

Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (Vitis Species)

II. Die Gibberellinreaktionen und die Knospenperiodizität

von

G. ALLEWELDT

Inhalt: Einleitung	11
Material und Methoden	13
Ergebnisse	14
I. Triebwachstum¹⁾	14
A. Photoperiodische Wachstumsreaktionen	14
B. Kausalanalytische Untersuchungen über das Wirkungsprinzip der photoperiodischen Reaktion	29
C. Einfluß von Gibberellin auf das Sproßwachstum	152
1. Wachstumsreaktionen im Langtag	152
a) Längenwachstum und Trockensubstanzbildung	152
b) Das Blattwachstum	154
c) Das sortenspezifische Gibberellinreaktionsvermögen	155
2. Wachstumsreaktionen im Kurztag	160
a) Allgemeine Gibberellinreaktionen	160
b) Beziehungen zwischen dem GS-Reaktionsvermögen und dem photoperiodischen Verhalten	161
II. Knospenruhe, Wachstumsruhe und Knospenaustrieb	165
A. Endogene Wachstumsrhythmik	165
B. Einsetzen der Wachstumsruhe	166
1. Apikale Dominanz	166
2. Einfluß äußerer Faktoren auf das Einsetzen der endogenen Knospenruhe	167
C. Aufhebung der endogenen Knospenruhe	169
Diskussion	173
III. Blütenbildung²⁾	
Schlußbetrachtung	
Literaturverzeichnis	
Zusammenfassung	

C. Einfluß von Gibberellin auf das Sproßwachstum

1. Wachstumsreaktionen im Langtag

a) Längenwachstum und Trockensubstanzbildung

Ausgedehnte Versuchsreihen (1959 b, 1960 a, 1961 und eine Zusammenfassung 1962) ergaben, daß die Applikation von Gibberellinsäure (GS) auf das Sproßmeristem — durch Eintauchen der Sproßspitze in Gibberellinlösungen — besonders wirkungsvoll ist und in sortenspezifischer Weise die Wachstumsgeschwindigkeit der

¹⁾ Abschnitte I, A und B erschienen in Vitis 4, 11—41 (1963).

²⁾ Abschnitt III, sowie Schlußbetrachtung und Zusammenfassung werden im nächsten Heft dieser Zeitschrift erscheinen.

Tabelle 14

Einfluß der GS-Dosis auf Wachstum und Trockensubstanzbildung von Sylvaner

Zahl der GS-Gaben	GS-Dosis γ/Pflanze	Wuchslängen- zunahme in cm			Zunahme der Blattzahl		Gesamtgewicht/Pflanze in g				Trocken- gewicht in g/Pflanze	
		x̄	± m	rel.	x̄	± m	frisch		trocken		Blatt	Sproß- achse
							x̄	± m	x̄	± m		
0	—	73,5	6,5	100	17,0	1,21	33,7	3,6	9,26	0,62	5,43	3,83
1	9	94,5	4,8	129	15,7	0,77	32,7	4,1	8,75	0,54	5,30	3,45
2	19	112,0	2,6	152	18,0	0,80	32,7	1,5	8,70	0,37	4,83	3,87
3	27	168,3	8,3	229	26,3	1,29	39,0	3,1	9,65	0,69	4,68	4,97
5	54	176,2	11,1	240	24,7	1,46	40,7	2,5	11,17	0,68	5,57	5,60
6	59	153,7	6,1	209	23,2	0,55	44,1	2,6	11,30	0,66	5,60	5,70

Versuchsdauer 38 d (5. 8. — 12. 9. 1961); GS: 100 mg/l; Applikation: Eintauchen der Sproßspitze 0,14, 21, 28, 35 und 42 d nach Versuchsbeginn

Reben erhöht. Sehr gibberellinempfindlich ist beispielsweise die *vinifera*-Sorte Sylvaner, welcher schon auf 9 γ GS anspricht (Tabelle 14). Auf Grund dieser hohen Reaktionsfreudigkeit halten es WEAVER und McCUNE (1959 a) für möglich, die Rebe als biologische Testpflanze für den Nachweis von gibberellinartigen Substanzen zu verwenden. Bis zu einer Gesamtdosis von 54 γ verteilt auf 5 Gaben in wöchentlichen Abständen, wird die Wachstumsgeschwindigkeit von 1,94 cm/Tag auf 4,65 cm/Tag erhöht. Eine weitere Gibberellinzufuhr führt zu einer schwachen Wuchsdepression. Gleichzeitig wird die Blattentfaltungsrates, das Frischgewicht der Gesamtpflanze und das Trockengewicht der Sproßachse erhöht, während das Blatt-Stengel-Verhältnis (Trockengewicht) wegen des durch Gibberellin gehemmten Blattwachstums von 1,42 auf 0,98 fällt. Die Trockenmasse der Gesamtpflanze wird nur in der höchsten Gibberellinstufe ein wenig heraufgesetzt. Bei längerer Versuchsdauer und langsamerer Gibberellinzufuhr war jedoch mehrfach eine signifikante Steigerung der Trockensubstanz festzustellen (ALLEWELDT 1959 b), so daß ähnlich wie bei der Langtagwirkung (Tabelle 10, Teil I) eine Beurteilung des Gibberellineffektes auf die Trockensubstanzproduktion ohne Berücksichtigung des Zeitfaktors sehr leicht zu Fehlschlüssen führen kann.

Das relative Ausmaß der Gibberellineinwirkung auf die verschiedenen Wachstumskomponenten ist sehr unterschiedlich. Für Versuche von relativ kurzer Dauer (Tabelle 14; 38 Tage) können folgende Werte als symptomatisch angesehen werden: Längenwachstum 240%, Blattzahl 155%, Internodienlänge 148%, Gesamtgewicht (frisch) 131%, Gesamtgewicht (trocken) 122% und das Gewicht der Sproßachse 149%. Das Blatttrockengewicht der Gesamtpflanze wird zwar je nach angewandeter Dosis um wenige Prozent angehoben, doch ist die Blattentfaltung, wie im nächsten Abschnitt näher zu zeigen sein wird, gehemmt. Eine sehr erhebliche Verlängerung erfahren die Ranken (z. B. in einem Versuch mit FS. 4-201-39 von $5,92 \pm 1,09$ cm auf $11,87 \pm 1,48$ cm).

Die Stimulation des Triebwachstums ist zu gleichen Teilen das Ergebnis einer geförderten Zellstreckung (Internodienlänge) und Zellteilung (Blattzahl). Wie beim Störlichteffekt (Tabellen 9 und 10, Teil I) ruft die erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit durch Gibberellin zunächst keine vermehrte Trockensubstanzbildung hervor.

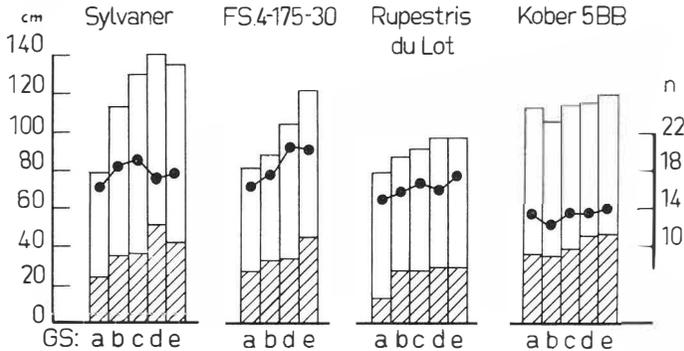


Abb. 5: Einfluß von Gibberellin auf die Wuchslängenzunahme (cm, Säulen) und die Blattzahl (n, Kurve)

Schraffierte Säulen: Messung 20 Tage nach Versuchsbeginn; weiße Säulen und Kurve: Messung 48 Tage (Sylvaner), 56 Tage (FS. 4-175-30 und Rupestris du Lot) und 64 Tage (Kober 5 BB) nach Versuchsbeginn.

GS-Konzentration: a = unbehandelt, b = 50 mg/l, c = 100 mg/l, d = 500 mg/l, e = 1000 mg/l.

Die Reaktion auf Gibberellin ist sortenspezifisch, wie der auf Abbildung 5 dargestellte Versuch erkennen läßt. Das Maximum der Wuchslängenzunahme wird bei Sylvaner und Rupestris du Lot durch eine GS-Konzentration von 500 mg/l (5malige Applikation auf die Sproßspitze) erreicht. Bei der Zuchtsorte FS. 4-175-30 liegt das Maximum wahrscheinlich außerhalb der applizierten GS-Dosis (über 1000 mg GS/l oder 382 γ GS/Pflanze). Kober 5 BB erfährt durch Gibberellin keine signifikante Wuchsveränderung.

Hinsichtlich der Trockensubstanzbildung ist nur bei Sylvaner eine Zunahme von 6,20 g auf 7,46 g je Pflanze (GS-Stufe 500 mg/l) festzustellen, die ausschließlich auf das höhere Gewicht der Sproßachse (Zunahme von 2,32 g auf 3,81 g je Pflanze) zurückzuführen ist, während das Blattgewicht unverändert bleibt und nur in der höchsten GS-Konzentration auf 2,17 g (unbehandelt 3,88 g) fällt. Hierdurch tritt wiederum eine Abnahme des Blatt-Stengel-Verhältnisses von 1,67 auf 0,52 ein.

Das Gibberellinreaktionsvermögen ist nur bedingt mit der Wachstumsgeschwindigkeit der unbehandelten Pflanzen korreliert. Umgerechnet auf eine Versuchsdauer von 48 Tagen (die Versuchspflanzen wurden aus technischen Gründen zu verschiedenen Terminen aufgearbeitet) ergibt sich eine Wuchslängenzunahme in absteigender Reihe geordnet – von 84,2 cm für Kober 5 BB, von 78,7 cm für Sylvaner, von 69,8 cm für FS. 4-175-30 und von 64,9 cm für Rupestris du Lot. Die entsprechenden Werte für die maximale Gibberellinwirkung betragen 107%, 178%, 151% resp. 124%. So ist zwar kein direkter Zusammenhang zwischen der Wachsfreudigkeit einer Sorte und ihre Reaktionsfähigkeit auf exogen appliziertes Gibberellin zu erkennen, doch besteht, zumindest innerhalb einer Sorte, eine gewisse Kausalität zwischen beiden Eigenschaften. Unter erschwerten äußeren Wachstumsbedingungen, wie niedrige Temperatur oder Kurztag, oder mit dem Abklingen der Wackstumsenergie im Spätsommer ist ein erhöhtes Gibberellinreaktionsvermögen erkennbar.

b) Blattwachstum

Die habituellen Veränderungen unter dem Einfluß von Gibberellin, insbesondere die Veränderungen der Blattform und der Blattstruktur, sind sehr auffällig.

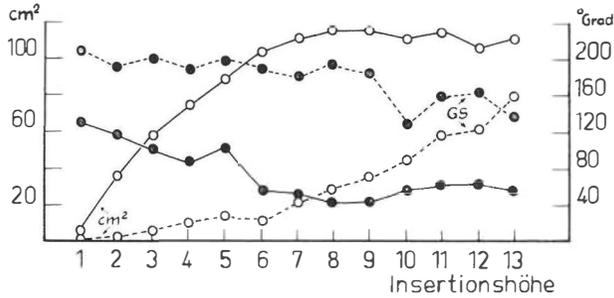


Abb. 6: Die Wirkung von Gibberellin auf die Blattfläche und auf den Stielbuchtwinkel von Sylvaner.

Ausgezogene Linie: unbehandelt, gestrichelte Linie: GS (100 mg/l), weiße Punkte: Blattfläche in cm^2 , schwarze Punkte: Stielbuchtwinkel in $^\circ$. Nähere Angaben im Text und auf Abb. 5.

So ist die Chlorophyllbildung der Blattspreiten und der Sproßachsen sowie das Wachstum der Interkostalfelder sehr gehemmt (Abb. 6, vergl. auch BRANAS und VERGNES 1960, WEAVER und McCUNE 1959 a, b). Die Blattentfaltung und die Flächenzunahme ist durch Gibberellin sehr verlangsamt, die Blattnerven treten deutlich hervor, sind rötlich gefärbt und das Gewebe ist, im Gegensatz zum 2,4-D-Effekt, sehr zart und gegen Trockenheit empfindlich. Der Trockensubstanzgehalt der Blätter ist stark reduziert. Der Stielbuchtwinkel, der bereits mit der Wachstumsgeschwindigkeit in Beziehung gebracht wurde, ist sehr erweitert und lag in einem Versuch (Abb. 6) noch beim 13. Blatt (von der Sproßspitze aus gezählt) um etwa 80° oder 167% über dem der Kontrolle. Hingegen differiert die Blattfläche der gleichen Blätter nur um 30 cm^2 oder 28%. Bei überoptimaler Gibberellinzufuhr sind die Blattspreiten so stark reduziert, daß sie bereits als sehr kleine Blättchen vertrocknen und abfallen. Wird dann jede weitere GS-Applikation eingestellt, so bilden sich sehr bald wieder normal gestaltete Laubblätter, sofern das Sproßeristem nicht selbst durch die Überdosis an Gibberellin gelitten hat. Bei allmählicher Gibberellinzufuhr bleibt der normale Habitus der Pflanzen trotz Trieb­längenstimulierung nahezu erhalten. Dabei kann eine GS-Applikation auf fast ausgewachsenen Spreiten die Blattfläche ein wenig vergrößern (ALLEWELDT 1959 b). Beim jungen Blatt ist wiederholt eine Verlängerung des Blattstieles beobachtet worden.

c) Das sortenspezifische Gibberellinreaktionsvermögen

Noch deutlicher als nach Applikation von Gibberellin auf das Sproßeristem ist das sortenspezifische Gibberellinreaktionsvermögen nach Auftropfen auf ältere Blattspreiten zu beobachten. Abb. 7 veranschaulicht das Ergebnis von zwei Versuchen. Neben Sorten, die – unabhängig von der Applikationsart – sehr empfindlich auf Gibberellin reagieren, wie Riesling, 26 G, Perle von Czaba oder Kö-48-43 gibt es als entgegengesetztes Extrem praktisch absolut gibberellinunempfindliche Sorten, zu denen *V. cinerea*, SO 4 und auch Kober 5 BB gehören. Eine Mittelstellung – ein Zeichen für ein quantitatives Reaktionsprinzip – nehmen Sorten, wie z. B. Sbl. 1-48-14 oder 125 AA ein, bei denen nur durch Eintauchen der Sproßspitze oder, wie andere Versuche ergaben (1962 a), nur nach Applikation eines Gibberellin-Lanolingemisches auf apikale Teile der Sproßachse eine Wuchsförderung zu erzielen ist. Als Resultat vieler Einzelbeobachtungen lassen sich die bisher untersuchten Sorten in folgende GS-Reaktionsklassen einordnen:

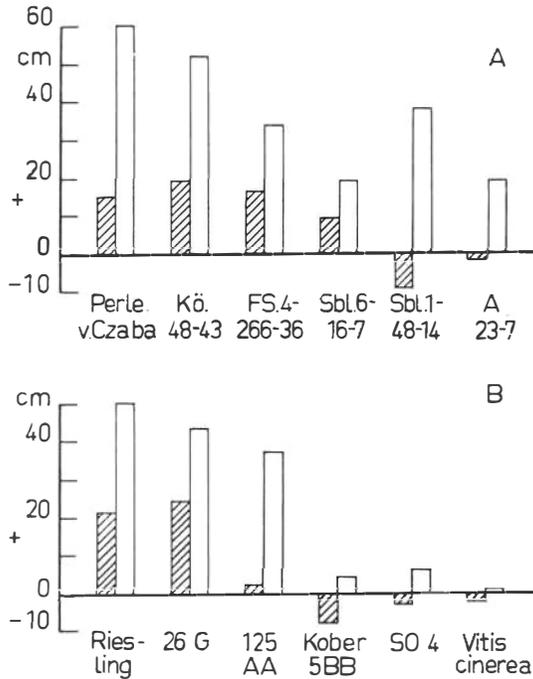


Abb. 7: Die Wuchslängenzunahme einiger Rebsorten nach Applikation von Gibberellin auf ältere Blattspreiten (schraffierte Säulen) und auf das Sproßmeristem (weiße Säulen), dargestellt als Differenzdiagramm zu den unbehandelten Kontrollen.

Versuch A: 16. 7. — 3. 10. 1960, 500 mg/l GS (Blätter, 521 γ /Pflanze) und 100 mg/l GS (Sproßmeristem, 66 γ /Pflanze).

Versuch B: 14. 6. — 25. 7. 1960, 1000 mg/l GS (Blätter, 1364 γ /Pflanze) und 500 mg/l GS (Sproßmeristem, 315 γ /Pflanze)

1. Hohe GS-Reaktionsfähigkeit

Wachstumsförderung nach Applikation von Gibberellin auf Sproßmeristem und ausgewachsene Blattspreiten:

- Riesling (22)³⁾
- Sylvaner (5)
- Müller-Thurgau (3)
- Perle von Czaba (3)
- FS. 4-201-39 (14)
- FS. 4-206-36 (2)
- Sbl.6-16-7 (2)
- Kö. 48-43 (2)
- 26 G (2)

2. Mittlere GS-Reaktionsfähigkeit

Wachstumsförderung nur nach Applikation von Gibberellin auf das Sproßmeristem, nicht nach Applikation auf ausgewachsene Blattspreiten:

³⁾ In Klammern ist die Zahl der Einzelbeobachtungen wiedergegeben.

V. riparia, Klone G 1, G 2, G 75, G 82, G 78, (32)
V. rupestris, Klone St. George und du Lot (4)
 125 AA (2)
 FS. 4-195-39 (3)
 FS. 4-175-30 (4)
 Sbl. 2-48-14 (4)
 A-23-7 (2)
 Sbl. 2-19-58 (2)

3. Geringe GS-Reaktionsfähigkeit

Geringe oder keine Wachstumsförderung nach Applikation von Gibberellin, keine Reaktion nach Applikation auf ausgewachsene Blattspreiten:

V. riparia, Klone G 73, G 80, G 87 (7)
 Kober 5 BB (8)
 MG. 101-14 (2)
V. cinerea (1)

Aus dieser Übersicht ist zu entnehmen, daß alle untersuchten *vinifera*-Sorten zur 1. Gruppe, alle amerikanischen *Vitis*-Arten und ihre interspezifischen Kreuzungsprodukte zur 2. oder 3. Gruppe gehören. In den interspezifischen Kreuzungspopulationen amerikanischer Arten mit *V. vinifera* erfolgt eine genetische Aufspaltung hinsichtlich des Gibberellinreaktionsvermögens, so daß einige Zuchtstämme, wie FS. 4-201-39 zum *vinifera*-Reaktionstyp, andere, wie FS. 4-195-39 zum *riparia*-Reaktionstyp zu zählen sind. Mit diesem Hinweis zeichnet sich bereits eine enge Beziehung zwischen der Gibberellinempfindlichkeit und dem photoperiodischen Verhalten ab, auf das jedoch erst später eingegangen wird, nachdem der Nachweis für die Spezifität des Gibberellinreaktionsvermögens einer Sorte erbracht ist.

Die Reaktionsverschiedenheit nach Applikation von Gibberellin auf ausgewachsene ältere Blattspreiten ist nicht auf ein unterschiedliches Infiltrationsvermögen, hervorgerufen durch den anatomischen Bau des Blattgewebes, zurückzuführen. Vielmehr liegt ein auf innere, stoffliche Vorgänge basierendes Reaktionssystem vor. Zunächst ist auf Tabelle 15 ersichtlich, daß die Reaktionsfähigkeit von Sbl. 1-48-14 mit zunehmendem Blattalter abnimmt. Schon das Auftropfen von Gibberellin auf das 5. Blatt — von der Sproßspitze gezählt — ruft keine signifikante Wuchslängen-

Tabelle 15

Die Abhängigkeit der Wuchslängenförderung durch GS vom Blattalter (Sbl. 1-48-14)

in γ/Pflanze	GS Insertionshöhe des behandelten Blattes	Wuchslängenzunahme in cm			Zunahme der Blattzahl	
		\bar{x}	$\pm m$	rel.	\bar{x}	$\pm m$
0	—	79,3	4,1	100	15,1	0,41
290	1	108,7	8,4	137**)	18,2	0,48
356	3	97,8	4,2	123*)	16,0	0,93
384	5	92,5	5,0	117	16,2	0,88
381	7	83,1	4,8	105	16,7	0,53

Versuchsdauer: 29 d (4. 8. — 2. 9. 1960); GS: 500 mg/l in 6 Gaben in Abständen von 3—4 d

*) $p = 1,12\%$; **) $p < 0,1\%$;

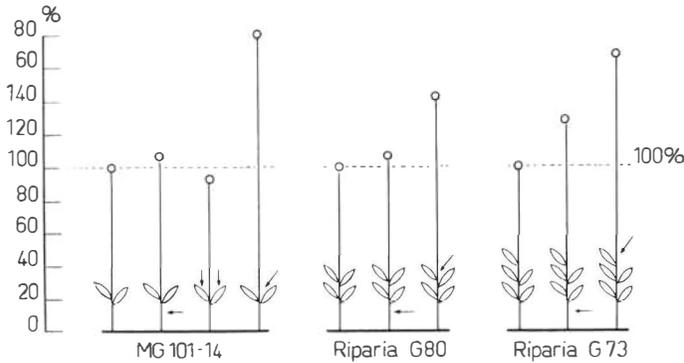


Abb. 8: Die Bedeutung der Blattspreiten für das Gibberellinreaktionsvermögen von *riparia*-Formen

Wuchslängenzunahme in % der unbehandelten Kontrollen. Pflanzen auf 2, 4 oder 5 ältere Spreiten entblättert; Pfeile zeigen den Applikationsort der GS (10 mg/1 g Lanolin) an. Versuchsbedingungen: MG. 101-14: 11. 4. — 12. 5. 1960, 1639 γ GS/Pflanze. — Riparia G 80: 28. 4. — 3. 6. 1960, 1072 γ GS/Pflanze. — Riparia G 73: 14. 6. — 1. 8. 1960, 1793 γ GS/Pflanze.

förderung hervor. Die applizierte GS hat demnach das reaktionsfähige Sproßmeristem nicht erreicht, was nicht auf einer unspezifischen Translokationsblockierung beruhen kann, da eine Weiterleitung im Sproßachsengewebe aller Sorten der *riparia*-Reaktionsgruppe (Reaktionsklassen 2 und 3) dann nachzuweisen ist, wenn Gibberellin direkt auf die Sproßachse appliziert wird und zwischen Applikationsort und Sproßmeristem nur *vinifera*-Blätter inseriert sind (heteroplastische Pfropfung, ALLEWELDT 1961). Sobald aber zwischen Applikationsort und Sproßmeristem ältere *riparia*-Blätter inseriert sind, verringert sich die durch Gibberellin erreichbare Wuchslängenzunahme. In einigen Fällen war die GS-Wirkung sogar ganz annulliert. Bei den in Abb. 8 dargestellten Versuchsergebnissen an partiell entblätterten *riparia*-Formen ist zu betonen, daß die angewendeten GS-Konzentrationen außergewöhnlich hoch waren und die applizierte GS-Dosis/Pflanze bis zu 1,6 mg betrug. Bei dieser Dosis noch von einer hormonellen Wirkung zu sprechen, erscheint recht fragwürdig. Mithin wird die Translokation von Gibberellin im Sproßachsengewebe der *riparia*-Reaktionstypen durch ältere Blattspreiten blockiert.

Über die Translokation von Gibberellin in *vinifera*-Reben wurde bereits mehrfach berichtet (1961 a, b, 1962 a, daselbst weitere Literatur). Danach ist das auf Blattspreiten aufgetropfte Gibberellin nach 3 bis 4 Tagen nahezu restlos aus dem Blattgewebe abgewandert. Trijodbenzoësäure (1 mg/1 g Lanolin ringförmig um die Blattstiele appliziert) verringert den Gibberellineffekt. Ebenfalls reduziert wird die Gibberellinwirkung durch gleichzeitige Verdunkelung der behandelten Blattspreiten. Hingegen ist bei verdunkelten und mit GS behandelten Sproßspitzen gegenüber den stets dem Licht ausgesetzten eher noch eine zusätzliche Gibberellinwirkung durch die Verdunkelung zu beobachten (unveröffentl.). Die Translokationsrichtung ist vornehmlich akropetal. Unter entsprechenden Versuchsbedingungen ist auch eine basipetale und transversale Wanderung festzustellen (ALLEWELDT 1961 b).

Wenn dennoch, wie die Versuchsergebnisse der Abb. 8 zeigen, durch ältere Blattspreiten eine Blockierung der Gibberellintranslokation erfolgt, so ist eine spezifische, in den Spreiten lokalisierte und von ihnen ausgehende Hemmreaktion an-

zunehmen. Zum Nachweis dieser Vorstellung wurden isolierte Blattspreiten mit GS behandelt und nach einer jeweils wechselnden Einwirkungsdauer homogenisiert. Das mit GS vorbehandelte Homogenisat wurde sodann auf Testpflanzen aufgetragen. Als günstigste Methode zur Feststellung sortenspezifischer Reaktionen erwies sich das Eintauchen der Blattstiele isolierter, älterer Blätter in Gibberellinlösungen, wobei Gibberellin mit dem Transpirationsstrom in das Blattgewebe gelangt. Nach 3tägiger Einwirkung bei Tageslicht werden die Blattspreiten homogenisiert. Adäquate Mengen an Blatthomogenisat, jeweils bezogen auf die von den Blättern aufgenommene Gibberellindosis, wird auf die jungen Spreiten reaktionsfreudiger Testpflanzen (Riesling, Sylvaner, FS. 4-201-39) aufgetragen. In Tabelle 16 ist ein Ver-

Tabelle 16

Die Wirkung von mit Gibberellin vorbehandeltem Blatthomogenisat auf das Triblängenwachstum von Riesling

Behandlung	Wuchslängenzunahme in cm			Zunahme der Blattzahl	
	\bar{x}	$\pm m$	rel.	\bar{x}	$\pm m$
unbehandelt	34,7	2,6	100	6,3	0,12
Homogenisat-A	32,8	1,9	94	7,5	0,18
Homogenisat-B	36,0	3,4	104	6,9	0,23
GS	47,2	3,0	136*)	8,5	0,30
Homogenisat-A + GS	48,3	2,4	139*	8,3	0,28
Homogenisat-B + GS	30,3	4,8	87	8,0	0,26

Versuchsdauer: 36 d (29. 5. — 4. 7. 1961); GS: 100 mg/l, 100 μ /Pflanze, appliziert auf junge Blätter; Homogenisat-A: FS. 4-201-39; Homogenisat-B: FS. 4-175-30

*) Signifikanz $p < 1,0\%$

suchsergebnis zusammengefaßt. Diese und andere Experimente zeigen, daß das Blattgewebe von *riparia*-Reaktionstypen das aufgenommene Gibberellin sehr wahrscheinlich inaktivieren, da nach dem Auftragen von mit GS vorbehandeltem Blatthomogenisat von *vinifera*-Blättern deutliche Gibberellinreaktionen an den Testpflanzen auftreten, wie Förderung des Triblängenwachstums, Blattformveränderungen und Blattchlorose. Unbehandeltes Blatthomogenisat löste in keinem Falle eine signifikante Wuchsförderung oder -hemmung aus. Ähnliche Versuche wurden von Bünsow 1961 b) mit einer Reihe von Pflanzdiffusaten durchgeführt und in einigen Fällen (ruhende Knospen oder Samen von *Aesculus hippocastanum* L., vegetative Pflanzen von *Lapsana communis* L. und *Mycelis muralis* Rchb.) eine direkte Wirkung der Inhaltsstoffe auf die Molekel der zugeführten Gibberellinsäure vermutet, da eine Verminderung der Gibberellinwirkung an den Testpflanzen (Erbsen) festzustellen war. Bereits früher berichtete CORCORAN und Mitarb. (1961), daß Diffusate aus unreifen Samen von *Ceratonia siliqua* L. und *Eriobotrya japonica* Lindl. das durch Gibberellin induzierte Wachstum von Mais („dwarf 1“) herabsetzen.

Wenn wir nunmehr versuchen, die eingangs gestellte Frage nach der Spezifität der Gibberellinwirkung bei Reben zu beantworten, dann weisen die vorgelegten Befunde darauf hin, daß das Gibberellinreaktionsvermögen durch die Aktivität eines Gibberellin-Inhibitors bestimmt wird. Unter dieser Voraussetzung ist es zu verstehen, wenn unterschiedliche GS-Reak-

tionstypen bei Reben und vermutlich auch bei anderen Pflanzen (vergl. KNAPP 1962) auftreten oder wenn appliziertes Gibberellin nur zu einer relativ rasch abklingenden Wachstumsstimulation führt (näheres s. ALLEWELDT 1961 a und Seite 155).

2. Wachstumsreaktionen im Kurztag

a) Allgemeine Gibberellinreaktionen

Die kontinuierliche Applikation von Gibberellinsäure führt zur Wachstumsstimulation photoperiodisch gehemmter Pflanzen und zu einer Verlängerung der Wachstumsdauer im Kurztag. So war bei vollbelaubten Pflanzen der Testsorte Riesling im Kurztag eine Wuchslängenförderung von 79,0 cm oder 1113% zu erzielen und bei partiell entblättern Pflanzen, die auf diese Weise durch Kurztag weniger gehemmt waren, von 57,1 cm oder 266% (ALLEWELDT 1960 a). Mithin wird die photoperiodische Wachstumshemmung durch Gibberellin auf-

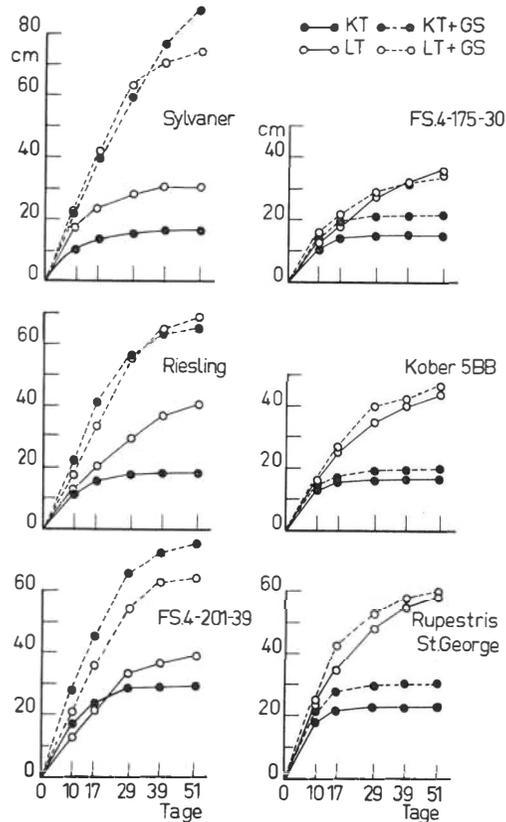


Abb. 9: Die Beeinflussung der photoperiodischen Wachstumsreaktion durch Gibberellin

Versuchsdauer: 51 d (6. 7. — 26. 8. 1959); LT = Normaltag, KT = 10stündiger Kurztag; GS: 500 mg/l (308—398 γ /Pflanze), verteilt in 6 Gaben mit jeweils 3 Tropfen/Pflanze, 1. Gabe am 6. 7., letzte Gabe am 13. 8. 1959.

gehoben. Voraussetzung ist aber, daß die exogene Gibberellinzufuhr nicht eingestellt wird, da dann recht bald die photoperiodische Wachstumshemmung wieder dominiert (ALLEWELDT 1959 a).

Habituell treten bei den mit Gibberellin im Kurztag behandelten Pflanzen die charakteristischen Gibberellinsymptome, wenn auch ein wenig schwächer ausgeprägt, wie im Langtag auf, nämlich Formveränderungen der Blattspreiten und Blattchlorose, wodurch die Pflanzen ein etioliertes Aussehen erhalten.

b) Beziehungen zwischen dem GS-Reaktionsvermögen und dem photoperiodischen Verhalten.

Die Frage, ob zwischen dem sortenspezifischen GS-Reaktionsvermögen und der Kurztagsensibilität eine kausale Beziehung besteht, wurde in vielen Einzeluntersuchungen verfolgt. Auf Abb. 9 und in Tabelle 17 sind typische Beispiele aus diesen Versuchsreihen wiedergegeben, die das gesamte Spektrum der Sortenreaktionen auf Gibberellin und Kurztag umfassen.

Es hat sich gezeigt, daß eine Überwindung der photoperiodischen Wachstumshemmung durch Applikation von Gibberellin auf ältere Blattspreiten nur bei den Sorten erfolgt, die auch im Normaltag sehr gibberellinempfindlich sind. Alle Sorten dieses GS-Reaktionstyps gehören ohne Ausnahme hinsichtlich ihres photoperiodischen Verhaltens im Kurztag zur *vinifera*-Reaktionsgruppe. Alle kurztagsensiblen Sorten des *riparia*-Reaktionstyps reagieren unter gleichen Versuchsbedingungen nicht oder nur sehr schwach auf Gibberellin. So sind also die Sorten der *vinifera*-Reaktionsgruppe sehr gibberellinempfindlich und die Vertreter der *riparia*-Reaktionsgruppe gibberellinun-

Tabelle 17

Die Beeinflussung der photoperiodischen Wachstumsreaktion von Riesling und Kober 5 BB durch GS in Abhängigkeit von der Art der GS-Applikation

Sorte	Tageslänge	GS-Applikationsort ¹⁾	Wuchslängenzunahme			Zunahme der Blattzahl	
			\bar{x}	\pm cm	Diff. in cm	\bar{x}	\pm m
FS. 4-201-39	NT	—	58,4	4,2	—	13,3	1,22
		Blatt	82,0	5,0	+ 23,6*)	15,4	0,80
		Sproßspitze	110,7	5,9	+ 52,3**)	18,7	0,63
	KT	—	22,7	3,2	—	5,1	0,61
		Blatt	47,4	2,5	+ 24,7*)	7,4	0,45
		Sproßspitze	92,5	4,8	+ 69,8**)	18,5	0,79
Kober 5 BB	NT	—	66,8	4,6	—	14,3	0,73
		Blatt	71,0	1,5	+ 4,2	15,4	0,63
		Sproßspitze	81,3	4,1	+ 14,5	15,4	0,82
	KT	—	22,5	4,9	—	5,7	0,58
		Blatt	20,0	4,7	— 2,5	4,9	0,42
		Sproßspitze	45,9	6,6	+ 23,4	6,6	0,35

Versuchsdauer: 68 d (26. 7. — 3. 10. 1960)

¹⁾ GS: 1000 mg/l auf ausgewachsene, ältere Blattspreiten (443—481 γ /Pflanze); 100 mg/l auf das Sproßmeristem (51 γ /Pflanze)

*) Signifikanz $p < 0,1\%$; **) $p < 1,0\%$

Tabelle 18

Einfluß einer KT-Vorbehandlung auf das GS-Reaktionsvermögen von Riesling und FS. 4-195-39

Sorte	Tageslänge	Beginn der Behandlung Tage nach Versuchs- beginn	GS γ/Pflanze	Wuchslängenzunahme			Zunahme der Blattzahl	
				cm x̄	± m	Diff. in cm	x̄	± m
Riesling	Störlicht	—	—	167,8	8,3	—	29,0	2,3
		0	50	216,6	9,6	+ 44,8	36,2	1,9
	Kurztag	—	—	77,6	6,8	—	19,2	3,4
		0	52	109,0	4,3	+ 31,8	25,8	1,1
		20	42	117,8	5,5	+ 40,2	27,2	2,3
		40	17	109,8	5,9	+ 32,2	25,5	0,9
	66	11	102,5	8,8	+ 24,9	24,0	1,8	
FS. 4-195-39	Störlicht	—	—	157,2	11,2	—	25,0	2,6
		0	32	153,5	10,8	— 3,7	23,8	1,2
	Kurztag	—	—	13,0	0,5	—	3,2	0,1
		0	39	62,5	4,7	+ 49,5	8,5	0,9
		15	28	21,6	3,9	+ 8,6	5,4	0,8
		25	30	9,4	2,0	— 3,6	5,3	1,3

Versuchsdauer: 85 d (5. 7. — 28. 9. 1961); Tageslänge: Störlicht: Licht von 7.00 — 17.00 Uhr und von 23.30 — 0.30 (11 Stunden); Kurztag: 11 Stunden: von 7.00 — 18.00 Uhr; Temperatur: 28° von 7.00 — 18.00 Uhr, 22° von 18.00 — 7.00 Uhr; GS: 100 mg/l, Sproßspitze wöchentlich eingetaucht

empfindlich unter den wachstumshemmenden Bedingungen eines Kurztages. Dies gilt nicht nur für das Gibberellinreaktionsvermögen nach Applikation von GS auf ältere Blätter, sondern auch nach Gibberellinzufuhr direkt zum Sproßmeristem. Nur erhalten wir dann eine charakteristische Übergangsgruppe der Gibberellinempfindlichkeit im Kurztag, genau so wie sie auch im Langtag auftritt. Die sortenspezifische Tageslängenreaktion findet somit eine Parallele im GS-Reaktionsvermögen. Das Verhalten von Rupestris du Lot und Kober 5 BB (Abb. 9 und Tabelle 18) ist auf eine teilweise Applikation von Gibberellin auf junge Blattspreiten zurückzuführen, da seinerzeit die enge Beziehung zwischen Blattalter und GS-Reaktion unbekannt war. Unter exakter Einhaltung der Reaktionsbedingungen, wie es in der Folgezeit der Fall war, ist die genannte Beziehung ausnahmslos anzutreffen.

Das Auftragen eines Gibberellin-Lanolin-Gemisches auf basale Teile der Sproßachse, also unterhalb der Insertion ausgewachsener Blattspreiten, führt zu gleichen Ergebnissen, nämlich Überwindung der Kurztaghemmung bei den *vinifera*- aber nicht bei den *riparia*-Reaktionstypen. Selbst wenn, wie auf Tabelle 18 zu erkennen ist, Gibberellin auf apikale Sproßteile gegeben wird — in einigen Versuchen wurde auch mit einem Gibberellin-Lanolin-Gemisch gearbeitet —, so reagieren auch *riparia*-Typen im Kurztag, doch im Vergleich zu *vinifera*-Sorten sehr schwach.

Der LT : KT-Quotient wird bei den *vinifera*-Typen der Abb. 9 (Sylvaner, Riesling, FS. 4-201-39) durch Applikation von GS auf ältere Spreiten von im Mittel 1,85 auf 0,92 reduziert.

Vergleicht man die im Kurztag mit GS behandelten Pflanzen und die unbehandelten Exemplare im Normaltag, so ist zugunsten der Kurztag-Pflanzen sogar eine Förderung des Triebblängenwachstums erkennbar: Es läßt sich ein $LT:KT$ -Quotient von etwa 0,4 bis 0,7 errechnen!

Bisher wurde verschiedentlich festgestellt, daß Gibberellin besonders dann das Wachstum stimuliert, wenn irgendein endogener oder exogener Faktor wachstumsbegrenzend wirkte, also z. B. bei niedriger Temperatur oder im Spätherbst. Es wurde dabei von einer losen Beziehung zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Gibberellinreaktion gesprochen. Nunmehr aber ist zu erkennen, daß im Kurztag jene Sorten ein höheres GS-Reaktionsvermögen besitzen, die unter diesen Bedingungen eine höhere Wachstumsgeschwindigkeit haben (*vinifera*-Sorten), nicht indes Sorten mit geringer Wuchsenegie (*riparia*-Sorten)!

Der Prozeß der photoperiodischen Wachstumshemmung im Kurztag wird durch Gibberellin blockiert, wenn sogleich mit dem Beginn der Kurztagseinwirkung auch Gibberellin appliziert wird (Abb. 9). Kann aber, so lautet nun die Frage, eine Blockierung dieser Vorgänge durch exogenes Gibberellin erzielt werden, wenn den Pflanzen Gibberellin erst nach verschieden langem Einwirken von Kurztag zugeführt wird? Tabelle 18 gibt einen Versuch wieder, der im Konstantraum durchgeführt wurde. Während bei Riesling eine Reaktivierung des Sproßmeristems durch Gibberellin selbst nach 66tägiger Kurztagsvorbehandlung eintritt – in einem im Gewächshaus durchgeführten Versuch auch nach 40tägiger Kurztagsvorbehandlung (Tabelle 21) – sprach die kurztagsensible Sorte FS. 4-195-39 schon nach 15- bis 25-tägiger Kurztagsvorbehandlung nicht mehr auf exogenes Gibberellin an.

Es wäre verfehlt, die Gibberellinwirkung mit dem Langtageffekt gleichzusetzen, auch wenn sowohl Gibberellin als auch Langtag das durch Kurztag gehemmte Sproßmeristem reaktivieren. Denn im Kurztag laufen mehrere Prozesse ab, von denen wir bisher die Auxinabnahme und die Hemmstoffanhäufung kennen gelernt haben; aber wir wissen nicht, ob alle Einzelvorgänge mit Gibberellin eine Interaktion eingehen. Erst wenn hierfür genügend Beweismaterial vorliegt, kann von einem „Ersatz“ der Langtagwirkung durch Gibberellin gesprochen werden. Erste Beobachtungen an Gewebekulturen (Abb. 4, Teil I) lassen aber vermuten, daß der Prozeß der Hemmstoffbildung durch exogenes Gibberellin offenbar unberührt bleibt.

Diskussion

Die Aufhebung der sichtbaren photoperiodischen Wachstumshemmung durch kontinuierliche Applikation von Gibberellin ist ebenfalls an anderen Holzpflanzen festgestellt worden (BOURDEAU 1958, NITSCH 1957 a, LOCKHART und BONNER 1957, BUKOVAC und DAVIDSON 1959, KAWASE 1961). Bei Reben ist die Reaktionsspezifität im Zusammenhang mit der photoperiodischen Sensibilität besonders hervorzuheben. So wird der Kurztageffekt auf das Längenwachstum bei Sorten der *vinifera*-Reaktionsgruppe durch eine relativ geringe Gibberellinmenge annulliert, während bei den *riparia*-Reaktionstypen selbst sehr hohe GS-Konzentrationen und -Gaben wirkungslos sind oder nur zu einer schwachen Stimulierung des Wachstums im Kurztag und im Langtag führen, wenn dabei Gibberellin auf das Sproßmeristem direkt appliziert wird. Selbst wenn sehr hohe GS-Gaben bei den *riparia*-Sorten eine geringe Wachstumsförderung auslösen, bleibt die Sortenspezifität im quantitativen Sinne erhalten.

Innerhalb der *vinifera*-Art haben WEAVER und McCUNE (1959 b), MITTEMBERGHER (1959), RIVES und POUGET (1959 a), BRANAŠ und VERGNES (1960) PLAKIDA und Mitarb.

(1961), WURGLER (1961) und VERGNES (1961) eine sortenspezifische Gibberellinempfindlichkeit beobachtet, ähnlich wie sie mehrfach von anderen Autoren innerhalb verschiedener Holzarten nachgewiesen wurden (vergl. ALLEWELDT 1961 a).

Die Gegenüberstellung der GS-Reaktionstypen mit den photoperiodisch unterschiedlich reagierenden Sortengruppen, weist auf sehr enge, kausale Zusammenhänge hin. Auffällig ist hierbei, daß eine GS-Reaktionsspezifität sehr nahe verwandter Genotypen vorliegt, die sich hinsichtlich ihrer Wachstumsgeschwindigkeit unter normalen Wachstumsbedingungen kaum voneinander unterscheiden.

Die Möglichkeit des Wirksamwerdens artspezifischer Gibberelline besteht durchaus, da COOMBE (1960) die Anwesenheit von gibberellinartigen Substanzen im Fruchtknotengewebe einiger Rebensorten nachgewiesen hat. Im Hinblick auf die hohe physiologische Aktivität von Gibberellin A₃ hat diese Möglichkeit eine nur sehr vage Wahrscheinlichkeit (BRIAN, GROVE und McMILLAN 1960). Auch wurden in den Blatthomogenisat-Versuchen keine Reaktionsunterschiede zwischen *vinifera*- und *riparia*-Sorten beobachtet.

Gegen einen eventuell unterschiedlichen Auxinspiegel als ausschlaggebenden Faktor für die Gibberellinsensibilität spricht einmal das Verhalten der Gewebeexplantate – intensive Kallusbildung der Explantate von Kober 5 BB und die geringe Wirkung einer Gibberellinvorbehandlung der Mutterpflanzen auf das Wachstum der Kulturen (vergl. hierzu die Vorstellungen von BRIAN und HEMMING 1958, PHILLIPS, VLITOS und CUTLER 1959 sowie den „sparing auxin“-Effekt von GALSTON und WARBURG 1959) –, zum anderen Versuche mit gleichzeitiger Applikation von Gibberellin und IES (ALLEWELDT 1960 a und unveröffentl.). In der Mehrzahl dieser Versuche wurde die Gibberellineinwirkung durch gleichzeitige Applikation von IES (durch Eintauchen der Sproßspitze) geringfügig gehemmt, gleichgültig ob es sich hierbei um *vinifera*- oder *riparia*-Formen gehandelt hat. Wäre die Kurztagshemmung zunächst eine ausschließliche Funktion der Auxinabnahme, dann wäre mit einiger Wahrscheinlichkeit bei den *riparia*-Sorten durch eine GS-IES-Zufuhr im Langtag eine GS-Reaktion zu erwarten, da die rasche Kurztagreaktion auf einen niedrigen IES-Spiegel schließen lassen würde. Nach dem Verhalten von Kober 5 BB zu urteilen, scheinen die *riparia*-Typen eher einen höheren Auxinspiegel zu besitzen als die *vinifera*-Typen.

In einer früheren Publikation (1960 a) wurde in Anlehnung an BRIAN und HEMMING (1958) sowie GALSTON und WARBURG (1959) von der möglichen Existenz eines „3. Faktors“ gesprochen und mit seiner Hilfe ein GS-Wirkungskomplex vermutet. Nach dem Vorliegen weiterer Ergebnisse und dem Nachweis der spezifischen Funktion ausgewachsener Blattspreiten wird nunmehr der „3. Faktor“ als ein Gibberellinaktivator angesehen, der einerseits den endogenen Gibberellinspiegel reguliert und andererseits auch exogen zugeführtes Gibberellin festzulegen vermag. BIRD und EGGLE (1961) kommen in ihren Versuchen mit verschiedenen *Gossypium*-Arten und -Sorten zum gleichen Ergebnis und führen das sortenspezifische Gibberellinreaktionsvermögen auf den Gehalt an Gibberellin-Inhibitoren zurück. Die Existenz derartiger Substanzen wird auch von KNAPP (1962) vermutet.

Somit kann das photoperiodische Verhalten der Reben durch mindestens 3 Reaktionen oder 3 endogene Reaktionskomplexe bestimmt werden, nämlich

1. Die Abnahme des Auxinspiegels (Zunahme der IES-Oxydase?)
2. Die Zunahme eines Hemmstoffkomplexes
3. Der Gehalt oder die Aktivität eines Gibberellin-Inaktivators oder Antigibberellins.

Wenn Gibberellin ein unentbehrlicher Bestandteil des endogenen Hormonhaushaltes ist, wofür die vorliegenden Befunde als ausreichend erachtet werden, und ferner Anteil an der photoperiodischen Reaktion nimmt, so wäre damit die praktisch wertvolle Möglichkeit gegeben, auf Grund der Gibberellinempfindlichkeit das photoperiodische Verhalten von Sämlingen zu bestimmen.

Insofern hat die Gibberellinreaktion den Charakter einer züchterischen Frühdiagnose. Dies wäre insbesondere für sehr langlebige Kulturen mit einer hohen Populationsheterogenität, wie bei Reben, zur Feststellung physiologischer Fähigkeiten von beachtlichem Selektionswert. Sehr interessant wären in diesem Zusammenhang Untersuchungen über die Genetik des Gibberellinreaktionsvermögens, da nach den Beobachtungen an Reben eine Aufspaltung vorliegt.

II. Knospenruhe, Wachstumsruhe und Knospenaustrieb

A. Endogene Wachstumsrhythmik

Eine hohe zellphysiologische Aktivität und ein Zustand der Ruhe oder Anabiose sind charakteristische Symptome der Wachstumsperiodizität der Holzpflanzen. Jedes Einzelorgan einer Pflanze, sei es Sproß, Knospe oder Wurzel, durchläuft diese Rhythmik unabhängig voneinander oder in enger Wechselwirkung mit anderen Organen, wobei eine bestimmte Phasenfolge und Intensität des Amplitudenauschlages festzustellen ist. So werden während des Sproßwachstums Ruheknochen angelegt, die noch vor Einsetzen einer umfassenden Ruhe der Gesamtpflanze in ein endogenes, knospenbürtiges Ruhestadium übergehen. Die Wurzeln setzen noch nach Beginn einer endogenen Ruhe der oberirdischen Organe ihr Längenwachstum fort (KROEMER 1923). Das Studium der Photoperiodizität führt im Hinblick auf die im Kurztag einsetzende Wachstumsruhe zwangsläufig zu Untersuchungen über die Jahresperiodizität der Pflanzen, vornehmlich zur Untersuchung der Bedingungen, die zum Einsetzen oder zur Aufhebung der Knospenruhe führen.

Einen Überblick über die jahreszeitliche Abhängigkeit der Knospenaustriebsbereitschaft vermittelt Abb. 10. Hierzu wurden Sproßachsenstecklinge von im Freiland wachsenden, älteren Reben verwendet und im Gewächshaus bei hoher Temperatur (etwa 25° C) zum Austrieb veranlaßt. Aus den 2jährigen Untersuchungen geht hervor, daß die Winterknospen bereits im August austreiben können, von Mit-

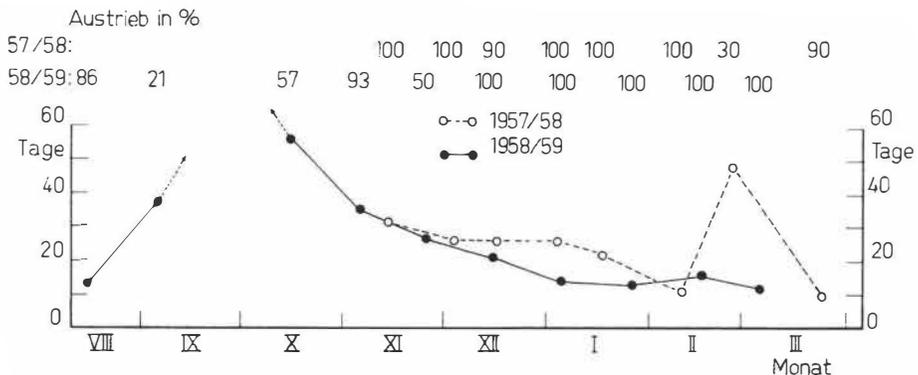


Abb. 10: Der Jahresgang der Austriebbereitschaft der Winterknospen von FS. 4-201-39

*) Vorliegende Ausführungen beziehen sich ausschließlich auf die Ruhe- oder Winterknospen, nicht jedoch auf die gleichfalls axillar inserierten Kurztriebknospen.

te Oktober auch unter günstigsten Umweltbedingungen eine endogene Ruheperiode durchlaufen, um erst wieder in den Monaten Oktober bis Januar ihre volle Austriebsbereitschaft wiederzuerlangen. Ab Mitte Januar bewegt sich die Austriebsbereitschaft und -geschwindigkeit auf etwa gleicher Höhe. Während dieser letzten Phase können äußere Einflüsse zu einer beachtlichen Austriebshemmung führen, wie z. B. ein Kälteeinbruch Ende Februar 1958 mit Temperaturen unter dem Gefrierpunkt, nachdem vorher durch hohe Temperaturen die Wurzelbildung der Reben bereits eingesetzt hatte.

Der hier beschriebene Verlauf der Knospenrhythmik wurde von vielen Autoren unter sehr verschiedenartigen Klimabedingungen nachgewiesen (HUGLIN 1958, KONDO 1955, 1959, KOSTINA 1957).

Nach MOLISCH (1922) können wir von einer erzwungenen oder unfreiwilligen und einer endogenen oder freiwilligen Ruhe sprechen⁵⁾. Die erzwungene Ruhe ist von äußeren Komponenten abhängig – anfangs durch Wechselwirkungen zwischen einzelnen Organen der Pflanze, später durch ungünstige Witterungsfaktoren. Die zur endogenen Ruhe führenden Vorgänge sind umweltabhängig und führen zu einem allmählich irreversiblen Zustand, welcher dann umweltstabil ist.

B. Einsetzen der Wachstumsruhe

1. Apikale Dominanz

Die im Mai und im Juni angelegten Winterknospen werden während der Vegetationsperiode durch das Phänomen der apikalen Dominanz und durch korrelative Wechselwirkungen zwischen den Tragblättern und den Knospen am Austreiben gehindert (ALLEWELDT 1960 b). Sobald eine Enthemmung der Knospen erfolgt, wie an entblätterten Sproßachsenstecklingen (Abb. 10), setzt der Austrieb ein. Auch an jungen Topfreben kann das Wirkungsprinzip der korrelativen Hemmung durch Experimentelle Eingriffe aufgehoben werden. In Tabelle 19 ist eine Versuchsreihe mit den Sorten FS. 4-201-39, FS. 4-195-39 und SO 4 zusammengefaßt, woraus hervorgeht, daß in erster Linie ein aktives Sproßmeristem den Austrieb der Winterknospen unterdrückt (HUGLIN 1958). Daneben übt das Tragblatt noch einen zusätzlichen Hemmeffekt aus (ALLEWELDT 1960 b, 1961 b). Durch Ringelung der Sproßachse proximal der inserierten Knospe wird die von der Sproßspitze oder von jungen, noch in der Entfaltung begriffenen Blättern ausgehende Hemmung blockiert. Ebenso erfolgt keine Übertragung des Hemmeffektes auf den zweiten, dekapitierten Trieb einer Pflanze (Sorte SO 4). Die Wurzel scheint keinen Einfluß auf die Austriebsbereitschaft der Knospen auszuüben (Sorten FS. 4-195-39 und FS. 4-201-39).

Das Prinzip der apikalen Dominanz hemmt nicht allein die Austriebsbereitschaft, sondern darüber hinaus die Wachstumsintensität der jungen austreibenden Triebe. Aktive Wurzeln und Tragblätter (1960 b) fördern hingegen das Wachstum der jungen Triebe.

Bei dekapitierten Pflanzen ist zunächst eine sehr gleichmäßige Wachstumsgeschwindigkeit aller neuausgetriebenen Sprosse zu beobachten. Diese Gleichmäßigkeit wird durch Applikation von Gibberellin oder Heteroauxin gestört und durch einen basipetal abfallenden Gradienten der Wachstumsintensität ersetzt (ALLEWELDT 1961 a, b). Das beruht darauf, daß der oberste Trieb eine Wachstumsförderung erfährt und dann seinerseits einen Hemmeffekt auf die tiefer gelegenen Triebe oder

⁵⁾ In den Übersichtsberichten von DOORENBOS (1953) und SAMISH (1954) wird von "quiescence"- "imposed dormancy" und "dormancy"- "rest" gesprochen. Auch von einer autonomen und autonomen Ruhe ist die Rede.

Tabelle 19

Einfluß der Triebspitze, der Wurzel und der Laubblätter auf die Austriebshemmung der Winterknospen

Sorte	Behandlung	Austrieb			Trieb- länge am 17. 8. in cm \bar{x}
		%	Tage	$\pm m$	
FS. 4-201-39	entblättert	15	19,3	0,5	0,9
	entblättert + geringelt	84	9,4	0,2	6,5
	entblättert + dekapitiert	88	10,1	0,2	8,2
	entblättert + dekapitiert, ohne Wurzel	72	12,5	0,8	2,1
	1-Augen-Stecklinge, entblättert	92	12,3	0,4	2,3
FS. 4-195-39	entblättert	0	—	—	—
	entblättert + dekapitiert	32	13,3	0,3	4,8
	entblättert, ohne Wurzel	0	—	—	—
	entblättert + dekapitiert, ohne Wurzel	30	16,8	0,6	2,0
SO 4	entblättert	34	13,5	0,2	1,8
	entblättert + dekapitiert	90	10,0	0,1	5,3
	1. Trieb: entblättert ¹⁾	20	17,0	0,3	2,2
	2. Trieb: entblättert + dekapitiert ¹⁾	75	11,8	0,1	3,8

Versuchsbeginn am 19. 7. 1961, 8—10 Pflanzen mit je 5 Knospen/Variante

¹⁾ 2triebige Pflanzen

Knospen ausübt. Gleiches ist unter natürlichen Bedingungen zu beobachten, wenn ein Trieb durch irgendeinen Wachstumsfaktor (Nährstoffversorgung, Licht etc.) kurzfristig nur begünstigt wird und so die „Oberhand“ gewinnt.

Die durch die Apikaldominanz bedingte Austriebshemmung der Winterknospen geht allmählich in eine endogene, knospenbürtige Austriebshemmung über. Mit zunehmender Tiefe der Ruhe, die unter natürlichen Bedingungen etwa mit der Beendigung des Längenwachstums der Haupttriebe bei Reben zusammenfällt, führt eine Dekapitation oder Entblätterung nicht mehr zum Austrieb.

2. Einfluß äußerer Faktoren auf das Einsetzen der endogenen Knospenruhe.

Zwischen dem Einsetzen der endogenen Knospenruhe im Hochsommer und der durch Kurztag induzierten Wachstumsruhe besteht eine morphologische Paralleliät. In beiden Fällen läßt die Wuchsgeschwindigkeit der Langtriebe unter gleichzeitiger Bildung von Ruheknospen nach, die trotz günstiger Temperaturbedingungen nicht austrieben, sobald ein irreversibler Zustand erreicht ist. Allerdings besteht insofern ein Unterschied als im Kurztag die Beseitigung des Hemmfaktors (Umstellen im Langtag) zu einem Knospenaustrieb führen kann. So erfolgte in einem Versuch die Wiederaufnahme des Längenwachstums im Normaltag durch den Austrieb proximal inserierter Knospen bei 11 von 20 Pflanzen der Sorte FS. 4-201-39 und bei nur 5 von 20 Pflanzen der Sorte FS. 4-195-39. In einem weiteren Experiment mit Riparia G 75 trieben nach 52tägiger Kurztageinwirkung (10 Stunden) nur 27% aller Knospen nach $19,2 \pm 0,48$ Tagen im Normaltag aus, während es bei den stets im Nor-

maltag wachsenden Pflanzen ein 85%iger Austrieb nach $7,7 \pm 0,12$ Tagen war (die Pflanzen waren vorher dekapitiert und entblättert worden). Die durch Kurztag induzierte Hemmung übertrug sich auch auf die Wuchslänge, die bei den Kurztag-Pflanzen nur $0,9 \pm 0,2$ cm und bei den Normaltag-Pflanzen $11,0 \pm 1,05$ cm betrug.

Erst nach längerer Kurztagewirkung ist eine vollständige Austriebshemmung der Knospen zu beobachten.

Diese Befunde zeigen, daß die Wachstumsdauer im Kurztag nicht gleichbedeutend ist mit einer maximalen Austriebshemmung der Kurztriebknospen (Tabelle 7, Teil I) oder der Winterknospen, so daß zur vollständigen Induktion einer endogenen Knospenruhe ein wesentlich länger andauernder Kurztag einfluß erforderlich ist. Hierin sehen MOSHKOV (1932), WAREING (1956), DOWNS und BORTHWICK (1956 a), NITSCH und NITSCH (1959) sowie KAWASE (1961) einen der bedeutsamsten Hinweise für die quantitative Natur der photoperiodischen Wachstumsreaktionen.

Das Einsetzen der Knospenruhe ist das Ergebnis einer engen Wechselwirkung zwischen Photoperiode und Temperatur (DOWNS und BORTHWICK [1956 a], NITSCH und NITSCH [1959]). VEGIS (1953, 1955) wies nach, daß hohe Temperaturen im Sommer (Langtag) die Knospenruhe beschleunigen, was zweifelsohne auch für Reben zutreffen kann (Abb. 10).

Durch Gibberellinsäure wird der Beginn der Knospenruhe vorverlegt, jedoch nur dann, wenn die zur Ruhe führenden Vorgänge einen bestimmten Schwellenwert überschritten haben (ALLEWELDT 1962 b). Daher bleibt eine sehr zeitige GS-Applikation ohne Wirkung auf die Austriebgeschwindigkeit und auf die Zahl der austretenden Knospen (Tabelle 20).

Die Befunde der Tabelle 20 scheinen zunächst im Widerspruch zu der Beobachtung zu stehen, daß Gibberellin die Kurztaghemmung aufzuheben vermag. So

Tabelle 20

Die Beziehung zwischen endogener Ruhepause und Austriebshemmung durch Gibberellin, dargestellt als Differenzwerte zum Austrieb unbehandelter Knospen

Sorte	Versuchsbeginn	GS-Wirkung	
		Austriebsgeschwindigkeit in Tagen	ausgetriebene Knospen in %
Riesling	10. 7. 59	+ 1,5	— 20
	15. 7. 59	+ 1,3	— 18
	20. 7. 59	+ 4,0	— 50
	28. 7. 59	+ 16,8	— 66
	3. 8. 59	∞	— 100
Sylvaner	15. 10. 59	∞	— 100
	12. 11. 59	∞	— 100
	11. 12. 59	+ 20,9	— 92
	24. 12. 59	+ 10,4	— 80
	22. 1. 60	+ 11,0	— 63
	18. 2. 60	+ 10,7	— 37
	17. 3. 60	— 0,0	— 11
	31. 3. 60	— 3,8	+ 13

Riesling: dekapitiert auf 5 Knospen und entblättert
Sylvaner: 2 Augenstecklinge

Tabelle 21

Die Wirkung von Gibberellin auf die photoperiodisch induzierte Knospenruhe von Riesling

Tageslänge	Vorbehandlung vom 9. 5. — 10. 7. 1961			Austrieb in Tagen		ausgetriebene Pflanzen (n = 8)
	GS-Gabe Tage nach Versuchsbeginn	Wuchslängenzunahme in cm		\bar{x}	$\pm m$	
NT	—	44,4	4,1	11,3	0,2	6
	0	89,2	5,9	13,1	0,1	8
	10	84,3	6,1	11,8	0,3	5
	20	81,0	7,3	11,0	0,1	5
	30	52,8	3,8	11,0	0,2	7
	40	48,6	3,2	11,1	0,1	7
KT	—	24,0	2,1	—	—	—
	0	72,0	5,5	—	—	—
	10	84,6	3,5	20,0	—	1
	20	73,6	5,0	—	—	—
	30	52,6	5,5	15,0	—	1
	40	44,0	1,8	—	—	—

Versuchspflanzen am 10. 7. 1961 auf 5 Knospen zurückgeschnitten und dekapitiert

sehen auch BRIAN, GROVE und McMILLAN (1960) in der Tatsache, daß Gibberellin bei einer Reihe von Holzpflanzen zu einer Austriebshemmung führt, andererseits aber die photoperiodisch induzierte Wachstumshemmung aufhebt, eine gedanklich nicht verständliche Diskrepanz. Doch wurde bereits mehrfach darauf hingewiesen (Seite 164), daß die Wachstumshemmung im Kurztag durch mindestens zwei, möglicherweise unabhängig voneinander ablaufende Vorgänge bedingt ist, nämlich erstens durch eine Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit (Hemmung der Internodienstreckung und der Blattneubildung) und zweitens durch das Einsetzen einer endogenen Wachstumsruhe. Diese auch von WAREING, DOWNS und BORTHWICK geäußerte Vermutung findet durch das in Tabelle 21 veranschaulichte Ergebnis eine erneute Bestätigung. Trotz der Wuchslängenstimulation durch Gibberellin wird die durch Kurztag induzierte Knospenhemmung nicht aufgehoben. Dieses Ergebnis konnte in mehreren Einzelversuchen bestätigt werden.

Es kann daher angenommen werden, daß Gibberellin nur den Primäreffekt der photoperiodischen Wachstumsreaktion beeinflusst, d. h. die Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit. Die möglichen Folgereaktionen, namentlich die Induktion zur Knospenruhe werden offenbar nicht durch Gibberellin blockiert oder aufgehoben. Ähnliches wurde bereits durch das Verhalten der Gewebekulturen vermutet, bei denen die Mutterpflanzen mit Gibberellinsäure und Kurztag vorbehandelt waren (Seite 35).

C. Aufhebung der endogenen Knospenruhe

Die biologische Uhr der Knospenrythmik läuft in 3 Einzelphasen ab: Zunehmende Intensität der endogenen Ruhe oder abnehmende Austriebsbereitschaft (Vor-

ruhe), relativ kurzfristiges Verharren im Stadium der maximalen Ruhe (Hauptruhe) und schließlich eine langsam abnehmende Intensität der endogenen Ruhe oder zunehmende Austriebswilligkeit (Nachruhe). Experimentelle Untersuchungen haben erkennen lassen, daß während der Vor- und Nachruhe Umkehrreaktionen ablaufen, nämlich in dem Sinne, daß Langtag die endogene Ruheperiode verkürzt und die austriebshemmende Gibberellinwirkung mit dem Nachlassen der endogenen Ruhe abnimmt.

Wenden wir uns zunächst der Langtagwirkung zu. Eine direkte Lichtwirkung auf ruhende Winterknospen ist nicht festzustellen, was vermutlich darauf zurückzuführen ist, daß die Knospen mit sehr festen Schuppen bedeckt sind, die nur wenig lichtdurchlässig sind (WAREING 1953). Anders liegen die Verhältnisse, wenn die Pflanzen noch beblättert sind und so den photoperiodischen Reiz perzipieren und an die Knospen weiterleiten. Unter diesen Bedingungen fördert Langtag den Austrieb der nur schwach durch Kurztag gehemmten Knospen, doch ist es bei Reben nicht möglich zu unterscheiden, ob es sich hierbei um einen spezifischen Langtag-effekt oder um eine durch die Kurztagvorbehandlung eingetretene Verminderung der Apikaldominanz handelt. In diesem Zusammenhang kann wieder auf das Versuchsergebnis von DOWNS und BORTHWICK (1956 b) hingewiesen werden (Seite 36).

Bei den immergrünen Holzpflanzen ist stets mit einer Perzeption des photoperiodischen Reizes zu rechnen. Daher sind positive Resultate über eine austriebsfördernde Langtagwirkung nicht selten (GUSTAFSON 1938, GULISASHWILI 1948, KARSHON 1949, WAREING 1951, 1954, DOORENBOS 1955, LOCKHART und BONNER 1957, DAVIDSON und HAMNER 1957, OLSEN und NIENSTAEDT 1957, HELMERS 1959). Aber auch an Laubbäumen wird der Knospenaustrieb nach dem Laubfall durch Langtag gefördert, wie schon JOST (1894) und KLEBS (1917) an *Fagus silvatica* L. nachgewiesen haben (ferner: WAREING 1953, KRAMER 1936, DAVIDSON und HAMNER 1957, KAWASE 1961). WAREING (1953) zeigte, daß Störllicht den Knospenaustrieb der ruhenden Buchenknospe fördert, womit der photoperiodische Charakter der Lichtwirkung auf den Austrieb erwiesen ist. Mit Recht weist aber WAREING darauf hin, daß hierbei der Lichtreiz ohne eine vorhergehende „high intensity light“-Reaktion (HAMNER 1940) wirksam geworden ist.

Somit fördert Kurztag das Einsetzen und Langtag die Aufhebung der endogenen Knospenruhe.

Über die austriebshemmende Wirkung der Gibberellinsäure während der Nachruhe gibt Tabelle 20 Auskunft. Dieser Versuch sowie weitere Experimente haben gezeigt, daß die Hemmwirkung von Gibberellin auf den Austrieb mit dem Abklingen der endogenen Ruhe nachläßt. Sortenspezifische Unterschiede sind hierbei nur angedeutet. Die Beobachtungen von WEAVER (1959, 1960 a) WEAVER und McCUNE (1959 b), WEAVER, McCUNE und COOMBE (1961), RIVES und POUGET (1959 b), wonach eine Vorjahrsbehandlung der Pflanzen mit Gibberellin den Knospenaustrieb im Folgejahr verzögert, ist mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine indirekte Wirkung des Gibberellins zurückzuführen (1961 b, 1962 b). Denn eine Gibberellinbehandlung im zeitigen Frühjahr ruft keine oder nur bei extrem hohen Gaben eine schwache Austriebshemmung hervor (WEAVER 1959, MITTEMBERGER 1959, RIVES und POUGET 1959 b, ALLEWELDT 1959, 1960 b, ANTCLIFF und MAY 1961). Zum anderen war noch festzustellen, daß die charakteristische Wirkung der Gibberellinsäure auf die Wachstumsgeschwindigkeit im Folgejahr nicht mehr zu beobachten ist (WEAVER 1959, RIVES und POUGET 1959 b), obwohl sie durch experimentelle Auslösung des Austriebs während der endogenen Ruhe (mit Rindite) noch festzustellen ist (ALLEWELDT 1961 b). Auch

BROWN, GRIGGS und IWAKIRI (1960) sehen in der Gibberellinnachwirkung auf den Knospenaustrieb von Birnen im Folgejahr nur einen unspezifischen Einfluß.

Somit ist, wie bei der Lichtwirkung, festzuhalten, daß eine Gibberellinbehandlung vor und nach der Hauptruhe identische Reaktionen auslöst.

Interessante Zusammenhänge ergeben sich wiederum bei Betrachtung der engen Wechselbeziehungen zwischen Photoperiode und Gibberellin. Eine Gibberellinbehandlung von GS-sensiblen Sorten im Normaltag (Sylvaner, Riesling, FS. 4-201-39) führt zu einer Austriebsverzögerung im Folgejahr um 0,1–5,0 Tagen, während bei den Gibberellin-unempfindlichen Sorten (FS. 4-175-30, Kober 5 BB und Rupestris St. George) keine signifikante Nachwirkung besteht⁹⁾: Kurztag andererseits führt bei den *vinifera*- und GS-sensiblen Sorten ebenfalls zu einer statistisch gesicherten Austriebsverlangsamung um 5,0–5,3 Tage sowie zu einer verminderten Zahl austreibender Knospen. Bei den Vertretern der *riparia*-Reaktionsgruppe ist keine Kurztag-Nachwirkung festzustellen. Mithin ergibt sich, daß die Kurztag-Nachwirkung auf den Austrieb nicht durch Gibberellin aufgehoben wird, trotzdem Gibberellin das Längenwachstum während der Kurztageinwirkung förderte!

Nicht in jedem Falle ist eine vorjährige Kurztageinwirkung mit einer Austriebshemmung im Folgejahr verbunden. So war beispielsweise bei dem in Tabelle I (Teil I) wiedergegebenen Versuch 1960 keine KT-Nachwirkung festzustellen, ebenso nicht in einem Versuch mit Riesling, der vom 1. 8. bis 6. 10. 1960 einem 10stündigen Kurztag unterworfen war. Das gleiche gilt auch für Gibberellin! So war im Frühjahr 1961 ein Hemmeffekt der GS bei der Sorte FS. 4-201-39 (vergl. Tabelle 17) nur dann zu erkennen, wenn Gibberellin im Vorjahr auf ältere Blätter oder auf distale Teile der Sproßachse appliziert worden war, nicht aber nach Gibberellinbehandlung der Sproßspitze. Bei Sylvaner wurde die Beobachtung gemacht, daß der Austrieb der Topfpflanzen, die im Vorjahr mit Gibberellin behandelt worden waren, um 4,5 Tage verzögert war. Bei Sproßachsenstecklingen der gleichen Pflanzen trat aber keine Austriebshemmung ein.

Somit bestimmen Intensität und Zeitpunkt der KT-Einwirkung wie Dosis der GS-Zufuhr die Nachwirkung auf den Austrieb der Winterknospen.

Vom Einsetzen der endogenen Knospenruhe bis zu ihrer restlosen Aufhebung, also bei Reben von Anfang August bis Mitte Januar, kann ein Austrieb mit dem von DENNY (1945) angegebenen Rindite-Gemisch erzwungen werden. Eine Rindite-Behandlung vor oder nach diesem Zeitraum ist bei Anwendung einer gleich hohen Dosis toxisch oder durch Applikation von geringeren Konzentrationen unwirksam (POUGET und RIVES 1958, ALLEWELDT 1960 b, WEAVER, McCUNE und COOMBE 1961, ANTCLEIFF und MAY 1961). Vermutlich führt Rindite zur Steigerung der Respirationintensität und damit zum Abbau von Hemmstoffen (VARGA und PERENCY 1955, SZALI und Mitarb. 1958 bei Kartoffeln), womit enge Beziehungen zu den Vorstellungen von VEGIS (1953), POLLOCK (1953) und KRAMER (1957) bestünden, die eine Respirationshemmung im Hochsommer für das Einsetzen einer endogenen Ruhe verantwortlich machen.

Abschließend sei noch die Bedeutung der Temperatur für den Austrieb der Knospen erwähnt. Vor Einsetzen der Knospenruhe liegt das Temperaturoptimum für den Austrieb bei etwa 22° (Tabelle 22). Niedrigere oder höhere Temperaturen

⁹⁾ Bei diesen Pflanzen handelt es sich um die Nachwirkung der Gibberellinbehandlung in dem auf Abb. 9 dargestellten Versuch. Hierbei überwinterten die Versuchspflanzen in einem ungeheizten Gewächshaus.

Tabelle 22

Einfluß der Temperatur auf den Austrieb der Winterknospen vor Einsetzen der endogenen Ruhe (1-Augenstecklinge)

Sorte	Temperatur °C	Austrieb in Tagen		Zahl der aus- getriebenen Knospen (n = 10) n
		\bar{x}	$\pm m$	
Rupestris du Lot	16	15,7	0,61	10
	22	9,7	1,48	9
	28	12,0	1,61	6
	28/22*)	11,3	1,63	9
Kober 5 BB	16	19,0	1,78	4
	22	7,5	0,74	10
	28	14,9	0,98	7
	28/22	11,3	1,15	6
FS. 4-206-36	16	—		0
	22	15,0	2,56	9
	28	20,6	4,62	5
	28/22	15,2	3,80	6
FS. 4-201-39	16	21,5	4,22	4
	22	14,9	0,48	9
	28	—		0
	28/22	15,0	(3,00)	3

Versuchsbeginn: 16. 8. 1961

*) Rhythmus: 12/12 Stunden (6.00/18.00 Uhr), nachts 22°

führen zu sortenspezifischen Reaktionen (DANILOV und KREJER [1950] bei Espen, POENARU und LAZARESCU [1959] bei Reben). So war der Austrieb von FS. 4-206-36 bei 16° und der von FS. 4-201-39 bei 28° gehemmt. Ferner ist festzustellen, daß bei einer Thermoperiode von 28° und 22° im 12stündigen Rhythmus die niedrige Nachttemperatur die Austriebsgeschwindigkeit bestimmt.

Verschiedentlich wird von einem „Vernalisationsbedürfnis“ der Reben gesprochen, d. h. daß die endogene Knospenruhe nach einem Kühl- oder Kältereiz aufgehoben wird (MAGOON und DIX 1943, BRANAS, BERNON und LAVADOUX 1946, WURGLER und Mitarb. 1955, HUGLIN 1958, WEAVER 1959, WEAVER, McCUNE und COOMBE 1961). SAMISH (1954) gibt an, daß das „Vernalisationsbedürfnis“ der Sorten Concord etwa 3500 Stunden betrage. In eigenen Untersuchungen war keine positive Wirkung eines Kältereizes festzustellen (ALLEWELDT 1960 b). ANTCLIFF und MAY (1961) haben dieses Ergebnis bestätigen können. WEAVER, McCUNE und COOMBE haben ferner zeigen können, daß eine Kühlbehandlung bei Reben zwar nicht die Austriebsgeschwindigkeit erhöht, wohl aber die Zahl der austreibenden Knospen, was auch in eigenen Versuchen wiederholt zu beobachten war. Weiterhin wurde beobachtet, daß Topfreben, die während des Winters im Warmhaus standen, niemals Austriebsstörungen erkennen ließen.

Die unterschiedlichen Ergebnisse über den Einfluß „vernalisierender“ Temperaturen auf den Knospenaustrieb mögen auf die hemmende Wirkung hoher Temperaturen während der endogenen Nachruhe beruhen, bedingt durch die Ein-

gung des Temperaturbereiches für den Knospenaustrieb (VEGIS 1961). Erst mit dem Übergang zur „erzwungenen“ Ruhe erfährt der sortenspezifische Temperaturanspruch eine Erweiterung. Zudem kann noch eine Licht-Temperatur-Komplexwirkung vorliegen. So haben OLSEN und NIENSTAEDT (1957) bei *Tsuga* und KAWASE (1961) bei *Betula* eine Austriebsförderung durch Langtag bei ungenügender Stratifikation beobachtet.

Diskussion

Der zentrale Vorgang der Knospenrhythmik ist das langsame Einsetzen und ein allmähliches Abklingen der endogenen Ruhe. Vor Erreichen des Maximums wird die Austriebshemmung endogen durch die Prinzipien der apikalen Dominanz und der korrelativen Hemmung gesteuert. Nach dem Maximum spielen äußere Einflüsse meist klimatischer Art die wichtigste Rolle für den Austrieb. Darüber hinaus ist im Frühjahr noch eine direkte Wirkung des Blutungsdruckes zu erwarten, der seinerseits wieder von den Temperaturverhältnissen des Bodens bestimmt wird. Die Beziehungen zwischen apikaler Dominanz und erzwungener Ruhe im Frühsommer, bzw. endogener Ruhe im Hochsommer (SÖDING 1952, LIBBERT 1954, DOORENBOS 1953, SAMISH 1954, AUDUS 1959) soll uns hier nur insoweit interessieren, als hierbei die Beziehung zwischen Ruhe und Kurztageinfluß berührt werden.

Bei den durch Kurztage induzierten Vorgängen ist Gibberellin offensichtlich nur am Primärprozeß – Hemmung der Wachstumsgeschwindigkeit – beteiligt, nicht aber an der Sekundärreaktion, die auf die Synthese oder Aktivierung eines Hemmstoffkomplexes zurückzuführen ist (WAREING 1956, NITSCH und NITSCH 1959). Diese Vermutung wird begründet mit den Ergebnissen der Abb. 4 und der Tabelle 21, wonach durch Applikation von Gibberellin eine Trennung zwischen der Kurztagewirkung auf die Wachstumsgeschwindigkeit und auf die Knospenruhe erfolgte. Gibberellin vermag also nur dann den Austrieb der Knospen zu beeinflussen, wenn damit Vorgänge der Apikaldominanz berührt werden, was ja sicherlich der Fall ist, wenn eine Wachstumsförderung durch Gibberellin hervorgerufen wird (ALLEWELDT 1961 b). Wenn also eine nachlassende Wachstumsgeschwindigkeit sowohl im Hochsommer als auch im Kurztage nicht zu einem Knospenaustrieb führt, so ist das auf die Wirkung aktiv hemmender Prozesse zurückzuführen. So ist an eine allmähliche zellphysiologische Verschiebung des Redoxpotentials im Knospengewebe zu denken (DOORENBOS 1953, SAMISH 1954, VEGIS 1955), die zunächst teilweise durch einen verminderten Gasstoffwechsel zwischen Gewebe und Atmosphäre verursacht wird. Durch diese „innere Atmung“ werden die der Knospe zugeleiteten Hemmstoffe nicht mehr „veratmet“, so daß eine langsame Anhäufung in der Knospe erfolgt. Viele Autoren haben diese Hemmsubstanzen biochemisch nachgewiesen (HEMBERG 1958, PHILLIPS und WAREING 1958, VILLIERS und WAREING 1960, TAYLORSON und HOLM 1961). Verschiedentlich wird auch der Gehalt an Nukleinsäuren, vor allem an RNS, mit der endogenen Ruhe in Beziehung gesetzt (PETROWSKA 1955, ALI-ZADE 1959).

So laufen die entscheidenden Prozesse der Knospenruhe sowohl im sommerlichen Langtag als auch im Kurztage ab. Diese empirische Feststellung ist nur durch ein enges Wechselspiel zwischen Licht und Temperatur verständlich. Danach ist zu vermuten, daß Kurztage und hohe Temperaturen den gleichen biochemisch-physiologischen Vorgang beeinflussen, welcher zur endogenen Knospenruhe führt.

Literaturverzeichnis⁷⁾

- ALI-ZADE, M. A.: Dependence of nucleic acid content in tea plant on growth of buds and young shoots. *Fiziol Rastenij* 6, 48—52 (1959).
- ALLEWELDT, G.: Das vegetative Wachstum 1jähriger Reben in Abhängigkeit von der Tageslänge. *Vitis* 2, 101—112 (1959 a).
- — : Die Wirkung der Gibberellinsäure auf einjährige Reben bei verschiedener Photoperiode. *Vitis* 2, 23—33 (1959 b).
- — : Aufhebung der Knospenruhe von Reben durch Rindite. *Experientia* 16, 153 (1960).
- — : Weitere Untersuchungen über die sortenspezifische Gibberellinreaktion der Reben. *Z. Pflanzenz.* 45, 178—193 (1961).
- — : Die Bedeutung des Blattalters für die Gibberellinreaktion von Reben. In R. KNAPP: *Eigenschaften und Wirkungen der Gibberelline*. Verl. Springer, Berlin, 150—157 (1962 a).
- — : Die Gibberellin-Reaktionen der Reben. *Mitt. Klosterneuburg, Ser. A* 12, 67—95 (1962 b).
- ANTCLIFF, A. J. and P. MAY: Dormancy and bud burst in Sultana vines. *Vitis* 3, 1—14 (1961).
- AUDUS, L. J.: Correlations. Symposium. *J. Linnean Soc. Lond. Bot.* 56, 177—187 (1959).
- BIRD, L. S. and D. R. ERGLE: Seedling growth differences of several cotton varieties on the influence of gibberellin. *Agron. J.* 53, 171—172 (1961).
- BOURDEAU, P. F.: Interaction of gibberellic acid and photoperiod on the vegetative growth of *Pinus elliottii*. *Nature* 182, 118 (1958).
- BRANAS, J., G. BERNON et L. LEVADOUX: *Éléments de viticulture générale*. Ecole Nat. Agric. Montpellier (1946).
- — et A. VERGNES: Effects des Gibberellines sur la vigne. *Progr. Agricole et Viticole* 77, 182—191 u. 220—226 (1960).
- BRIAN, P. W. and H. G. HEMMING: Complementary action of gibberellic acid and auxins in pea internode extension. *Ann. Bot.* 22, 1—17 (1958).
- BROWN, S. B., W. H. GRIGGS and B. T. IWAKIRI: The influence of gibberellin on resting pear buds. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* 76, 52—58 (1960).
- BUKOVAC, M. J. and H. DAVIDSON: Gibberellin effects on photoperiod-controlled growth of Weigela. *Nature* 183, 59—60 (1959).
- BÜNSOW, R.: Einfluß von Pflanzendiffusaten auf die Wirkung der Gibberellinsäure. *Naturwiss.* 48, 308—309 (1961 b).
- CORCORAN, M. R., C. A. WEST and B. O. PHINNEY: Natural inhibitors of gibberellin-induced growth. *Adv. Chem., Ser.* 28, 152—158 (1961).
- DANILOV, M. D. and V. A. KREJER: Über den Einfluß der Temperatur auf das Austreiben der Knospen früh- und spätreibender Formen der Espe. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 74, 135—138 (1950).
- DENNY, F. E.: Synergistic effects of three chemicals in the treatment of dormant potatoe tubers to hasten germination. *Contr. Boyce Thomps. Inst.* 14, 1—14 (1945).
- GALSTON, A. W. and H. WARBURG: An analysis of auxin-gibberellin interaction in pea stem tissue. *Plant Physiol.* 34, 16—22 (1959).
- GULISASHWILI, V. Z.: Unterbrechung der Winterruhe, Wachstumsperiodizität und Wachstumsrhythmus einiger Holzpflanzen unter den Bedingungen künstlicher Beleuchtung. *Priroda* (Leningrad) Nr. 3, 63—66 (1948).
- GUSTAFSON, F. G.: Influence of the length of day on the dormancy of tree seedlings. *Plant Physiol.* 13, 655—658 (1938).
- HAMNER, K. C.: Interrelations of light and darkness in photoperiodic induction. *Bot. Gaz.* 101, 658—687 (1940).
- HELLMERS, H.: Photoperiodic control of bud development in Coulter pine and bigcone Douglasfir. *Forest Sci.* 5, 138—141 (1959).
- HENDERSHOTT, C. H. and L. F. BAILEY: Growth inhibiting substances in extracts of dormant flowers buds of peach. *Proc. Amer. Soc. hort. Sci.* 63, 85—92 (1955).
- KARSHON, R.: Untersuchungen über die physiologische Variabilität von Föhrenkeimlingen autochthoner Population. *Mitt. schweiz. Anst. forstl. Versuchswesen* 26, 205—244 (1949).
- KNAPP, R.: Wirkungen von Behandlungen mit Gibberellinen auf die Entwicklung von Pflanzen. *Angew. Bot.* 35, 221—258 (1962).
- LIBBERT, E.: Das Zusammenwirken von Wuchs- und Hemmstoffen bei der korrelativen Knospenhemmung. I. *Mitt. Planta* 44, 286—318 (1954).
- LOCKHART, J. A. and J. BONNER: Effects of gibberellic acid on the photoperiod-controlled growth of woody plants. *Plant Physiol.* 32, 492—494 (1957).

⁷⁾ Die im I. Teil bereits zitierte Literatur ist hier nicht nochmals aufgeführt worden.

- MAGOON, C. A. and I. W. DIX: Observations on the reponse of grape vines to winter temperatures as related to their dormancy requirements. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 42, 407—412 (1943).
- MITTEMBERGER, L.: Indagini sulle possibilità di impiego pratico delle gibberelline in viticoltura. Ann. della Sperm. Agr. 13, 601—633 (1959).
- MOLISCH, H.: Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. G. Fischer, Jena, IV. Aufl. (1922).
- OLSEN, J. S. and H. NIENSTAEDT: Photoperiod and chilling control growth of hemlock. Science 125, 492—494 (1957).
- PETROWSKAJA, T. P.: Der Ruhezustand der Blütenknospen bei Holzgewächsen. Trudy Inst. Fiziol. Rast. K. A. Timirjasewa 9, 59—105 (1955).
- PHILLIPS, I. D. J., A. J. VLITOS and H. CUTLER: The influence of gibberellic acid upon the endogenous growth substance of the Alaska pea. Contr. Boyce Thompson Inst. 20, 111—120 (1959).
- PLAKIDA, E. K., W. I. GABOWITSCH und E. N. TSCHERNENKO: Einfluß von Gibberellin auf die Rebensorte Kishmish weiß, rund. Vinodelja i Vinogr. 6 (205), 30—31 (1961).
- POENARU, I. und V. LAZARESCU: Les conditions thermiques nécessaires pour le départ en végétation de la vigne. Studii si Cerc., Ser. Biol. Veg. 11, 181—198 (1959).
- POUGET, R.: Détermination des phases de la dormance des bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L.) C. R. Acad. Sci. (Paris) 251, 1412—1414 (1960).
- — et M. RIVES: Action de la Rindite sur la dormance de la vigne (*Vitis vinifera* L.). C. R. Acad. Sci. (Paris) 246, 3664—3666 (1958).
- RIVES, M. et R. POUGET: Action de la Gibberelline sur la compacité des grappes de deux variétés de vigne. C. R. Acad. Séances Agr. France 45, 343—345 (1959 a).
- — et — — : Action de la Gibberelline sur la dormance de la vigne (*Vitis vinifera* L.). C. R. Acad. Sci. (Paris) 248, 3600—3602 (1959 b).
- SNYDER, J. C.: Primordial development of the inflorescence of the Concord grape. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 30, 247—252 (1933).
- SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. E. Ulmer, Stuttgart (1952).
- SZALI, I., L. FERENCZY, M. VARGA and M. DÉVAY: Metabolic changes in sprouting tubers treated with "Rindite". Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 8, 11—19 (1958).
- TAYLORSON, R. B. and L. G. HOLM: The influence of maleic hydrazide on endogenous auxin systems of dormant and active buds of *Rosa rugosa*. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 77, 578—593 (1961).
- VARGA, M. B. and L. FERENCZY: Effects of "rindite" on the development of the growth-substances in potato tubers. Nature 178, 1075 (1956).
- VILLIERS, T. A. and P. F. WAREING: Interaction of growth inhibitor and a natural germination stimulator in the dormancy of *Fraxinus excelsior*. Nature 185, 112 (1960).
- WEAVER, R. J.: Prolonging dormancy in *Vitis vinifera* with gibberellin. Nature 183, 1198—1199 (1959).
- — : Toxicity of gibberellin to seedless and seeded varieties of *Vitis vinifera*. Nature 187, 1135—1136 (1960).
- — and S. B. McCUNE: Bioassay for testing activity of gibberellin on grape shoots. Amer. J. Enol. Viticult. 10, 185—190 (1959 a).
- — and — — : Effect of gibberellin on seeded *Vitis vinifera*, and its translocation within the vine. Hilgardia 28, 625—645 (1959 b).
- — , — — and B. G. COOMBE: Effects of various chemicals and treatments on rest period of grape buds. Amer. J. Enol. Viticult. 12, 131—142 (1961).
- WURGLER, W.: Effets de l'acide Gibbèrellique sur certaines variétés de raisin de table. Ann. Agric. Suisse. 62, 229—237 (1961).
- — , H. LEYVRAZ et A. BOLAY: Peut-on prévoir le rendement de la vigne avant le débournement. Ann. Agric. Suisse. 56, 783—786 (1955).

Eingegangen am 11. 7. 1963

Priv.-Doz. Dr. G. ALLEWELDT
Forschungs-Institut für Rebenzüchtung
Geilweilerhof
Siebeldingen über Landau/Pfalz