

Pfropfkombinationen im Fokus der modernen Biologie

Im Forstbereich ermöglichen Pfropfungen die xenovegetative Vermehrung (Veredelung) von Trieben ausgewachsener Bäume zum Zwecke der Generhaltung und der Saatgutproduktion. Wie im Obstbau könnte durch die Auswahl von geeigneten Pfropfunterlagen eine bessere Anpassung an Boden und Klimaverhältnisse sowie ein früherer und reicherer Samen-/Fruchtertrag erreicht werden.

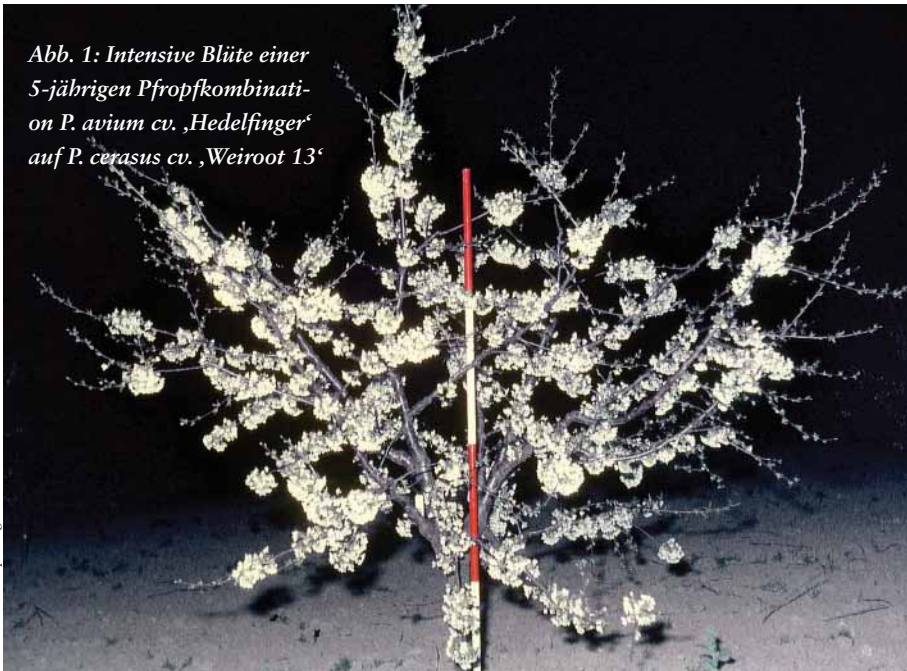


Abb. 1: Intensive Blüte einer 5-jährigen Pfropfkombination *P. avium* cv. ‚Hedelfinger‘ auf *P. cerasus* cv. ‚Weiroot 13‘

Foto: H. Schimmelpfennig

Karl Gebhardt

Unverträglichkeit der Veredlungspartner verursacht vielfältige Störungen der Verwachsung sowie des Stoffwechsels und kann zu hohen Ausfällen führen. Ansätze, um solche Probleme einzuschränken, ergeben sich durch histologische Studien der Verwachsung, durch die Verwendung von Zwischenveredlungen, durch die Veredlung gesunder Pflanzenteile sowie durch optimale Veredlungsbedingungen und Techniken wie die der Grün-/Mikroveredlung. Jüngere Forschungsergebnisse zeigen, dass mRNA (Boten-Ribonukleinsäuren) und Proteine die Veredlungsstelle passieren und Eigenschaften der Veredlungspartner aufeinander übergehen können. Von besonderem Interesse sind blühstimulierende Gene. Deren Aktivität kann die Blüten- und Samenbildung in Pflanzen auslösen, die dafür eigentlich noch zu jung wären.

Vorteile von Veredelungen

Wie der Botaniker Hans Molisch [1] treffend formulierte, sind Pfropfungen das Ergebnis der Transplantation eines Pflanzenteiles auf ein anderes und der darauf folgenden Verwachsung. Das Pflanzenteil, das auf eine Unterlage gepfropft wird, kann dabei in der Größe vom Zweig mit Blütenknospen bis zur Einzelknospe, im physiologischen Alter, im Verholzungsgrad und der Austriebsbereitschaft erheblich variieren. Eine Unterlage ist z. B. dann von Vorteil, wenn sie Krankheitsresistenzen und die Anpassung an den Standort verbessert. Ebenso wenn sie zu Kompaktwuchs führt, eine frühere Blüte oder einen höheren Samen-/Fruchtertrag bewirkt.

Vergleicht man den Fruchtertrag einer Sauerkirschenart auf stärker wachsenden Unterlagen mit dem Ertrag auf einer schwachwuchs-induzierenden Unterlage, kann sich bei letzterer Kombination eine Verdreifachung des Fruchtertrages pro Kronenvolumen ergeben [2]. Auch die ersten Samen- und Fruchterträge lassen sich so früher erzielen. Süßkirschen blühen auf eigener Wurzel frühestens nach 10 bis 12 Jahren, auf einer selektierten Unterlage schon im Alter von 5 Jahren (Abb. 1).

Formen und Symptome der Unverträglichkeit

Ein entscheidend den Erfolg limitierender Faktor ist die (Veredlungs-)Unverträglichkeit von Reis und Unterlage, die allerdings in mannigfaltiger Form in Erscheinung treten kann. Es gibt eine verzögerte Unverträglichkeit, die sich als Wuchsanomalie äußert. Diese Veredlungen zeigen meist ein unterschiedliches Dickenwachstum von Reis und Unterlage sowohl bei veredelten Douglasien auf einer Samenplantage als auch bei veredelten Kirschen im Obstgarten. In solchen Veredlungen kommt es zu einem Auseinanderdriften der Leitgewebe und in Folge zu Differenzen in der Nährstoffversorgung. Bei Veredlungen von Pfirsich auf Pflaume hat man entsprechend eine An-

häufung von Stärke, Zucker und Phosphat bei einer Minderung von K, Mg und Ca über der Verwachsungszone festgestellt [3]. Im Xylem findet man bei unverträglichen Kirschenveredlungen nicht selten verstopfte Tracheen und im Phloem-Bereich kollabierte Sieb-

Schneller Überblick

- Unterlagen beeinflussen Frühzeitigkeit und Menge des Samen-/Fruchtertrages
- Physiologie und Veredlungstechnik begrenzen den Veredlungserfolg
- Es gibt einen Austausch von Genprodukten zwischen den Veredlungspartnern



Foto: K. Gebhardt

Abb. 2: Wuchsanomalie einer im Alter 6 abgestorbenen, unverträglichen Gegenzungenkopulation *P. avium* cv. „Schwarze Knorpel“ auf *P. padus* mit sichtbarer nekrotischer Linie [4]

röhren mit verstopften Siebplatten oder auch nekrotische Schichten zwischen den Veredlungspartnern [4]. Begleitet wird die Ausbildung einer Sperrschicht vom Ablösen der Verbindung an den Rändern, die meist zum Bruch der Verbindung führt (Abb. 2).

Eine akute Form von Unverträglichkeit wird schon wenige Tage und Wochen nach der Veredlung anhand folgender Symptome erkennbar:

- mangelnde oder ganz ausbleibende Verwachsung und in Folge reduzierter/ausbleibender Austrieb des aufgefropften Pflanzenteils,
- schnelle Entwicklung eines Konkurrenztriebes der Unterlage,
- Verbräunungen des Kambiums (Abb. 3).

Bedeutung phenolischer Sekundärstoffe am Beispiel einer maschinellen Veredlung

Verbräunungen sind Zeichen einer Wundreaktion, bei der phenolische Sekundärstoffe (die normalerweise in der Zelle in Kompartimenten wie den Vakuolen lokalisiert sind) zu hochpolymeren Gerbstoffen oxidieren und mit Proteinen wie beim Gerben von Leder interagieren. Auffällig in unverträglichen Veredlungskombinationen ist die Anhäufung phenolischer Sekundärstoffe auch unabhängig vom Einfluss des Veredlers. So konnte mithilfe einer histologischen Analyse eine Anhäufung von Catechinen/Flavanen in maschinell hergestellten Veredlungen nachgewiesen werden. Der in Abb. 4 gezeigte Omega-Schnitt wurde mit einer solchen Veredlungsmaschine ausgeführt. Voraussetzung ist, dass Reis und Unterlage annähernd gleich dick sind. Mit solchen Maschinenveredlungen gelingt es zwar, den Faktor Mensch bzw. dessen Veredlungsgeschick zu minimieren, aber eben nicht die Unverträglichkeit. Nach der Flav-

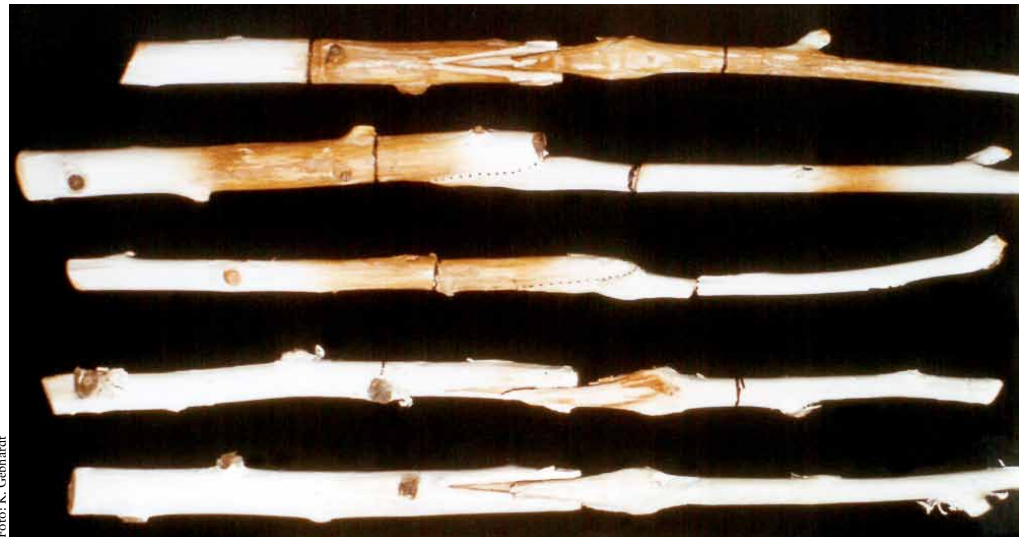


Foto: K. Gebhardt

Abb. 3: Verbräunungen des Kambiums an Freiland-Geißfußpropfungen von *P. avium* auf *P. cerasus*, z. T. ausgelöst durch Scherkräfte beim Anbinden der Veredlung an einen Stock bzw. durch den mechanischen Druck. Erkennbar wurden diese Verbräunungen unter der Rinde nach Gefrier Trocknung der Veredlungen [4].

anhäufung beobachtet man Gewebeablösungen oder im Falle von Kirschenveredlungen auch eine massive Gummosis, also die Umwandlung lignifizierter Zellwände in rötlichen Gummi [4].

Das Flavanoglycosid Prunin hat sich nach Erkenntnissen der Professoren W. Feucht und D. Treutter (TU München-Weihenstephan) als Indikator für Verträglichkeit erwiesen. Der Gehalt von Prunin stieg in Süßkirschenzweigen, denen man Cytokinin zuführte, und ebenso in den Pfropfkombinationen von Süßkirschenarten auf schlecht verträglichen Unterlagen [5].

Zur Verwachsung der Pfropfpartner

Nach dem Anschneiden von Reis und Unterlage entsteht aus dem Kambium und den nicht verholzten, parenchymatischen Zellen der Partner ein Wundkallus, der in die Hohlräume einer Veredlung einwandert. Kalluszellen haben die Fähigkeit, eine adhäsive Bindung zu den ausdifferenzierten Zellen und den Kalluszellen des Partners zu entwickeln. Ein erster Stoffaustausch muss durch diese Kalluszellen erfolgen, deren dünne Zellwände viele Plasmodesmen aufweisen. Plasmodesmen sind aufwändig konstruierte Schnittstellen, ausgekleidet mit besonderen Proteinen. Dazu zählen die Aquaporine, die Maurel et al. erstmals in Pflanzen nachgewiesen haben [6].

Für den Veredlungserfolg spielt die Menge an Kalluszellen eine entscheidende Rolle. Sie ist u. a. abhängig von der Tem-

peratur. Bei Kirschen-Maschinenveredlungen zeigte sich bei 14 °C nach 12 Tagen eine ausreichende Kallusbildung. Nach 18 Tagen waren die ersten Xylembrücken erkennbar. Bei höheren Temperaturen (22 °C) entstanden zu viele Kalluszellen [4]. Die Differenzierung von Xylemzellen ergab dann eine Art Schlaufenbildung (Abb. 5). Die Weiterentwicklung der Veredlung wurde verzögert, denn Xylembrücken müssen voll funktionsfähig sein, sobald am Reis Blätter austreiben. Der Wasseraustausch durch die Plasmodesmen und den Apoplasten ist dann nicht mehr ausreichend.

Mikroveredlung in vitro

Unverträglichkeit kann durch Krankheitserreger bedingt sein. Virose zeitigen ähnliche Symptome wie Unverträglichkeit. Eine Möglichkeit, Pathogene auszuschließen, ist die sterile Mikroveredlung. Dabei werden möglichst meristemvermehrte, in-vitro-beurzelte Unterlagen und Sprosskulturen verwendet. Die Mikroveredlung wird mit sterilisierten Hilfsmitteln unter sterilen Bedingungen (Laminar Flow) durchgeführt. Die Verwachsung der mit Kopulationsschnitt und einem eingeschnittenen Silikonröhrchen zusammengehaltenen Grünveredlungen ging bei verträglichen Kombinationen sehr schnell vonstatten (Abb. 6). Bei unverträglichen Kombinationen wie Zwetsche auf Sauerkirsche unterblieb die Verwachsung. Ein Funktionstest mithilfe von radioaktivem Rubidium, das sich wie Kalium verhält und acropetal (mit



Foto: K. Gebhardt

Abb. 4: Anhäufung von Flavanen (Blaufärbung mit p-Dimethylaminozimtaldehyd) am Kopf einer maschinellen Omega-Veredlung [4]

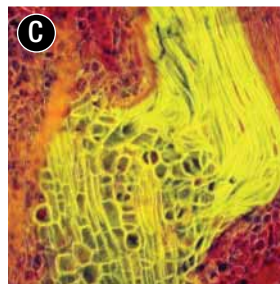
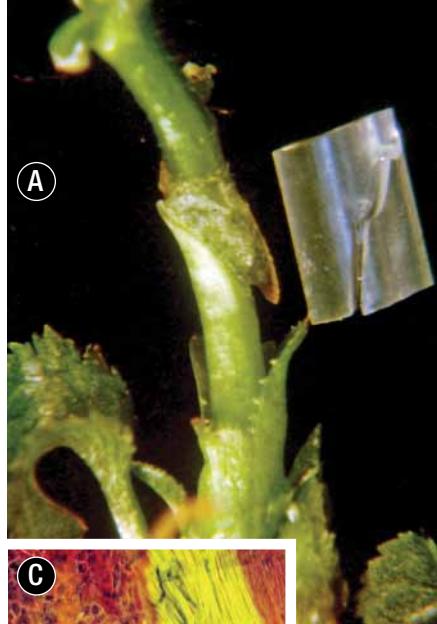


Abb. 6: Mikroveredlung Süßweichsel cv. ‚Köröser‘ auf *P. cerasus* cv. ‚Weiroot 158‘; A) Verwachsung ca. 1 mm dicker Sprosse *in vitro*, daneben Silicon-Schlauchteil; B) Vier Monate nach Veredlung im Gewächshaus (*ex vitro*); C) Vollständige Xylembrücke, vier Wochen nach Mikroveredlung (Fluoreszenzmikroskopie)

Fotos: K. Gebhardt

dem aufsteigenden Saftstrom) transportiert wird, bestätigte diesen Befund [7].

Erfolge der Unterlagenzüchtung

Es ist nicht zu verkennen, dass die Unterlagenzüchtung jedenfalls im Obstbau sehr erfolgreich war und nun für alle Obstarten sehr brauchbare neue Unterlagen verfügbar sind [8]. D. L. Copes [9] konnte bei Douglasien zeigen, dass eine Steigerung der Verträglichkeit in Nachkommen aus kontrollierter Kreuzung von verträglichen Unterlagen gegenüber den Nachkommen aus freier Abblüte zu verzeichnen ist.

Neue Erkenntnisse zur Kommunikation zwischen den Pfropfpartnern

Künftige Forschungsarbeiten können durch neuere Erkenntnisse zur Kommunikation zwischen Pfropfpartnern befruchtet wer-

den. So wurde eine RNA identifiziert, die in Veredlungen von Kartoffel auf eine Tomatenmutante die Blattmorphologie im Reis verändert [10].

Es konnte auch nachgewiesen werden, dass gentechnisch veränderte, BT-resistente Pappeln in Pfropfkombinationen das wirksame Protein durch das Phloem über die Veredlungsstelle hinweg transportieren [11]. Andere Veredlungsexperimente haben gezeigt, dass es einen Anreiz zur Blüte (floralen Stimulus) gibt, der von einem Pfropfpartner zum anderen wandern kann und den blühwilligen Partner „umstimmt“ [12]. Die stoffliche Natur dieses so genannten Florigens kann ein Komplex aus mRNA und Protein sein, der in den Meristemen die Umstimmung von vegetativer Knospe zu generativer Knospe (Blütenknospe) auslöst. Konsequenterweise wurde dieses Wissen von einer japanischen Arbeitsgruppe, der es gelang, ein FT-Gen aus *Arabidopsis* (Schaumkresse) und einen Suppressor aus *Malus* (Apfel) an einen viralen Vektor zu koppeln [13]. Damit wurden Apfelsämlinge inokuliert und tatsächlich blühten 90 % der Sämlinge schon nach 1,5 bis 3 Monaten! Es wuchsen kleine Früchte mit fruchtbaren Samen 5 Monate nach der Bestäubung. Dabei handelt es sich nicht um gentechnisch veränderte Pflanzen, denn der virale Vektor war in den Samen nicht nachzuweisen. Es ist somit kein Übergang des Vektors in die Keimbahn erfolgt.

Dies ist ein schönes Beispiel für die Nützlichkeit vorübergehend genetisch (transient) veränderter Pflanzen und könnte somit ein

neues Kapitel in der Forstpflanzenzüchtung einläuten. Für die Produktion von hochwertigem und mengenmäßig ausreichendem Saatgut wird man auch in Zukunft die Vorteile von Pfropfkombinationen nutzen.

Literaturhinweise:

[1] MOLISCH, H. (1917): Pflanzenphysiologie. Thieme-Verlag, Leipzig, Berlin. [2] FEUCHT, W. (1982): Das Obstgehölz. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart. [3] BREEN, P. J.; MURAOKA, T. (1975): Seasonal nutrient levels and peach/plum graft incompatibility. J. AMER. SOC. HORTICULT., 100, S. 339-342. [4] GEBHARDT, K. (1981): Unverträglichkeit bei Prunus-Pfropfkombinationen, Charakterisierung, Wirkung und Interaktionen von Peroxidasen, Indol-3-Essigsäure-Oxidase und Polyphenolen. Dissertation Tech. Univ. München in Freising-Weißenstephan. [5] TREUTTER, D.; FEUCHT, W.; LIEBSTER, G. (1993): 40 Jahre Wissenschaft für den Obstbau an der Tech. Univ. München Freising-Weißenstephan. Obst- und Gartenbauverlag, München. [6] MAUREL, C.; CHRISPEELS, M. J.; LURIN, C.; TACNET, F.; GEELLEN, D.; RIPOCHE, P.; GUERN, J. (1997): Function and regulation of plant seed aquaporins. J. Exp. Bot., 48, 421-430. [7] GEBHARDT, K.; GOLDBACH, H. (1988): Establishment, graft union characteristics and growth of Prunus micrografts. Physiologia Plantarum, 72, S.153-159. [8] KREISVERBAND FÜR GARTENBAU UND LANDESPFLEGE FÜRSTENFELDBRUCK e. V. (2010): Die Unterlagen der Obstbäume. <http://www.garten-ffb.de/PDF/unterlagen.pdf> (06.01.15). [9] COPE, D. L. (1999): Breeding graft-compatible Douglas-fir rootstocks (Pseudotsuga menziesii (MIRB.) FRANCO). Silvae Genetica, 48, S. 3-4. [10] KUDO, H.; HARADA, T. (2007): A graft-transmissible RNA from tomato rootstock changes leaf morphology of potato scion. HORTSCIENCE, 42(2), S. 225-226. [11] WANG, L.; YANG, M.; AKINNAGBE, A.; LIANG, H.; WANG, J.; EWALD, D. (2012): Bacillus thuringiensis protein transfer between rootstock and scion of grafted poplar [online]. Plant Biol, 14(5): S. 745-750. [12] TAI, L.; ZEIGER, E. (2007): Plant Physiology, 4. Auflage, Springer Verlag Berlin Heidelberg. [13] YAMAGISHI, N.; KISHIGAMI, R.; YOSHIKAWA, N. (2014): Reduced generation time of apple seedlings to within a year by means of a plant virus vector: a new plant-breeding technique with no transmission of genetic modification to the next generation. Plant Biotechnology Journal, 2014/12, S. 60-68.



Foto: K. Gebhardt

Abb. 5: Schlaufenartige Kambium- u. Xylembrücke im Kallus der Verwachsungszone einer verträglichen Pfropfkombination *P. avium* cv. ‚Hedelfinger‘ auf *P. avium* cv. ‚F12/1‘, 18 Tage nach der Maschinenveredlung [4]

Dr. K. Gebhardt,
Karl.Gebhardt@NW-FVA.de, ist
wiss. Mitarbeiter an der Abt. Wald-
genressourcen der Nordwestdeutschen
Forstlichen Versuchsanstalt in
Hann. Münden. Er befasst sich
aktuell mit genetischen Unters-
suchungen und Züchtungsprojekten.

