

Cytologische Untersuchungen über die Ursachen des Verrieselns bei *Vitis*¹⁾

von

H.-H. KASSEMAYER und G. STAUDT

Cytological investigations about the causes of shedding and limited growth of pistils in *Vitis*

S u m m a r y . — In the years 1977 and 1978, investigations of the cvs. Gewürztraminer and Weisser Burgunder were carried out on the ovules in normal ovaries and in those of shedded or undeveloped pistils. Shedding and limited growth of pistils occurred, if all four ovules were aborted. Two types of abortion were found:

1. Normally formed embryo sacs aborted due to nonfertilization. Ovaries enclosing such ovules dropped beginning with the 9th d after bloom, an abscission layer being developed between the 4th and 6th d.
2. Ovules without embryo sac occurred, their frequency differing significantly between both cultivars. In contrast to abortion type 1, their nucelli showed no signs of degeneration until the 20th d after bloom. The ovaries in which such ovules occurred showed only minimal growth, formed no juicy pericarp and adhered to the clusters until maturity of the normally developed berries. It is suggested that the reduced growth of the ovaries was initiated by the more or less normal growth of the nucelli at the beginning of the development.

Einleitung

Nach den Untersuchungen der Verrieselungsschäden des Jahres 1882 im Rheingau durch MÜLLER-THURGAU (1883) sind von vielen Autoren Versuche angestellt worden, um die Faktoren, die das Verrieseln auslösen, zu ermitteln. Bei der wirtschaftlichen Bedeutung des Verrieselns erscheint es wichtig, die noch ungelösten Fragen zu klären. Hierzu sind genaue Kenntnisse der cytologischen Vorgänge in den Samenanlagen bei der Bestäubung, Befruchtung und Embryobildung notwendig.

Seit den Beobachtungen von MÜLLER-THURGAU waren es bisher nur LAZAREVSKY (1934), der sich mit den embryologischen Verhältnissen im Zusammenhang mit dem Verrieseln bei der Sorte Chasselas Gros Coulard (syn. Weißer Gutedel) beschäftigt hat, und PRATT und EINSET (1961), die die verrieselten Beeren der kleintraubigen Variante der Sorte Concord untersucht haben.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1977 und 1978 an den Sorten Gewürztraminer und Weißer Burgunder durchgeführt. Über die Embryosackentwicklung und die Befruchtung in normalen Samenanlagen wurde bereits berichtet (KASSEMAYER und STAUDT 1981).

Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an zwei zwittrigen Sorten und einem weiblichen Klon aus einer interspezifischen Kreuzungsnachkommenschaft durchgeführt:

¹⁾ Herrn Direktor und Prof. a. D. Dr. A. F. WILHELM, Direktor des Staatlichen Weinbauinstituts 1956 bis 1967, zum 80. Geburtstag gewidmet.

Vitis vinifera L. cv. Weißer Burgunder (WB)

Vitis vinifera L. cv. Gewürztraminer (GE)

Vitis vinifera L. cv. Müller-Thurgau × *Vitis armata* DIELS et GILG (MT × A).

Die Probenahme und Verarbeitung des Materials erfolgte nach den von KASSEMAYER und STAUDT (1981) beschriebenen Methoden (FPA-Fixierung, Paraplastschnitte von 12—18 µm Dicke, Hämatoxylin nach Delafield).

Je Sorte und Untersuchungszeitpunkt wurde die Länge der Samenanlagen von 25 Fruchtknoten gemessen. Die Volumenbestimmung der Zellkerne erfolgte an 20 Kernen dieser Fruchtknoten nach der Gleichung $V = \frac{4}{3} \pi a \cdot b \cdot c$, wobei a, b und c die drei Radien eines Ellipsoids darstellen.

Zur Untersuchung des Verrieselns wurden Infloreszenzen der gleichen Insertion mit synchronem Blühbeginn ausgewählt. Um später den Tag des Aufblühens jedes Fruchtknotens und jeder Beere feststellen zu können, wurde am Pedicellus und Discus aller Blüten am Tag des Aufblühens eine für diesen Tag spezifische Farbmarkierung angebracht. In jedem der beiden Untersuchungsjahre wurden je Sorte 25 Infloreszenzen markiert. Die Markierungen wurden stets am Nachmittag durchgeführt, weil bekannt ist, daß sich in der Regel am Nachmittag keine Blüten mehr öffnen (STAUDT, unveröffentlicht).

5 d nach Blühende wurden die Infloreszenzen mit Kunststoffgaze eingebeutelt. Die abzisierten Fruchtknoten und jungen Beeren wurden täglich um 14.00 h entnommen und fixiert. Vor dem Weichwerden wurden die Beeren bzw. hängengebliebenen Fruchtknoten/Traube ausgezählt.

Die Mittelwerte wurden mit Hilfe der Varianzanalyse verglichen. Bei Signifikanz wurden die Differenzen mit dem t-Test geprüft und folgende Signifikanzstufen verwendet:

$$P > 0,05 = \text{NS}; P \leq 0,05 = *; P \leq 0,01 = **; P \leq 0,001 = ***.$$

Ergebnisse

1. Die Typen der Degeneration der Samenanlagen

Im Verlauf der mikroskopischen Untersuchung der normalen Entwicklung der Samenanlagen (KASSEMAYER und STAUDT 1981) wurden häufig Abweichungen beobachtet:

Samenanlagen mit degeneriertem Embryosack — Degenerationstyp 1

Zum Zeitpunkt des Aufblühens waren Nucellus und Embryosack normal ausgebildet. Nach dem Aufblühen vergrößerte sich der Kern der Eizelle jedoch nicht (Tabelle 1), woraus geschlossen werden kann, daß keine Befruchtung stattgefunden hat. Bereits 2 d nach dem Aufblühen begannen die Kerne der Eizellen und Synergiden zu degenerieren (Abb. 5). Im weiteren Verlauf schrumpften die Kerne des Eiapparates, und 5 d nach dem Tag des Aufblühens war das Cytoplasma kollabiert und stark angefärbt. Der sekundäre Embryosackkern, der normalerweise nach der Befruchtung in die Mitte des Embryosacks wandert, blieb am Eiapparat liegen (Abb. 1). Eine Teilung des sekundären Embryosackkerns fand nicht statt, so daß die Ausbildung des Endosperms unterblieb. In befruchteten Embryosäcken teilte er sich dagegen und bildete das vielkernige Embryosperm.

Bei der unbestäubten Variante, dem weiblichen Klon MT × A, wurde der gleiche Ablauf der Degeneration der Embryosäcke beobachtet. Auch hier konnte keine Vergrößerung des Kernvolumens der Eizellen festgestellt werden. Die unbefruchteten

Tabelle 1

Volumina (μm^3) der Kerne der Eizellen in funktionsfähig aussehenden Samenanlagen (Normal), in Samenanlagen des Degenerationstyps 1 (Typ 1) (\bar{x} von 40 Meßwerten der cv. Weißer Burgunder und Gewürztraminer, 1977 und 1978) und in Samenanlagen unbestäubter Fruchtknoten (Unbestäubt) des weiblichen Klons MT \times A (\bar{x} von 15 Meßwerten, 1977 und 1978). Die Signifikanzgrenzen beziehen sich auf die Differenz zum Vortag \cdot A = Tag des Aufblühens

Volumes (μm^3) of the nuclei of egg cells in normal looking ovules (Normal), in ovules of abortion type 1 (Typ 1) (\bar{x} of 40 data of cvs. Weissser Burgunder and Gewürztraminer, 1977 and 1978) and in ovules of nonpollinated ovaries (Unbestäubt) of the female clone MT \times A (\bar{x} of 15 data, 1977 and 1978). The levels of significance refer to the difference to the preceding day \cdot A = day of bloom

	Normal		Typ 1		Unbestäubt	
	\bar{x}	s	\bar{x}	s	\bar{x}	s
A	62,2	4,0	—	—	60,9	3,1
1. d	91,5 ***	3,1	61,2	3,6	60,5	2,9
2. d	89,0 NS	4,7	60,4 NS	2,4	61,2 NS	4,6
3. d	97,0 NS	5,2	57,6 NS	2,7	58,1 NS	4,2
4. d	95,8 NS	5,5	51,4 *	4,9	50,2 *	3,8

Eikerne zeigten vom 3. d an ein verringertes Volumen und begannen von diesem Zeitpunkt an zu kollabieren (Tabelle 1).

Nach der Degeneration des Embryosacks begannen auch die dem Embryosack anliegenden Zellen des Nucellus zu kollabieren. Vom 4. d an koagulierte das Cytoplasma, und vom 6. d an begannen die Zellwände zu schrumpfen. Im weiteren Verlauf degenerierte der Nucellus bis auf eine Region am chalazalen Pol vollständig. Durch den dabei auftretenden Turgorverlust löste sich der Nucellus vom inneren Integument und nahm zuerst eine nierenförmige, mit fortschreitender Degeneration eine hantelförmige Gestalt an. Vom 10. d an löste sich das innere vom äußeren Integument und degenerierte ebenfalls. Das äußere Integument blieb dagegen erhalten. Infolgedessen behielten die degenerierten Samenanlagen ihre äußere Form bei und konnten noch in den reifen Beeren als Rudimente identifiziert werden (Abb. 2 a und b).

Samenanlagen ohne Embryosack — Degenerationstyp 2

In einem Teil der Samenanlagen wurden am Tag des Aufblühens keine Embryosäcke gefunden. Schon ca. 14 d vorher, zu einem Zeitpunkt, an dem normalerweise die Meiose und Megasporenbildung abläuft, konnten Samenanlagen in einer vergleichba-

Tabelle 2

Fruchtknoten ohne funktionsfähig aussehende Samenanlagen am 6. d nach dem Aufblühen und Verrieselungsgrad (% von 25 Infloreszenzen je Sorte und Jahr)

Ovaries without normal looking ovules at the 6th d after bloom, and shedding and limited growth of pistils (% of 25 inflorescences each cultivar and year)

	WB		GE	
	1977	1978	1977	1978
Fruchtknoten ohne normale				
Samenanlagen	47,6	60,8	53,2	53,7
Verrieselungsgrad	48,1	62,8	51,2	53,7

ren Häufigkeit beobachtet werden, in denen bei funktionsfähigem Aussehen des Nucellus weder Zellen noch Zellreste der Megasporogenese vorhanden waren. Statt dessen befand sich in der Mitte der Samenanlagen eine schmale Höhlung (Abb. 4). Im Gegensatz zum Degenerationstyp 1 zeigten die Zellen der Nucelli dieser Samenanlagen bis zum 20. d nach dem Aufblühen keine Anzeichen von Degeneration, sondern nur ein verringertes Streckungswachstum. Zellteilungen, die in Samenanlagen mit befruchteten Embryosäcken unmittelbar im Anschluß an die Befruchtung einsetzten, wurden nicht beobachtet. Die Integumente entwickelten sich bis zum 20. d nach dem Aufblühen normal. Danach stockte das Wachstum vollständig.

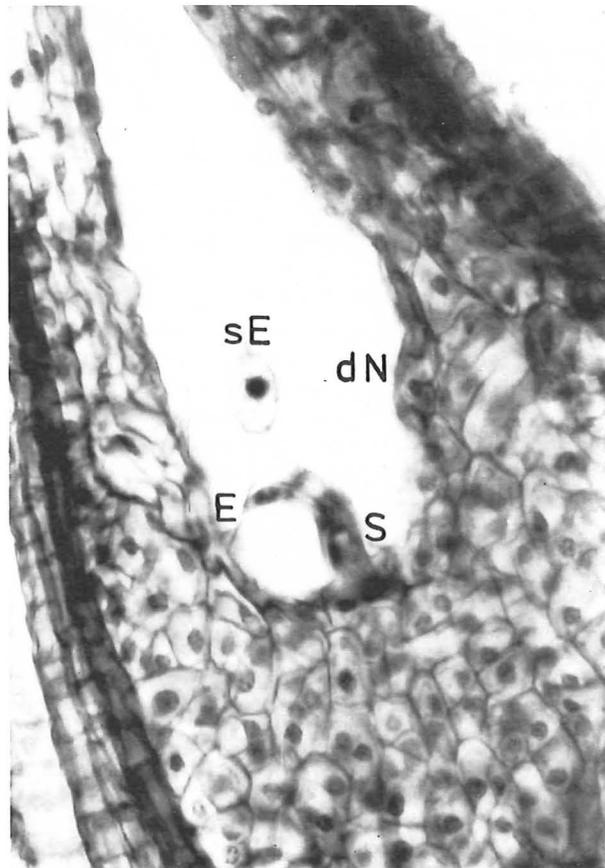


Abb. 1: Längsschnitt durch eine Samenanlage der Sorte Weißer Burgunder mit degeneriertem Eiapparat, 5 d nach dem Aufblühen; Eizelle (E), Synergiden (S), sekundärer Embryosackkern noch am Eiapparat (sE), degenerierte Nucelluszellen (dN). 1200 ×.

Longitudinal section of an ovule of the cv. Weißer Burgunder with an aborted egg apparatus 5 d after bloom; egg cell (E), synergids (S), secondary embryo sac nucleus still near the egg apparatus (sE), degenerating nucellus cells (dN). × 1200.

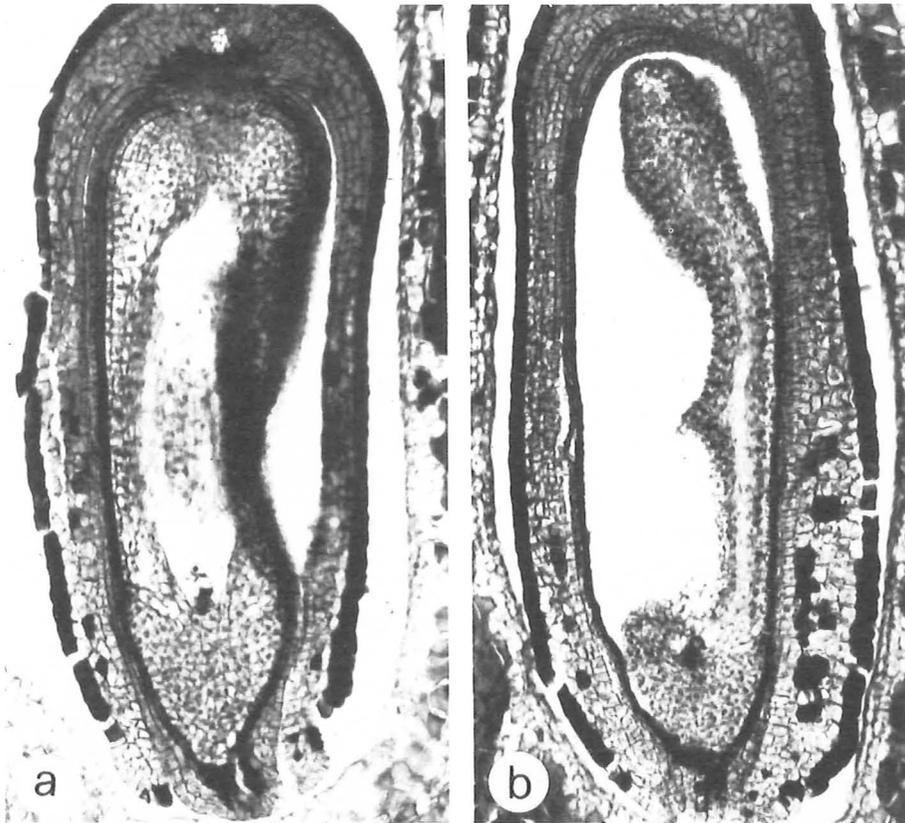


Abb. 2: Längsschnitte durch degenerierte Samenanlagen der Sorte Weißer Burgunder. 125 \times . — a) 5 d; b) 12 d nach dem Aufblühen.

Longitudinal sections of an aborted ovule of the cv. Weisser Burgunder. \times 125. — a) 5 d; b) 12 d after bloom.

2. Zeitlicher Ablauf und Häufigkeit der Degeneration der Samenanlagen

Zum Zeitpunkt des Aufblühens konnten neben normal ausgebildeten Embryosäcken nur solche mit Samenanlagen des Degenerationstyps 2 identifiziert werden. Der Anteil dieser sterilen Samenanlagen blieb bei beiden Sorten in beiden Jahren nach dem Aufblühen konstant. In Abb. 5 sind die Werte für 1977 angegeben.

Die Degeneration der Embryosäcke des Degenerationstyps 1 setzte nach dem 2. d nach dem Aufblühen ein. Bis zum 6. d nahm der Anteil stark zu und blieb danach konstant. Dieser Verlauf der Degeneration war bei beiden Sorten in beiden Jahren übereinstimmend.

Bei der Sorte Weißer Burgunder waren in beiden Jahren durchschnittlich 2,7, bei der Sorte Gewürztraminer 2,0 Samenanlagen/Fruchtknoten degeneriert. In Abb. 6 sind die Häufigkeiten der Samenanlagen der beiden Degenerationstypen dargestellt. Der Degenerationstyp 1 kam bei der Sorte Weißer Burgunder, der Degenerationstyp 2 bei

der Sorte Gewürztraminer in beiden Jahren signifikant häufiger vor ($P < 0,001$). Beide Degenerationstypen traten bei der Sorte Weißer Burgunder in unterschiedlicher Häufigkeit auf ($P < 0,001$), während beim Gewürztraminer keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden konnten ($P > 0,05$).

Nach Beendigung der Degenerationsphase waren ca. 50—60 % aller Fruchtknoten ohne eine funktionsfähige Samenanlage (Tabelle 2). Bei der Sorte Weißer Burgunder war dieser Anteil im Jahr 1978 signifikant höher ($P < 0,01$), beim Gewürztraminer traten dagegen keine Unterschiede zwischen den Jahren auf ($P > 0,05$). Die Tabelle 2 zeigt auch, daß der Anteil der Fruchtknoten ohne funktionsfähig aussehende Samenanlagen mit dem Verrieselungsgrad übereinstimmt.

3. Pollenschlauchwachstum in Fruchtknoten mit degenerierten Samenanlagen

In fast allen Fruchtknoten (95 %) waren Pollenschläuche bis vor die Mikropyle gewachsen. Auch in solchen, in denen alle Samenanlagen degeneriert waren, konnte ein normales Pollenschlauchwachstum beobachtet werden (Tabelle 3).

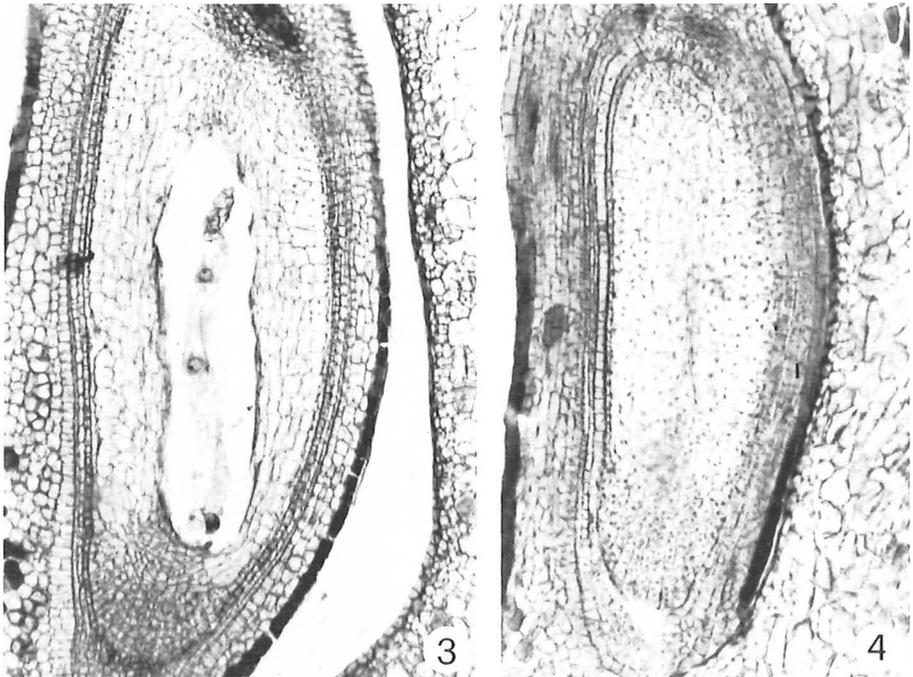


Abb. 3: Längsschnitt durch eine Samenanlage der Sorte Weißer Burgunder. Endosperm mit 4 Kernen, 5 d nach dem Aufblühen. 100 ×.

Abb. 4: Längsschnitt durch eine Samenanlage der Sorte Gewürztraminer. Nucellus ohne Embryosack, 2 d nach dem Aufblühen. 100 ×.

Fig. 3: Longitudinal section of an ovule of the cv. Weisser Burgunder. Endosperm with 4 nuclei 5 d after bloom. × 100.

Fig. 4: Longitudinal section of an ovule of the cv. Gewürztraminer. Nucellus without embryo sac 2 d after bloom. × 100.

Bei ca. 92 % der Samenanlagen des Degenerationstyps 1 waren Pollenschläuche bis an die Synergiden gewachsen. Ob die Pollenschläuche dort normal platzten und funktionsfähige generative Kerne entließen, konnte nicht festgestellt werden. Bei den sterilen Samenanlagen wuchsen die Pollenschläuche nur bis vor die Mikropyle. Ein Eindringen in die Samenanlagen konnte in keinem Fall beobachtet werden.

4. Verrieseln der Fruchtknoten

Abscissierte Fruchtknoten

Die abscissierten Fruchtknoten waren nach dem Aufblühen nur sehr wenig gewachsen. Sie wichen in der Farbe nicht von den normal entwickelten Fruchtknoten beziehungsweise Beeren ab, und die Zellen des Pericarps waren turgeszent. Stets waren alle vier Samenanlagen mehr oder weniger stark degeneriert (Degenerationstyp 1). In einigen Fällen gelang es, das Volumen der Eikerne zu messen. Dieses stimmte stets mit dem der Eikerne von unbestäubten Fruchtknoten überein, so daß eine Befruchtung ausgeschlossen werden kann. In vielen dieser degenerierten Samenanlagen wurden Pollenschläuche beobachtet, die bis an den Eiapparat gewachsen waren. Das zeigt, daß in den abscissierten Fruchtknoten das Pollenschlauchwachstum normal verlaufen ist.

In 3 % (Weißer Burgunder) beziehungsweise 6 % (Gewürztraminer) der abscissierten Fruchtknoten wurde eine geringe Entwicklung des Endosperms festgestellt. Es

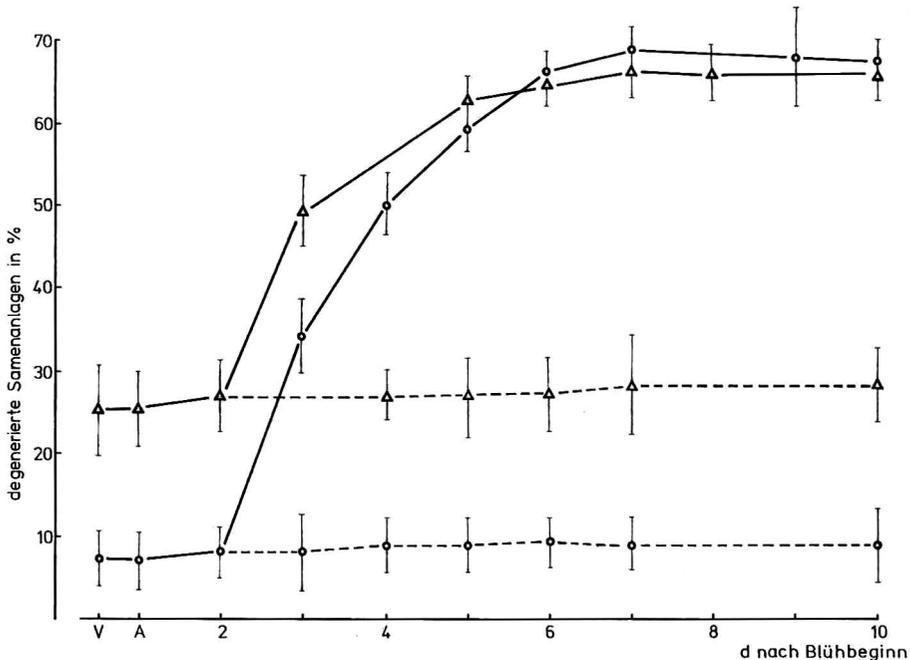


Abb. 5: Verlauf der Degeneration der Samenanlagen 1977 (% von 25 Infloreszenzen). V = 1 d vor dem Aufblühen, A = Tag des Aufblühens; —○— = Degenerationstyp 1 und 2, —○— = Degenerationstyp 2 der Sorte WB; —△— = Degenerationstyp 1 und 2, —△— = Degenerationstyp 2 der Sorte GE.

Course of abortion of the ovules 1977 (% of 25 inflorescences). V = 1 d before bloom, A = day of bloom; —○— = type 1 and 2 of abortion, —○— = type 2 of abortion in the cv. WB; —△— = type 1 and 2 of abortion; —△— = type 2 of abortion in the cv. GE.

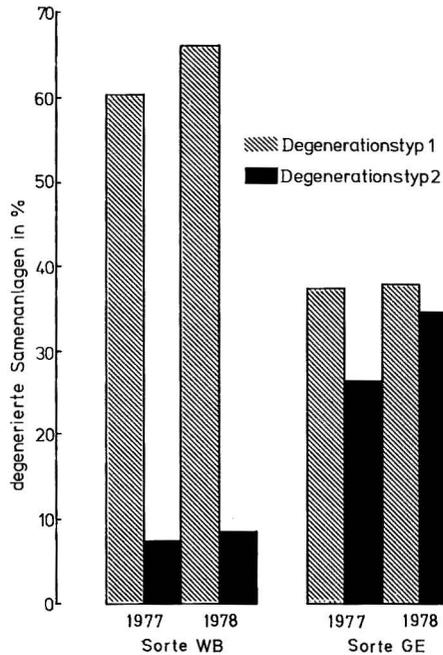


Abb. 6: Prozentualer Anteil der degenerierten Samenanlagen, untersucht zwischen dem 6. und 9. d nach dem Aufblühen (% von 25 Infloreszenzen je Sorte und Jahr).

Percentage of aborted ovules, investigated from the 6th to 9th d after bloom (% of 25 inflorescences each cultivar and year).

Tabelle 3

Pollenschlauchwachstum in Fruchtknoten, in denen alle Samenanlagen degeneriert waren, der Sorten Weißer Burgunder und Gewürztraminer (% von 20 Fruchtknoten je Sorte und Jahr)

Pollen tube growth in ovaries in which all ovules were aborted, of the cultivars Weisser Burgunder and Gewürztraminer (% of 20 ovaries each cultivar and year)

	WB		GE	
	1977	1978	1977	1978
Fruchtknoten mit gekeimten Pollenkörnern auf der Narbe	97,8	98,3	98,7	98,9
Fruchtknoten mit Pollenschlauchwachstum im Griffelkanal	96,6	96,1	95,9	96,7
Fruchtknoten mit Pollenschläuchen vor der Mikropyle bei mindestens 1 Samenanlage	96,0	94,9	95,3	95,6
Fruchtknoten mit mindestens 1 Samenanlage (Degenerationstyp 1) mit Pollenschlauch am Eiapparat	95,1	93,8	94,9	94,2
Samenanlagen (Degenerationstyp 1) mit Pollenschläuchen am Eiapparat	91,2	89,1	92,3	93,6

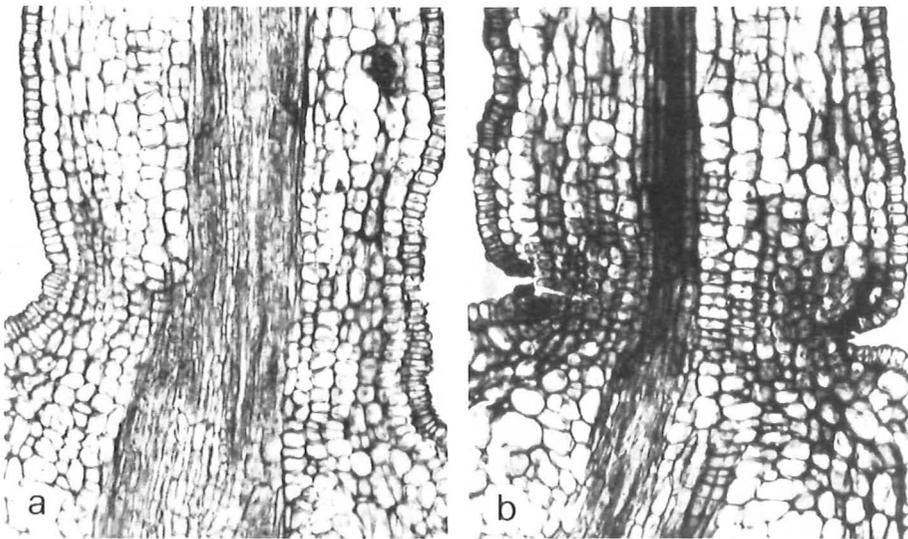


Abb. 7: Längsschnitt durch einen Blütenstiel des Klons MT \times A. 315 \times . — a) Trennzone zum Zeitpunkt des Aufblühens; b) Trennzone mit Trenngewebe am 6. d nach dem Aufblühen.

Longitudinal section of a pedicel of the clone MT \times A. \times 315. — a) Abscission zone at bloom; b) abscission zone with abscission layer at the 6th d after bloom.

bestand höchstens aus acht Kernen, das heißt, es hatten höchstens drei Teilungsschritte stattgefunden. Die Kerne der Eizellen zeigten das gleiche Volumen wie das der befruchteten Eikerne, so daß davon ausgegangen werden kann, daß in diesen abscissierten Fruchtknoten eine doppelte Befruchtung stattgefunden hat. Die Samenanlagen waren gegenüber den unbefruchteten, degenerierten Samenanlagen stärker gewachsen und stimmten in ihrer Entwicklung, Länge der Samenanlagen und Größe der Nucelluszellen mit den 12—14 d alten, normal entwickelten Samenanlagen überein. Eine Ursache für die Unterbrechung der Entwicklung konnte nicht gefunden werden.

Der Abscission ging die Ausbildung eines Trenngewebes zwischen dem Pedicellus und Pedunculus voraus. Diese setzte zwischen dem 4. und 6. d nach dem Aufblühen in einer vorgebildeten Trennzone ein. Durch antikline Teilungen der Parenchymzellen der Trennzone entstand eine Schicht englumiger, quaderförmiger Zellen (Abb. 7). Vom 7. d an begannen sich diese Zellen voneinander zu lösen. Die endgültige Abscission erfolgte durch Abreißen des Leitbündels.

In beiden Jahren begann die Abscission bei beiden Sorten am 9. d nach dem Aufblühen. 1977 dauerte sie bei der Sorte Weißer Burgunder 14 d mit einem Maximum zwischen dem 10. und 16. d. In der Abb. 8 ist der Verlauf der Abscission der Fruchtknoten der vier Blühtage dargestellt. Er war für die Fruchtknoten aller Blühtage gleich, jedoch war der prozentuale Anteil der abscissierten Fruchtknoten der einzelnen Blühtage verschieden hoch. Die Unterschiede sind aber nicht signifikant ($P > 0,05$). Eine Beziehung zwischen den Witterungsverhältnissen der ersten 48 h nach dem Aufblühen und der Höhe der Abscission konnte nicht festgestellt werden.

Im Jahr 1978 dauerte die Abscission 17 d, wobei das Maximum zwischen dem 22. und 26. d nach Blühbeginn lag (Abb. 9). Das im Vergleich zu 1977 spätliegende Maxi-

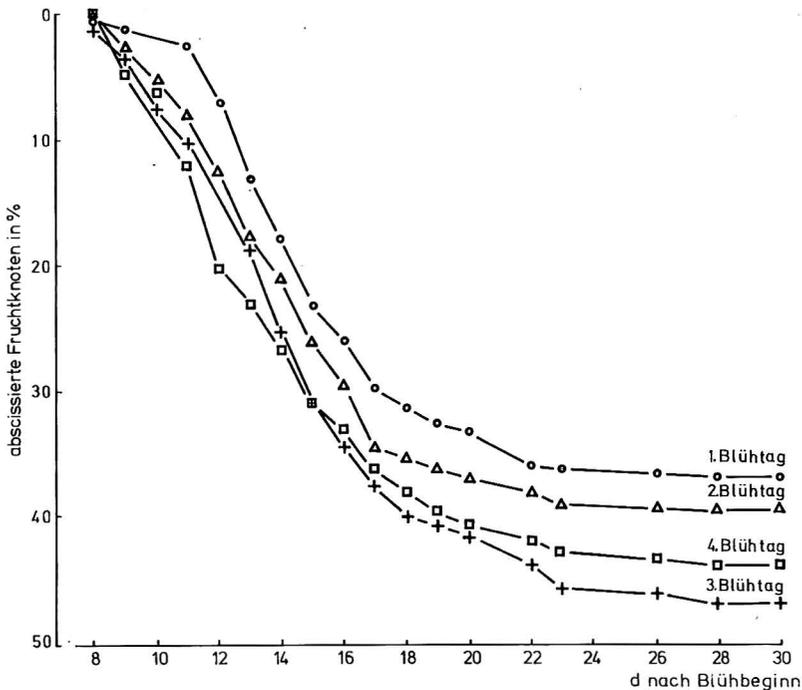


Abb. 8: Verlauf der Abscission bei der Sorte Weisser Burgunder, 1977 (prozentualer Anteil der Blüten von 25 Infloreszenzen).

Course of abscission of the cv. Weisser Burgunder, 1977 (percentage of flowers of 25 inflorescences).

mum kann auf die niedrigen Tagesmitteltemperaturen während des 6.—12. d nach dem Aufblühen zurückgeführt werden. Möglicherweise wurde dadurch die Ausbildung des Trenngewebes verzögert.

Bis zum 15. d (1977) beziehungsweise bis zum 24. d (1978) konnten alle abscissierten Fruchtknoten dem Degenerationstyp 1 zugeordnet werden. Danach wurden auch solche Fruchtknoten abgeworfen, bei denen in einer Samenanlage die Endospermentwicklung begonnen hatte.

Bei der Sorte Gewürztraminer war die Anzahl der abscissierten Fruchtknoten gering, besonders im Jahr 1977, als nur am 9. und 10. d nach dem Aufblühen Fruchtknoten abgeworfen wurden (Abb. 10). 1978 war die Abscissionsphase wie bei der Sorte Weisser Burgunder verlängert, aber mit nur 6 d deutlich von dieser Sorte verschieden.

In den ersten Tagen hatten alle abscissierten Fruchtknoten ausschließlich degenerierte Embryosäcke (Degenerationstyp 1). Vom 14. d an fielen auch einzelne Fruchtknoten des Degenerationstyps 2 ab, und erst vom 18. d an wurden auch einige Fruchtknoten abgeworfen, in denen eine Endospermentwicklung begonnen hatte.

Fruchtknoten mit geringem Wachstum

In beiden Untersuchungsjahren entwickelte sich ein Teil der Fruchtknoten nicht zu normalen Beeren. Sie stellten ihr Wachstum frühzeitig ein und blieben bis zur Reife der normal entwickelten Beeren an den Blütenstielchen hängen. Diese Fruchtknoten

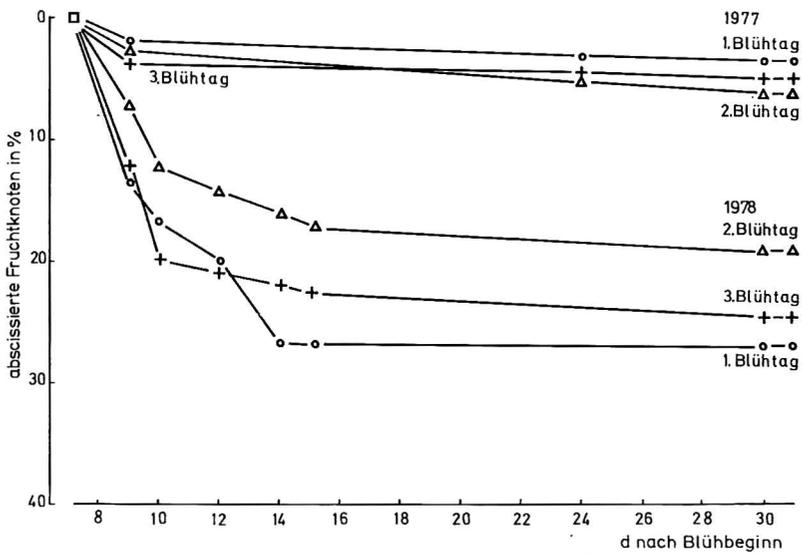
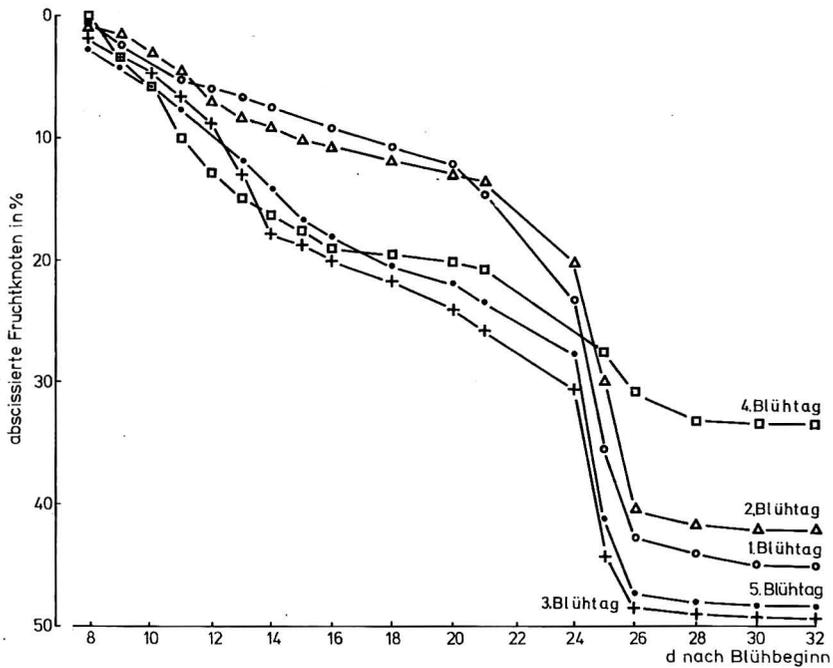


Abb. 9: Verlauf der Abscission bei der Sorte Weißer Burgunder, 1978 (prozentualer Anteil der Blüten von 25 Infloreszenzen).

Abb. 10: Verlauf der Abscission bei der Sorte Gewürztraminer, 1977 und 1978 (prozentualer Anteil der Blüten von 25 Infloreszenzen).

Fig. 9: Course of abscission of the cv. Weisser Burgunder, 1978 (percentage of flowers of 25 inflorescences).

Fig. 10: Course of abscission of the cv. Gewürztraminer, 1977 and 1978 (percentage of flowers of 25 inflorescences).

unterschieden sich von den normalen vom 14. d nach dem Aufblühen an durch ihre geringere Größe. Ihre Länge betrug in diesem Stadium ca. 2,4 mm im Gegensatz zu den normalen Beeren mit Längen von ca. 3,5 mm. Das Pericarp blieb hart; es erfolgte keine Einlagerung von Zucker, und bis zum Beginn des Weichwerdens der normal entwickelten Beeren erreichten sie eine maximale Länge von 3—4 mm.

Zu diesem Zeitpunkt waren in den Fruchtknoten stets alle Samenanlagen degeneriert, von denen aber mindestens eine dem Degenerationstyp 2 zugeordnet werden konnte. Die Länge der Samenanlagen und die Größe der Nucelluszellen entsprachen denen des Degenerationstyps 2 am 21. d. Auch die Integumente, die keine Sklerenchymscheide ausgebildet hatten, ließen eine Beendigung des Wachstums zu dem genannten Zeitpunkt erkennen.

Die Häufigkeit der Fruchtknoten mit geringem Wachstum war je nach Sorte sehr unterschiedlich. In beiden Untersuchungsjahren war der Anteil bei der Sorte Gewürztraminer signifikant höher ($P < 0,001$).

Diskussion

Die Degeneration der Embryosäcke nach dem Typ 1 kann mit großer Wahrscheinlichkeit auf den Ausfall der Befruchtung zurückgeführt werden. In einigen Fällen konnte das direkt nachgewiesen werden. 24 h nach dem Öffnen der Blüten hatte keine Volumenvergrößerung der Kerne der Eizellen stattgefunden. Außerdem unterblieb die Verlagerung des sekundären Embryosackkerns in die Mitte des Embryosacks. Befruchtete Eikerne zeigten 24 h nach dem Öffnen der Blüten eine signifikante Volumenvergrößerung, und der befruchtete sekundäre Embryosackkern (= primärer Endospermkern) wanderte in die Mitte des Embryosacks.

Das Ausbleiben der Befruchtung kann nicht auf eine mangelnde Pollenfertilität oder auf ein schlechtes Wachstum der Pollenschläuche zurückgeführt werden, wie es von vielen Autoren vermutet worden ist. Die Untersuchungen zeigen nämlich, daß auf allen Narben reichlich Pollenkörner gekeimt waren und die Pollenschläuche bis an den Eiapparat gewachsen waren. Ob in den Pollenschläuchen jedoch die Teilung des generativen Kerns in die beiden Spermkerne normal abgelaufen ist, ob die Pollenschläuche normal aufgeplatzt sind und die Spermkerne zur Eizelle und zum sekundären Embryosackkern gelangten, konnte nicht festgestellt werden. Diese Fragen, wie auch die nach den auslösenden Faktoren der Störung bedürfen noch weiterer Untersuchungen.

In den sterilen Samenanlagen (Degenerationstyp 2) wurden schon ca. 14 d vor dem Aufblühen keine Embryosäcke und auch keine Reste einer gestörten Embryosackentwicklung gefunden, so daß davon ausgegangen werden kann, daß die Störung, die zu der Sterilität führt, in einem sehr frühen Entwicklungsstadium aufgetreten ist. Nach v. WANGENHEIM (1957) führen bei *Solanum* Störungen der Megasporogenese zu Samenanlagen ohne Embryosäcke. Möglicherweise traten ähnliche Störungen auch bei *Vitis* auf.

Samenanlagen ohne Embryosäcke haben LAZAREVSKY (1934), PRATT und EINSET (1961), BARRITT (1970) und CARRARO *et al.* (1979) bei verschiedenen Sorten von *Vitis* beschrieben. Es handelt sich hierbei offensichtlich um eine bei *Vitis* verbreitet auftretende Störung. Wahrscheinlich kann für die Ausbildung dieses Merkmals eine relativ hohe Abhängigkeit vom Genotyp angenommen werden, denn es trat bei den Sorten in beiden Jahren in signifikant unterschiedlicher Häufigkeit auf.

Beim Gewürztraminer war in beiden Jahren in ca. 30 % aller Samenanlagen kein Embryosack ausgebildet, während dies bei der Sorte Weißer Burgunder nur in ca. 8 % der Fall war. Samenanlagen mit dem Degenerationstyp 1 traten beim Gewürztraminer zu ca. 38 % und beim Weißen Burgunder zu ca. 63 % auf, so daß bei beiden Sorten jeweils nur ca. 30 % der Samenanlagen normal entwickelt waren.

Vergleicht man den Anteil der Fruchtknoten, in denen alle Samenanlagen degeneriert waren und von denen mindestens eine dem Degenerationstyp 2 zugeordnet werden konnte, mit dem Anteil der Fruchtknoten mit geringem Wachstum, so zeigt sich eine völlige Übereinstimmung (Abb. 11). Fruchtknoten mit geringem Wachstum können also bei den Sorten Gewürztraminer und Weißer Burgunder mit Sicherheit auf das Vorkommen mindestens einer Samenanlage des Degenerationstyps 2 zurückgeführt werden.

Die Frage, warum diese Fruchtknoten nicht abfielen, kann vielleicht damit erklärt werden, daß mindestens eine Samenanlage bis zum 20. d einen funktionsfähig aussehenden Nucellus hatte. Die Samenanlagen zeigten bis zum 20. d ein stetiges Wachstum, sie entsprachen jedoch in ihrer Länge den normal entwickelten nach 15 d, und die Zellen der Nucelli hatten nur die Größe der normal gewachsenen Zellen des 7. d erreicht. Im Gegensatz dazu stagnierte das Wachstum in den Nucelluszellen der Samenanlagen des Degenerationstyps 1 bereits bis zum 4. d, und anschließend setzte die Degeneration des Nucellus ein. Fruchtknoten, die vier Samenanlagen des Degenerationstyps 1 besaßen, wurden abscissiert.

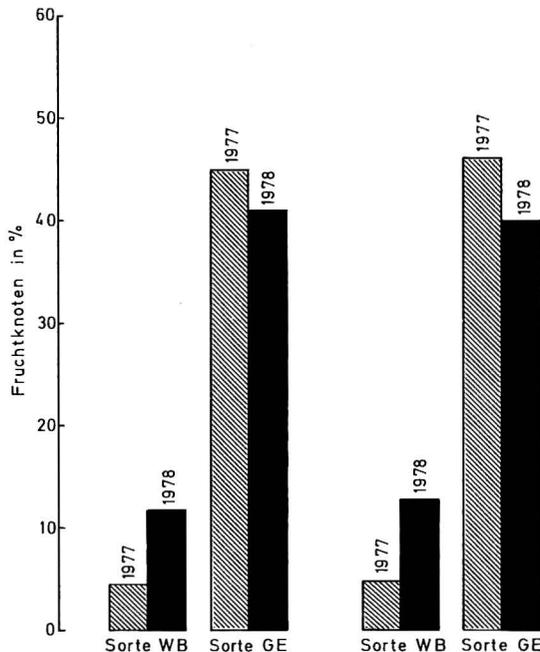


Abb. 11: Prozentualer Anteil der Fruchtknoten mit 4 degenerierten Samenanlagen, mindestens eine davon Degenerationstyp 2 (links), Prozentualer Anteil der Fruchtknoten mit geringer Entwicklung (rechts), untersucht an je 25 Infloreszenzen.

Percentage of ovaries with 4 aborted ovules, at least with one of the type 2 of abortion (left); percentage of ovaries with limited development (right). 25 inflorescences were counted.

Vielleicht kann daraus geschlossen werden, daß eine gewisse Entwicklung des Nucellus Voraussetzung für das Verbleiben des Fruchtknotens an der Infloreszenz ist. Infolge des Wachstums des Nucellus unterbleibt die Ausbildung des Trenngewebes in der Trennzone des Blütenstielchens. Dieses Wachstum genügt jedoch nicht, die Entwicklung eines saftigen Pericarps auszulösen. Hierzu ist wahrscheinlich die Befruchtung der Eizelle und des sekundären Embryosackkerns eine notwendige Voraussetzung, wie die Untersuchungen an den kleinen, saftigen Beeren verschiedener Sorten zeigen (STAUDT und KASSEMAYER, in Vorbereitung).

Hinsichtlich des Verrieselungsgrades unterschieden sich die Sorten in beiden Jahren signifikant voneinander. Dabei differierten die Werte bei der Sorte Weißer Burgunder zwischen den Jahren stärker als bei Gewürztraminer. Die Sorte Gewürztraminer reagiert wahrscheinlich im Mittel auf Umwelteinflüsse in geringerem Umfang, worauf auch die Werte für die sortentypische Umweltregression hinweisen (SCHNEIDER und STAUDT 1978). Allerdings waren bei den damaligen Versuchen große Schwankungen bei der Sorte Gewürztraminer zu beobachten. Daher können aufgrund der vorliegenden Versuche, die nur während zwei Jahren an einem Standort durchgeführt wurden, keine Aussagen über den Umfang des Einflusses des Genotyps auf den Verrieselungsgrad der beiden Sorten gemacht werden.

Zusammenfassung

Bei den Sorten Gewürztraminer und Weißer Burgunder wurde in den Jahren 1977 und 1978 die Entwicklung der Samenanlagen in normalen und verrieselten Fruchtknoten untersucht. Die Fruchtknoten verrieselten, wenn alle vier Samenanlagen degeneriert waren. Es wurden zwei Typen der Degeneration gefunden:

1. Degeneration normal ausgebildeter Embryosäcke infolge Ausbleibens der Befruchtung. Fruchtknoten mit solchen Samenanlagen wurden vom 9. d nach dem Aufblühen an abgeworfen, nachdem zwischen dem 4. und 6. d ein Trenngewebe ausgebildet worden war.
2. In signifikant unterschiedlicher Häufigkeit traten bei beiden Sorten Samenanlagen ohne Embryosack auf. Im Gegensatz zum Degenerationstyp 1 zeigten deren Nucelli bis zum 20. d nach dem Aufblühen keine Anzeichen von Degeneration. Fruchtknoten, in denen solche Samenanlagen auftraten, wuchsen nur wenig, bildeten kein saftiges Pericarp und blieben bis zur Reife der normal entwickelten Beeren an der Infloreszenz hängen. Wahrscheinlich wird das geringe Wachstum der Fruchtknoten durch das anfänglich mehr oder weniger normale Wachstum der Nucelli ausgelöst.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung des Forschungsrings des Deutschen Weinbaues ausgeführt.

Frau B. WIESMANN-PIENING danken wir für ihre gewissenhafte Mitarbeit.

Literatur

- BARRITT, B. H., 1970: Ovule development in seeded and seedless grapes. *Vitis* **9**, 7—14.
- CARRARO, L., LOMBARDO, G., CARGNELLO, G. and GEROLA, F. M., 1979: Studies on the embryo sac and on the stigmatic receptivity of *Vitis* cultivars with different productivity (Picolit giallo and Verduzzo friulano). *Vitis* **18**, 285—290.
- KASSEMAYER, H.-H. und STAUDT, G., 1981: Über die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung der Reben. *Vitis* **20**, 202—210.

- LAZAREVSKY, M., 1934: The embryological prerequisites of the shedding of flowers in the grape "Chasselas Gros Coulard". Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant Breed., Ser. VIII, 2, 213—228.
- MÜLLER-THURGAU, H., 1883: Über das Abfallen der Rebenblüten und die Entstehung kernloser Traubenbeeren. Weinbau 9, 87—89; 95—96.
- PRATT, C. and EINSET, J., 1961: Sterility due to pre-meiotic ovule abortion in small clustered and normal Concord grapes. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 78, 230—238.
- SCHNEIDER, W. und STAUDT, G., 1978: Zur Abhängigkeit des Verrieselns von Umwelt und Genom bei *Vitis vinifera*. Vitis 17, 45—53.
- STAUDT, G. und KASSEMAYER, H.-H.: Entstehen kleine Beeren bei *Vitis vinifera* durch Parthenocarpie? (In Vorbereitung.)
- WANGENHEIM, K. H. v., 1957: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromosomenzahl und Kreuzbarkeit bei *Solanum*-Arten. Z. Vererb.-Lehre 88, 21—37.

Eingegangen am 10. 11. 1981

Prof. Dr. G. STAUDT
Staatliches Weinbauinstitut
Merzhauser Str. 119
D 7800 Freiburg