

# Abhängigkeit der Gonenkonkurrenz im Pollen vom Entwicklungszustand des Griffels bei *Oenothera*

CORNELIA HARTE

Institut für Entwicklungsphysiologie, Universität zu Köln (BRD)

## Competition between Pollen Tubes of *Oenothera*, Dependent on the Maturation of the Style

**Summary.** In backcrosses of hybrids, which show a competition of genotypes in the pollen, the segregation depends on the developmental condition of the style at the time of pollination.

The pollination of young styles with pollen of the hybrids gives a more normal segregation. The results are compatible with the hypothesis, that the relative inhibition under the influence of the allele  $ga^-$  acts at the germination of the pollen grains and the first stages of development of the pollen tubes in the style.

### Problemstellung

Aus den Untersuchungen zur Gonenkonkurrenz bei *Oenothera* läßt sich die Hypothese ableiten, daß Unterschiede in der Entwicklungsgeschwindigkeit der Pollenkörner bei der Keimung auf der Narbe oder in den ersten Wachstumsstadien im Griffel an der Verschiebung der Spaltungszahlen unter dem Einfluß der Allele  $ga^+$  und  $ga^-$  beteiligt sein könnten (Harte 1969 a, b). Auf Grund dieser Feststellungen erscheint folgende Annahme möglich:

Bei Entwicklung auf der Narbe sind die Pollenschläuche mit dem Allel  $ga^-$  benachteiligt gegenüber denjenigen mit  $ga^+$ , wenn reife Griffel mit voll ausgebildeten, sezernierenden Narben bestäubt werden. Wenn dagegen unreife Griffel bestäubt werden, könnten die schnell keimenden und wachsenden Pollenschläuche im Fruchtknoten noch keine befruchtungsfähigen Samenanlagen vorfinden, während die sich langsamer entwickelnden Pollenschläuche erst später in den Fruchtknoten gelangen, wenn die Samenanlagen befruchtungsfähig geworden sind. Unter diesen Bedingungen müßte die Benachteiligung der Pollenschläuche mit dem Allel  $ga^-$  geringer sein. In der Nachkommenschaft müßte dies an einer Verschiebung der Spaltungszahlen zugunsten der sonst benachteiligten Phänotypen, die den mit  $ga^-$  gekoppelten Allelen entsprechen, zu erkennen sein.

Es stellt sich also die Frage: Hängt in der Nachkommenschaft aus Pollen von Bastarden, für die das Vorliegen von Gonenkonkurrenz unter dem Einfluß der Allele  $ga^+$  und  $ga^-$  erwiesen ist, das Spaltungsverhältnis der Testgene vom Reifegrad des Griffels zum Zeitpunkt der Bestäubung ab und haben bei Bestäubung unreifer Griffel die sonst benachteiligten Pollenschläuche größere Befruchtungschancen?

### Material und Methode

#### 1. Material

Es wurden folgende Bastarde untersucht:

Kreuzung	Komplexbkombination
<i>Oe. hookeri</i> de Vries × <i>hookeri sulfurea</i>	$^h\text{hookeri} +^s \cdot ^h\text{hookeri } s$
<i>Oe. hookeri</i> de Vries × <i>suaveolens sulfurea</i>	$^h\text{hookeri} +^s \cdot \text{flavens } s$
<i>Oe. hookeri sulfurea</i> × <i>suaveolens</i> gelbblütig	$^h\text{hookeri } s \cdot \text{flavens } +^s$
<i>Oe. suaveolens</i> × <i>hookeri sulfurea</i>	$\text{flavens } +^s \cdot ^h\text{hookeri } s$
<i>Oe. suaveolens sulfurea</i> × <i>hookeri</i> de Vries	$\{\text{flavens } s \cdot ^h\text{hookeri } +^s$ $\text{albicans } \cdot ^h\text{hookeri } +^s$
<i>Oe. hookeri sulfurea</i> × <i>strigosa</i>	$^h\text{hookeri } s \cdot \text{stringens } +^s$
<i>Oe. suaveolens sulfurea</i> × <i>strigosa</i>	$\{\text{flavens } s \cdot \text{stringens } +^s$ $\text{albicans } s \cdot \text{stringens } +^s$
<i>Oe. suaveolens</i> × <i>strigosa</i>	$\text{albicans } s \cdot \text{stringens } +^s$

Der Komplex *flavens* enthält das Allel  $ga^+$ ,  $^h\text{hookeri}$  enthält  $ga^-$  (Harte 1969).

Als weibliche Kreuzungspartner für die Testkreuzungen wurden verwendet:

*Oe. hookeri sulfurea*  
*Oe. (flavens · stringens) sulfurea* pollensteril  $s$  s fr fr.

#### 2. Durchführung der Versuche

Für die Kreuzungen mit den *flavens* ·  $^h\text{hookeri}$ -Bastarden wurden am Morgen des Versuchstages zwischen 6<sup>h</sup> und 8<sup>h</sup> an 45 Infloreszenzen von *Oenothera hookeri sulfurea* großblütig je 7 bis 14 Blüten kastriert. Die untersten 1 bis 3 Blüten standen kurz vor der Anthese und wären am Abend desselben Tages aufgeblüht, die obersten Blüten hatten noch ein kurzes Hypanthium, der Griffel war noch nicht ausgewachsen und hatte grüne, trockene Narben. Am Abend desselben Tages zwischen 17 und 20 Uhr wurde bestäubt. Um zu verhindern, daß Unterschiede zwischen den Pollenblüten die zu erwartenden Differenzen überlagern würden, wurden alle Blüten einer Infloreszenz mit dem Pollen einer einzigen Blüte

des zu testenden Bastards bestäubt. Für die Testkreuzungen eines jeden Bastards wurden 4 oder 5 Infloreszenzen und die entsprechende Anzahl von Blüten als Pollenspender verwendet. Alle Kreuzungen wurden am selben Tag ausgeführt. Für die Testkreuzungen auf *Oenothera flavens* · *stringens sulfurea* pollensteril wurde entsprechend verfahren.

### 3. Samenansatz

Von den 7 bis 14 bestäubten Blüten ergaben die Kapseln mit den niedrigen Stellungsnummern, jeweils etwa die Hälfte (4 bis 7 je Infloreszenz), Samenansatz. Die Anzahl der Samen nahm mit zunehmender Stellungsnummer der Kapsel ab. Die ersten Kapseln ergaben in Abhängigkeit von dem als Pollenspender verwendeten Bastard zwischen 100 und 350 Nachkommen, die letzten samenhaltigen Kapseln in einem Fall 88, meist jedoch zwischen 2 und 20 Nachkommen. Die Altersvariation der verwendeten weiblichen Blüten war also in jedem Fall groß genug, um die Hypothese zu testen.

Die Nachkommen wurden in den beiden folgenden Jahren aufgezogen und nach dem Merkmal Blütenfarbe (gelb — *sulfurea*), in den entsprechenden Kreuzungen auch nach dem Merkmal Pollenfertilität (fertil — steril) bonitiert.

### 4. Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung wurde zur Prüfung der Homogenität der Spaltungsverhältnisse der  $\chi^2$ -Test verwendet. Der Vergleich von Prozentzahlen erfolgt mit dem *t*-Test nach Winkeltransformation. Es wurde eine Fehlerwahrscheinlichkeit  $\alpha = 0,01$  vorgegeben.

## Ergebnisse

### 1. Kontrollkreuzungen

Zur Kontrolle für den Versuchseinfluß diente die Nachkommenschaft eines Bastards, der keine Gonenkonkurrenz erwarten läßt. Die Kreuzungen mit Pollen von *Oe. hookeri* +<sup>s</sup> · *hookeri* s ergaben 5 Infloreszenzen mit je 4 bis 5 samenhaltigen Kapseln. Im Durchschnitt traten in den Aufzuchten dieser Samen je 50% *sulfurea*- und gelbblütige Pflanzen auf (Variationsbreite 31 bis 58% *sulfurea*). Die Spaltung gelb: *sulfurea* ist in Übereinstimmung mit der Erwartung 1:1. Die Differenzen zwischen den 5 Infloreszenzen (= Nachkommenschaften je einer Blüte) und den Kapseln einer jeden Infloreszenz sind unter Berücksichtigung der Individuenzahlen der einzelnen Nachkommenschaften als zufällig anzusehen ( $\chi^2_{\text{hom}} = 31,9$ ; 24 Fr. gr;  $0,10 > P > 0,05$ ). Die Differenzen lassen keine Beziehungen zur Stellungsnummer der Kapsel oder der Anzahl der Nachkommen je Kapsel erkennen. Daraus folgt, daß das Alter des Griffels allein keine Verschiebung der Spaltungszahlen bewirkt.

### 2. Kreuzungen mit zu erwartender Gonenkonkurrenz

Es wurden 4 Kombinationen der Komplexe *hookeri* und *flavens*, wie sie auch in den früheren Untersuchungen verwendet wurden, in Rückkreuzungen auf *Oe. hookeri sulfurea* geprüft.

a. *hookeri* +<sup>s</sup> · *flavens* s. Aus 5 Infloreszenzen mit 2 bis 4 samenhaltigen Kapseln schwankt der Anteil

der *sulfurea*-blütigen Nachkommen zwischen 10 und 48%, er beträgt im Mittel 20,8%. Die Spaltung in den Nachkommenschaften ist inhomogen ( $\chi^2_{\text{hom}} = 48,6$ ; 15 Fr. gr;  $P < 0,001$ ). Mit steigender Kapselnummer und sinkender Nachkommenzahl nimmt der Anteil der *sulfurea*-blütigen Nachkommen gesichert zu.

b. *flavens* s · *hookeri* +<sup>s</sup>. Die Häufigkeit der Nachkommen mit *sulfurea*-farbigen Blüten aus 5 Infloreszenzen mit 19 Kapseln schwankt zwischen 9% und 32,5%. Unter Berücksichtigung der Individuenzahl in den einzelnen Nachkommenschaften könnten die Schwankungen noch zufällig sein ( $\chi^2_{\text{hom}} = 25,4$ ; 18 Fr. gr;  $0,2 > P > 0,1$ ). Die genauere Betrachtung zeigt aber, daß in allen 5 Infloreszenzen der Anteil der *sulfurea*-blütigen Pflanzen aus der ersten Kapsel wesentlich geringer ist als aus den übrigen. Die Zusammenfassung ergibt 13% *sulfurea*-blütige Pflanzen in den Nachkommenschaften der ersten Kapseln gegen 26,3% in den Nachkommenschaften der 4. und 5. Kapsel. Diese Unterschiede sind statistisch gesichert.

Für beide Bastarde entstehen nach der Bestäubung unreifer Griffel gesichert mehr *sulfurea*-blütige Nachkommen als nach der Bestäubung reifer Griffel.

c. *hookeri* s · *flavens* +<sup>s</sup>. Der Anteil der *sulfurea*-blütigen Nachkommen liegt zwischen 42% und 70%, im Mittel bei 61,9%. Die Spaltung in den 18 Nachkommenschaften erscheint zunächst homogen ( $\chi^2_{\text{hom}} = 2,3$ ; 17 Fr. gr;  $P > 0,9$ ), aber bei 3 von den 4 Infloreszenzen ist der Anteil der *sulfurea*-blütigen Pflanzen der Nachkommenschaften der ersten Kapsel mit 68,4% statistisch gesichert höher als in den Nachkommenschaften der Kapseln mit den Rangnummern 2 bis 5, bei denen 57,8% *sulfurea*-blütige gefunden wurden.

d. *flavens* +<sup>s</sup> · *hookeri* s. Die relative Häufigkeit der *sulfurea*-blütigen Nachkommen liegt zwischen 38% und 69%, im Mittel bei 55,2%. Diese Differenzen sind unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Individuenzahl der einzelnen Nachkommenschaften als zufällig anzusehen ( $\chi^2_{\text{hom}} = 38,3$ ; 24 Fr. gr;  $0,05 > P > 0,02$ ). In den Nachkommenschaften von 5 Infloreszenzen mit 4 bis 7 Kapseln ist keine allgemeine Tendenz festzustellen. Der Anteil der *sulfurea*-blütigen Nachkommen ist weder mit der Stellungsnummer der Kapsel noch mit der Anzahl der Nachkommen je Kapsel korreliert. Zwischen den 5 Infloreszenzen (= Nachkommenschaften je einer Blüte) bestehen keine gesicherten Unterschiede.

### 3. Weitere Kombinationskombinationen

a. *albicans* · *hookeri*. Zur Kontrolle wurden noch einige weitere Bastarde geprüft. Aus Kreuzungen mit *Oe. suaveolens* ♀ entstehen regelmäßig Bastarde mit dem Komplex *albicans*, der das Allel *s* enthält und im Pollen inaktiv ist. Aus dem Bastard *albicans* · *hookeri* kann durch crossing-over zwischen dem Translokationspunkt und dem *s*-Locus im Pollen die Kombination *hookeri* s

auftreten. Es entstehen so bei Rückkreuzung auf *Oe. hookeri sulfurea* in sehr geringer Häufigkeit *sulfurea*-blütige Nachkommen. Unabhängig von der Stellungsnummer der Kapsel ergaben sich in den geprüften Nachkommenschaften aus 15 Kapseln von 5 Infloreszenzen 5 *sulfurea*-blütige Pflanzen unter 1052 Nachkommen. Ihr Auftreten läßt keine Beziehung zur Stellungsnummer der Kapsel erkennen.

b. *flavens · stringens*. Dieser Bastard ergab aus 4 Infloreszenzen der Kreuzung auf *Oe. hookeri sulfurea*, von denen jeweils die erste und die beiden letzten samenhaltigen Kapseln ausgesät wurden, etwa 50% *sulfurea*-blütige Nachkommen. Eine Beziehung der nur wenig variierenden Spaltungsverhältnisse zur Stellungsnummer der Kapsel ist nicht zu erkennen.

Die Nachkommenschaften desselben Bastards aus Rückkreuzungen aus Pflanzen der Konstitution *Oe. flavens · stringens s s fr fr* ergab relativ wenige Nachkommen (zwei Infloreszenzen, 114 Pflanzen, davon 36 *sulfurea*). Die Aufspaltung ist in Anbetracht der geringen Individuenzahl noch als zufällige Abweichung von der Erwartung 1:1 anzusehen. Die einzelnen Aufzuchten sind homogen.

Bei diesem Bastard ergaben sich, ebenso wie bei anderen Kombinationen mit *stringens*, durch die Berücksichtigung des Locus *fr* (Pollensterilität) keine neuen Gesichtspunkte.

c. *albicans s · stringens + s*. Aus den Kreuzungen von *Oe. suaveolens* mit *Oe. strigosa* wurden Bastarde der Komplexkonstitution *albicans · stringens* erhalten. Für ihre Nachkommenschaften gilt dasselbe wie für *albicans · hookeri*. In den Nachkommenschaften, die durch Kreuzungen der Bastarde auf *Oe. hookeri sulfurea* und *Oe. flavens · stringens s s* erhalten wurden, traten etwa 0,5% *sulfurea*-blütige Pflanzen auf, ohne daß eine Beziehung zur Stellungsnummer der Kapsel zu erkennen wäre (33 Nachkommenschaften aus neun Infloreszenzen, 2106 Pflanzen, darunter 8 *sulfurea*).

d. *hookeri s · stringens*. Dieser Bastard ergibt in der Nachkommenschaft der Rückkreuzung auf *Oe. hookeri sulfurea* durch die Bevorzugung der Pollenkörner mit den Chromosomen 1 · 2 · 3 · 4 des *hookeri*-Komplexes einen sehr großen Überschuß an *sulfurea*-blütigen Pflanzen (zwischen 62 und 90%). Der Vergleich der Spaltungsverhältnisse zwischen den einzelnen Kapselnachkommenschaften ergibt Inhomogenität ( $P < 0,001$ ), aber es läßt sich keine Beziehung zwischen Stellungsnummer der Kapsel und der Aufspaltung erkennen.

### Diskussion

Die als Kontrolle durchgeführten Kreuzungen mit Bastarden der Komplexkombination *hookeri · hookeri*, *albicans · hookeri*, *flavens · stringens* und *albicans · stringens*, für die bisher keine Gonenkonkurrenz nachgewiesen wurde, zeigen deutlich, daß das Alter der bestäubten Griffel für sich genommen keinen Einfluß auf die Spaltung der untersuchten Testmerkmale hat. Die Nachkommenschaft der Bastarde mit den Komplexen *hookeri s* und *flavens + s*, in denen die Benachteiligung der Gameten mit den *flavens*-

Chromosomen zwar deutlich, aber nicht übermäßig groß ist, lassen keine oder nur geringe Differenzen der Spaltungszahlen in Abhängigkeit vom Griffelalter erkennen. Anders verhalten sich dagegen die Bastarde mit den Komplexen *hookeri + s* und *flavens s*, bei denen die Konkurrenz zwischen Gonen mit *flavens ga<sup>-</sup>* und *hookeri ga<sup>+</sup>* besonders deutlich zum Ausdruck kommt. Wenn Griffel verschiedenen Reifegrades mit Pollen dieses Bastards bestäubt wurden, ist in der Nachkommenschaft eine Verschiebung der Spaltungszahlen zu erkennen, in dem Sinne, daß die an sich benachteiligten Pollenschläuche, die durch das aus *flavens* stammende Allel *s* markiert sind, bei Bestäubung von jungen unreifen Griffeln eine deutlich größere Befruchtungshäufigkeit haben als bei Bestäubung von reifen Griffeln. Dies deutet darauf hin, daß tatsächlich eine Verzögerung der Entwicklung dieser Pollenschläuche entweder bei der Keimung oder beim ersten Wachstumsstadium im Griffel gegenüber den anderen Pollenschläuchen mit den entsprechenden *hookeri*-Allelen stattfindet. Diese Verzögerung ist von der Art, daß sie bei Bestäubung von unreifen Griffeln in Folge ihrer längeren Entwicklungsdauer oder des späteren Entwicklungsbeginns größere Chancen haben, nach dem Durchwachsen des Griffels im Fruchtknoten gerade befruchtungsfähige Samenanlagen vorzufinden.

Hieraus ergibt sich, daß dem Verlauf der Keimung der Pollenkörner auf der Narbe und dem Wachstum im Griffel in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand der bestäubten Blüte besondere Aufmerksamkeit zu widmen ist.

### Zusammenfassung

Bei Bastardnachkommenschaften, für die Gonenkonkurrenz im Pollen nachgewiesen wurde, wurde eine Abhängigkeit der Spaltungsverhältnisse der Testmerkmale vom Entwicklungszustand des Griffels zur Zeit der Bestäubung nachgewiesen. Die Ergebnisse sind im Einklang mit der Hypothese, daß die relative Hemmung unter dem Einfluß des Allels *ga<sup>-</sup>* sich besonders bei der Keimung und dem ersten Wachstum der Pollenschläuche auswirkt.

### Literatur

1. 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). — 2. Harte, C.: Certationsversuch zur Gonenkonkurrenz unter dem Einfluß des Locus *Ga* bei *Oenothera*. Theoret. Appl. Genetics **39**, 320–325 (1969b).

Eingegangen am 20. Dezember 1971

Angenommen durch W. Seyffert

Frau Professor Dr. C. Harte  
Institut für Entwicklungsphysiologie  
Universität zu Köln  
Gyrhofstr. 17  
D-5 Köln (Germany/BRD)