

Heredity 16, 497–508 (1961). — 17. SCHWEIGER, H.: Die Bestäubung tetraploiden Rotklee durch Bienen unter Isolierkäfigen. Züchter 30, 43–44 (1960). — 18. STÄHLIN, A., und D. BOMMER: Über die Wege zu einer besseren Befruchtung des Rotklee. Angew. Bot. 32, 165–185 (1958). — 19. STAPEL, CHR.: Honningbier og Rødkløverfrøavl. Tidsskr. Planteavl, København, 40, 301–313 (1934). — 20. STAPEL, CHR.: Experiments on scent-feed-

ing of honeybees with references to red clover pollination. Proceed. 1. Internat. Symp. on Pollination, 158–163 (1960). — 21. STEUCKARDT, R.: Untersuchungen über die Wirksamkeit von Honigbienen *Apis mellifica* bei der Luzernebestäubung. Z. Pflanzenzüchtung 47, 15–50 (1962). — 22. STEUCKARDT, R.: Der Einsatz von Honigbienen bei diallelen Kreuzungen insektenblütiger Fremdbefruchter. Z. Pflanzenzüchtg. 49, 161–172 (1963).

Aus dem Institut für Pflanzenzüchtung der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg
in Hohenthurm bei Halle/Saale

Beziehungen zwischen Entwicklungsstadium und Gibberellin-Sensibilität bei der Sommergerste*

Von H. SCHMALZ und D. METTIN

Mit 11 Abbildungen

A. Einleitung

Bei der Gerste tritt nach einer Gibberellinbehandlung neben vielfältigen Wirkungen auf morphologische Merkmale und den Ablauf der generativen Entwicklung (SCHMALZ 1960, 1962 u. a.) als besonders auffällige Erscheinung eine sehr starke Minderung der Fertilität auf (PALEG und ASPINALL 1958, JAMES und LUND 1960, MATHON und STROUN 1960, SCHMALZ 1960, 1962), wobei schon von MATHON und STROUN beobachtet worden ist, daß bevorzugt eine relativ späte Behandlung diesen Effekt hervorruft. Offenbar handelt es sich dabei in erster Linie um eine Beeinträchtigung der Pollenfertilität. Es können aber auch, wie in den Versuchen von PALEG und ASPINALL, unter dem Einfluß einer Gibberellinbehandlung ganze Blütenteile, Spelzen etc. reduziert werden. Die Gerste nimmt mit dieser Reaktionsweise durchaus keine Sonderstellung ein. Besonders häufig ist in letzter Zeit beim Mais eine im Prinzip ähnliche Wirkung auf die Pollenfertilität beobachtet worden, z.B. von WITTEWERT und BUKOVAC (1957), NELSON und ROSSMANN (1958), NICKERSON (1959) und CHERRY et al. (1960). Anscheinend existiert auch bei dieser Pflanzenart ein besonders sensibles Stadium. Es fällt nach NELSON und ROSSMANN (1958) mit dem Erreichen einer Infloreszenzlänge der männlichen Blüten von etwa 2,5 cm zusammen. Beim Weizen sind demgegenüber keine deutlichen destruktiven Wirkungen der Gibberelline auf die Fertilität festgestellt worden, wenn in diesem Zusammenhang von einer zu beobachtenden Erhöhung des Anteils reduzierter Ährchen an der Ährenbasis abgesehen wird. Es kommt bei bestimmten Weizensorten auch zur Bildung von Doppelährchen, die dann steril sind (SCHMALZ 1962).

Fertilitätsstörungen als Wirkung einer Gibberellinbehandlung sind nicht auf Vertreter aus der Familie der *Poaceae* beschränkt. Bei der Sonnenblume wurde ebenfalls die Pollenfertilität unter weitgehender Rückbildung der Antheren erheblich reduziert (SCHUSTER 1961). Dabei trat an Stelle der sonst gegebenen Protandrie vorwiegend Protogynie auf. Abnorme Infloreszenzen, verbunden mit herabgesetzter Fertilität, sind auch in Versuchen von YER-

MANOS und KNOWLES (1960) beim Saflor gefunden worden. Eine starke Verminderung der Pollenzahl je Anthere wurde bei *Polygonum fagopyrum* (DOIDA 1958) und bei der Kartoffel (FISCHNICH und KRUG 1959) festgestellt, wobei bei dieser der Pollen darüber hinaus nur noch eine unbefriedigende Befruchtungsfähigkeit besaß.

Nachdem somit für die Gerste mehrfach die fertilitätsmindernde Wirkung einer Gibberellin-Applikation nachgewiesen war, lag es nahe zu prüfen, ob in den Ablauf der ontogenetischen Entwicklung der Gerste ein besonders empfindliches Stadium eingeschaltet ist und wenn ja, welche kausalen Zusammenhänge zwischen der Gibberellinanwendung und der Fertilitätsreduktion bestehen. Die für die Beantwortung dieser Fragestellungen erforderlichen Versuche gelangten in den Jahren 1960 und 1961 zur Durchführung. Sie ließen die Existenz eines Gibberellin-sensiblen Stadiums eindeutig erkennen [erste Angaben hierüber wurden bereits vorgelegt, SCHMALZ (1962), SCHMALZ und METTIN (1963)], womit der erste Teil der Frage bejahend beantwortet werden konnte. Dazu werden im Abschnitt C1 weitere, nunmehr detaillierte Angaben gemacht, die neben der Fertilität noch eine Reihe anderer Merkmale berücksichtigen. Für die zur Beantwortung des zweiten Frageteiles notwendigen kausalanalytischen Experimente boten sich in erster Linie cytologische Untersuchungen der meiotischen Vorgänge an, da sich naturgemäß die Vermutung aufdrängte, die Gibberellinwirkung könnte sich über eine Störung des Meioseablaufes bzw. im Verlaufe der späteren Pollenbildung entfalten. Da insbesondere BERGER (1957) gewisse Wirkungen der Gibberelline auf das Chromosomenverhalten und die Chromosomenbeschaffenheit bei *Allium cepa* festgestellt haben wollte, die in eigenen unveröffentlichten Versuchen jedoch nicht bestätigt werden konnten, mußten derartige Wechselwirkungen in erster Linie in Erwägung gezogen werden. Die in diesem Zusammenhang von uns erzielten Ergebnisse bilden den Inhalt des Abschnittes C2.

B. Material und Methoden

Als Versuchsmaterial dienten Pflanzen der älteren Sommergerstensorte 'Heines Haisa' sowie zwei röntgeninduzierte Mutanten aus dieser Sorte (MS 1196 und MS 733).

* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. GUSTAV BECKER aus Anlaß seines 60. Geburtstages am 15. März 1965 gewidmet.

Die Mutante 'MS 1196' ist „knotenlos“. Sie wurde bereits in unseren früheren Versuchen neben der Sorte 'Haisa' verwendet (SCHMALZ 1960). Dort ist auch eine nähere Beschreibung dieser Mutante, deren Halmknoten charakteristisch am Wurzelhals zusammengedrängt sind, gegeben. Für die nachfolgenden Darlegungen ist in diesem Zusammenhang der Hinweis von Bedeutung, daß die Mutante 'MS 1196' infolge einer erheblichen Spitzentaubheit in ihrer Fertilität gestört ist. Hieraus erklären sich auch die relativ niedrigen Kornbesatzwerte in der Abbildung 6.

Charakteristisches Merkmal der Mutante 'MS 733' ist ihre extreme Dichtfährigkeit. Während die Ausgangssorte 'Haisa' zum nutans-Typ gehört, muß die Mutante 'MS 733' dem zeocrithum-Typus zugerechnet werden.

Die Anzucht der Pflanzen erfolgte in allen Versuchen in unglasierten Blumentöpfen (12 cm Ø). Sämtliche Versuche sind im Gewächshaus durchgeführt worden. Nähere Angaben über die jeweiligen Versuchszeiten und Applikationstermine werden im Zusammenhang mit der Darstellung der Versuchsergebnisse gemacht.

Die Gibberellin-Applikation (Gibberellinsäurepräparat der Cyanamid Company New York; Konzentration 100 ppm) erfolgte durch ein tägliches, für alle Versuchsvarianten gleichartiges Sprühen in den jeweiligen Versuchsabschnitten.

Abgesehen von den cytologischen Ergebnissen wurden die übrigen zum größten Teil einer varianzanalytischen Auswertung unterworfen.

Für die cytologischen Untersuchungen sind in eigens dazu angelegten Versuchen (1961) aus den einzelnen Versuchsvarianten im Stadium der Mikrosporogenese Hauptähren entnommen worden. Sie wurden im Stück in Alkohol:Eisessig (3:1) fixiert und dann mit Karminessigsäure gefärbt. Zur Untersuchung des Meioseablaufes wurden die Antheren aus den Ähren herauspräpariert und zu Quetschpräparaten verarbeitet.

Bei der technischen Durchführung der Versuche, insbesondere der cytologischen Untersuchungen, hat uns Fräulein MARGRET VOLKMER tatkräftig unterstützt, wofür wir ihr auch an dieser Stelle besonders danken möchten.

C. Versuchsergebnisse

1. Wirkung einer Gibberellin-Applikation in verschiedenen Entwicklungsstadien auf die Fertilität und morphologische Merkmale

Hier werden zunächst die an der Mutante 'MS 1196' im Jahre 1960 gewonnenen Versuchsergebnisse dargestellt (Abb. 1 bis 6).

Wie aus diesen Abbildungen ersichtlich, erfolgte, abgesehen von den beiden Kontrollvarianten (ohne Behandlung und ständige Behandlung), eine jeweils einwöchentliche Gibberellinbehandlung (tägliches Sprühen) in systematisch abgestuften Altersstadien. Die ständige Gibberellinbehandlung umfaßte den gesamten Zeitraum von der 1. bis zur 9. Woche. Der Versuchsbeginn ist mit dem beginnenden Zweiblattstadium (Pflanzenalter etwa sechs Tage) anzusetzen. Jede Versuchsvariante umfaßte 25 Pflanzen.

Abb. 1 zeigt zunächst den entwicklungsbeschleunigenden Effekt der Gibberellinbehandlungen. Abgesehen von der 1. Wachstumswoche nach Versuchsbeginn war in jeder Versuchsvariante eine signifikante Verfrühung des Ährenschiebens gegenüber der unbehandelten Kontrolle zu beobachten, wobei die Wirkung einer Behandlung in der 3., 4. und 6. Woche völlig bzw. nahezu einer ständigen neunwöchentlichen Behandlung gleichkam. Das Ergebnis der Behandlung in der 5. Woche hebt sich etwas aus dem Trend heraus, es ist aber doch wohl offensichtlich, daß im Bereich der 3. bis 6. Wachstumswoche eine besonders starke Wirkung vorlag, ein Befund, der sich

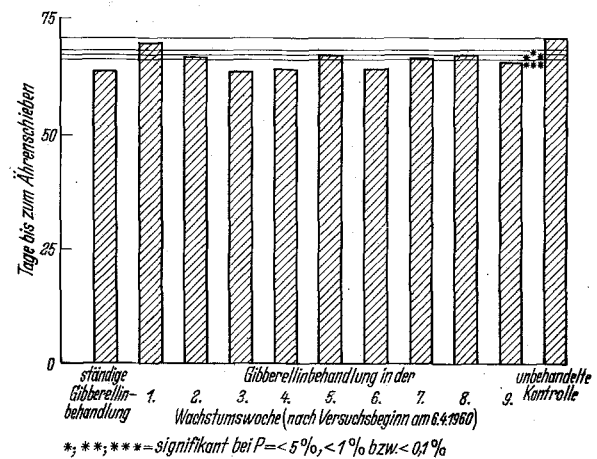


Abb. 1. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Tage bis zum Ährenschieben in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

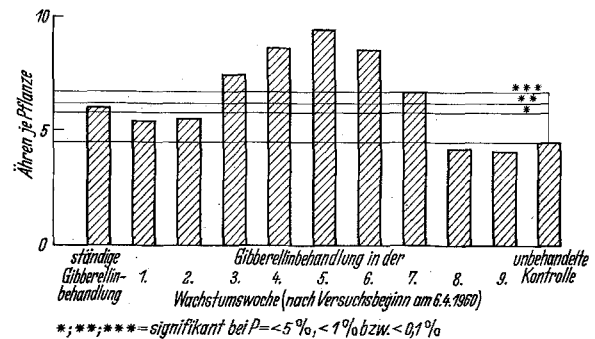


Abb. 2. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Beährung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

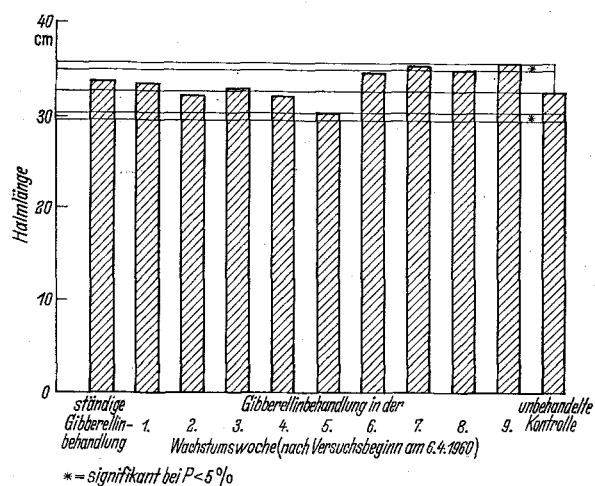


Abb. 3. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Halmhöhe in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

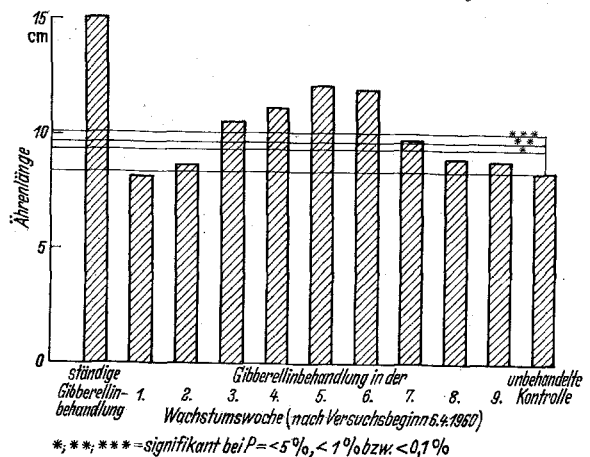


Abb. 4. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Ährenlänge in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

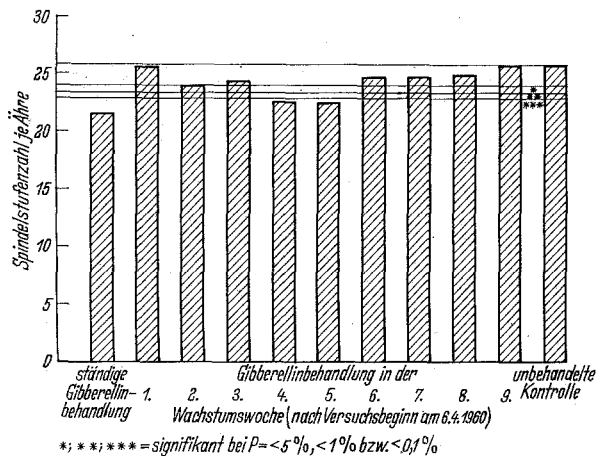


Abb. 5. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Spindelstufenzahl in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

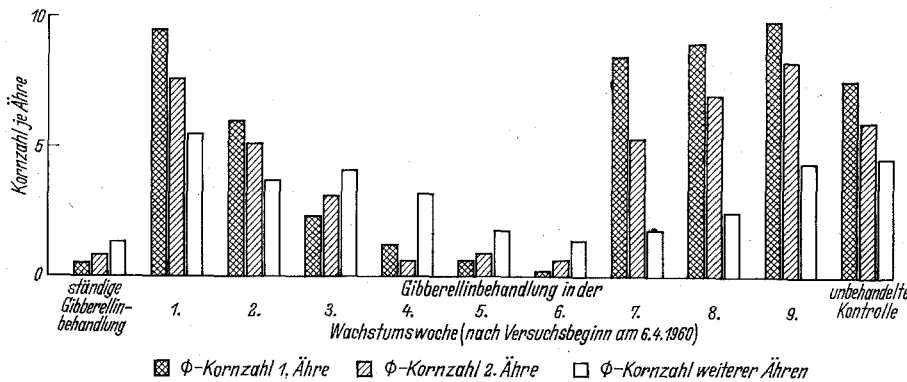


Abb. 6. „Knotenlose“ Mutante 'MS 1196' aus 'Haisa', Bekörnung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung.

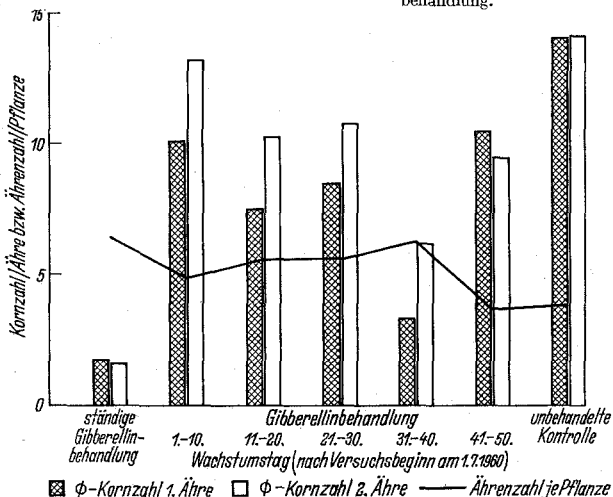


Abb. 7. Sommergerstensorte 'Haisa', Bekörnung und Beähnung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinbehandlung. Das Ährenschieben trat etwa 60 Tage nach Versuchsbeginn ein.

mit den folgenden Ergebnissen gut in Übereinstimmung bringen läßt.

Für das Merkmal Beähnung (Abb. 2) war eine erhebliche Steigerung der Ährenzahl je Pflanze bei ständiger Behandlung zu beobachten, ein Befund, der sich mit einem entsprechenden an der Sorte 'Haisa' deckt (SCHMALZ 1962). Besonders auffallend ist aber, daß eine Behandlung in der 3. bis 7. Woche nach Versuchsbeginn, insbesondere in der 5., die Ährenzahl je Pflanze außerordentlich stark ansteigen ließ. Es muß in diesem Zusammenhange vermerkt werden, daß in diesen Varianten die Abreife dieser vermehrten Ähren sehr stark verzögert war. Es ergab sich eine Art Zwiewuchs, was darauf schließen läßt, daß unge-

achtet der Verfrühung des Ährenschiebens der Hauptähren die Bestockungsneigung der Pflanzen verstärkt erhalten blieb.

Die Halmlänge der Versuchspflanzen (Abb. 3) war nach einer Behandlung in frühen Stadien nicht signifikant beeinflusst, lag dann in der 5. Woche auffallend niedrig, um bei einer späteren Behandlung (6. bis 9. Woche) durchgängig (teilweise signifikant) die unbehandelte Kontrollvariante zu übertreffen.

Eine außerordentlich starke Wirkung ging bei ständiger Gibberellin-Behandlung auf das Merkmal Ährenlänge aus (Abb. 4). Die Effekte der einwöchentlichen Behandlungen blieben zwar in jedem Falle wesentlich hinter dieser Dauerbehandlung zurück, sie hoben sich im Vergleich zur Kontrolle aber teilweise doch stark heraus (3. bis 7. Woche) mit einem Maximum in der 5. und 6. Woche.

Die Spindelstufenzahl (Abb. 5) wird bei der Gerste, wie das bereits gezeigt werden konnte (SCHMALZ 1960, 1962), durch Gibberellineinwirkung negativ beeinflusst. Als besonders empfindlich erwiesen sich hier die 4. und 5. Wachstumswoche nach Versuchsbeginn.

Außerordentlich stark war schließlich die Fertilitätsdepression bei ständiger Behandlung und einer Gibberellinanwendung in der 5. und 6. Woche (Abb. 6). Sehr frühe und späte Behandlungen hatten keinen diesbezüglichen Effekt; fast sieht es so aus, als könnte bei der fertilitätsgestörten Mutante 'MS 1196' durch eine sehr späte Behandlung die Fertilität gegenüber der Kontrolle verbessert werden. Mit diesem Befund ist eine mit zunehmendem Pflanzenalter ansteigende Gibberellin-Empfindlichkeit der Gerstenpflanzen für das Merkmal Bekörnung, die nach einem Maximum sehr schnell wieder aufgehoben wird, nachgewiesen.

In ganz ähnlicher Weise (Abb. 7) konnte für die Sorte 'Haisa', bei allerdings etwas weniger detaillierter Unterteilung der Behandlungen, eine besondere Empfindlichkeit für Fertilität und Beähnung zwischen dem 31. und 40. Wachstumstag nach Versuchsbeginn (auch hier waren die Pflanzen bei Versuchsbeginn sechs Tage alt) ermittelt werden, wobei die Versuchsdurchführung jedoch stärker in der warmen Jahreszeit lag, was sich sicher auf die Durchlaufgeschwindigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien fördernd ausgewirkt hat.

Die Zeocritium-Mutante 'MS 733' aus 'Haisa' schließlich reagierte nach ständiger Gibberellin-Behandlung, was die Fertilität betrifft, in der gleichen Weise wie die beiden anderen Versuchsobjekte. Für andere Merkmale verhielt sie sich dagegen auffallend abweichend (Tab. 1). Besonders fällt auf, daß eine sehr starke Verfrühung des Ährenschiebens eintrat, während die Pflanzenlänge und die Ährenzahl gegenüber der Kontrollvariante nur unwesentlich erhöht wurden. Eine detaillierte Untersuchung in einzelnen Entwicklungsstadien wie bei 'Haisa' und 'MS 1196' erfolgte bei 'MS 733' nicht.

Tabelle 1. Sommergersten-Gibberellin-Versuch 1960 mit der Zeocritium-Mutante 'MS 733' aus 'Haisa'.
(Aufgang: 24. 6. 1960; vom 1. 7. — 19. 8. 60 täglich mit 100 ppm Gibberellinlösung (GA₃) gesprüht; je Versuchsvariante 20 Pflanzen)

Merkmale	Kontrolle	Gibberellin	Differenz	Signifikanz
Ähren je Pflanze	5,7	5,9	+ 0,2	—
Pflanzenlänge (cm) beim Ährenschieben	53,2	56,0	+ 2,8	—
Ährenlänge (cm) beim Ährenschieben	4,1	4,7	+ 0,6	*
Spindelstufenzahl	22,4	20,7	— 1,7	*
Kornzahl 1. Ähre	15,8	1,4	— 14,4	***
Kornzahl 2. Ähre	15,2	1,9	— 13,3	***
Tage bis zum Ährenschieben	66,6	55,3	— 11,3	**

Signifikanzzeichen: siehe Abb. 1

2. Der Einfluß einer Gibberellinsäure-Applikation in verschiedenen Entwicklungsstadien auf Meioseverlauf und Pollenentwicklung

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß durch die Einwirkung der in unseren Versuchen verwendeten Gibberellinsäure-Konzentration in bestimmten Entwicklungsstadien der Gerstenpflanzen eine Reduzierung der Fertilität (stark verminderte Kornzahl je Ähre bei nur unwesentlich verminderter Ährchenzahl) auftrat, machte es sich erforderlich zu untersuchen, ob und inwieweit ein Einfluß der Gibberellinsäure auf den Verlauf der Reduktionsteilung vorlag.

Den 1961 an der Sorte 'Haisa' und der Mutante 'MS 1196' durchgeführten Untersuchungen lag das nachstehend aufgeführte Applikationsschema zugrunde:

Variante	Wachstumstag (nach Versuchsbeginn)			
	1.—14.	15.—28.	29.—42.	43.—56.
A				
B	+			
C		+		
D			+	
E				+
F	+	+	+	+

+ = tägliches Sprühen (100 ppm GA₃) in dem jeweiligen Wachstumsabschnitt (Versuchsbeginn: 8. 4. 1961, beginnendes Zweiblattstadium)

Die im Vorjahre festgestellte Stadien-Spezifität der gibberellinbedingten Fertilitätsminderung ließ sich wiederum sicher nachweisen (Tab. 2):

Falls die verwendete Konzentration der Gibberellinsäure einen negativen Einfluß auf den Ablauf der Reduktionsteilung ausübt und aus diesem Grunde zu

einer chromosomal bedingten Sterilität führt, sollte dieser am sichersten an den Chromosomen während der Metaphase I und Anaphase I, aber auch während der zweiten Teilungsphase durch Paarungsausfälle, Fragmentationen, Brückenbildungen und lagards und später bei der Tetradenbildung durch atypische Sporadenformen erkannt werden können.

Die bei den cytologischen Untersuchungen erhaltenen Ergebnisse sind in den Tab. 3 und 4 zusammengestellt worden. Von den etwa 2400 im Stadium der Metaphase I untersuchten Zellen erwiesen sich insgesamt nur zwölf als gestört. Als Störungen sind alle Abweichungen vom Normaltypus aufgefaßt worden. Es handelte sich hierbei überwiegend um das Auftreten von Univalenten. Die geringen Unterschiede zwischen den beiden verwendeten Formen (Haisa, MS 1196) sind mit großer Wahrscheinlichkeit zufällig. Desgleichen sind auch die Anteile gestörter Zellen bei den behandelten Varianten (B, C, D, F) und den unbehandelten Kontrollen (A) nur geringfügig voneinander unterschieden, so daß kein Einfluß der Gibberellinsäure-Applikation festgestellt werden kann.

Etwa die gleichen Verhältnisse wurden auch in den Stadien Anaphase I bis Telophase I gefunden. Auch hier bestanden unter etwa 3100 beobachteten Zellen keine wesentlichen Unterschiede in der Häufigkeit anormaler Teilungskonfigurationen zwischen behandelten und unbehandelten Pflanzen. Das prinzipiell gleiche Bild ergab sich darüber hinaus für die Frequenz atypischer Sporadenformen (Monaden, Diaden, Triaden usw.). Die prozentualen Anteile dieser Typen lagen bei den behandelten Varianten nur un-

Tabelle 2. Fertilität (Kornzahl je Ähre in Prozent der Spindelstufenzahl) in den Varianten A bis F des Versuchsjahres 1961.

Variante	Haisa		MS 1196	
	1. Ähre	2. Ähre	1. Ähre	2. Ähre
A	93	82	32	28
B	80	86	42	31
C	23	20	12	21
D	24	16	1	0
E	65	60	19	16
F	18	19	0	0

Anmerkung: Jeweils zehn Pflanzen (in zwei Varianten nur acht bzw. neun)

Tabelle 3. Chromosomenkonfigurationen in Metaphase I und Anaphase I, sowie Häufigkeit der Sporadentypen in den einzelnen Behandlungsvarianten (1961).

Sorte	Variante	Anzahl der untersuchten Konfigurationen						Häufigkeit der untersuchten Sporadentypen						
		normal	in MI gestört	Proz. gestört	normal	in AI-TI gestört	Proz. gestört	1—	2—	3—	4—	5—	6—	Abweicher in Prozent
Haisa	A	51	—	0,0	156	5	3,1	—	5	3	840	—	—	0,9
	B	496	6	1,2	996	28	2,7	—	7	1	1222	—	—	0,7
	C	578	—	0,0	518	4	0,8	—	—	8	618	—	—	1,3
	D	135	3	2,1	83	1	1,2	—	3	2	522	—	—	0,9
	F	476	3	0,6	453	10	2,2	1	5	14	1273	1	—	1,6
Mutante MS 1196	A	70	—	0,0	316	13	4,0	—	1	2	235	—	—	1,3
	B	176	—	0,0	320	—	0,0	—	1	5	740	1	—	0,9
	C	230	—	0,0	157	7	4,3	—	1	6	336	—	—	2,0
	D	161	—	0,0	90	—	0,0	—	3	2	755	—	—	0,7
	F	31	—	0,0	59	3	4,8	—	3	7	225	—	—	4,3

Für Variante E konnten keine Werte ermittelt werden, da die meiotischen Vorgänge zum Untersuchungs-Zeitpunkt bereits abgelaufen waren.

wesentlich höher als bei den Kontrollpflanzen. Alle diese Befunde lassen den Schluß zu, daß mit der in unseren Versuchen verwendeten Gibberellinsäurekonzentration und bei den hier benutzten Gerstenformen (Haisa, MS 1196) keine Beeinflussung des Meioseablaufes oder der meiotischen Chromosomen erfolgt. Die in den Versuchsvarianten C und F beobachtete Sterilität kann somit nicht chromosomal bedingt sein.

Da durch künstliche Bestäubungsversuche bei behandelten Pflanzen eine anscheinend normale Funktionsfähigkeit der Makrosporen gefunden worden war (SCHMALZ, unveröffentlicht), konnte vermutet werden, daß sich die Wirkung der Gibberellinsäure erst nach der Meiose, während der Pollenentwicklung manifestiert.

Im Rahmen einer weiteren Versuchsserie wählten wir daher aus den verschiedenen Behandlungsvarianten eine größere Anzahl von Hauptähren aus, von denen angenommen werden konnte, daß die meiotischen Teilungsvorgänge abgeschlossen waren. Die Ähren wurden (s. o.) im Stück fixiert, gefärbt und dann einzelährchenweise hinsichtlich ihres morphologischen Pollenzustandes untersucht. Die Befunde wurden in Ährenaufzissen zusammengestellt. In all den Fällen, in denen die Antheren aus einer ganzen Ährenseite nur normale Pollen aufwiesen, sahen wir von der Untersuchung der zweiten Hälfte ab, da, wie festgestellt werden konnte, zwischen den beiden Ährenhälften hinsichtlich der Pollenmorphologie keine Unterschiede bestanden. Aus diesen Untersuchungen ging hervor, daß die Pollen der Varianten B (Behandlung vom 1.—14. Tag nach Versuchsbeginn), D (Behandlung vom 29.—42. Tag nach Versuchsbeginn) und E (Behandlung vom 43.—56. Tag nach Versuchsbeginn) in gleicher Weise wie die unbehandelte Kontrollvariante (Variante A) überwiegend von normalem Aussehen waren und sich auch mit Karminessigsäure gut anfärben ließen.

Bei den Pollen der Varianten C (Behandlung vom 15.—28. Tag nach Versuchsbeginn) und F (Dauerbehandlung vom 1.—56. Tag nach Versuchsbeginn) fanden wir dagegen morphologische Abweichungen und Degenerationserscheinungen verschiedenen Grades. Diese Abweichungen reichten von Antheren mit geringerer Größe, schlechter Färbbarkeit durch KES und glasigem Aussehen bei vollständigem Fehlen der Pollen bis zu Ährchen, die neben einigen Antheren mit scheinbar voll funktionsfähigen Pollen auch solche mit teilweise oder völlig degenerierten Pollen aufwiesen.

Als Beispiele sollen hier die Untersuchungsprotokolle für zwei typischen Ähren wiedergegeben werden:

1. Protokoll über Antheren- und Pollenzustand aus Variante C

- 29 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 27 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 25 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 23 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 21 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 19 in zwei Antheren normale u. völlig degenerierte Pollen; eine Anthere ohne Pollen,

- 17 in zwei Antheren normale Pollen; eine Anthere mit völlig degenerierten Pollen,
- 15 in zwei Antheren überwiegend normale Pollen; eine Anthere klein, glasig, ohne Pollen,
- 13 alle Antheren klein, glasig, enthalten nur wenige normale Pollen,
- 11 alle Antheren klein, glasig, enthalten entweder keine oder völlig degenerierte Pollen,
- 9 alle Antheren klein, glasig, ohne Pollen,
- 7 alle Antheren enthalten neben überwiegend normalen auch völlig degenerierte Pollen,
- 5 Antheren normal oder klein und glasig, Pollen normal oder degeneriert, teils ohne Pollen,
- 3 Antheren normal oder klein und glasig, Pollen normal oder degeneriert, teils ohne Pollen,
- 1 alle Antheren klein, glasig, ohne Pollen.

Ährchenbezeichnung von der Ährenbasis bis zur Ährenspitze (einseitig)

2. Protokoll über Antheren- und Pollenzustand aus Variante F

- 29 in allen Antheren normale Pollen,
- 27 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 25 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 23 in allen Antheren normale bis leicht degenerierte Pollen,
- 21 in zwei Antheren normale und völlig degenerierte Pollen; eine Anthere mit deformierten Pollen,
- 19 in zwei Antheren normale und völlig degenerierte Pollen, eine Anthere mit deformierten Pollen,
- 17 alle Antheren enthalten völlig degenerierte Pollen,
- 15 alle Antheren enthalten völlig degenerierte Pollen,
- 13 alle Antheren enthalten neben normalen völlig degenerierte Pollen,
- 11 alle Antheren enthalten völlig degenerierte Pollen,
- 9 alle Antheren enthalten völlig degenerierte Pollen,
- 7 zwei Antheren klein, glasig, ohne Pollen; eine Anthere enthält völlig degenerierte Pollen,
- 5 alle Antheren enthalten neben normalen völlig degenerierte Pollen,
- 3 alle Antheren enthalten neben normalen völlig degenerierte Pollen,
- 1 alle Antheren enthalten neben normalen völlig degenerierte Pollen.

Ährchenbezeichnung von der Ährenbasis bis zur Ährenspitze (einseitig).

In den Abb. 8 bis 11 sind einige dieser deformierten und offensichtlich funktionsuntüchtigen Pollentypen wiedergegeben. Die Ergebnisse der Untersuchungen sind in der Tab. 4 zusammengefaßt worden. Einem nur geringen Prozentsatz von Ähren mit abweichenden Pollen bei den Kontrollpflanzen (A) sowie den Varianten B und E stehen sehr starke Pollenstörungen bei den Varianten C mit 88% und F mit 92% bzw. mäßige (Variante D, 16%) gegenüber. Die geringe Differenz zwischen den Varianten C und F wie auch das gelegentliche Auftreten von Pollenstörungen bei den übrigen Varianten findet seine Erklärung in dem etwas unterschiedlichen Entwicklungszustand der einzelnen Versuchspflanzen.

Während die Untersuchungen des Meioseablaufes der mit Gibberellinsäure behandelten Pflanzen keine Beziehungen zu den beobachteten Fertilitätsstörungen erkennen ließen, machen die zuletzt geschilderten Ergebnisse deutlich, daß der geringe Kornbesatz je Ähre aus einer anderweitig bedingten Degenerierung der Pollen resultiert. Die Ergebnisse lassen erkennen, daß die Pollenstörungen nur nach Gibberellinsäure-Applikationen in einem bestimmten Entwicklungszustand der Pflanzen auftreten. Diese Spanne lag in diesem Versuch offenbar bei einem Behandlungszeitpunkt zwischen dem 15. bis 28. Tag nach Ver-

suchsbeginn (Pflanzenalter 21 bis 34 Tage). Die Pflanzen der Variante F (Dauerbehandlung) reagieren zwangsläufig in gleicher Weise, da bei ihnen diese kritische Spanne miterfaßt wurde.

Tabelle 4. Häufigkeit normaler bzw. gestörter Pollenbilder in den einzelnen Behandlungsvarianten (zwei Versuche im April–Juni 1961 und April–Juni 1962, zusammengefaßt).

Variante	Anzahl der untersuchten Ähren	Pollenbilder		
		normal oder überwiegend normal	Störungen jeder Art	Prozent Ähren mit Störungen
A	31	31	—	0,0
B	29	28	1	3,0
C	33	4	29	88,0
D	32	27	5	16,0
E	6	6	—	0,0
F	26	2	24	92,0

D. Diskussion der Ergebnisse

Es kann nach den hier dargestellten Befunden wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Fertilität der von uns untersuchten Gerstenformen nach Gibberellin-Applikation in verschiedenen Entwicklungsstadien unterschiedlich stark beeinflußt wird. Für alle untersuchten Merkmale und in besonderem Maße für die Fertilität (s. Abb. 1–7) konnte nach zeitlich gestaffelter Applikation ein Effektivitätsmaximum um die 5. Behandlungswoche festgestellt werden. Die dabei in den einzelnen Versuchen beobachteten Schwankungen dieses Zeitpunktes beruhen sicherlich auf teilweise unterschiedlichen Umweltbedingungen. Diese Gibberellin-sensible Phase der Gerstenpflanzen muß zweifellos mit einem spezifischen Entwicklungsstadium in Zusammenhang stehen.

Von besonderem Interesse, aber zunächst nur schwer erklärbar, ist die Tatsache, daß bei Behandlung während der sensiblen Periode neben der Fertilität eine ganze Reihe morphologischer, aber auch physiologischer Eigenschaften (z. B. Termin des Ährenschiebens) verändert werden. Es drängt sich dabei die Vermutung auf, daß die für eine Gibberellin-Behandlung empfindliche Phase mit dem Zeitpunkt intensiven Streckungswachstums (Schoßstadium) der Pflanzen konform geht. Daß durch die Gibberellin-einwirkung in diesem Stadium besonderer physiologischer Aktivität auch die stärksten Wirkungen bzw. Nachwirkungen resultieren, liegt nahe. Die starke Erhöhung der Ährenzahl je Pflanze bei einer Behandlung in dieser Periode läßt sich relativ zwanglos über eine Aufrechterhaltung der Bestockungsfähigkeit, die bei der Gerste normalerweise mit dem Stadium intensiver Halm- und Ährenstreckung ihren Abschluß findet, erklären. Die sensible Phase fällt nach unseren Untersuchungen etwa mit dem Beginn der Ährendifferenzierung zusammen, liegt also somit auf jeden Fall eine gewisse Zeit vor dem Beginn der Sporogenese. Die beobachtete Sterilität ist, wie nach den cytologischen Befunden dargelegt wurde, mit größter Wahrscheinlichkeit nicht durch chromosomale oder Meioseanomalien bedingt, sondern ist auf Degenerationerscheinungen an den Pollen nach dem Tetradenstadium zurückzuführen. Es liegt somit zwischen Applikationstermin und sichtbarem Effekt auf die Pollen eine längere Zeitspanne. Das läßt wohl die Annahme berechtigt erscheinen, daß Gibberellin nicht direkt wirkt, sondern möglicher-

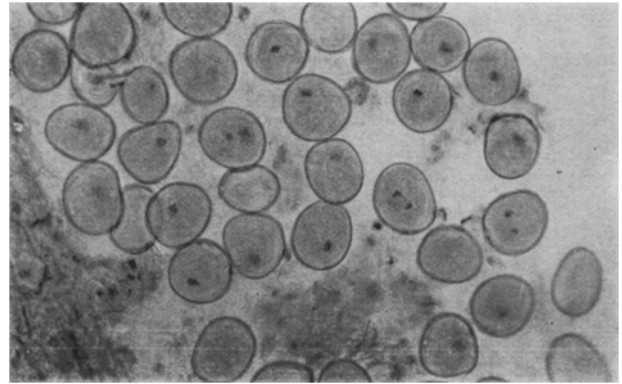


Abb. 8. Pollen unbehandelter Kontrollpflanzen;

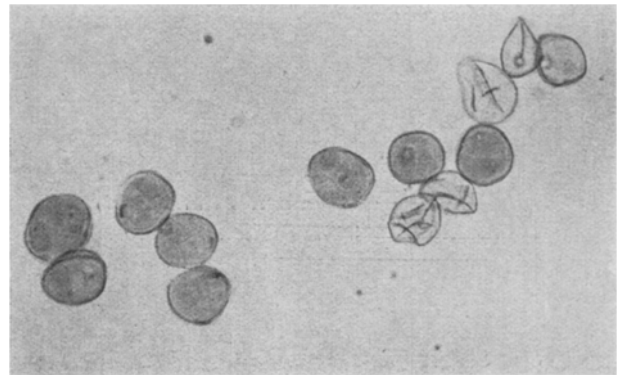


Abb. 9. Ungefärbte und deformierte Pollen neben scheinbar funktionstüchtigen;

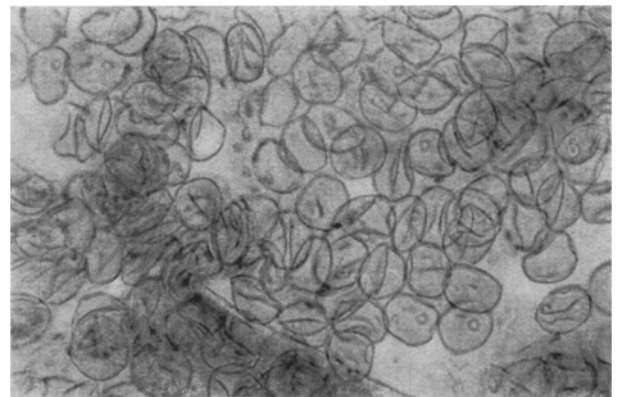


Abb. 10. Alle Pollen ungefärbt und deformiert;

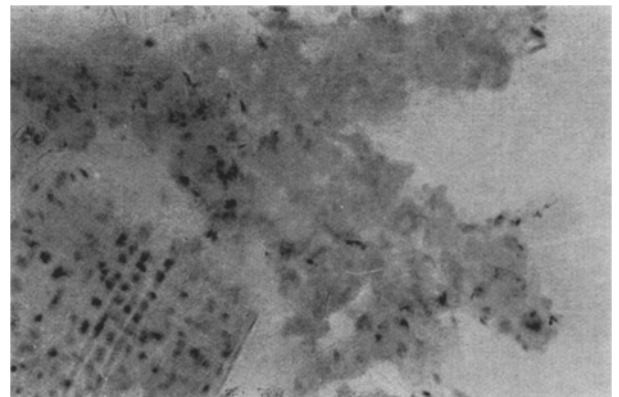


Abb. 11. Völlige Degeneration durch Auflösung (?) der Pollenmembranen.

Abb. 8–11. Verschiedene Degenerationsformen der Pollen nach Einwirkung von Gibberellinsäure während der sensiblen Phase. Präparation mittels KES.

weise über Umwandlungs- oder Abbauprodukte bzw. einen fehlgesteuerten Stoffwechsel (Erhöhung des endogenen Gibberellinspiegels über ein erträgliches Maximum?). Versuche, der durch Gibberellinsäure bedingten Sterilität durch reichliche Nährstoffzufuhr, insbesondere durch P_2O_5 -haltige Substanzen entgegenzuwirken, zeigten keine befriedigenden Resultate.

Nach den bisherigen Ergebnissen scheinen durch die Applikation nur die männlichen Gameten beeinflusst zu sein. Inwieweit hierbei auch die Makrosporen betroffen werden, ist noch nicht abschließend geklärt. Die in allerdings nur geringem Umfang durchgeführten Versuche zur Bestäubung behandelter Pflanzen mit dem Pollen von unbehandelten gaben den Hinweis, daß die Funktionstüchtigkeit der Eizellen nicht oder nur in geringem Maße beeinträchtigt zu sein scheint. Falls dies in ausgedehnteren Versuchen bestätigt werden sollte, könnten Gibberellin-Präparate als wirksame Mittel zur Induktion von männlicher Sterilität bei der Gerste eingesetzt werden. Für die sich in letzter Zeit abzeichnenden Bestrebungen zur praktischen Ausnutzung des Heterosiseffektes auch bei autogamen Pflanzenarten wäre die Verwendung eines chemischen Gametocides in Erwägung zu ziehen. Dazu ist es allerdings erforderlich, weitere Untersuchungen mit dem Ziele der Sicherung eines Totaleffektes durchzuführen. Es müßte in diesem Falle darüber hinaus angestrebt werden, die negativen Nebenwirkungen des Gibberellins auf die Ährenmorphologie, insbesondere die starke Ährenverlängerung und Verweichlichung der Gewebe zu beheben oder doch zumindest zu mildern. In diesem Zusammenhang dürfte es eventuell zweckmäßig sein, die Wechselwirkungen zwischen Gibberellin und den sogen. Antigibberellinen (Chlorochinchlorid, CCC) zu prüfen.

Es ist weiterhin in Betracht zu ziehen, daß es sich bei der Gibberellin-Sensibilität um eine art-, möglicherweise sogar sortenspezifische Reaktion handelt. Wie SCHMALZ (1962) bereits feststellen konnte, wird die Fertilität von Vertretern der Gattung *Triticum* durch Gibberellinsäure-Applikation kaum oder nur in geringem Umfang beeinflusst. Selbst in der Gattung *Hordeum* wurden beträchtliche Sensibilitätsunterschiede beobachtet. Hier zeigte sich besonders die Sommergerstensorte 'Plena' als relativ „resistent“ (METTIN, in Vorbereitung).

E. Zusammenfassung

1. Gibberellinsäure bewirkte bei den von uns untersuchten Gerstenformen neben morphologischen Veränderungen eine beträchtliche Fertilitätsminderung. Vorliegende Untersuchungen dienten dem Zweck nachzuweisen, ob es für diese Reaktionen eine besonders sensible Phase während der ontogenetischen Entwicklung gibt.

2. Für alle verwendeten Gerstenformen — Haisa, Mutante MS 1196, Mutante MS 733 — wurde nach zeitlich gestaffelter Sprüh-Applikation mit Gibberellinsäure (GA_3 , Konzentration 100 ppm) gefunden, daß um den 30. Tag nach Versuchsbeginn (Zweiblattstadium) eine sensible Periode existiert. Alle übrigen Applikationszeitpunkte zeigten keine oder nur geringe Effekte (vgl. Abbildung 1—7).

3. Durch cytologische Untersuchungen konnte nachgewiesen werden, daß die Fertilitätsminderung in keinem Falle chromosomal bzw. durch Meioseanomalien bedingt ist. Gibberellinsäure hatte in unserem Falle keinen Einfluß auf das Chromosomenverhalten. Bei Applikation während der sensiblen Phase wurden jedoch Pollendegenerationen verschiedenen Ausmaßes (vgl. Abbildung 8—11) festgestellt, die als Ursache für die Sterilität angesehen werden müssen.

4. Inwieweit diese Effekte direkt oder indirekt durch die Gibberellinsäure induziert werden, ob Gibberellinsäure als mögliches Gametocid in der Gerstenzüchtung in Frage kommt und inwieweit art- und sortenspezifische Unterschiede in den Gibberellinsäure-Fertilitäts-Beziehungen vorliegen, wird diskutiert.

Summary

1. Gibberellic acid caused a considerable decrease of fertility and some other morphological anomalies in barley plants. The present investigations were carried out to prove whether there is a special sensitive phase for these reactions in plant development.

2. By time-gradual application (spraying daily with GA_3 , 100 ppm) we observed in all varieties tested — Haisa, mutant MS 1196, mutant MS 733 — a sensitive period around the 30th day after beginning the experiments (two-leaves stage). None of the other application variants showed similar effects (Figs. 1—7).

3. Cytological investigations have proved that GA has no influence on chromosomes and meiosis. There is, however, a marked effect on pollen formation when application is carried out during the sensitive period (Figs. 8—11). Several degrees of pollen degeneration were found which lead to sterility. Femal gametes seem not to be affected.

4. It is discussed whether the characters mentioned above are directly or indirectly effected by GA and whether GA can be used as a possible gametocide in barley breeding. Some remarks are given on the problems which are concerned with the species or varietal specificity of the sterility effect caused by GA .

Literatur

1. BERGER, C. A.: Some cytological effects of gibberellin. Bull. Torrey bot. Club 84, 356—360 (1957).
2. CHERRY, J., H. A. LUND, and E. B. EARLEY: Effect of gibberellic acid on growth and yield of corn. Agronomy Journal 52, 167—170 (1960).
3. DOIDA, YUKIO: Developmental studies in the genus *Polygonum*. II. Effects of gibberelline on microsporogenesis of *Polygonum fagopyrum*. Nat. Inst. Genetics, Japan, Misima, Ann. Report 9, 59—60 (1958).
4. FISCHNICH, O., und H. KRUG: Gibberellin in der Hand des Kartoffelzüchters. Der Kartoffelbau 10, H. 9 (1959).
5. JAMES, N. I., and ST. LUND: Meristem development of winter barley as affected by vernalization and potassium gibberellate. Agronomy Journal 52, 508—510 (1960).
6. MATHON, C.-C., et M. STROUN: Effet de la gibberelline sur le développement des graminées annuelles. C. R. Soc. Biol. (Paris) 154, 1059—1060 (1960).
7. NELSON, P. M., and E. C. ROSSMANN: Chemical induction of male sterility in inbred maize by use of gibberellins. Science 127, 1500 bis 1501 (1958).
8. NICKERSON, N. H.: Sustained treatment with gibberellic acid of five different kinds of maize. Ann. Missouri bot. Garden 46, 19—37 (1959).
9. PALEG, L., and D. ASPINALL: Inhibition of the development of the barley spike by gibberellic acid. Nature

(Lond.) 181, 1743–1744 (1958). — 10. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellin auf eine „knotenlose“ Sommergersten-Mutante. *Der Züchter* 30, 81–83 (1960). — 11. SCHMALZ, H.: Der Einfluß von Gibberellinsäure auf Wachstum, Entwicklung, Morphologie und Fertilität bei Winter- und Sommerweizen und Sommergerste. In R. KNAPP (Herausg.): *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline* (S. 180–190). Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer-Verlag 1962. — 12. SCHMALZ, H., and D. METTIN: The action of gibberellic acid on the fertility of bar-

ley. 1962 *Barley Newsletter* 6, 95 (1963). — 13. SCHUSTER, W.: Untersuchungen über künstlich induzierte Pollensterilität bei Sonnenblumen (*Helianthus annuus* L.). *Z. f. Pflanzenzüchtung* 46, 389–404 (1961). — 14. WITTWER, S. H., and M. J. BUKOVAC: Gibberellins and higher plants: X. Field observations with certain vegetable crops. *Mich. Agr. Exp. Sta. Quart. Bull.* 40, 352–364 (1957). — 15. YERMANOS, D. M., and P. F. KNOWLES: Effects of gibberellic acid treatment on safflower. *Agronomy Journal* 52, 596–598 (1960).

Aus dem Institut für Kulturpflanzenforschung der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Gatersleben, Kr. Aschersleben

Zweiblütige Ährchen und andere Veränderungen der Infloreszenz bei induzierten Gerstenmutanten*

Von F. SCHOLZ und CHR. O. LEHMANN

Mit 5 Abbildungen

Das Gaterslebener Sortiment induzierter Mutanten der Kulturgerste, *Hordeum vulgare* L. s. l., umfaßt gegenwärtig rund tausend Linien. Die Mutanten wurden induziert und ausgelesen nach Behandlung von Samen verschiedener Sommer- und Wintergerstensorten mit Röntgenstrahlen oder Äthylmethansulfonat.

Den größten Anteil machen die morphologischen Mutanten aus. Da gerade die Infloreszenzen viele leicht erkennbare Merkmale aufweisen, sind unter den morphologischen Mutanten besonders zahlreich die Formen mit Veränderungen an der Ähre und den Blütenorganen. In taxonomischer Hinsicht sind in erster Linie diese Mutanten von Interesse, da die Taxonomie nicht nur der Gerste, sondern aller Gramineen sich überwiegend auf die Merkmale der Infloreszenzen gründet (vgl. PILGER 1954).

Die Gattung *Hordeum* ist durch einblütige Ährchen charakterisiert. Im Laufe unserer Mutationsversuche wurde aber auch eine Mutante mit zweiblütigen Ährchen aufgefunden, deren sekundäre Blütchen zum Teil fertil sind. Dieser Fall schien für die Gerste erstmalig gefunden zu sein, und das Merkmal greift offenbar über den Variationsbereich der gesamten Gattung *Hordeum* hinaus auf andere Gattungen des Tribus Triticeae (Hordeae) mit mehrblütigen Ährchen. Die betreffende Mutante ist daher von besonderem Interesse und soll hier ausführlicher beschrieben werden. Da sich unter unseren Gerstenmutanten nicht nur diese Form mit zweiblütigen Ährchen befindet, sondern auch solche mit anderen zusätzlich ausgebildeten Organen im Bereich der Infloreszenz, werden auch diese Mutanten mit in die Betrachtung einbezogen.

Verzweigte Ähren und zusätzliche Ährchen

Verhältnismäßig häufig kommen bei der Gerste, ähnlich wie beim Weizen, Formen mit verzweigter Ähre vor. MANSFELD (1950) gibt in dem System der Saatgerste sieben Varietäten an, die u. a. durch verzweigte Ähren gekennzeichnet sind. Sie gehören den Convarietäten *hexastichon* (L.) Alef. s. l., *distichon* (L.) Alef. s. l. und *deficiens* (Steud.) Mansf. an und

wurden zum Teil bereits von KÖRNICKE (1882, 1885) beschrieben. Vermutlich sind solche Formen durch spontane Mutation entstanden, denn auch in Mutationsversuchen entstehen ganz entsprechende induzierte, monogen rezessiv bedingte Mutanten relativ oft. In unserem Mutantensortiment befindet sich z. B. eine ganze Reihe solcher zwei- und vielzeiliger Mutanten, die den Varietäten *compositum* Körn. oder *crispum* Körn. zugeordnet werden können (SCHOLZ und LEHMANN 1958–1962).

Das Merkmal 'Ähre verzweigt' besteht im wesentlichen darin, daß die Ährenspindel verzweigt ist. Die Seitenzweige können sehr kurz oder auch länger sein und bestehen dann aus etwa drei bis zehn Spindelgliedern. Außerdem finden sich aber stets zusätzliche Mittel- und Seitenährchen in geringerer oder größerer Anzahl („Verdopplung“ oder „Vervielfachung“ von Ährchen). Sie sind zum Teil fertil. Ein Beispiel für Formen mit langen Seitenzweigen ist Mut. 3167 (Abb. 1) (STUBBE und BANDLOW 1947, SCHOLZ und LEHMANN 1961, S. 267).

Häufiger aber sind Formen, die nur kurze Seitenzweige (ein bis drei Spindelglieder) und zusätzliche Ährchen zeigen. Diese Ährchen können auf verschiedene Weise entstehen: Eine oder beide Hüllspelzen eines Ährchens sind zu einem meist kleinen und sterilen; manchmal aber auch fertilen, zusätzlichen Ährchen umgebildet, oder die Ausbildung des zusätzlichen Ährchens ist das Ergebnis einer nur ange deuteten, nicht voll manifestierten Spindelverzweigung. Es ist möglich, die zusätzliche Ausbildung vollständiger Ährchen als Verzweigungstendenz zu deuten. Daher haben wir Mutanten, bei denen dieses Merkmal stark ausgeprägt ist (bei einer bestimmten Mutante etwa die Hälfte aller Mittel- und Seitenährchen „verdoppelt“ oder „vervielfacht“), ebenfalls den Varietäten *compositum* oder *crispum* zugeordnet, z. B. Mut. 2201 oder Mut. 825 (Abb. 2) (SCHOLZ und LEHMANN 1958, S. 157, bzw. 1959, S. 247). Bei weiteren Mutanten, die zum Teil wegen anderer Merkmale ausgelesen wurden (wie 'Zu Einhalmigkeit neigend'), sind nur relativ wenige zusätzliche Ährchen ausgebildet, z. B. bei Mut. 3907 oder Mut. 4006 (SCHOLZ und LEHMANN 1961, S. 248 f.). — Die Mutanten sind monogen rezessiv bedingt (Tab. 1).

* Herrn Prof. Dr. Dr. h.c. G. BECKER zum 60. Geburtstag gewidmet.