

# **Der Einfluß von Photoperiode und Temperatur auf Wachstum und Entwicklung von Holzpflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Vitis**

(Sammelreferat)

von

G. ALLEWELDT

Die Forschungsergebnisse der letzten Dezennien über Photo- und Ther-moperiodismus an 1jährigen Arten, eingeleitet durch GARNER, ALLARD und WENT, haben unser Verständnis für sehr vielseitige physiologische Vorgänge erhöht, zu tiefgreifenden Erkenntnissen pflanzlicher Gestaltungsprozesse geführt und auch pflanzenzüchterisch eine nicht zu verkennende Bedeutung erlangt. Jedoch nur zögernd und in relativ geringem Ausmaß haben diese Ergebnisse, insbesondere ihre praktische Nutzenanwendung, Eingang in die umfangreichen Probleme der Wachstums- und Entwicklungsphysiologie von Holzgewächsen gefunden. So liegt, um ein Beispiel zu nennen, in der Literatur nur eine einzige, auf HUSFELD'S Anregung durchgeführte und 1935 von HACKBARTH und SCHERZ veröffentlichte Arbeit über die Bedeutung des Tag-Nacht-Wechsels für verschiedene *Vitis*-Arten vor. Diese, zwar außerordentlich vielseitige Publikation und in ihren Ergebnissen auch noch jetzt voll gültig, bedarf auf Grund unseres heutigen Wissens um die causalen Zusammenhänge zwischen Wachstum und Entwicklung einerseits, Licht, Temperatur und andere exogene Faktoren andererseits, in vielfältiger Hinsicht eine Revidierung und Ergänzung. Aus diesem Grunde wurde die vorliegende Arbeit, wiederum auf Anregung HUSFELD'S, in Angriff genommen und der Versuch gemacht, die sehr zerstreut liegenden Untersuchungsergebnisse über Photoperiodismus bei Holzpflanzen zu sammeln und zu ordnen, um auf diese Weise Anhaltspunkte für weitere Forschungen zu haben.

## **Jährliche Wachstumsdauer, Kambiumaktivität, Blattfall**

Eines der augenfälligsten Merkmale der Laubhölzer der gemäßigten Zone ist die ausgesprochene Jahresperiodizität, wobei, jahreszeitlich gesehen, im Frühjahr und Herbst die entscheidenden Eingriffe in den Wachstumsablauf erfolgen: Ruheperioden lösen Zeiten intensiven Wachstums ab, Austrieb wechselt mit Blattfall und Kambiumruhe mit Kambiumaktivität. So einfach die Zusammenhänge zwischen diesen physiologischen Gestaltungsprozessen und dem gesetzmäßigen Ablauf der Witterungsbedingungen auf den ersten Blick erscheinen mögen, so kompliziert offenbaren sie sich dem Beobachter, wenn durch natürliche oder künstliche Maßnahmen die Umweltverhältnisse verändert werden.

Bei heimischen Holzarten, die in tropische Gebiete mit für das Wachstum stets optimalen Voraussetzungen verpflanzt werden, wird die als Selbstverständlichkeit beobachtete Individualität eines Baumes erheblich gestört. Unabhängig von der Jahreszeit, bisweilen durch Regen- oder Trockenzeiten verursacht, tritt Blattfall, Ruheperiode und Austrieb nicht mehr an der Gesamtpflanze einheitlich ein, so daß neben neu austreibenden Zweigen solche mit beginnender „Herbstverfärbung“ wachsen oder sich im physiologischen Ruhe stadium befinden (neuerdings auch wieder von BÜNNING 1952 berichtet).

Unter den hiesigen Klimabedingungen ist nun der Wachstumsverlauf während der Vegetationsperiode arttypisch: Es gibt Arten, die bis in den Herbst hinein kontinuierlich wachsen — hierzu gehören auch die *Vitis*-Arten — und andere, die ihr Wachstum bereits im Juli/August (z. B. *Carpinus betulus* L.) oder im Mai/Juni (z. B. *Fagus sylvatica* L.) einstellen, nachdem also Blattentfaltung und Internodienstreckung durch die neugebildete Terminal- und Ruheknospe weitgehend beendet ist (KLEBS 1914). Sehr oft aber kann man beobachten, daß die bei Buche und Eiche gebildete Terminalknospe noch im gleichen Jahr in den Monaten Juni oder Juli austreibt („Johannistrieb“), wenn sich die sommerliche Tageslänge im Kulminationspunkt befindet.

Wir müssen also feststellen, daß neben endogenen auch exogene Faktoren den Wachstumsverlauf steuern, wobei im Rahmen der exogenen Einflüsse offenbar Tageslänge und Temperatur eine Vorrangstellung einnehmen.

Generell ist mit zunehmender Tageslänge eine längere Wachstumsdauer verbunden und umgekehrt, mit abnehmender Tageslänge eine vorzeitige Ruheknospenbildung (MOSHKOV 1929/30, 1932, KRAMER 1936, POTAPENKO 1939, GULI-SASHVILI 1948, LEMAN 1948, SCHULZ 1949, ZELAWSKI 1956 u. a.). Es besteht demnach eine Tageslänge, unterhalb derer jegliches Triebwachstum unterbunden wird, z. B. für *Weigela florida* unterhalb einer Tageslänge von 12—14 Stunden und für *Acer rubrum* L. und anderen Arten unterhalb von etwa 16 Stunden (DOWNS and BORTHWICK 1956 a und b).

Hierdurch sehen sich WAREING (1948) und DOWNS and BORTHWICK (1956 a) — in Anlehnung an das Verhalten 1jähriger Arten — veranlaßt, von einer „kritischen“ Tageslänge zu sprechen, oberhalb derer ein stetes Wachstum erfolgen kann. So weit diese Tageslänge nur die Alternative, Wachstum oder Ruhe, charakterisiert, mag sie für einige Arten eine gewisse, jedoch nicht unumschränkte Gültigkeit besitzen. So bald aber das Wachstum der Triebe oberhalb der „kritischen“ Tageslänge verfolgt wird, gelten noch andere, nicht immer genau definierbare Gesetzmäßigkeiten. So besitzt, wie bereits DOWNS and BORTHWICK (1956 a) folgerichtig bemerken, die „kritische“ Tageslänge keine Berechtigung für alle Arten, die ihr Wachstum bereits im Hochsommer einstellen. Andererseits hat auch WAREING in einer späteren Veröffentlichung (1950 a) festgestellt, daß die Wachstumsdauer von *Pinus silvestris* L. im 20stündigen Langtag länger ist als bei Dauerbelichtung, eine Beobachtung, die auch von OLSEN and NIENSTAEDT (1957) mit *Tsuga canadensis* (L.) Carr. bestätigt wird.

Desweiteren wird vielfach darüber berichtet, daß selbst im Langtag kein kontinuierliches, sondern ein mehr oder minder ausgeprägt zyklisches Wachstum erfolgt, welches durch einen ständigen Wechsel von Blattentfaltung und

Internodienstreckung mit kurzfristigen Ruheperioden durch Bildung von Terminalknospen und deren erneuten Austrieb hervorgerufen wird. Die Intensität der aufeinanderfolgenden Cyklen wird zunehmend schwächer, bis die Pflanze entweder in eine langfristige Ruheperiode übergeht oder abstirbt (DOWNS and BORTHWICK 1956 a, GULISASHVILI 1948, LEMAN 1948, ZELAWSKI 1956). Beispiele für den zyklischen Verlauf des Wachstums im Langtag gibt folgende kleine Übersicht (Tabelle 1). Der bereits erwähnte „Johannistrieb“ bei Buche und Eiche im sommerlichen Langtag dürfte mit dem zyklischen Wachstumsverlauf der im Versuch geprüften Arten identisch sein und somit eine photoperiodische Reaktion darstellen.

Tabelle 1

Zahl der Wachstumszyklen bei Dauerbelichtung und im Normaltag.

Art	im Dauerlicht	im Normaltag	Autor
<i>Carpinus betulus</i> L.	5	1	GULISASHVILI 1948
<i>Fagus orientalis</i>	7	2	GULISASHVILI 1948
<i>Fagus silvestris</i> L.	5	1—2	KLEBS 1914
<i>Larix europaea</i> D.C.	2—3	1	ZELAWSKI 1956
<i>Quercus cerris</i> L.	4	—*	LEMAN 1948
<i>Quercus iberica</i>	8	2	GULISASHVILI 1948
<i>Quercus illex</i> L.	9	—*	LEMAN 1948
<i>Quercus suber</i> L.	8	—*	LEMAN 1948

\*) Keine Werte angegeben

Die „kritische“ Tageslänge kann demnach nur für wenige Arten als zutreffend angesehen werden. Statt dessen darf auf Grund der vorliegenden Beobachtungen von einer artspezifischen „optimalen“ Tageslänge gesprochen werden, die ein maximales, kontinuierliches oder zyklisches Wachstum gestattet.

Daß wir es hinsichtlich der Wachstumsdauer nicht mit einer unspezifischen Lichtwirkung zu tun haben, sondern in der Tat mit einer echten photoperiodischen Reizwirkung, beweisen die Versuche mit Störlicht im Kurztag<sup>1)</sup> (WAREING 1950 a, OLSEN and NIENSTAEDT 1957, VAARTAJA 1957, ZAHNER 1955), mit geteilten Lichtgaben innerhalb des normalen 24-Stunden-Rhythmus (WAREING 1950 a), fernerhin die Versuche über die Nachwirkung einer Kurztagbehandlung und über die Abhängigkeit der Kurztageinwirkung vom Wachstumsstadium (SCEPOTIEV 1948, 1950, WAREING 1950 b, ZELAWSKI 1956). Ebenso dürfen in diesem Zusammenhang die Untersuchungen zur Lokalisation der photoperiodischen Perception genannt werden. Hierbei stellte es sich heraus, daß — wie bei den 1jährigen Arten — das Blatt den Reiz aufnimmt und an die Knospe als Rezeptor weiterleitet (WAREING 1954).

Nun wird aber die jährliche Wachstumsperiodizität nicht allein von der Tageslänge beherrscht, sondern auch von anderen Klimafaktoren bestimmt, unter denen die Temperatur die bedeutendste Rolle spielen dürfte.

<sup>1)</sup> Kurzfristige Lichteinwirkung während der Dunkelphase im Kurztag

In sehr demonstrativen Versuchen konnte VEGIS (1953) an *Hydrocharis morsus ranae* L. ein korrelatives Zusammenwirken zwischen Tageslänge und Temperatur feststellen: Mit steigender Temperatur erhöht sich die für ein kontinuierliches Wachstum erforderliche („kritische“) Tageslänge. Während bei 10° C selbst im Kurztag keine Ruheknospen gebildet werden, sistiert das Wachstum bei 25° C infolge Ruheknospenbildung bereits im 21stündigen Langtag! Nicht immer sind die Zusammenhänge zwischen Licht und Temperatur so offensichtlich wie in den Versuchen des schwedischen Autors. Auch liegt nicht bei allen Holzarten eine gleichgerichtete Licht-Temperatur-Reaktion vor, auch wenn die Versuchsergebnisse von VAN DER VEEN (1951) und KRAMER (1936) in gleicher Richtung weisen. So können auch geringfügige Temperaturerhöhungen im sommerlichen Langtag die Wachstumsperiode verlängern, wobei eine Veränderung der Nachttemperatur bei hoher Tagestemperatur sehr bedeutsam ist [SMEETS (1957)].

Obwohl die vorliegenden Untersuchungsergebnisse über das Zusammenwirken von Photoperiode und Temperatur für weittragende Schlußfolgerungen noch zu lückenhaft sind, deuten sie doch auf bestehende artspezifische Reaktionen hin. Diese sind sicher für sehr temperaturempfindliche Arten, wie verschiedene *Vitis*-Species, von nicht zu unterschätzender Bedeutung, besonders im Hinblick auf das Unterlagenproblem.

Eng verbunden mit der Wachstumsdauer, vom Austrieb bis zum Beginn der Ruheperiode, ist die Aktivität des Kambiums. Dank der Untersuchungen von WAREING (1949, 1951 a und b), WAREING and ROBERTS (1956) und ZELAWSKI (1956) wissen wir heute, daß auch die Aktivität des Kambiums weitgehend in Abhängigkeit zur Tageslänge steht, und zwar nicht allein über die Wachstumsintensität von Knospe und Trieb. Dies geht schon daraus hervor, daß bei den oben erwähnten Arten, die ihr Längenwachstum bereits im Hochsommer einstellen — hierzu gehört auch *Pinus silvestris* L. — das Kambium trotzdem noch bis in den Spätherbst tätig ist. Wird die Kiefer im Spätherbst mit Langtag behandelt, bleibt das Kambium ohne sichtbare Wachstumsaktivität der Sprosse länger funktionsfähig als im Kurztag. Jedoch vermag eine Kurztageinwirkung von geringer Dauer nur im Herbst, nicht dagegen im Frühjahr die Kambiumtätigkeit zu hemmen [WAREING (1949)]. Bei *Robinia pseudoaccacia* L. kann die durch Kurztag einmal induzierte Kambiumruhe im selben Vegetationsjahr durch Langtag wenig oder gar nicht mehr aufgehoben werden, unabhängig von der Wachstumsintensität der Knospen [WAREING and ROBERTS (1956)]. Auch bei den in Dauerlicht wachsenden Pflanzen von *Larix europaea* L. stellte ZELAWSKI (1956) trotz des zyklischen Wachstumsverlaufes (vgl. Seite 161) keine „Jahresringbildung“ fest, sondern nur ein sehr gleichmäßig ausgebildetes Kambium. Dieser Einfluß der Photoperiode auf die Kambiumaktivität spielt für den Anbau von Reben eine sehr wichtige Rolle, da mit dem früheren Eintritt der Kambiumruhe im Kurztag zwangsläufig ein günstiger Einfluß auf die „Holzreife“ verbunden ist. Obwohl zwischen den Europäer- und Amerikanerreben keine grundsätzlichen Unterschiede bestehen — Kurztag fördert bei allen *Vitis*-Arten die Holzreife —, sind aber erhebliche Sortenunterschiede vorhanden: Relativ gering ist die Kurztagförderung bei Riesling und Solonis Trier, groß bei den Sorten Gutedel, Rupestris 96 und Riparia 72 G [HACKBARTH und SCHERZ (1935)].

Mit dem Ende der eigentlichen Vegetationsdauer, welche durch die Bildung einer Ruheknospe, durch sistiertes Längenwachstum und ruhendes Kambium gekennzeichnet ist, ist im allgemeinen auch ein Blattfall verbunden. Dieser kann aber nun in verschiedener Weise von der Tageslänge beeinflusst werden: Er kann im Langtag oder bei Dauerbelichtung verzögert werden [GARNER and ALLARD (1923), JESTER and KRAMER (1939), GULISASHVILI (1948), LEMAN (1948), OLMSTED (1951)], wobei nach MATZKE (1936) bereits eine Lichtintensität von etwa 15 — 20 Lx wirksam ist, er kann aber auch durch Kurztag weitgehend unterbunden werden, wenn gleichzeitig durch den Kurztag der Beginn des Ruhestadiums vorverlegt wird [GARNER and ALLARD (1923), LEMAN (1948), VAN DER VEEN (1951), WAREING (1954), DOWNS and BORTHWICK (1956 a)]. Andererseits kann aber der Blattfall durch Kurztag beschleunigt werden, wobei innerhalb der Gattung *Vitis* Sortenunterschiede bestehen (vgl. Abbildung 1).

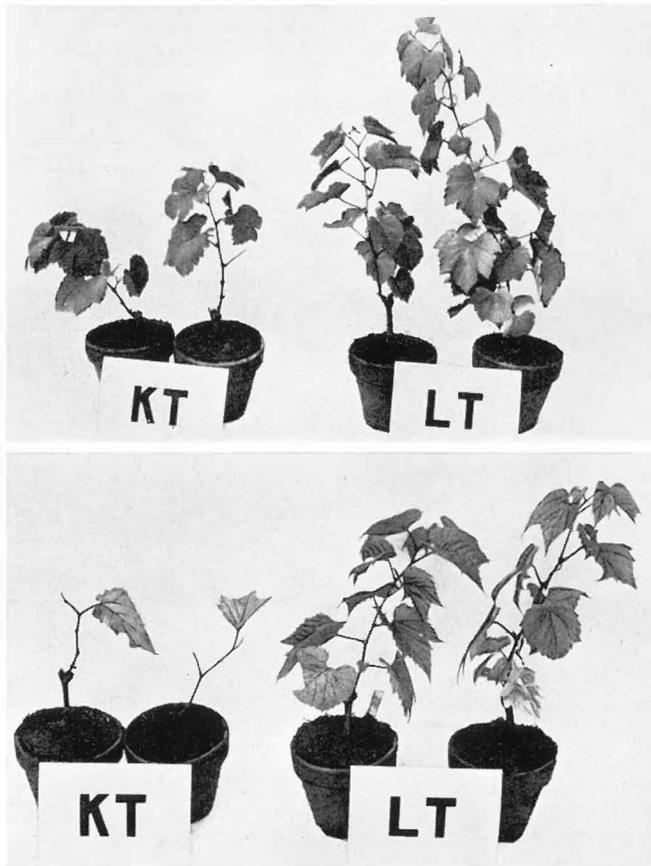


Abb. 1 Der Einfluß der Tageslänge auf den Blattfall der Rebsorten F. S. 4-201-39 (oben) und Riparia 179 G (unten) (Original).

Bei gleicher Tageslänge wird der Blattfall fernerhin durch hohe Temperaturen verzögert [VAN DER VEEN (1951), KRAMER (1936) und JESTER and KRAMER (1936)].

Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß für den Blattfall auch endogene Ursachen mitwirken, die dem Tageslängeneffekt entgegen treten können. So ist z. B. ein Merkmal der „Jugendphase“ der Buche das Ausbleiben des Blattfalls im Herbst. Erst mit zunehmendem Alter der Pflanzen — also mit dem Übergang zur „Altersphase“ — erhöht sich die Neigung zum herbstlichen Laubfall immer mehr, jedoch nur, wenn die Pflanzen nicht jährlich zurückgeschnitten werden, wie es bei Hecken der Fall ist [SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL (1954)].

Rückblickend darf also festgestellt werden, daß die Wachstumsdauer und die Kambiumaktivität durch hohe Tageslängen gefördert werden, während der Blattfall — je nach Art und Behandlungsweise — durch Lang- oder Kurztag gehemmt wird. In diesem photoperiodischen Geschehen greift die Temperatur in mannigfaltiger Weise ein und vermag gegebenenfalls die Tageslängenwirkung ganz zu überdecken oder weitgehend zu beeinflussen. Es muß aber betont werden — um stets die Wirkungsgrenzen von Umweltfaktoren im Blickfeld zu behalten —, daß die pflanzlichen Formbildungsprozesse einer endogenen Gesetzmäßigkeit folgen, die zwar durch exogene Faktoren beeinflussbar ist, sogar sehr erheblich, doch letztlich immer wieder wirksam wird. Es kann also der Ansicht von VEGIS (1953) nicht zugestimmt werden, wonach der jahreszeitliche Rhythmus, der stets wiederkehrende Wachstumszyklus, einzig und allein von Umweltfaktoren gesteuert wird.

### **Trieblänge, Internodienlänge und -zahl, Wurzelwachstum**

Die Wuchslänge ist zunächst das sichtbarste Zeichen einer photoperiodischen Reaktion und demzufolge Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Bei den weitaus meisten Arten nimmt sie mit zunehmender Tageslänge zu [ALLARD (1935), GARNER and ALLARD (1923, 1931), LEMAN (1948, 1950), MOSHKOV (1929/30, 1932), OLMSTED (1951), SCEPOTIEV (1939), SCHULZ (1949), SNYDER (1955), VAN DER VEEN (1951), WASSINK and WIERSEMA (1955), ZELAWSKI (1956)]. Doch, ähnlich wie bei der Wachstumsdauer, besteht auch für die Wuchslänge keine Proportionalität zwischen ihr und der Tageslänge, vielmehr ist ein ausgesprochenes Optimum der Wuchsfreudigkeit in verschiedener Tageslänge festzustellen, wie aus folgender Übersicht hervorgeht (Tabelle 2, Seite 165).

Tabelle 2

Die Wuchslänge von Holzpflanzen in Abhängigkeit von der Tageslänge.

(Mit \* versehene Arten in 2 Gruppen aufgeführt).

## A. Maximale Wuchslänge bei Dauerbelichtung

<i>Acer campestre</i> L.	GULISASHVILI 1948
<i>Acer rubrum</i> L.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Carpinus orientalis</i> *	GULISASHVILI 1948
<i>Catalpa speciosa</i>	GULISASHVILI 1948
<i>Fagus grandifolia</i> Ehr.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Fagus orientalis</i>	GULISASHVILI 1948
<i>Larix europaea</i> D.C.	ZELAWSKI 1956
<i>Morus alba</i> L.*	GULISASHVILI 1948
<i>Phellodendron amurense</i> Kupr.	GULISASHVILI 1948
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Pinus caribaea</i> Morelet	JESTER and KRAMER 1939
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Populus</i> sp.	VAN DER VEEN 1951
<i>Quercus iberica</i>	GULISASHVILI 1948
<i>Quercus suber</i> L.*	GULISASHVILI 1948
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Taxus baccata</i> L.	GULISASHVILI 1948

## B. Maximale Wuchslänge im Langtag (Tageslänge 16—22 Stunden)

<i>Acacia melanoxydon</i> R. Br.	GULISASHVILI 1948
<i>Betula verrucosa</i> Ehr.	GULISASHVILI 1948
<i>Carpinus betulus</i> L.	GULISASHVILI 1948
<i>Carpinus orientalis</i> *	GULISASHVILI 1948
<i>Morus alba</i> L.*	GULISASHVILI 1948
<i>Pinus pinea</i> L.	GULISASHVILI 1948
<i>Pinus silvestris</i> L.	WAREING 1950
<i>Quercus rubra</i> L.	JESTER and KRAMER 1939
<i>Quercus suber</i> L.*	GULISASHVILI 1948
<i>Tsuga canadense</i> (L.) Carr.	OLSEN and NIENSTAEDT 1957

## C. Maximale Wuchslänge im Normaltag (Tageslänge etwa 14-16 Stunden)

<i>Acacia longifolia</i> (Andrews) Willd.	GULISASHVILI 1948
<i>Acer Trantvetteri</i>	GULISASHVILI 1948
<i>Quercus montana</i> Willd.	JESTER and KRAMER 1939

## D. Maximale Wuchslänge im Kurztag (Tageslänge unter 12-14 Stunden)

<i>Buganvillea glabra</i> Choisy	ALLARD 1935
<i>Malus pumila</i> Mill.	GARNER and ALLARD 1923

Unabhängig von der Dauer der Wachstumsperioden gibt es demnach Arten, die eine Tageslängenverkürzung mit einer höheren Wuchsgeschwindigkeit beantworten. Vergleicht man die Wachstumsdauer während einer Vegetationsperiode bei mehrjährigen Arten mit der Aufblühzeit 1jähriger, hapaxanther Pflanzen, so sind auch bei letzteren in photoperiodischen Untersuchungen Fälle bekannt geworden, in denen eine negative Korrelation zwischen Wuchslänge und Aufblühzeit aufgetreten ist [z.B. SEN GUPTA and SEN (1950)].

Es gibt aber auch Arten, bei denen das Längenwachstum nicht von der Tageslänge abhängig zu sein scheint, wie *Cryptomeria japonica* (L.) Don [GULISASHVILI (1948)], *Spirea salicifolia* L. [SCHULZ (1949)] und *Coffea arabica* L. [PIRINGER and BORTHWICK (1955)].

Innerhalb der Gattung *Vitis* wurden art- und sortenspezifische Reaktionen nachgewiesen: *V. riparia* L., *V. rupestris* Scheele und *V. Solonis* Pulliat zeigen im Kurztag eine stärkere Hemmung der Wuchslänge als *V. vinifera* [HACKBARTH und SCHERZ (1935)]. Im Vergleich zu Dauerlicht tritt diese Kurztaghemmung sehr deutlich zutage (vgl. Abbildung 2). Die Europäerreben sind demnach kurztagverträglicher als die Amerikanerreben.



Abb. 2 Der Einfluß der Tageslänge auf die Wuchshöhe der Rebensorten Riesling 90 (1) und Riparia 176 G (2). Links: Dauerlicht, rechts: Kurztag 8 Stunden (Original).

Ähnlich wie bei der Wachstumsdauer fehlt es auch bei der Wuchslänge nicht an Versuchen, die Abhängigkeit dieser von einer spezifischen Lichtwirkung nachzuweisen. Zunächst wurde in Anlehnung an die grundlegenden Experimente RASUMOV's (1929/30) über die photoperiodische Nachwirkung von MOSHKOV (1932) die verschieden lange Einwirkung eines Kurztages untersucht und festgestellt, daß die Wuchslänge von *Salix alba* L. durch eine 15tägige Kurztagbehandlung kurz nach dem Austrieb gegenüber der Langtagvariante gefördert wurde, während sie bei dauernder Kurztageinwirkung schließlich nur mehr etwa  $\frac{1}{3}$  der Langtagvariante betrug. Die gleiche Kurztagwirkung wurde später noch von SCEPOTIEV (1939, 1948) an *Robinia pseudoaccacia* L., *Ailanthus glandulosa* Desf. und *Morus alba* L., sowie von SNYDER (1955) an *Taxus cuspidata* Sieb. & Zucc. bestätigt.

In diesem Zusammenhang ist die Beobachtung von SCEPOTIEV (1939) in physiologischer und pflanzenbaulicher Hinsicht sehr interessant, daß nämlich nach einer einmaligen Kurztageinwirkung (Tageslänge 6 Stunden) von 105

Tagen die Wuchslängenhemmung von *Ailanthus glandulosa* Desf. noch im 4. Jahr nach der Behandlung deutlich, bei *Morus alba* L. nur noch andeutungsweise zu erkennen war. Diese Beobachtung verdient im Hinblick auf das Provenienz- und Herkunftsproblem besonderer Beachtung.

Die mit Störlicht im Kurztag durchgeführten Versuche von WAREING (1950 a), ZAHNER (1950), OLSEN and NIENSTAEDT (1957) und VAARTAJA (1957), in denen eine geringe Lichtmenge die gleiche Wirkung wie ein Langtag ausübt, lassen keinen Zweifel mehr am Vorhandensein einer echten photoperiodischen Reaktion aufkommen.

Neben der Tageslänge sind naturgemäß auch weitere Faktoren für das Triebwachstum von Einfluß. Steigende Temperaturen bei gleicher Tageslänge erhöhen die Wuchslänge bei *Prunus avium* L., wobei Änderungen der Nachttemperatur von nicht unwesentlicher Bedeutung sind [SMEETS (1957)]. Rotes Zusatzlicht fördert bei *Thuja occidentalis* L. und besonders bei *Robinia pseudo-acacia* L. die Wuchslänge, während blaues Licht dagegen hemmend wirkt [PHILLIPS (1941)]. Nördliche Herkünfte zeigen eine höhere Kurztagempfindlichkeit als südliche [MOŠKOV (1932), PAULY and PERRY (1954), VAARTAJA (1954), WASSINK and WIERSEMA (1955) und MCGREGOR and KRAMER (1957)].

Die photoperiodischen Änderungen der Blatt- und Internodienzahl, sowie -länge lassen zunächst eine positive Korrelation zur Wuchslänge erkennen [u. a. von WAREING (1948, 1949), WASSINK and WIERSEMA (1955)]. Bei dem zyklischen Verlauf des Wachstums in Dauerbelichtung wurden von KLEBS (1914) und LEMAN (1948) verkürzte Internodien während der kurzen „Ruheperioden“ beobachtet, die sich auch nach dem Wiedereinsetzenden Triebwachstum nur unwesentlich streckten. Die durchschnittliche Internodienlänge aus den mittleren Teilen des Triebes ist bei den *Vitis*-Arten im Normaltag stets größer als im 12stündigen Kurztag [HACKBARTH und SCHERZ (1935)], wobei die Verkürzung durch abnehmende Tageslänge bei den amerikanischen Arten ausgeprägter ist als bei *V. vinifera*. Bei allen Arten wird die Blattbildung (Zahl der Nodien) durch Kurztag nicht so stark gehemmt wie die Wuchslänge (Tabelle 3). Auch hierbei zeigt Riesling seine hohe Anpassungsfähigkeit an die Tageslänge.

Tabelle 3

Zunahme der Wuchslänge, der Internodienzahl und -länge bei verschiedenen Rebsorten im Normaltag und Kurztag <sup>1)</sup>.  
(2-Augenstecklinge, Tageslängenbehandlung vom 14. 6. — 3. 9. 1957).

Sorte	Tageslänge	Wuchslänge		Internodienzahl		Internodienlänge	
		cm	rel	Anzahl	rel	cm	rel
Riesling 90	Normaltag	8,8	100	5,0	100	1,8	100
	Kurztag	2,5	28	2,9	58	0,9	50
Riparia 179 G	Normaltag	15,8	100	6,5	100	2,4	100
	Kurztag	3,5	22	2,3	35	1,4	58
F. S. 4 - 201 - 39	Normaltag	18,0	100	8,0	100	2,3	100
	Kurztag	3,9	22	2,9	36	1,4	61
F. S. 4 - 195 - 39	Normaltag	6,0	100	5,0	100	1,2	100
	Kurztag	1,2	20	1,7	34	0,7	58

<sup>1)</sup> Kurztag = Mittelwert der mit 8,10 und 11,5 Stunden behandelten Kurztagvarianten.

Im Zusammenhang mit der Wuchslänge erscheint es angebracht, den Einfluß der Photoperiode auf das Wurzelwachstum zu erwähnen, bzw. auf das Verhältnis von Sproß- zu Wurzelgewicht einzugehen. MOSHKOV (1929/30, 1932) beobachtete in eingehenden Untersuchungen an *Robinia pseudoaccacia* L. im Kurztag eine absolute Gewichts- und Dickenzunahme der Hauptwurzel infolge höherer Stärkeeinlagerung, ein Ergebnis, welches später von PHILIPS (1941) mit der gleichen Versuchspflanze und von WAREING (1950 a) bei einjährigen Sämlingen von *Pinus silvestris* L. bestätigt wurde. Auch für verschiedene *Vitis*-Arten wiesen HACKBARTH und SCHERZ (1935) nach, daß sich das Wurzelgewicht trotz gleichzeitiger Wuchslängenverminderung im Kurztag bei allen untersuchten Formen, vor allem aber bei den *V. vinifera*-Sorten Riesling, Sylvaner und Gutedel, erhöhte. Das Verhältnis zwischen ober- und unterirdischer Masse, welches bei allen Sorten im Kurztag annähernd gleich ist, verschiebt sich im Normaltag zu Ungunsten der Amerikanerreben (*V. riparia*, *V. rupestris*, *V. Solonis*). Doch auch über eine Förderung der Wurzelbildung im Langtag wird von REINDERS-GOWENTAK and SIPKENS (1953) berichtet.

Da in den meisten Fällen die Wurzelgewichte im Kurztag absolut höher liegen als im Langtag, obwohl das Sproßwachstum gehemmt wird, muß eine gesteigerte Assimilatabwanderung im Kurztag erfolgen, ähnlich wie bei den knollenbildenden einjährigen Pflanzen. Dies wiederum dürfte in Pfropfkombinationen von *Vitis vinifera* mit *Vitis riparia* wegen ihres unterschiedlichen Verhaltens zu physiologischen Unstimmigkeiten Anlaß geben.

### Habituelle Veränderungen

Durch eine Tageslängenveränderung wird auch der Verzweigungstyp abgewandelt. So erhöhen sich bei *Liriodendron* im 10stündigen Kurztag die Zahl der Seitentriebe, was die Autoren, WASSINK and WIERSEMA (1955), veranlassen, von einer Aufhebung oder Verminderung der apikalen Dominanz zu sprechen. Hingegen beobachtete MOSHKOV (1929/30, 1932) und SCEPOTIEV (1948) gerade im Langtag eine erhöhte Triebzahl bei *Robinia pseudoaccacia* L. und *Salix babylonica* L.

Eine schwächere oder keine Dornenbildung, sowie weniger und mehr rundere Fiederblätter erzielte MOSHKOV (1929/30) durch Kurztagbehandlung an der Weißen Akazie. *Salix babylonica* L. hatte im Kurztag breitere und längere Blätter [MOSHKOV (1932)], während *Pinus silvestris* L. [WAREING (1949, 1950 a und b)] und *Robinia pseudoaccacia* L. [SCEPOTIEV (1948)] im Kurztag kleinere Blätter bildeten. Auch bei *Vitis*-Arten treten unter dem Einfluß verschiedener Lichtbedingungen ausgeprägte Blattformveränderungen auf: Bei den Amerikanerreben wird Blattlänge und -breite durch Kurztag erheblich reduziert, hingegen bei den Europäerreben nur wenig oder gar nicht (Sylvaner). Gleichzeitig ist im Kurztag, je nach Sorte, eine Verengung der Stielbucht, eine breitere und stumpfere Blattform, eine stärkere Blattbehaarung, eine rauhere Blattoberfläche und eine Blattstielverkürzung zu beobachten [HACKBARTH und SCHERZ (1935)]. HUSFELD (1936) spricht in diesem Zusammenhang von einer morphologischen Angleichung des *riparia*-Blattes an das der *vinifera*-Reben und weist auf die damit verbundenen ampelographischen Schwierigkeiten hin.

In welchem Ausmaß es sich im einzelnen bei den genannten Blattveränderungen um eine spezifisch photoperiodische Wirkung handelt, also von einem Licht/Dunkel-Reiz, läßt sich im Augenblick nicht übersehen. Da ASHBY (1950) bei *Ipomoea caerulea* durch Kurztag mit Störlicht eine langtagähnliche Blattlappung erhielt, ist zu vermuten, daß auch bei den mehrjährigen Arten ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Auch Blatt- und Stengelverfärbungen werden von einigen Autoren der Tageslängenwirkung zugeschrieben. Die Beobachtungen sind jedoch nicht einheitlich, da MOSHKOV (1929/30) von einer verminderten Anthozyanfärbung im Kurztag spricht, DOWNS and BORTHWICK (1956) aber eine verstärkte Anthozyanfärbung erhielten. Viele ebenfalls mitgeprüfte Arten ließen keine Farbänderungen erkennen, so daß vermutlich noch andere Faktoren eine wichtige Rolle spielen. Zumindest könnten diese Beobachtungen aber für die Rotweinsorten eine Bedeutung haben.

### Ruheperiode und Austrieb

In Verbindung mit der Ruheperiode der Holzpflanzen interessiert uns in diesem Zusammenhang die Mitwirkung von Licht und Temperatur bei der Aufhebung der Winterruhe und dem Zeitpunkt des Austreibens. Auch wäre zu prüfen, in wie weit bei diesen physiologischen Vorgängen eine photoperiodische Reaktion vorliegt.

Bei der Erforschung der exogenen Einflüsse, die den Knospenaustrieb hervorrufen, gebührt wohl JOSI (1894) das Verdienst, erstmals die Wirkung des Lichtes auf den Knospenaustrieb, mit der Buche als Versuchspflanze, festgestellt zu haben. Allerdings haben erst die genauen und umfangreichen Versuche von KLEBS (1914) die überragende Bedeutung dieses Umweltfaktors klargestellt und hierdurch den Ausgangspunkt für weitere Untersuchungen geschaffen.

Nach diesem Autor wird der Knospenaustrieb der Buche durch Dauerlicht beschleunigt, wobei ultraviolette Strahlung bedeutungslos ist. In den Folgejahren wurde die austriebsfördernde Langtagwirkung an den verschiedensten Objekten bestätigt [PIGORINI (1931), LEMAN (1948), WAREING (1953, 1954), SNYDER (1955), WASSING and WIERSEMA (1955), u. a.]. Auf der anderen Seite wird aber auch von einer Unwirksamkeit längerer Belichtungsdauer gesprochen, so zunächst von KLEBS (1914) selbst, später auch von GARNER and ALLARD (1923). REINDERS-GOWENTAK and SIPKENS (1953) stellten sogar bei *Populus robusta* Schneider eine Hemmwirkung des Lichtes auf den Austrieb im 16stündigen Langtag fest, wobei aber gleichzeitig die Wurzelbildung der untersuchten Stecklinge im Langtag gefördert war. Dies war auch der Fall, wenn die Mutterpflanze jener Stecklinge im Langtag ausgereift waren. Es besteht also eine quantitativ feststellbare Nachwirkung des Lichteinflusses vor der Winterruhe auf den Austrieb nach der Winterruhe. Dieses Ergebnis wird uns noch an anderer Stelle beschäftigen.

Nach einem kurztaginduzierten Ruhezustand der Pflanzen nimmt die Dauerlichtförderung mit zunehmender Dauer des Intervalls zwischen Beginn des Ruhestadiums und Beginn der Lichtbehandlung ab, wie an *Pinus silvestris* L. durch WAREING (1951 a), an *Catalpa bignonioides* Walt. durch DOWNS and BORTHWICK (1956) und an *Larix europaea* D. C. durch ZELAWSKI (1956) gezeigt

wurde. So vermag also bei diesen Arten Dauerlicht wenige Wochen nach Beginn der Ruheperiode diese nicht mehr aufzuheben.

Im Hinblick auf den wirksamen Spektralbereich des Lichtes scheint nach den Untersuchungen von PHILLIPS (1941) und SHOOR (1951) Rotlicht besonders effektiv zu sein.

Auch die Lichtintensität spielt eine Rolle. Nach KLEBS (1914) und WAREING (1953) ist für den Austrieb ruhender Buchenknospen eine Mindestlichtintensität von etwa 1000 Lx notwendig, die aber nach WAREING durch Entfernen der etwas lichtdurchlässigen Knospenschuppen auf 20—100 Lx herabgesetzt werden kann, ohne dabei die austriebsfördernde Wirkung wesentlich zu verändern. Eine ähnliche Abhängigkeit zwischen Lichtintensität und Austrieb wurde auch von ZELAWSKI (1955) festgestellt.

Nach den vielseitigen Untersuchungen WAREING'S (1933) an *Fagus silvatica* L. müssen wir auch die lichtfördernde Wirkung beim Austrieb als eine echte photoperiodische Reaktion ansprechen. Zunächst wurde von diesem Autor nachgewiesen, daß die Lichtsumme (Lichtintensität  $\times$  Zeit) bedeutungslos ist und daß fernerhin Kurztag mit Störlicht die Langtagwirkung zu ersetzen vermag. Auch die Wirksamkeit der sehr schwachen Lichtintensität von etwa 20 Lx, die sicherlich photosynthetisch bedeutungslos ist, spricht für die obige Annahme.

Es taucht nun aber die Frage nach der Wirkungsweise des Lichtes auf dem völlig entblätterten Trieb auf, haben wir doch bereits an anderer Stelle (S. 161) gehört, daß der photoperiodische Reiz allein von den Blättern aufgenommen werden kann. Nach KLEBS (1914) und WAREING (1950 b, 1953) kommt als Perzeptionsorgan nur die Knospe, und zwar nur die unter der Knospenschuppe liegenden Blättchen, Blattprimordien oder das meristematische Gewebe in Frage. Im Vergleich zu den Untersuchungsergebnissen an 1jährigen Pflanzen überrascht dieser Befund, da die Versuche von CAJLACHJAN (1936), HAMNER and BONNER (1938) u. v. a. zeigten, daß nur oder fast ausschließlich nur voll entfaltete Blätter den Lichtreiz aufnehmen und weiterleiten können. Es erscheint darum unwahrscheinlich, im Gegensatz zur Ansicht WAREING'S (1953), daß der Austrieb photoperiodisch und physiologisch den gleichen Gesetzmäßigkeiten folgt wie die Blütenbildung bei einjährigen Pflanzen, zumal WAREING selbst die von HAMNER (1940) nachgewiesene „high light-reaction“ für den Austrieb als nicht gegeben ansehen möchte. Demnach dürfte also nur die „sekundäre Lichtreaktion“ eine Rolle spielen. Ob es sich nun beim Austrieb um eine — natürlich photoperiodisch bedingte — Wuchsstoffaktivierung oder -bildung handelt, kann noch nicht mit Sicherheit beantwortet werden. Die Untersuchungen von SÖDING (1937) u. v. a. Autoren, wonach beim Austrieb eine Erhöhung des Wuchsstoffspiegels zu beobachten ist, spricht für diese Möglichkeit. Auch die bereits erwähnten Untersuchungen der holländischen Wissenschaftler REINDERS-GOWENTAK and SIPKENS (1953) mit *Populus*-Stecklingen verdienen, in diesem Zusammenhang erwähnt zu werden.

Neben der Tageslänge —oder mit ihr zusammen — wirkt die Temperatur in zweifacher Weise auf den Austrieb ein; denn einmal können niedrige, ein anderes Mal hohe Temperaturen austriebsfördernd wirken. Zunächst sind die für den Obst-, Forst- und Weinbau durchgeführten Untersuchungen über art- und sortenspezifische Kälteansprüche ruhender Knospen von hervorragender

Bedeutung [BROWN (1957), DARROW (1942), DAUBENMIRE (1949), EGGERT (1951), GARDNER (1929), POTAPENKO (1939), SERGEEV (1950, 1952), RODIONOW (1950) u. a.]. Je nach Art und Sorte sind also für einen normalen, zeitigen Austrieb eine verschiedenlange Einwirkungsdauer von niedrigen Temperaturen (etwas über 0°C) erforderlich. Fehlen diese, so wird der Austrieb verzögert, treten diese aber besonders häufig auf, ist ein vorzeitiger Austrieb die Folge, wenn die nach befriedigtem Kältebedürfnis vorherrschenden Umweltfaktoren ein Wachstum der Knospen gestatten. Die Blütenknospen scheinen nach WEINBERGER (1950) und SERGEEV (1952) ein höheres Kältebedürfnis zu haben als die Blattknospen. Auch für *Vitis*-Sorten sind von MAGOON and DIX (1943), KOSTINA (1957) und DASCHKEWITSCH (1957) unterschiedliche Ansprüche an niedrige Temperaturen nachgewiesen worden.

Es hat sich fernerhin erwiesen, daß hohe Temperaturen während des Kühlreizes den Effekt des letzteren vermindern [WEINBERGER (1954), OVERCASH and CAMPBELL (1955) und DASCHKEWITSCH (1957)]. Betrachten wir weiterhin die experimentellen Befunde von MATSUBARA (1931), KRAMER (1936), GUSTAFSON (1938), GULISASHVILI (1948), WAREING (1950 a), OLMSTED (1951), DOWNS and BORTHWICK (1956) und OLSEN and NIENSTAEDT (1957), wonach Langtag nach erfolgtem Kühlreiz austriebsfördernd wirkt, bzw. Langtag oder Dauerlicht sogar niedrige Temperaturen „ersetzen“ können, so drängt sich zwangsläufig ein Vergleich mit den an Wintergetreide gemachten Erfahrungen auf. Es ist zu vermuten, daß in beiden Fällen ganz ähnliche physiologische Vorgänge ablaufen.

Das von MOLISCH (1909) bezeichnete unfreiwillige Ruhestadium („imposed dormancy“ der angelsächsischen Literatur) ist jenes Endstadium der Ruhe, welches nur durch ungünstige Umweltbedingungen hervorgerufen wird. Sobald, wie im Frühjahr, ein Temperaturanstieg erfolgt, und dadurch die Voraussetzungen für wachstumsphysiologische Vorgänge geschaffen werden, wird die „unfreiwillige“ Ruhe aufgehoben und das Austreiben der Knospen setzt ein. Diese Erscheinung wurde u. a. eingehend von DAUBENMIRE (1948) und DANILOV and KREJER (1950) untersucht und festgestellt, daß zur Aufhebung der unfreiwilligen Ruhe sortenverschiedene Ansprüche an die Temperatur gestellt werden.

Der Austrieb — die Aufhebung der Winterruhe — wird auf Grund der besprochenen Literaturergebnisse durch den Faktorenkomplex Licht und Temperatur in art- und sortenspezifischer Weise gesteuert. Die Kenntnis dieser sortentypischen Reaktionen ist von nicht zu vernachlässigender Bedeutung, so in Gebieten mit einem sehr milden Winter oder in spätfrostgefährdeten Lagen, in denen also Sorten mit keinem und damitzeitigem Austrieb, bzw. sehr hohem Kältebedürfnis, und damit spätem Austrieb, angebaut werden müßten. Eine noch weitere Bedeutung erhalten diese Vorgänge im Weinbau durch die Verbreitung von Pfropfkombinationen, bei denen die Pfropfpartner gewiß unterschiedliche physiologische Ansprüche während der Winterruhe an Licht und Temperatur stellen und eine Übertragung des „Vernalisationseffektes“ durch Pfropfung nach RODIONOV (1950) nicht stattfindet.

Es sei an dieser Stelle noch hinzugefügt, daß nach BLACK and WAREING (1954) und nach VAARTAJA (1956) auch bei der Samenkeimung mehrjähriger Holzarten photoperiodische Einflüsse eine Rolle spielen.

### Physiologische Resistenz

Neben der bisher geschilderten Auswirkung der Photoperiode auf das Wachstum wurden durch die Untersuchung MOSHKOV's (1929/30, 1932 und 1935) das Augenmerk auf die Beziehung zwischen Tageslänge und Frostresistenz gerichtet. Die in Leningrad durchgeführten Versuche führten zu dem Ergebnis, daß ein 10-12stündiger Kurztag während des Wachstums die Frostresistenz von *Robinia*, *Juglans regia* L. und *Prunus armenica* L. wesentlich erhöhte, insbesondere bei einer südlichen Herkunft der Akazie [MOSHKOV (1932)]. Hierbei genügen schon 20 Tage Kurztag — allerdings nur während des Hochsommers bei entsprechenden Außentemperaturen — um den vollen Kurztageneffekt zu erzielen [MOSHKOV (1935)]. Für eine hohe Kälteresistenz der Gesamtpflanze muß jedoch der Kurztag auf die Sproßspitze einwirken; werden nur einzelne Zweige oder die Stammbasis einem Kurztag ausgesetzt, bleiben nur diese kälteresistent. So ist bei *Vitis amurensis* Rupr. ein 10stündiger Kurztag und bei *Juglans regia* L. eine Tageslänge von 15 Stunden wirksam, um eine hohe Kälteresistenz zu induzieren. Auch KRAMER (1937) beobachtete eine verminderte Frostresistenz durch Langtag an einer *Abelia grandiflora*-Hecke: Die von einer Straßenlaterne belichteten Teile zeigten trotz der sehr geringen Lichtintensität erhebliche Frostschäden. In Versuchen mit 42 Baum- und Straucharten, die in Murmansk während des arktischen Sommers durchgeführt wurden, wurde allgemein eine erhebliche Steigerung der Frostresistenz durch vorherige Kurztagbehandlung festgestellt [SCHULZ (1949)]. Überraschenderweise wurde aber bei einigen Arten, wie *Spirea salicifolia* L., *Betula Kussmisscheffi* Suk., *Lonicera tatarica* L., *Pinus sibirica* Kupr. u. a. die Kälteresistenz durch die Tageslänge nicht beeinflußt. Diese vorliegenden Beobachtungen über eine gesteigerte Frostresistenz nach Kurztagbehandlung dürften sich vermutlich um eine sekundäre Folge handeln und ihre primäre Ursache im früheren Eintritt des physiologischen Ruhezustandes finden, wodurch die Pflanzen beizeitigem Frosteinbruch im Herbst bereits „abgehärtet“ sind und die niedrigen Temperaturen überdauern können. Ob zudem noch eine physiko-chemische Beeinflussung des Kurztages auf die Zellkonstitution vorliegt, also eine direkte Beziehung zu zellphysiologischen Kälteresistenzfaktoren, wurde m. W. in diesem Zusammenhang noch nicht untersucht. Einen Hinweis hierfür geben unveröffentlichte Untersuchungen von SCHERZ, wonach die Frostresistenz bei Reben noch vor Beginn des Ruhestadiums durch Kurztag erhöht wird (Abbildung 3, Seite 173).

Einen wichtigen Beitrag für die Immunitätszüchtung bei Reben lieferte die Feststellung von HUSFELD (1936), daß die Plasmopararesistenz in der jeweils starkwüchsigen Phase erhöht ist, also bei dem Riesling-Sämling 250/56 im Langtag und bei Csaba Zeringa im Kurztag. Eine ähnliche Abhängigkeit dürfte auch bei der Reblausresistenz eine Rolle spielen, wobei das stärkere Wurzelwachstum im Kurztag eine höhere Resistenz erwarten läßt.

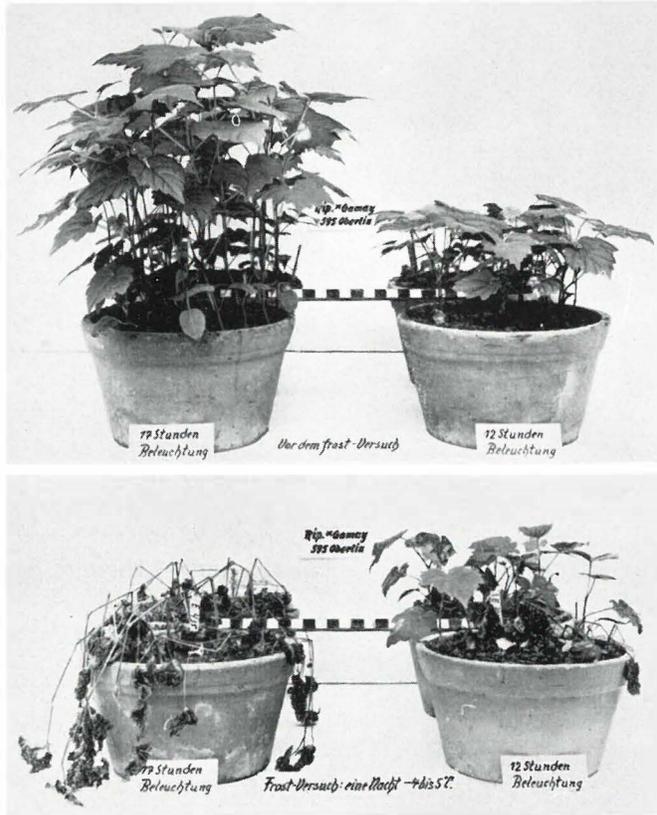


Abb. 3 Der Einfluß der Tageslänge auf die Frostresistenz von Rebensämlingen (nach SCHERZ, unveröffentlicht).

### Blütenbildung

Bei den Holzpflanzen tritt in der Regel die Geschlechtsreife erst nach Ablauf einer jedem Genotyp entsprechenden Reihe von Jahren ein. Der Übergang von der „vegetativen“ zur „reproduktiven“ Phase ist, gemessen an der Blühfreudigkeit, sehr allmählich, doch deutlich durch die gleichzeitig eintretenden phänotypischen Merkmalsveränderungen gekennzeichnet. Man spricht allgemein von einer Jugend- (Primärphase, „juvenile stage“) und Altersphase (Sekundärphase, „senile stage“).

Ohne nun näher auf die Problematik dieser Phasenfolge mit ihren pflanzenbaulichen und pflanzenzüchterischen Konsequenzen einzugehen, sei gesagt, daß die Photoperiode, als der uns hier interessierende Faktor, dennoch für die Blütenbildung eine sehr wichtige Rolle spielt. So unterbleibt sie bei *Cassia marilandica* L. und *Hibiscus syriacus* L. im 8-12stündigem Kurztag, selbst bei

8-9-jähriger Einwirkungsdauer, während andererseits Kurztag bei *Malvaviscus conzatii* Greenman und *Coffea arabica* L. den jahreszeitlichen Blühbeginn beschleunigt oder bei *Bougainvillea glabra* Choisy und *Rubus idaeus* L. ohne Einfluß ist [ALLARD (1935), GARNER and ALLARD (1931), MOSHKOV (1935), PIRINGER and BORTHWICK (1955)]. Der Apfel reagiert „tagneutral“, wenn im Kurztag eine geringe und im Langtag eine hohe N-Düngung vorgenommen wird [ROBERTS (1927)]. Recht kompliziert liegen die Verhältnisse bei dem in Mittelamerika beheimateten Strauch *Cestrum nocturnum* L. Blütenbildung — Induktion und Determination — erfolgen nur, wenn nach mehr als 5 Langtagen von über 11-12,5 Stunden mindestens 2 Kurztage unter 11-12 Stunden folgen [SACHS (1956)]. Dauernd Lang- oder Kurztag verhindert die Blütenbildung, so daß *Cestrum* zu den von RESENDE (1952) bezeichneten „Lang-Kurztagpflanzen“ zählt.

So kann also, je nach Art, die Tageslänge den Zeitpunkt der Blütenbildung beeinflussen, wobei ähnliche Verhältnisse vorzuliegen scheinen wie bei den 1jährigen Pflanzen. Ein abschließendes Urteil über die Bedeutung dieses Klimafaktors für die generative Entwicklung von Holzarten kann jedoch noch nicht gefällt werden, da die Anzahl der vorliegenden Untersuchungsergebnisse hierzu nicht ausreichen. Zudem beziehen sich diese zumeist auf Herbstblüher, während doch die wichtigsten Kulturpflanzen bereits im zeitigen Frühjahr blühen und die Blütenanlagen schon im Vorjahr ausbilden. Selbst die phänologischen Untersuchungen an verschiedenen Provenienzen von LANGLET (1942/43) und MIROV (1956) dürfen in diesem Zusammenhang nicht überbewertet werden, da es sich hierbei einesteiis um verschiedene Genotypen (Ökotypen) handelt, zum anderen von MIROV keine tropischen *Pinus*-Arten untersucht wurden.

Die Anlage der Blütenprimordien im Hochsommer — dies gilt nach MÜLLER-THURGAU (1892) und BEHRENS (1897) auch für die *Vitis*-Arten — läßt vermuten, daß die Blüteninduktion durch Langtag ausgelöst wird. Hierbei können naturgemäß, wie ROBERTS (1927) bereits zeigte, auch andere Faktoren eine sehr wesentliche Rolle spielen.

So bedeutungsvoll eine Vorverlegung des Blühvorganges bei mehrjährigen Arten, vor allem für die Züchtung, auch ist, müssen wir resignierend bekennen, daß uns dies in den weitaus meisten Fällen experimentell noch nicht gelungen ist; denn das entscheidende Problem ist ja nicht eine jahreszeitliche Vorverlegung, sondern eine effektive entwicklungsgeschichtliche Beschleunigung des Blüheintritts. Der in diesem Zusammenhang von POTAPENKO (1939) beschrittene Weg ist recht aufschlußreich: Durch entsprechende Kälte- und Langtagbehandlung gelang es, Sämlinge der Kirsche im 3. Jahr, nachdem sie 4 „Jahreszyklen“ durchgemacht hatten, zum Blühen zu bringen, während die unbehandelten Kontrollpflanzen erst 1-2 Jahre später blühten. Auch eine entsprechende Wuchsstoffbehandlung in Verbindung mit photoperiodischen Maßnahmen dürfte aussichtsreich erscheinen, zumal es CLARK and KERS (1942) erstmals gelungen ist, die Blütenbildung bei Ananas durch Zufuhr von Naphthyllessigsäure (NES) auszulösen. Viele Anzeichen der „Altersphase“, wie ungleicher Austrieb von Blüten- und Blattnospen, geringere Bewurzelungsfähigkeit von Stecklingen, Blattheteromorphie, Blattalterung u. a. m. deuten auf eine Veränderung des aktiven Wuchsstoffspiegels hin.

### Schlußbetrachtung

Wie wir in den vorangegangenen Ausführungen haben feststellen müssen, bleibt keine physiologische Merkmalsausprägung von äußeren Faktoren, wie Photoperiode und Temperatur, in irgendeiner Weise unberührt oder unbeeinflußt. Doch müssen wir uns hierbei stets der zweifachen Wirkungsweise der Tageslänge bewußt bleiben: Die unspezifische, rein quantitative Wirkung der Lichtmenge und die spezifische, oftmals qualitative Reizwirkung des Tag-Nacht-Wechsels. Während ersteres mengenmäßig relativ leicht faßbar und letztlich als Photosyntheseeffekt erklärbar ist, sind die Verhältnisse bei der stimulativen Tageslängenwirkung wesentlich komplizierter und undurchschaubarer. Es kann darum noch nicht mit voller Sicherheit gesagt werden, ob alle im vorliegenden Bericht erwähnten Auswirkungen der Tageslänge rein photoperiodischer Natur sind. In vielen Fällen fehlt hierzu noch der Beweis, während andererseits aber, wie bei der Wachstumsdauer, der Wuchslänge und der Blütenbildung, durch Untersuchungen mit Störlicht, mit geringer Lichtintensität oder mit verschiedener Cyklenlänge kein Zweifel mehr am Vorhandensein einer stimulativen Lichtwirkung besteht.

Besondere Beachtung verdient fernerhin noch das Phänomen der photoperiodischen Nachwirkung, und zwar nicht nur auf die Auswirkung in der gleichen Vegetationsperiode, sondern auch im Hinblick auf den nachhaltenden Effekt in späteren Jahren oder auf die vegetative Nachkommenschaft. Für Arten, die bis in den Spätherbst hinein wachsen und somit unter dem Einfluß des herbstlichen Kurztages gelangen, wie die verschiedenen *Vitis*-Species, hat diese photoperiodische Nachwirkung eine praktisch höchst wichtige Konsequenz: Es muß sich in der vegetativen Nachkommenschaft die Ausreifebedingungen der „Mutter“-pflanze in irgendeiner Form manifestieren und zu einer mehr oder minder stark ausgeprägten „Herkunfts- oder Dauermodifikation“ führen. Leider sind wir bisher nur sehr mangelhaft über den vollen Umfang dieser Modifikationen unterrichtet, doch liegt es auf der Hand, daß diese Frage für die Unterlagenerzeugung und Herstellung von Pflropfungen im Wein- und Obstbau nicht vernachlässigt werden dürfte.

Einem ordnenden Prinzip folgend, taucht nun die Frage auf, wie die verschiedenen Reaktionstypen anzusprechen seien oder besser gesagt, nach welchem Kriterium sich ein solches Schema zu richten habe. Eine direkte Anwendung des Einteilungsprinzips der 1jährigen Pflanzen — also die Blütenbildung — dürfte in Anbetracht der entwicklungsphysiologischen Besonderheiten mehrjähriger Holzarten auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen. Zum anderen sind es oftmals gerade die vegetativen Eigenschaften, die den kulturellen und pflanzenbaulichen Wert darstellen, so daß es angebracht erscheint, einem Hinweis WAREING'S (1948) folgend, die Wachstumsdauer als photoperiodisches Kriterium zu wählen. Demnach wären alle Holzpflanzen nach den vorliegenden Befunden als quantitativ reagierende Kurztagpflanzen anzusehen, d. h. also, daß die Wachstumsdauer mit abnehmender Tageslänge zunehmend verkürzt wird. Dies führt wiederum zu einem vorzeitigen Übergang in das Ruhestadium. Wir würden, um ein konkretes Beispiel zu nennen, die Amerikanerbeeren als stark quantitativ reagierende Kurztagpflanzen ansprechen müssen, hingegen die *vinifera*-Sorten als schwach reagierende Formen. Mit dieser Bezeichnung ist gleichzeitig die stärkere Wüchsigkeit der

Amerikanerreben im Langtag, sowie die spätere Holzreife und anderes mehr charakterisiert. Eine Lebensgemeinschaft zwischen diesen verschiedenen photoperiodischen Reaktionstypen läßt zwangsläufig physiologische Unstimmigkeiten vermuten. Nicht zuletzt dürfte die geringere Lebensdauer der Pfropfungen von *Vitis vinifera* auf *V. riparia* im Vergleich zum wurzelechten Anbau hierin eine Ursache finden.

### Literaturverzeichnis

- ALLARD, A. H. Response of the woody plants *Hibiscus syriacus*, *Malvaviscus conzatii*, and *Buginvillea glabra* to length of day. *J. Agr. Res.* **51**, 27 — 34 (1935).
- ASHBY, E. Studies in the morphogenesis of leaves. VI. *New Phytologist* **49**, 375 — 387 (1950).
- BEHRENS, J. Aufbau und Wachstum des Rebensprosses. *Weinbau u. Weinhandel* **15**, 437 — 438 u. 447 — 448 (1897).
- BLACK, M. and P. F. WAREING. Photoperiodic control of germination in seed of birch (*Betula pubescens* Ehrh.). *Nature* **174**, 705 — 706 (1954).
- BROWN, D. S. The rest period of apricot flower buds as described by a regression of time of bloom on temperature. *Plant Physiol.* **32**, 75 — 85 (1957).
- BÜNNING, E. Über die Ursachen der Blühreife und Blühperiodizität. *Z. Bot.* **40**, 293 — 306 (1952).
- CAJLACHJAN, M. Ch. On the mechanism of photoperiodic reaction. *C. R. Acad. Sci. URSS* **1**, 89 — 93 (1936).
- CLARK, H. E. and K. R. KERNS. Control of flowering with phytohormones. *Science* **95**, 536 — 537 (1942).
- DANILOV, M. D. and V. A. KREJER. Über den Einfluß der Temperatur auf das Austreiben der Knospen früh- und spätreibender Formen der Espe. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **74**, 135 — 138 (1950) [Russ.].
- DARROW, G. M. Rest period requirements for blueberries. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **41**, 189 — 194 (1942).
- DASCHKEWITSCH, A. W. Vergleichende Untersuchungen über die Dauer und den Verlauf der Ruheperioden bei Sorten und Arten der Rebe in Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. *Bjul. nautschno-issled. Inst. Winogr. i Winodelnja* **3**, 46 — 49 (1957) [Russ.].
- DAUBENMIRE, R. F. Relation of temperature and daylength to the inception of tree growth in spring. *Bot. Gaz.* **110**, 464 — 475 (1949).
- DOWNES, R. J. and H. A. BORTHWICK. Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* **117**, 310 — 326 (1956 a).
- and — Effect of photoperiod upon the vegetative growth of *Weigela florida* var. *variegata*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **68**, 518 — 521 (1956 b).
- EGGERT, F. P. A study of rest in several varieties of apple and in other fruit species grown in New York State. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* **57**, 169 — 178 (1951).
- GARDNER, F. E. Composition and growth initiation of dormant Bartlett pear shoots as influenced by temperature. *Plant Physiol.* **4**, 405 — 434 (1929).
- GARNER, W. W. and H. A. ALLARD. Further studies in photoperiodism: The response of the plant to relative length of day and night. *J. Agr. Res.* **23**, 871 — 920 (1923).
- and — Duration of the flowerless condition of some plants to unfavorable length of day. *J. Agr. Res.* **43**, 439 — 444 (1931).

- GULISASHVILI, V.Z. Unterbrechung der Winterruhe, Wachstumsperiodizität und Wachstumsrhythmus einiger Holzpflanzen unter den Bedingungen künstlicher Beleuchtung. Priroda (Leningrad) No 3, 63—66 (1948) [Russ.].
- GUSTAFSON, F.G. Influence of the length of day on the dormancy of tree seedlings. Plant Physiol. 13, 655—658 (1938).
- HACKBARTH, J. und W. SCHERZ. Versuche über Photoperiodismus. II. Das vegetative Wachstum verschiedener Rebensorten. Züchter 7, 305—321 (1935).
- HAMNER, K.C. Interrelation of light and darkness in photoperiodic induction. Bot. Gaz. 101, 658—687 (1940).
- and J. BONNER. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiations and development. Bot. Gaz. 100, 388—431 (1938).
- HUSFELD, B. Photoperiodismus bei Reben. Forschungs. 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 Rothbuchen. Ber. dtsh. bot. Ges. 12, 188—197 (1894).
- KLEBS, G. Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. Abh. Heidelb. Akad. Wiss. (Math.-Nat. Kl.) 3, 1—116 (1914).
- KOSTINA, W.A. Besonderheiten des jährlichen Entwicklungszyklus von Reben und anderen Holzpflanzen. Bjul. nautschno-issled. Inst. Winogr. i Winodelnja 3, 36—40 (1957) [Russ.].
- KRAMER, P.J. Effect of variation in length of day on growth and dormancy of trees. Plant Physiol. 11, 127—137 (1936).
- — Photoperiodic stimulation of growth by artificial light as a cause of winter killing. Plant Physiol. 12, 881—883 (1937).
- LANGLET, O. Photoperiodismus und Provenienz bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.). Medd. fran Statens Skogsförsösanst. Stockh. 33, 295—330 (1942/43).
- LEMAN, W.M. Das Verhalten von Eichensämlingen bei Dauerbelichtung. Dokl. Akad. Nauk SSSR 60, 1261—1264 (1948) [Russ.].
- — Über die Beschleunigung der Entwicklung von Sämlingen einiger Coniferenarten bei ununterbrochener Belichtung. Dokl. Akad. Nauk SSSR 71, 163—166 (1950) [Russ.].
- MAGOON, C.A. and I.W. DIX. Observations on the response of grape vines to winter temperatures as related to their dormancy requirements. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 42, 407—412 (1943).
- MATSUBARA, M. Versuche über die Entwicklungserregung der Winterknospen von *Hydrocharis morsus ranae* L. Planta 13, 695—715 (1931).
- 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, X (1957).
- MIROV, N.T. Photoperiod and flowering of pines. Forest Sci. 2, 328—332 (1956).
- MOLISCH, H. Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl., Abt. 1, 118, 637—690 (1909).
- MOSHKOV, B.S. To the question of photoperiodism of certain woody species. Bull. Appl. Bot., Gen. and Plant Breeding 23, 479—510 (1929/30) [Russ.].

- MOSHKOV, B. S. Die Photoperiodizität von Bäumen und ihre praktische Bedeutung. Bull. Appl. Gen. and Plant Breeding, Ser. A, Plant Ind. USSR 2, 108—123 (1932) [Russ.].
- — Photoperiodismus und Frosthärte ausdauernder Gewächse. Planta 23, 774—803 (1935).
- MÜLLER-THURGAU, H. Die Ruheknospe. Weinbau und Weinhandel 10, 63—66 (1892).
- OLMSTED, C. E. Experiments on photoperiodism, dormancy, and leaf age and abscission in sugar maple. Bot. Gaz. 112, 365—393 (1951).
- OLSEN, J. S. and NIENSTAEDT. Photoperiod and chilling control growth of hemlock. Science 125, 492—494 (1957).
- OVERCASH, J. P. and J. A. CAMPBELL. The effects of intermittent warm and cold periods on breaking the rest period of peach leaf buds. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 66, 87—92 (1955).
- PAULY, S. S. Photoperiodic growth response in populus. Genetics 37, 613 (1952).
- and T. O. PERRY. Ecotypic variation of the photoperiodic response in populus. Arnold Arbor. (USA) 35, 167—188 (1954).
- PHILLIPS, J. E. Effect of day length on dormancy in tree seedlings. J. Forestry 39, 55—59 (1941).
- PIGORINI, L. La luce elettrica negli studi e nelle applicazioni della botanica. Zit.: Ber. wiss. Biol. 19, 87 (1931).
- PIRINGER, A. A. and H. A. BORTHWICK. Photoperiodic responses of coffee. Turrialba 5, 72—77 (1955).
- POTAPENKO, J. Acceleration of development and fruiting of fruittree seedlings. C. R. Acad. Sci. URSS 23, 839—842 (1939).
- RASUMOV, V. On the photoperiodical aftereffect in connection with the influence on crops of the different time of sowing. Bull. Appl. Bot., Gen. and Plant Breeding 23, 61—109 (1929/30) [Russ.].
- REINDERS-GOUWENTAK, C. A. and J. SIPKENS. The influence of photoperiod, dormancy breaking and growth hormone treatment on poplar cuttings. Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. C 56, 71—80 (1953).
- RESENDE, F. "Long-short" day plants. Portug. Acta Biol., Sér. A, 3, 318—321 (1952).
- ROBERTS, R. H. Relation of composition to the growth and fruitfulness of young apples as affected by seedling shading and photoperiod. Plant Physiol. 2, 273—286 (1927).
- RODIONOV, A. P. Die Erforschung des Jarowisationsstadiums bei Pfirsich und Sandkirsche (Pr. Besseyi B.). Dokl. Akad. Nauk SSSR, Sér. Biol. 2, 51—67 (1950) [Russ.].
- SACHS, R. M. Floral initiation in *Cestrum nocturnum*. A long-short day plant. I-III. Plant Physiol. 31, 185—192 und 429—433 (1956).
- SCEPOTIEV, F. L. Growth of woody plants as affected by curtailed day length. C. R. Acad. Sci. URSS 23, 722—725 (1939).
- — Der Einfluß der verschiedenen Spektralbereiche des Sonnenlichtes auf Wachsaaccacia L.). Dokl. Akad. Nauk SSSR 59, 1201—1204 (1948) [Russ.].
- — Der Einfluß der verschiedenen Spektralbereiche des Sonnenlichtes auf Wachstum und Entwicklung der *Gleditsia triacanthos* L. Dokl. Akad. Nauk SSSR 73, 409—412 (1950) [Russ.].
- SCHAFFALITZKY DE MUCKADELL, M. Juvenile stages in woody plants. Physiolog. Plantarum 7, 782—796 (1954).

- SCHULZ, G. E. Die Reaktion von Holzpflanzen auf den arktischen Sommertag. Dokl. Akad. Nauk. SSSR **66**, 985—988 (1949) [Russ.].
- SEN GUPTA, J. C. and G. SEN. Photoperiodic induction in jute and a great acceleration of vegetative growth in *C. capsularis*. Nature **116**, 152—153 (1950).
- SERGEEV, L. I. Biologische Analyse des Jahreszyklus der Entwicklung von Holzpflanzen. Dokl. Akad. Nauk. SSSR **71**, 187—190 (1950) [Russ.].
- — Biologische Analyse des Jahreszyklus der Entwicklung von Obstfrüchten und ihre Bedeutung. Selektija i Semenovodstvo **19**, 27—33 (1952) [Russ.].
- SHOOR, G. H. J. van. Action de lumières colorées sur le comportement de *Sagittaria sagittifolia* L. Bull. Soc. roy. bot. Belg. **84**, 5—12 (1951).
- SMEETS, L. Some effects of temperature on the shoot growth of cherry seedlings. Euphytica **6**, 161—168 (1957).
- 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. Hort. Sci. **66**, 397—402 (1955).
- SÖDING, H. Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jb. wiss. Bot. **84**, 639—670 (1937).
- VAARTAJA, O. Photoperiodic ecotypes of trees. Canad. J. Bot. **32**, 392—399 (1954).
- — Photoperiodic response in germination of seed of certain trees. Canad. J. Bot. **34**, 377—388 (1956).
- — Photoperiodic responses in seedlings of northern tree species. Canad. J. Bot. **35**, 133—138 (1957).
- 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 the resting buds. Experientia **9**, 462—463 (1953).
- WAREING, P. F. Photoperiodism in woody species. Forestry **22**, 211—221 (1948).
- — Photoperiodic control of leaf growth and cambial activity in *Pinus sylvestris*. Nature **163**, 770—771 (1949).
- — Growth studies in woody species. I. Photoperiodism in first-year seedlings of *Pinus sylvestris*. Physiol. Plantarum **3**, 258—276 (1950 a).
- — Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in *Pinus sylvestris* after the first year. Physiol. Plantarum **3**, 300—314 (1950 b).
- — Growth studies in woody species. III. Further photoperiodic effects in *Pinus sylvestris*. Physiol. Plantarum **4**, 41—56 (1951 a).
- — Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. Physiol. Plantarum **4**, 546—562 (1951 b).
- — 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).
- — and D. L. ROBERTS. Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudo-acacia* L. New Phytologist **55**, 356—366 (1956).
- WASSINK, E. C. and J. H. WIERSEMA. Daylength responses of some forest trees. Acta bot. Neerl. **4**, 657—670 (1955).
- WEINBERGER, J. H. Chilling requirements of peach varieties. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. **56**, 122—128 (1950).

- — Effects of high temperatures during the breaking of the rest of Sullivan Elberta peach buds. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 63, 157—162 (1954).
- ZAHNER, R. Effects of interrupted dark period on height growth of two tree species. Forest Sci. 1, 193—195 (1955).
- ZELAWSKI, W. A research on the yearly cycle in the growth of woody plants with special reference to photoperiodism in seedlings of the European larch (*Larix europea* D. C.). Acta soc. bot. Poloniae 25, 245—274 (1956) [Poln.].

*eingegangen am: 30. 10. 1957*