

Gonenkonkurrenz bei *Antirrhinum majus* L.

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie der Universität zu Köln

Competition in *Antirrhinum majus* L.

Summary. In *Antirrhinum majus* selection in the haplophase is investigated, using the segregation in the backcross-progeny of heterozygotes $cae/+cae$ (color of petal-spot).

An attempt was made to determine whether the competition depends on gene-action of the locus *caeca* itself or on a gametophytic gene located in the same chromosome. Three types of progenies can be distinguished: Normal mendelian segregation, or statistically significant deviations with a surplus of "yellow spot" or a surplus of "light, nearly colorless spot" respectively. The hypothesis of an action of the locus *cae* in the haplophase can be rejected on the basis of these data.

The location of a gametophytic gene in the *gram*-chromosome is assumed. The allele ga^+ comes from the line *fim del cae*, the allele ga^- from the standard line S 50. Gametes with the allele ga^+ have a greater chance for fertilization than gametes with ga^- . The competition is found in the progeny of pollen and of egg cells. Two explanations are possible: one gene, which acts in the haplophase irrespective of the sex, or two closely coupled loci, which act in a similar way in the haplophase of each sex respectively. The locus *ga* is located either between *cae* and *del* or distal from *cae*.

A. Einleitung

Gonenkonkurrenz wurde bei verschiedenen Objekten als Ursache für von der Mendel-Erwartung abweichende Spaltungsverhältnisse in den Nachkommenschaften von Heterozygoten nachgewiesen (Lit. s. HARTE 1967). Bei *Antirrhinum majus* ergab sich in einer großen Rückkreuzungsserie mit Pollen von heterozygoten $cae/+cae$ auf homozygoten cae/cae Pflanzen eine gesicherte Abweichung von der Erwartung 1:1, mit einem Überschuß an *caeca*-Pflanzen (HARTE 1952). Da eine Selektion in der Diplophase als Ursache für die Abweichung auszuschließen ist, kann angenommen werden, daß die Phänotypenhäufigkeit in der Rückkreuzungsgeneration die Allelenhäufigkeit in den zur Befruchtung gelangenden Pollenschläuchen widerspiegelt.

Auf einer heterozygoten Pflanze entstehen in den Antheren Gonen mit den Allelen *cae* und $+cae$ in gleicher Häufigkeit. Aus der Feststellung des abweichenden Spaltungsverhältnisses folgt also, daß in der Haplophase zwischen der Entstehung der Gonen (Meiose) und der Befruchtung ein Selektionsprozeß zugunsten der Gonen (bzw. Pollenkörner, Pollenschläuche, Gameten) mit dem Allel *cae* stattgefunden haben muß. Es fragt sich nun, ob dieser Einfluß auf die Entwicklung der männlichen Gametophyten direkt von Locus *cae* oder, wie dies für *Oenothera* und Mais nachgewiesen wurde, von einem zur gleichen Koppelungsgruppe gehörenden, gametophytisch wirksamen Locus ausgeht.

Bei den erwähnten Objekten sind sowohl Fälle bekannt, bei denen eine Gonenkonkurrenz nur in einem Geschlecht vorkommt, als auch andere, bei denen die Konkurrenz gleichartig in beiden Geschlechtern festzustellen ist. Für *Antirrhinum* war

bisher ungeklärt, ob auch in den Samenanlagen bei der Bildung der Embryosäcke und Eizellen eine Gonenkonkurrenz vorkommt. Die im folgenden beschriebenen Versuche sollen zur Klärung dieser beiden Fragen beitragen.

B. Beschreibung der Versuche

1. Material

Ausgangsmaterial waren folgende seit vielen Generationen durch Selbstung erhaltenen Sippen von *Antirrhinum majus* L., die alle homozygot für das Allel *del* sind.

a) *fimbriata caeca* (*fim cae*)

b) Sippen mit $+cae$: Sippe 50, *argentea* (*arge*), *serpentina* (*serp*), *graminifolia* (*gram*), *arrecta* (*arr*), *imminuta* (*imm*), *angustifolia* (*ang*), *macer* (*ma*), *salicifolia* (*sal*), *diminutus* (*dim*).

Die Loci *fim*, *del*, *cae*, *imm* und *gram* gehören zur *gram*-Koppelungsgruppe (KUCKUCK 1935).

2. Stammbäume

Ausgehend von der Sippe *fim del cae*, wurde durch Kreuzung mit Sippe 50, Selbstung des Bastards und nachfolgende Selektion aus der F_2 die Sippe *del cae* hergestellt (Stammbaum 1), die durch Selbstung weiter erhalten wurde. Aus den Mutantensippen *arge*, *serp* und *gram* wurden auf demselben Wege Sippen hergestellt, die diese Allele in Kombination mit *cae* enthalten (Stammbaum 2). Aus den übrigen Mutantensippen wurden, ausgehend von der Kreuzung mit der neuen Sippe *del cae*, die gewünschten Sippen mit *cae* hergestellt (Stammbaum 3). In Stammbaum 2 und 3 sind die Mutanten formal mit *a* bezeichnet.

Stammbaum 1

$$\text{Sippe } 50 \times \textit{fim del cae} \Rightarrow F_1 \frac{+ del +}{\textit{fim del cae}}$$

$$F_1 \times \text{selbst} \Rightarrow F_2$$

$$\text{aus } F_2 \text{ selektiert } \frac{+ \textit{fim del cae}}{+ \textit{fim del cae}} \times \text{selbst} \Rightarrow \text{Sippe } \textit{del cae}$$

Stammbaum 2

Mutante $a \times fim\ del\ cae \Rightarrow F_1 \frac{a + del +}{+ fim\ del\ cae}$

$F_1 \times selbst \Rightarrow F_2$

aus F_2 selektioniert $\frac{a\ cae}{a\ cae} \times selbst \Rightarrow Sippe\ a\ cae$

Stammbaum 3

Mutante $a \times Sippe\ del\ cae \Rightarrow F_1 \frac{a\ del +}{+ del\ cae}$

$F_1 \times selbst \Rightarrow F_2$

aus F_2 selektioniert $\frac{a\ cae}{a\ cae} \times selbst \Rightarrow Sippe\ a\ cae.$

Alle auf diese Weise neu hergestellten Sippen wurden entweder sofort nach der Selektion aus der F_2 oder nach Zwischenschaltung von 2 bis 3 Selbstungsgenerationen durch Kreuzung mit den entsprechenden ursprünglichen Mutantensippen zur Herstellung der Heterozygoten der Konstitution $cae/+cae$ verwendet. Die aus einer Kreuzung hervorgegangenen Geschwisterpflanzen werden als „Familie“ bezeichnet. Die durch wiederholte Kreuzung derselben Sippen hergestellten genetisch ähnlichen Familien werden als „Linien“ zusammengefaßt.

3. Versuchsplan

Aus jeder dieser Linien wurden mehrere heterozygote Pflanzen, die einer oder bei Wiederholung zwei Familien entstammten, als ♀ oder ♂ Kreuzungspartner mit der Sippe $del\ cae$ rückgekreuzt. Von jeder heterozygoten Pflanze wurden mehrere Blüten des Hauptsprosses und z. T. auch von Seitensprossen verwendet. Die einzelnen Sprosse wurden nummeriert, ebenso an jedem Sproß die Blüten in der Reihenfolge ihres Aufblühens. Bei Verwendung der Heterozygoten als ♂ Kreuzungspartner wurden mit dem Pollen jeder Blüte mehrere (2–25) kastrierte Blüten der homozygoten Sippe $del\ cae$ bestäubt. Für die Untersuchung der Eizellen wurden kastrierte Blüten der Heterozygoten mit Pollen der Sippe $del\ cae$ bestäubt. In den Nachkommenschaften wurde die Häufigkeit der den Allelen $+cae$ (gelber Schlundfleck) und cae (blasser Schlundfleck) entsprechenden Phänotypen ausgezählt.

Zur Kontrolle der Ausfälle wurden die Samen der Rückkreuzungen in Petrischalen auf feuchtem Fließpapier angekeimt und nach der Keimung in Kästen pikiert. Die Ausfälle bei der Keimung und während der Aufzucht waren im allgemeinen sehr gering. Einige Nachkommenschaften mit extrem hohen Ausfällen wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt, um eine mögliche Verzerrung der Spaltungsverhältnisse zu vermeiden.

4. Vergleiche

Dieser Versuchsplan ermöglicht folgende Vergleiche zwischen den Nachkommenschaften

1. Prüfung des Pollens.
 - 1–1 Zwischen Bestäubungen verschiedener Blüten mit dem Pollen einer Blüte.
 - 1–2 Zwischen Blüten einer Pflanze (u. U. unter Berücksichtigung der verschiedenen Sprosse).
 - 1–3 Zwischen verschiedenen Pflanzen einer Linie (u. U. unter Berücksichtigung der Familien).
 - 1–4 Zwischen verschiedenen Linien.
2. Prüfung der Eizellen.
 - 2–1 Zwischen Blüten einer Pflanze.
 - 2–2 Zwischen verschiedenen Pflanzen einer Linie (bzw. Familie).
 - 2–3 Zwischen verschiedenen Linien.
3. Vergleich von Pollen und Eizellen einer Linie.

5. Statistische Methode

Für die statistische Auswertung wurde der χ^2 -Test zur Prüfung der Homogenität verschiedener Nachkommenschaften und zur Prüfung der Übereinstimmung mit dem theoretisch geforderten Spaltungsverhältnis angewendet. Die Fehlerwahrscheinlichkeit wurde auf $\alpha = 0,01$ festgesetzt.

Die statistische Prüfung bestand aus folgenden Schritten:

1. Vergleich der Nachkommenschaften der verschiedenen Kapseln, die aus Bestäubung mit dem Pollen einer heterozygoten Blüte stammten; wenn $P_{hom} > 0,01$, dann Zusammenfassung zu „Blüten-nachkommenschaften“.

2. Vergleich der Nachkommenschaften aus verschiedenen Blüten einer heterozygoten Pflanze. Zusammenfassung zu „Pflanzen-nachkommenschaften“.

3. Vergleich der Nachkommenschaften verschiedener Pflanzen bei gleicher Kreuzungsrichtung (Bastard als ♂ oder als ♀ Elter). Bei Heterogenität wurden die Nachkommenschaften aufgeteilt, und zwar umfaßte eine Gruppe diejenigen, die bei Prüfung der Einzelspaltung eine Übereinstimmung mit der Erwartung 1:1 zeigten, und die andere Gruppe diejenigen, die eine gesicherte Abweichung zeigten. Innerhalb der beiden so in den betreffenden Linien entstandenen Gruppen wurde die Homogenität erneut geprüft.

4. Vergleich der Eizellen- und Pollennachkommenschaften der einzelnen Bastarde unter Berücksichtigung der nach 3. gebildeten Gruppen. Es wurden die Nachkommenschaften von 127 Pflanzen geprüft, davon 89 als ♀ und 38 als ♂ Eltern.

Die Prüfung der Variationsursache „zwischen Bestäubungen mit dem Pollen einer Blüte“ ergab in allen Fällen Homogenität der Spaltungsverhältnisse zwischen den verschiedenen Nachkommenschaften, so daß diese zusammengefaßt werden konnten. Die Prüfung der Variationsursache „zwischen Blüten eines Sprosses“ und „zwischen Sprossen einer Pflanze“ ergab für alle Pollenpflanzen und für die meisten Eizellenpflanzen Homogenität ihrer Nachkommenschaften. Nach Zusammenfassung zu Pflanzen-Nachkommenschaften wurden die Abweichungen der Spaltung von der Erwartung 1:1 und die Homogenität zwischen den Pflanzen einer Linie geprüft. In 7 Fällen war $P_{hom} < 0,01$, in 11 Fällen $P_{hom} > 0,01$.

Auf Grund der Spaltungsverhältnisse lassen sich drei Typen von Nachkommenschaften unterscheiden:

I normale Mendel-Spaltung

II statistisch gesicherter Überschuß des Phänotyps „gelb“ ($+cae$)

III statistisch gesicherter Überschuß des Phänotyps „blaß“ (cae).

Nur die Gruppe III entspricht den früheren Befunden. Mit zwei Ausnahmen sind entweder alle Pflanzen einer Linie einheitlich, oder es findet sich eine Kombination der Typen I und II oder I und III. Eine Aufstellung der untersuchten Pflanzen, aufgliedert nach diesen 3 Spaltungstypen und der Prüfung von Pollen und Eizellen ist in Tab. 1 gegeben.

In 51 der Eizellennachkommenschaften und 23 der Pollennachkommenschaften sind die gefundenen Spaltungen nach den Phänotypen gelb: blaß mit der Prüfhypothese einer ungestörten Mendel-Spaltung (Verhältnis 1:1) gut zu vereinbaren (χ^2 -Test: $P > 0,01$, in der überwiegenden Mehrzahl jedoch $P > 0,05$). In diesen Fällen war das Spaltungsver-

Fall ausreichend, um Fehlklassifikationen mit hinreichender Sicherheit auszuschließen.

C. Diskussion

Die beiden eingangs aufgeworfenen Fragen können anhand des vorliegenden Materials beantwortet werden. Wenn die Wirkung auf die Gonenkonkurrenz vom Locus *cae* ausgehen würde, müßte bei allen Pflanzen, die in diesem Locus heterozygot *cae*/+^{cae} sind, in den Nachkommenschaften die Abweichung der Spaltungsverhältnisse von der Erwartung in derselben Richtung liegen. Dies ist eindeutig nicht der Fall. Die Hypothese „die Wirkung geht vom Locus *cae* aus“ kann also verworfen werden. Die Alternativhypothese war, daß die Wirkung von einem mit *cae* zur *gram*-Koppelungsgruppe gehörenden Locus ausgeht, der *ga* (gametophytisch wirksam) genannt werden soll, mit den Allelen *ga*⁺ (Bevorzugung) und *ga*⁻ (Benachteiligung). Wenn diese Hypothese angenommen wird, dann ergeben sich weitere Folgerungen aus den Versuchsdaten.

Nachdem die Entscheidung zugunsten der Annahme eines gametophytisch wirksamen Locus *ga* getroffen ist, kann die Verteilung der Allele dieses Locus auf die untersuchten Sippen geprüft werden. Die ursprünglich beobachtete Bevorzugung der *cae* erfordert die Zuweisung von *ga*⁺ zur Sippe *fim del cae* und von *ga*⁻ zur hier untersuchten Linie der Sippe 50. Auf Grund der geschilderten Kreuzungsfolge ist zu erwarten, daß die Stämme, durch die das Allel *cae* in die zu prüfenden Bastarde eingeführt wurde, beide Allele des *ga*-Locus enthalten. Eine Heterozygotie der schließlich geprüften Pflanzen am *ga*-Locus kann daher sowohl zustande kommen, wenn die ursprüngliche Mutantensippe *ga*⁺, als auch wenn sie *ga*⁻ enthält.

Je nachdem, ob die betreffende ursprüngliche Mutantensippe homogen für *ga*⁺ oder *ga*⁻ war oder heterogen die beiden Allele *ga*⁺ und *ga*⁻ enthielt, sind für die Heterozygoten *cae*/+^{cae} in bezug auf ihre genetische Konstitution am *ga*-Locus drei Möglichkeiten gegeben: Homozygot *ga*⁺/*ga*⁺ oder *ga*⁻/*ga*⁻ oder heterozygot *ga*⁺/*ga*⁻. Im letzteren Falle kann das Allel *cae* sowohl mit *ga*⁺ als auch mit *ga*⁻ verbunden in die Kreuzung eingegangen sein. Bei diesen Möglichkeiten der genetischen Konstitution der zu prüfenden Heterozygoten sind drei Nachkommenschaftstypen zu erwarten, nämlich normale Spaltung bei Homozygotie am *ga*-Locus, Überschuß an *cae*-Phänotypen bei der Konstitution *cae ga*⁺/+^{cae} *ga*⁻ und Überschuß an +^{cae}-Phänotypen bei der Konstitution *cae ga*⁻/+^{cae} *ga*⁺ (Tab. 3).

In Tab. 3 ist eine Übersicht über die möglichen Kombinationen der Spaltungsverhältnisse in Abhängigkeit von der genetischen Konstitution der beiden für die Herstellung der Bastarde verwendeten Elternsippen gegeben. Es zeigt sich, daß die 4 möglichen Kombinationen auch im Material gefunden wurden. Da die Anzahl der Pflanzen in jeder Linie nicht besonders groß ist, kann nicht erwartet werden, daß alle möglichen Kombinationen auch in jedem einzelnen Fall tatsächlich beobachtet wurden. Es ist also zu

Tabelle 3. Erwartung für die Homogenität „zwischen Pflanzen“ der Spaltung des Testmerkmals in der Nachkommenschaft von Heterozygoten bei verschiedenen Annahmen über die genetische Konstitution der Ausgangs-sippen in bezug auf die Allele des *ga*-Locus

		Sippe Mutante + ^{cae}		
		homogen		heterogen
		<i>ga</i> ⁺	<i>ga</i> ⁻	<i>ga</i> ⁺ und <i>ga</i> ⁻
Sippe Mutante <i>cae</i>	homogen <i>ga</i> ⁺	homogen 1:1	homogen Überschuß „blaß“	heterogen 1:1 und Über- schuß „blaß“
	<i>ga</i> ⁻	homogen Überschuß „gelb“	homogen 1:1	heterogen 1:1 und Über- schuß „gelb“
heterogen <i>ga</i> ⁺ und <i>ga</i> ⁻		heterogen 1:1 und Überschuß „gelb“	heterogen Überschuß „blaß“	heterogen 1:1 Überschuß „blaß“ und „gelb“

folgern, daß wenigstens ein Teil der Mutantensippen heterogen für die Allele des *ga*-Locus sind, während einige andere homozygot sein können. Die Kombination von normal spaltenden Nachkommenschaften mit solchen, die eine Bevorzugung des Phänotyps „gelb“ erkennen lassen, weist auf *ga*⁺ in der Mutantensippe hin, entsprechend normal spaltend und Überschuß von „blaß“ auf *ga*⁻ in der Mutantensippe. Die Nachkommenschaften der *ang*-Sippe lassen auf Heterogenität dieser Sippe am *ga*-Locus schließen. Das Ergebnis des Versuchs steht also in Übereinstimmung mit den Folgerungen, die sich auf Grund der Alternativhypothese ergeben.

Damit ergibt sich die Interpretation der Versuchsergebnisse: Die Abweichungen der Spaltung in den Rückkreuzungsnachkommenschaften werden durch ein gametophytisch wirksames Gen *ga* der *gram*-Koppelungsgruppe hervorgerufen, dessen Allele so auf die Entwicklung der Gametophyten einwirken, daß den Gameten mit dem Allel *ga*⁺ eine größere Befruchtungswahrscheinlichkeit zukommt als bei den Gameten mit *ga*⁻. Dies wirkt sich auf die mit *ga* zur *gram*-Koppelungsgruppe gehörenden Gene dahin aus, daß in Heterozygoten *ga*⁺/*ga*⁻ die mit *ga*⁺ im Kopplungsfall vorliegenden Allele in den zur Befruchtung gelangenden Gameten häufiger vertreten sind als bei zufälliger Befruchtung erwartet werden kann, was wiederum zu einer entsprechenden Verschiebung der Phänotypenhäufigkeit in den Nachkommenschaften führt.

Die zweite Frage war, ob die Gonenkonkurrenz nur im Pollen oder auch in den Eizellen festzustellen ist. Auch hier ist die Frage eindeutig dahingehend zu beantworten, daß in den Eizellennachkommenschaften ebenso Abweichungen von der Mendel-Erwartung

vorkommen wie bei den Pollennachkommenschaften. In jeder Linie liegen die Abweichungen für beide Geschlechter in derselben Richtung. Ebenso wie bei *Oenothera* (HARTE 1969b) muß also angenommen werden, daß entweder ein Genlocus auf die Gonenkonkurrenz in beiden Geschlechtern gleichartig einwirkt oder daß in der *gram*-Koppelungsgruppe 2 Loci vorhanden sind, die auf die Entwicklung der Gametophyten in je einem Geschlecht einwirken. Wenn auch keine Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten gefällt werden kann, so kann doch wegen der erwähnten Übereinstimmung der Wirkung in beiden Geschlechtern der ersteren Annahme der Vorzug gegeben werden.

Nachdem die Anwesenheit eines gametophytisch wirksamen Locus *ga* in der *gram*-Koppelungsgruppe angenommen ist, kann anhand des früher publizierten Materials der Zweifachspaltung für die Gene *del* und *cae* (HARTE 1952; Zusammenfassung der Daten in Tab. 4) der Versuch unternommen werden, diesen Locus in der *gram*-Koppelungsgruppe näher zu lokalisieren. Dieser Versuch gründet sich auf die Untersuchung der Spaltung in der Nachkommenschaft von doppelt-heterozygoten $del\ cae/+^{del} + cae$. Es wird ein theoretisches Modell verwendet, das die Lokalisation gametophytischer Gene gestattet und aus dem sich bestimmte Folgerungen ableiten lassen, wenn bestimmte Annahmen über die Lokalisation eines solchen Gens gemacht werden (HARTE 1969a).

Für die Lokalisation von *ga* sind relativ zu den beiden bekannten Loci *del* und *cae* drei Möglichkeiten gegeben, zwischen denen eine Entscheidung gefällt werden soll. Es sind dies die Anordnungen:

1. *ga-del-cae*; 2. *del-ga-cae*; 3. *del-cae-ga*.

Die beiden theoretisch möglichen Anordnungen des Modells sind folgende: Ga-A-B und A-Ga-B. Die Allele des A-Locus sind a_1 und a_2 , Allele des B-Locus b_1 und b_2 , Allele des Ga-Locus ga^+ und ga^- . Anhand des Modells (l. c.) wird die seltenere der beiden Elternklassen mit a_2b_2 identifiziert. Derjenige Genlocus, von dem das Allel der seltenere der beiden Elternklassen in der seltenere der beiden Austauschklassen vorkommt, wird mit A identifiziert. Die seltenere der beiden Elternklassen hat den Phänotyp „gefärbte Kronröhre, gelber Schlundfleck“ und ist folglich aus Pollen der Konstitution $+^{del} + cae$ hervorgegangen. In der seltenere der beiden Austauschklassen ist das Allel $+ cae$ enthalten. Damit ist die zuerst zu prüfende hypothetische Anordnung als *ga-cae-del* festgelegt.

Bei dieser Anordnung der Loci werden bestimmte Relationen zwischen den Häufigkeiten der einzelnen Phänotypenklassen erwartet. Wenn

E = Elternklasse,

X = Austauschklasse

p = Befruchtungswahrscheinlichkeit von Gameten mit dem Allel ga^-

q = Austauschwahrscheinlichkeit auf der Strecke *ga-cae* und

r = Austauschwahrscheinlichkeit auf der Strecke *cae-del*

ist, dann ist

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

und

$$\frac{w(X_1)}{w(a_1)} = \frac{w(X_2)}{w(a_2)} = r.$$

Daraus ergibt sich die Erwartung

$$\frac{h(\mathcal{E}_2)}{h(\mathcal{E})} = \frac{h(\mathcal{X}_2)}{h(\mathcal{X})}.$$

Die Berechnung ergibt

$$\frac{h(\mathcal{E}_2)}{h(\mathcal{E})} = 0,457; \quad \frac{h(\mathcal{X}_2)}{h(\mathcal{X})} = 0,467; \quad D = 0,010; \quad t = 2,14$$

$$0,04 > P > 0,03$$

$$\frac{h(\mathcal{X}_1)}{h(a_1)} = 0,372; \quad \frac{h(\mathcal{X}_2)}{h(a_2)} = 0,381; \quad D = 0,009; \quad t = 2,20$$

$$0,03 > P > 0,02$$

wobei

$h(\mathcal{E}_2)$ = Häufigkeit der selteneren Elternklasse

$h(\mathcal{E})$ = Häufigkeit der beiden Elternklassen

$h(\mathcal{X}_1)$ = Häufigkeit der selteneren Austauschklasse

$h(\mathcal{X})$ = Häufigkeit der beiden Austauschklassen

$h(a_1)$ bzw. $h(a_2)$ = Häufigkeit der Phänotypenklassen, die dem Allel a_1 bzw. a_2 entsprechen.

Für die statistische Prüfung der Differenz wurde mit den berechneten Relationen zunächst eine Winkeltransformation durchgeführt. Die Differenz zwischen den transformierten Werten wurde mit Hilfe des *t*-Testes geprüft. Die *t*-Werte liegen unter dem Grenzwert für die vorgegebene Fehlerwahrscheinlichkeit von $\alpha = 0,01$, so daß die Hypothese der Anordnung *ga-cae-del* nicht abgelehnt werden kann. Die Übereinstimmung zwischen Befund und Erwartung ist andererseits nicht besonders gut, so daß auch die eine der beiden Alternativhypothesen, nämlich die Anordnung *cae-ga-del*, nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Es muß also offen bleiben, ob *ga* zwischen *cae* und *del* oder distal von *cae* lokalisiert ist. Eine Lage distal von *del* kann dagegen ausgeschlossen werden. Eine nähere Lokalisation ist auch mit Hilfe weiterer Testkreuzungen nicht zu erwarten. Der Grund hierfür ist, daß bei den übrigen Loci der *gram*-Koppelungsgruppe eine eingeschränkte Vitalität der homozygot-rezessiven Pflanzen gegeben ist, wodurch Störungen der Spaltungsverhältnisse hervorgerufen werden, die eine Wirkung des Konkurrenzfaktors verschleiern können und die Anwendung des erwähnten Modells zur Lokalisation unmöglich machen.

Die Durchsicht der älteren Literatur über die Spaltungsverhältnisse verschiedener Loci bei *Antirrhinum* zeigt, daß eine Inhomogenität der Spaltungen festzustellen ist, die dahingehend gedeutet werden kann, daß auch in anderen Koppelungsgruppen gametophy-

tisch wirksame Loci zu vermuten sind (Lit. bei HARTE 1952).

Zusammenfassung

Die Gonenkonkurrenz (Selektion in der Haplophase) wurde bei *Antirrhinum majus* anhand der Spaltung in der Nachkommenschaft von Heterozygoten $cae/+^{cae}$ (Farbe des Schlundflecks) untersucht. Es sollte die Frage entschieden werden, ob diese Gonenkonkurrenz eine Wirkung des Locus *caeca* ist oder ob ein gametophytisch wirksamer Locus in derselben Koppelungsgruppe angenommen werden muß. Es lassen sich 3 Typen von Nachkommenschaften unterscheiden: Normale Mendel-Spaltung, statistisch gesicherter Überschuß von „gelb“ bzw. „blaß“. Die Hypothese „Die Wirkung geht vom Locus *cae* aus“ kann auf Grund dieser Daten abgelehnt werden. Es wird die Anwesenheit eines gametophytisch wirksamen Locus *ga* angenommen. Aus der Sippe *fm del cae* stammt ga^+ , ga^- aus Sippe 50. Den Gameten mit dem Allel ga^+ kommt eine größere Befruchtungswahrscheinlichkeit zu als denjenigen mit ga^- . Die Gonenkonkurrenz ist sowohl in den Pollen als auch in den Eizellennachkommenschaften festzustellen. Entweder wirkt ein Genlocus in beiden

Geschlechtern gleichartig, oder es sind in der *gram-*Koppelungsgruppe zwei eng gekoppelte Loci vorhanden, die gleichartig auf die Gonenkonkurrenz in je einem Geschlecht einwirken. Der Locus *ga* ist entweder zwischen *cae* und *del* oder distal von *cae* zu lokalisieren.

Literatur

1. HARTE, C.: Untersuchungen über die Nachkommenschaft von Heterozygoten der *graminifolia*-Koppelungsgruppe von *Antirrhinum majus*. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **84**, 48–507 (1952). —
2. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz. In: Handbuch d. Pflanzenphysiologie **18**, 447–478 (1967). —
3. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* unter dem Einfluß eines gametophytisch wirksamen Gens in der ersten Koppelungsgruppe sowie ein Modell für die Untersuchung verzweigter Koppelungsgruppen. Theor. appl. Gen. **39**, 163–178 (1969a). —
4. HARTE, C.: Gonenkonkurrenz in der Samenanlage von *Oenothera*. Theor. appl. Gen. **39**, 241–250 (1969b). —
5. KUCKUCK, H.: Koppelungsuntersuchungen bei *Antirrhinum majus*. VI. Zur Lokalisation von 6 Genen im *Gram*-Chromosom. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **69**, 335–344 (1935). —
6. SCHICK, R.: Untersuchungen über Koppelung bei *Antirrhinum majus*. VII. Über die Lage von 15 Genen im *Graminifolia*-Chromosom. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **69**, 345–373 (1935).

Eingegangen 9. Juli 1969

Angenommen durch W. SEYFFERT

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