

# Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis* Species)<sup>1)</sup>

## I. Die photoperiodischen Wachstumsreaktionen

von  
G. ALLEWELDT

Inhalt:	<b>Einleitung</b> . . . . .	11
	<b>Ergebnisse</b> . . . . .	14
	<b>I. Triebwachstum</b> . . . . .	14
	<b>A. Photoperiodische Wachstumsreaktionen</b> . . . . .	14
	1. Internodienlänge und Blattentfaltungsrates . . . . .	14
	2. Wachstumsverlauf . . . . .	13
	3. Holzreife . . . . .	21
	4. Verzweigung . . . . .	21
	5. Laubfall und Blattstruktur . . . . .	23
	6. Wurzelwachstum . . . . .	24
	7. Trockensubstanzbildung . . . . .	25
	Diskussion . . . . .	27
	<b>B. Kausalanalytische Untersuchungen über das Wirkungsprinzip der photoperiodischen Reaktion</b> . . . . .	29
	1. Die Wirkung der Lichtfarbe . . . . .	29
	2. Perzeption und Translokation des photoperiodischen Reizes . . . . .	30
	a) Wirkung der partiellen Entblätterung . . . . .	30
	b) Perzeption und Translokation . . . . .	31
	3. Einfluß einer Tageslängenvorbehandlung auf den Wachstumsmodus von Gewebeexplantaten . . . . .	38
	Diskussion . . . . .	36
	<b>C. Einfluß von Gibberellin auf das Sproßwachstum<sup>2)</sup></b> . . . . .	
	<b>II. Knospenruhe, Wachstumsruhe und Knospenaustrieb</b> . . . . .	
	<b>III. Blütenbildung</b> . . . . .	
	<b>Schlußbetrachtung</b> . . . . .	
	<b>Zusammenfassung</b> . . . . .	
	<b>Literaturverzeichnis</b> . . . . .	

### Einleitung

Als mehrjähriges Holzgewächs paßt sich die Rebe — wie alle perennierenden Arten — den jahresperiodischen Klimaschwankungen durch einen steten Rhythmus zwischen hoher Wachstumsintensität und einem Zustand tiefer Anabiose an. Diese Periodizität wird weitgehend durch innere, autonome Vorgänge gesteuert und durch äußere, autonome Komponenten überlagert und modifiziert, jedoch nicht aufgehoben

<sup>1)</sup> Gekürzter, erster Teil einer Habilitationsschrift zur Erlangung der *venia legendi* an der Landwirtschaftlichen Fakultät der Justus-Liebig-Universität Gießen.

Für die finanzielle Unterstützung bei der Durchführung einiger Untersuchungen bin ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, und dem Forschungsring des Deutschen Weinbaues bei der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft zu großem Dank verpflichtet.

<sup>2)</sup> Die Abschnitte IC, II und III, sowie Schlußbetrachtung und Zusammenfassung werden in den nächsten Heften dieser Zeitschrift erscheinen.

oder ausschließlich reguliert. Der stete Wechsel zwischen Wachstum und Ruhe ist damit ein Charakteristikum des Lebenslaufes mehrjähriger Pflanzen. Allein die zeitliche Folge und die Intensität und Dauer des rhythmischen Ausschlags sind modifikativ beeinflussbar (THIMANN 1958, VEGIS 1961).

Von den Umweltfaktoren, die die Phasenfolge der Wachstumsperiodizität modifizieren, nehmen die klimatischen Komponenten eine Vorrangstellung ein. So wird vor allem die Wachstumsintensität der oberirdischen Triebe vor der Temperatur und vom Wachstumsfaktor Licht beeinflusst. Das Licht wiederum wirkt hierbei als Energiespender wie auch in reizphysiologischer, spezifisch photoperiodischer Hinsicht wachstumsregulierend (WAREING 1956, NITSCH 1957 b, ALLEWELDT 1957). Enge Beziehungen zwischen der Verbreitung von Ökotypen und der Tageslänge des Standortes sind erkennbar.

Tageslänge und Temperatur erwiesen sich neben anderen Faktoren des Klimas und des Bodens auch für das Einsetzen und für die Aufhebung der Wachstumsruhe als die wichtigsten auslösenden Prinzipien (DOORENBOS 1953, SAMISH 1954, VEGIS 1955).

Parallel zur Periodizität des vegetativen Wachstums laufen umweltlabile Prozesse in der Pflanze ab, die zur Blühreife führen. Die Kausalanalyse dieses sehr komplexen Vorganges ist auf Grund der Langlebigkeit der Holzpflanzen nur wenig fortgeschritten. Es wird von einer Jugend- und Altersphase, von einem Primär- oder Sekundärstadium gesprochen (FRITZSCHE 1948, PASSECKER 1952, SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL 1954), ohne damit aber irgendwelche blühauslösende Mechanismen exakt zu definieren. Neuere Untersuchungen, besonders von WAREING (1959 a), haben die Bedeutung klimatischer Faktoren für das Einsetzen eines reproduktiven Lebensabschnittes aufgezeigt.

Dennoch ist nach allen bisher vorliegenden Befunden den Ernährungsfaktoren für den Eintritt der Blühreife eine dominierende Rolle anzuerkennen, die sowohl direkt (Düngung), als auch indirekt (Unterlage) variiert werden können.

Die Reben sind den eben skizzierten Gesetzmäßigkeiten in gleicher Weise unterworfen. Die vielen Einzelbeobachtungen und Untersuchungen lassen aber nur bedingt einen detaillierten Gesamtüberblick der Jahresrhythmik aus der Sicht der Umweltabhängigkeit erkennen. Diese Ergebnisse zusammenzufassen und durch experimentelle Untersuchungen zu ergänzen und zu erweitern, ist die wichtigste Aufgabe vorliegender Ausführungen. Dabei fand der Tageslängeneffekt auf das vegetative Wachstum eine besondere Berücksichtigung, wobei es darum ging, den spezifisch reizphysiologischen Einfluß der Tageslänge vom unspezifisch quantitativen Effekt der Lichtmenge herauszuschälen. Denn nach den Beobachtungen von HACKBARTH und SCHERZ (1935), sowie von HUSFELD (1936), die von POTAPENKO (1950, 1961) und GRETSCHISCHNIKOW (1958) ergänzt wurden, liegen bei Reben sortenspezifische Reaktionen photoperiodischer Art vor. Sie verdienen im Hinblick auf die Züchtung reblaus- und peronosporaresistenter Reben unter Verwendung von *V. vinifera* und amerikanischen Wildformen Beachtung. Die Erweiterung dieser Ergebnisse durch eine quantitative Betrachtungsweise und im Zusammenhang mit anderen Milieueinflüssen, wie Temperatur, Ernährung u. a., erschien mithin vordringlich. Einen weiteren Raum nehmen ferner Untersuchungen über die Wirkung von Gibberellin auf Wachstum und Blütenbildung ein, da sich ein enger Zusammenhang zwischen Tageslängenreaktion und Gibberellinempfindlichkeit ergab (ALLEWELDT 1960), und COOMBE (1960) gibberellinartige Substanzen im Fruchtknotengewebe von *V. vinifera* nachweisen konnte.

Im einzelnen werden Triebwachstum, Knospenruhe und die Modifikabilität der Blütenbildung besprochen, ihre Auswirkungen auf den Stoffwechsel- und Hormonhaushalt analysiert und die Bedeutung der Befunde für Züchtung und Weinbau diskutiert.

### Material und Methoden

Wegen der hohen Heterogenität von Sämlingspopulationen der gewöhnlich nur vegetativ vermehrten Reben wurde ausschließlich auf Klonenmaterial des Forschungs-Institutes zurückgegriffen. Hierbei handelt es sich um Sproßachsenstecklinge von verschiedenen *V. vinifera*-Kultursorten, von amerikanischen Wildformen und von interspezifischen Kreuzungssämlingen. Die Stecklinge wurden unter normalen Kulturbedingungen zur Bewurzelung und zum Austreiben gebracht, später in Tontöpfe mit einem oberen Durchmesser von 10 cm (Inhalt etwa 500 ml) umgepflanzt und für Versuchszwecke auf gleichmäßiges Wachstum selektioniert. Sofern andere Aufzuchtbedingungen gewählt wurden, werden sie bei der Besprechung der Versuchsergebnisse genannt werden. Bei der Verwendung von 2- oder 3jährigen Reben wurden die Topfpflanzen bis zum Versuchsbeginn in Frühbeetkästen aufgestellt und im Versuchsjahr auf 2 Knospen/Pflanze zurückgeschnitten.

Mit wenigen Ausnahmen wurden alle Versuche in einem heizbaren Gewächshaus durchgeführt, wodurch ein Temperaturabfall unter 20° C vermieden werden konnte. Eine Kühlung im Hochsommer war nur bedingt möglich. Für Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur standen Lichtthermostate mit einer Genauigkeit von  $\pm 1,0^\circ$  C zur Verfügung, resp. Konstanträume mit elektrischer Beleuchtung und einer Temperaturregulierbarkeit von  $\pm 1,0^\circ$  C.

Die Tageslänge<sup>3)</sup> wurde durch Abdunkeln der Pflanzen mit lichtdichten Vorhängen und einer automatisch schaltbaren Zusatzlichtanlage reguliert. Als Lichtquellen dienten Osram HNI de Luxe und Osram HNT Leuchtstofflampen. Die Lichtintensität betrug im Mittel 1500 Lx. Gleiches Licht wurde für die Unterbrechung langer Dunkelperioden (Störlicht) von 24.00 bis 1.00 Uhr gegeben. Grundsätzlich wurde die Gesamtlichtdauer der Störlicht-Varianten auf die Lichtdauer des gewählten Kurztages abgestimmt. Die Tageslängenbehandlung wurde so durchgeführt, daß mit Ausnahme der im Normaltag wachsenden Pflanzen alle Varianten 8 bis 9 Stunden Tageslicht erhielten. Durch Ein- und Ausschalten des Lichtes vor und nach der Hauptlichtperiode war eine exakte Einhaltung der Photoperiode möglich. In den Konstanträumen wurden die Pflanzen mit Phillips Warmton de Luxe Leuchtstoffröhren und HPL-Lampen von 250 W bestrahlt. Die Beleuchtungsintensität betrug 10—12000 Lx. Wie Versuche zeigten, war das Wachstum der Pflanzen unter diesen Lichtbedingungen sehr gut.

Düngung und Wasserversorgung entsprachen den normalen Kulturbedingungen. Eine Nährstoffzufuhr erfolgte in zeitlichen Abständen mit dem Gießwasser. Lediglich in den Versuchsreihen, in denen die meist 2jährigen Reben in Mitscherlich-Kulturgefäße gepflanzt wurden (2 Pflanzen/Gefäß), war eine exakte Nährstoffvariation möglich. Als Grunddüngung erhielten die Versuchspflanzen 1,0 g CaCO<sub>3</sub>, 0,5 g MgSO<sub>4</sub>, und ein wenig FeSO<sub>4</sub>. Die Normalgabe an N, K<sub>2</sub>O, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> betrug 0,5 g N (NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>), 0,75 g K<sub>2</sub>O (K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) und 0,5 g P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> Ca (H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>, die je nach Versuchsbedingungen gesteigert wurden. Einzelheiten sind im Versuchsteil angegeben worden.

<sup>3)</sup> Tageslängen: NT: Normaltag, LT: Langtag, KT: Kurztage.

In einer Reihe von Experimenten wurde die Wirkung von Gibberellin<sup>1)</sup> und anderen Wuchsstoffen auf das Wachstum und auf die Anlage von Blütenprimordien überprüft. Hierbei wurden in der Regel wässrige Lösungen oder ein Gibberellin-Lanolin-Gemisch verwendet. Die Applikation erfolgt durch Auftropfen auf die Blattspreite, durch Eintauchen der Sproßspitze oder durch Auftragen des Wirkstoff-Lanolin-Gemisches ringförmig um die Sproßachse. Die applizierte Gibberellinmenge wurde quantitativ erfaßt und in den Zusammenstellungen aufgeführt.

Die Jahresperiodizität des Wachstums schränkte die Versuchstätigkeit auf die Zeit von etwa Anfang April bis Ende Oktober ein. Auf die Wintermonate entfielen Untersuchungen über die Aufhebung der Wachstumsruhe. Wegen der Bedeutung dieser Wachstumsrhythmik auf das Versuchsergebnis, ist die jeweilige Versuchsdauer im experimentellen Teil angeführt. Zudem sind die hier wiedergegebenen Versuche mehrfach mit gleichem Ergebnis durchgeführt worden, um die Signifikanz und Reproduktivität der Befunde sicherzustellen.

## Ergebnisse

### I. Das Triebwachstum

#### A. Photoperiodische Wachstumsreaktionen

##### 1. Internodienlänge und Blattentfaltungsrates

Die Sproßachse der *Vitis*-Arten stellt ein Sympodium dar, bei dem die Triebspitze zumeist nach einem 1- oder 2gliedrigem Monochasium als Ranke umgebildet ist. Internodienlänge und Blattzahl (= Nodienzahl) mehrerer Monochasien bestimmen daher Triebwachstum und Trieblänge. Dies hat zur Folge, daß keine endterminale Ruheknospe ausgebildet wird und Axillarien an primären Verzweigungsästen (Kurztriebe) die Funktion der Ruheknospen übernehmen.

Durch das Einwirken verschiedener Tageslängen werden beide Komponenten der Trieblänge verändert, wie aus Tabelle 1 zu ersehen ist. Mit abnehmender Tageslänge geht eine zunehmende Reduktion der Wachstumsgeschwindigkeit einher. Die Differenz zwischen der Wuchslängenzunahme im Kurztag (10 und 12 Stunden) und im Langtag ist bei allen Sorten statistisch signifikant; die Größe der Differenz aber ist sortenspezifisch. Sie wird durch den  $LT : KT$ -Quotienten charakterisiert, welcher bei den Sorten Riesling, FS. 4-201-39 und Sbl. 2-19-58 niedriger ist als bei Riparia G 80 oder FS. 4-195-39. Das bedeutet, daß die Wachstumsgeschwindigkeit der erstgenannten Sorten, die als *vinifera*-Reaktionstypen bezeichnet werden können, weniger durch die Tageslänge verändert wird als die der letzteren, den *riparia*-Reaktionstypen. Zwischen beiden Reaktionstypen besteht ein fluktuierender Übergang. Er wird in diesem Versuch von der Zuchtsorte Sbl. 2-19-58 repräsentiert, der zwar im 12stündigen Kurztag ähnlich wie Riesling und FS. 4-201-39 reagiert, aber im 10stündigen Kurztag eine Mittelstellung einnimmt. Betrachten wir hierzu die auf einen 10stündigen Kurztag berechneten  $LT : KT$ -Quotienten:

Riesling	2,19
FS. 4-201-39	2,58
Sbl. 2-19-58	6,67
Riparia G 80	18,90
FS. 4-195-39	34,40

Der  $LT : KT$ -Quotient ist keine konstante Größe. Er wird von zahlreichen Faktoren variiert, von denen namentlich das Lebensalter der Pflanzen hervorzuheben

<sup>1)</sup> Den Firmen Boehringer & Söhne, Mannheim-Waldhof und Merck, Sharp & Dohme, Harlem (Holland) danke ich für die freundliche Überlassung der Gibberellinpräparate (reine Gibberellinsäure oder Kaliumgibberellat).

Tabelle 1  
Einfluß der Tageslänge auf das Triebwachstum

Sorte	Tageslänge	Wachslängenzunahme in cm				LT <sup>2)</sup> KT	Zunahme der Blattzahl				Indernödi- länge in cm
		Diff. <sup>1)</sup>		n	Diff.						
		$\bar{x}$	$\pm m$		abs.	rel.	$\bar{x}$	$\pm m$	abs.	rel.	$\bar{x}$
Riesling	NT	100,1	2,6	— 20,7	84	1,64	23,7	0,62	— 0,8	95	4,3
	Störlicht	120,8	3,9	—	100		24,8	1,16	—	100	4,9
	12	73,5	2,8	— 47,3	61		20,0	0,71	— 4,8	81	3,7
	10	55,2	5,5	— 65,6	46		16,8	1,44	— 8,0	68	3,3
FS. 4-201-39	NT	95,0	2,3	— 8,2	92	1,56	19,5	0,57	— 1,3	94	4,9
	Störlicht	103,2	4,3	—	1100		20,8	0,59	—	100	5,0
	12	66,0	5,8	— 37,2	64		17,4	0,84	— 3,4	84	3,8
	10	40,2	4,1	— 63,0	39		12,4	1,22	— 8,4	60	3,2
Sbl. 2-19-58	NT	127,8	3,3	— 5,6	96	1,65	22,4	0,60	— 1,6	93	5,7
	Störlicht	132,2	5,7	—	100		24,0	0,84	—	100	5,5
	12	80,2	3,6	— 52,0	61		17,2	0,50	— 6,8	72	4,7
	10	19,8	2,1	—112,4	15		6,0	0,01	—18,0	25	3,3
Riparia G 80	NT	151,6	4,6	— 9,2	106	2,57	18,5	0,59	+ 2,1	113	8,2
	Störlicht	142,4	7,6	—	100		16,4	0,95	—	100	8,7
	12	55,2	2,8	— 87,2	39		11,8	0,39	— 4,6	72	4,7
	10	7,6	1,0	+ 134,8	5		2,8	0,39	—13,6	17	2,7
FS. 4-195-39	NT	96,1	4,2	— 17,4	85	3,26	17,5	0,74	— 1,0	95	5,5
	Störlicht	113,5	5,0	—	100		18,5	1,00	—	100	7,3
	12	34,8	4,4	— 78,7	31		7,3	1,22	—11,2	39	4,7
	10	3,3	0,6	—110,2	3		2,2	0,22	—16,3	12	1,5

Versuchsdauer: 57 d (20. 4. bis 15. 6 1959)

<sup>1)</sup> Differenz zur „Störlicht“-Variante

<sup>2)</sup> Quotient der „Störlicht“ : „12-Stunden“-Variante

Die Umwelabhängigkeit des vegetativen Wachstums

ist. Bereits bei 2jährigen Pflanzen ist die photoperiodische Sensibilität gegenüber 1jährigen ein wenig herabgesetzt. Dies läßt auf das Mitwirken ernährungsphysiologischer Komponenten (vergl. auch Tabelle 3) schließen. Naturgemäß wird der LT:KT-Quotient ferner durch die Versuchsdauer bestimmt, wodurch der Vergleich mehrerer Versuchsreihen untereinander nicht über die absolute Höhe des Quotienten möglich ist, sondern nur auf Grund seiner Stellung innerhalb einer Versuchsreihe (Tabelle 2). Die photoperiodische Sensibilität einer Sorte

Tabelle 2  
Der LT:KT-Quotient\*) der Wuchslängenzunahme bei Reben in verschiedenen Versuchsreihen

Versuchsdauer	<i>vinifera</i> -Reaktionstyp		<i>riparia</i> -Reaktionstyp	
	Sorte	LT:KT	Sorte	LT:KT
1. 79 Tage	Riesling	2,58	Riparia G 80	6,46
6. 5. — 24. 7. 58	FS. 4-201-39	2,21	FS. 4-195-39	14,90
2. 50 Tage	Riesling	1,48	Riparia G 1	5,85
12. 5. — 1. 7. 59	FS. 4-201-39	1,80	FS. 4-195-39	3,74
3. 56 Tage	Riesling	1,64	Riparia G 80	2,57
20. 4. — 15. 6. 59	FS. 4-201-39	1,56	FS. 4-195-39	3,26
4. 64 Tage	Riesling	1,69	Riparia G 2	2,60
26. 4. — 28. 6. 61	Sylvaner	1,26	FS. 4-195-39	2,29
5. 31 Tage	FS. 4-201-39	2,08	Kober 5 BB	2,54
27. 6. — 18. 7. 61				
6. 51 Tage	Riesling	2,34	Kober 5 BB	2,75
6. 7. — 26. 8. 59	FS. 4-201-39	1,35	FS. 4-175-30	2,45
	Sylvaner	1,85	Rupestris du Lot	2,59
7. 65 Tage				
12. 5. — 16. 7. 59	Riesling	3,55	FS. 4-195-39	11,26

\*) LT = Störlicht oder Normaltag (Versuch 6), KT = 10- bis 13-Stundentag

ist daher nicht allein durch das Längenwachstum im Kurzttag charakterisiert, sondern vielmehr durch die Relation zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit im Langtag und im Kurzttag.

Die Wachstumsgeschwindigkeit aber einzig als Funktion der Tageslänge anzusprechen, wäre eine sehr einseitige Betrachtung. Sie ist nur als Ausdruck einer Komplexwirkung (v. BOGUSLAWSKI 1959) im Zusammenhang mit anderen Umweltkomponenten zu verstehen. Zum photoperiodischen, reizphysiologischen Phänomen der Wuchslängenveränderung treten ernährungsphysiologische Kräfte hinzu, welche die photoperiodische Wachstumsgeschwindigkeitsreaktion variieren. Als Beispiel möge zunächst der Einfluß der N-Düngung und der Wasserversorgung auf das Längenwachstum einiger Sorten im Normaltag dienen (Tabelle 3). Besonders hervorzuheben ist die Reaktionsamplitude zwischen Wildformen und Intensivsorten, vor allem hinsichtlich der N-Wirkung. Die Wuchslänge wird durch N bei Riesling wesentlich stärker beeinflusst als bei *V. rupestris*.

Tabelle 3

Einfluß der Wasserversorgung und der N-Düngung auf die Wuchslängenzunahme

Sorte	Wasser- versorgung in % der WK	N-Düngung in g/Gefäß					
		0,5		1,5		Diff.	
		Wuchslängenzunahme in cm				abs.	rel.
		$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$		
Riesling	50	70,1	8,4	132,1	7,8	+62,0	189
	80	86,0	8,0	141,4	9,9	+55,4	164
	Diff.: abs. rel.	+ 15,9 123		+ 9,3 107			
Rupestris St. George	50	121,0	4,8	130,6	7,1	+ 9,4	108
	80	135,3	5,4	155,6	6,5	+20,3	116
	Diff.: abs. rel.	+ 14,3 112		+ 25,0 119			
Riparia G 2	50	122,0	5,5	167,4	15,5	+45,4	137
	80	135,8	5,7	206,1	11,1	+70,3	152
	Diff.: abs. rel.	+ 13,8 111		+ 38,7 123			

Eine wuchslängenfördernde N-Wirkung war bei Riesling auch im Kurztag (10 Stunden, Konstantraum) zu beobachten. So betrug die Gesamtwuchslänge der 2triebigen Versuchspflanzen  $159,7 \pm 6,9$  cm und  $196,0 \pm 7,6$  cm nach einer N-Düngung von 0,5 oder 1,5 g/Gefäß. Unter den selben Bedingungen stieg die Wuchslängenzunahme im Langtag von  $264,0 \pm 9,4$  cm auf  $336,2 \pm 8,8$  cm an. Der LT:KT-Quotient der Wuchslängenzunahme blieb mithin annähernd konstant (1,65 bzw. 1,72). Im Hinblick auf die Reaktionsnorm (Tabelle 3) ist damit zu rechnen, daß unspezifische Wirkungsfaktoren zu einer Relationsverschiebung des photoperiodischen Verhaltens zwischen den Sorten führen können.

Überblicken wir die bisherigen Ergebnisse, so liegen bei Reben zwei photoperiodische Reaktionstypen vor, die durch einen fließenden Übergang miteinander verbunden sind. Zur ersten Gruppe gehören die *vinifera*-Reaktionstypen Riesling, Sylvaner und FS. 4-201-39 mit einem stets niedrigerem LT:KT-Quotienten als die Vertreter der zweiten Gruppe, des *riparia*-Reaktionstyps, wie die Wildformen *V. riparia* und *V. rupestris*, die Unterlagssorte Kober 5 BB (*V. berlandieri* × *V. riparia*), sowie der interspezifische Zuchtstamm FS. 4-195-39.

Die morphogenetische Analyse der Wuchslängenreaktion im Kurztag ergibt, daß die Internodienstreckung früher und stärker reduziert wird als die Blattbildung (Blattzahl, Nodienzahl). Diese Beobachtung stimmt mit den Befunden von DOWNS und BORTHWICK (1956 b) an *Weigela florida* L. und von PIRINGER, DOWNS und BORTHWICK (1958) an *Rauwolfia vomitoria* Afzel überein. Es ist daher zwischen der Tageslängenwirkung auf die Internodienstreckung und auf die Blattentfaltungsrates (Nodienzahl) zu unterscheiden, wie Experimente an partiell entblättern Pflanzen noch deutlicher zeigen werden (Seite 31). Dabei ist im Langtag neben einer spezifischen Stimulation der Blattentfaltungsrates noch mit einer unspezifischen Förderung der Wuchslänge durch eine sortentypische Internodienlänge zu rechnen. Somit wäre die Blattbildung in diesem Fall als sekundäre Folgeerscheinung einer Zellstreckung anzusehen, sofern diese als Charakteristikum der Internodienlänge angesehen wird (vergl. hierzu noch den Einfluß von Gibberellin auf das Triebblängenwachstum).

Umgekehrt aber führt eine Hemmung der Internodienlänge (Zellstreckung) durch Kurztag oder durch partielle Entblätterung (Seite 30) nicht zwangsläufig zu einer Verlangsamung oder einem völligen Sistieren der Blattentfaltungsrates (Nodienzahl)

## 2. Wachstumsverlauf

Die statische Betrachtungsweise der Tageslängenreaktion, wie sie ihren Niederschlag im LT : KT-Quotienten gefunden hat, läßt nur bedingt den Ablauf der photoperiodisch kontrollierten Wachstumsgeschwindigkeit erkennen. Hier hat die Analyse der Dynamik, des zeitlichen Reaktionsablaufes einzusetzen.

Bereits in den ersten photoperiodischen Untersuchungen war nach Einsetzen der Kurztagbehandlung gegenüber den im Langtag wachsenden Pflanzen eine geringe Wuchslängenförderung festzustellen, die dann erst durch eine beachtliche Hemmung abgelöst wurde. In einem Versuch wurde beispielsweise nach 10tägiger KT-Einwirkung (Tageslänge 10 und 12 Stunden) bei FS. 4-201-39 eine Wuchslängenzunahme von 9,5 cm und bei FS. 4-195-39 von 6,1 cm gegenüber 8,6 cm bzw. 4,6 cm im Normaltag gemessen. Bei dem in Tabelle 1 wiedergegebenen Versuch war im 12stündigen KT gegenüber NT eine kurzfristige Wachstumsstimulation zu beobachten. Sie betrug bei Riesling nach 32tägiger Versuchsdauer 43% und bei FS. 4-201-39 noch 78%. Die Vermutung, daß es sich hierbei um eine durch die Art der Verdunkelungsanlage bedingten Temperatureffekt handeln könnte, wurde durch einen Versuch im Konstantraum wiederlegt (Tabelle 4). Zudem beschrieben MOSIKOV (1932) und SCEPOTIEV (1939, 1943) das gleiche Phänomen an *Ailanthus glandulosa* Desf., *Morus alba* L., *Robinia pseudoacacia* L. und *Salix alba* L.

Tabelle 4

Wachstumsverlauf von Riesling im LT (Störlicht) und im KT (11 Stunden) bei konstanter Temperatur

Tageslänge	Wuchslängenzunahme in cm ... Tage nach Versuchsbeginn							
	6	14	21	27	33	43	51	65
Störlicht	14,2	25,4	37,7	48,7	56,4	67,4	76,9	93,7
11 Stunden	16,7	32,4	42,5	48,1	55,2	58,1	59,5	61,6
Diff. abs.	+2,5	+7,0	+4,8	-0,6	-1,2	-9,3	-17,4	-32,1
rel.	118	128	113	99	98	86	78	74

Tageslänge: Störlicht: 7.00—17.00 Uhr + 23.00—0.30 Uhr (= 11 h)

KT: 7.00—18.00 Uhr (= 11 h)

Temperatur: 28° von 7.00—18.00 Uhr und 22° von 18.00—7.00 Uhr

Die zeitlich begrenzte Wuchslängenförderung im Kurztag wird sehr bald von einer zunehmend langsamer werdenden Wuchsgeschwindigkeit abgelöst, bis schließlich der Wert „0“ erreicht ist. Der Wachstumsstillstand ist aber nicht einer absoluten, echten Wachstumsruhe gleichzusetzen. Denn das Umstellen von im Kurztag wachsenden Reben in den Langtag, also die Beseitigung des hemmauslösenden Faktors, kann zu einer sofortigen Wiederaufnahme des Längenwachstums führen (Abb. 1), wobei sehr deutlich die vorübergehende Reduktion der Internodienstreckung durch Kurztag zu erkennen ist. Eine „photoperiodische Nachwirkung“ (RASUMOV 1929/30) ist hinsichtlich der Internodienstreckung nicht festzustellen. Wirkt aber Kurztag längere Zeit auf die Pflanze ein, so stirbt das Sproßmeristem der

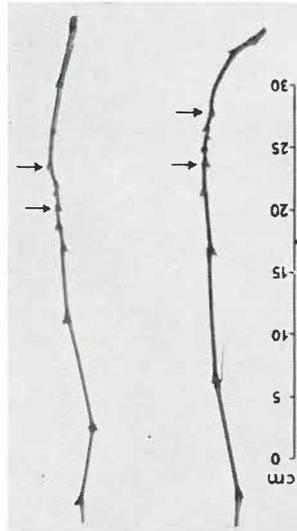


Abb. 1: Einfluß der Tageslänge auf die Internodienstreckung von FS. 4-195-39

Beginn und Ende der Kurztagbehandlung durch Pfeile angegeben.

sympodial wachsenden Rebe ab, wobei schließlich als Folgeaktion ein oder mehrere apikale Monochasialglieder vertrocknen und abgeworfen werden. Dieses Stadium der Kurztagreaktion wurde bei den in Abbildung 1 photographierten Pflanzen noch nicht erreicht. Wachstumsstillstand und Wachstumsruhe sind zwei verschiedene Stadien eines vermutlich gleichen Vorganges. Sie können aber auch als zwei verschiedene Prozesse aufgefaßt werden (WAREING 1956, DOWNS und BORTHWICK 1956 a), auch wenn sie durch die Tageslänge bestimmt werden und dem gleichen Photoreaktionssystem gehorchen (DOWNS 1959).

Die Dauer der Wachstumszunahme im Kurztag und der Zeitpunkt des allmählichen Braunwerdens des Sproßmeristems sind sortenspezifisch und entsprechen den bekannten Wuchslängenrelationen (LT : KT-Quotient): Sorten mit einem niedrigen Quotienten besitzen auch die Fähigkeit, zeitlich länger im Kurztag zu wachsen als Sorten mit einem hohen Quotienten. So betrug im 11stündigen KT z. B. die Wachstumsdauer bei einem am 6. 5. 1958 begonnenen Versuch bei Riesling und FS. 4-201-39 45 bzw. 78 Tage und bei Sbl. 2-19-58, FS. 4-195-39 und Riparia G 80 aber nur 18, 18 bzw. 13 Tage. Naturgemäß ist das Merkmal „Wachstumsdauer“ wie die Wuchslängenzunahme allen Wachstumsfaktoren unterworfen und so auch vom Pflanzenalter abhängig. Ferner spielt der jahreszeitliche Beginn der Kurztagwirkung eine sehr entscheidende Rolle, da die Wachstumsintensität der Reben einem jahreszeitlichen Rhythmus unterliegt (KOSTINA 1957, HUGLIN 1958, BRANAS, BERNON und LEVADOUX 1946, DASCHKEWITSCH 1957, KONDO 1955, 1959, POTAPENKO 1961 u. a.). Der Kurztageffekt ist deshalb im Spätsommer bei gleichzeitig nachlassender Wachstumsenergie ausgeprägter als im Frühjahr oder im Frühsommer (ALLEWELDT 1960, ALLEWELDT und RADLER 1962), wodurch die bisher als sortenspezifisch angesehenen quantitativen Reaktionsunterschiede verringert oder aufgehoben werden können.

Die Kurztagwirkung kann, wie aus den mitgeteilten Versuchsergebnissen hervorgeht, durch eine kurzfristige Unterbrechung der Dunkelphase mit Licht relativ geringer und assimilatorisch unwirksamer Intensität aufgehoben werden. Das Phänomen des Störlichtes (KATUNSKIJ 1936, HAMNER und BONNER 1938) gilt als ein wesentliches Kriterium für das Vorliegen einer reizphysiologischen Lichtreaktion. Dies gilt sowohl für die Blütenbildung als auch für die durch die Photoperiode bedingten Wachstumsveränderungen an Holzpflanzen (WAREING 1956).

Bei Reben wirkt Störlicht (Kurztag + kurzfristige Lichteinwirkung während der langen Dunkelphase) reizphysiologisch wie Langtag. Die Sorten, die sich als sehr Kurztag-sensibel erwiesen (*V. riparia*, FS. 4-195-39), reagieren sehr rasch auf Störlicht, während Sorten der *vinifera*-Reaktionsgruppe etwas reaktionsträger sind. Erst nach längerer Versuchsdauer tritt ein relativer Reaktionsausgleich zwischen allen Sorten ein. Die Förderung der Wachstumsgeschwindigkeit durch Störlicht gegenüber Normaltag ist beachtlich. Diese Förderung beruht vornehmlich auf einer Internodienstreckung (Tabelle 5).

Tabelle 5

Wirkung des Störlichtes auf die Wuchslängenzunahme und Internodienlänge

Sorte	Tageslänge	Wuchslängenzunahme			Internodienlänge	
		in cm		Diff.	in cm	%
		$\bar{x}$	$\pm m$	in %		
Riesling 90	NT	48,1	3,4	100	2,93	100
	Störlicht	73,8	5,9	154	3,65	125
FS. 4-201-39	NT	57,3	4,1	100	2,97	100
	Störlicht	72,4	3,9	126	3,85	130
Riparia G 1	NT	56,7	3,5	100	4,02	100
	Störlicht	69,7	2,6	123	4,62	115
FS. 4-195-39	NT	45,4	2,5	100	3,29	100
	Störlicht	78,3	3,4	172	4,19	127

Zugleich mit der Wirkung des Störlichtes auf die Wachstumsgeschwindigkeit wird der Einfluß des Kurztages auf die Wachstumsdauer und auf das Einsetzen einer endogenen Wachstumsruhe aufgehoben. Aber selbst eine langandauernde Störlicht- oder Langtagbehandlung vermag letztlich nicht den Ablauf der artspezifischen Jahresrhythmik wesentlich zu verändern, denn mit der Zeit hört das Längenwachstum auch im Langtag auf und wird von einer mehr oder minder langanhaltenden Wachstumsruhe unterbrochen. Nach den Untersuchungen von VEGIS (1955, 1961) wissen wir, daß hierbei die Temperatur eine wichtige Funktion ausübt. So wird bei anderen Pflanzen im Langtag ein diskontinuierliches, zyklisches Wachstum beobachtet, hervorgerufen durch rhythmische Bildung und erneutes Austreiben einer Terminalknospe (vergl. Übersichtsberichte von WAREING 1956, NITSCH 1957 b und ALLEWELDT 1957). Der zeitliche Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zyklen wird zunehmend länger, bis die Pflanzen schließlich unter sonst optimalen Wachstumsbedingungen für längere Zeit eine echte Ruheperiode durchlaufen. Es ist zu erwarten, daß Reben der gleichen Gesetzmäßigkeit folgen, wofür unveröffentlichte Untersuchungen von HUSFELD sprechen.

## 3. Holzreife

Mit dem Begriff der Holzreife wird in der Praxis des Weinbaues ein Eigenschaftskomplex verbunden, welcher den physiologischen Zustand der Sproßachsen beim Eintritt in die Winterruhe beschreibt. Sie ist gleichsam ein Merkmal und Wertmesser zugleich für die anatomische Ausbildung der sekundären Rinde und der Borke, sowie für die Stärkeeinlagerung, Frostresistenz, Veredelungs- und Vermehrungsfähigkeit der Rebtriebe. Äußerlich wird sie durch eine Herbstverfärbung (Braunwerden) der Internodien und Nodien als Folge einer durch das intercalare Phellogenmeristem des Periderms einsetzenden Korkbildung angedeutet. Die Holzreife ist eng mit der Wachstumsruhe gekoppelt und wird wie diese durch die Photoperiode modifiziert (Tabelle 6). Sie wird durch Kurztag beschleunigt und durch

Tabelle 6

Einfluß der Tageslänge auf die Holzreife, charakterisiert durch die Braunfärbung der Internodien

Sorte	Tageslänge	Internodien mit Herbstfärbung in % der Gesamtinternodienzahl am	
		1. 7.	22. 7.
Riesling	NT	0	33,5
	Störlicht	0	2,2
	12	16,3	43,6
	10	32,3	42,0
FS. 4-201-39	NT	0	25,8
	Störlicht	0	14,0
	12	18,2	54,2
	10	30,5	34,8
FS. 4-195-39	NT	0	26,7
	Störlicht	0	18,6
	12	41,0	49,5
	10	67,6	70,4
Riparia G 1	NT	0	25,3
	Störlicht	0	8,2
	12	45,3	54,7
	10	35,6	35,6

Tageslängenbehandlung vom 12. 5 bis 1. 7. 59

Langtag oder Störlicht verzögert (HACKBARTH und SCHERZ 1935). Ob hierbei die Kambiumaktivität verändert wird, ist zwar bei Reben bisher noch nicht untersucht worden, doch als sicher anzunehmen (WAREING 1949, WAREING und ROBERTS 1956, MOLSKI und ZELAWSKI 1958).

## 4. Verzweigung

In den Blattachsen der Langtriebe sind Knospen inseriert, die zu Kurztrieben (Geiztrieben) austreiben. Sie liegen kollateral neben den meist kräftigeren Winterknospen, welche aber histologisch den Blattachsen der Kurztriebe angehören. Das

Wachstum der Kurztriebe wird korrelativ gesteuert und durch eine Wachstumshemmung des Haupttriebes (z. B. durch Dekapitation) gefördert. Eine Erhöhung der apikalen Dominanz führt folglich zu einer Austriebs- und Wachstumshemmung der Knospen oder Kurztriebe, wie umgekehrt, das Nachlassen der Apikaldominanz zu einer Enthemmung der Kurztriebknospen führt. Dennoch vermindert sich im Kurztag, trotz der sehr geringen Wachstumsintensität des Haupttriebes, die Zahl der austreibenden Knospen. Auch das Längenwachstum der Kurztriebe ist im Kurztag gehemmt (Tabelle 7). Zum gleichen Ergebnis führten Untersuchungen an den

Tabelle 7  
Einfluß der Tageslänge auf den Austrieb der Axillarknospen

Sorte	Tageslänge <sup>1)</sup>	Axillartriebe/Pflanze Zahl der n
Sylvaner	Störlicht	9,6
	12	4,7
Riesling	Störlicht	4,8
	12	0,0
Sbl. 2-19-58	Störlicht	6,4
	12	0,0
Riparia G 2	Störlicht	4,7
	12	0,4
FS. 4-195-39	Störlicht	0,0
	12	0,0

Versuchsdauer: 64 d (26. 4. bis 28. 6. 61)

<sup>1)</sup> Störlicht: Licht von 6.00—17.00 Uhr und von 23.30—0.30 Uhr (= 12 h)

KT Licht von 6.00—18.00 Uhr (= 12 h)

Temperatur:  $21^{\circ} \pm 0,5^{\circ} \text{C}$ .

Sorten Müller-Thurgau, Perle von Czaba, *V. silvestris* und einigen Zuchtstämmen. Eine Beziehung zur Nodienszahl als Maß für die potentielle Zahl an Kurztriebknospen war nicht festzustellen, so daß das in Tabelle 7 zusammengefaßte Ergebnis als eine spezifisch photoperiodische Reaktion aufgefaßt werden muß (SCEPOTIEW 1948, DOWNS und BORTHWICK 1953 a, SENN 1957, PIRINGER, DOWNS und BORTHWICK 1953, SKOK 1961 u. a.). Andererseits haben WASSINK und WIERSMA (1955) bei *Liriodendron* eine höhere Verzweigung im 10stündigen Kurztag, gemessen am Verzweigungsgrad der im 16- bis 18stündigen Langtag wachsenden Pflanzen, nachgewiesen. WASSINK und WIERSMA führen dieses scheinbar abweichende Ergebnis auf die durch die erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit im Langtag bedingte Steigerung der Apikaldominanz zurück. Eine gleiche Wirkung war bei Reben zu beobachten, die unter Störlichtbedingungen wuchsen und weniger verzweigt waren als vergleichbare Pflanzen im Normaltag. Mithin ist eine spezifische Austriebshemmung von Nebentrieben im Kurztag und eine auf Wachstumskorrelationen beruhende Hemmung im Langtag als sicher anzunehmen. Unter diesem Aspekt dürften die Befunde von PIRINGER und BORTHWICK (1955) an *Coffea arabica* L. zu interpretieren sein. Ob Kurztag die Korrela-

tionsprozesse direkt beeinflußt, ist schwer nachzuweisen (WAREING 1950), da sie vermutlich durch sekundäre Vorgänge überlagert werden (Seite 36).

Erheblich modifiziert wird das bisher gewonnene Bild über den Einfluß der Tageslänge auf die Apikaldominanz durch ihre sortenspezifische Ausprägung. So treiben bei der Sorte FS. 4-195-39 im Langtag nur sehr wenige oder keine Kurztriebknospen aus, während bei *V. rupestris* nahezu alle Geiztriebe heranwachsen.

## 5. Laubfall und Blattstruktur

Einen Hinweis dafür, daß die Tageslänge den Laubfall nicht direkt beeinflußt, ergaben Versuche mit Sorten, die ihre Blätter im Normaltag sehr spät abwarfen und sich im Versuch als sehr Kurztag-empfindlich erwiesen (ALLEWELDT 1960). Denn unter natürlichen Anbaubedingungen wäre zu erwarten, daß gerade bei diesen Sorten der Laubfall früher einsetzt als bei Sorten des *vinifera*-Reaktionstyps. Unterschiedliche Temperatursprüche aber mögen eher den Laubfall bestimmen als das Tageslängenverhalten (JESTER und KRAMER 1939).

Die durch Kurztag induzierte Wachstumsruhe bei Reben leitet, genauso wie in den Untersuchungen von VAN DER VEEN (1951), WAREING (1954), DOWNS und BORTHWICK (1956 a), kein Blattvergilben ein. Ein kausaler Zusammenhang zwischen Photoperiode und Laubfall oder endogener Knospenruhe und Laubfall ist nicht zu vermuten. Hiergegen sprechen auch nicht die Beobachtungen von GARNER und ALLARD (1920), MATZKE (1936), JESTER und KRAMER (1939), OLSTED (1961) u. a., wonach der Laubfall im Langtag verzögert wird, da dieser Effekt durch die Aufrechterhaltung einer geringen Sproßmeristemaktivität bewirkt wird.

Selbst der Zeitpunkt einer Kurztagbehandlung im Spätsommer übt auf den Laubfall einen nur geringen Einfluß aus. So war in einer Versuchsreihe mit zwei auf Kurztag unterschiedlich reagierenden Sorten keine eindeutige Tageslängenabhängigkeit des Laubfalls zu erkennen, wenn auch bei FS. 4-201-39 durch die Kurztagbehandlung ab Mitte August eine geringfügige Verlangsamung des Laubfalls und bei Kober 5 Bz eine ebenso geringfügige Beschleunigung um einige wenige Tage beobachtet wurde.

Die Laubblätter bleiben also bei Reben im Kurztag auch nach dem Einsetzen einer endogenen Knospenruhe grün und assimilatorisch aktiv. Erst im Herbst vergilben die Blätter, und zwar zur gleichen Zeit wie bei den stets im Normaltag gewachsenen Pflanzen. Es ist sehr fraglich, ob hierfür die Temperatur ausschlaggebend ist<sup>5)</sup>.

Während der Kurztageinwirkung wird die Blattstruktur verändert (Tabelle 8). So wird das Trockengewicht, bei *V. rupestris* auch das Frischgewicht ausgewachsener Blattspreiten, erhöht und der Stielbuchtwinkel (Winkel zwischen Blattstiel und Blattspreite, der von ampelographischer Bedeutung ist), besonders bei jungen Blättern, verringert. Unter den kontrollierbaren Bedingungen eines Konstantraumes wurden für Riesling Werte für den Stielbuchtwinkel von 85,8° (Störllicht) und 59,0° (Kurztag) und entsprechend für FS. 4-195-39 Werte von 132,0° und 42,0° gemessen. Innerhalb der Sorte ist ein weiter Stielbuchtwinkel allgemein mit einer hohen Wuchsgeschwindigkeit und umgekehrt, ein enger Stielbuchtwinkel mit einer geringen Wuchsgeschwindigkeit korreliert. Bei der Besprechung der Gibberellineinwirkungen wird hierauf nochmals hingewiesen werden. Zwischen den Sorten gilt die Beziehung zwischen Wuchsgeschwindigkeit und Stielbuchtwinkel nicht.

<sup>5)</sup> Auf die möglichen Beziehungen zwischen Auxin- oder Abscisinsgehalt (LIU und CARNS 1961) und dem Laubfall soll in diesem Rahmen nicht näher eingegangen werden (vergl. ALLEWELDT 1960 und 1961 a).

Tabelle 8  
Einfluß der Tageslänge auf die Blattstruktur

Sorte	Tageslänge	Blattgewicht in mg				Trocken- substanz- geh. in %	Oberflächen- entwicklung			Sukkulenz (100 cm <sup>2</sup> Blattfläche)		Stiel- bucht- winkel	
		feucht		trocken			$\bar{x}$	$\bar{x}$ $\pm$ m		$\bar{x}$	$\bar{x}$ $\pm$ m		$\bar{x}$
Riesling	NT	1127	71	302	22	27,0	78,1	2,7	0,95	0,02	27,1	10,6	
	Störlicht	910	91	219	26	24,1	95,8	3,0	0,81	0,02	36,9	9,0	
	14	1111	80	282	22	25,4	92,1	3,1	0,82	0,02	17,2	8,2	
	12	1077	102	313	109	29,1	82,5	3,5	0,87	0,04	13,2	6,3	
Rupestris	NT	509	36	118	10	23,7	66,4	1,6	1,17	0,03	168,9	3,5	
St. George	Störlicht	520	48	110	7	21,1	75,7	2,6	1,03	0,02	163,2	6,0	
	14	579	68	152	17	26,2	76,7	2,0	1,02	0,03	161,8	4,6	
	12	638	56	153	14	24,0	67,5	1,6	1,17	0,04	161,0	2,5	

Versuchsbeginn: 17. 4. 61, gemessen am: 16. 10. 61

Oberflächenentwicklung: Blattfläche in cm<sup>2</sup>/g Frischgewicht

Sukkulenz: g Wasser/100 cm<sup>2</sup> Blattfläche

Der Polymorphismus der Laubblätter bei Reben, wie er unter natürlichen Wachstumsbedingungen sehr deutlich auftritt, kann somit als Ausdruck der Wachstumsgeschwindigkeit angesehen werden und insofern eine Funktion der Tageslänge (und der Temperatur) darstellen.

Die Zellsaftkonzentration der Blattspreiten wird durch Kurztag erhöht und durch Störlicht erniedrigt. Bei Riesling wurde im NT ein osmotischer Wert von 13,3 Atm., im Störlicht von 9,9 Atm. und im 10stündigen KT von 15,4 Atm. gemessen. Die entsprechenden Werte für die Sorte Rupestris St. George betragen 11,1, 9,8 bzw. 11,1 Atm. (Versuchsbeginn am 17. 4. 1961, gemessen am 3. 10. 1961, ALLEWELDT 1961 b). Wiederum gilt innerhalb der Sorte die Beziehung zwischen niedrigem osmotischem Wert des Blattpreßsaftes und hoher Wachstumsgeschwindigkeit oder hohem osmotischen Wert und geringer Wachstumsgeschwindigkeit. Erwähnt sei noch, daß durch die Veränderung der Blattstrukturmerkmale auch Resistenzfaktoren gegen pflanzliche Parasiten (Peronospora, HUSFELD 1936) und tierische Schädlinge (Reblaus, SCHERZ, unveröffentl.) berührt werden.

## 6. Wurzelwachstum<sup>6)</sup>

In den Versuchen von HACKARTH und SCHERZ (1935) war die Wurzellänge nicht durch Kurztag gehemmt, was mit Beobachtungen an anderen Holzpflanzen (vergl. Abschnitt „Trockensubstanzbildung“), sowie durch die Untersuchungen von MOSHKOV (1929/30) und MOSHKOV und KOCHERZHENKO (1939) übereinstimmt. Diese Befunde haben für den Weinbau eine spezielle Bedeutung, da als Unterlagen die photoperiodisch sensibel reagierenden, aber gegen Reblaus toleranten amerikanischen Wildformen verwendet werden.

Das Fehlen einer spezifischen Tageslängenwirkung auf das Wurzelwachstum läßt darauf schließen, daß ihre Wachstumsdauer nicht mit der oberirdischen

<sup>6)</sup> Eine eingehende Bearbeitung dieses Fragenkomplexes an Reben hat Herr Dipl. Landw. H. ERLENWEIN übernommen (Dissertation, Bonn).

Triebe korreliert ist. Bereits KROEMER (1923) hat auf diese Gegebenheit aufmerksam gemacht als er feststellte, daß das Wurzelwachstum noch im Spätherbst nicht beendet war und im Frühjahr zeitiger einsetzte als der Knospenaustrieb. Insofern erscheint es berechtigt, die Existenz einer echten Wurzelruhe in Zweifel zu ziehen (DOORENBOS 1953, SAMISH 1954) und von einem allein durch äußere Verhältnisse (tiefe Temperatur) bedingten Wachstumsstillstand der Wurzel zu sprechen. Unter diesen Umständen verändert naturgemäß die Photoperiode das Sproß : WurzelVerhältnis außerordentlich, weshalb HACKBARTH und SCHERZ (1935) die amerikanischen Wildformen als extreme Kurztagpflanzen aufgefaßt wissen wollen, die sich im Langtag durch ein einseitig gefördertes Triebwachstum mit relativ geringer Wurzelbildung auszeichnen. Dagegen wären die europäischen Kulturreben nur schwach reagierende Kurztagpflanzen oder tagneutrale Formen, wenn auch bei ihnen durch eine einseitige Förderung des Triebwachstums (Störlicht, N-Düngung) eine erhebliche Verschiebung der Sproß :Wurzel-Relation zu erwarten ist.

Von besonderem Interesse ist die Nachwirkung einer Tageslängenvorbehandlung auf das Wurzelbildungsvermögen von Sproßstecklingen (MOSHKOV und KOCHERZHENKO 1939, REINDERS-GOWENTAK und SIPKENS 1953, NITSCH und NITSCH 1959). Allgemein erhöht eine Langtagvorbehandlung das Wurzelbildungsvermögen und die Wachstumsintensität der Wurzeln. Eingehendere Untersuchungen zeigten, daß das Wurzelbildungsvermögen von Stecklingen oder Stengelabschnitten (vergl. Abschnitt „Untersuchungen an Gewebeexplantaten“) sortentypisch ist und sehr wesentlich von der Dauer der Tageslängenvorbehandlung abhängig ist. Weiterhin steht der Langtageffekt nach LANPHEAR und MEADL (1961) in direkter Abhängigkeit zur Jahresperiodik der Pflanzen, da Langtag die Wurzelbildung einiger Holzarten im Herbst fördert, indes im Winter hemmt.

Neben einem spezifischen Tageslängeneinfluß auf die Bewurzelungsfähigkeit von Stecklingen ist eine unspezifische Wirkung über die Einlagerung von Reservestoffen im Sproßachsendgewebe zu erwarten, welche für die Intensität der Wurzelbildung sehr wichtig ist.

## 7. Die Trockensubstanzzunahme

Die Trockensubstanzbildung oder Produktionsleistung (Ertrag) einer Pflanze ist primär eine Funktion der  $\text{CO}_2$ -Assimilations- und der Transpirationsintensität. Insofern ist sie von der gebotenen Lichtmenge (Dauer  $\times$  Intensität) und der Therperiode abhängig. Sie ist ferner eine Zeitfunktion. Alle Ergebnisse über die Wirkung der Photoperiode auf die Trockensubstanzbildung sind zunächst unter diesen Voraussetzungen zu betrachten (Tabelle 9 und 10). Die Ergebnisse lassen eine Mitbeteiligung reizphysiologischer Prinzipien an der Stoffbildung resp. am Verwendungsmodus der gebildeten Assimilate erkennen.

Unter den konstanten Bedingungen eines Klimaraumes wird bei gleicher täglicher Lichtdauer (12 Stunden) und gleicher Lichtintensität nach 64tägiger Einwirkung von Kurztag und Langtag (= Kurztag von 11 Stunden + 1 Stunde Störlicht) die Stoffbildung im Langtag erhöht. Diese Erhöhung entspricht relativ etwa der beobachteten Wuchslängenzunahme, für die LT :KT-Quotienten von 1,26 bis 2,29 errechnet wurden, während sie für das Trockensubstanzgewicht der oberirdischen Pflanzenmasse zwischen 1,75 und 2,99 lagen. Für das Frischgewicht gelten die gleichen Relationen.

Bei kürzerer Versuchsdauer und höherer Lichtintensität (Gewächshaus) ist die Trockensubstanzbildung keine direkte Funktion der Wuchslängenreaktion (Tabel-

Tabelle 9  
Einfluß der Photoperiode auf die Trockensubstanzbildung  
(Konstantraum)

Sorte	Tageslänge	Wuchslängen- zunahme			Trockensubstanzgewicht je Pflanze in g			
		in cm		rel.	Sproß		Blatt	Sproß- achse
		$\bar{x}$	$\pm m$	%	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\bar{x}$
Sylvaner	Störlicht	88,8	5,6	100	5,60	0,47	3,00	2,60
	KT	70,5	3,9	79	3,20	0,21	1,72	1,48
Riesling	Störlicht	91,8	4,4	100	4,08	0,22	2,52	1,56
	KT	54,4	4,0	59	2,08	0,22	1,15	0,93
Sbl. 2-19-58	Störlicht	120,7	6,8	100	5,96	0,42	3,36	2,60
	KT	60,6	3,3	50	2,71	0,19	1,48	1,23
F.S. 4-195-39	Störlicht	47,5	4,6	100	3,51	0,41	2,17	1,34
	KT	20,8	3,7	44	1,48	0,15	0,96	0,52
Riparia G 2	Störlicht	82,1	1,1	100	4,54	0,72	2,73	1,81
	KT	31,6	4,9	39	0,76	0,16	0,45	0,31

Versuchsdauer: 64 d (26. 4. bis 28. 6. 61)

Tageslänge: Störlicht = Licht von 6.00—17.00 Uhr + 23.30—0.30 Uhr (12 h)

KT = Licht von 6.00—18.00 Uhr (12 h)

Temperatur:  $21^{\circ} \pm 1,0^{\circ} \text{C}$ .

Tabelle 10  
Einfluß der Photoperiode auf die Trockensubstanzbildung  
(Gewächshaus)

Sorte	Tageslänge	Wuchslängen- zunahme in cm			Zunahme der Blatt- zahl		Trockensubstanz/ Pflanze in g				Trockensub- stanz in %	
		$\bar{x}$ $\pm m$		NT	$\bar{x}$ $\pm m$		Sproß		Blatt	Spr- achse	Blatt	Spr- achse
		$\bar{x}$	$\pm m$	KT	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$
F.S. 4-201-39	NT	30,0	2,4	1,14	6,6	0,5	4,52	0,32	2,83	1,69	22,7	29,2
	Störlicht	54,7	4,9		8,9	0,8	3,12	0,30	2,13	0,99	19,0	20,9
	14	47,3	2,0		8,7	0,5	3,12	0,26	2,03	1,09	17,8	22,6
	12	26,4	4,1		4,6	1,1	3,07	0,21	1,90	1,17	19,0	32,5
Kober 5 BB	NT	35,4	6,5	1,80	4,8	1,1	4,83	0,43	3,25	1,58	25,2	28,7
	Störlicht	49,8	4,0		6,3	0,7	5,15	0,28	3,65	1,50	22,0	24,6
	14	49,4	5,6		5,4	0,6	4,09	0,23	2,78	1,31	20,0	24,2
	12	19,6	3,1		2,1	0,5	4,06	0,11	2,88	1,18	24,2	28,2

Versuchsdauer: 21 d (27. 6. bis 18. 7. 61)

le 10); denn nunmehr führt die durch Störlicht hervorgerufene Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit nicht zu einer entsprechenden Trockensubstanzzunahme wie unter den Bedingungen des Konstantraumes. Andererseits verursacht die im Kurztag eingetretene Hemmung der Sproßachsenstreckung nicht in gleichem Maße eine verminderte Trockensubstanzbildung, was vornehmlich auf den höheren Trok-

kensubstanzgehalt der Sproßachsen zurückzuführen ist. Die LT:KT-Quotienten (Störllicht: 12 Stunden) der Gewichtszunahme betragen 1,01 (FS. 4-201-39) und 1,27 (Kober 5 BB) gegenüber 1,14 und 1,30 für die Wuchslängenzunahme. Die Wuchslängenveränderungen im Kurztag und im Langtag stehen somit bei hoher Lichtintensität und relativ kurzer Versuchsdauer in keinem Verhältnis zur Trockensubstanzeinlagerung der oberirdischen Triebe.

Untersuchungen von HACKBARTH und SCHERZ (1935) haben ergeben, daß eine verminderte Trockensubstanzbildung der oberirdischen Pflanzenteile im Kurztag mit einer Zunahme des Wurzelgewichtes verbunden ist. Sollte sich dieses Verhalten in weiteren Untersuchungen bestätigen lassen, so wäre durch die Tageslängenabnahme zunächst nicht die Trockensubstanzproduktion, sondern die Richtung der Assimilatabwanderung und -einlagerung verändert, nämlich das Sproß- oder Wurzelwachstum bzw. auch das Blatt:Stengel-Verhältnis. Insofern wären diese Vorgänge reizphysiologischen Gesetzmäßigkeiten unterworfen. Diese Vorstellung wird durch Beobachtungen anderer Autoren an verschiedenen Holzpflanzen unterstützt (WETTSTEIN-WESTERHEIM 1954, WASSINK und WIERSMA 1955, DOWNS und PIRINGER 1958 a, SENN 1957 und VAARTAJA 1960), wonach beispielsweise bei *Pinus silvestris* L. das Sproßgewicht im Langtag, das Wurzelgewicht aber im Kurztag höher war (WASSINK und WIERSMA).

Naturgemäß ist die Substanzproduktion, worauf bereits hingewiesen wurde, eine Zeitfunktion. Danach ist nach längerer Tageslängeneinwirkung im Langtag eine höhere Trockensubstanzproduktion (Sproß + Wurzel) als im Kurztag zu erwarten. Diese Feststellung wird jedoch nicht als entscheidend angesehen, sondern die Tatsache, daß Störllicht die Produktionsleistung der Pflanze anregt, obwohl die Pflanzen die gleiche Lichtmenge (täglich 12 Stunden) erhalten haben wie im Kurztag (Tabelle 9). Die Assimilationsleistung wird wahrscheinlich nicht nur durch eine Veränderung der Assimilationsleistung je Einheit Blattfläche oder Blatttrockensubstanz bewirkt, sondern durch die Vergrößerung der assimilierenden Gesamtblattfläche. Damit wäre der Störllichteffekt auf die Trockensubstanzproduktion auf eine bessere Ausnutzung der gebotenen Lichtenergie zurückzuführen (MCGREGOR und KRAMER 1957).

## Diskussion

Aus den mitgeteilten Ergebnissen ist die spezifische Abhängigkeit der Wachstumsgeschwindigkeit von der Tageslänge ersichtlich. Sie ist, wie die Wirkung des Störlichtes zeigt, eine photoperiodische Funktion, wobei sortentypische Reaktionen von entscheidendem theoretischen und praktischen Interesse auftreten. Hierauf haben bereits HACKBARTH und SCHERZ (1935) sowie HUSFELD (1936) mit Nachdruck hingewiesen. Später haben POTAPENKO (1950) und GRETSCHINSCHNIKOW (1958) die photoperiodische Reaktionsfähigkeit der Reben bestätigen können. Die Gesamtheit aller Untersuchungen ergab eine hohe Kurztag-Sensibilität der amerikanischen *Vitis*-Arten und einiger interspezifischen Zuchtstämme zwischen diesen und den europäischen Kulturformen. Alle anderen Sorten reagieren auf Kurztag im quantitativen Sinne weitaus schwächer. Zu diesem Reaktionstyp gehören vornehmlich die europäischen Kultursorten. Daher wurde zur allgemeinen Charakterisierung des photoperiodischen Verhaltens von *vinifera*- und *riparia*-Reaktionstypen gesprochen. Zwischen diesen Extremen besteht, wie wir gesehen haben, ein fließender Übergang. Für die photoperiodischen Wachstumsreaktionen auf Grund dieser bei Reben vorliegenden Gegebenheiten den Begriff der „kritischen Tageslänge“ anzuwenden (z. B. WAREING 1956, DOORENBOS 1955, DOWNS und BORTHWICK 1956 a, DAVIDSON und HAMNER 1957, ZE-

LAWSKI 1957 u. a.), wie beispielsweise zur Charakterisierung des Verhaltens von *V. riparia* und *V. vinifera* oder von Sbl. 2-19-58 und FS. 4-201-39, wird als nicht gerechtfertigt erachtet; hierfür fehlen die aus der Physiologie der Blütenbildung abzuleitenden Voraussetzungen (MELCHERS und LANG 1948). Zunächst ist zu betonen, daß das vegetative Wachstum und die generative Entwicklung, auch wenn sie beide durch die Photoperiode beeinflußt werden, zwei sehr verschiedenartige Vorgänge darstellen. Daher können mögliche Analogieschlüsse sehr leicht zu einer Fehlbeurteilung führen, wie beispielsweise durch die Anerkennung einer Allgemeingültigkeit der „kritischen Tageslänge“ im Hinblick auf die Blühormonvorstellung. Sodann ist die photoperiodische Wachstumsgeschwindigkeits-Reaktion der Holzpflanzen keine Alternativreaktion, also keine Alles- oder Nichts-Reaktion (PHILLIPS und WAREING 1959, KAWASE 1961). Ferner sind die zur Wachstumsruhe und zur Bildung von Ruheknochen führenden Vorgänge, die als Folge einer verminderten Wuchsgeschwindigkeit eintreten oder unabhängig hiervon ablaufen (WAREING 1950, DOWNS und BORTHWICK 1956 a, KRAMER 1957), Zeitfunktionen, die auch im Langtag ablaufen. Die Temperatur spielt, worauf später noch näher einzugehen sein wird, für den Aktivitätsrückgang und für das Einleiten einer Wachstums- und Knochenruhe eine wahrscheinlich dominierende Rolle (VEGIS 1961). Denn von diesem Blickwinkel her gesehen, sind die Beobachtungen über den sehr geringen oder nicht signifikanten Kurztageeinfluß auf das Längenwachstum verschiedener Holzarten von GARNER und ALLARD (1920), ALLARD (1935), KRAMER (1936), JESTER und KRAMER (1939), SCHULZ (1949), SNYDER (1955), PIRINGER und BORTHWICK (1955), DAVIDSON und HAMNER (1957), NITSCH (1957), VAARTAJA (1957) u. a. nur unter Berücksichtigung des Temperaturfaktors zu verstehen. Sie können daher nicht unbedenklich als Nachweis für die Existenz einer „kritischen Tageslänge“ für das vegetative Wachstum angesehen werden. Von einer derartigen Tageslänge könnte bestenfalls dann gesprochen werden, wenn eine sprunghafte Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit in Abhängigkeit zur Photoperiode vorliegt, nicht aber, wenn die Alternative Wachstumsruhe und Längenwachstum heißt. Hierfür liegen weder bei Reben noch bei anderen Holzarten konkrete Anhaltspunkte vor.

Neben der Wuchsgeschwindigkeit, der Wachstumsdauer und der Bildung von Ruheknochen werden praktisch alle vegetativen Wachstumsvorgänge mit möglicher Ausnahme des Wurzelwachstums durch die Tageslänge beherrscht. Die Entscheidung darüber, ob diese Vorgänge reizphysiologischen Prinzipien unterliegen, unabhängig gesteuert oder als Folgereaktion einer Wuchslängenveränderung ablaufen, ist, wenn überhaupt, nur im Einzelfalle und nach einer sehr engen Definitionsfestlegung möglich. So ist z. B. die Trockensubstanzproduktion zunächst eine Funktion der gebotenen Lichtmenge, darüber hinaus eine reizphysiologische Frage der Tageslänge (Störlichtwirkung).

Es ist mit einem biologischen Gleichgewicht und einer Komplexwirkung zu rechnen, so daß eine Belastung auf der einen Seite zwangsläufig zu einem Ausschlag auf der anderen führen muß. Weil wir es mit einem Reaktionssystem zu tun haben, wird eine Art chromatographische Auftrennung in Einzelprozesse voraussichtlich nicht gelingen.

Die Analyse der bisherigen Resultate läßt nicht erkennen, ob die zu beobachtende Verlangsamung der Wuchsgeschwindigkeit — Abnahme der Internodienstreckung und Abnahme der Blattbildung im Kurztage — eine passive Anpassungsreaktion an die Photoperiode darstellt oder durch aktive Vorgänge und Veränderungen im Hormonhaushalt hervorgerufen wird (DOWNS und BORTHWICK 1956 a). In anderen Wor-

ten, ob die Kurztagreaktion auf einem Mangel an Wuchsstoffen beruht oder auf einer Anhäufung resp. Neubildung oder Aktivierung von spezifischen Hemmstoffen. Das gleiche gilt auch für den Langtageffekt, nur eben mit umgekehrtem Vorzeichen. Die im folgenden Abschnitt zusammengefaßten Untersuchungen sind zur Klärung dieser Frage angestellt worden.

#### B. Kausalanalytische Untersuchungen über das Wirkungsprinzip der photoperiodischen Reaktion.

Die reizphysiologische Natur der photoperiodischen Wachstumsreaktion ist durch den Störlichteffekt nachgewiesen worden, indem Störlicht im wesentlichen die gleichen Reaktionen auslöst wie Langtag. Das gleiche Bild liegt für die Blütenbildung von Kurztag- oder Langtagpflanzen vor. Es taucht daher die Frage auf, ob der während der Dunkelphase ablaufende photosensible Prozeß, denn ein solcher wird offenbar durch Störlicht blockiert, und die Perception des photoperiodischen Reizes den gleichen Gesetzmäßigkeiten unterworfen sind, wie sie für die photoperiodische Induktion zur Blütenbildung gelten, d. h. ob Blütenbildung und Wachstumsreaktion photoperiodisch sensibler Arten vom Anfangspunkt her gesehen durch die gleichen Pigmentsysteme reguliert werden (BOETHWICK und HENDRICKS 1960, DOWNS 1959, MOHR 1960 a, b). Weiter gilt es, die Aufnahme und Translokation des photoperiodischen Impulses zu verfolgen und den Einfluß der Tageslänge auf den endogenen Hormonspiegel zu untersuchen, um Anhaltspunkte über den Mechanismus der photoperiodischen Wachstumsreaktion zu gewinnen.

#### 1. Die Wirkung der Lichtfarbe auf die Wachstumsreaktionen.

Mit Leuchtstofflampen unterschiedlicher spektraler Emission, wie Osram HNI de Luxe mit relativ hohem Rotanteil und Osram HNT mit einer niedrigeren Rotlichtemission und einer Maximumverschiebung zum kurzwelligen Bereich des Spektrums, wird die fördernde Wirkung des Rotlichtes auf die Wachstumsgeschwindigkeit erkennbar (Abb. 2). Das Ausmaß der Förderung durch Leuchtstofflampen des de Luxe-Types gegenüber HNT-Lampen ist nur bei den Kurztag-sensiblen Sorten signifikant und bei den anderen in der Reaktionstendenz gegeben. Auch wird nur

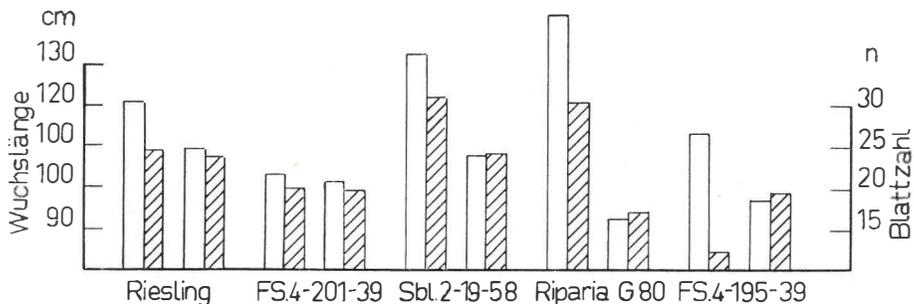


Abb. 2: Wirkung des Störlichtes mit Leuchtstofflampen verschiedener spektraler Emission auf die Wuchslängenzunahme

Weißer Säulen: Störlicht mit Osram HNI de Luxe, gestrichelte Säulen: Störlicht mit Osram HNT, linke Säulengruppe: Wuchslängenzunahme (cm), rechte Säulengruppe: Zunahme der Blattzahl (n). Weitere Versuchsangabe vergl. Tabelle 1.

die Internodienlänge beeinflusst, was zweifelsohne auf die relativ ähnliche Emission beider Lampentypen zurückzuführen ist.

Eine Entscheidung über das Vorliegen der bekannten Pigmentreaktionen (rot-infrarot, blau-infrarot) ist mit diesen Beobachtungen nicht zu fällen. Sie werden durch die Befunde von PHILLIPS (1941) bestätigt, wonach Rotlicht das Längenwachstum von *Pinus taeda* L., *Thuja occidentalis* und *Robinia pseudoacacia* L. gegenüber Blaulicht fördert und von SHOOR (1951), wonach Rotlicht den Knospenaustrieb von *Sagittaria sagittaria* L. im 12stündigen Kurztag im Vergleich zu Blaulicht beschleunigte. Beide Autoren beobachteten eine Wachstumsstimulation durch Rotlicht. Im Endergebnis gehören diese Beobachtungen sehr wahrscheinlich zum Wirkungsprinzip der Niederenergiereaktion für den photoperiodisch gelenkten Wachstumsverlauf, welches BORTHWICK, DOWNS und PIRINGER an einigen Holzpflanzen nachgewiesen haben (DOWNS und BORTHWICK 1956 a, DOWNS und PIRINGER 1958 a, b, DOWNS, BORTHWICK und PIRINGER 1958, DOWNS 1959, PIRINGER und DOWNS 1959, PIRINGER, DOWNS und BORTHWICK 1961).

Die fördernde Wirkung des Rotlichtes bei Reben ist nicht mit einer erhöhten Energiezufuhr zu erklären, da das Ausmaß der Wachstumsstimulation in keiner quantitativen Relation zur unspezifischen Energie (Wärme)-Zufuhr steht. Es ist viel wahrscheinlicher, diese Befunde auf die Funktion des Rot-Infrarot-Pigmentsystems zurückzuführen (DOWNS 1959).

## 2. Perzeption und Translokation des photoperiodischen Reizes.

In den Versuchen von JOST (1894) und KLEBS (1917) über die Lichtwirkung auf den Austrieb der Ruheknospen von *Fagus silvatica* L. tauchte erstmals die Frage nach der Perzeption des Lichtreizes photoperiodischer Reaktionen an Holzpflanzen auf. Jahrzehnte später hat WAREING (1953) die Versuche von JOST und KLEBS erneut aufgegriffen, den photoperiodischen Charakter dieser Lichtreaktion nachgewiesen und die von den Knospenschuppen umhüllten Blättchen als Perzeptionsorgane des Lichtreizes festgestellt. Auch bei *Betula pubescens* Ehrh. und *Quercus robur* L. nahmen die jungen Blättchen der Terminalknospen den photoperiodischen Impuls auf (WAREING 1954, WAREING und BLACK 1958). Allgemein werden aber ältere Blätter als Perzeptionsorgane angesehen (WAREING 1950, WAREING 1954, DOWNS und BORTHWICK 1956 a, NITSCH 1957 a, b, PHILLIPS und WAREING 1959, WAREING und BLACK 1958). Die Kotyledonen von *Rhus typhina* L. nahmen nach NITSCH (1957 a) den photoperiodischen Reiz nicht auf.

Es ist also festzustellen, daß bei Holzpflanzen sowohl sehr junge, wenig chlorophyll-führende Laubblätter als auch ausgewachsene Blattspreiten den photoperiodischen Impuls aufnehmen. Seine Weiterleitung, vor allem unter der Einwirkung „zwischen-geschalteter“ Blattspreiten, die einer entgegengesetzten Photoperiode unterworfen werden, ist bisher bei Holzpflanzen nicht näher untersucht worden (NITSCH und NITSCH 1959, KAWASE 1961). Es erschien deshalb notwendig, den gesamten Fragenkomplex an Reben zu untersuchen.

### a) Wirkung einer partiellen Entblätterung auf die photoperiodischen Wachstumsreaktionen.

Unter der Voraussetzung, daß es sich bei der Tageslängenreaktion auf das Längenwachstum um einen quantitativen Vorgang handelt, der von den Laubblättern als photoperiodische Perzeptionsorgane ausgeht, wurden Versuchspflanzen auf eine bestimmte Laubblattanzahl entblättert. Die Blattzahl und damit die Blattfläche wurde durch kontinuierliches Entblättern während des Versuches konstant gehalten.

Tabelle 11

Die Bedeutung der Blattfläche für die photoperiodische Wachstumsreaktion von Riesling

Tageslänge	Blattzahl		Gesamt- Blatt- fläche in cm <sup>2</sup>	Wuchs- längen- zunahme in cm		Q <sup>1)</sup>	Zunahme der Nodienzahl	
	alte	junge		$\bar{x}$	$\pm m$		$\bar{x}$	$\pm m$
NT	1	0	29,2	19,4	1,2	66,4	19,8	1,2
	1	1	40,8	25,2	1,3	61,6	17,8	0,9
	1	3	72,0	34,6	2,0	48,0	15,6	0,9
KT	1	0	27,0	9,2	0,4	34,1	13,2	0,8
	1	1	43,8	7,1	0,3	16,2	8,0	0,2
	1	3	96,5	4,2	0,4	4,4	1,5	0,1

Versuchsdauer 64 d (29. 5. bis 1. 8. 59)

1) Quotient: Wuchslängenzunahme bezogen auf 100 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche

Wie zu erkennen ist (Tabelle 11) nimmt die Wachstumsintensität mit zunehmender Blattzahl (Blattfläche) im Langtag oder Normaltag zu und im Kurztag ab. Das bedeutet, daß die Kurztagreaktion mit geringer Blattzahl/Pflanze geschwächt wird, obwohl umgekehrt, die Verringerung der Blattfläche im Langtag zu einer Wachstumsdepression führt. Die Differenzen der Wuchsgeschwindigkeit zwischen den partiell entblätterten Varianten sind in beiden Photoperioden (Langtag und Kurztag) statistisch signifikant. Betrachten wir daher eingehender einige Werte aus Tabelle 11. Die Wuchslängenzunahme der Pflanzen mit nur 1 Laubblatt beträgt, umgerechnet auf 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche, 66,4 cm und im Kurztag 34,1 cm, was einem LT : KT-Quotienten von 1,95 entspricht. Pflanzen mit insgesamt 4 Blättern ergaben Werte von 48,0 und 4,4 cm, woraus sich ein Quotient von 10,9 errechnet. Es zeigt sich also, daß mit zunehmender Blattfläche eine absolute und relative (LT : KT-Quotient) Verstärkung des Kurztageffektes erfolgt.

Beachtenswert ist ferner die hohe Zunahme der Nodienzahl bei den Pflanzen, bei denen die jungen Blätter vor ihrer Entfaltung entfernt wurden. An *Acer pseudo-platanus* und *Robinia pseudoacacia* L. hat WAREING (1954) den gleichen Effekt beobachten können. Vermutlich handelt es sich um ein Korrelationsphänomen in Verbindung mit einer möglichen Synthesequelle (junge Blattspreiten) für endogene Auxine (SÖDING 1952).

#### b) Perzeption und Translokation.

In Versuchen, in denen die Sproßspitze oberhalb von 3 älteren, ausgewachsenen Blättern der jeweils entgegengesetzten Tageslänge unterworfen wurde, ging hervor, daß die wachsende Sproßspitze mit kleinen, unter 0,5 cm langen, nicht entfaltenen Blättchen den photoperiodischen Reiz nicht aufnimmt, d. h. also, durch Kurztag nicht im Wachstum gehemmt wird. Ferner, daß sowohl die jungen, bis etwa 2,5 cm langen Blätter als auch die ausgewachsenen Blattspreiten den photoperiodischen Kurztagimpuls aufnehmen und den Hemmeffekt an das reaktionsfähige Sproßmeristem weiterleiten. Junge, nicht ausgewachsene Spreiten nehmen den Reiz offenbar schwächer auf als ältere (ALLEWELDT 1959).

Von besonderer Bedeutung ist die Beobachtung, daß der von den „Kurztag-Blättern“ ausgehende Hemmeffekt durch „Langtag-Blätter“, die zwischen jenen

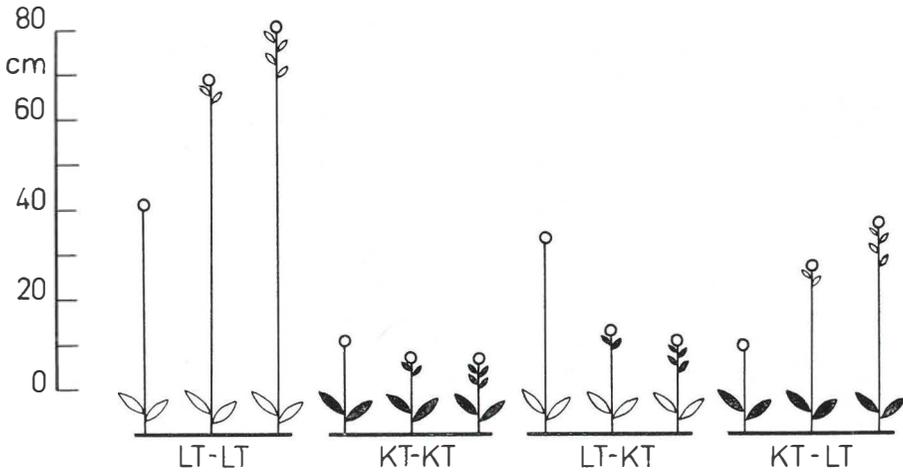


Abb. 3: Der Einfluß von „Langtag-Blättern“ auf die von den „Kurztag-Blättern“ ausgehende photoperiodische Hemmung bei Riparia G 72  
 Alle Pflanzen auf 2 ausgewachsene Spreiten und auf 0, 2 oder 4 junge Spreiten entblättert.  
 Versuchsdauer: 49 Tage (22. 7. — 9.9. 1959).

und dem Sproßmeristem inseriert sind, nicht aufgehoben wird, wenn nicht eine bestimmte Blattflächenrelation zwischen den „Kurztag- und Langtag-Blättern“ besteht. Als Beispiel eines mehrfach mit gleichem Erfolg durchgeführten Versuches ist in Abbildung 3 ein Experiment mit Riparia G 72 wiedergegeben worden, in welchem die Pflanzen auf 2 ältere und 0, 2 oder 4 junge Blätter entblättert wurden. Zunächst wird das Phänomen der Gesamtblattzahl auf das Längenwachstum im Lang- und Kurztag erneut bestätigt. Sodann ist eine successive Abschwächung des Kurztagimpulses mit zunehmender Zahl zwischengeschalteter „Langtag-Blätter“ zu erkennen. Zwischengeschaltete „Kurztag-Blätter“, die den Reiz ohne „Hindernis“ direkt an

Tabelle 12  
 Die Sortenspezifität der photoperiodischen Reaktion

Sorte	Tageslänge *) des		Blattfläche in cm <sup>2</sup> des		Wuchslängenzunahme in cm		Zunahme der Nodiendzahl		Wachstumsdauer d
	1. Blattes	2. Blattes	1. Blattes	2. Blattes	$\bar{x}$	$\pm m$	$\bar{x}$	$\pm m$	
FS. 4-201-39	Störlicht	Störlicht	65,9	115,6	38,8	2,1	27,6	1,2	>72
	KT	KT	71,6	130,6	27,6	1,6	19,6	1,1	>72
	KT	Störlicht	66,7	111,6	42,8	1,9	26,5	0,9	42
Riparia G 64	Störlicht	Störlicht	74,7	109,4	31,4	1,8	30,6	0,8	>72
	KT	KT	66,6	116,7	18,4	1,2	23,8	1,0	25
	KT	Störlicht	65,9	102,6	19,6	1,4	22,6	0,5	28

Versuchsdauer: 72 d (17. 4. bis 18. 6. 61)

\*) 1. Blatt distal inseriert, 2. Blatt proximal inseriert, KT = 12-Stundentag

das Sproßmeristem weiterleiten, werden durch distal inserierte „Langtag-Blätter“ in ihrer Hemmwirkung nicht sichtbar abgeschwächt.

Für den quantitativen Charakter der Tageslängenreaktion ist die Blattfläche allein nicht verantwortlich zu machen. Vielmehr ist ein sortentypisches Verhalten nachzuweisen (Tabelle 12). In diesem Experiment mit den Sorten FS. 4-201-39 (*vinifera*-Reaktionstyp) und Riparia G 64 (*riparia*-Reaktionstyp) wurden alle Pflanzen auf 2 ausgewachsene Blätter entlaubt, welche mit gleicher oder unterschiedlicher Tageslänge behandelt wurden. Auf eine möglichst gleichmäßige Blattfläche des jeweils distalen oder proximalen Blattes wurde geachtet, wobei die Blattfläche des proximalen Blattes größer gewählt wurde, da aus Vorversuchen bekannt war, daß erst bei einer Relation der Blattflächen von 1 : 1,5 bis 1 : 2,0 ein wirksamer Langtageffekt zu erzielen war. Auf diese Weise ist bei FS. 4-201-39 der Kurztagimpuls durch ein zwischengeschaltetes „Langtag-Blatt“ aufgehoben worden. Bei Kober 5 BB ist dies aber nicht der Fall, denn hier setzte sich die Kurztaghemmung noch voll durch. Somit ist der Nachweis für das Vorliegen sortentypischer Reaktionen erbracht worden, die nicht auf Unterschiede in der Blattfläche beruhen.

Die Lokalisation des photoperiodischen Impulses im „Kurztag-Trieb“ von *Betula pubescens* Ehrh., wie sie von KAWASE (1961) angenommen wird, dürfte auf die abschwächende Wirkung der „Langtag-Blätter“ beruhen; denn die Weiterleitung des Reizes erfolgt sowohl akropetal (Abb. 3) als auch basipetal, wie Versuche an zweitriebigen Topfreben gezeigt haben. Der Nachweis einer Translokation gelingt aber nur dann, wenn der „Langtag-Trieb“ den vom „Kurztag-Trieb“ ausgehenden Impuls nicht aufzuheben oder zu blockieren vermag.

Mithin perzipieren bei Reben junge und alte Blattspreiten den photoperiodischen Reiz, nicht aber grüne Sproßachsen oder sehr kleine Blättchen, die das Sproßmeristem umhüllen. Wahrscheinlich handelt es sich innerhalb einer Sorte nur um eine Frage der Perzeptionsoberfläche! Der Impuls ist von sortenspezifischer Intensität (Tabelle 12) und wird durch „Langtag-Blätter“ abgeschwächt resp. aufgehoben, wenn eine genügende Zahl von „Langtag-Blättern“ vorhanden ist und diese zwischen den „Kurztag-Blättern“ und dem Sproßmeristem inseriert sind. Befinden sich aber „Langtag-Blätter“ unterhalb von „Kurztag-Blättern“, so wird der Kurztageffekt nicht vermindert. Das bedeutet, daß von den „Kurztag-Blättern“ offenbar ein aktiver, wuchshemmender Impuls ausgeht.

### 3. Einfluß einer Tageslängenvorbehandlung auf den Wachstumsmodus von Gewebeexplantaten<sup>7)</sup>.

Die Veränderung der Wachstumsenergie, der Wuchslängenzunahme und der Ruheknospenbildung beruhen zweifelsohne auf endogenen, hormonellen Prozessen. Bei den vegetativ vermehrbaren Holzarten würde dies heißen, daß beispielsweise der Knospenaustrieb oder das Wurzel- oder Kalluswachstum von Sproßachsenstecklingen (Seite 35) durch eine Tageslängenvorbehandlung modifiziert wird. Ebenso ist eine Veränderung im Wachstumsmodus von kleinen Sproßachsensegmenten, die auf Nährböden aufgebracht werden, zu erwarten. Gegenüber Stecklingen hat die Prüfung von vorbehandelten Gewebekulturen den Vorteil, daß die Versuchsbedingungen wesentlich konstanter gehalten werden können und ein unspezifischer Lichteinfluß während der Kultur ausgeschaltet wird. So wurden aus den grünen

<sup>7)</sup> Diese Versuche wurden in Zusammenarbeit mit Herrn Dr. F. RADLER, Geilweilerhof, durchgeführt.

Tabelle 13

Das Wachstum von Gewebeeplantaten nach photoperiodischer Vorbehandlung der Mutterpflanzen

Sorte	Tageslänge	Wuchslängen- zunahme in cm		1. Ansatz (18. 8. 60)		2. Ansatz (14. 9. 60)	
		$\bar{x}$	$\pm m$	Wurzel- Kallus- bildung <sup>1)</sup>		Wurzel- Kallus- bildung <sup>1)</sup>	
FS. 4-201-39	NT	58,4	4,2	+++	++	+++	++
	10	22,7	3,2	++	+	+	+
Kober 5 BB	NT	66,8	4,6	---	++	++	(-)
	10	22,5	4,9	+++	+	++	-

<sup>1)</sup> + Gutes Wachstum, — schlechtes Wachstum  
Versuchsbeginn am 26. 7. 60

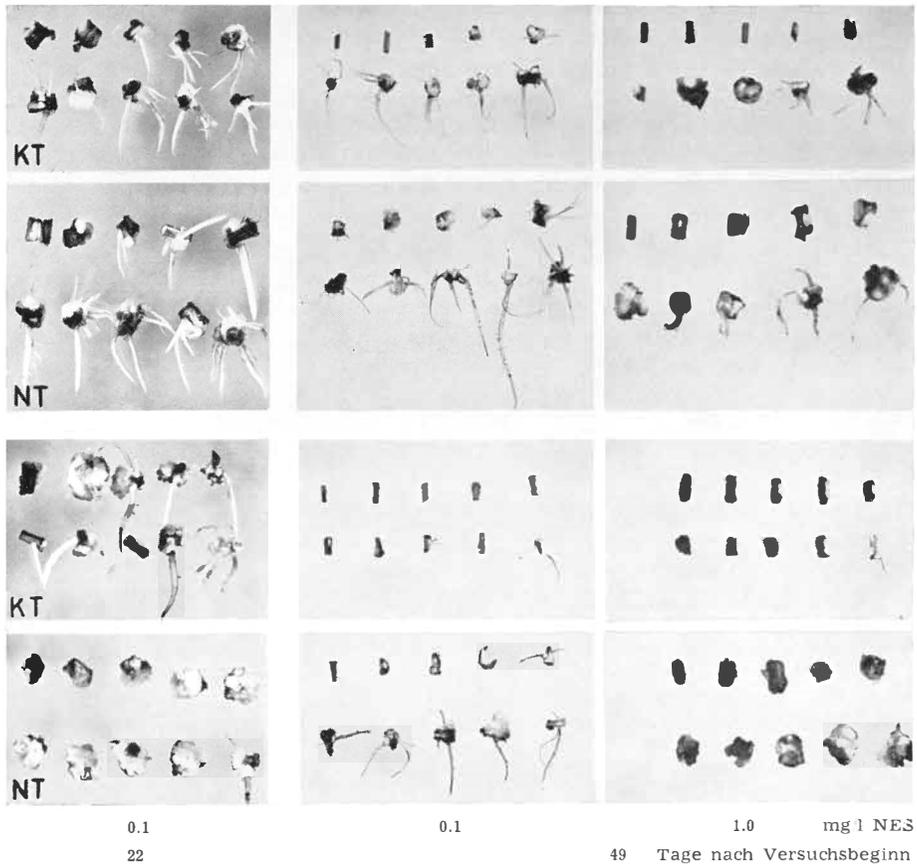


Abb. 4: Einfluß einer 22-tägigen (18. 8.) und 49-tägigen (14. 9.) photoperiodischen Vorbehandlung auf das Wachstum von Gewebekulturen der Sorten FS. 4-201-39 (obere Doppelreihe) und Kober 5 BB (untere Doppelreihe)

KT: 10stündiger Kurztag; NT: Normaltag; NES: -Naphtyllessigsäure-Gehalt des Nährmediums.  
Versuchsbeginn: 26. 6. 1960

Teilen der Sproßachse von FS. 4-201-39 und Kober 5 BB nach 22- und 49tägiger Normaltag- und Kurztagvorbehandlung jeweils 30 bis 40 Stengelsegmente mit einer Durchschnittslänge von 5 mm herausgeschnitten und nach Sterilisation mit 7%iger Chlorkalklösung auf ein Agar-Nährboden nach HELLER (1953) und einem Zusatz von 6,1 bis 1,0 mg/l NES kultiviert. Das Wachstum der Explantate wurde nach etwa 28tägiger Kultur im Thermostaten von 25° C und bei Dunkelheit festgestellt (Tabelle 13 und Abb. 4).

Bei einem hohen Auxingehalt der Nährlösung wird das Wurzelwachstum der Kulturen zugunsten des Kallusbildungsvermögens unterdrückt; bei einem geringen Auxingehalt sind gegensätzliche Reaktionen zu beobachten. Eine habituell analoge Reaktionsverschiebung tritt nach einer Tageslängenvorbehandlung der Sorte Kober 5 BB am 18. 8 ein: Die Kurztagvorbehandlung führt zu einer intensiven Wurzelbildung der unter Normaltag nur kallusbildenden Kulturen. Obwohl die Kurztagwirkung auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Mutterpflanzen bei beiden Sorten gleich intensiv war (Versuchsbeginn erst am 26. 7., Tageslänge 10 Stunden), ist bei FS. 4-201-39 kein signifikanter Reaktionsunterschied der in gleicher Weise vorbehandelten Gewebekulturen zu beobachten.

Nach 49 Tagen photoperiodischer Vorbehandlung der Mutterpflanzen sind die Auswirkungen auf das Wachstum der Gewebekulturen von FS. 4-201-39 wiederum nur sehr gering, während bei Kober 5 BB die abnehmende natürliche Tageslänge im August und September und die damit verbundene Verlangsamung der Wuchsgeschwindigkeit zu einer Wurzelbildung der „Normaltag-Explantate“ führt, wenn der Auxingehalt des Nährbodens nicht über 0,1 mg/l NES liegt. Sobald aber der Auxinspiegel des Nährmediums auf 1,0 mg/l angehoben wird, wird das Wurzelwachstum der „Normaltag-Explantate“ vom 14. 9. gehemmt und die Kallusbildung angeregt. Damit ist erwiesen, daß die „Normaltag-Explantate“ noch nicht die Potenz zum Kalluswachstum verloren haben, so daß anzunehmen ist, daß das durch das allmähliche Einsetzen der Wachstumsruhe induzierte Wurzelwachstum auf endogene Veränderungen im Hormonhaushalt beruht.

Die langandauernde Kurztagvorbehandlung von 49 Tagen rief bei Kober 5 BB eine nahezu vollständige Wachstumshemmung der Sproßachsensegmente hervor, so daß weder ein nennenswertes Wurzel- noch Kalluswachstum zu beobachten war. Nunmehr hat auch eine Auxinerhöhung des Nährmediums keinen Einfluß mehr. Offensichtlich wurde eine echte Wachstumsruhe bei diesen Kulturen durch die Kurztagvorbehandlung der Mutterpflanzen erreicht.

Prinzipiell gleiche Ergebnisse wurden in weiteren, zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführten Untersuchungen festgestellt.

Demnach ist festzustellen, daß die Gewebeexplantate der kurztagsensiblen Testsorte (Kober 5 BB) durch eine Kurztagvorbehandlung der Mutterpflanzen zur Wurzelbildung induziert werden und daß ihr Wachstum bei längerer Kurztagvorbehandlung (im obigen Versuch 49 Tage) vollständig und irreversibel gehemmt wird. Der von den Mutterpflanzen aufgenommene Kurztagimpuls ist somit den Gewebeexplantaten mitgeteilt worden. Explantate von FS. 4-201-39 zeigen, abgesehen von einer allgemein geringeren Wachstumsenergie, auch nach 49tägiger Kurztagvorbehandlung der Mutterpflanzen keine signifikante Reaktionsveränderung. Die abnehmende Tageslänge im Spätsommer führt zu analogen Reaktionen. Insoweit können die Beobachtungen von GAUTHIERET (1959) und SUSSEX und CLUTTER (1959) an verschiedenen Holzarten, wonach das Wachstum der Gewebekulturen in direkter Abhängigkeit zur Wachstumsrhythmik steht, zur Bestätigung der Befunde an Reben herangezogen werden.

Besteht zwischen dem Verhalten der Explantate durch Veränderung des Auxin (NES)-Spiegels im Nährmedium und der durch die Tageslängenvorbehandlung der Mutterpflanze bedingten Reaktionsverschiebung eine hormonelle Gleichheit, was mit einigen Vorbehalten durchaus zu vermuten ist — es könnte so an spezifische Wurzelbildungssubstanzen (Rhizokalin nach B●UILLENNE und WENT (1933) gedacht werden (vergl. aber hierzu die eingehenden Ausführungen von LIBBERT (1956/57) —, so wäre das an Kober 5 BB gewonnene Bild mit einer endogenen Auxinabnahme durch die Kurztagvorbehandlung oder durch die abnehmende Wüchsigkeit der Mutterpflanzen im Herbst zu interpretieren. Ebenso wären die Reaktionsdifferenzen der „Normaltag-Explantate“ beider Sorten auf Differenzen im endogenen Auxinspiegel der Mutterpflanzen zurückzuführen, d. h. daß dieser bei Kober 5 BB höher läge als bei FS. 4-201-39. Die Wachstumshemmung der Kulturen nach längerer Kurztagvorbehandlung ist als Zeichen einer echten, endogenen Wachstumsruhe zu werten.

#### D i s k u s s i o n :

Der photoperiodische Impuls wird von ausgewachsenen Blattspreiten aufgenommen, wandert in akro- und basipetaler Richtung im Sproßachsendgewebe und wird an das Sproßmeristem weitergeleitet. Der übertragene Impuls führt zur Verminderung der Wuchsgeschwindigkeit und zum Einsetzen von Vorgängen, die zur endogenen Ruhe der Pflanzen führen. Die vorliegenden Versuchsergebnisse weisen auf einen aktiven, photolabilen Hemmstoffbildungs- oder -aktivierungsprozeß und auf eine parallel ablaufende oder auf eine vorausgehende Reduktion des aktiven Auxinspiegels hin, die durch Kurztag ausgelöst oder induziert werden. Eine passive Anpassung der Pflanze, d. h. ein Mangel an Wuchshormonen im Kurztag (vergl. DOWNS und BORTHWICK 1956 a), ist mit der Wirkung von zwischengeschalteten „Kurztag-Blättern“ zwischen den „Langtag-Blättern“ als Donator und dem Sproßmeristem als Akzeptor nicht zu erklären. Zwischengeschaltete „Langtag-Blätter“ können indes den von den „Kurztag-Blättern“ ausgehenden Reiz blockieren oder zu einem „Verdünnungseffekt“ des Translokationsstromes führen, wodurch in beiden Fällen die Kurztaghemmung reduziert oder gegebenenfalls neutralisiert wird.

Die Vorstellung einer durch Kurztag induzierten Auxinabnahme und einer Zunahme an hemmend wirkenden Substanzen als wichtigste Vorgänge der photoperiodischen Reaktion von Holzpflanzen ist von vielen Autoren aufgegriffen worden, so daß kaum Zweifel an dem tatsächlichen Ablauf dieser Vorgänge bestehen dürften. Vor allem haben WAREING und NITSCH in vielen Einzeluntersuchungen den Nachweis der Hemmstoffbildung erbracht (WAREING 1951, NITSCH 1957 a, b, WAREING und BLACK 1958, PHILLIPS und WAREING 1958 a, 1959, NITSCH 1959). Die von diesen Autoren vermuteten Hemmstoffe wurden isoliert und von WAREING festgestellt, daß ihre Bildung in älteren Laubblättern (von *Acer pseudoplatanus* L.) während der langen Dunkelpause erfolgt. Der Hemmstoffbildungsvorgang ist sicherlich photolabil da er offensichtlich durch Störlicht blockiert wird. Erst nach Ablauf einer „kritischen“ Dunkelphase tritt eine photostabile und zunächst irreversible Hemmstoffeinheit (Vorstufe?) auf. Das gebildete Hemmprinzip wird sodann an die Sproßspitze weitergeleitet. Die Beobachtung von DOWNS und BORTHWICK (1956 b), wonach das Abschneiden eines „Kurztag-Blattes“ und das Übertragen der Pflanze in Langtag den Austrieb der Knospen von *Weigela florida* A. D. C. fördert, kann mit der Hemmstoffbildungshypothese erklärt werden. Somit wird deutlich, daß ein irreversibler Zustand der endogenen Ruhe eine Funktion der Hemmstoff q u a n t i t ä t

darstellt und daß bis zum Überschreiten eines bestimmten Schwellenwertes die Kurztagreaktion reversibel ist (vergl. Abb. 1). Hiermit wäre gleichzeitig auch die quantitative Natur der photoperiodischen Wachstumsreaktion befriedigend erklärt, insbesondere im Zusammenhang mit der ebenfalls stattfindenden Auxinabnahme. In diesem Zusammenhang sei nur angedeutet, daß die Temperatur für das Einsetzen der endogenen Ruhe — also für die Hemmstoffanhäufung — eine sehr wesentliche Rolle spielt, indem die hierbei ablaufenden Vorgänge im Langtag durch hohe Temperaturen direkt oder indirekt (durch anaerobe Respiration) angeregt werden (VEGIS 1953, 1955, 1961, POLLOCK 1953, KRAMER 1957, NITSCH und NITSCH 1959, WAREING 1959 b). Nicht zuletzt ist die sehr modifikable Dauer einer Kurztageinwirkung bis zum Einsetzen einer irreversiblen Wachstumsruhe auf das enge Zusammenwirken zwischen Tageslänge und Temperatur zurückzuführen.

Inwiefern der oder die durch Kurztag gebildeten oder aktivierten Hemmsubstanzen mit den von HEMBERG (1949, 1958) in Terminalknospen von *Fraxinus* nachgewiesenen Hemmsubstanzen (u. a. der „inhibitor  $\beta$ “-Komplex) identisch sind, bleibt abzuwarten, da die chemische Konstitution dieser Stoffe noch weitgehend unbekannt ist und spezifische biologische Testmethoden fehlen.

Keineswegs sind mit der Auxinreduzierung und der Hemmstoffanhäufung alle durch Kurztag ausgelösten hormonellen Änderungen erfaßt. Allein die Abnahme des aktiven Auxinspiegels im Kurztag, wie sie ebenfalls bei krautigen Pflanzen zu beobachten ist (z. B. WICKSON und THIMANN 1958), dürfte auf die Zunahme der IES-Oxydase beruhen (GARAY, GARAY und SAGI 1959, GALSTON und PURVIA 1960, GALSTON 1959 u. a.). Sodann käme Gibberellin als weitere Komponente des endogenen Hormonhaushaltes hinzu, welches vermutlich zu den endogenen Hormonen der Reben gehört (COOMBE 1960). Da die Reben, wie viele andere Kulturpflanzen (vergl. BRIAN und Mitarb. 1960) sehr empfindlich auf exogen appliziertes Gibberellin ansprechen und zudem sich eine enge Beziehung zwischen der Gibberellinreaktion und dem photoperiodischen Verhalten ergab, erscheint es berechtigt, die erzielten Versuchsergebnisse in den folgenden Abschnitten darzustellen.

### Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G.: Der Einfluß der Photoperiode und Temperatur auf Wachstum und Entwicklung von Holzpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Vitis*. *Vitis* 1, 159—180 (1957).
- — : Aufnahme und Weiterleitung des photoperiodischen Reizes bei *Vitis vinifera* L. *Naturwiss.* 46, 177 (1959).
- — : Die Beziehung zwischen photoperiodischer Reaktion und Gibberellinsäure-Empfindlichkeit bei Reben. *Z. Pflanzenz.* 43, 63—84 (1960).
- — : Untersuchungen über die Kausalität zwischen Gibberellinbehandlung und Austriebshemmung bei Reben. *Vitis* 2, 266—282 (1961) a.
- — : Untersuchungen über die Zellsaftkonzentration bei Reben. II. Der osmotische Wert von di- und tetraploiden Reben sowie von einigen interspezifischen Kreuzungsstämmen. *Vitis* 3, 48—56 (1961) b.
- — und F. RADLER: Interrelationship between the photoperiodic behavior of grapes and the growth of plant tissue cultures. *Plant Physiol.* 37, 376—399 (1962).
- BOCUSLAWSKI, E. v.: Zur Problematik der Pflanzenbauwissenschaft. *Z. Acker- u. Pflanzenbau* 108, 321—338 (1959).
- BORTHWICK, H. A. and S. B. HENDRICKS: Photoperiodism in plants. *Science* 132, 1223—1228 (1960).
- BOUILLENNE, R. et F. W. WENT: Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. (Substances formatrices de racines.) *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 43, 25—202 (1933).
- BRANAS, J., G. BERNON et L. LEVADOUX: Eléments de viticulture générale. *Ecole Nat. Agric. Montpellier* (1946).

- BRIAN, P. W., J. F. GROVE and J. MACMILLAN: The gibberellins. *Fortschritte Chem. Org. Naturst.* 18, 350—433 (1960).
- BÜNSOW, R.: Einfluß von Pflanzendiffusaten auf die Wirkung der Gibberellinsäure. *Naturwiss.* 48, 300—309 (1961) b.
- COOMBE, B. G.: Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 35, 241—250 (1960).
- DASCHKEWITSCH, A. W.: Vergleichende Untersuchungen über die Dauer und den Verlauf der Ruheperiode bei Sorten und Arten der Rebe in Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. *Bjull. nauchnoissled. Inst. Winograd i Winodelja* 3, 46—49 (1957).
- DAVIDSON, H. und C. L. HAMNER: Photoperiodic responses of selected woody ornamentals. *Mich. State Univ., Q. Bull.* 40, 327—340 (1947).
- DOORENBOS, J.: Review of the literature on dormancy in buds of woody plants. *Meded. Landb. hogesch. Wageningen* 53, 1—24 (1953).
- — : Shortening the breeding cycle of *Rhododendron*. *Euphytica* 4, 141—146 (1955).
- DOWNS, R. J.: Photocontrol of vegetative growth. In R. B. WITHROW: *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. AAAS Washington, 129—135 (1959).
- — and H. A. BORTHWICK: Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117, 310—326 (1956) a.
- — and — — : Effect of photoperiod upon the growth of *Weigela florida* var. *variegata*. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 68, 518—521 (1956) b.
- — , — — and A. A. PIRINGER: Comparison of incandescent and fluorescent lamps for lengthening photoperiods. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 71, 563—578 (1958).
- — and A. A. PIRINGER: Effects of photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines. *Forest Sci.* 4, 185—195 (1958) a.
- — and — — : Growth and flowering responses of five *Viburnum* species to various photoperiods. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 72, 511—513 (1958) b.
- FRITZSCHE, R.: Untersuchungen über die Jugendformen des Apfel- und Birnbaumes und ihre Konsequenzen für die Unterlagen- und Sortenzüchtung. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 58, 207—267 (1948).
- GALSTON, A. W.: Studies on indoleacetic acid oxydase inhibitor and its relation to photomorphogenesis. In R. B. WITHROW: *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. AAAS Washington, 137—157 (1959).
- and W. K. PURVIS: The mechanism of action of auxin. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11, 239—276 (1960).
- GAREY, A. S., M. GARAY and F. SAGI: Photoperiodic and thermoperiodic control of indoleacetic acid oxidase in *Lupinus albus* L. *Physiol. Plantarum* 12, 799—808 (1959).
- GARNER, W. W. and H. A. ALLARD: Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *J. Agric. Res.* 18, 553—606 (1920).
- GAUTHERET, R. J.: *La culture des tissus végétaux*. Paris (1959).
- GRETSCHISCHNIKOW, I. P.: Die Reaktion des Weines auf die Lichtverhältnisse des Moskauer Gebietes. *Isw. Timiriasevsk. Selskokoosijastw. Akad.* 1 (20), 141—146 (1958).
- HACKBARTH, J. und SCHERZ, W.: Versuche über Photoperiodismus. II. Das vegetative Wachstum verschiedener Rebensorten. *Züchter* 7, 305—321 (1935).
- HAMNER, K. C. and J. BONNER: Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiations and development. *Bot. Gaz.* 100, 388—431 (1938).
- HELLER, R.: Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés in vitro. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég.* 14, 1—223 (1953).
- HEMBERG, T.: Growth-inhibiting substances in terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plantarum* 2, 37—44 (1949).
- — : The occurrence of acid inhibitors in resting terminal buds of *Fraxinus*. *Physiol. Plant* 11, 610—614 (1958).
- HUGLIN, P.: Recherches sur les bourgeons de la vigne: Initiation florale et développement végétatif. *Ann. Amel. Plantes* 8, 113—272 (1958).
- HUSEFELD, B.: Photoperiodismus bei Reben. *Forschungsd., Sonderh.* 3 (1936).
- JESTER, J. R. and P. J. KRAMER: The effect of length of day on the height growth of certain forest tree seedlings. *J. Forestry* 37, 796—803 (1939).
- JOST, L.: Über den Einfluß des Lichtes auf das Knospentreiben der Rothbuche. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 12, 188—197 (1894).
- KATUNSKIJ, V. M.: Short periodical illumination as a method of controlling the development of plant organisms. *C. R. Acad. Sci. URSS* 3, 303—304 (1936).
- KAWASE, M.: Dormancy in *Betula* as a quantitative state. *Plant Physiol.* 36, 643—649 (1961).

- KLEBS, G.: Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Zblt.* 37, 373—415 (1917).
- KONDO, I. N.: Ruhezustand der Rebenknospen. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 102, 633—636 (1955).
- : Zustand der Knospen während der Ruhe bei verschiedenen Sorten unter den Bedingungen von Mittelasien. *Allruss. Inst. Weinb. u. Ökol. „Magaratsch“*, Trudy 6 (1), 32—47 (1959) a.
- KOSTINA, W. A.: Besonderheiten des jährlichen Entwicklungszyklus von Reben und anderen Pflanzen. *Bjull. nautschno-issled. Inst. Winograd. i Winodelja* 3, 36—40 (1957)
- KRAMER, P. J.: Effect of variation in length of day on growth and dormancy of trees. *Plant Physiol.* 11, 127—137 (1936).
- : Some effects of various combinations of day and night temperatures and photoperiod on the height growth of loblolly pine seedlings. *Forest Sci.* 3, 45—55 (1957).
- KROEMER, K.: Die Rebe. *Ihr Bau und ihr Leben*. P. Parey, Berlin (1923).
- LANPHEAR, F. O. and R. P. MEAHL: The effect of various photoperiods on rooting and subsequent growth of selected woody ornamental plants. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 77, 620—634 (1961).
- LIBBERT, E.: Die hormonale und korrelative Steuerung der Adventivwurzelbildung. *Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin* 6, 315—347 (1956/57).
- LIU, W. and H. R. CARNS: Isolation of abscisic acid, an abscission accelerating substance. *Science* 134, 384—385 (1961).
- MATZKE, E. B.: The effect of street lights in delaying leaf-fall in certain trees. *Amer. J. Bot.* 23, 446—452 (1936).
- MCGREGOR, W. H. D. and P. J. KRAMER: The effect of photoperiod on photosynthesis, respiration and growth of loblolly pine seedlings from two sources. *Plant Physiol. (Suppl.)* 32, 10 (1957).
- MELCHERS, G. and A. LANG: Die Physiologie der Blütenbildung. *Biol. Zblt.* 67, 105—174 (1948).
- MOHR, H.: Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen. Teil I. *Ergebn. Biol.* 22, 67—107 (1960) a.
- : Photomorphogenetische Reaktionssysteme in Pflanzen. Teil II: Der Einfluß kurzwelligen Lichtes auf Wachstum und Entwicklung. *Ergebn. Biol.* 23, 47—93 (1960) b.
- MOLSKI, B. and W. ZELAWSKI: Preliminary anatomical investigations into the process of late wood differentiation in larch (*Larix europaea* D. C.) seedlings as influenced by the length of day light. *Acta Soc. Bot. Polon.* 27, 83—102 (1958).
- MOSKOV, B. S.: To the question of photoperiodism of certain woody species. *Bull. Appl. Bot., Gen. & Plant Breeding* 23, 479—510 (1929/30).
- : Die Photoperiodizität von Bäumen und ihre praktische Bedeutung. *Bull. Appl. Bot., Gen. & Plant Breeding Ser. A* 2, 108—123 (1932).
- and I. E. KOCHERZHENKO: Rooting of woody cuttings as dependent upon photoperiodic conditions. *C. R. Acad. Sci. URSS* 24, 392—395 (1939).
- NITSCH, J. P.: Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 70, 512—525 (1957) a.
- : Photoperiodism in woody plants. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 70, 526—544 (1957) b.
- and C. NITSCH: Photoperiodic effects in woody plants: Evidence for the interplay of growth-regulating substances. In R. B. WITTHROW: *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. AAAS Washington — (1959).
- OLMSTEAD, C. E.: Experiments on photoperiodism, dormancy and leaf age and abscission in sugar maple. *Bot. Gaz.* 112, 365—393 (1951).
- PASSECKER, F.: Geschlechtsreife, Blühwilligkeit und Senilität bei holzigen Gewächsen. *Züchter* 22, 26—33 (1952).
- PHILIPS, J. E.: Effect of day length on dormancy in tree seedlings. *J. Forestry* 39, 55—59 (1941).
- and P. F. WARENG: Studies in dormancy of sycamore (*Acer pseudoplatanus*). I. Seasonal changes in the growth substance content of the shoot. *J. Expt. Bot.* 9, 350—364 (1958) a.
- and — : Effect of photoperiodic conditions on the level of growth inhibitors in *Acer pseudoplatanus*. *Naturwiss.* 45, 317 (1958) b.
- and — : Studies in dormancy of sycamore. II. The effect of daylength on the natural growth-inhibitor content of the shoot. *J. Expt. Bot.* 10, 504—514 (1959).
- PIRINGER, A. A. and H. A. BORTHWICK: Photoperiodic responses of coffee. *Turrialba* 5, 72—77 (1955).
- , R. J. DOWNS and — : Effects of photoperiods on *Rauwolfia*. *Amer. J. Bot.* 45, 323—326 (1958).
- , — and — : Effects of photoperiod and supplemental light on the growth of three species of *Citrus* and *Poncirus trifoliata*. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 77, 202—210 (1961).

- POLLOCK, B. M.: The respiration of *Acer* buds in relation to the inception and termination of winter rest. *Physiol. Plantarum* 6, 47—64 (1953).
- POTAPENKO, J.: Nährstoffe als Träger der Lichtwirkungen des Blattes. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 71, 395—398 (1950).
- — : Über die Natur der photoperiodischen (photothermischen) Reaktion der Rebe und anderer Pflanzen. *Wiss. Inst. f. Weinb. u. Ökol. Rostow. Fragen der Rationalisierung im Weinbau* 2, 111—120 (1961).
- RASUMOV, V. I.: On the photoperiodical aftereffect in connection with the influence on crops of the different time of sowing. *Bull. Appl. Bot. Gen. & Plant Breeding* 23, 61—109 (1929/30).
- REINDERS-GOUWENTAK, C. A. and J. SIPKENS: The influence of photoperiod and growth hormone treatment on poplar cuttings. *Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch. C* 56, 71—80 (1953).
- SAMISH, R. M.: Dormancy in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 5, 183—204 (1954).
- SCEPOTIEV, F. L.: Growth of woody plants as affected by curtailed day length. *C. R. Acad. Sci. URSS* 23, 722—725 (1939).
- — : Einfluß von Kurztag auf das Wachstum der Weißen Akazie (*Robinia pseudoacacia* L.) *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 59, 1201—1204 (1948).
- SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M.: Juvenile stages in woody plants. *Physiol. Plantarum* 7, 782—786 (1954).
- SCHULZ, G. E.: Die Reaktion von Holzgewächsen auf den arktischen Sommertag. *Dokl. Nauk Akad. SSSR* 66, 985—988 (1949).
- SENN, H. A.: Some effects of light on the growth of certain wood species. *Rep. Proc. 5th Meeting Comm. Forest Tree Breeding Canada, II.*, 1—5 (1957). *Nach Ref. Silv. Gen.* 8, 184 (1959).
- SHOOR, G. H. J. VAN: Action de lumières colorées sur le comportement de *Sagittaria sagittifolia* L. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belge* 84, 5—12 (1951).
- SKOK, J.: Photoperiodic responses of *Sequoia gigantea* seedlings. *Bot. Gaz.* 123, 63—70 (1961).
- SNYDER, W. E.: Effect of photoperiod on cuttings of *Taxus cuspidata* while in the propagation bench and during the first growing season. *Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 66, 397—402 (1955).
- SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. E. Ulmer, Stuttgart (1952).
- SUSSEX, I. M. and M. E. CLUTTER: Seasonal growth periodicity of tissue explants from woody perennial plants in vitro. *Science* 129, 836—837 (1959).
- THIMANN, K. V.: The physiology of forest plants. Symposium. Ronald, New York (1958).
- VAARTAJA, O.: Photoperiodic responses in seedlings of northern tree species. *Canad. J. Bot.* 35, 133—138 (1957).
- — : Photoperiodic response in seedlings of five species of *Betula* and *Pinus*. *Canad. J. Bot.* 38, 807—813 (1960).
- VAN DER VEEN, R.: Influence of day length on the dormancy of some species of the genus *Populus*. *Physiol. Plantarum* 4, 35—40 (1951).
- VEGIS, A.: The significance of temperature and the daily light-dark period in the formation of resting buds. *Experientia* 9, 462—463 (1953).
- — : Über den Einfluß der Temperatur und der täglichen Licht-Dunkel-Periode auf die Bildung der Ruheknospen, zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Ruhezustandes. *Symb. bot. Upsaliensis* 14, 7—175 (1955).
- — : Kältebedürfnis in Wachstum und Entwicklung. *Samenkeimung und vegetative Entwicklung*. Hdb. Pflanzenphysiol., Springer, Berlin 16, 168—298 (1961).
- VERGNES, A.: Sur quelques effets de la Gibberelline. *Progr. Agric. et Vitic.* 15 (1961).
- WAREING, P. F.: Photoperiodic control of leaf growth and cambial activity in *Pinus sylvestris*. *Nature* 163, 770—771 (1949).
- — : Growth studies in woody species. II. Effect of day length on shoot-growth in *Pinus sylvestris* after the first year. *Physiol. Plantarum* 3, 300—314 (1950).
- — : Growth studies in woody species. III. Further photoperiodic effects in *Pinus sylvestris*. *Physiol. Plantarum* 4, 41—56 (1951).
- — : Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica* L. *Physiol. Plantarum* 6, 692—706 (1953).
- — : Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plantarum* 7, 261—277 (1954).
- — : Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 7, 191—214 (1956).
- — : Problems of juvenility and flowering in trees. *Linn. Soc. London J. Bot.* 56, 282—289 (1959) a.
- — : Photoperiodism in seeds and buds. In R. B. WITHROW: *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*. AAAS Washington 73—87 (1959) b.

- — and M. BLACK: Photoperiodism in seeds and seedlings of woody species. *Physiology of forest plants. Symp. Ronald, New York*, 539—556 (1958).
- — and D. L. ROBERTS: Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudoacacia* L. *New Phytol.* 55, 356—366 (1956).
- WASSINK, E. C. and J. H. WIERSMA: Daylength responses of some forest trees. *Acta bot. Nederl.* 4, 657—670 (1955).
- WETTSTEIN-WESTERHEIM, W.: Einfluß der Tageslänge auf das Wachstum der Kiefer (*Pinus sylvestris*). *Sylv. Gen.* 3, 142 (1954).
- WICKSON, M. and K. V. THIMANN: The antagonism of auxin and kinetin in apical dominance. *Physiol. Plantarum* 11, 62—74 (1958).
- ZELAWSKI, W.: Further researches on the photoperiodic reaction in seedlings of the European larch (*Larix europaea* D. C.). *Acta Soc. Bot. Polon.* 26, 79—103 (1957).

*Eingegangen am 11. 7. 1963*

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