

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

ÜBER DAS VERHALTEN ZWEIER ZWERGFORMMUTANTEN  
VON *ANTIRRHINUM MAJUS* L. BEI PFROPFUNG UND BEHANDLUNG  
MIT GIBBERELLINSÄURE

Von

RAINER BERGFELD

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 4. Dezember 1959)

Einleitung

Bei Mutationsversuchen mit *Antirrhinum majus* (OEHLKERS 1956, BERGFELD 1957) traten unter anderem 2 Zwergwuchsmutanten auf, die untereinander erhebliche Unterschiede aufwiesen. Nun zeigten zahlreiche Versuche der letzten Jahre, daß Gibberellinsäure nicht nur eine starke Sproßförderung der behandelten Pflanze zur Folge hat (u. a. BUKOVAC und WITTEW 1946, RAPPAPORT 1957, HAESLOOP und GREULACH 1957), sondern daß bei entsprechender Gibberellinapplikation einzelne genetisch bedingte Zwergformen einen normalen Wuchs erreichen können (BRIAN und HEMMING 1955, PHINNEY 1956). In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, ob der geänderte Wuchs bei den beiden *Antirrhinum*-Mutanten auf gleiche Störungen im Entwicklungsprozeß zurückzuführen sind, wobei diese einmal schwächer und einmal stärker wirksam werden, oder ob jeweils vollkommen andere Glieder, die die Entwicklung der Pflanze steuern, betroffen wurden.

Material und Methode

Die zu den Versuchen verwendeten Zwergformmutanten waren die Mutante *densa* (vgl. SCHICK und STUBBE 1932) und eine noch nicht beschriebene Mutante „Halbzweig“ (*H<sub>z</sub>*). Für die Pfropfungen und zur Kontrolle bei den Gibberellinsäure- (GS) Versuchen wurden normale Pflanzen der Sippe 50 von *Antirrhinum majus* verwendet. Die Mutante *densa* zeichnet sich durch sehr stark gestauchte Internodien aus und vor allem durch sehr kleine Blättchen, während die Mutante *Halbzweig* nahezu normal große Blätter besitzt und die Blattwirtel durch deutlich erkennbare Internodien getrennt sind. Ihrem Habitus nach würde sie eventuell der von STUBBE (1941) beschriebenen Mutante *inhibita* entsprechen. Die Pfropfungen wurden an 12 Wochen alten Pflanzen durchgeführt, und zwar mit jeder Mutante mindestens 5 und die dazu gehörigen reziproken Pfropfungen. Die Pfropfstelle lag immer über einem Knoten. Die Wunde wurde bis zum Anwachsen des Reises durch Bast und feuchte Watte vor dem Austrocknen geschützt. Als Pfropfreis wurde ein 2 cm langes Stück des Sproßgipfels verwendet. Die nach dem Pfropfen verstärkenden Achselknospen mußten immer abgeschnitten werden. Bis auf die Pfropfung *normal* auf *densa* (Reis zuerst genannt) gelangen von jeder Pfropfreihe mindestens 4 Pfropfungen. Die Gibberellinsäure (geliefert von Fa. C. Roth, Karlsruhe) gelangte in einer Konzentration von  $10^{-5}$  g/ml 3mal wöchentlich, entweder durch Besprühen oder durch Auftropfen von 0,3 ml Lösung auf die Gipfelknospe zur Anwendung. Die Reaktion war bei beiden Applikationsweisen gleich. Begonnen wurde mit den Versuchen 10 Wochen nach Keimung der Pflanzen, wenn der Wuchscharakter der Mutanten zu erkennen war. Die Versuchsdauer erstreckte sich über 3 Wochen bzw. bis zum Blühbeginn.

## Ergebnisse

1. Pfropfungen zwischen *Antirrhinum majus* L.  
und der Mutante „Halbzweig“

Diese Pfropfungen ergaben eindeutige Veränderungen des Pfropfreises durch die genetisch anders gestaltete Unterlage (s. Abb. 1). Bei der Pfropfung *H<sub>z</sub>* auf eine normale Unterlage zeigte es sich, daß das Reis eine Streckung der Internodien erfährt, die hierbei eine Länge erreichen wie die eines normalen Sproßes. Nicht mit strecken sich die Internodien, die während des Pfropfens schon ausgebildet waren. Dies scheint im Zusammenhang zu stehen mit dem geänderten Stoff-

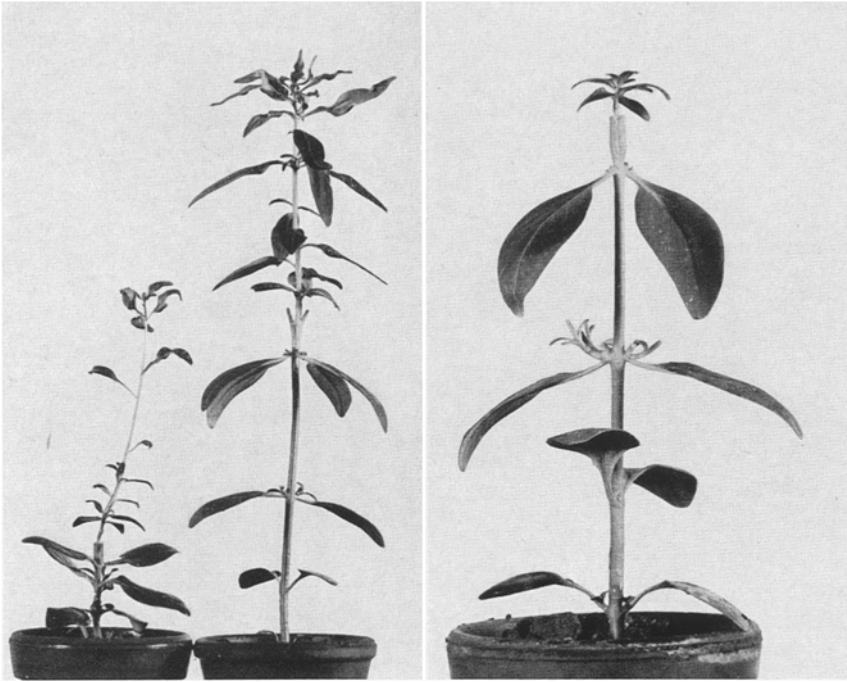


Abb. 1

Abb. 2

Abb. 1. Links Pfropfung von *normal* auf *H<sub>z</sub>*; rechts *H<sub>z</sub>* auf *normal* ( $\frac{1}{2}$  nat. Größe)

Abb. 2. Pfropfung von *densa* auf normale Unterlage (nat. Größe)

transport während des Verwachsens. Im Gegensatz zu der Kombination *normal* auf *H<sub>z</sub>* entwickelten sich bei der umgekehrten Paarung die Reiser kräftig weiter. Bei *normal* auf *H<sub>z</sub>* entwickelt sich das Reis sehr schwächlich, der Sproßdurchmesser ist sehr klein. Auffallend dabei ist eine häufige Streckung der Nodien. Auch ist das Wachstum des normalen Reises etwas gehemmt. Auf Abb. 1 ist die Pfropfung *normal* auf *H<sub>z</sub>* 14 Tage älter als die Kombination *H<sub>z</sub>* auf *normal*. Es mag bei der Entwicklung der Reiser mit von Bedeutung sein, in welchem Maße die beiden Partner miteinander verwachsen und dadurch ein entsprechender Stofftransport ermöglicht wird. Es war auffallend, daß die Pfropfungen auf normaler Unterlage relativ gut verwachsen, während es umgekehrt weniger gut gelang.

## 2. Pfropfungen zwischen *Antirrhinum majus* L. und der Mutante *densa*

Bei diesen Versuchen wuchsen nur die Pfropfung von *densa* auf *normal* an. Die umgekehrte Paarung gelang bisher nicht. Welcher Art hierbei die Unverträglichkeit war, kann nicht entschieden werden. — Im Gegensatz zum *H<sub>z</sub>*-Reis auf normaler Unterlage übte die Unterlage auf das *densa*-Reis keinen Einfluß aus. Dies behielt immer seinen *densa*-Charakter bei (Abb. 2).

## 3. Versuche mit Gibberellinsäure

Gibberellinsäure förderte bei allen behandelten Pflanzen das Streckungswachstum (Abb. 3, 4). Aber nur die *H<sub>z</sub>*-Pflanzen erreichen Ausmaße wie eine

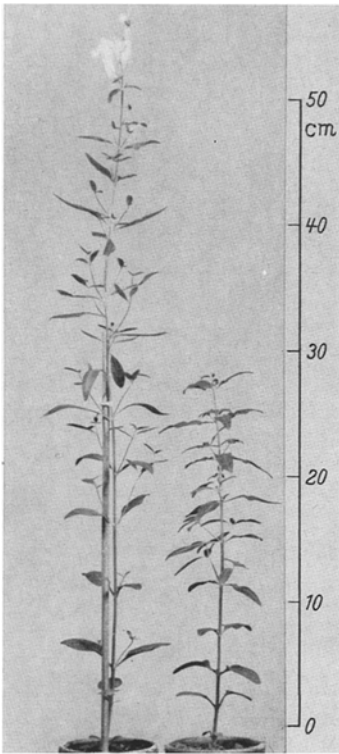


Abb. 3

Abb. 3. Gleich alte normale S 50-Pflanzen von *Antirrhinum majus*. Links mit GS behandelt, rechts unbehandelt

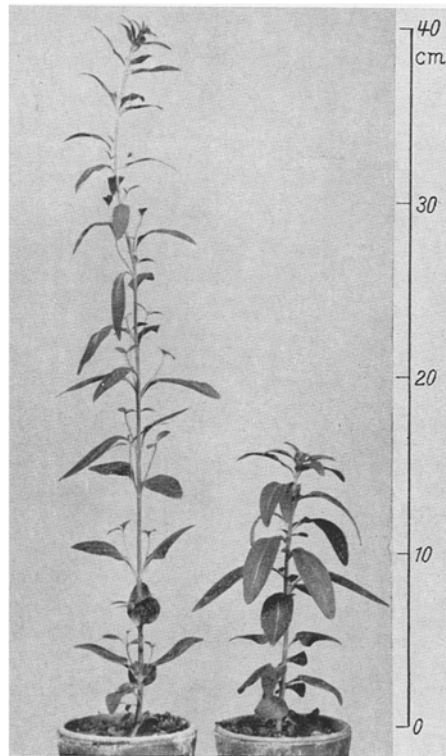


Abb. 4

Abb. 4. Mutante „Halbzweig“; links mit GS behandelt, rechts unbehandelt

normale unbehandelte Pflanze. Die Mutante streckte sich auf ein Mehrfaches ihrer Normalform, behielt aber die ursprünglichen Blattdimensionen vorerst nahezu unverändert bei (Abb. 5). Die starke Förderung des Sproßes war bei allen Pflanzen nicht nur auf eine Streckung der betreffenden Sproßzonen zurückzuführen, es wurden auch 1—2 Blattwirtelpaare mehr angelegt. In späteren Stadien war dies allerdings nicht mehr exakt zu erkennen, weil sich die Nodien stark streckten. Letzteres nahm wieder ab, wenn keine Gibberellinsäure mehr appliziert wurde.

Parallel mit der Streckung des Sproßes ging auch eine starke Förderung der Achseltriebe.

Währte die Applikation bis zur Blütenbildung, so war vor allem bei normalen Pflanzen und bei den Halbzween zu beobachten, daß an der stark gestreckten Infloreszenz bemerkenswert wenig Blüten, häufig nur 4—5, angelegt wurden und zwischen den einzelnen Blüten vielfach ein bis mehrere nahezu normale Laubblätter sich entwickelten. Außerdem blühten die behandelten Pflanzen 14 bis 18 Tage früher als die Kontrollen. Näheres über die vegetative Entwicklung ist aus der Tabelle zu ersehen.

Bei der Mutante *densa* konnte wegen der sehr starken Stauchung die Zahl der Internodien und folglich auch nicht ihre Länge genau bestimmt werden. Auffallend ist, daß die Blätter nicht oder nur unwesentlich in ihrem Wuchs beeinflußt wurden. Es wurden bei den Messungen immer nur 20 der am weitesten entwickelten Blätter genommen. Es zeigte sich, daß sie in ihrer Entwicklung eher gehemmt wurden als gefördert.

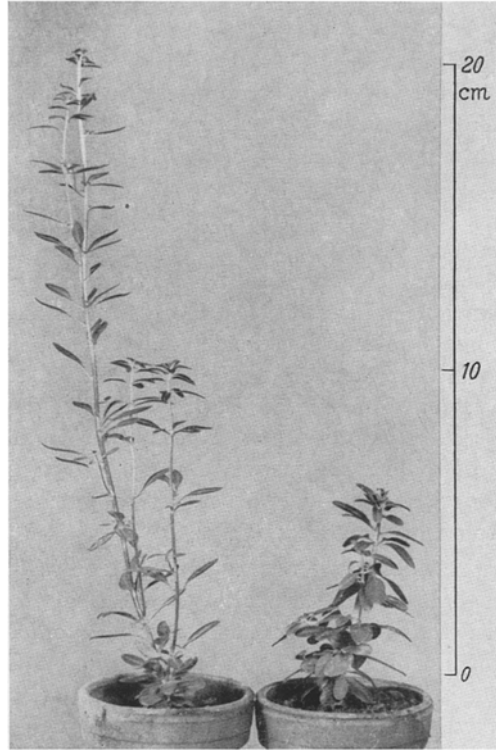


Abb. 5. Mutante *densa*; linke Pflanze mit GS besprüht, rechts unbehandelt

Tabelle

		Gesamthöhe ab Keimblattwirtel		Zahl der entwickelten Laubblatt-paare	Länge und Breite der Laubblätter M	Länge der Internodien		
		M	V			1.	2.	3.
S 50-Pflanzen . . .	2. 5. 59	178,0	176,7—179,3	4	45,2 × 22,2	18,4	20,0	—
S 50-Pflanzen . . .	22. 5. 59	217,0	209,9—225,1	6—7	46,2 × 23,8	22,5	28,0	30,0
S 50 + GS . . .	22. 5. 59	405,0	381,9—423,1	10—12	45,1 × 23,2	26,0	36,1	57,1
Halbzweig . . .	2. 5. 59	81,2	74,4— 88,0	4	42,8 × 27,0	8,8	9,1	—
Halbzweig . . .	22. 5. 59	97,5	88,1—106,9	6—7	43,0 × 26,8	11,0	10,5	8,5
Halbzweig + GS	22. 5. 59	257,5	221,3—293,8	8	42,4 × 27,2	11,4	13,4	20,2
<i>densa</i> . . . . .	2. 5. 59	45,0	40,5— 49,5	—	31,3 × 8,0	—	—	—
<i>densa</i> . . . . .	22. 5. 59	56,0	51,0— 61,0	—	30,0 × 7,8	—	—	—
<i>densa</i> + GS . . .	22. 5. 59	92,0	80,5—103,5	—	32,1 × 7,9	—	—	—

M = Mittelwert aus 10 (bei Laubblättern aus 20) Messungen; IV = 95% Vertrauensgrenze. Maßangabe in mm. Die Messungen am 2. 5. 59 wurden vor Versuchsbeginn, die am 22. 5. 59 nach dem Versuchsabbruch ausgeführt.

## Diskussion

### *Pfropfversuche*

Durch die Pfropfversuche sollte nachgewiesen werden, ob es eine in den formbildenden Prozeß eingreifende Substanz gibt, die sich vom Reis auf Unterlage oder umgekehrt übertragen läßt. Bei der Pfropfung *densa* auf eine normale Unterlage ist es nicht der Fall. Die umgekehrte Pfropfung gelang nicht. Anders verhielten sich die Pfropfreiser von *Hz* auf normal oder bei der umgekehrten Kombination. Bei dem *Hz*-Reis auf der normalen Unterlage scheint es so zu sein, daß hier eine Hemmung aufgehoben wird, die in der intakten *Hz*-Pflanze vorlag. Ein Streckungsstoff, der GS-Charakter haben kann (vgl. BRIAN 1958), wird in seiner Funktion nicht mehr durch einen Stoff gehemmt, der im basalen Bereich oder Wurzel der Pflanze gebildet wird. LIBBERT (1957) fand bei seinen Versuchen 2 Hemmstoffe in der Wurzel, die die Auxinwirkung hemmen. Bei der Mutante *Hz* kann man einen Stoff vermuten, der das gleiche mit einem ähnlichen Wirkstoff vollbringt. Das würde dann auch erklären, warum das normale Reis auf *Hz*-Unterlage gehemmt wächst. Hier würde der in der Unterlage gebildete Hemmstoff wirksam werden.

BRIAN und HEMMING (1957), KUSE (1958) und andere wiesen nach, daß GS in der Pflanze nur wirksam werden kann in Gegenwart von Auxinen oder bei gleichzeitiger Applikation von IES. Wenn die in der Pflanze vorliegenden Auxine unwirksam gemacht werden, können GS-Gaben kein verstärktes Wachstum erzielen. LOCKHART (1957) folgerte aus seinen Versuchen, daß die GS in der Sproßspitze gebildet wird. Dies könnte bei den Zwergformen bedeuten, daß entweder ihre GS-Synthese blockiert ist oder die Wirkung, wie oben angenommen, durch andere Faktoren gehemmt wird. Ersteres kann bei der Mutante *densa* vorliegen. Es scheint unter anderem die GS-Synthese blockiert zu sein, aber nicht allein, sonst müßte durch GS-Gaben ein angenähert normales Wachstum erreicht werden. Zu beachten ist hierbei, daß wahrscheinlich jede Art spezifische GS-ähnliche Substanzen besitzt (SIMPSON 1958, RADLEY 1958). Bezüglich der Probleme von Pfropfungen genotypisch verschiedener Pflanzen sei auf die Arbeit von BÖHME (1954) und die dort zitierte Literatur verwiesen.

### *Behandlung mit Gibberellinsäure*

Die zahlreichen Versuche, die in den vergangenen Jahren mit GS durchgeführt wurden, zeigten im allgemeinen 2 Ergebnisse. Einmal eine starke Förderung des Sproßwachstums, zum anderen bei Langtagpflanzen eine Förderung des Langtaghabitus bzw. Beschleunigung der Blütenbildung (vgl. LANG 1957, WITTEWITZ und BUKOVAC 1957 b, LANGRIDGE 1957 u. a.), bei den Kurztagpflanzen kann es eine Langtageinwirkung ersetzen (vgl. u. a. HARDER und BÜNSOW 1957, LONA 1958). In dieser Hinsicht überrascht es auch nicht, daß bei *Antirrhinum majus* L. ebenfalls eine Beschleunigung der Blütenbildung zu beobachten war, da die Pflanzen, wenn auch keinen besonders ausgeprägten, Langtagecharakter haben. Sie blühten durchschnittlich 14 Tage früher als die Kontrollen. Ein entsprechender Versuch mit Pflanzen, die im Kurztag gehalten wurden, steht noch aus. Auch in anderer Hinsicht verhielten sich die Pflanzen so, wie schon an anderen zahlreichen Objekten beschrieben.

Auffällig ist bei allen Pflanzen, die mit GS besprüht wurden, daß parallel mit der starken Sproßförderung eine Reduktion des Sproßquerschnittes geht. V. A. GREULACH und G. HAESLOOP (1958a, 1958b) zeigten an *Phaseolus vulgaris*, daß nicht die Stärke der Rinde beeinflußt wird, sondern der Durchmesser des Markes abnimmt, was dann den entsprechend dünneren Sproßquerschnitt zur Folge hat. Die beiden genannten Autoren wiesen auch an *Xanthium pennsylvanicum* (1958) und *Phaseolus vulgaris* (1956b) nach, daß die Sproßförderung durch GS nicht nur auf eine Zellstreckung zurückzuführen ist, sondern hauptsächlich auf vermehrte Zellteilungen. Darauf läßt sich auch die Streckung der Nodien zurückführen, die man bei GS-behandelten Pflanzen immer antrifft, und daß mehr Blattwirtel angelegt werden (vgl. Tabelle), wenngleich sie auch auseinandergerückt sind. In einem gewissen Gegensatz zu der Sproßförderung steht, daß die Blätter nicht mit in dieser Richtung beeinflußt werden, sondern in unseren Versuchen eher in der Entwicklung gehemmt bleiben. Die Abweichungen ließen sich allerdings statistisch nicht genau sichern. Bezüglich der Beeinflussung des Blattwachstums durch GS widersprechen sich die Angaben in der Literatur. HAESLOOP und GREULACH (1958) stellten an *Xanthium pen.* ebenfalls eine Reduktion der Blattgröße fest, während GRAY (1953) bei Bohnenblättern z. B. eine ziemlich große Förderung maß. Ebenso fand KRIBBEN (1957) an Gurkenkeimblättern durch GS-Injektion eine Förderung. KURAISHI und HASHIMOTO (1957) untersuchten diesbezüglich Blätter von *Phaseolus*, von *Pisum sativum* und *Raphanus sativus*. Sie beobachteten, daß GS die Blattgröße fördern kann, aber nur, wenn das Blatt isoliert in einem GS-haltigen Medium schwimmt. Aber es tritt kein Effekt auf, wenn das Blatt an der intakten Pflanze bleibt. Man vermutet hier eine Beziehung zu dem starken Sproßwachstum.

### Zusammenfassung

1. Der gehemmte Wuchs bei der *inhibita*-ähnlichen Mutante „Halbzweig“ (*H<sub>z</sub>*) ist, wie Pfropfungen zeigten, auf die Hemmung der Wirkung eines Wuchsstoffes zurückzuführen, während bei der Mutante *densa* die Synthese eines Wuchsstoffes blockiert zu sein scheint.
2. GS kann bei der *inhibita*-ähnlichen Mutante (*H<sub>z</sub>*) den Zwergwuchs aufheben. Der sich entwickelnde Sproß zeigt aber die typischen Merkmale einer GS-Behandlung. Bei der Mutante *densa* läßt sich durch GS der gehemmte Wuchs nicht in dem Maße aufheben. Sie behält charakteristische Merkmale bei.
3. GS fördert bei allen behandelten Pflanzen das Sproßwachstum unter den bekanntesten Erscheinungen, wirkt aber schwach hemmend auf das Blattwachstum.
4. Die Blütenbildung wird bei normalen Pflanzen und der *inhibita*-ähnlichen (*H<sub>z</sub>*) Mutante wesentlich durch GS gefördert.

Herrn Prof. Dr. F. OEHLKERS danke ich für die Förderung aller Versuche. Der „Deutschen Forschungsgemeinschaft“ bin ich für die Überlassung der nötigen Hilfsmittel zu Dank verpflichtet.

### Literatur

ARNOLD, H.: Über die spezifische Beeinflussung von Pfropfpartnern bei Tomaten. *Wiss. Z. Univ. Greifswald II, naturw.-math. Reihe* **5**, 317—325 (1953). — BERGFELD, R.: Mutationsauslösung durch Chemikalien bei *Antirrhinum majus* L. *Z. Vererb.-Lehre* **89**, 131—142 (1958). — BÖHME, H.: Untersuchungen zum Problem der genetischen Bedeutung von Pfropfungen zwischen genotypisch verschiedenen Pflanzen. *Z. Pflanzenzücht.* **33**, 367—418 (1954). —

BRIAN, P. W.: Role of gibberellin-like hormones in regulation of plant growth and flowering. *Nature* (Lond.) **181**, 1122—1123 (1958). — BRIAN, P. W., and H. G. HEMMING: A relation between the effects of gibberellic acid and indolylic acid on plant cell extension. *Nature* (Lond.) **179**, 417 (1957). — The effect gibberellic acid on shoot growth of pea seedlings. *Physiol. Plantarum* **8**, 669—681 (1955). — BUKOVAC, M. G., and S. W. WITTWER: Gibberellic acid and higher plants. I. General growth responses. *Quart. Bull. Michigan agric. Exp. Stat.* **39**, 307—320 (1956). — II. Induction of flowering in biennials. *Quart. Bull. Michigan agric. Exp. Stat.* **39**, 650—660 (1957). — CHAILAKHJAN, M. K.: The effect of gibberellin on the growth and development plants. *Bot. Z.* **43**, 927—952 (1958). — GRAY, A. L.: Alteration of leaf size and shape and other changes caused by gibberellins in plants. *Amer. J. Bot.* **44**, 674—682 (1957). — GREULACH, V. A., and J. G. HAESLOOP: Effect of gibberellic acid on cell division and cell elongation in *Phaseolus vulgaris*. *ASB Bull., Tallahassee, Florida* **5**, 8 (1958a). GREULACH, V. A., and J. G. WITTWER: The influence of gibberellic acid on the cell division and cell elongation in *Phaseolus vulgaris*. *Amer. J. Bot.* **45**, 566 (1958b). — HAESLOOP, J. G., and V. A. GREULACH: Effects of gibberellic acids on the growth and development of *Xanthium pennsylvanicum*. *J. Eliska Mitchell Sci. Soc.* **74**, 65—67 (1958). — HARDER, R., u. R. BÜNSOW: Über die Wirkung von Gibberellin auf Entwicklung und Blütenbildung der Kurztagpflanze *Kalanchoe bloßfeldiana*. *Planta* (Berl.) **51**, 201—222 (1958). — HESS, D.: Die Wirkung von Gibberellinsäure auf Entwicklung, Stickstoff- und Nukleinsäure-Gehalt von *Streptocarpus Wendlandii*. *Naturwiss.* **46**, 408—409 (1959). — KNAPP, R.: Über die Wirkung von Gibberellin auf Wachstum und Blütenbildung bei verschiedenen Temperatur- und Lichtverhältnissen. *Z. Naturforsch.* **116**, 698—704 (1956). — KRIBBEN, F. I.: Gibberellinsäure und Blattwachstum. *Naturwiss.* **44**, 429 (1957). — KURASHI, S., and T. HASHIMOTO: Promotion of leaf growth and acceleration of stem elongation by gibberellin. *Bot. Mag. (Tokyo)* **70**, 86—92 (1957). — KUSE, G.: Necessity of auxin for the growth effect of gibberellin. *Bot. Mag. (Tokyo)* **71**, 151—159 (1958). — LANP, A.: Stem elongation in a rosette plant, induced by gibberellic acid. *Naturwiss.* **43**, 257—258 (1956). — The effect of gibberellin on flower formation. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **43**, 709—717 (1957). — LANGRIDGE, J.: Effect of day-length and gibberellic acid on the flowering of *Arabidopsis*. *Nature* (Lond.) **180**, 36—37 (1957). — LIBBERT, E.: Die Regulation des Wurzelwachstums durch synthetische und endogene Inhibitoren. *Planta* (Berl.) **50**, 25—40 (1957). — LOCKHART, I. A.: Studies on the organ of production of the natural gibberellin factor in higher plant. *Plant Physiol.* **32**, 204—207 (1957). — LONA, F.: Osservazioni orientative circa l'effetto dell'acido Gibberellico sullo sviluppo riproduttivo di alcune longidiurne e bravididiurne. *Ateneo parmense* **27**, 867—875 (1957). — OEHLKERS, FR.: Die Auslösung von Mutationen durch Chemikalien bei *Antirrhinum majus*. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **87**, 584—589 (1956). — PHINNEY, B. O.: Growth response of a single-gene dwarf mutants in mense to gibberellic acid. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)* **42**, 185—189 (1956). — RAPPAPORT, L.: Effect of Gibberellin on growth, flowering and fruiting of the earlypak tomato, *Lycopersicum esculentum*. *Plant Physiol.* **32**, 440—444 (1957). — SCHICK, R., u. H. STUBBE: Die Gene von *Antirrhinum majus* II. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **62**, 249—290 (1932). — STUBBE, H.: Die Gene von *Antirrhinum majus* IV. *Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre* **79**, 401—443 (1941). — VLITOS, A. I., and W. MEUDT: Relationship between shoot apex and effect of gibberellic acid on elongation of pea stems. *Nature* (Lond.) **180**, 284 (1957). — WITTWER, S. H., and B. J. BUKOVAC: Gibberellin in higher plants. III. Induction of flowering in longday annuals grown under short day. *Quart. Bull. Michigan agric. Exp. Stat.* **39**, 661—672 (1957).

Dr. R. BERGFELD, Botanisches Institut der Universität, Freiburg i. Br., Schänzlestr. 9