

## Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Blütenbildung und Triebwachstum bei Reben

von

G. ALLEWELDT und E. ILTER<sup>1)</sup>

In unmittelbarem Zusammenhang mit der Analyse der Ertragsstruktur unserer heimischen Rebensorten und im Hinblick auf die Schaffung einer sicheren Selektionsbasis für die Züchtung auf Ertrags- und Mostqualität steht die Erforschung der zur Blütenbildung führenden Vorgänge der Reben. Dabei ist, in Anlehnung an die Physiologie der Blütenbildung, von der Aufeinanderfolge von Induktion → Determination der Infloreszenz(Blüten-)primordien → Differenzierung der Infloreszenz-(Blüten-)anlagen → Anthese → Fruchtwachstum auszugehen. Aus der Fülle der sich aus dieser Konzeption ergebenden Fragen zur Blütenbildung von Reben sind der Zeitpunkt der Infloreszenzdetermination und die Dauer der Differenzierungsphase bis zur Anthese bereits mehrfach Gegenstand einschlägiger Untersuchungen gewesen (MAY und ANTCLIFF 1963, 1964, BALDWIN 1964, ALLEWELDT 1964 c, RANIERI *et al.* 1964, MAY 1964, 1965, 1966, BESSIS 1965, ALLEWELDT und BALKEMA 1965, WAGNER 1966, LAVEE *et al.* 1967, NEGRUL und GORDEJEW 1967, ältere Literatur s. ALLEWELDT 1964 a).

So interessant die hierbei gewonnenen Befunde im einzelnen sind und so wichtig die aufgefundenen Sortenunterschiede auch bewertet werden mögen, so lückenhaft ist indes die Kenntnis der zweifelsfrei vorhandenen kausalen Beziehungen zwischen der Blütenbildung und dem vegetativen Wachstum der Rebe einerseits und der Wirksamkeit von Umweltfaktoren auf die Einzelphasen der Blütenbildung andererseits. Von besonderem Interesse ist namentlich die Beziehung zum vegetativen Wachstum. Sie schließt zugleich die Frage ein, ob bei blühfreien Reben eine jährliche, von Außenfaktoren abhängige und gesteuerte Induktion zur Blütenbildung erforderlich ist und ob diese oder andere Faktoren erst über das vegetative Wachstum in den zur Blütenbildung führenden Prozeßablauf eingehen. LAVEE *et al.* (1967) sind in ihren Untersuchungen, die von nahezu dem gleichen Ansatzpunkt ausgehen, zu dem Ergebnis gelangt, daß Induktion und Differenzierung von Blütenanlagen in den Winterknospen bei unvermindert intensivem Haupttriebwachstum erfolgen und daß ein Blühstimulans von den Laubblättern auf die infloreszenzdifferenzierenden Knospen ausgeht. Die zur Bildung reproduktiver Organe erforderliche Laubblattzahl/Haupttrieb wird mit 18—21 angegeben. Es wäre jedoch verfrüht, aus diesen Befunden die Blütenbildung als einen autonomen, von einer sortenspezifischen Blattzahl abhängigen Vorgang anzusehen. Vielmehr liegen Hinweise dafür vor, daß auch nach Überschreiten eines vegetativen Schwellenwertes — z. B. die Blattzahl — die Blütenbildung unterbleibt, sofern andere, für die Induktion notwendige Voraussetzungen fehlen. So berichten MAY und ANTCLIFF (1963), daß die Bildung von Blütenanlagen in den Knospen durch die direkte Einwirkung von Licht auf die Knospen gefördert wird, womit eine grundsätzliche Analogie zur Lichtrezeption von ruhenden Knospen verschiedener Holzpflanzen gegeben wäre. Zum anderen konnte ALLEWELDT (1961) zeigen, daß bei einem ♂ Klon von *Vitis rupestris* die Blütenbildung durch Gibberellinsäure blockiert wird, ohne zugleich das Triebwachstum zu modifizieren.

1) Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Rahmen einer Dissertation an der Landwirtschaftlichen Fakultät der Justus Liebig-Universität Gießen durchgeführt.

Wegen der grundsätzlichen Bedeutung dieses Fragenkomplexes für die Ertragsbildung der Reben wurden die nachfolgend beschriebenen Experimente angestellt mit dem Ziel, bestehende Interaktionen zwischen Triebwachstum und der Anlage reproduktiver Organe zu erhellen sowie die blühhemmende Wirkung von Gibberellin zu definieren.

### Material und Methoden

Als Versuchspflanzen dienten 10—12 Jahre alte Reben der Sorten Aris, Riesling Klon 90, Siegfried und Silvaner, die an Drahtrahmen mit zwei Bogreben kultiviert waren. Alle anderen Sorten wuchsen in der Sortimentsanlage der BFA für Rebenzüchtung (Pfahlerziehung mit zwei Streckern). Lediglich für die Untersuchungen über den N-Einfluß auf die Blütenbildung wurden 5- und 6jährige, in Mitscherlich-Kulturgefäßen wachsende Pflanzen der Sorte Aris eingesetzt.

Um die Wirkung der Temperatur auf das Sproßwachstum und auf die Blütenbildung zu erfassen, wurden die im Freiland wachsenden Reben sogleich nach dem Austreiben mit Frühbeetfenstern resp. mit Polyesterwellbahnen überdacht. Die sich unterhalb der Fenster einstellende Temperaturerhöhung wurde mit einem Thermographen gemessen und mit der Bestandestemperatur der nicht behandelten Pflanzen verglichen. Die durch das Abdecken hervorgerufene Verminderung der Lichtintensität wurde nicht berücksichtigt.

Gibberellinsäure (Fa. Merck, Darmstadt) wurde als wässrige Lösung tropfenförmig auf die zu behandelnden Blattspreiten appliziert. Konzentration und Quantität ist in den entsprechenden Tabellen angegeben. Nur bei sehr jungen, sich öffnenden Knospen erfolgte die GS-Zufuhr mittels Vakuuminfiltration.

Zur Feststellung der Differenzierungsvorgänge in den Knospen wurden, wenn nicht anders vermerkt, die Winterknospen der 5. bis 7. Insertionshöhe<sup>3)</sup> in Carnoy-Lösung fixiert und 24 Stunden vor der mikroskopischen Untersuchung — etwa 80× — in aqua dest. übertragen. Die Ermittlung der Quantität des Blühimpulses — Infloreszenzzahl/Knospe und Blütenzahl/Infloreszenz — wurde auf zweierlei Weise vorgenommen: Erstens, indem 2-Augenstecklinge im zeitigen Frühjahr in Konstanträumen (Temperatur 25° C) vermehrt und die nach dem Austreiben erkennbaren Infloreszenzen ausgezählt wurden oder zweitens, durch Auszählung der Infloreszenzen und Blüten nach dem Austrieb der Reben im Folgejahr.

Die Festlegung der Entwicklungsstadien der Infloreszenz- und Blütenbildung erfolgte nach dem von ALLEWELDT und BALKEMA (1965) angegebenen Schema, in dem deutlich erkennbare, qualitativ unterscheidbare Entwicklungsschritte angegeben sind (Abb. 1). Nach einer vegetativen Phase deutet sich an einer Flanke des Vegetationskegels eine Ausstülpung an, die einem Blattprimordium gegenüber inseriert ist. Aus der vorgegebenen Organomologie von Ranken und Infloreszenzen ist in diesem frühen Stadium der primordialen Differenzierung eine eindeutige Zuordnung zur Ranke oder Infloreszenz nicht möglich, weshalb die Anlage als im Stadium 0 (prae-florales Meristem) befindlich charakterisiert wird. Erst wenn eine Streckung der Ausstülpung mit einer an der Basis erkennbaren Brakteenbildung einsetzt, ist das Organ als Infloreszenzprimordium eindeutig determiniert (Stadium I, vgl. Abb. 1 b). Bei der Rankenbildung erfolgt eine nahezu gleichmäßige Streckung des Hauptastes, der primären Verzweigung und der Braktee, wodurch eine sehr klare Unterscheidung von Ranken- und Infloreszenzprimordien möglich ist. Nach der Infloreszenz-

<sup>3)</sup> Die Auszählung der Insertionshöhe von Knospen und Blättern wurde stets von der Triebbasis aus vorgenommen. Die proximal inserierte Infloreszenz wurde als 1. Infloreszenz bezeichnet.

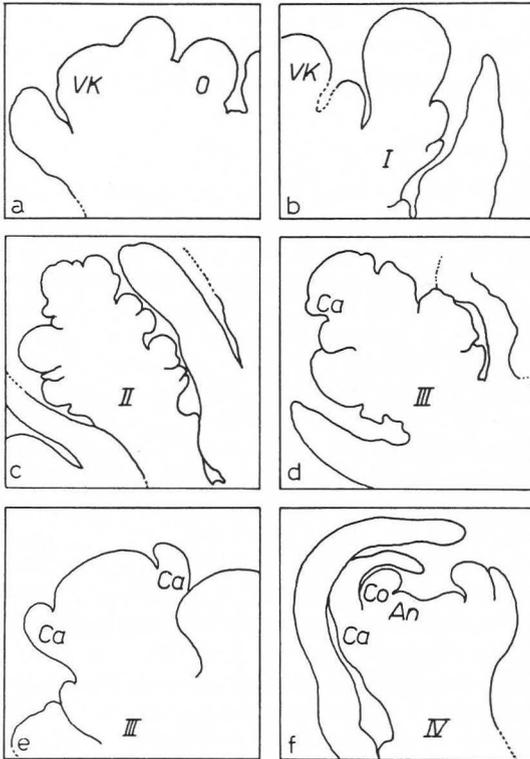


Abb. 1: Die schematische Darstellung der Infloreszenz- und Blütendifferenzierung der Rebe.

- a) Entwicklungsstadium 0: undifferenziertes Primordium gegenüber einem Laubblatt inseriert (= praeflorales Stadium);  
 b) Entwicklungsstadium I: Infloreszenzprimordium mit embryonaler Anlage des primären Rispenastes in der Achsel der dazugeordneten Braktee;  
 c) Entwicklungsstadium II: Infloreszenz mit zahlreichen Verzweigungen I. Ordnung;  
 d) Entwicklungsstadium III: Teilansicht einer Infloreszenz mit einem Blütenprimordium, Beginn der Calyx-Differenzierung;  
 e) Calyxring deutlich ausgeprägt;  
 f) Entwicklungsstadium IV: Blüte mit Calyxring, Corolla- und Antherenprimordium.

An = Anthere, Ca = Calyx, Co = Corolla, VK = Vegetationskegel  
 (Nach ALLEWELDT und BALKEMA 1965)

determination setzt eine lebhafte Verzweigung des jungen Organs ein (vgl. Abb. 1 c), die Infloreszenz gleicht im Aussehen einer kleinen Traube. Die Volumenzunahme im Übergangsstadium (Stadium II) von der Infloreszenz- zur Blütendetermination ist beträchtlich. Im distalen Bereich eines Verzweigungsastes setzt schließlich die Determination der Blüten ein (Stadium III), erkennbar durch eine Abflachung des Meristems, welche unmittelbar von der ringförmigen Ausbildung des Calyxringes begleitet wird (Abb. 1 d, e). Die Anlage von Corolla (Stadium IV) und Antheren ist in den geschlossenen Winterknospen nur vereinzelt zu beobachten. Als entscheidende Entwicklungskriterien der Blütenbildung werden die Stadien I (Infloreszenzdetermination) und III (Blütendetermination) angesehen. Die Angabe der Stadien 0 und II, bei denen es sich streng genommen um quantitative Entwicklungsphasen handelt, erwiesen sich für die Beurteilung des Entwicklungsablaufes als zweckdienlich. Sie sind aber, im Gegensatz zu den Stadien I und III, nicht eindeutig.

Zur Charakterisierung der Blütenbildungsvorgänge in den Winterknospen dienten zwei Parameter, nämlich

1. der Differenzierungsgrad der Infloreszenzen (Stadien I bis IV) und
2. die Infloreszenz/Knospe.

Nach vollständiger Differenzierung der Blüten ergibt sich als Endwert für die Intensität der Blütenbildung die Blütenzahl/Trieb (vgl. Tabelle 7). Als Kriterium des Triebwachstums wurden die Trieblänge und die Zahl der entfaltenen Blätter

(alle Blätter mit mehr als etwa 1 cm<sup>2</sup> Blattfläche) sowie die Wuchsgeschwindigkeit (Trieblänge/Tag) gewählt.

## Ergebnisse

### 1. Die Infloreszenzdifferenzierung

Nach den bisher bekannt gewordenen Befunden setzt die Infloreszenzprimordienbildung in den Winterknospen des mittleren Triebbereiches ein, offensichtlich nach Erreichen eines definitiven, wachstumsphysiologischen Alters. Mit fortschreitendem Trieb­längenwachstum wandert der Blühimpuls akropetal, wobei vermutlich ein sortentypischer, von den allgemeinen Wachstumsbedingungen modifizierbarer „Abstand“ zwischen einer infloreszenzdifferenzierenden Knospe und der wachsenden Sproßspitze eingehalten wird. Die Dynamik der Infloreszenzbildung am wachsenden Trieb und die Intensität der Infloreszenzdifferenzierung in Abhängigkeit von der Insertionshöhe der Knospen sind nur lückenhaft bekannt (MAY 1964, LAVÉE *et al.* 1967). Es wurden daher Triebe der Sorten Riesling und Aris in regelmäßigen Abständen entnommen und der in den Knospen erreichte Differenzierungsgrad festgestellt. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 und in den Abbildungen 2 bis 4 zusammengefaßt worden.

Die ersten Infloreszenzprimordien konnten bei der Sorte Aris 5 Wochen nach dem Knospenaustrieb beobachtet werden. Danach setzte eine rasche Ausbreitung des Blühimpulses ein: Nach einer Woche (= 6 Wochen nach dem Austrieb) waren 52,9% aller Winterknospen reproduktiv und nach 3 Wochen (= 8 Wochen nach dem Austrieb) wurde der Maximalwert mit 68,1% „fruchtbarer“ Knospen nahezu erreicht. Das bedeutet, daß sich innerhalb der ersten 3 Wochen die Infloreszenzdifferenzierung rascher ausbreitet als neue Winterknospen angelegt werden, so daß sich der „Abstand“ zwischen der Sproßspitze und der ersten Winterknospe mit Infloreszenzanlagen auf etwa 3—4 reduziert (Abb. 2). Danach flachte sich die „Infloreszenzprimordienkurve“ ab und lief weitgehend mit der Triebwachstumskurve

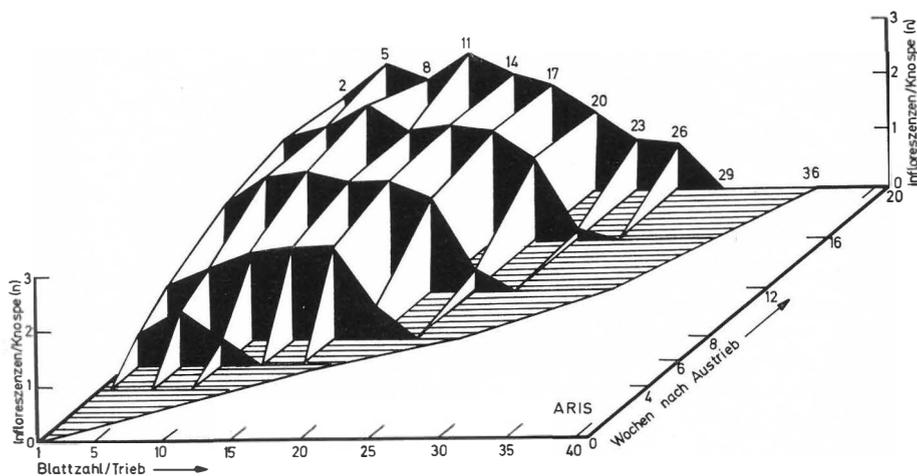


Abb. 2: Die Anlage von Infloreszenzen in den Winterknospen verschiedener Insertionshöhe (2—29) in Abhängigkeit vom Triebwachstum (Blattzahl/Trieb) bei der Sorte Aris. Die eingetragenen Zahlen 2—29 geben die Insertionshöhe der zum jeweiligen Termin (Wochen nach Austrieb) untersuchten Knospen an.

(Blattzahl/Trieb) parallel, wobei sich ein vegetativer Abstand von 6—10 Knospen einpendelte.

Unmittelbar nach dem Sichtbarwerden des 1. Infloreszenzprimordiums erfolgte innerhalb der Knospen die Anlage weiterer Blütenstände. Ihre Anzahl ist sortenspezifisch und von Umweltfaktoren beeinflussbar (ALLEWELDT 1964 a). In diesen Untersuchungen war bei Aris die Zahl der Infloreszenzen/Knospe etwa 6 Wochen nach Differenzierungsbeginn (= 12 Wochen nach dem Knospenaustrieb) erreicht, d. h., daß nach 6 Wochen der Prozeß der Infloreszenzdetermination innerhalb einer Knospe vollzogen oder nahezu abgeschlossen ist.

Der weitere Differenzierungsablauf der Infloreszenzen ist durch eine sukzessive Abnahme an Infloreszenzen im Stadium I und eine prozentuale Zunahme an Infloreszenzen im Übergangsstadium II gekennzeichnet. Blütenprimordien (Stadium III) wurden erstmals 2 Wochen nach Differenzierungsbeginn (= 8 Wochen nach dem Austrieb) im mittleren Bereich der jeweils proximal inserierten Infloreszenzen beobachtet. Gleichwohl waren bis zum Versuchsabschluß (20 Wochen nach dem Austrieb) lediglich in 28,6% aller Knospen Infloreszenzen Blütenprimordien anzutreffen, woraus folgt, daß die Differenzierung der Infloreszenzen erst nach der winterlichen Wachstumsruhe abgeschlossen wird (ALLEWELDT und BALKEMA 1965).

Grundsätzlich gleich verlief die Infloreszenzbildung bei der Sorte Riesling (Abb. 3). Auch bei ihr stieg der Anteil an reproduktiven Knospen innerhalb einer Woche von 0 auf 56,8% an (Tabelle 1). Die maximale Infloreszenzzahl/Knospe wurde ebenfalls nach weiteren 5—6 Wochen (= 12 Wochen nach dem Austrieb) erreicht. Im Gegensatz zu Aris verlief aber bei Riesling die Differenzierung der Infloreszenzanlagen wesentlich langsamer, weshalb es etwa 4 Wochen länger dauerte, bis die ersten Blütenprimordien sichtbar wurden. Dies hat zur Folge, daß 20 Wochen nach Ver-

Tabelle 1

Die Bildung und Differenzierung von Infloreszenzen und Blüten in den Winterknospen der Sorten Riesling und Aris<sup>1)</sup>

Wochen nach Austrieb <sup>2)</sup>	vegetative Knospen %	reproduktive Knospen %	Infloreszenzen je Knospe n	Anteil der Infloreszenzen in den Stadien		
				I %	II %	III %
<b>Aris</b>						
4	100,0	0,0	—	—	—	—
6	47,1	52,9	1,0	59,1	40,9	—
8	31,9	68,1	1,4	32,3	63,2	4,4
12	34,9	65,1	1,9	7,8	78,3	13,9
16	34,1	65,9	2,0	5,1	67,9	27,0
20	27,5	72,5	1,8	3,4	68,0	28,6
<b>Riesling</b>						
4	100,0	—	—	—	—	—
6	43,2	56,8	1,2	45,2	54,8	—
8	32,3	67,7	1,4	27,3	72,7	—
12	33,9	66,1	1,8	24,1	73,2	2,7
16	30,1	69,9	1,9	10,7	85,3	4,0
20	24,5	75,5	1,9	10,8	83,3	5,9

<sup>1)</sup> An jeweils 10 Trieben wurde jede 3. Knospe untersucht.

<sup>2)</sup> Austrieb von Riesling am 30. 4. 1966, von Aris am 27. 4. 1966.

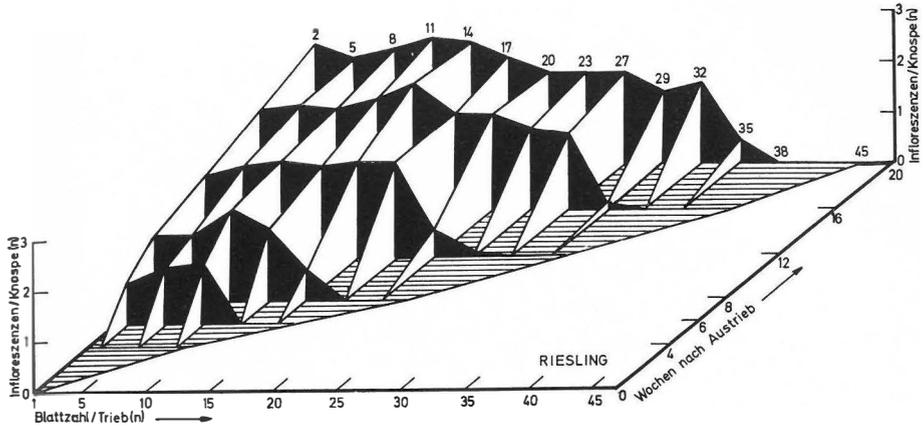


Abb. 3: Die Anlage von Infloreszenzen in den Winterknospen verschiedener Insertionshöhe (2—38) in Abhängigkeit vom Triebwachstum (Blattzahl/Trieb) bei der Sorte Riesling. Näheres vgl. Legende zu Abb. 2.

suchsbeginn nur in 5,9% der Knospen Infloreszenzen im Stadium III anzutreffen sind.

Die Anordnung des Versuches erlaubte es, die Dynamik der Infloreszenzdifferenzierung mit dem Sproßwachstum zu vergleichen (Abb. 2 und 3). Auf beiden Darstellungen ist die Infloreszenzzahl je Knospe als schwarz ausgefüllte Kurvenschar in Abhängigkeit vom Triebwachstum — Zunahme an Laubblättern/Trieb — und dem Untersuchungstermin der Knospen verschiedener Insertionshöhe als weiße Kurven gegenübergestellt.

Erwartungsgemäß nahm im Laufe der Vegetationsperiode die Blattzahl/Trieb zu und erreichte bei Aris 20 Wochen nach dem Austrieb einen Mittelwert von 36 und bei Riesling von 45 Blättern/Trieb. Die ersten Infloreszenzen waren im Bereich der 5. bis 10. Insertionshöhe nachzuweisen, während die jüngsten Knospen direkt unterhalb der Sproßspitze vegetativ blieben. Die Zahl dieser vegetativen Knospen wird nach der stürmischen Anfangsphase der Infloreszenzbildung (Dauer etwa 3 Wochen) bei Aris auf 3—4 Knospen und bei Riesling auf 5—6 reduziert. Später stellte sich für beide Sorten ein vegetativer Bereich von etwa 6—10 Knospen unterhalb der wachsenden Sproßspitze ein. Der Abstand zwischen wachsender Sproßspitze und maximaler Infloreszenz/Knospe (in Abb. 4 handelt es sich um den Bereich mit  $\geq 2$  Infloreszenzen/Knospe) betrug bei Aris im Minimum etwa 16 Blätter (Knospen) und erhöhte sich gegen Versuchsende auf ca. 20; die korrespondierenden Werte für Riesling lauten 23 und 27 Blätter.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Infloreszenzdetermination in den proximalen Knospen der 3. bis 5. Insertionshöhe etwa 5 Wochen nach dem Austrieb im Frühjahr einsetzt und sich zunächst sehr rasch in akropetaler Richtung fortpflanzt, wobei die jüngsten Knospen, etwa 6—10 direkt unterhalb der Sproßspitze, vegetativ bleiben. Eine basipetale Impulsrichtung ist zwar nachzuweisen, jedoch wesentlich schwächer. Die maximale Infloreszenzzahl/Knospe ist gegen Ende Juli — 12 Wochen nach dem Austrieb — weitgehend fixiert. Die Determination von Blüten, die an den proximal inserierten Infloreszenzanlagen eingeleitet wird, setzt bei Aris 2—3 Wochen und bei Riesling 6—7 Wochen nach Differenzierungsbeginn ein. Die Ausbreitung der Blütenprimordienbildung an den Infloreszenzen geht ungleich

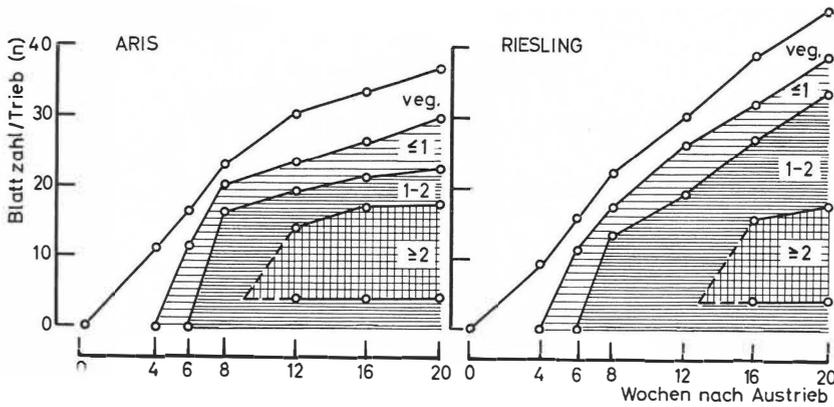


Abb. 4: Die Infloreszenzbildung in den Winterknospen der Sorten Aris und Riesling in Beziehung zum Triebwachstum (Zunahme der Blattzahl/Trieb); veg. = vegetative Winterknospen.

langsamer vor sich als die Anlage neuer Infloreszenzen und ist in der Regel erst nach dem Knospenaustrieb im Folgejahr beendet (ALLEWELDT UND BALKEMA 1965).

Die nahezu synchrone Ausbreitung des akropetal gerichteten Blühimpulses mit der Entfaltung neuer Blatt- und Knospenanlagen am Haupttrieb, wobei ein vegetativer Bereich von etwa 6—10 sichtbaren Knospenanlagen eingehalten wird, spricht für einen engen Zusammenhang zwischen der Anlage von Infloreszenzprimordien und dem entwicklungsgeschichtlichen Alter der Knospen bzw., in Anlehnung an LAVÉE *et al.* (1967), vom Alter der Blätter, von denen der Blühimpuls seinen Anfang nimmt. Weniger offenkundig ist, wie aus dem unterschiedlichen Verhalten beider Sorten zu entnehmen ist, die Beziehung zwischen Triebwachstum und Anlage von Blütenprimordien. Hier zeichnet sich vielmehr das Wirksamwerden korrelativer Prinzipien innerhalb der Infloreszenz und zwischen den einzelnen Organen der embryonalen Sproßanlage ab.

## 2. Die Beziehungen zwischen Triebwachstum und Infloreszenzdetermination

Wie oben dargelegt, beginnt die Infloreszenzdetermination im basalen Triebbereich und pflanzt sich, mit der Triebwachstumsgeschwindigkeit korrespondierend, akropetal fort. Das Vorliegen einer engen Dependenz von Triebwachstum und Blütenbildung kann jedoch erst dann als sicher gelten, wenn es gelingt, beide Prozesse unabhängig voneinander zu modifizieren. Es wurde daher das Einsetzen der reproduktiven Phase in den Winterknospen der 5.—7. Insertionshöhe bei verschiedenen Sorten und unter verschiedenen Umweltbedingungen untersucht und das Ergebnis den Parametern des Triebwachstums gegenübergestellt. Da sich die Determination von Infloreszenzen zwischen den Trieben einer Pflanze und zwischen den Pflanzen einer Sorte über einen gewissen Zeitraum erstreckt, wurde als Maß für die Infloreszenzbildung der Zeitpunkt gewählt, an dem  $\geq 50\%$  der Winterknospen der 5. und 6. Insertion Anlagen im Stadium I aufwiesen. Die in beiden Untersuchungsjahren bei 3 Sorten ermittelten Daten sind der Tabelle 2 zu entnehmen.

Vergleichen wir die Einzelergebnisse beider Jahre miteinander, so besteht bei allen drei Sorten zwischen der Blattzahl/Trieb und der Infloreszenzdetermination eine überraschend gute Übereinstimmung. Indes liegen die Werte für die Anzahl der Tage bis Stadium I (Aris, Riesling) sowie für die Trieblänge zur Zeit der In-

Tabelle 2

Die Beziehung zwischen Triebwachstum und Zeitpunkt der Infloreszenzdetermination in den Winterknospen der 5. und 6. Insertionshöhe

Sorte	Anzahl der Tage von Austrieb bis Stadium I			Trieblänge cm				Wuchsgeschwindigkeit/Trieb cm/d			Blattzahl/Trieb n					
	1966	1967	Diff.	1966		1967		Diff.	1966	1967	Diff.	1966		1967		Diff.
				$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	
Aris	37	52	+14	100,2	3,9	97,2	2,4	- 3,0	2,7	1,9	-0,8	14,4	0,3	13,9	0,3	-0,5
Riesling	37	47	+10	78,3	5,3	94,4	4,5	+16,1 <sup>1)</sup>	2,1	2,0	+0,1	14,3	0,5	14,2	0,4	-0,1
Rkzeteli	68	65	- 3	102,7	3,0	92,0	5,5	-10,7	1,5	1,4	-0,1	22,1	0,8	21,0	0,5	-1,1

<sup>1)</sup> Differenz signifikant mit  $p < 1,0\%$ .

Tabelle 3

Einfluß der Temperatur auf Triebwachstum und Zeitpunkt der Infloreszenzdetermination in den Winterknospen der 5. und 6. Insertionshöhe bei den Sorten Aris und Rkzeteli

Sorte	Behandlung <sup>1)</sup>	Anzahl der Tage vom Austrieb bis Stadium I	mittl. Tagestemperatur von Austrieb bis Stadium I	Trieblänge cm		Blattzahl/Trieb		Blastochron	Wuchsgeschwindigkeit
		d	°C	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	d	cm d
		Aris	Freiland	52	12,8	97,2	2,4	13,9	0,3
	unter Glas	35	16,2	108,7	3,2 <sup>2)</sup>	14,1	0,2	2,5	3,1
Rkzeteli	Freiland	65	16,4	92,0	5,1	21,0	0,5	3,1	1,4
	unter Glas	54	19,1	156,4	9,1 <sup>3)</sup>	21,4	0,5	2,5	2,9

<sup>1)</sup> Reben mit Frühbeetfenstern vom Austrieb (Aris am 22. 4. 1967, Rkzeteli am 10. 5. 1967) bis zum 30. 7. 1967 überdacht;<sup>2)</sup>  $p = 2,0\%$ ;<sup>3)</sup>  $p < 0,1\%$ .

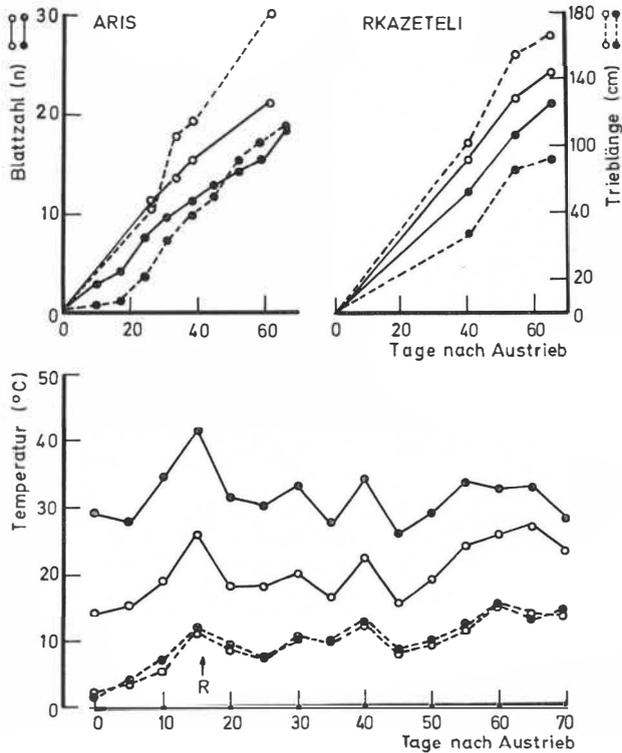


Abb. 5: Das Triebwachstum der Sorten Aris und Rkzeteli (oben) sowie der Temperaturverlauf im Freiland und unter Glas (unten).

Oben: Blattzahl im Freiland (●—●) und unter Glas (○—○); Trieblänge im Freiland (●—●) und unter Glas (○—○); Unten: Tagesmaximum der Temperatur im Freiland (○—○) und unter Glas (●—●); Nachtminimum der Temperatur im Freiland (○- -○) und unter Glas (●- -●).

floreszenzdetermination (Riesling) in beiden Jahren weit auseinander. Gleiches gilt auch für die Umrechnungsquotienten des Triebwachstums, wie Blastochron, Wachstumsgeschwindigkeit und Internodienlänge.

Zur Bestätigung der aufgezeigten Konstanz zwischen Blattzahl und Infloreszenzbildung wurden Pflanzen der Sorten Aris und Rkzeteli zeitig im Frühjahr 1967 mit Polyesterfenstern umbaut, um unter Freilandbedingungen im wesentlichen eine Erhöhung der Umgebungstemperatur zu erzielen. Aus der in Abb. 5 dargestellten Graphik geht hervor, daß sich die Minimumtemperaturen in der Nacht unter „Glas“ nur unbedeutend von jenen im offenen Freiland unterschieden. Hingegen lagen die Tagesmaxima unter „Glas“ um mehr als 10° C höher als im Freiland. Erst mit fortschreitender Jahreszeit, etwa ab Mitte Juni, wurden die Temperaturdifferenzen unter „Glas“ und im Freiland geringer. Gleichwohl ergab die Umbauung der Reben für den gesamten Versuchszeitraum eine Erhöhung der mittleren Tagestemperaturen um 2,7—3,4° C, die sich sehr deutlich in der Triebwachstumsgeschwindigkeit widerspiegelte (Tabelle 3). Besonders temperaturempfindlich reagierte die aus dem Kaukasus stammende und der Formengruppe *orientalis* angehörende Sorte Rkzeteli, die zum Zeitpunkt der Infloreszenzdetermination im Freiland eine mittlere Trieblänge von  $92,0 \pm 5,1$  cm und unter „Glas“ von  $156,4 \pm 9,1$  cm aufwies. Trotzdem stellte sich mit 21,0 bzw. 21,4 erneut eine auffallende Konstanz der Blattzahl/

Trieb ein. Die für beide Sorten ermittelten Werte der Blattzahl/Trieb korrespondieren im übrigen auch mit den in Tabelle 2 wiedergegebenen Daten.

Mithin ist den Tabellen 2 und 3 zu entnehmen, daß die Infloreszenzbildung (Stadium I) in den Winterknospen einsetzt, sobald der Haupttrieb eine bestimmte Zahl an Blättern entfaltet hat, unabhängig davon, ob die Blattentfaltung durch entsprechende Umweltbedingungen langsam oder rasch vor sich geht. Weder der Zeitfaktor noch die Wachstumsgeschwindigkeit des Triebes, genauer gesagt, die Internodienstreckung, zeigen die für eine causale Beziehung zur Bildung reproduktiver Organe zu erwartende Konstanz.

Um einen ersten Überblick über die Sortenspezifität und Variabilität der mit der Infloreszenzdetermination „gekoppelten“ Blattzahl/Trieb zu erhalten, wurde eine weitere Reihe von Arten und Sorten untersucht (Tabelle 4). Die mittlere Blattzahl/Trieb zum Zeitpunkt der Infloreszenzbildung lag zwischen 11,4 (*V. silvestris*, Klon Ketsch 30) und 21,8 (Rasaki). Die Variationsbreite der mittleren Trieblänge wird durch die Werte  $59,2 \pm 3,3$  cm (Portugieser) und  $184,4 \pm 36,4$  cm (Tschausch) abgegrenzt. Die mittlere Zahl der Tage bis zum Sichtbarwerden von Infloreszenzprimordien liegt zwischen 42 (Riesling) und 70 (Tschausch) Tagen. Wiederum kann bei einem Vergleich der beiden Untersuchungsjahre auf eine Konstanz der Blattzahl hingewiesen werden, während die Jahresdifferenzen in der Trieblänge mitunter sehr beachtlich waren.

Fassen wir die Ergebnisse der Tabellen 2 bis 4 zusammen, so erscheint es berechtigt, blühreifen Reben einen causalen Zusammenhang zwischen dem Wachstumsparameter Blattzahl/Trieb und Infloreszenzdetermination zuzusprechen. Unter dieser Prämisse ist eine Einteilung der Sorten in folgende Reaktionsgruppen möglich:

- a) Sorten mit einer ontogenetisch frühzeitig einsetzenden Infloreszenzbildung (Blatt-/Trieb zwischen 11 und 12): *V. silvestris* Ketsch 30;
- b) Sorten mit mittelfrühem Beginn der Infloreszenzbildung (Blattzahl/Trieb zwischen 13 und 15): *V. silvestris* Ketsch 6, *V. labrusca*, Aris, Riesling;
- c) Sorten mit mittelspättem Beginn der Infloreszenzbildung (Blattzahl/Trieb zwischen 16—18): *V. cinerea*, *Rupestris* du Lot, Portugieser, Gutedel;
- d) Sorten mit spätem Beginn der Infloreszenzbildung (Blattzahl/Trieb 20—22): Tschausch, Rkazeteli, Rasaki.

Inwieweit diese Reaktionseinteilung gerechtfertigt ist oder ob diese oder jene Sorte bei späterer Überprüfung in eine andere Gruppe einzureihen wäre, muß zunächst noch zurückgestellt werden, bis weitere Daten über die Modifikabilität von Triebwachstum und Infloreszenzbildung vorliegen. Festzuhalten ist die auf die Blattzahl mögliche Ordnung der Sorten und die Beobachtung, daß keine andere Bezugsgröße eine so hohe Übereinstimmung aufweist. Als Beispiel mögen die Sorten *V. cinerea* und Portugieser gegenübergestellt werden, die bei gleicher Blattzahl/Trieb (16,6 bzw. 16,8) eine mittlere Trieblänge von  $150,2 \pm 37,6$  cm bzw.  $59,2 \pm 3,3$  cm, eine Wuchsgeschwindigkeit von 3,4 bzw. 1,3 cm/Tag und eine Internodienlänge von 9,0 bzw. 3,5 cm aufweisen. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten auch LAVEE *et al.* (1967), die bei den Sorten Alphonse Lavallee und Sultana auf eine Konstanz zwischen der sortenspezifischen Intensität der Knospenfruchtbarkeit und der hierzu erforderlichen Blattzahl/Trieb von 21—25 aufmerksam machen, obgleich sich beide Sorten hinsichtlich des Zeitfaktors (Dauer der induktiven Phase) und der Blattfläche deutlich unterscheiden.

### 3. Die Wirkung der Gibberellinsäure auf die Infloreszenzdetermination

Die aufgezeigte Interaktion von Blattzahl/Trieb und Infloreszenzbildung wirft die Frage auf, ob in den Laubblättern einer bestimmten Altersstufe Substanzen ge-

Tabelle 4  
Die Beziehung zwischen Triebwachstum und Infloreszenzdetemination in den Winterknospen der 5. und 6. Insertionshöhe

Art/Sorte	Trieblänge (cm)			Blattzahl/Trieb (n)			Anzahl der Tage vom Austrieb bis Stadium I	Wuchsgeschwindigkeit cm/d		
	1966	1967	1967	1966	1967	1967				
	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$		
<i>V. silvestris</i> , Klon Ketsch 30	68,2	3,3	67,2	11,1	0,3	11,8	0,7	11,4	43	1,6
<i>V. silvestris</i> , Klon Ketsch 6	—	—	118,0	—	—	13,6	0,4	13,6	56	2,1
<i>V. labrusca</i>	100,0	6,4	—	100,0	0,6	—	—	14,0	43	2,3
Aris	100,2	3,9	97,2	98,7	2,4	13,9	0,3	14,1	44	2,3
Riesling, Klon 90	78,3	5,3	94,4	86,3	4,5	14,3	0,5	14,2	42	2,1
<i>V. cinerea</i>	150,2	17,6	—	150,2	0,4	—	—	16,6	44	3,4
<i>V. rupestris</i> du Lot	120,4	11,6	—	120,4	0,5	—	—	16,8	43	2,8
Portugieser	59,2	3,3	—	59,2	0,4	—	—	16,8	45	1,3
Gutedel	88,4	5,5	—	88,4	0,6	—	—	18,4	50	1,8
Tschausch	—	—	184,4	184,4	—	19,6	0,9	19,6	70	2,6
Rkzetefeli	102,7	3,0	92,0	97,3	5,5	22,1	0,8	21,5	67	1,5
Rasaki	—	—	166,2	166,2	9,5	21,8	0,2	21,8	66	2,5

Austrieb: 27. 4. — 4. 5. 1966 bzw. 17. 4. — 10. 5. 1967.

<sup>1)</sup> Mittelwerte der Jahre 1966 und/bzw. 1967.

bildet werden, die in die Knospen einwandern und dort den Determinationsvorgang auslösen oder ob bei Knospen eines definitiven entwicklungsgeschichtlichen Alters ein Block für die Bildung von Infloreszenzprimordien freigegeben wird. Es ist auch denkbar, daß beide Möglichkeiten nebeneinander ablaufen. Anhaltspunkte für diese Annahme finden sich in der Beobachtung, wonach die Anlage von Infloreszenzen bei Reben durch Applikation von Gibberellinsäure (GS) reduziert (WEAVER 1960, VERGNES 1961, HARTMAIR und HOBL 1963, BRANAS und VERGNES 1963, JULLIARD und BALTHAZARD 1965) oder blockiert (ALLEWELDT 1961) werden kann und die Wirkung der exogenen Zufuhr von Gibberellin vom Zeitpunkt der Applikation abhängig zu sein scheint (ALLEWELDT 1964 b). Weitere Untersuchungen erschienen notwendig, um die zeitliche Wirksamkeit von Gibberellin auf die Infloreszenzbildung zu erfassen.

In einem ersten Experiment wurde Gibberellinsäure (500 ppm) 3 und 6 Wochen nach dem Austreiben auf die Laubblätter der 4. bis 7. Insertionshöhe aufgetropft (jeweils 2 ml GS/Trieb). Ein Teil der den 5. Laubblättern zugeordneten Winterknospen wurde Anfang Juli (6 bzw. 3 Wochen nach der GS-Applikation) untersucht, während die Blütenbildung der Winterknospen der 4. bis 12. Insertionshöhe im Folgejahr nach vorheriger Vermehrung der behandelten Triebe als 2-Augenstecklinge festgestellt wurde. Das Resultat der mikroskopischen Knospenuntersuchung ist in Tabelle 5 enthalten.

Tabelle 5

Die Infloreszenzbildung in den Winterknospen der 5. Insertionshöhe in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Gibberellinsäure-Applikation bei der Sorte Aris. Ergebnis der mikroskopischen Untersuchungen 44 bzw. 23 Tage nach der GS-Behandlung

Variante	GS-Applikation			
	3 Wochen nach Austrieb		6 Wochen nach Austrieb	
	Infloreszenzzahl je Knospe (n)	Differenzierungsgrad der Infloreszenz (Stadium)	Infloreszenzzahl je Knospe (n)	Differenzierungsgrad der Infloreszenz (Stadium)
unbehandelt	1,7	2,1	2,0	2,0
GS, 500 ppm	0,8	1,8	1,4	1,9
GD 5%	0,44		0,42	
1%	0,59		0,58	
0,1%	0,82		0,79	

Austrieb am 27. 4. 1966, Untersuchung am 1. 7. 1966; Mittelwerte von je 10 Knospen.

Sowohl bei früher als auch bei später Applikation wurde die Infloreszenzzahl/Knospe durch GS reduziert, nicht jedoch der Differenzierungsgrad der angelegten Infloreszenzen verändert, d. h. der Zeitpunkt der Infloreszenz- oder Blütendetermination. Eine meß- oder sichtbare Beeinflussung des Triebwachstums durch die applizierte GS war nicht festzustellen. Die im Folgejahr an den Stecklingen durchgeführten Auszählungen bestätigten und erweiterten den mikroskopischen Befund (Tabelle 6). Bei frühzeitiger Applikation von GS — noch vor der morphologisch sichtbaren Infloreszenzdetermination — wurde die Intensität der Infloreszenzbildung in allen untersuchten Knospen reduziert bzw. in der 8. Winterknospe, die oberhalb der behandelten Blattspreiten (4. bis 7. Blatt) inseriert ist, vollständig blockiert<sup>3)</sup>.

<sup>3)</sup> Nach einer mikroskopischen Zwischenuntersuchung am 10. 8. 1966 waren auch in den Knospen der 7. und 9. Insertionshöhe keine morphologischen Anzeichen einer beginnenden Infloreszenzbildung zu erkennen.

Tabelle 6

Die Wirkung der Gibberellinsäure auf die Infloreszenzbildung der Sorte Aris.  
Ergebnis der Bonitierungen am 1. 7. 1967

Insertionshöhe der Knospen	unbehandelt		GS-Applikation (1966)				Differenz GS nach	
	$\bar{x}$	$\pm m$	3 Wochen nach dem Austrieb		6 Wochen		3 Wochen	6 Wochen
	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$		
Infloreszenzzahl/Trieb								
4	2,2	0,2	1,5	0,4	1,9	0,1	-0,7	-0,3
6	2,6	0,3	1,0	0,4	1,9	0,2	-1,6	-0,7
8	2,7	0,4	0,0	—	2,3	0,4	-2,7	-0,4
10	2,7	0,3	1,2	0,2	2,3	0,3	-1,5	-0,4
12	3,2	0,1	1,8	0,2	1,5	0,1	-1,4	-1,7
$\bar{x}$	2,7		1,1		2,0		-1,6	-0,7
Blütenzahl/Trieb								
4	198	24	94	47	209	41	-104	+ 11
6	255	45	23	11	221	30	-232	- 34
8	318	34	0	—	327	90	-318	+ 9
10	310	41	45	12	310	80	-265	0
12	274	19	120	20	111	53	-154	-163
$\bar{x}$	271		57		236		-214	- 35

GS wurde auf die Tragblätter der 4 .bis 7. Insertionshöhe am 22. 5. bzw. am 8. 6. 1966 appliziert.

Bei späterer GS-Behandlung (6 Wochen nach dem Austrieb) verlagerte sich die maximale Hemmwirkung — allerdings keine vollständige Unterdrückung — von der 8. zur 12. Winterknospe. Durch die späte GS-Applikation wurde die Infloreszenzzahl/Trieb bzw. Knospen von maximal  $3,2 \pm 0,1$  auf  $1,5 \pm 0,1$  und die Blütenzahl/Trieb von  $274 \pm 19$  auf  $111 \pm 53$  vermindert.

Mithin ist festzustellen, daß die exogene Zufuhr von Gibberellinsäure zwar die Intensität des Blühimpulses reduziert hat, nicht aber einen zeitlich verzögernden Effekt auf die Infloreszenzdetermination oder auf den Differenzierungsablauf der Infloreszenzanlagen ausübte. Die Reduktion des Blühimpulses umfaßte sowohl die Zahl der Infloreszenzen als auch die Blütenzahl einer Knospe.

In mehreren, 1967 eingeleiteten Versuchsreihen ist die GS-Reaktion auf die Infloreszenzbildung nochmals überprüft worden. Zunächst wurde die Sorte Aris in Abständen von 7 Tagen, mit dem Austrieb beginnend, mit GS (500 ppm) behandelt, indem die Axillartriebe des 3. bis 7. Nodiums entfernt und auf die dazugehörigen Tragblätter insgesamt 2ml der GS-Lösung gleichmäßig aufgetropft wurden. Bei der Behandlung 7 und 14 Tage nach dem Austreiben wurde GS auf alle bis zu diesem Zeitpunkt entfaltenen Laubblätter aufgetragen, da deren Zahl noch unter 7 lag. Die GS-Applikation beim Öffnen der Knospe (= Austrieb) erfolgte durch Überstülpen eines Glasrohres, das mit zwei seitlich aufgeschnittenen Gummistopfen fest und luftdicht verschlossen werden konnte und zwei seitlich angebrachte Stützen hatte. In einen wurde die vorgesehene GS-Lösung eingefüllt und am anderen eine Va-

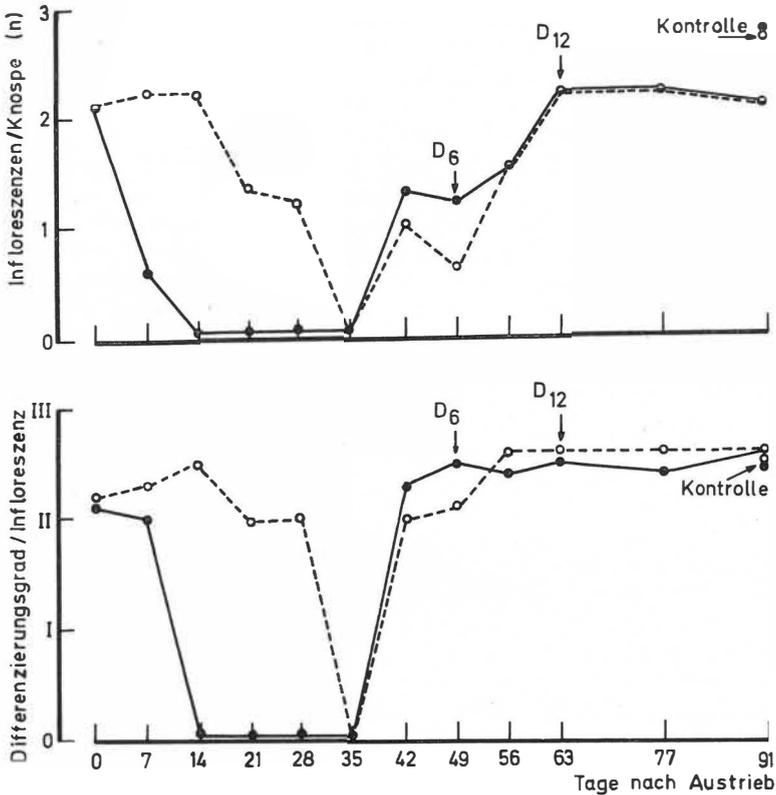


Abb. 6: Die Infloreszenzbildung in den Winterknospen der 6. und 12. Insertionshöhe der Sorte Aris in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der GS-Applikation (500 ppm 2 ml auf die Tragblätter der 3. bis 7. Insertionshöhe aufgetropft; bei der Applikation 0 und 7 Tage nach Austrieb wurde Knospe bzw. Gesamtsproß behandelt).

$D_0$  und  $D_{12}$ : Infloreszenzdetermination (Stadium I) in den Knospen der 6. bzw. 12. Insertionshöhe.

kuumpumpe angeschlossen. Durch den erzielbaren Unterdruck erfolgte eine Infiltration von GS in die Knospe.

Die Winterknospen der 6. und 12. Insertionshöhe wurden am 5. 9. 1967 mikroskopisch untersucht. Der Grad der GS-Hemmung ist erwartungsgemäß vom Zeitpunkt der GS-Zufuhr und vom Alter der Knospen abhängig (Abb. 6). Bei der Knospe, die im Bereich der behandelten Tragblätter lag, trat eine meßbare Verminderung der Infloreszenzzahl/Knospe durch Zufuhr von GS zwischen dem 7. und 56. Tag nach dem Austreiben ein. Hingegen war der Hemmeffekt auf die 12. Knospe, die oberhalb der behandelten Blätter lag, zeitlich verschoben und in seiner Dauer verkürzt. Innerhalb des angegebenen Zeitraumes wurde die Infloreszenzbildung in der 6. Knospe durch eine GS-Zufuhr zwischen dem 14. und 35. Tag nach dem Austrieb und in der 12. Knospe durch eine GS-Zufuhr am 35. Tag vollständig blockiert. Eine GS-Behandlung später als 63 Tage nach dem Knospentreiben übte überhaupt keinen fehlerkritisch gesicherten Effekt auf die Infloreszenzzahl/Knospe aus.

Der Differenzierungsgrad der Infloreszenzen wurde, im Gegensatz zur Infloreszenzzahl/Knospe, nicht durch GS verändert (vgl. Abb. 6), womit im wesentlichen die in Tabelle 5 getroffene Feststellung bestätigt werden konnte, wonach der Zeitpunkt

der Anlage von Infloreszenz- und Blütenprimordien durch GS nicht modifiziert wird. Es muß aber betont werden, daß der Differenzierungsgrad der reproduktiven Organe keinen Hinweis auf die Intensität der Blütenbildung — Blütenzahl je Infloreszenz — gibt, so daß auch nach der Infloreszenzdeteminierung ein quantitativer GS-Einfluß nicht auszuschließen ist (vgl. Tabelle 6).

Bei der mikroskopischen Untersuchung der Knospe wurde festgestellt, daß die Hauptknospen durch Gibberellin irreversibel geschädigt werden können, ein Effekt, der schon mehrfach beschrieben wurde (RIVES und POUGET 1959, WEAVER 1960, ALLEWELDT 1964 a), aber in diesem Zusammenhang besonderes Interesse verdient. Als erstes Symptom der GS-Wirkung war eine Streckung der primordialen Internodien der Haupttriebanlage<sup>4)</sup> einer Winterknospe zu beobachten. Ebenso wiesen die Blattanlagen und die embryonalen Achselknospen eine ungewöhnliche Länge auf. Wenig später verfärbte sich das Sproßachsengewebe der Haupttriebanlage dunkelbraun und löste sich an der Basis vom lebenden Knospengrund ab. In diesen Winterknospen entwickelten sich entweder die lateral inserierten Beiknospen oder, was gelegentlich zu beobachten war, eine basale Axillarknospe des absterbenden Haupttriebes. Während letztere ausnahmslos vegetativ blieb, d. h. keine Infloreszenzen anlegte, wuchsen in den Beiknospen zuweilen kräftige Infloreszenzen heran<sup>5)</sup>. Zwischen beiden Extremen, der gesunden, reproduktiven und der durch GS geschädigten Winterknospe mit abgestorbener Hauptknospe, ließen sich alle Übergänge finden. In den Übergangsstadien war die auffallend hohe Zahl von Infloreszenzanlagen mit deutlicher Rankenbildung bemerkenswert, womit die in Tabelle 6 nachgewiesene Reduktion der Blütenzahl/Knospe eine Erklärung findet.

Ogleich die beschriebene GS-Wirkung auf die Sproßanlage mit der Hemmwirkung des Gibberellins auf die Infloreszenzbildung korrespondierte, ist sie, wie die Übergangsphase bis zur irreversiblen GS-Schädigung zeigt, für die Reduktion der Infloreszenzbildung nicht primär verantwortlich zu machen. So wurde beispielsweise nach einer GS-Applikation am 14. Tag nach dem Austrieb die Infloreszenzbildung in der 6. Knospe vollständig unterdrückt, während nur 50% der Winterknospen durch GS induzierte Schäden aufwiesen. Es ist durchaus möglich, daß bei einer Herabsetzung der GS-Dosis der Anteil der GS-geschädigten Knospen wesentlich niedriger liegen würde, ohne den Hemmeffekt auf die Infloreszenzbildung zu schmälern<sup>6)</sup>.

Die zeitlich abgrenzbare Wirkung applizierter Gibberellinsäure auf die Zahl der angelegten Infloreszenzen und auf das embryonale Sproßwachstum der Hauptknospen legt die Vermutung nahe, daß gibberellingesteuerte Vorgänge an der Infloreszenzbildung beteiligt sind, wobei allerdings eine Interaktion von gibberellin-induzierter Wachstumsstimulation und Hemmung der Infloreszenzbildung nicht auszuschließen ist. Unabhängig von dem noch lückenhaft bekannten Wirkungsmechanismus der Gibberellinsäure (vgl. hierzu den Übersichtsbericht von GALSTON und DAVIES 1969) offenbart der GS-Effekt zwei interessante Aspekte: Die Infloreszenz-

<sup>4)</sup> Die Winterknospen der Reben enthalten eine Haupt- und mehrere, meist zwei Neben- oder Beiknospen.

<sup>5)</sup> Eine intensive Infloreszenzbildung in den Beiknospen ist nach Schädigung der Hauptknospe durch Insekten- oder Witterungseinflüsse bei einigen Sorten sehr häufig zu beobachten. Für die Züchtung spielt diese Fähigkeit insofern eine wichtige Rolle, als nach strengen Winterfrösten sehr oft nur die Hauptknospen erfrieren und der Ertrag dann von der Infloreszenzbildung der Beiknospen bestimmt wird.

<sup>6)</sup> Aus früheren Untersuchungen (ALLEWELDT 1964 a) zeichnete sich die Sorte Aris als wenig GS-sensibel aus, weshalb eine hohe GS-Konzentration gewählt wurde. Bei GS-sensiblen Sorten wäre eine geringere GS-Konzentration zur Erhellung der aufgezeigten Interaktionen günstiger.

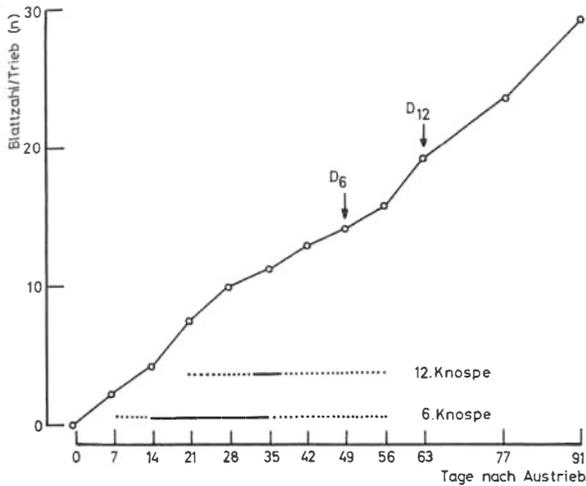


Abb. 7

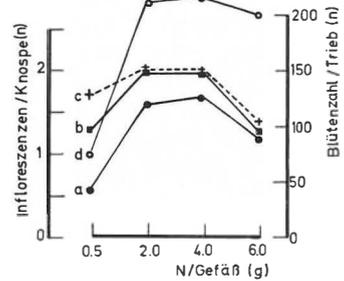


Abb. 8

Abb. 7: Die gibberellinempfindliche Phase der Infloreszenzbildung in den Winterknospen der 6. und 12. Insertionshöhe in Beziehung zum Triebwachstum (Blattzahl/Trieb) bei der Sorte Aris.

$D_6$  und  $D_{12}$ : Infloreszenzdetermination in der 6. und 12. Knospe.

Abb. 8: Der Einfluß der N-Düngung auf die Intensität der Blütenbildung der Sorte Aris. a: Infloreszenzzahl/Knospe am 22. 6. 1966; b: Infloreszenzzahl/Trieb, ausgezählt kurz vor Blühbeginn 1967; c: Infloreszenzzahl/Knospe (10. Knospe) am 18. 8. 1967; d: Blütenzahl/Trieb kurz vor Blühbeginn 1967.

bildung in den Winterknospen wird ohne gleichzeitige Veränderung des Triebwachstums reduziert (Abb. 6), und die GS-sensible Phase scheint in Beziehung zu den zur Blütenbildung führenden Vorgängen zu stehen. Letzteres wird bei einer Gegenüberstellung der GS-sensitiven Phase mit dem Triebwachstum (Blattzahl/Trieb) erkenntlich. Auf Abb. 7 ist der Zeitpunkt der Infloreszenzdetermination in der 6. und 12. Knospe mit  $D_6$  und  $D_{12}$  angegeben und die korrespondierenden GS-sensitiven Phasen als punktierte (Reduktion der Infloreszenzzahl um bis zu 50%) oder ausgezogene Linie (Reduktion um bis zu 100%) angegeben. Danach setzten die zur Infloreszenzbildung in der 6. Winterknospe führenden Vorgänge 7 Tage nach dem Austrieb ein und dauerten bis zur Determination (49 Tage nach dem Austreiben) an. Zwischen dem 14. und 35. Tag, bzw. zwischen der Entfaltung des 4. bis 11. Laubblattes am Haupttrieb, lag ein Maximum der GS-Wirkung. Für die Winterknospe der 12. Insertionshöhe begann der GS-sensible Prozeß der Infloreszenzbildung am 21. Tag nach dem Austrieb — zu diesem Zeitpunkt waren erst wenig mehr als 7 Laubblätter am Trieb entfaltet — und dauerte bis kurz vor der Determination, die 63 Tage nach dem Austrieb erfolgte. Die Dauer der GS-sensiblen Phase der Infloreszenzbildung war mit 49 Tagen für die 6. Knospe und mit 35 Tagen für die 12. Knospe unterschiedlich lang; ebenso unterschiedlich ist die Dauer der vollständigen Blockierung der Infloreszenzbildung durch GS (etwa 21 resp. 7 Tage). Ob es sich hierbei um die Auswirkung unterschiedlicher GS-Konzentrationen und -mengen handelt, die bis zu den blütenbildenden Knospen gelangen, oder um den in der Physiologie der Blütenbildung mehrfach beschriebenen Alterseffekt, der mit einer Reduktion der zur Blütenbildung erforderlichen induktiven Zyklen verbunden ist, läßt sich bei der vorliegenden Versuchsreihe nicht entscheiden.

Erwähnenswert ist noch, daß die GS-sensible Periode der Differenzierung in beiden Knospen (6. und 12.) jeweils 42 Tage vor der Infloreszenzdetermination einsetzte. Vom Maximum des GS-Effektes (bei der 6. Knospe etwa am 23. bis 25. Tag und bei der 12. Knospe am 35. Tag) bis zur Infloreszenzdetermination waren es 24 bis 26 bzw. 28 Tage! Eine ähnlich gute Übereinstimmung bestand auch zur Blattentfaltung: Vom Beginn der GS-sensiblen Periode bis zur Infloreszenzdetermination wurden jeweils 11—12 neue Blätter entfaltet, bzw. vom Maximum der GS-Wirkung noch 5—6 bei der 6. Knospe und 9 bei der 12. Knospe.

In früheren Untersuchungen über die wachstumsstimulierende Wirkung von Gibberellin bei Reben wurde auf eine Sortenspezifität der Reaktion aufmerksam gemacht (BRANAS und VERGNES 1960, WEAVER 1960, VERGNES 1962, HARTMAIR und HOBL 1963, ALLEWELDT 1964 a u. a.). Ebenso scheint eine Sortenspezifität für die Beeinflussbarkeit der Blütenbildung durch GS vorzuliegen, wie einige Testversuche andeuten. So führte eine GS-Applikation von 500 ppm auf die Tragblätter der 3. bis 7. Insertionshöhe bei einer Sultana-Varietät zu einer irreversiblen Schädigung aller untersuchten Knospen der 6. und 12. Insertionshöhe ( $n = 40$ ), während bei der Sorte Rkaseteli nur etwa 25% und bei *V. silvestris*, Klon Ketsch 31 keine Knospen durch GS induzierte Wachstumsanomalien oder Nekrosen aufwiesen. Bei beiden zuletzt genannten Sorten war eine Reduktion der Infloreszenzbildung nachzuweisen: Bei Rkaseteli von maximal  $0,8 \pm 0,09$  auf  $0,3 \pm 0,02$  und bei *V. silvestris* von  $2,1 \pm 0,13$  auf  $1,4 \pm 0,12$  Infloreszenzen/Knospe. Der Differenzierungsgrad — Anfang August festgestellt — blieb mit 2,0 — 2,3 unverändert.

#### 4. Der Einfluß der N-Düngung auf die Blütenbildung

In der allgemeinen Diskussion über die Blütenbildung, namentlich von Holzgewächsen, spielt das C : N-Verhältnis eine bedeutsame Rolle (vgl. hierzu die Ausführungen bei ALLEWELDT 1964 a, b, MAY und ANTCLIFF 1964), zumal sich verschiedentlich die Quantität der reproduktiven Organbildung durch eine zusätzliche N-Düngung fördern ließ. Allerdings geben die bei Reben vorliegenden Beobachtungen (z. B. FELBER 1954, WINKLER 1962, BRANAS 1962 u. a.) kein auch nur annähernd klares Bild über die Wechselwirkung zwischen N-Ernährung und Blütenbildung, weshalb die Intensität der reproduktiven Phase in einem N-Steigerungsversuch mit der Sorte Aris überprüft wurde. Die Versuchspflanzen wurden 1961 in Mitscherlich-Kulturgefäße gepflanzt und seit 1962 alljährlich mit unterschiedlichen N-Mengen gedüngt. Die Winterknospen der 6. Insertionshöhe wurden zunächst am 22. 6. 1966 mikroskopisch auf die Bildung von Infloreszenzen untersucht (Abb. 8). Im Frühjahr 1967 erfolgte eine Auszählung der Infloreszenzen und Blüten der inzwischen ausgetriebenen Knospen der 5. bis 8. Insertionshöhe (Tabelle 7). Eine dritte und vierte Untersuchung an den Knospen der 6. und 10. Insertionshöhe wurde abschließend am 19. 7. 1967 und am 18. 8. 1967 vorgenommen (Abb. 8).

Aus den auf Abb. 8 und Tabelle 7 wiedergegebenen Versuchsergebnissen zeichnen sich die folgenden Wirkungen einer unterschiedlichen N-Ernährung auf Infloreszenzbildung und Triebwachstum ab:

Die Zahl der Infloreszenzen/Knospe bzw. je Trieb nahm mit steigender N-Düngung zu, erreichte bei einer N-Gabe von 2—4 g/Gefäß ein Maximum und fiel bei einer hohen Gabe von 6 g N/Gefäß wieder ab. Die gleiche Abhängigkeit zur Höhe der N-Gabe ist auch bei der Blütenzahl/Infloreszenz wiederzufinden, jedoch nur bei der 1., proximal inserierten Infloreszenz. Bei den höher inserierten Blütenständen fehlte die durch eine überoptimale N-Düngung hervorgerufene Depression, weshalb sich in der Blütenzahl/Trieb ein Ausgleich zwischen den N-Gaben über 2 g N einstellte. Das Verhältnis der Blütenzahl der 1. zur 2. Infloreszenz, das bei ge-

Tabelle 7  
Der Einfluß der N-Düngung auf die Intensität der Blütenbildung der Sorte Aris  
(Auszahlungen im Frühjahr 1967)

N/Gefäß	Infloreszenzzahl/ Trieb		1. Infloreszenz eines Triebes		2. Blütenzahl der Blütenzahl eines Triebes		3. Blütenzahl je Trieb		Trieblänge (cm) am 12. 7. 66		Blattzahl/Trieb am 12. 7. 66	
	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	n	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$
0,5	1,3	0,1	64,4	2,1	32,5	9,1	—	74	69,5	8,3	19,3	1,2
2,0	1,9	0,2	132,6	13,5	87,8	12,9	67	212	108,0	9,6	23,1	2,4
4,0	1,7	0,1	135,5	11,8	121,2	12,7	—	218	120,5	12,4	24,9	1,8
6,0	1,4	0,1	106,8	22,7	126,5	12,5	110	201	102,0	14,2	22,5	2,0

<sup>1)</sup> Nur vereinzelt Infloreszenzen.

Ausgewertet wurden ausschließlich Triebe der 3. bis 6. Insertionshöhe;

Füllung der Gefäße: nährstoffarmer Sand, Kompost und Torf (23 + 1 + 1 kg),

Düngung in g/Gefäß: 3 g K<sub>2</sub>G, 1,5 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 1,0 g CaCO<sub>3</sub> und 0,5 g MgSO<sub>4</sub>.

ringer N-Düngung (0,5 g N) 0,54 beträgt, erhöhte sich bei hoher N-Düngung (6,0 g N) auf 1,19.

Der Differenzierungsgrad der Infloreszenz zeigte eine sehr ähnliche, wenn gleich nicht so ausgeprägte Abhängigkeit zur N-Ernährung wie die Infloreszenzzahl/Knospe. So betrug der Differenzierungsgrad der Infloreszenzanlagen in den 4 N-Stufen am 22. 6. 1966: 1,1; 1,6; 1,9 und 1,3 bei einem GD 5%-Wert von 0,4. Die korrespondierenden Werte für die Zahl der Infloreszenzanlagen lauten: 0,6; 1,6; 1,7 und 1,2 (GD 5%: 0,49, vgl. Abb. 8). Bei einer späteren Untersuchung im Folgejahr am 18. 8. 1967 konnten zwar signifikante Differenzen in der Infloreszenzzahl/Knospe (1,7; 2,0; 2,0 und 1,2 bei GD 5% von 0,35), nicht aber im Differenzierungsgrad der Infloreszenzen (2,0; 2,2; 2,4 und 2,3 bei GD 5% 0,6) nachgewiesen werden.

Erwartungsgemäß war zwischen dem Triebwachstum und der N-Düngung eine gute Übereinstimmung festzustellen (Tabelle 7), wobei Trieblänge und Blattzahl bei einer N-Gabe von 4 g/Gefäß ein Maximum erreichten.

Obleich die vorliegenden Befunde eine sehr enge Abhängigkeit des Triebwachstums und der Bildung reproduktiver Organe von der Höhe der N-Düngung demonstrieren, sind sie jedoch nicht geeignet, die causalen Zusammenhänge zwischen N, Triebwachstum und Blütenbildung aufzuzeigen. So bleibt die wichtige Frage offen, ob das Einsetzen der reproduktiven Phase in allen N-Stufen gleichzeitig und bei der früher ermittelten Blattzahl/Trieb einsetzt und ob die unterschiedliche Intensität der Blütenbildung durch das ebenfalls modifizierte Wachstum der Sproßanlage in den Knospen und des Haupttriebes bedingt ist.

##### 5. Der Einfluß der Wachstumsrichtung eines Triebes auf die Infloreszenzbildung

Das Einsetzen der reproduktiven Phase und die Intensität der Blütenbildung wird in hohem Grade, wie verschiedene Experimentatoren nachgewiesen haben, von der Wachstumsrichtung der Triebe bestimmt (bei Holzgewächsen von LONGMAN und WAREING 1958, WAREING und NASR 1958, LONGMAN *et al.* 1965, TROMP 1967, 1968). Übereinstimmend erzielten alle Autoren eine Stimulierung der Blütenbildung durch horizontal oder abwärts gerichtetes Triebwachstum. Da gleichzeitig mit der Förderung der Blütenbildung das Triebwachstum reduziert wird, sprechen LONGMAN und WAREING (1958) von Gravimorphismus. Die Praxis des Obst- und Forstbaues kennt dieses Phänomen durchaus und setzt es zur Regulierung des Ertrages ein. Im Weinbau hat MAY (1960, 1966) Untersuchungen zum gleichen Thema angestellt und bei der Sorte Sultana eine Reduzierung der Blütenbildung (% blütendifferenzierender Knospen) von 39,7—44,7% bei aufwärts wachsenden Trieben auf 17,3 bis 20,4% bei horizontal und abwärts wachsenden Trieben erzielen können. Dieser Befund steht somit im Gegensatz zu den zitierten Versuchsergebnissen mit Forst- und Obstpflanzen. Wegen seiner grundsätzlichen Bedeutung erschien es sinnvoll, den Einfluß der Gravitation zunächst allein auf die Blütenbildung bei Reben zu überprüfen. Hierzu wurden die Sorten Siegfried, Riesling und Silvaner ausgewählt und je 5 Triebe am 27. 5. 1966 durch entsprechendes Anbinden zu einem vertikal aufwärts, horizontalem oder vertikal abwärts gerichtetem Wachstum veranlaßt. Im Frühjahr 1967 wurden die behandelten Triebe als 2-Augenstecklinge vermehrt und die Blütenbildung der Winterknospen der 4. bis 14. Insertionshöhe festgestellt (Tabelle 8).

Ein vertikal abwärts gerichtetes Wachstum führte namentlich bei den Sorten Siegfried und Riesling zu einer Reduktion der Infloreszenzzahl/Trieb von 1,9 auf 1,1 Infloreszenzen (Siegfried), bzw. von 2,3 auf 1,8 Infloreszenzen (Riesling). Die verminderte Intensität der Blütenbildung ist bei Siegfried auch in der Infloreszenzgröße, die einen Näherungswert für die Blütenzahl/Infloreszenz darstellt, er-

Tabelle 8

Der Einfluß der Wachstumsrichtung eines Triebes auf die Blütenbildung bei den Sorten Siegfried, Riesling und Silvaner

Sorte	Wachstums- richtung des Triebes	Infloreszenz- zahl/Knospe		1.		Größe der 2. Infloreszenz		3.	
		$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$
Siegfried	aufwärts	1,9	0,06	1,9	0,1	1,7	0,2	1,0	—
	horizontal	1,6	0,08	1,7	0,1	1,9	0,2	—	—
	abwärts	1,1	0,10	1,3	0,1	1,3	0,3	—	—
Riesling	aufwärts	2,3	0,09	2,3	0,2	2,5	0,3	1,7	0,3
	horizontal	2,3	0,10	2,9	0,4	2,9	0,4	1,0	0,0
	abwärts	1,8	0,06	2,8	0,4	2,3	0,3	—	—
Silvaner	aufwärts	2,1	0,10	1,9	0,2	1,9	0,1	1,3	0,3
	horizontal	1,9	0,08	1,8	0,1	1,6	0,2	1,0	0,0
	abwärts	2,0	0,08	1,9	0,2	1,7	0,2	1,0	0,0

Die Infloreszenzen wurden an vegetativen Vermehrungen (2-Augenstecklingen) ausgezählt; 1 = wenig Blüten und 5 = viele Blüten/Infloreszenz.

kennbar. Silvaner nahm insofern eine Ausnahmestellung ein, als bei ihr keine Wirkung der Triebwachstumsrichtung auf die Blütenbildung festzustellen war.

Damit ließ sich das Ergebnis von MAY (1960, 1966) zumindest an den Sorten Riesling und Siegfried, bestätigen. Die höhere Knospenfruchtbarkeit der Sorte Sultana bei aufrechtem Triebwachstum möchte MAY (1966) auf das ebenfalls intensivere Triebwachstum — in dieser Eigenschaft verhalten sich die Reben wie die oben erwähnten Holzarten (!) — zurückführen, wenn er schreibt, daß die Wüchsigkeit zu den Faktoren zählt, die die Intensität der Blütenbildung bestimmen. Praktisch ergibt sich aus diesem Befund die Konsequenz, für ein aufrechtes Triebwachstum der Reben zur Erzielung eines maximal möglichen Ertragspotentials Sorge zu tragen.

### Diskussion

Im Hinblick auf die Komplexität der Blütenbildung, namentlich bei mehrjährigen Arten, die nahezu ausnahmslos vegetativ vermehrt werden, erscheint es sinnvoll, der Diskussion zwei wichtige Erkenntnisse aus der allgemeinen Physiologie der Blütenbildung voranzustellen: Erstens: Junge, aus Samen hervorgegangene Pflanzen sind, um mit der Terminologie von KLEBS zu sprechen, erst dann zur Blütenbildung befähigt, wenn sie das Stadium der „Blühreife“ erlangt haben. Bei Holzgewächsen wird in diesem Zusammenhang von einer juvenilen — vegetativen — und einer senilen — meist generativen — Phase gesprochen. Die „Blühreife“ besagt aber nicht mehr, als daß die Pflanzen potentiell zur Ausbildung generativer Organe befähigt sind oder, in anderen Worten, für innere und äußere blühfördernde oder -induzierende Faktoren empfänglich sind. Zu den äußeren Milieubedingungen, die einen Blühimpuls in der Pflanze auslösen, zählen in erster Linie Photoperiode und

Vernalisation. Von den inneren Komponenten wären das lichtperzipierende Pigmentsystem, die Übertragung des Blühimpulses (Florigen, Wirkstoffe) und die gen-physiologische Aktivität des blütenbildenden Meristems zu nennen. Als zweites Phänomen, das für die engere Betrachtung der Blütenbildung bei Reben wichtig erscheint, wäre die Persistenz des Blühimpulses anzuführen. Beim sogenannten *Xanthium*-Reaktionstyp bleibt der einmal induzierte Blühimpuls erhalten; er wandert von Blatt zu Blatt und kann über die Blätter durch Pfropfung auf nicht induzierte Pflanzen übertragen werden. Blütenbildende Substanzen werden bei diesem Reaktionstyp mithin kontinuierlich, gleichsam autokatalytisch synthetisiert, so daß die Blütenbildung letztlich eine Funktion der Nachlieferung von Vorstufen zur Synthese des „Blühormons“ darstellt (LONA 1946, ZEEVAART 1962, SALISBURY 1963). Bei den Pflanzen vom sogenannten Perilla-Reaktionstyp hingegen bleibt der Blühimpuls, bzw. die Fähigkeit zur Synthese eines Blühstimulans, auf das induzierte Blatt lokalisiert. Nur aus diesem Blatt wandert der Blühimpuls zu den blütenbildenden Meristemen und nur dieses Blatt ist befähigt, den Blühimpuls durch Pfropfung auf andere Pflanzen zu übertragen.

Aus dieser Sicht ergeben sich für die vorliegenden Versuchsergebnisse an älteren, blühreifen Reben folgende Fragen:

Ist der anfänglich gegebene Blühimpuls übertragbar und damit über Jahre in der Pflanze wirksam? oder

ist eine jährliche Induktion zur Anlage generativer Meristeme erforderlich und, wenn ja, spielen hierbei äußere Faktoren eine auslösende Rolle?

Zur Beantwortung der vorgelegten Fragen soll von den bisher bekannt gewordenen Fakten ausgegangen werden:

1. Die Infloreszenzen werden in den Winterknospen der Reben angelegt, die entwicklungsgeschichtlich als Basalknospen der Axillartriebe anzusprechen sind. Die Gefäßbahnen der Winterknospen stehen in direkter Verbindung mit dem Haupttrieb (MAY 1964).
2. In den Winterknospen werden im Laufe einer Vegetationsperiode 8—12 Blattanlagen ausgebildet (MAY 1964, eigene Beobachtungen). Die mittlere Insertionshöhe der ersten, proximal inserierten Infloreszenz liegt, wie Auszählungen nach dem Austreiben der Knospen ergaben, bei verschiedenen Rebensorten und im Durchschnitt von 4 Jahren zwischen 3,10 und 4,95 (ALLEWELDT 1964 b). Sie unterliegt nur sehr geringen Jahresschwankungen. In einer Winterknospe können je nach Sorte mehrere Infloreszenzen angelegt werden. Die Zahl der Infloreszenzen ist — im Gegensatz zu ihrer Insertionshöhe — stark modifizierbar.
3. Die zuerst angelegte Infloreszenz ist zugleich auch die reichblütigste. Sehr häufig ist eine partielle Verrankung der Infloreszenzen höherer Insertionsstufe — nicht selten mit der Anlage rudimentärer, funktionstüchtiger Blüten — zu beobachten.
4. Die Infloreszenzdetermination in den Winterknospen erfolgt etwa 5—7 Wochen nach dem Austreiben der Reben (vgl. Tabellen 1 und 2 sowie Abb. 2, 3, 7). Sie setzt in der Regel in den Knospen der 4. bis 6. Insertionshöhe ein [bei einigen wenigen Sorten erst oberhalb der 7. bis 9. Insertionshöhe (LAVEE *et al.* 1967)]. Nach weiteren 5—6 Wochen, d. h. etwa Ende Juli/Anfang August, ist das Maximum der in einer Knospe angelegten Infloreszenzen erreicht (SNYDER 1933, WINKLER und SHEMSETTIN 1937).
5. Die Infloreszenzdetermination korrespondiert zeitlich mit einem Wachstumsmaximum des Haupttriebes, wobei eine gute Übereinstimmung zwischen der Blattentfaltung des Haupttriebes und der Infloreszenzdetermination besteht. Die

Blattzahl/Haupttrieb zur Zeit der ersten Infloreszenzdetermination ist sortentypisch und liegt zwischen etwa 11 und 22 Blättern. Die Korrelation zur Trieblänge ist nur unter vergleichbaren Außenbedingungen gegeben (LAVEE *et al.* 1967). Hinsichtlich der Beziehung zwischen Blattfläche und Infloreszenzdetermination liegen nach LAVEE *et al.* (1967) Sortenunterschiede vor.

6. Die Determination von Infloreszenzen kann durch frühzeitige Gibberellin-Applikation (Abb. 6) oder Defoliation (LAVEE *et al.* 1967) blockiert oder die Anzahl der Infloreszenzen durch Gibberellin oder Defoliation reduziert werden. Aus diesen Beobachtungen ist die Wirkung eines blühinduzierenden Faktors — möglicherweise hormoneller Natur — abzuleiten. Wird, wie unten noch näher zu begründen wäre, die gibberellinempfindliche Phase, die der Determination der Infloreszenzen vorangeht, mit der Induktionsphase gleichgesetzt, ergeben sich die in Tabelle 9 angeführten Meßwerte (zum Vergleich werden die Angaben von LAVEE *et al.* 1967 angeführt, die aus Entblätterungsversuchen gewonnen wurden).
7. Der Blühimpuls geht von den Laubblättern aus; er wandert nach LAVEE *et al.* (1967) ausschließlich basipetal. Die Induktion zur Blütenbildung setzt mithin die Anwesenheit von Laubblättern voraus.
8. Eine direkte Wirkung von Außenfaktoren auf die Infloreszenzdetermination ist bisher noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Auch liegen noch keine Angaben darüber vor, daß die Unterlage blühauslösend wirkt oder einen ent-

Tabelle 9

Induktion und Determination von Infloreszenzen bei Reben, errechnet aus den Werten der Abb. 7 und nach Angaben von LAVEE *et al.* (1967)<sup>1)</sup>

	Aris		Alphonse Lavallee Sultana	
	6. Knospe	12. Knospe	2. Knospe	7. Knospe
Austrieb — Induktionsbeginn (d)	7	21	5	20
Austrieb — Induktionsmaximum (d)	24	35	19	31
Austrieb — Infloreszenzdetermination (d)	49	63	46	68
Dauer des Induktionsmaximums (d) <sup>2)</sup>	21	7	—	—
Induktionsmaximum — Determination (d)	24	28	14	18
Blattzahl/Haupttrieb bei Infloreszenzdetermination	14	18	21	25
Blattzahl/Haupttrieb zu Beginn der Induktion (n)	3	7	3	7
Blattzahl/Haupttrieb beim Induktionsmaximum (n)	9	11	9	12
Blattzahl/Haupttrieb von Induktionsmaximum bis Infloreszenzdetermination (n)	6	9	12	13
Blattzahl/Haupttrieb von Induktionsende bis Infloreszenzdetermination	3	4	—	—

<sup>1)</sup> Der Meßwert „differentiation“ von LAVEE *et al.* ist nicht identisch mit der hier festgelegten Infloreszenzdetermination, sondern liegt entwicklungsgeschichtlich später.

<sup>2)</sup> Abgeleitet aus der Dauer der maximalen GS-Empfindlichkeit (= Reduktion der Infloreszenzbildung  $\geq 50\%$ ).

wicklungsgeschichtlich fördernden Einfluß auf die Infloreszenzdeterminator, auszuüben vermag. Hierfür spricht die relative Konstanz der Insertionshöhe der ersten Infloreszenz einer Knospe (vgl. Ziffer 2). Indes spielen Umweltfaktoren, einschließlich der Ernährung und der Unterlage, für die Intensität des Blühimpulses, hier Zahl der Infloreszenzen/Knospe, eine dominierende Rolle. So wird die Infloreszenzzahl/Knospe durch eine ausreichende Versorgung der Winterknospen mit Assimilaten und N-Substanzen gefördert, wie aus den Befunden der Abb. 8 und den Angaben von BARNARD und THOMAS (1933), KOLESNIK (1958), HUGLIN (1960), BRANAS (1962), MAY und ANTCLIFF (1963), MELKONJAN (1964), WAGNER (1966), GORDEJEW (1967), LAVEE *et al.* (1967) u. a. zu folgern ist.

9. Etwa 2—6 Wochen nach Anlage der ersten Infloreszenz setzt die Determination von Blüten im mittleren Bereich des Blütenstandes ein. Die Bildung von Blütenprimordien an allen in der Knospe angelegten Infloreszenzen kommt erst mit dem Austreiben der Knospen zum Abschluß. Durch einen erzwungenen Austrieb der Winterknospen vor der endogenen Ruhephase (September, Oktober) wird die Phase der Blütenprimordienbildung — bei gleichzeitig geringerer Blütenzahl/Infloreszenz (ALLEWELDT und BALKEMA 1965) — verkürzt (HUGLIN 1960, NIKOV 1964).
10. Inwieweit die Determination von Blüten von der Zulieferung blütenbildender Substanzen aus den Laubblättern abhängig ist oder in Beziehung zum Triebwachstum (Apikaldominanz) steht, ist noch ungeklärt. Auch korrelative Regulationen innerhalb der Knospen könnten bei der Bildung von Blütenprimordien ebenso eine Rolle spielen wie die Intensität jenes Blühimpulses, der vorher zur Anlage von Infloreszenzen geführt hat.
11. Ähnlich wie die Zahl der Infloreszenzen/Knospe ist auch die Blütenzahl/Infloreszenz, bzw. je Knospe durch Ernährungs- und Umweltkomponenten modifizierbar (Tabelle 7). Allerdings liegen in der Literatur nur sehr wenige Angaben (z. B. BESSIS 1965) über das Ausmaß der Modifizierbarkeit oder über causale Beziehungen zu einflußnehmenden Umweltfaktoren vor.

Die eingangs aufgeworfenen Fragen können wir, vornehmlich aufgrund der unter Ziffern 6 bis 8 zitierten Befunde, dahingehend beantworten, daß der Blühimpuls bei Reben nicht persistent und damit übertragbar ist. Er muß daher jährlich erneut induziert werden. Insofern entsprechen die Reben blühphysiologisch dem *Perilla*-Reaktionstyp, der sich durch eine lokalisierte Hormonsynthese auszeichnet, so daß nur jene Laubblätter, die einmal induziert wurden, zur Synthese und Abgabe eines blühstimulierenden Agens befähigt sind. Das Auftreten unvollständig ausgebildeter Infloreszenzen bei Reben (s. ALLEWELDT 1964 b) kann ebenfalls als Ausdruck einer lokalisierten Blühormonsynthese gedeutet werden, die darüber hinaus zeitlich nur so lange anhält, wie ein in der Pflanze induzierendes Prinzip wirksam ist. Obgleich eine Definition dieses induzierenden Prinzips abschließend unmöglich ist, liegen zu seiner Charakterisierung einige wichtige Beobachtungen vor.

Die Auslösung des Blühimpulses — Induktion — ist eng und positiv mit dem Triebwachstum, resp. mit der Laubblattentfaltung des Haupttriebes korreliert. Die Infloreszenzdeterminator fällt mit dem Maximum der Wachstumsgeschwindigkeit zusammen. Die Axillarknospen und ihre Winterknospen unterliegen zu diesem Zeitpunkt der apikalen Dominanz (ALLEWELDT und ISTAR 1969). Erst beim Auftreten von Blütenprimordien (Stadium III) ist der Kulminationspunkt der Triebwachstumsgeschwindigkeit nahezu erreicht oder überschritten (ALLEWELDT und BALKEMA 1965). Über mögliche Beziehungen zwischen der Blütenzahl/Infloreszenz und der Wachstumsintensität oder -dauer der Haupttriebe liegen u. W. bei Reben keine Angaben vor. Insofern unterscheiden sich also die Reben in ihrem Blühverhalten von sehr

vielen Holzarten, namentlich von den Obsthölzern, bei denen die Anlage von generativen Meristemen mit dem Abklingen der Apikaldominanz in Zusammenhang steht (NASR und WAREING 1961 a, b, FULFORD 1966, vgl. hierzu auch die Ausführungen über den Einfluß der Gravitation auf die Blütenbildung). Damit wird zugleich auch deutlich, daß der Spielraum für Außenfaktoren mit induzierender Wirkung, wie z. B. die Photoperiode, die zugleich auch das Triebwachstum, die Apikaldominanz und andere wachstumsphysiologische Korrelationen maßgebend regulieren, bei Obstarten wesentlich weiter zu sein scheint als bei Reben.

Somit ist der Induktor des blühauslösenden Vorganges bei Reben in der Pflanze selbst zu suchen. Als Syntheseort dürfen nach LAVEE *et al.* (1967) die Laubblätter angesehen werden.

Die sortenspezifische Konstanz der Interaktion Blattzahl und Infloreszenzdetermination, wie sie in den vorliegenden Untersuchungen nachzuweisen war, deutet darauf hin, daß einerseits die Synthese eines „Blühhormones“ als eine Funktion des Blattalters (vgl. hierzu die Ausführungen von LAM 1965) und andererseits die Bereitschaft des rezeptierenden Meristems zur Bildung von Infloreszenzprimordien als eine Funktion des physiologischen Knospenalters betrachtet werden dürfen. Daraus kann abgeleitet werden, daß Blühhormonsynthese und Infloreszenzbildung von metabolischen, in einem definierten Verhältnis zueinander stehenden Komponenten gesteuert werden, wobei es naheliegend ist, der Wirkung endogener Wachstumsregulatoren eine Primärstellung einzuräumen.

Hierbei kann zunächst an Gibberellin gedacht werden, das eine enzymespezifische Wirkung auf die m-RNS auszuüben vermag. Es bleibt allerdings noch völlig offen, ob Gibberellin bei Reben in den Synthesevorgang in den Blättern oder in den Prozeß der Differenzierung in den Knospen eingreift. Daß dessen ungeachtet der Gibberellinsäure eine spezifische Mitwirkung an der Infloreszenzbildung zugesprochen werden darf, läßt sich aus der durch CCC hervorgerufenen Infloreszenzbildung an den Axillartrieben der Reben ableiten (COOMBE 1967). Zudem ist bekannt geworden, daß CCC die endogene Gibberellinsynthese hemmt (s. CATHEY 1964). Auch bei vielen anderen Holzarten ist sowohl die blühhemmende Wirkung von Gibberellin als auch der blühfördernde Effekt von CCC mehrfach beschrieben worden (BRADLEY und CRANE 1960, GUTTRIDGE 1962, MARTH 1963, MARCELLE und SIRONVAL 1963, MCGUIRE *et al.* 1965, MODLIBOWSKA 1965, MONSELISE und HALEVY 1964, PHARIS *et al.* 1965 u. a.).

Neben Gibberellinsäure zeichnet sich eine Mitbeteiligung von Abscisinsäure am Blühprozeß ab<sup>7)</sup>: Denn wie Gibberellin greift sie in die m-RNS-Synthese ein oder blockiert ihre Inkorporation in aktive, enzymespezifische Einheiten (GALSTON und DAVIES 1969). Eine direkte Wirkung der Abscisinsäure auf die Blütenbildung leiten u. a. EL-ANTABLY und WAREING (1966) aus den Befunden einschlägiger Experimente ab.

Die Synthese eines „Blühhormons“ in den Laubblättern, resp. die Funktion der Blätter als Ausgangspunkt des Blühvorganges schließt die Notwendigkeit der Translokation des Blühimpulses vom Blatt zur Winterknospe ein. Vielfach wird eine kombinierte Translokation von Blühimpuls und Assimilation angenommen (s. Übersichtsbericht von LANG 1965). Jedoch wiesen kürzlich EVANS und WARDLAW (1966) für den Blühimpuls bei *Lolium* eine Wanderungsgeschwindigkeit von 1—2,4 cm/h und für Assimilate von 77—105 cm/h nach [bei Reben nach KOBLET (1969) 27—30 cm/h], so daß eine gemeinsame Translokation unwahrscheinlich ist. In die gleiche

<sup>7)</sup> Obwohl bei Reben noch keine Untersuchungen über die Mitwirkung von Abscisinsäure am Blühprozeß vorliegen, ist sie bisher in Rebensamen (LOTT 1968) und Rebenblättern (RAPP, pers. Mitteilung) nachgewiesen worden.

Richtung weisen die von LAVEE *et al.* (1967) vorgelegten Befunde, wenn sie mit den Ergebnissen über die Assimilattranslokation bei Reben von HALE und WEAVER (1962) sowie von KOBLET (1969) verglichen werden.

Inwieweit die Synthese des Blühimpulses von der Blattzahl oder Blattfläche abhängt, worauf LAVEE *et al.* (1967) bei Reben aufmerksam machen, bedarf noch einer eingehenderen Untersuchung. Denn EVANS und WARDLAW (1966) konnten zeigen, daß der Blühimpuls bei *Lolium* nach der Reduktion der Blattfläche auf 14—26% ihrer ursprünglichen Größe unvermindert erhalten blieb. Hingegen ist der Einfluß der Ernährungsfaktoren C und N auf die Intensität der Blütenbildung anders zu bewerten, da sie gleichermaßen für die Synthese eines „Blühormons“ als auch für die Ausbildung von reproduktiven Organen eine entscheidende Rolle spielen dürften. Die causalen Zusammenhänge sind durch Untersuchungen an Organkulturen in jüngster Zeit sehr wesentlich erhellt worden (z. B. NITSCH 1967). Es ist zu vermuten, daß die bekannt gewordenen Korrelationen zwischen Lichtintensität, Sonnenscheindauer und Temperatur einerseits und der Intensität der Blütenbildung auf der anderen Seite über eine Verbesserung der Photosyntheseleistung oder über die meist parallel verlaufende Wachstumsbeschleunigung in die Vorgänge der Blütenbildung eingreifen. Dies bedeutet, daß die bessere Versorgung der Winterknospen mit Kohlenhydraten und N-Substanzen, wie es nach einer höheren Photosyntheseaktivität zu erwarten ist, die Funktion der Winterknospe als Attraktionszentrum erhöht, wodurch sekundär korrelative Phänomene zwischen Knospe und Sproß sowie innerhalb der Knospe Geltung erlangen.

Von den züchterischen und weinbaulichen Folgerungen, die sich aus den vorliegenden Ergebnissen ableiten, sei im Hinblick auf die Ertragssicherheit auf die relativ geringere Modifikabilität der Infloreszenzzahl im Vergleich zur Blütenzahl/Knospe, den blühfördernden Effekt des aufrechten Triebwachstums und den Einfluß von N auf die Intensität der Blütenbildung hingewiesen.

### Zusammenfassung

1. Der Differenzierungsablauf der Infloreszenzbildung in den Winterknospen wurde unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Triebwachstums an älteren, im Freiland wachsenden Pflanzen beobachtet. Als Entwicklungskriterien der reproduktiven Organbildung dienten die Stadien 0 (praeflorales Primordium), I (Infloreszenzprimordium), II (Verzweigung der Infloreszenz) und III (Blütenprimordium).
2. In den Winterknospen der 5. bis 7. Insertionshöhe treten bei den Sorten Aris und Riesling Infloreszenzprimordien etwa 35 Tage nach dem Knospenaustrieb im Frühjahr auf. Der Blühimpuls breitet sich mit dem wachsenden Trieb in distaler Richtung aus, wobei ca. 6—10 Knospen unmittelbar unterhalb der Sproßspitze vegetativ bleiben. Die maximale Zahl an Infloreszenzen/Knospe ist etwa 12 Wochen nach dem Austreiben erreicht. Bei den zuerst angelegten Infloreszenzprimordien erscheinen die ersten Blütenprimordien bei Aris etwa 50 Tage nach dem Austrieb (20 Tage nach Stadium I) und bei Riesling etwa 80 Tage nach dem Austrieb (rund 45 Tage nach Stadium I). Bis zur endogenen Wachstumsruhe enthalten bei Aris 24,5% und bei Riesling 5,9% aller infloreszenzbildenden Knospen Blütenprimordien.
3. Die Anlage von Infloreszenzen ist mit der Blattentfaltungsgeschwindigkeit des Haupttriebes korreliert. Die Höhe der für die Determination erforderlichen Blattzahl/Trieb ist sortenspezifisch. Eine Klassifizierung der Sorten nach dieser Blattzahl/Trieb ergibt: Sorten mit sehr früher Infloreszenzbildung: 11—12 Blätter/Trieb (*V. silvestris*, Klon Ketsch 30), mittelfrüher: 13—15 Blätter/Trieb (*V. sil-*

- vestris*, Klon Ketsch 6, *V. labrusca*, Aris, Riesling), mittelspäter: 16—18 Blätter/  
Trieb (*V. cinerea*, Rupestris du Lot, Portugieser, Gutedel) und später Infloreszenz-  
bildung: 20—22 Blätter/Trieb (Tschausch, Rkzeteli, Rasaki).
4. Durch Applikation von Gibberellinsäure auf die Blattspreiten wird eine signifi-  
kante, vom Zeitpunkt der Behandlung und von der Sorte abhängige Hemmung  
und Blockierung der Infloreszenzbildung festgestellt. Das Maximum des Gibber-  
ellineffektes liegt bei der Sorte Aris ca. 24—28 Tage oder bei 6—9 Blättern/Trieb  
vor der Infloreszenzdetermination. Die Gibberellinhemmung der Blütenbildung  
wird im Maximum der GS-sensiblen Phase von morphologischen Veränderungen  
innerhalb der Knospen begleitet. Dabei kann es mitunter zu einem Absterben der  
Hauptknospe einer Winterknospe kommen.
  5. Eine gesteigerte N-Düngung führte bei der Sorte Aris zur Erhöhung der Infloreszenz- und Blütenzahl/Knospe bzw. je Trieb. Eine überoptimale N-Zufuhr reduzierte die Intensität der Blütenbildung.
  6. Bei horizontal und senkrecht wachsenden Trieben werden weniger Infloreszenzen/Knospe als bei aufrecht wachsenden Trieben angelegt.
  7. Die entwicklungsphysiologischen Schritte der Infloreszenz- und Blütenbildung werden dargelegt und mit den an anderen Holzpflanzen gewonnenen Befunden eingehend diskutiert. Es wird angenommen, daß die Anlage von Infloreszenzen eine Funktion des entwicklungsphysiologischen Alters der Knospen und Laubblätter darstellt, während die Anlage von Blütenprimordien primär als Ausdruck korrelativer Wechselwirkungen innerhalb der Knospe zu werten ist. Ernährungsphysiologische Komponenten bestimmen überwiegend die Infloreszenz- und Blütenzahl/Knospe. Die Klimakomponenten wirken primär über ein beschleunigtes Wachstum (Temperatur, Langtag) oder über eine verbesserte Photosynthese (Licht) auf den Prozeß der Infloreszenz- und Blütenbildung ein.
  8. Die züchterischen und weinbaulichen Aspekte der vorliegenden Untersuchungen werden angeführt.

#### Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G., 1961: Hemmung der Blütenbildung von *Vitis rupestris* durch Gibberellin. Naturwiss. 48, 628—629.
- — —, 1964 a: Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis Species*). II. Die Gibberellinreaktionen und die Knospenperiodizität. *Vitis* 4, 152—175.
- — —, 1964 b: Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis Species*). III. Die Blütenbildung. *Vitis* 4, 240—261.
- — —, 1964 c: Untersuchungen über die Blütenbildung der Reben. *Vitis* 4, 176—184.
- — — und BALKEMA, G. H., 1965: Über die Anlage von Infloreszenz- und Blütenprimordien in den Winterknospen der Rebe. Z. Acker- u. Pflanzenbau 123, 59—74.
- — — und ISTAR, A., 1969: Über die apikale Dominanz bei Reben. *Vitis* 8, 94—104.
- BAIRDWIN, J. G., 1964: The relation between weather and fruitfulness of the sultana vine. Austral. J. Agricult. Res. (Melbourne) 15, 920—928.
- BARNARD, C. and THOMAS, J. E., 1933: Fruit bud studies. II. The sultana. Different development of the fruit buds. J. Council. Sci. Ind. Res. 6, 285—294.
- BESSIS, R., 1965: Recherches sur la fertilité et les corrélations de croissance entre bourgeons chez la vigne (*Vitis vinifera* L.). Diss. Sci. Univ. Dijon.
- BRADLEY, M. V. and CRANE, J. C., 1960: Gibberellin-induced inhibition of bud development in some species of *Prunus*. Science 131, 825—826.
- BRANAS, J., 1962: Notes sur l'alimentation minérale et la fertilisation de la vigne. Progr. Agric. Viticole (Montpellier) 79, 189—197.
- — — et VERGNES, A., 1960: Effets des gibberellines sur la vigne. Progr. Agric. Viticole (Montpellier) 77, 182—191.
- — — et — — —, 1963: Nouvelles observations sur les effets des gibberellins sur la vigne. Progr. Agric. Viticole (Montpellier) 80, 75—83, 107—116.

- CATHY, H. M., 1964: Physiology of growth retarding chemicals. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 15, 271—302.
- EL-ANTABLY, H. M. M. and WAREING, P. F., 1966: Stimulation of flowering in certain short-day plants by abscisin. *Nature* 210, 328—329.
- EVANS, L. T. and WARDLAW, I. F., 1966: Independent translocation of <sup>14</sup>C-labelled assimilates and of the floral stimulus in *Lolium temulentum*. *Planta* 68, 310—326.
- FELBER, G. W., 1954: Stickstoffdüngung. Der Einfluß der zeitlichen Anwendung auf Traubenertrag, Mostqualität und Holzreife. *Weinberg u. Keller* 1, 212—217.
- FULFORD, R. M., 1966: The morphogenesis of apple buds. III. The inception of flowers. *Ann. Botany* 30, 207—219.
- GALSTON, A. W. and DAVIES, P. J., 1969: Hormonal regulation in higher plants. *Science* 163, 1288—1297.
- GUTTRIDGE, C. G., 1962: Inhibition of fruit-bud formation in apple with gibberellic acid. *Nature* 196, 1008.
- HALE, C. P. and WEAVER, R. J., 1962: The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* (Davis) 33, 89—131.
- HARTMAIR, V. und HOBL, H., 1963: Versuche zur Gibberellinwirkung auf Reben. *Mitt. Klosterneuburg A* 13, 124—133.
- HUGLIN, P., 1960: Causes déterminant les altérations de la floraison de la vigne. *Ann. Amélior. Plantes* 3, 351—358.
- JULLIARD, B. et BALTHAZARD, J., 1965: Effets physiologiques de l'acide gibberellique sur quelques variétés de vigne (*Vitis vinifera* L.). *Ann. Amélior. Plantes* 15, 61—78.
- KOBAYASHI, A., SUGIURA, A., WATANABE, H. and YAMAMURA, H., 1966: On the effect of day length on the growth and flower bud formation of grapes. *Mem. Res. Inst. Food Sci. Kyoto Univ.* 27, 15—27.
- KOBLET, W., 1969: Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluß der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben. *Wein-Wiss.* 24, 277—319.
- KOLESNIK, Z. V., 1959: The formation of inflorescences in the grape plant in winter and spring as related to the increasing of its fertility. *Bot. Zhur. (Leningrad)* 44, 1730—1734.
- LAM, S. L., 1965: Movement of the flower stimulus in *Xanthium*. *Amer. J. Bot.* 52, 924—928.
- LANG, A., 1965: Physiology of flower initiation. *Hdb. Pflanzenphysiol.* 15/1, 1380—1536. Springer-Verl., Berlin.
- LAVEE, S., REGEV, U. and SAMISH, R. M., 1967: The determination of induction and differentiation in grape vines. *Vitis* 6, 1—13.
- LONA, F., 1946: Sui fenomeni di induzione, post-efetto e localizzazione fotoperiodica. L'induzione antigena indiretta della foglie primordiali di *Xanthium italicum* Moretti. *N. Giorn. Bot. Ital.* 53, 548—575.
- LONGMAN, K. A., NASR, T. A. A. and WAREING, P. F., 1965: Gravimorphism in trees. IV. The effect of gravity on flowering. *Ann. Botany* 29, 459—473.
- — and WAREING, P. F., 1958: Effect of gravity on flowering and shoot growth in Japanese larch (*Larix leptolepis* Murray). *Nature* 182, 380—381.
- LOTT, H., 1968: Über den Nachweis von Abscisinsäure in Samen von Reben. *Vitis* 7, 221—222.
- MARCELLE, R. and SIRONVAL, C., 1963: Effects of gibberellic acid on flowering of apple trees. *Nature* 197, 405.
- MARTH, P. C., 1963: Effect of growth retardants on flowering, fruiting, and vegetative growth of holly (*Ilex*). *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 83, 777—781.
- MAY, P., 1960: Effect of direction of growth on Sultana canes. *Nature* 185, 394—395.
- — , 1964: Über die Knospen- und Infloreszenzentwicklung der Rebe. *Wein-Wiss.* 19, 457—485.
- — , 1965: Reducing inflorescence formation by shading individual sultana buds. *Austral. J. Biol. Sci.* 18, 463—473.
- — , 1966: The effect of direction of shoot growth on fruitfulness and yield of Sultana vines. *Austral. J. Agricult. Res. (Melbourne)* 17, 479—490.
- — and ANTCLEIF, A., 1963: The effect of shading on fruitfulness and yield in the Sultana. *J. Hort. Sci.* 38, 85—94.
- — and — — , 1964: Fruit bud initiation. *J. Austral. Inst. Agric. Sci.* 30, 106—112.
- MCGUIRE, J. J., KITCHIN, J. T. and DAVIDSON, R., 1965: The effect of different growth retardants on the growth and flowering of *Rhododendron obtusum* "Hinodogiri". *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 86, 761—763.
- MELKONIAN, A. S., 1964: Über die Anlage von generativen Organen in den Winterknospen junger Rebstöcke. *Vinod. i Vinograd.* 5, 35—41.
- MODLIBOWSKA, I., 1965: Effects of (2-Chloroethyl)trimethylammonium chloride and gibberellic acid on growth, fruit bud formation and frost resistance in one-year-old pear trees. *Nature* 208, 503—594.

- MONSELISE, S. P. and HALEVY, A. H., 1964: Chemical inhibition and promotion of citrus flower and induction. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 84, 141—146.
- NASR, T. A. A. and WAREING, P. F., 1961: Studies on flower initiation in black currant. I. Some internal factors affecting flowering. J. Hort. Sci. 36, 1—10
- — and — —, 1961 b: Studies on flower initiation in black currant. II. Photoperiodic induction of flowering. J. Hort. Sci. 36, 11—17.
- NEGRUL, A. M. and GORDEJEWA, L. N., 1967: Anatomische und histochemische Untersuchungen der Rebknospen im Zusammenhang mit der kritischen Periode ihrer Ausbildung. Izv. Timiryazevsk. Sel'skokhoz. Akad. (Moskau) 6, 19—35.
- NIKOV, M., 1964: Sprouting of winter buds in vines in the year of their formation. Gradin. Lozarska Nauka (Sofia) 1 (7), 65—76.
- NITSCH, J. P., 1967: Towards a biochemistry of flowering and fruiting: Contributions of the "in vitro" technique. Proc. XVII Internat. Hort. Congr. 3, 291—308.
- PHARIS, R. P., RUDDAT, M. D. E., PHILLIPS, C. C. and HEFFMANN, E., 1965: Precocious flowering of Arizona cypress with gibberellin. Canad. J. Bot. 43, 923—927.
- RANIERI, M. DE und SCARASCIA VENEZIAN, M. E., 1964: Differenzierung der Knospen bei der Sorte Maria Pirovano. Atti Accad. Vite e Vino (Siena) 16, 57—83.
- RIVES, M. et POUGET, R., 1958: Action de la gibberelline sur la dormance de la vigne (*Vitis vinifera* L.). C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. (Paris) 248, 3600—3602.
- SALISBURY, F. B., 1963: The flowering process. Pergamon Press, Oxford.
- SNYDER, J. C., 1933: Primordial development of the inflorescence of the Concord grapes. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 30, 247—252.
- TROMP, J., 1967: Fruit-bud formation and shoot growth in apple in relation to gravity. Naturwiss. 54, 95.
- —, 1968: Flower-bud formation and shoot growth in apple as affected by shoot orientation. Acta Bot. Neerl. 17, 212—220.
- VERGNES, A., 1961: Sur quelques effets de la gibberelline. Progr. Agric. Viticole (Montpellier) 78.
- WAGNER, R., 1966: Effets d'un éclairage d'appoint sur la fertilité des bourgeons de la vigne. C. R. Hebd. Séances Acad. Agricult. France 52, 670—673.
- WAREING, P. F. and NASR, T., 1958: Effects of gravity on growth, apical dominance and flowering in fruit trees. Nature 182, 379—380.
- WEAVER, R. J., 1960: Toxicity of gibberellin to seedless and seeded varieties of *Vitis vinifera*. Nature 187, 1135—1136.
- WINKLER, A. J., 1962: General viticulture. Univ. of Calif. Press, Berkeley.
- — and SHERSETTIN, E. M., 1937: Fruit-bud and flower formation in the Sultanina grape. Hilgardia (Davis) 10, 589—611.
- ZEEVAART, J. A. D., 1962: Physiology of flowering. Science 137, 723—731.

Eingegangen am 28. 10. 1969

Prof. Dr. G. ALLEWELDT  
 Institut für Weinbau  
 Universität Hohenheim  
 7 Stuttgart-Hohenheim  
 Dr. E. ILTER  
 Ege Üniv. Ziraat Fac.  
 Izmir-Bornova  
 Türkei