

## Über die apikale Dominanz bei Reben

von

G. ALLEWELDT und A. ISTAR

In den Blattachsen der Reben werden zwei Knospenformen angelegt, die sich neben morphologisch-anatomischen Besonderheiten vor allem durch ein unterschiedliches wachstumsphysiologisches Verhalten auszeichnen. Die entwicklungsgeologisch ältere Knospe, auch Sommerknospe genannt, ist dem Haupttrieb zuzuordnen. Die zweite, die Winterknospe, ist als Basalknospe der Sommerknospe aufzufassen. Während die Sommerknospe kurz nach ihrer Bildung, also noch in der gleichen Vegetationsperiode auszutreiben pflegt, erfolgt der Austrieb der Winterknospe erst nach Durchlaufen einer winterlichen Wachstumsruhe im Folgejahr.

Im Hinblick darauf, daß das Wachstum der Seitentriebe erfahrungsgemäß bei den in der Praxis angebauten Sorten sehr unterschiedlich ist und zu sommerlichen Laubarbeiten Anlaß gibt, schien es von Interesse, das Phänomen der Apikaldominanz bei Reben zu analysieren, zumal das Verhalten der Winterknospen bereits mehrfach Gegenstand eingehenderer Untersuchungen war (ALLEWELDT 1964, HUGLIN 1958, NIGOND 1966 u. a.). Als Ausgangspunkte dienten vor allem die von THIMANN (1937), SNOW (1937) und LIBBERT (1964) entwickelten Vorstellungen über eine „direkte“ und „indirekte“ Hemmung der Seitentriebe durch eine funktionsfähige Endknospe. Das Hauptaugenmerk richtete sich bei den vorliegenden Untersuchungen zunächst auf die Sortenspezifität der Apikaldominanz, um auf diese Weise Ansatzpunkte für weitere Experimente zur Ermittlung des Wirkungsmechanismus zu gewinnen.

### Material und Methoden

Es wurden ausschließlich 2-Augenstecklinge verwendet, die am 7. und 8. 3. 1968 im Anzuchtbeet angetrieben und in der Zeit vom 16.—18. 4. 1968 in 12 cm Plastik-töpfe mit einer Kompost-Sand-Torf-Mischung eingepflanzt wurden. Die Düngung der Pflanzen erfolgte in Abständen von 3—4 Wochen mit einem Volldünger (Hakaphos), wobei die Einzelpflanzen insgesamt 0,52 g N, 0,72 g K<sub>2</sub>O und 0,54 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> erhielten. Alle Pflanzen wurden im Gewächshaus kultiviert.

Das Dekapitieren der Haupttriebe erfolgte kurz unterhalb des zweiten, sichtbaren Nodiums. Zugleich wurden bis auf die distalen 4 Sommerknospen alle proximal inserierten Axillarknospen bzw. Seitentriebe entfernt. Zur Kontrolle dienten Pflanzen, bei denen nur die jeweils 6 obersten Seitenknospen belassen wurden. Auf die Schnittfläche der dekapitierten Pflanzen wurde Lanolin mit den Wirkstoffen  $\beta$ -Indolylessigsäure (IES) und/oder Kinetin in wechselnder Konzentration appliziert, nachdem vorher das Lanolin auf Katalase-Freiheit untersucht worden war. Als Lösungsmittel für IES diente Äther und für Kinetin Methanol. Beide Lösungsmittel wurden nach der Mischung mit Lanolin bei niedrigen Temperaturen abgedampft. Die Wirkstoffe wurden sofort nach dem Dekapitieren appliziert und 7 Tage später erneuert.

Das Wachstum der Axillarknospen und ihre Entfaltung wurde durch Messung der Trieblänge und der Blattentfaltung verfolgt. Bei der Blattentfaltung wurde folgendes Bonitierungsschema angewendet:

- 0 Keine Entfaltung der Knospen;  
 0.25 Anschwellen der Knospen, leichtes Ablösen des ersten Laubblattes. Die Knospen weisen eine Breite von 3—4 mm und eine Länge von 2—3 mm auf;  
 0.50 Das zweite Laubblatt beginnt sich abzulösen, die Knospenschuppen fallen ab. Die Knospenbreite hat sich auf 4—5 mm und ihre Länge auf 5—6 mm erhöht;  
 0.75 Beginn der Streckung des basalen Internodiums, basales Laubblatt noch nicht vollständig entfaltet. Breite der Knospe 5—8 mm, Länge 7—10 mm;  
 1.0 Vollständige Entfaltung des basalen Laubblattes, deutliche Streckung des Basalinternodiums.

Die weitere Bonitierung der Blattentfaltung korrespondiert mit der Zahl der vollentfalteten Laubblätter.

### Ergebnisse

#### 1. Das korrelative Wachstum von Haupt- und Nebentrieben

Nach der Entfaltung von 18—20 Blättern und einer Haupttrieblänge zwischen 30,7 cm (*V. rupestris*) und 43,6 cm (Silvaner) setzt eine meßbare Streckung der Axillarien ein. Zu diesem Zeitpunkt liegt die Wachstumsgeschwindigkeit des Haupttriebes mit 1,23 cm/Tag bei *Rupestris* du Lot weitaus niedriger als bei Riesling und Silvaner mit Werten von 2,10 cm/Tag bzw. 2,15 cm/Tag (Tabelle 1). Die Streckung

Tabelle 1

Das Wachstum von Haupt- (H) und Axillartrieben (A) der Sorten Riesling, Silvaner und *Rupestris* du Lot

Merkmal	Riesling		Silvaner		<i>Rupestris</i> du Lot	
	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$
Haupttrieblänge zu Versuchsbeginn (cm)	38,5	4,3	43,6	3,8	30,7	2,7
Zunahme der Haupttrieblänge (cm/Pflanze)	132,3	8,1	129,1	5,6	99,3	6,2
Zunahme der Axillartrieblänge (cm/Pflanze)	—3,4		10,5		384,5	
Gesamttrieblängenzunahme (cm/Pflanze)	128,9	11,8	139,6	14,3	483,5	28,6
Wachstumsgeschwindigkeit 0—20 d (cm/d)*	2,15		2,10		1,23	
20—40 d (cm/d)*	2,30		1,81		1,50	
40—61 d (cm/d)*	1,34		1,67		1,28	
61—82 d (cm/d)*	1,20		0,76		0,85	
mittlere Wuchsgeschwindigkeit <sub>H</sub> (cm/d)	1,61		1,58		1,21	
mittlere Wuchsgeschwindigkeit <sub>H+A</sub> (cm/d)	1,57		1,70		5,90	
Nodienzahl <sub>H</sub> zu Versuchsbeginn (n)	20,2	1,8	19,5	1,0	18,0	1,2
Zunahme der Nodienzahl <sub>H</sub> (n/Pflanze)	26,1	1,6	25,1	1,1	22,3	1,4
mittlere Dauer eines Blastochroms <sub>H</sub> (d)	3,17		3,05		2,68	
Internodienlänge <sub>H</sub> (cm)**)	3,7		3,9		3,2	
mittlere Axillartrieblänge (cm)	0,5		1,1		15,5	1,4
längster Axillartrieb (cm)**)	0,7		2,3		32,0	
Zahl der Axillartriebe $\geq 10$ cm (n)**)	0		2,1		27,3	
Axillartriebe $\geq 1,0$ cm in % der Gesamtnodienzahl <sub>H</sub> **)	0		4,8		68,3	

Versuchsdauer 82 d (1. 7.—21. 9. 1968)

\*) Tage nach Versuchsbeginn.

\*\*\*) Gemessen zu Versuchsende.

der Axillartriebe erfolgt bei den beiden *V. vinifera*-Sorten etwa 4–5 Nodien unterhalb der Sproßspitze, hingegen bei *V. rupestris* bereits 1–2 Nodien unterhalb des von jungen Blattanlagen umhüllten Sproßmeristems. Mit dem Nachlassen des Längenwachstums des Haupttriebes im Spätsommer vergrößert sich der Abstand zwischen Sproßspitze und Streckungsbeginn der Axillarien: nunmehr beträgt der Abstand 9–14 Nodien bei Riesling und Silvaner und 4–5 Nodien bei Rupestris du Lot (Abb. 1).

Das Wachstum der Axillarien, das zunächst bei allen Sorten deutlich erkennbar ist, steht offensichtlich in enger Wechselbeziehung zur Wachstumsgeschwindigkeit des Haupttriebes: So wird die Streckung und Blattentfaltung der Axillartriebe bei Riesling schon nach 20–40 Tagen eingestellt und irreversibel gehemmt, was dazu führt, daß das Sproßmeristem der kurzen, nur 4–5 cm langen Axillartriebe innerhalb von wenigen Tagen abstirbt und vertrocknet. Bei Silvaner wird das Wachstum der Nebentriebe unter den gewählten Versuchsbedingungen nach 40–60 Tagen beendet, mit Ausnahme eines einzigen Axillartriebes im Bereich des 10. Nodiums des Haupttriebes. Selbst dieser Seitentrieb erreicht im Mittel nur eine Gesamtlänge von  $10,5 \pm 3,8$  cm. Alle übrigen Nebentriebe werden etwa 4 cm lang, be-

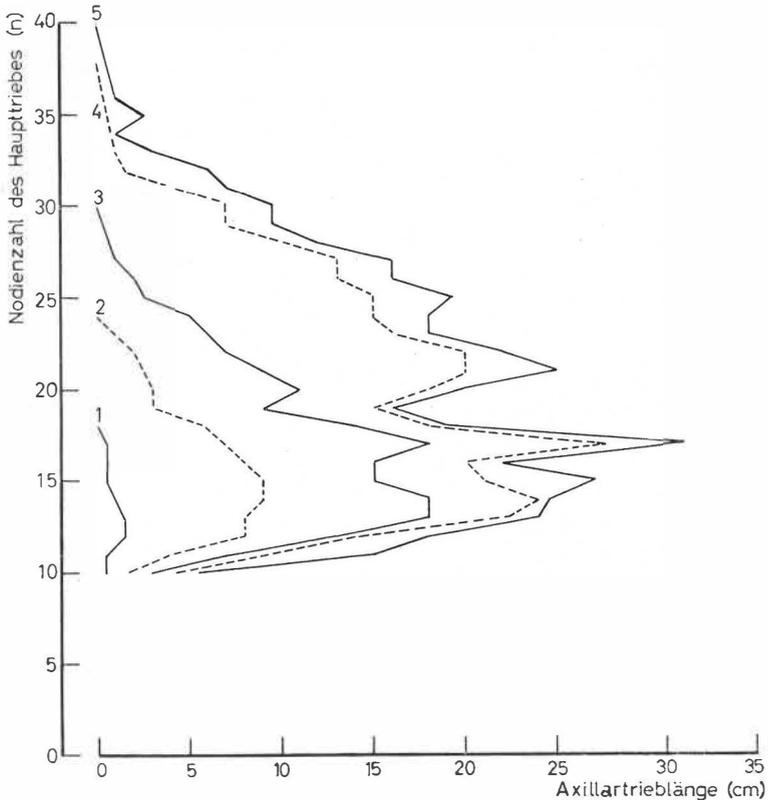


Abb. 1: Das Längenwachstum der Axillarien in Beziehung zur Insertionshöhe bei Rupestris du Lot.

Messung der Trieb länge am 1. Juli (1), 21. Juli (2), 9. August (3), 30. August (4) und am 21. September 1968 (5).

vor sie, wie bei Riesling, absterben. Dagegen ist bei *V. rupestris* ein anhaltendes Längenwachstum aller Nebentriebe zu beobachten, wie aus Abb. 1 hervorgeht. Allerdings scheint das Wachstum der Nebentriebe wechselseitigen korrelativen Gesetzmäßigkeiten unterworfen zu sein. So bildet sich 20 Tage nach Versuchsbeginn ein Wachstumsmaximum der Nebentriebe des 13. Nodiums des Haupttriebes aus, das sich in der Folgezeit bis zum 15. Nodium erstreckt. Ein zweites, ausgeprägteres Maximum stellt sich später im Bereich des 17. Nodiums ein. Zu diesen gesellen sich dann noch ein drittes, aber kleineres, gleichwohl sehr deutlich hervortretendes Maximum am 22./23. Nodium sowie ein viertes, nur angedeutetes Maximum am 26. Nodium. Die Abstände zwischen diesen Maxima betragen demnach etwa 4 Nodien, wobei jene Axillartriebe im Wachstum begünstigt sind, die jeweils in einem Abstand von 8—10 Nodien von der Sproßspitze des Haupttriebes inseriert sind. Die sich entlang des Haupttriebes einstellende Rhythmik der Wachstumsintensität der Seitentriebe läßt auf distal und proximal gerichtete Korrelation zwischen den Seitentrieben schließen.

Trotz des beachtlichen Wachstums aller Nebentriebe von *Rupestris* du Lot weisen sie gegenüber dem Haupttrieb eine geringere Wachstumsgeschwindigkeit auf. Sie sind somit im Vergleich zum Haupttrieb im Wachstum gehemmt.

Hinsichtlich des Triebblängenwachstums und der Wachstumspotenz unterscheiden sich die beiden *V. vinifera*-Sorten somit merklich von *V. rupestris*. Zum einen ist die Zunahme der Länge des Haupttriebes während der Versuchsdauer bei Riesling und Silvaner um etwa 30 cm höher als bei *V. rupestris*, zum anderen aber übersteigt die Gesamtlänge aller Axillartriebe bei *V. rupestris* mit 384,5 cm bei weitem die von Riesling und Silvaner, bei denen Maximalwerte von 5—30 cm für die Gesamtlänge aller Nebentriebe gemessen wurden. Gleichwohl ist festzustellen und für die weitere Betrachtung der kausalen Prozesse der Apikaldominanz von wesentlicher Bedeutung, daß bei allen drei Sorten das Austreiben und anfängliche Längenwachstum der Axillartriebe sowie die Entfaltung von 1—3 Laubblättern durch den wachsenden Haupttrieb nicht verhindert wird. Das danach einsetzende allmähliche Absterben der Axillarien bei Riesling und Silvaner, die im übrigen in diesem jungen Entwicklungsstadium alle Merkmale eines monopodialen Sproßaufbaues aufweisen, spricht für eine Unterversorgung mit Nährstoffen. In diesem Zusammenhang erscheint es erwähnenswert, daß die sich an den Nebentrieben bei Riesling und Silvaner entfaltenden Laubblätter im Vergleich zu den dazugehörigen Tragblättern sehr klein bleiben. Bei *V. rupestris*, die ohnehin wesentlich kleinere Blätter besitzt, ist das Verhältnis zwischen der Fläche des Tragblattes und des ersten Laubblattes des Nebentriebes viel enger, weshalb angenommen werden darf, daß die Assimilatabgabe und -aufnahme von Laubblättern der Nebentriebe, die nach HALE und WEAVER (1962) mit der relativen Blattgröße korreliert sind, für das Wachstum der Axillartriebe eine wichtige Rolle spielen.

## 2. Die Wirkung des Dekapitierens des Haupttriebes auf das Wachstum der Nebentriebe

Die bisherigen Beobachtungen über das korrelative Wachstum von Haupt- und Nebentrieben sprechen für das Vorliegen einer von der wachsenden Sproßspitze des Haupttriebes ausgehenden korrelativen Steuerung, die zugleich durch eine zum Haupttrieb gerichtete Nährstoff- und Assimilattranslokation unterstützt wird. Als Korrelationsmittler zwischen der Sproßspitze des Haupttriebes und der Axillarknospe sind Auxine (THIMANN 1937) oder ein spezifischer Korrelationshemmstoff (SNOW 1937) anzusehen. Hiervon ausgehend, wurde der Haupttrieb dekapitiert und Auxin bzw. Kinetin auf die Schnittfläche appliziert. Das Ergebnis einer derartigen

Tabelle 2  
Der Einfluß von IES und Kinetin auf das Wachstum der Axillartriebe nach vorherigem Dekapitieren der Haupttriebe

Versuchsglied	Axillartrieblänge						Blattentfaltung					
	Nodium						Nodium					
	3	4	5	6	$\bar{x}$	$\pm m$	3	4	5	6	$\bar{x}$	$\pm m$
unbehandelt	0,0	0,0	0,3	0,8	1,1	0,03	0,6	0,6	0,8	0,8	2,8	0,08
dekapitiert	10,0	2,3	2,3	2,3	16,9	0,91	3,3	1,0	1,2	1,2	6,7	0,25
dekapitiert + IES 500 ppm	5,6	2,3	0,4	1,1	9,4	0,78	2,3	0,9	0,8	0,7	4,7	0,19
dekapitiert + IES 1000 ppm	5,3	1,9	0,5	0,6	8,3	0,62	2,0	0,9	0,8	0,6	4,3	0,20
dekapitiert + IES 250 ppm + Kinetin 250 ppm	6,8	2,7	1,0	1,2	11,7	1,04	2,8	1,0	0,8	0,8	5,4	0,14
dekapitiert + IES 1000 ppm + Kinetin 1000 ppm	5,1	3,3	2,7	1,0	12,1	0,80	1,9	1,3	0,9	0,6	4,7	0,16
Riesling												
unbehandelt	0,0	1,3	3,2	1,8	6,3	0,57	0,7	0,8	0,8	0,7	3,0	0,15
dekapitiert	11,1	6,9	3,4	2,1	23,5	1,17	4,3	2,2	1,3	1,0	8,8	0,61
dekapitiert + IES 500 ppm	5,8	3,6	2,3	1,3	13,0	1,15	2,3	1,5	0,9	0,8	5,5	0,19
dekapitiert + 1000 ppm	5,2	2,1	1,3	1,7	10,3	1,68	1,6	1,0	0,7	0,8	4,1	0,18
dekapitiert + IES 250 ppm + Kinetin 250 ppm	8,6	5,6	2,4	1,9	18,5	1,24	3,2	1,8	1,1	1,2	7,3	0,22
dekapitiert + IES 1000 ppm + Kinetin 1000 ppm	4,9	4,9	3,6	3,1	16,5	1,28	2,0	2,2	1,5	1,0	6,7	0,34
Sylvaner												
unbehandelt	0,0	0,9	1,0	2,1	4,0	0,53	0,4	0,6	0,9	1,0	2,9	0,09
dekapitiert	7,2	3,1	1,3	0,9	12,5	1,32	3,0	1,4	1,0	1,0	6,4	0,21
dekapitiert + 1000 ppm	2,9	1,6	0,6	2,6	7,7	0,82	1,0	0,7	0,6	0,6	2,9	0,13
dekapitiert + Kinetin 100 ppm	6,9	2,6	0,7	0,4	10,6	0,97	3,0	1,0	0,7	0,7	5,4	0,24
dekapitiert + IES 1000 ppm + Kinetin 100 ppm	6,2	3,5	2,3	1,4	13,4	0,93	1,8	1,1	0,9	0,7	4,5	0,15
Rupestris du Lot												
unbehandelt	0,0	0,9	1,0	2,1	4,0	0,53	0,4	0,6	0,9	1,0	2,9	0,09
dekapitiert	7,2	3,1	1,3	0,9	12,5	1,32	3,0	1,4	1,0	1,0	6,4	0,21
dekapitiert + 1000 ppm	2,9	1,6	0,6	2,6	7,7	0,82	1,0	0,7	0,6	0,6	2,9	0,13
dekapitiert + Kinetin 100 ppm	6,9	2,6	0,7	0,4	10,6	0,97	3,0	1,0	0,7	0,7	5,4	0,24
dekapitiert + IES 1000 ppm + Kinetin 100 ppm	6,2	3,5	2,3	1,4	13,4	0,93	1,8	1,1	0,9	0,7	4,5	0,15

Versuchsdauer (Sorten Riesling und Sylvaner): 35 d (23. 8.—28. 9.1968)

Versuchsdauer (Rupestris du Lot): 52 d (26. 8.—16. 10. 1968)

Versuchsreihe ist in Tabelle 2 zusammengefaßt und auf den Abbildungen 2 und 3 dargestellt worden.

Bei Versuchsbeginn hatten die Pflanzen eine Trieblänge von  $136,8 \pm 4,3$  cm (Riesling),  $136,3 \pm 3,8$  cm (Silvaner) und von  $94,0 \pm 1,9$  cm (Rupestris du Lot). Die korrespondierende Blattzahl/Pflanze betrug 33,5, 34,5 resp. 33,9. Die Pflanzen wurden am zweiten Nodium unterhalb der Sproßspitze dekapitiert und alle Axillarknospen und -triebe bis auf die vier distalen Knospen entfernt.

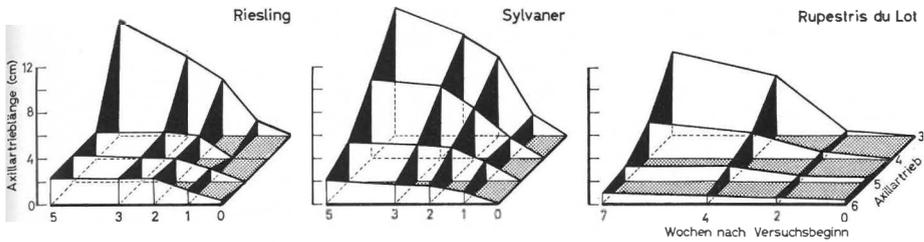
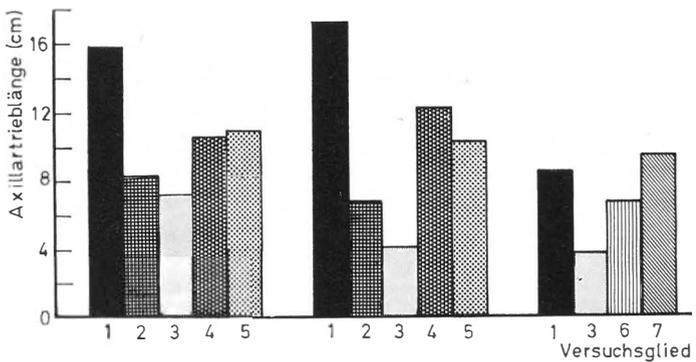


Abb. 2: Der Wachstumsverlauf der Axillartriebe am 3.—6. Nodium des Haupttriebes 1—7 Wochen nach dem Dekapitieren des Haupttriebes oberhalb des 3. Nodiums.



Riesling

Silvaner

Rupestris du Lot

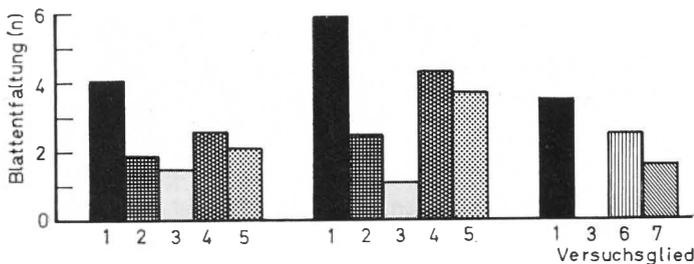


Abb. 3: Das Wachstum der Axillartriebe der 3.—6. Insertionshöhe, gemessen 5 Wochen (Riesling, Silvaner) bzw. 7 Wochen (Rupestris du Lot) nach dem Dekapitieren des Haupttriebes im Vergleich zum Wachstum der Axillarien nichtdekapitierter Pflanzen (Differenzdiagramm).

1 = unbehandelt, 2 = 500 ppm IES, 3 = 1000 ppm IES, 4 = 250 ppm IES + 250 ppm Kinetin, 5 = 1000 ppm IES + 1000 ppm Kinetin, 6 = 100 ppm Kinetin, 7 = 1000 ppm IES + 100 ppm Kinetin.

Bei den unbehandelten Kontrollpflanzen, die nicht dekapitiert wurden, ist die Gesamtlänge aller Axillartriebe des 3.—6. Nodiums unterhalb der Sproßspitze sehr gering. Sie wiesen, namentlich bei Riesling, zu Versuchsende teilweise nekrotische Sproßspitzen auf.

Bei den unbehandelten, aber dekapitierten Pflanzen setzt in wenigen Tagen das Längenwachstum der distalen Axillarien ein (Abb. 2). Hierbei werden maximale Wachstumsgeschwindigkeiten in der zweiten Woche nach der Dekapitation von 0,50 cm/Tag bei Riesling und von 0,71 cm/Tag bei Silvaner erreicht. Bei Rupestris du Lot beträgt das Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit des distalen Nebentriebes in der dritten und vierten Versuchswoche 0,33 cm/Tag. Während das Längenwachstum des dritten, distalen Nebentriebes bis zum Versuchsende anhält, kommt das Wachstum der 4., 5. und 6. Nebentriebe, vor allem bei Riesling, bald zum Erliegen. Dieser Zeitpunkt tritt bei Riesling nach 14 Tagen ein, bei Silvaner für den 5. und 6. Trieb ebenfalls nach 14 Tagen, doch für den 4. Trieb erst nach 21 Tagen. Bei Rupestris du Lot hört nur das Längenwachstum der 5. und 6. Axillartriebe nach 14—28 Tagen auf, nicht indes das Wachstum des 4. Nebentriebes. So bildet sich bis zum Versuchsende bei Riesling ein sehr ausgeprägter, sprunghaft abfallender Wachstumsgradient aus, der bei Silvaner und Rupestris du Lot sehr viel ausgeglichener ist. Hieraus leitet sich ein Längenverhältnis der 3. bis 6. Axillarien für Riesling von 1,0 : 0,23 : 0,23 : 0,23 für Silvaner von 1,0 : 0,62 : 0,31 : 0,19 und für Rupestris du Lot von 1,0 : 0,43 : 0,18 : 0,12 ab. Auch für die Blattentfaltungsrates der Axillartriebe (vgl. Tabelle 2) ergibt sich ein sehr ähnlicher, ebenfalls basipetal abnehmender Gradient. Mithin wird die korrelative Funktion der Haupttriebsspitze nach dem Dekapitieren von dem distalen Nebentrieb übernommen. Die Umstellung von der „primären“ zur „sekundären“ Apikaldominanz erfolgt bei Riesling rasch, bei Silvaner langsamer und Rupestris du Lot\*) nur zögernd.

Die dominierende Funktion des distalen Axillartriebes stellt sich bei allen Sorten ein, obgleich zu Versuchsbeginn die Axillarien des 5. und 6. Nodiums bei Rupestris du Lot und des 6. Nodiums bei Riesling bereits ausgetrieben waren und sich zu strecken begannen. Wenn sich trotz dieses „Vorsprungs“ schon nach 1—2 Wochen ein basipetaler Wachstumsgradient einstellt, so ist dem akropetalen Nährstoffstrom für das Phänomen der Apikaldominanz im Zusammenhang mit der Wachstumsintensität der Seitentriebe besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

Die durch das Entfernen der Haupttriebsspitze hervorgerufene Stimulation des Wachstums der distalen Axillartriebe wird durch applizierte IES bei der Sorte Riesling von  $16,9 \pm 0,91$  cm auf maximal  $8,3 \pm 0,62$  cm (= 51%), bei Silvaner von  $23,5 \pm 1,17$  auf  $10,3 \pm 1,68$  cm (= 56%) und bei Rupestris du Lot von  $12,5 \pm 1,32$  cm auf  $7,7 \pm 0,82$  cm (= 38%) vermindert. Analog zur Triebblänge wird durch exogene Zufuhr von IES auch die Blattentfaltung der Nebentriebe verlangsamt. Es ist also festzustellen, daß Auxin — auch bei hoher Konzentration — das Wachstum der Nebentriebe nicht vollständig inhibiert und daß, wie der Tabelle 2 und Abb. 3 zu entnehmen ist, der basipetale Wachstumsgradient von dem 3. bis zum 6. Nebentrieb erhalten bleibt. Relativ am stärksten betroffen vom basalwärts wandernden Auxin wird der distale Nebentrieb, bei dem das Längenwachstum um 7 Tage (Riesling, Silva-

\*) Die relativ geringe Wachstumsintensität der Nebentriebe des *V. rupestris*-Klones dürfte auf das allgemeine Nachlassen des Längenwachstums im September und Oktober zurückzuführen sein.

ner) bis 14 Tage (*Rupestris du Lot*) später einsetzt als bei der Vergleichsvariante ohne exogene IES-Zufuhr.

Durch alleinige Applikation von Kinetin, wie bei *Rupestris du Lot*, wird das Wachstum der Nebentriebe nicht signifikant verändert (Tabelle 2 und Abb. 3). Indes führt die gemeinsame Zufuhr von Kinetin und IES zu einer statistisch gesicherten Verminderung der IES-Hemmwirkung, vor allem bei *Silvaner*. Ob es möglich ist, durch Variation der IES-Kinetin-Dosis durch Kinetin die Wirkung von IES mit Kinetin vollständig zu blockieren oder durch Zugabe von Gibberellin, wie in den Versuchen von JACOBS und CASE (1965) zu fördern, muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben. Ebenso der sich andeutende Befund, daß der mehrfach erwähnte basipetale Wachstumsgradient durch Kinetin offensichtlich vermindert wird.

### Diskussion

Das Erscheinungsbild der apikalen Dominanz ist, worauf kürzlich auch LUCKWILL (1968) hinwies, zwischen den Arten, namentlich zwischen krautigen Pflanzen und Holzgewächsen, sehr unterschiedlich. Im „klassischen“ Experiment, beispielsweise mit *Pisum sativum* (THIMANN 1937, SNOW 1937), verhindert eine intakte Endknospe das Austreiben der Nebenknospen. Indes treiben bei Reben — wie auch bei zahlreichen anderen Holzpflanzen — die Axillarknospen aus, nur wird ihr Längenwachstum von der Terminalknospe sichtbar unterdrückt. Das Ausmaß dieser korrelativen Hemmung ist, wie die vorgelegten Experimente ergaben, in hohem Grade sortenspezifisch und nimmt mit zunehmender Entfernung von der Endknospe ab.

Im Zusammenhang mit dem als Folge der Wachstumshemmung einsetzenden Absterben der Sproßspitzen der Nebentriebe — in der Regel bleiben 1 bis 3 entfaltete Blattspreiten am Nebentrieb funktionstüchtig — ähnelt das Phänomen der Apikaldominanz bei Reben einer Konkurrenz zwischen Haupt- und Nebentrieb um die zur Verfügung stehenden organischen und anorganischen Nährstoffe, mit dem Ergebnis einer bevorzugt apikalen Orientierung der Stofftranslokation und einer Unterversorgung der Nebentriebe. Bei vielen anderen Pflanzen wird das gleiche Prinzip für das Zustandekommen der korrelativen Seitentriebhemmung mitverantwortlich gemacht (WAREING und NASR 1961, SMITH und WAREING 1966, LUCKWILL 1968). Hierfür spricht auch die Beobachtung, daß nach dem Dekapitieren und der damit verbundenen Wegnahme des vermeintlichen Syntheseortes für Auxin der distale Axillartrieb am raschesten wächst und über die anderen Seitentriebe dominiert, obwohl letztere teilweise zeitlich früher ausgetrieben waren. Sie waren jedoch nicht in der Lage, den mit dem früheren Austrieb verbundenen Wachstumsvorsprung zugunsten einer Umkehr des Wachstumsgradienten auszunutzen. Da verschiedentlich festgestellt wurde, daß austreibende Knospen Wuchsstoffe abgeben (z. B. KATO und ITO 1962 beim Apfel), ist das bevorzugte Wachstum der distalen Axillarien und der Einstellung einer „sekundären“ apikalen Dominanz mit einem Auxineffekt zunächst nicht in Einklang zu bringen. Gleichwohl ist andererseits die Rückführung der apikalen Dominanz auf eine Nährstoffkonkurrenz allein keineswegs geklärt, sondern auf die ebenfalls noch ungeklärten Gesetzmäßigkeiten der Translokationsmechanismen von Nährstoffen verlagert.

Zweifelsohne spielt die Endknospe als Donator eines regulativen Prinzips eine entscheidende Rolle, wobei zunächst an Auxin gedacht werden kann. Da bei Reben noch keine einschlägigen Untersuchungen über die Auxinabgabe der Sproßspitze bzw. über den Auxinspiegel der Pflanze vorliegen, muß auf Beobachtungen an an-

deren Pflanzen zurückgegriffen werden. So stellten KATO und ITO (1962) beim Apfel fest, daß der Gehalt an extrahierbarem Auxin im Meristem des Haupttriebes höher ist als im Meristem horizontal wachsender Seitentriebe. In den sehr detaillierten Untersuchungen von KALDEWAY (1957) wird ebenfalls ein ausgeprägter Auxingradient nachgewiesen. Auf der anderen Seite ist mehrfach eine durch appliziertes Auxin induzierte Akkumulation von Nährstoffen beobachtet worden (z. B. WENT 1939, DAVIES und WAREING 1965), was in Übereinstimmung mit der durch Kinetin herbeigeführten Nährstoffanhäufung steht. Es liegt der Schluß nahe, die bei Reben beobachtete Verminderung der Auxinhemmung durch Kinetin auf seine nährstoffanziehende Wirkung zurückzuführen. Auch SACHS und THIMANN (1964) erzielten durch Kinetinapplikation eine Wachstumsförderung korrelativ gehemmter Knospen, während DAVIES *et al.* (1966) bei Bohnen durch Kinetin eine Stimulation der Auxinhemmung erhielten. Letztere führen den Kinetineffekt auf eine Förderung der Auxinaufnahme über die Schnittfläche der Sproßachse zurück, räumen aber gleichzeitig die Möglichkeit ein, daß durch Kinetin und IES in erhöhtem Maße Nährstoffe direkt unterhalb des Applikationsortes akkumuliert und damit den Seitenknospen entzogen werden. Gehen wir davon aus, daß in den vorliegenden Versuchen mit Reben, bei denen die Schnittfläche des dekapitierten Haupttriebes nur etwa 1 cm oberhalb der distalen (dritten) Knospen lag, neben aktiven Transportvorgängen auch durch Diffusion die Wirkstoffe basalwärts verlagert wurden, so kann erwartet werden, daß mindestens die dritte Knospe im Bereich der wirkstoffinduzierten Nährstoffanhäufung lag und auf diese Weise eine bevorzugte Wachstumsförderung erfahren hat.

Somit weisen viele Einzelbeobachtungen und Analysen auf eine ursächliche Beteiligung von Wirkstoffen am Translokationsvorgang hin, so daß unter diesem Aspekt eine Wuchsstoffsynthese und -abgabe gemeinsam mit einem apikalen Stofftransport das an Reben demonstrierte Bild der korrelativen Wachstumssteuerung der Seitentriebe erklären können. Da jedoch zur Wachstumshemmung der Seitentriebe dekapitierter Pflanzen unphysiologisch hohe IES-Gaben erforderlich waren — auch JACOBS und CASE (1965) weisen in ihren Experimenten auf diesen Tatbestand hin —, kann die Vermutung geäußert werden, daß an der Apikaldominanz weitere, aus der Wurzel kommende Wirkstoffe beteiligt sind. So wiesen NITSCH und NITSCH (1965), KENDE (1965) sowie SKENE (1967, 1968) im Wurzelexudat der Reben Cytokinine und Gibberelline nach. Sie könnten, mit dem aufsteigenden Saftstrom in den Sproß gelangend, zunächst die terminalen Knospen bzw. den distalen Seitentrieb erreichen und sie zu einem erhöhten und damit dominierenden Wachstum anregen.

Die apikale Dominanz hat für die Praxis des Weinbaues insofern eine Bedeutung, als mit einer kräftigen Axillartriebbildung ein erhöhter manueller Aufwand für den Sommerschnitt verbunden ist. Die Deutung des Phänomens wird zweifelsohne dazu beitragen, die für jede Sorte optimale Erziehungsform rascher und sicherer zu ermitteln und darüber hinaus festzustellen, inwieweit die Unterlage als Synthesequelle für Wirkstoffe die Intensität der Apikaldominanz beeinflusst.

### Zusammenfassung

1. Bei den Sorten Riesling, Silvaner und Rupestris du Lot wurde das korrelativ gesteuerte Wachstum der Nebentriebe beobachtet und versucht, durch Applikation von Indolessigsäure (IES, 500 und 1000 ppm) und/oder Kinetin (100 und 1000 ppm)

auf die Schnittfläche dekapitierter Haupttriebe den Wirkungsmechanismus zu erhellten.

2. Bei intakten Endknospen treiben die Axillarknospen aus. Das Längenwachstum der Nebentriebe wird bei Riesling und Silvaner nach Entfaltung von 1—3 Laubblättern und einer Streckung um bis zu 4—5 cm eingestellt. Bei *Rupestris du Lot* hält das Längenwachstum der Nebentriebe an, wobei sich eine von der Insertionshöhe des Nebentriebes abhängige Rhythmik der Wachstumsintensität einstellt.
3. Durch das Dekapitieren des Haupttriebes wird die apikale Hemmung des distalen Nebentriebes aufgehoben. Tiefer inserierte Seitentriebe werden sodann vom distalen Trieb korrelativ gehemmt.
4. Die Applikation von IES führt zu einer Reduzierung des Längenwachstums enthemmter Seitentriebe um 38—56%.
5. Kinetin hat bei alleiniger Applikation keinen signifikanten Einfluß auf das Wachstum enthemmter Seitentriebe, doch hebt Kinetin die IES-Hemmung teilweise auf.
6. Der Mechanismus der Apikaldominanz wird diskutiert und durch einen Hinweis auf die Bedeutung des Phänomens für die Weinbaupraxis ergänzt.

### Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G., 1964: Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis*-Species). II. Die Gibberellinreaktionen und die Knospenperiodizität. *Vitis* 4, 152—175.
- DAVIES, C. R. and WAREING, P. F., 1965: Auxin-directed transport of radiophosphorus in stems. *Planta* 65, 139—156.
- HALE, C. R. and WEAVER, R. J., 1962: The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* 33, 89—131.
- HUGLIN, P., 1958: Recherches sur les bourgeons de la vigne. Initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amélior. Plantes* 8, 113—269.
- JACOBS, W. P. and CASE, D. B., 1965: Auxin transport, gibberellin and apical dominance. *Science* 148, 1729—1731.
- KALDEWAY, H., 1957: Wachstumsverlauf, Wuchsstoffbildung und Nutationsbewegungen von *Fritillaria meleagris* L. im Laufe der Vegetationsperiode. *Planta* 49, 300—344.
- KATO, T. and ITO, H., 1962: Physiological factors associated with the shoot growth of apple trees. *Tohoku J. Agric. Res.* 13, 1—21.
- KENDE, H., 1965: Kinetin-like factors in the root exudate of sunflowers. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 53, 1302—1307.
- LIBBERT, E., 1964: Kontrolliert Auxin die Apikaldominanz? *Physiol. Plant.* 17, 371—377.
- LUCKWILL, L. C., 1968: The effect of certain growth regulators on growth and apical dominance of young apple trees. *J. Hort. Sci.* 43, 91—101.
- MULLINS, M. G., 1967: Morphogenetic effects of roots and of some synthetic cytokinins in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.* 18, 206—214.
- NIGOND, J., 1966: Recherches sur la dormance des bourgeons de la vigne. Thèse Fac. Sci. Univ. Paris.
- NITSCH, J. P. et NITSCH, C., 1965: Présence de phytokinines et autres substances de croissance dans la sève d' *Acer saccharum* et de *Vitis vinifera*. *Bull. Soc. Bot. France* 112, 11—18.
- POUGET, R., 1960: Détermination des phases de la dormance des bourgeons latents de la vigne (*Vitis vinifera* L.) au cours du cycle végétatif. *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris)* 251, 1412—1414.
- SKENE, K. G. M., 1967: Gibberellin-like substances in root exudate of *Vitis vinifera*. *Planta* 74, 250—262.
- — —, 1968: Increases in the levels of cytokinins in bleeding sap of *Vitis vinifera* L. after CCC treatment. *Science* 159, 1477—1478.
- SMITH, H. and WAREING, P. F., 1966: Apical dominance and the effect of gravity on nutrient distribution. *Planta* 70, 87—94.
- SNOW, R., 1937: On the nature of correlative inhibition. *New Phytologist* 36, 283—300.
- THIMANN, K. V., 1937: On the nature of inhibitions caused by auxin. *Amer. J. Bot.* 24, 407—412.

- WAREING, P. F. and NASR, T. A. A., 1961: Gravimorphism in trees. I. Effects of gravity on growth and apical dominance in fruit trees. *Ann. Bot. (London)* 25, 321—340.
- WENT, F. W., 1939: Some experiments on bud growth. *Amer. J. Bot.* 26, 109—117.

*Eingegangen am 20. Mai 1969*

Prof. Dr. G. ALLEWELDT  
Institut für Weinbau  
Universität Hohenheim (LH)  
7 Stuttgart-Hohenheim

Dozent Dr. A. ISTAR  
Landwirtschaftliche Fakultät  
der Atatürk Universität  
Erzurum, Türkei