenigen Pflanzen berücksichtigt, an denen nur ein Merkmal sicher festgestellt werden konnte. Für den Bastard $h + s \cdot fl s$ besteht eine Homogenität der Spaltung nach der Blütenfarbe gelb: *sulfurea* zwischen den Nachkommenschaften der 23 untersuchten Blüten, zwischen den Abschneideterminen und zwischen den beiden Bestäubungsdichten. Für die Gipfform besteht Homogenität der Spaltung zwischen den Abschneidezeiten und den Bestäubungs-

Tabelle 1. Spaltung nach Blütenfarbe und Gipfform in Abhängigkeit von Bestäubungsdichte und Zeitpunkt der Entfernung des Griffels nach der Bestäubung, in der Nachkommenschaft der Bastarde $h + s \cdot fl s$ und $h s \cdot fl + s$ aus Rückkreuzungen auf *Oe. hookeri sulfurea*

Pollenblüte Nr.	Griffel entfernt Std. nach Bestäubung	Bestäubungsdichte								
		reichlich				spärlich				
		Blütenfarbe gelb		<i>sulfurea</i>		gelb		<i>sulfurea</i>		
Gipfform		spitz		breit		spitz		breit		
<i>hookeri + s \cdot flavens s</i>										
3	15	14	59	2	1	4	10	0	0	
4		13	34	0	5	7	25	1	0	
5	18	67	131	4	5	17	20	2	1	
6		51	145	2	1	0	7	0	1	
7-27	12 Blüten	21-39	1091	1725	90	144	258	436	21	36
	7 Blüten	21-39	1807		165		324		32	
<i>hookeri s \cdot flavens + s</i>										
4-6	13 ^{1/2} -15	<i>sulfurea</i>		gelb		<i>sulfurea</i>		gelb		
		3	16	16	6	—	—	—	—	
7-8	16 ^{1/2}	4	26	31	5	1	3	6	0	
9-12	18-19 ^{1/2}	21	84	37	7	4	24	14	1	
13-27	9 Blüten	21-39	136	483	333	14	42	175	111	6
	6 Blüten	21-39	378		267		164		130	

Tabelle 2. Analyse der Spaltungen nach Blütenfarbe und nach Gipfform in den Nachkommenschaften der Bastarde $h^{hookeri} +^s \cdot flavens s$ und $h^{hookeri} s \cdot flavens +^s$ (Auszug aus den χ^2 -Analysen)

Variationsursache	Bastard $h^{hookeri} +^s \cdot flavens s$				Bastard $h^{hookeri} s \cdot flavens +^s$			
	Blütenfarbe		Gipfform		Blütenfarbe		Gipfform	
	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2	n	χ^2
Spaltung	1	5166,411 ⁺	1	294,394 ⁺	1	139,805 ⁺	1	5,2571
Homogenität zwischen								
Blüten	22	22,797	15	88,691 ⁺	23	54,805 ⁺	16	30,454 ⁽⁺⁾
Abschneidezeiten	8	12,180	8	13,326	11	40,055 ⁺	11	28,116 ⁺
Bestäubungsdichten	1	0,043	1	0,092	1	0,026	1	0,2685
Varianzen:								
zwischen Blüten						2,894		1,903
zwischen Abschneidezeiten						4,005		2,556
						F = 1,38		F = 1,34

Tabelle 3. Spaltung nach der Blütenfarbe gelb : *sulfurea* in Abhängigkeit von der Anzahl der Nachkommen je Kapsel (n = Anzahl der Kapseln)

Bestäubung	Bastard $h^{hookeri} +^s \cdot flavens s$								Bastard $h^{hookeri} s \cdot flavens +^s$											
	reichlich				spärlich				reichlich				spärlich							
	n	gelb	sulf	% <i>hookeri</i> allel	n	gelb	sulf	% <i>hookeri</i> allel	n	gelb	sulf	% <i>hookeri</i> allel	n	gelb	sulf	% <i>hookeri</i> allel				
1—20	5	54	13	80,6	29	331	26	92,7	6*)	29	21	58,0	39	122	176	59,1				
21—30	0	—	—	—	13	297	28	91,4	24	85	144	62,9	3	22	58	72,5				
31—50	10	395	30	92,9	11	424	33	92,8	5	55	74	57,4	7	114	176	60,7				
51—100	29	2080	183	91,9	2	102	7	93,6	14	219	342	60,9	1	22	38	63,3				
101—200	22	2876	194	93,7	0	—	—	—	10	269	411	60,4	0	—	—	—				
											ohne +									
χ^2	21,345				0,824				17,003				8,706				5,040			
n	3				3				5				4				3			
P	<0,01				>0,05				<0,01				>0,05				>0,05			

* Abschneidetermin ≤ 15 h nach Bestäubung

dichten. Es sind jedoch gesicherte Differenzen zwischen den einzelnen Blüten vorhanden.

In den Nachkommenschaften des Bastards $h s \cdot fl +^s$ sind ebenfalls keine Differenzen, die auf unterschiedliche Bestäubungsdichte zurückzuführen wären, nachzuweisen. Die Differenzen zwischen den Blüten sind bei der Spaltung nach der Blütenfarbe gesichert ($P < 0,01$), für die Spaltung nach der Gipfform knapp gesichert ($0,02 > P > 0,04$). Die Unterschiede der Spaltung zwischen den verschiedenen Abschneidezeiten sind gesichert, aber die Untersuchung der Varianzen weist aus, daß die Differenzen gerade so groß sind, wie es bei zufälliger Verteilung von je 2 in der gefundenen Weise variierenden Einzelblüten auf die verschiedenen Zeiten erwartet werden kann. Es ist keine Abhängigkeit des Spaltungsverhältnisses von der Zeit, die der Griffel am Fruchtknoten verblieb, festzustellen. Die 6 Kapseln aus den ersten Abschneideterminen bis 15^h n. Best.,

die insgesamt bei relativ hohen Ausfällen durch nichtkeimende Samen nur 50 Nachkommen ergaben, sind hierbei nicht berücksichtigt. Das Spaltungsverhältnis weicht für diese Aufzuchten nicht gesichert von der Erwartung 1:1 ab.

Zusammenfassend ergibt sich, daß bei dem Vergleich der Summe der Nachkommen aus spärlicher und reichlicher Bestäubung keine Unterschiede der Spaltung festzustellen sind. Die Einzelanalysen, bei denen die Nachkommenschaften der Pollenblüten eines jeden Abschneidetermins verglichen wurden, bestätigen dies. Die entsprechenden, umfangreichen Tabellen wurden aus Platzgründen hier nicht aufgenommen.

b) Differenz zwischen Nachkommenschaften mit unterschiedlicher Individuenzahl. Die genauere Betrachtung der einzelnen Nachkommenschaften zeigt, daß die Anzahl der Nachkommen je Kapsel auch innerhalb der beiden Bestäubungsdichten schwankt.

Die Variationsbereiche überschneiden sich. Es liegt daher nahe, für die Auswertung innerhalb der Bestäubungsdichte eine Zusammenfassung nach der Anzahl der Nachkommen je Kapsel vorzunehmen. Für den Bastard $hs \cdot fl +^s$ werden die zahlenmäßig kleinen Nachkommenschaften der Kapseln aus den ersten Abschneideterminen getrennt behandelt (Tabelle 3).

Für den Bastard $h +^s \cdot fl s$ sind in den Kapseln, die nach reichlicher Bestäubung sehr wenig Samen ergaben, relativ mehr Nachkommen, die das Allel s aus *flavens* erhalten haben, als in den anderen Nachkommenschaften. Nach spärlicher Bestäubung ist ein solcher Zusammenhang nicht festzustellen. In den Nachkommenschaften des anderen Bastards fallen nur die Kapseln der ersten beiden Abschneidetermine durch eine 1:1-Spaltung auf. Ein ähnliches Spaltungsverhältnis ist aber auch bei vereinzelt Kapseln der späteren Abschneidetermine zu beobachten, so daß der Verdacht nahe liegt, daß hier die individuelle Variabilität einen Versuchseinfluß vortäuscht.

D. Diskussion

In den vorliegenden Versuchen sollte untersucht werden, ob die Selektion in der Haplophase, die zu den abweichenden Spaltungszahlen führt, während des Wachstums der Pollenschläuche im Griffel stattfindet. Es ist eindeutig festzustellen, daß Veränderungen der Bestäubungsdichte keinen Einfluß auf das Spaltungsverhältnis haben. Eine Bestäubungsdichte, bei der die Anzahl der Pollenschläuche nicht ausreichte, um alle Samenanlagen zu befruchten, ergibt die gleichen Spaltungsverhältnisse wie eine reichliche Bestäubung, bei der die Anzahl der auf die Narbe aufgebrachten Pollenkörner sicher größer war als die Anzahl der befruchtungsfähigen Samenanlagen im Fruchtknoten. Die Zeiten für das Abschneiden der Griffel während des Pollenschlauchwachstums waren so festgelegt, daß ein deutlicher Einfluß auf den Frucht- und Samenansatz festzustellen war. Der Versuchszeitraum umfaßte also den entscheidenden Entwicklungsschritt des Eindringens der Pollenschläuche in den Fruchtknoten. Das mit dem Versuch angestrebte Ziel, die Nachkommenschaft der schnellwachsenden Pollenschläuche getrennt von denjenigen der langsam wachsenden zu erfassen, war damit erreicht. Wenn sich die Population der zuerst den Griffel durchwachsenden Pollenschläuche durch die Allelenhäufigkeit von der Gruppe der später nachwachsenden Pollenschläuche unterscheiden würde, hätte sich dies in den Spaltungsverhältnissen ausdrücken müssen. Es sind keine Unterschiede der Spaltungsverhältnisse nachzuweisen, die eindeutig mit der Zeit, die für das Eindringen der Pollenschläuche in den Griffel zur Verfügung stand, korreliert sind. Für diese Beobachtungen bleibt nur eine Erklärung übrig: Über den Ausgang der Gonenkonkurrenz im männlichen Geschlecht wird nicht wäh-

rend der Phase des Pollenschlauchwachstums im Griffel entschieden.

Es verbleiben zwei Möglichkeiten: Entweder entsteht die Benachteiligung der Gonen mit ga^- dadurch, daß sie, wenn sie in den Fruchtknoten eingewachsen sind, geringere Chancen haben, zur Befruchtung in die Samenanlage zu gelangen als Pollenschläuche mit ga^+ , oder die Benachteiligung von Gonen mit ga^- liegt in einem früheren Entwicklungsstadium der ♂ Gametophyten.

Auffallend ist der Unterschied der beiden verwendeten Bastarde. Im Versuchsplan besteht jedoch ein confounding zwischen den beiden Variationsursachen „zwischen Bastarden“ und „zwischen Versuchstagen“. In früheren Untersuchungen unterschieden sich die beiden Bastarde nicht in dieser Weise. Die Differenz zwischen den Nachkommenschaften der beiden Bastarde besteht nicht nur in bezug auf die relative Häufigkeit der *hookeri*-Phänotypen, sondern auch im Verhältnis Elternklassen: Austauschklassen. Hieraus ist auf Unterschiede im crossing-over auf der Strecke $s-de$ zu schließen. Unabhängig davon, welche der beiden zur Diskussion stehenden Möglichkeiten der Lokalisation von ga innerhalb der Koppelungsgruppe vorliegt (HARTE 1969a), werden von einer Veränderung der cross-over-Häufigkeit in dieser Region auf jeden Fall auch die Strecken $s-ga$ und $de-ga$ betroffen. Der Bastard $^h hookeri s \cdot flavens +^s$ zeigt die größere Häufigkeit der Austauschklassen und gleichzeitig einen geringeren Überschuß an *hookeri*-Phänotypen. Der andere Bastard $^h hookeri +^s \cdot flavens s$ ergibt ein wesentlich geringeres cross-over und eine viel größere Abweichung von der Erwartung 1:1. Diese Kombination der Befunde ist zu erwarten, wenn der Austausch auf den beteiligten Genstrecken variiert. Es liegt der Schluß nahe, daß unter den Bedingungen, unter denen Pflanzen der Konstitution $hs \cdot fl +^s$ während der Meiose in den Antheren der für die Kreuzungen verwendeten Knospen standen, das crossing-over insgesamt geringer war als unter den anderen Umweltbedingungen, unter denen etwa eine Woche später die Meiose in den verwendeten Knospen des Bastards $h +^s \cdot fl s$ ablief. Eine solche Abhängigkeit des crossing-over von Außenfaktoren ist für *Oenothera* seit langem bekannt (OEHLKERS 1937/1940; HARTE, 1942).

Zusammenfassung

Mit dem Pollen von zwei *Oenothera*-Bastarden, die für die Testgene s , de und ein gametophytisch im Pollen wirksames Gen ga heterozygot waren, wurden Certationsversuche in Rückkreuzungen auf *Oe. hookeri sulfurea* durchgeführt. Weder eine Veränderung der Bestäubungsdichte noch die Unterbrechung des Pollenschlauchwachstums durch Abschneiden der Griffel während der Wachstumsphase hat einen Einfluß auf die Spaltungsverhältnisse der Testmerkmale in der Nachkommenschaft. Es ist demnach äußerst

unwahrscheinlich, daß die Konkurrenz durch Unterschiede der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche im Griffel entschieden wird. Die Benachteiligung der Gametophyten mit dem Allel ga^- muß entweder kurz vor der Befruchtung im Fruchtknoten liegen oder sich in den ersten Stadien der Pollenschlauchentwicklung bei der Keimung und dem Wachstum in der Narbe bemerkbar machen. Aus den Versuchsdaten ergibt sich eine erhebliche Variabilität des crossing-over im untersuchten Chromosomenbereich.

Literatur

1. CORRENS, C.: Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. S.-B. kgl. preuß. Akad. Wiss. **51**, 685–717 (1917). — 2. HARTE, C.: Meiosis und crossing-over. Weitere Beiträge zur Cytogenetik von *Oenothera*. Z. Bot. **38**, 65–137 (1942). — 3. HARTE, C.: Untersuchungen über die Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter Verwendung der Testloci *fr*, *s* und *de*. Z. Vererbungslehre **92**, 142–164 (1961). — 4. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz. Handbuch d. Pflanzenphysiologie **18**, 447 bis 478 (1967). — 5. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter dem Einfluß eines gametophytisch wirksamen Gens in der ersten Koppelungsgruppe sowie ein Modell für die Untersuchung verzweigter Koppelungsgruppen. Theoret. Appl. Genetics **39**, 163–178 (1969a). — 6. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz in der Samenanlage von *Oenothera*. Theoret. Appl. Genetics **39**, 241–250 (1969b). — 7. OEHLKERS, F.: Vererbungsversuche an *Oenothera*. III. Z. Vererbungslehre **31**, 201–260 (1923). — 8. OEHLKERS, F.: Neue Versuche über cytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zentralblatt **57**, 126–149 (1937). — 9. OEHLKERS, F.: Meiosis und crossing-over. Cytogenetische Untersuchungen an *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **78**, 157–186 (1940). — 10. STEINER, E.: Further evidence of an incompatibility allele system in the complex-heterozygotes of *Oenothera*. Am. J. Botany **44**, 582–585 (1957).

Eingegangen 29. Mai 1969

Angenommen durch G. MELCHERS und
W. SEYFFERT

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