

ENTWICKLUNGSRHYTHMEN VON OBSTGEWÄCHSEN IN FINNLAND

I. Entwicklungsrhythmen von fünf Kultursorten von *Malus communis* Poir. und von *Prunus padus* L.

OTTI ZELLER

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, Stuttgart-Hohenheim

und

Institut für Gartenbauwissenschaft der Universität Helsinki, Pihlajamäki

Eingegangen am 18. 3. 1964.

Alles Lebendige entwickelt sich rhythmisch. Im Tages- und im Jahreslauf der Organismen wechseln Phasen der Aktivität und Phasen der Ruhe miteinander ab. Im Jahreslauf der einjährigen Pflanzen sind die markanten Entwicklungsabschnitte, — Heranwachsen der Laubblätter, Ausbilden der Blüten, Reifen der Früchte und Samen, — auf wenige Monate beschränkt und klar zu beobachten. Bei den ausdauernden Pflanzen, bei mehrjährigen Sträuchern und vieljährigen Bäumen, ziehen sich die Entwicklungsperioden über längere Zeiträume hin, und wichtige Entwicklungsschritte geschehen im Innern der überwinterten Knospen.

Die Kenntnis von der Entwicklungsrhythmik der Kulturpflanzen ist für die Praxis und die Wissenschaft wichtig. Sie ist die Voraussetzung für den zeitlich richtigen Einsatz der praktischen Pflegemaßnahmen, sie bildet die Grundlage für die Züchtung mancher neuen Kultursorten und steht als Ausgangspunkt von vielen pflanzenphysiologischen Untersuchungen.

In *Deutschland* (48°—55° nördliche Breite) reicht die Vegetationszeit, von klimatisch günstigen oder ungünstigen Lagen abgesehen, von März bis Oktober. Es ist bekannt, dass in den Knospen der Baum- und Strauchobstarten Deutschlands die Blütendifferenzierung in den Sommermonaten Juli, August, Anfang September einsetzt. Die jungen Blütenanlagen im Knospeninnern entwickeln sich bis zum Spätherbst sehr rasch und wachsen auch im Winter langsam weiter. Wenn im Frühling, Ende Februar oder Anfang März die Temperaturen wieder ansteigen, erfolgt in den Blütenknospen wiederum eine Periode mit beschleunigten Differenzierungsvorgängen bis zum Aufblühen (11).

Finnland hat dagegen ganz andere klimatische Verhältnisse als Deutschland. Es liegt im äussersten Norden der bewohnten Welt zwischen 59° 30' und 70° nördlicher Breite. Der nördliche Polarkreis geht mitten durch das Land, während Island noch südlich davon liegt. Dank der Nähe des warmen Golfstromes sind jedoch in Finnland die Klimaverhältnisse ausserordentlich günstig. Die Vegetationszeit reicht im südlichen Teil des Landes von Mitte Mai bis September. Am nördlichen Polarkreis ist sie um einen Monat kürzer und geht von Juni bis Anfang September. Charakteristisch für die relativ kurze Wachstumszeit der nördlichen Länder sind die sehr langen und hellen Tage. In Südfinnland besteht in der Mittsommerzeit ein 19 Stunden-Tag. Die lange Abenddämmerung geht in die ebenso lange Morgendämmerung über. Und in Nordfinnland herrscht vom Polarkreis an um Mittsommer Dauertag, der am 70° nördlicher Breite 73 Tage währt. Die mittleren monatlichen Temperaturen betragen in Helsinki im Mai, Juni, Juli, August und September immerhin noch 8°, 13°, 17°, 15° und 10° C. In Rovaniemi am nördlichen Polarkreis liegen sie nur noch bei 4°, 10°, 13°, 11° und 6° C. Der kurzen hellen Sommerzeit steht in Finnland ein langer, dunkler Winter gegenüber mit Temperaturminima zwischen — 30° und — 42° C. In Südfinnland gibt es im Winter im Durchschnitt 130—150 Tage mit mittleren Tagestemperaturen unter dem Gefrierpunkt. Für Nordfinnland sind 170—210 Wintertage charakteristisch (9).

Wegen des sehr früh einsetzenden, langen und strengen Winters wachsen nur noch bestimmte Baumobstarten im Süden, speziell im Südwesten Finnlands mit Erfolg. Dagegen gedeiht Beerenobst, hauptsächlich Kultursorten der Gattungen *Ribes* und *Fragaria*, vom Süden bis zum Polarkreis des Landes. Ausserdem spielen die in ganz Finnland wild wachsenden *Vaccinium*- und *Rubus*arten als Vitaminspender eine wichtige Rolle für die Ernährung des finnischen Volkes. Meine Forschungsarbeiten hatten das Ziel, den Verlauf der Entwicklungsrhythmen der Obstarten Finnlands unter den besonderen ökologischen Verhältnissen des Landes zu klären.

Methodik

Die entwicklungsmorphologischen Untersuchungen in Finnland geschahen mit dreierlei Gruppen von Obstgewächsen:

I. Mit Kultursorten vom Apfel (*Malus communis* Poir.) und vergleichsweise mit der Traubenkirsche (*Prunus padus* L.), einer in ganz Finnland vorkommenden Baumart, die auch zur Familie der *Rosaceae* gehört.

II. Mit finnischen Kultursorten der Schwarzen Johannisbeere (*Ribes nigrum* L.) und mit dem wild wachsenden Strauch *Ribes alpinum* L.

III. Mit den wild wachsenden Arten von *Rubus arcticus* L. und *Rubus chamaemorus* L.

Der hier vorliegende Teil I berichtet von der Morphogenese der Blütenknospen und Embryogenese der Samen einiger in Südfinnland angebauten Apfelsorten und von der Blütenentwicklung der Traubenkirsche (*Prunus padus* L.).

Die beobachteten Apfelbäume standen in dem Versuchsgut Malminkartano der Universität Helsinki, 10 km nördlich der Stadt. Von 15 dort angebauten Apfel-

sorten, bestimmte ich für meine Versuche 5 Sorten (Åkerö, Lobo, Sariola, Punakaneli, Valkea kuulas), die sich im finnischen Anbau besonders bewährt hatten. Die Sorten Åkerö, Lobo und Sariola gedeihen nur in Südfinnland. Ihre Früchte sind bis März haltbar (7), besonders Lobofrüchte sind gut lagerfähig. Die Sorte Valkea kuulas stammt aus dem Baltikum und ist identisch mit der deutschen Sorte Weisser Transparentapfel oder Weisser Klarapfel, die in Deutschland wegen ihrer besonderen Frosthärte und Frühreife der Früchte bekannt ist. In Finnland steht die Sorte bezüglich Frosthärte des Holzes aber nur an mittlerer Stelle. Am widerstandsfähigsten gegenüber dem kalten finnischen Winter ist die Sorte Punakaneli (auf Deutsch: roter Zimtapfel). Man trifft die Sorte auch noch in Gärten von Mittelfinnland an. Ihre Früchte halten auf dem Lager bis Weihnachten.

In einer im Jahre 1946 gepflanzten, 2 ha grossen Niederstamm-anlage untersuchte ich die Sorten Sariola, Punakaneli und Åkerö. Alle Versuchsbäume hatten als Unterlage die russische Sorte Antonowka. Aus einer noch jungen, im Sommer 1957 errichteten, 1.7 ha grossen Apfelheckenanlage (Abbildung 1) holte ich Versuchsmaterial ebenfalls von der Sorten Åkerö auf Grahams Jubiläumsapfel als Unterlage, Lobo auf Bittenfelder und Valkea kuulas auf Grahams Jubiläumsapfel.



Abb. 1. 5 Jahre alte Apfelheckenanlage in Malminkartano bei Helsinki.

Das Knospen- und Samenmaterial sammelte ich von Ende Juni bis Anfang September 1962 regelmässig in Abständen von 1—2 Wochen ein, präparierte es zum Teil sofort unter dem Stereomikroskop auf, zum Teil fixierte ich es für spätere organogenetische Beobachtungen in einem Gemisch von 80 % Alkohol, Propionsäure und Formalin im Verhältnis 90 : 5 : 5. Für die histogenetischen Untersuchungen, die später in Deutschland geschahen, wurden die Objekte in der üblichen Weise mit Methylbenzoat als Intermedium in Paraffin eingebettet, 8—12 μ dick geschnitten und in Hämatoxylinlösung nach Delafield gefärbt. Das Festlegen der einzelnen Entwicklungsstufen der Blütenknospen vom Beginn der Blütendifferenzierung in den Knospen im Sommer bis zum Entfalten der Blüten im darauffolgenden Frühjahr erfolgte nach einem bereits ausgearbeiteten 10 stufigen Schema (11), (Abbildung 2).

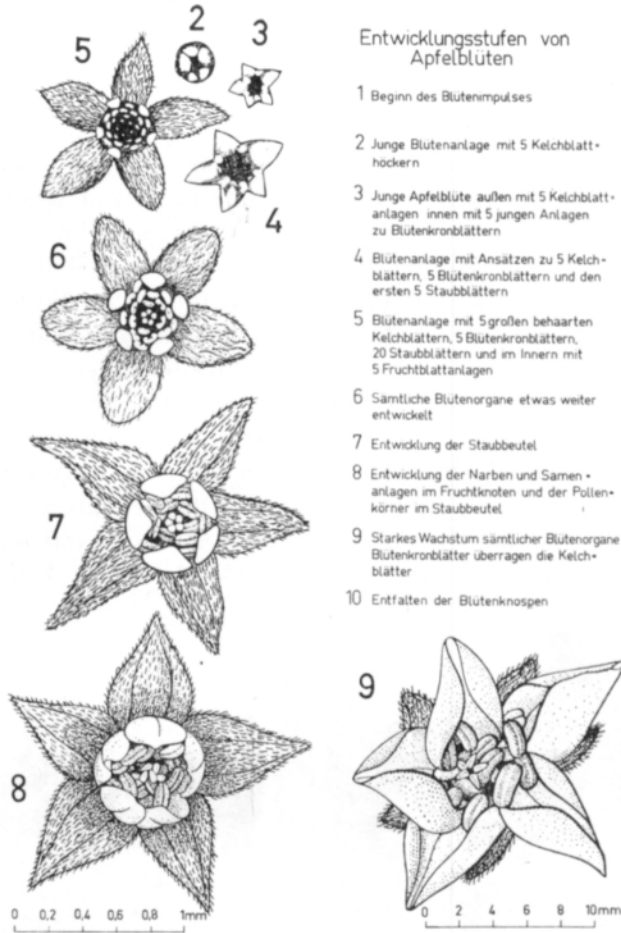


Abb. 2. Entwicklungsstufen von Apfelblüten.

Versuchsergebnisse

Blütenentwicklung bei fünf Apfelsorten in Malminkartano bei Helsinki: Frühjahr und Sommer 1962 waren für finnische Verhältnisse relativ kühl. Das Temperaturmittel lag im Mai 1962 bei nur $+ 7^{\circ} \text{C}$ (Temperaturamplituden auf Abbildung 3). Erst Mitte Juni hörten die Nachtfröste auf. Die Apfelbäume im Versuchsgut Malminkartano bei Helsinki blühten erst Anfang Juni oder Mitte Juni auf. Die Blühzeiten der 6 Versuchs-Bäume gibt Abbildung 3 mit dicken Strichen wieder. Die 16 jährigen Apfelbäume der Sorte Sariola blühten am frühesten und sehr reich vom 4.—13. Juni, am spätesten blühte die Sorte Lobo vom 12.—23. Juni in der 5 jährigen Apfelhecken-Anlage.

Da ich keine Anhaltspunkte hatte, wann die Blütendifferenzierung in den Knospen einsetzen würde, began ich bald nach der Blühzeit mit den regelmässigen Untersuchungen. Die dünnen kleinen Striche auf Abbildung 3 bedeuten, dass zu der angegebenen Zeit in je 20 aufpräpapierten Knospen eines Baumes am Spross-

scheitel im Innern der Knospen noch keine Blüten, sondern nur Laubblattprimordien entstanden. Das vegetative Wachstum der Bäume verlief im Juli bei einem 17—18 Stunden-Tag ungeheuer stürmisch.

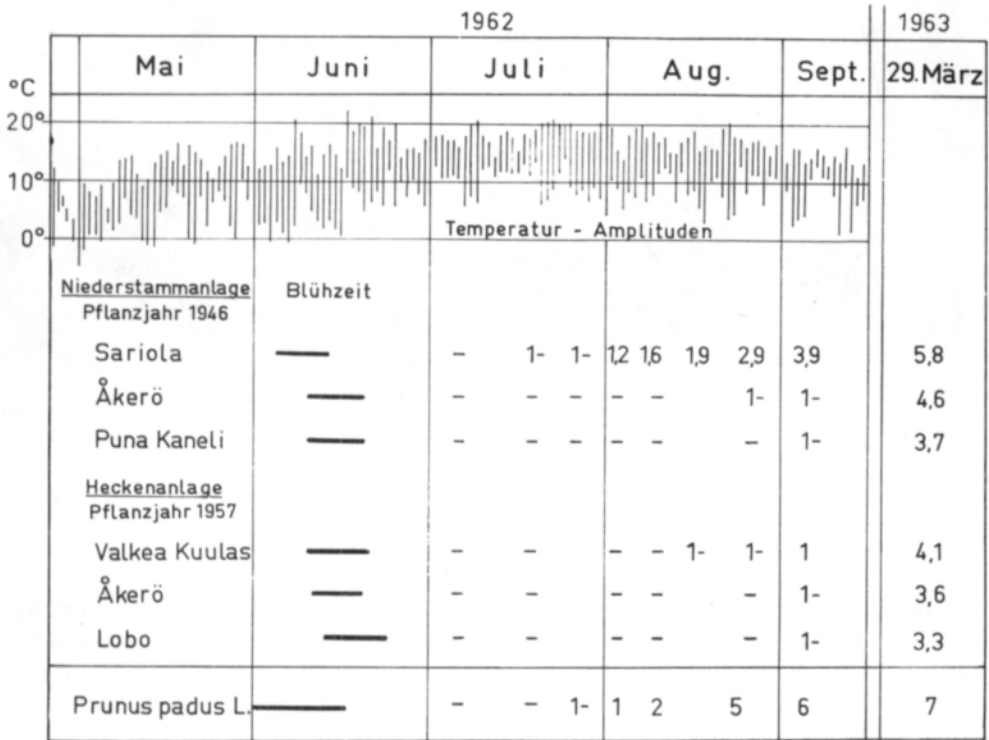


Abb. 3. Blühzeit und Blütenentwicklung einiger Apfelsorten in Malminkartano bei Helsinki im Jahre 1962/63. Erklärung der Zahlen für die Entwicklungsstadien der Blüten siehe Abbildung 2.

Die Apfelsorte Sariola begann mit der Blütendifferenzierung weitaus am frühesten. Bereits am 18. Juli fand ich in 35 % der untersuchten Knospen am Sprossscheitel den Übergang von der vegetativen zur floralen Phase vollzogen. Auf den Abbildungen 4 und 5 ist das Blütenstadium 1, der erste Anfang einer Apfelfloreszenz im Längsschnitt dargestellt. Jede einzelne Blütenanlage des doldentraubigen Blütenstandes besteht zunächst nur aus einem Meristemhöcker, dessen kleine, plasmareichen Zellen sich durch ihre dunkle Färbung auf den Abbildungen deutlich abheben.

Nach der Blütendifferenzierung entwickelten sich die jungen Blütenknospen im August einheitlich weiter, wesentlich einheitlicher als dies bei Apfelsorten in Deutschland geschah. Auf Abbildung 3 ist der errechnete Durchschnitt der Entwicklungsstadien jeweils von einer untersuchten Knospenschar eingetragen. Am 4. September 1962 betrug das durchschnittliche Entwicklungsstadium der Blütenknospen von Sariola 3.9.

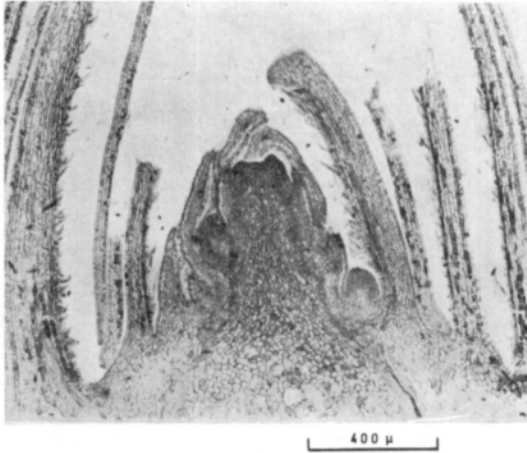


Abb. 4. Längsschnitt durch eine Apfelknospe im August. Beginn der Blütendifferenzierung am Sprossscheitel im Innern der Knospe (Entwicklungsstadium 1).

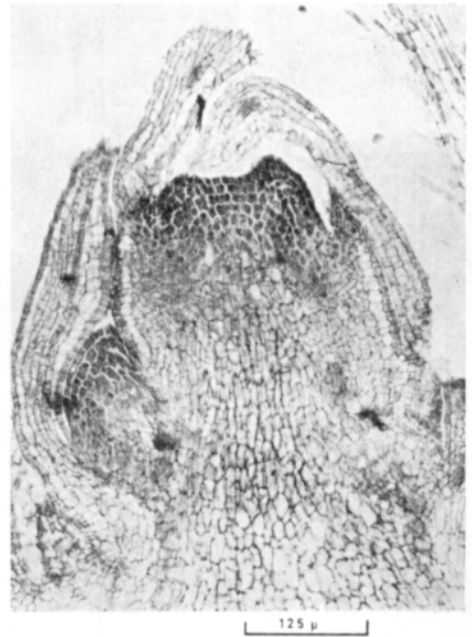


Abb. 5. Primordium der Apfelinfloreszenz von Abbildung 4 stärker vergrößert.

Die Arbeitsmethode, mit der ich diese Durchschnittswerte ermittelte, erläutert Tabelle 1. Es sind hier von 10 aufpräparierten Blütenknospen die verschiedenen Entwicklungsstufen aller Einzelblüten des Blütenstandes angegeben. Die terminale

Tabelle 1. Entwicklungsstufen der Einzelblüten von 10 Blütenknospen der Apfelsorte Sariola am 4. 9. 1962 (Im Durchschnitt Entwicklungsstufe 3.9).

Knospe Nr.	Entwicklungsstufen der Einzelblüten					
	a	b	c	d	e	f
1	5	2	4	4	4	3
2	6	3	4	4	4	—
3	5	3	4	4	4	3
4	6	4	4	4	4	—
5	5	3	4	4	3	2
6	6	4	5	5	5	4
7	5	3	4	4	4	4
8	5	2	3	4	4	3
9	4	2	2	3	2	2
10	6	4	5	5	5	5

Blüte (Tabelle 1, Spalte a) von der doldentraubigen, 5 bis 8-blütigen Apfelinfloreszenz stand stets auf einer höheren Entwicklungsstufe als die Blüten aus dem mittleren oder basalen Bereich der Infloreszenzachse. Die Längsschnitte auf den Abbil-

dungen 6 und 7 stammen von Apfelfloreszenzen, bei denen die Terminalblüten im Stadium der Fruchtblattdifferenzierung (Abbildung 6, Entwicklungsstufe 5) oder im Stadium der Archespordifferenzierung (Abbildung 7, Stufe 6) standen. Leider konnte ich nach dem 4. September die Untersuchungen nicht weiter verfolgen.



Abb. 6. Terminalblüte einer Apfelfloreszenz im Stadium der Fruchtblattdifferenzierung (Entwicklungsstufe 5).

Anlässlich eines zweiten kurzen Besuches in Finnland holte ich am 29. 3. 1963 nochmals Knospen ein. In dem Versuchsgelände lag noch 60—80 cm Schnee. Die Blütenknospen der Apfelsorte Sariola standen nun auf einer durchschnittlich um zwei Stufen höheren Entwicklungsstufe (Abbildung 3, Entwicklungsstufe 5.8) als im Vorjahr am 4. September. Auf Tabelle 2 sind in den Spalten a-g wiederum die Entwicklungsstadien der Einzelblüten aufgeführt. Die Terminalblüten hatten nun entscheidende Entwicklungsschritte vollzogen. Im basalen Teil der Karpelle standen die anatropen Samenanlagen als Höcker am Karpellrand, und in den Antheren wurden die Pollenmutterzellen differenziert. Dieses Entwicklungsstadium 7 zeigt



Abb. 7. Terminalblüte einer Apfelfloreszenz im Entwicklungsstadium 6.

Abbildung 8. Man kann auf dem Medianschnitt durch die Terminalblüte deutlich die Samenanlagen und Pollenmutterzellen in den Antheren erkennen. Einige Blüten, die Frostschäden hatten, sind auf Tabelle 2 gekennzeichnet.

Bei allen anderen in Malminkartano untersuchten Apfelsorten setzte erstaunlicherweise die Blütendifferenzierung erst vier bis sechs Wochen später ein als bei der Sorte Sariola (Abbildung 3). Sehr spät, erst am 4. September, fand ich die ersten Blütenanlagen bei den Sorten Punakaneli aus der Niederstammanlage, sowie Åkerö und Lobo aus der Heckenanlage. Interessant war, dass die Knospen von Åkerö aus der 16 jährigen Niederstammanlage schon am 25. August, also 10 Tage vor Åkerö aus der 5 jährigen Heckenanlage in die florale Phase eintraten. Dieser

Tabelle 2. Entwicklungsstufen der Einzelblüten von 10 Blütenknospen der Apfelsorte Sariola am 29. 3. 1963 (Im Durchschnitt Entwicklungsstufe 5.8).

Knospe Nr.	Entwicklungsstufen der Einzelblüten						
	a	b	c	d	e	f	g
1	7	5	6	6	6		
2	7	5	5	5	6	5	
3	7	5	6	6	6	6	
4	7*	6	6	6	5	5	
5	7*	5	6	6	6	6	
6	7*	5	6	6	6	6	
7	7*	6	6	6	6	6	
8	7	4	5	5	6	6	5
9	7	4	4	5*	6*	6*	6*
10	7	5	5	5	5	6	

* Blüten mit Frostschäden.



Abb. 8. Terminalblüte einer Apfelfloreszenz im Entwicklungsstadium 7.

Entwicklungsunterschied der Blütenknospen bestand auch noch nach dem Winter am 29. März (Abbildung 3, Entwicklungsstadium 4.6 und 3.6). Bei der Apfelsorte Valkea kuulas (Weisser Transparent) hatte ich am 15. August die ersten Blütenanlagen in den Knospen gefunden. Die Früchte hatten zu diesem Zeitpunkt schon einen Durchmesser von 5.5 cm. Am 4. September standen die Blütenknospen durchschnittlich auf der Entwicklungsstufe 1.2 (Tabelle 3). Die Terminalblüten der Infloreszenzen differenzierten erst die Kelchblätter oder Kronblätter (Tabelle 3, Entwicklungsstufe 2 und 3). Nach dem Winter fand ich am 29. 3. 63 in den Knospen von Valkea kuulas ein Drittel der Blüten mit Frostschäden. Die Blüten der anderen beobachteten Apfelsorten erwiesen sich durchweg als frostwiderstandsfähiger.

Tabelle 3. Entwicklungsstufen der Einzelblüten von 10 Blütenknospen der Apfelsorte Valkea kuulas (Weisser Transparent) am 4. 9. 1962 (Im Durchschnitt Entwicklungsstufe 1.2).

Knospe Nr.	Entwicklungsstufen der Einzelblüten					
	a	b	c	d	e	f
1	2	1	1	1	1	
2	1	1	1	1	1	
3	2	1	1	2	1	
4	1	1	1	1	1	
5	1	1	1	1	1	
6	3	1	2	2	1	1
7	3	1	1	2	1	
8	2	1	1	1	1	
9	2	1	1	1	1	
10	1	1	1	1	1	

Weitere Untersuchungen an Apfelknospen in Maaninka, Oulu und Inkoo. Obwohl der Apfelanbau nur noch in Südfinnland rentabel ist, findet man auch noch in Mittelfinnland versuchsweise kleinere Anlagen mit Apfelbäumchen. Wenn sich die Gelegenheit bot, sammelte ich auch hier Knospenmaterial. Als Beispiel dafür sind in Tabelle 4 die Beobachtungsergebnisse an Knospen der Sorten Punakaneli, Valkea kuulas, Ersta und Dolgo aus dem Landwirtschaftlichen Versuchsgut Halola bei Maaninka (63° nördliche Breite) und aus dem Botanischen Garten der Universität Oulu (65° nördliche Breite) angeführt.

Tabelle 4. Entwicklungsstadien der Blütenknospen von Apfelsorten in Maaninka und Oulu.

Sorte	Maaninka	Oulu
	16. 8. 62	17. 8. 62
Punakaneli	-	1
Valkea kuulas	-	
Ersta	1	1
Dolgo	1.2	

Die Sorte Valkea kuulas überstand in Halola bei Maaninka nur noch als 50—60 cm hohes Niederspalier unter dem Schutz der Schneedecke den Winter. Die sehr frostharten Sorten Punakaneli, Ersta und Dolgo waren in dem gepflegten Hausgarten mit 5 jährigen, 2 1/2—3 m hohen Bäumen vertreten. Am 16. August hatte bei Punakaneli und Valkea kuulas die florale Phase in den Knospen noch nicht begonnen. Aber in den Knospen von Ersta und Dolgo (Tabelle 4) entwickelten sich bereits sehr kräftig die jungen Blütenanlagen. Die reichblütigen Infloreszenzen der Sorte Dolgo besaßen oft bis zu 12 Einzelblüten. Die Sorte Dolgo ist eine Varietät von *Malus baccata*. Sie ist verwandt mit der russischen Sorte Ranetka und hat noch ausgeprägten Wildformcharakter (3). Ihre aromatischen Früchte haben einen Durchmesser von 2—3 cm.

In Oulu (65° N) gedeihen praktisch keine Apfelbäume mehr. In dem mikroklimatisch ausserordentlich günstig gelegenen Botanischen Garten der Universität Oulu, der nördlichsten Universität der Welt, hatten erstaunlicherweise schon am 17. August ein alter Apfelbaum der Sorte Punakaneli und auch jüngere kleine Bäumchen der Sorte Ersta mit der Blütendifferenzierung begonnen.

Am 27. 3. 1963 konnte ich in einer klimatisch günstig gelegenen Obstanlage Gripans in Inkoo, westlich von Helsinki, von 5 Apfelsorten (Punakaneli, Valkea kuulas, Lobo, Åkerö und Cox Orange) Knospen einsammeln. Der Schnee lag damals in Inkoo ebenso wie in Helsinki noch 50—60 cm hoch.

Tabelle 5. Entwicklungsstadien der Blütenknospen einiger Apfelsorten in Inkoo westlich von Helsinki am 27. 3. 1963

Sorte	Inkoo 27. 3. 63
Punakaneli	4.1
Valkea kuulas	4.9
Lobo	4.4
Åkerö	4.3
Cox Orange.....	2.1

Die Blütenknospen der Sorten Punakaneli, Valkea kuulas und Lobo waren in Inkoo schon wesentlich weiter entwickelt als in Malminkartano (Tabelle 5). Allerdings zeigten die jungen Blüten von Valkea kuulas sehr grosse und diejenigen von Lobo etliche Frostschäden. Die englische Sorte Cox Orange wird in Deutschland wegen ihrer hervorragenden Fruchtqualität stark angebaut. Im Anbau stellt die Sorte an Klima und Boden hohe Anforderungen. In Inkoo stand Cox Orange nur aus Interesse. Man weiss, dass sie in Südfinnland die Winter auf die Dauer nicht überleben wird. Die Bäumchen hatten auch am Holz schon erhebliche Frostschäden. Für mich war interessant, dass die Blütenknospen von Cox am 27. 3. 63 erst die Entwicklungsstufe 2.1 erreicht hatten. In Stuttgart—Hohenheim in Süddeutschland standen die Blütenknospen von Cox Ende März schon im Stadium 6.3. Die Infloreszenzen von Cox trugen in Stuttgart—Hohenheim 6—7 Blüten. In der nördlicheren Lage Inkoo waren die Blütenstände von Cox dagegen 9—12 blütig.

Blütenentwicklung bei Prunus padus L. Ich hielt es für zweckmässig, den Entwicklungsgang der Blüten nicht nur bei kultivierten Apfelsorten zu untersuchen, sondern auch noch eine wild wachsende Baumart aus der Familie der *Rosa-ceae* hinzuzuziehen. *Prunus padus*, die Traubenkirsche, eignete sich dazu besonders gut, da sie in ganz Finnland vorkommt (2).

In Malminkartano blühte *Prunus padus* von Anfang bis Mitte Juni. In den Knospen begann Ende Juli die Blütendifferenzierung (Abbildung 3). Die Längsschnitte auf Abbildung 9 und 10 zeigen eine junge Infloreszenz, bei der in den Achseln



Abb. 9. Blütenknospe von *Prunus padus L.* Malminkartano, 6. 8. 1962. An der jungen Infloreszenzachse entstehen die Meristemböcker der Blütenprimordien. Entwicklungsstufe 1.

der Deckblattprimordien die dunkel gefärbten Meristemböcker der Blütenanlagen stehen. Bereits am 13. August differenzierten fast alle Blütenprimordien der 16—25 blütigen Infloreszenzen die Kelchblattanlagen. Diese Entwicklungsstufe gibt der Längsschnitt auf Abbildung 11 wieder. Im August entwickelten sich die Blütenknospen von *Prunus padus* ausserordentlich rasch. Sie differenzierten in schneller Folge Kelchblatt-, Kronblatt-, Staubblatt- und Fruchtblattanlagen und hatten Anfang September bereits das Archospor in den Antheren ausgebildet (Entwicklungsstufe 6 auf Abbildung 3). Während der beschleunigten Entwicklungsphase im August

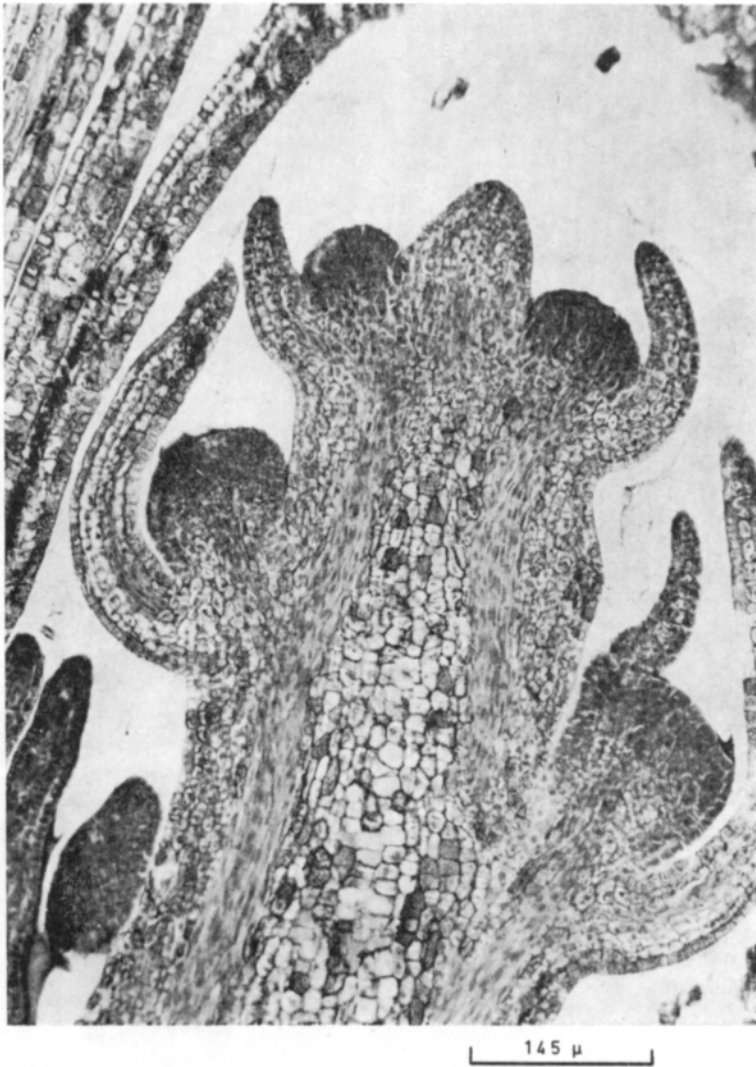


Abb. 10. Infloreszenz von Abb. 9 stärker vergrößert.

standen die Einzelblüten einer Infloreszenzknospe nicht auf einheitlichen Entwicklungsstufen. Stets führten die Blüten im mittleren Abschnitt des Blütenstandes. Dieser Entwicklungsunterschied bestand aber bei einer Knospenserie, die ich im Winter am 8. November aus Hattula untersuchte, nicht mehr. Alle Blüten der Infloreszenzen standen einheitlich auf Entwicklungsstufe 7. Bei einer anderen Knospenserie von *Prunus padus* aus Malminkartano vom 4. März beobachtete ich ebenfalls das Entwicklungsstadium 7. Das charakteristische Merkmal der Entwicklungsstufe 7, Differenzierung der Samenanlagen, ist auf der Übersichtsaufnahme von Abbildung 12 nicht zu erkennen. Doch kann man bei manchen median im Schnitt getroffenen Einzelblüten den kräftigen Griffel mit dem mächtigen, auf dem Blütenboden stehenden Fruchtknoten gut wahrnehmen.



Abb. 11. Blütenknospe von *Prunus padus* L. Malminkartano, 13. 8. 1962.
Blütenanlagen im Stadium der
Kelchblattdifferenzierung.
Entwicklungsstufe 2.

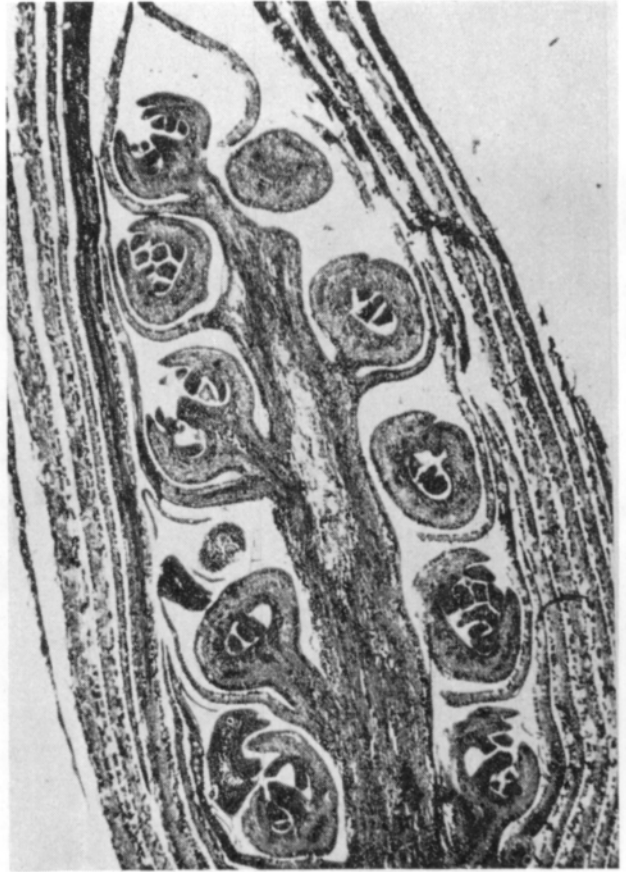


Abb. 12. Blütenknospe von *Prunus padus* im Winter.
Hattula, 8. 11. 1962. Einzelblüten im Ent-
wicklungsstadium 7.

Die Knospen von *Prunus padus* entwickelten sich also wesentlich rascher als die Knospen der Apfelsorte Sariola, und sie durchliefen die Wintermonate auf einer höheren Entwicklungsstufe als alle untersuchten Apfelsorten.

Kollegen hatten am 15. 8. und 21. 9. 62 in der Nähe der Forschungsstation Kevo (69° 45' nördliche Breite) im finnischen Nordlappland Knospen von *Prunus padus* für mich eingesammelt. In der Knospenserie vom 15. August hatte gerade die Blütenentwicklung begonnen. Die Blütenknospen vom 21. 9. 62, kurz vor Beginn des Winters, standen durchschnittlich erst im Stadium der Staubblattdifferenzierung (Entwicklungsstufe 4).

Embryo- und Samenentwicklung bei einigen Apfelsorten. Bei den Apfelgehölzen entwickeln sich, falls sie nicht alternieren, in einer Vegetationsperiode die Früchte am Baum und vom Sommer an auch die Blütenknospen für das nächste Jahr. Untersuchungen in Deutschland hatten ergeben, dass die Blütendifferenzierung in den Knospen immer erst dann begann, wenn bei den betreffenden Obstbäumen die

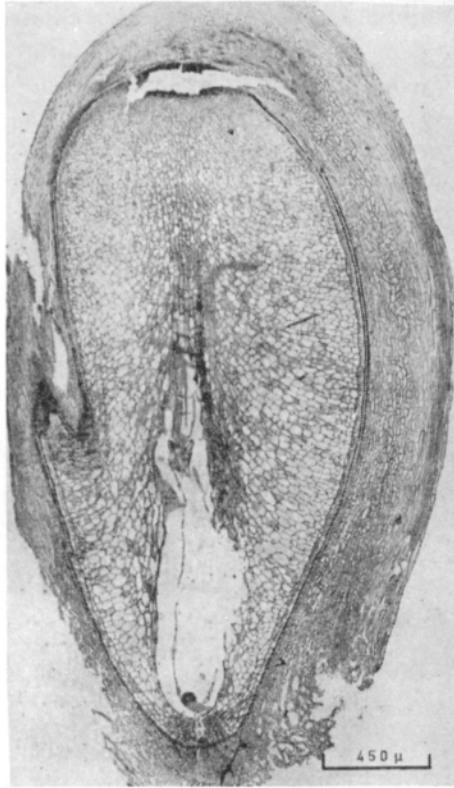


Abb. 13. Apfelsamen mit Embryo im Köpfchenstadium.

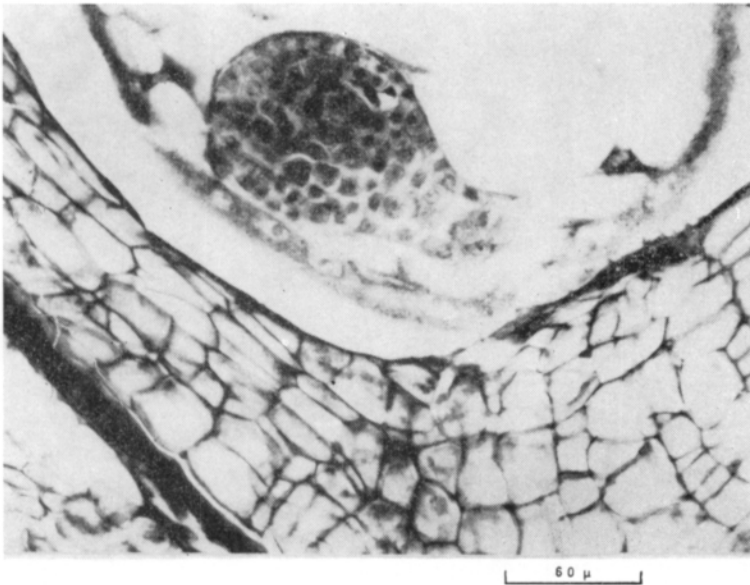


Abb. 14. Embryo im Köpfchenstadium stärker vergrößert. Apfelsorte Sariola, 18. 7. 1962.

Embryoentwicklung in den Samen der Früchte abgeschlossen war. Ausserdem trat die bekannte Fallperiode der Jungfrüchte, der »Junedrop«, stets auf, wenn der noch sphärische Proembryo in den Samen mit den entscheidenden Differenzierungen von Wurzel und Kotyledonen einsetzte (12).

Um zu klären, ob ähnliche Zusammenhänge auch bei den Apfelsorten in Finnland bestehen, dehnte ich bei den Sorten Sariola und Åkerö die morphogenetischen Untersuchungen auf die Samen und Embryonen in den wachsenden Früchten aus. Am 18. Juli, 4—5 Wochen nach der Blühzeit, zeigten die histogenetischen Untersuchungen, dass bei beiden Sorten in den Samen der 25 mm breiten Äpfelchen die Embryonen im Globularstadium standen (Abbildungen 13 und 14). Zu dieser Zeit begann bei den Bäumen auch der »Junedrop«, der vom 18.—23. Juli dauerte. Bei Sariola setzte nun interessanterweise während dieser Tage in den Knospen die Blütendifferenzierung ein. Es traten also bei Sariola am Baum gleichzeitig drei entwicklungs geschichtlich wichtige Stadien auf, von denen äusserlich sichtbar nur der Fruchtfall war. Die wichtigen Differenzierungsvorgänge im Innern der Knospen und der Samen zeigten sich nur mit Hilfe des Mikroskopes.

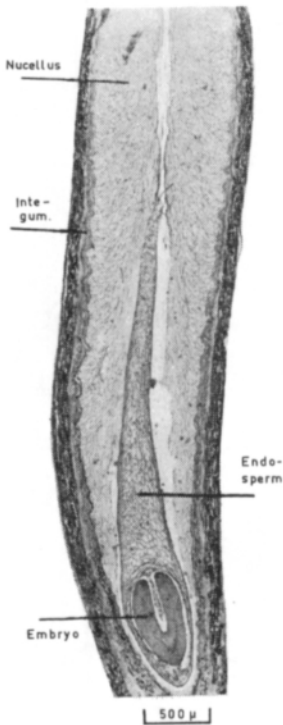


Abb. 15. Samen mit Embryo, Endosperm, Nucellus und Integumenten. Apfelsorte Sariola, 26. 7. 1962.



Abb. 16. Apfelsamen mit fast ausgewachsenem Embryo. Apfelsorte Sariola, 25. 8. 1962.

Die Embryonen entwickelten sich Ende Juli und im August sehr rasch (Abbildung 15) und hatten bei Sariola und Åkerö am 25. August ihre endgültige Grösse erreicht (Abbildung 16). Zu derselben Zeit, 10 Wochen nach der Blühzeit, begannen auch die Knospen von Åkerö mit der Blütendifferenzierung.

Besprechung der Ergebnisse

Blütenentwicklung bei fünf Apfelsorten. Der Sommer 1962 war in Finnland aussergewöhnlich kühl. Die Apfelbäume in der Versuchsanlage Malminkartano bei Helsinki blühten erst in der ersten Junihälfte auf, um 1—2 Wochen später, als es die langjährigen phänologischen Beobachtungen angaben. Der Schwerpunkt der Arbeiten lag im Erfassen des Beginns der Blütendifferenzierung und der ersten Entwicklungsphase der Blütenknospen im Sommer und Herbst. Mitte Juli kam die sehr intensive vegetative Austriebs- und Wachstumsperiode der Bäume zum Abschluss. Aber nur bei der Sorte Sariola setzte zu dieser Zeit in den Knospen die Blütendifferenzierung ein. Nach dem Verlauf von weiteren 4—5 Wochen begann, Ende August, bei den Sorten Valkea kuulas und Åkerö die florale Phase. Und überraschend spät, Anfang September und 11 Wochen nach der Blühzeit, differenzierten die Sorten Punakaneli und Lobo die Blütenprimordien.

Es liegt nun nahe, das unterschiedliche Verhalten der Apfelsorten bezüglich des Beginns der Blütendifferenzierung unter dem Aspekt der abnehmenden Tageslänge im Juli und August als photoperiodische Reaktion zu deuten. Offensichtlich fand im Jahre 1962 bei Sariola die Blütendifferenzierung im 18. Stundentag und bei Punakaneli und Lobo im 13. Stundentag statt. Bei vielen Pflanzen hängen Blütenbildung und Beginn der Knospenruhe, oder bei den Insekten die Diapause, mit der Tageslänge zusammen (1). Aber abiotische und biotische Faktoren, in Finnland vor allem die Wärme, spielen bei allen Entwicklungsschritten eine ebenso wichtige Rolle und können photoperiodische Reaktionen entscheidend stören. Erst weitere mehrjährige Beobachtungen können klären, wie weit die verschiedene Aktivitätsperiodik im Jahresgang der Apfelknospen genetisch fixiert ist, beziehungsweise von anderen Faktoren beeinflusst wird.

Dass das Alter eines Baumes, seine Unterlage und der Schnitt, den Zeitpunkt der Blütendifferenzierung variieren können, beobachtete ich bei der Sorte Åkerö. Wir stellten fest, dass Knospen aus einer 5-jährigen Heckenanlage von Åkeröbüschen auf der Unterlage Grahams-Jubiläumsapfel 10 Tage später mit der Blütendifferenzierung begannen als Knospen aus einer 16-jährigen Niederstammanlage von Åkeröbäumen auf der Unterlage Antonowka. Dieselbe Erfahrung hatte ich in Deutschland mit den Sorten Berlepsch, Boskoop und Goldparmäne je aus einer Hochstammanlage und einer Spindelbuschanlage gemacht (11). Für den südfinnischen Obstbau könnte dieses Phänomen von Interesse sein. Denn auch im März 1963 standen die Åkeröknospen aus der Heckenanlage noch auf einer wesentlich niedrigeren Entwicklungsstufe als die Åkeröknospen aus der Baumanlage. Weitere Untersuchungen müssten klären, ob die Entwicklungsunterschiede bis zum Aufblühen bestehen bleiben. Das verzögerte Aufblühen von Apfelsorten in Heckenform könnte einen gewissen Schutz bei Spätfrösten im Frühjahr bedeuten.

Der weitere Entwicklungsgang der Apfelknospen im Spätherbst und im Winter konnte nicht erfasst werden. Es wäre interessant, wenn auch hier weitere Beobachtungen Aufschluss geben könnten, ob sich auch in Finnland die Apfelknospen im Winter langsam weiterentwickeln, wie dies in den letzten Jahren in Obstanbaugebieten aus den verschiedensten Klimabereichen Eurasiens (Ungarn, Sibirien, Deutschland) festgestellt wurde (4, 9, 11). Die baltische Sorte Valkea kuulas (Weisser Transparent) ist auch in Deutschland wegen ihrer Frosthärte und Frühreife der Früchte bekannt. Trotz dieser, für den Anbau in Fennoskandien, günstigen Sorteneigenschaften wird die Sorte Valkea kuulas von anderen in Finnland angebauten Apfelsorten an Frosthärte übertroffen. Im März 1963 fand ich, dass in den Knospen 30 % der Einzelblüten von Valkea kuulas, 10 % von Lobo und Sariola frostgeschädigt waren. Die Blütenanlagen von Åkerö und Punakaneli hatten dagegen unter den tiefen Temperaturen nicht gelitten. Der begrenzende Faktor für die Anbaumöglichkeit einer Apfelsorte in Finnland ist aber nicht die Empfindlichkeit der Blütenknospen gegenüber dem Frost. Ausschlaggebend für den Anbauwert einer Apfelsorte in Fennoskandien ist die Frostresistenz des Holzes. Ausserdem ist wichtig, dass die Fruchtentwicklung bei einer Sorte kurz ist, damit die Früchte während der kurzen Vegetationszeit in Finnland zum Ausreifen kommen.

Erst wenn die vorliegenden Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Kultursorten von *Malus communis* durch weitere mehrjährige Beobachtungen ergänzt und gefestigt sind, können aus ihnen Richtlinien für die Anbaupraxis gewonnen werden.

Blütenentwicklung bei Prunus padus L. Die 16—25 blütigen Infloreszenzen von *Prunus padus* entwickelten sich in Helsinki viel rascher als die Blütenknospen der untersuchten Apfelsorten. Nach dem Eintritt in die Blütenphase Ende Juli differenzierten die Blütenprimordien im Laufe des August sämtliche Blütenorgane. Anfang September war in den Antheren bereits das Archespor differenziert, und die Blütenknospen von *Prunus padus* standen auf einer Entwicklungsstufe, die die Blütenknospen von der Apfelsorte Sariola noch nicht einmal nach dem Winter im März erreicht hatten. In Stuttgart—Hohenheim brauchten die Blütenknospen von *Prunus padus* zum Durchlaufen dieses Entwicklungsabschnittes die doppelte Zeit von drei Monaten. Es trat also bei *Prunus padus* in Südfinnland eine ausgesprochene Entwicklungsbeschleunigung auf, wie dies auch bei Pflanzenarten in der subalpinen Zone beobachtet wird. Die Kultursorten von *Malus communis* konnten eine derartig beschleunigte Blütenentwicklung nicht ergreifen.

Embryo- und Samenentwicklung bei den Apfelsorten. Am Apfelbaum laufen zwei wichtige Entwicklungsprozesse nebeneinander her: Die Embryo-, Samen-, Fruchtgenese und die Entwicklung der Blütenknospen. Ein vergleichendes Betrachten dieser Entwicklungsvorgänge zeigte bei den Untersuchungen in Finnland interessante Zusammenhänge, in der Art, wie ich sie auch in Deutschland gefunden hatte (12). Bei der Sorte Sariola erfolgten während der Fruchtfallperiode (June drop) gleichzeitig und nur mikroskopisch feststellbar in den Knospen die Blütendifferenzierung, ausserdem standen die Embryonen in den Samen in dem morphologisch wichtigen Globularstadium. — Bei der Sorte Åkerö traten auch Fruchtfallperiode und Globularstadium des Embryos in den Samen gleichzeitig auf, aber die Blütendifferen-

zierung setzte erst 5 Wochen später ein, als die Embryonen schon ihre endgültige Grösse erreicht hatten. LUCKWILL und MURNEEK (5) fanden bei embryogenetischen Untersuchungen von Apfelsamen, dass während des Globularstadium des Embryos das nucleare Endosperm im Samen in ein zelluläres Gewebe übergeht. Meine entwicklungs-histologischen Untersuchungen an Obstsorten in Finnland stellten diesen Zusammenhang auch fest. Sie brachten aber darüber hinaus den Beweis, dass wichtige Phasen in der Embryo-, Samen-, Fruchtgenese mit der gleichzeitig am Baum ablaufenden Blütenentwicklung in Zusammenhang stehen. Weitere entwicklungs-morphologische Beobachtungen auf diesem Gebiet können wertvolle Unterlagen für stoffwechsel-physiologische Untersuchungen bieten.

Z u s a m m e n f a s s u n g

In der Versuchsanlage Malminkartano der Universität Helsinki in Finnland wurde von Juni bis September 1962 und Ende März 1963 die Entwicklung der Blütenknospen und Samen von den Apfelsorten Åkerö, Lobo, Punakaneli, Sariola und Valkea kuulas in ihren einzelnen Entwicklungsschritten morphogenetisch geklärt. Die Untersuchungen, die sich ausserdem noch mit der Blütenentwicklung von *Prunus padus* L. befassten, brachten folgende Ergebnisse:

Die Blütendifferenzierung setzte bei den fünf Apfelsorten zu verschiedenen Zeiten ein. Sie begann bei der Sorte Sariola bereits Mitte Juli, bei der Sorte Valkea kuulas Mitte August und bei den Sorten Punakaneli, Lobo und Åkerö Anfang September.

Nur die Blütenknospen von der Sorte Sariola hatten zu Beginn des Winters das Stadium der Fruchtblattdifferenzierung erreicht und gingen auf einer Entwicklungsstufe in den Winter, auf der auch die Apfelknospen in Deutschland im Winter stehen. Die Knospen der anderen untersuchten Apfelknospen befanden sich im Winter auf niedrigeren Entwicklungsstufen.

Bei den Blütenknospen von *Prunus padus* trat in Finnland eine starke Entwicklungsbeschleunigung auf. Vom Beginn der Blütendifferenzierung Ende Juli bis zum Stadium der Archesporbildung in den Antheren brauchten die Knospen nur 6 Wochen. In Deutschland durchliefen die Knospen von *Prunus padus* diesen Entwicklungsabschnitt in 3 Monaten. Im Winter standen die Blütenknospen von *Prunus padus* in Finnland und in Deutschland auf denselben Entwicklungsstufen.

Eine vergleichende Betrachtung der gemeinsam am Apfelbaum stattfindenden Embryo-, Samen- und Fruchtgenese einerseits und der Blütenentwicklung andererseits ergab, dass die Fruchtfallperiode stets einsetzte, wenn der Embryo in den Samen im Globularstadium stand. Bei der Sorte Sariola begann ausserdem noch während der Fruchtfallperiode in den Knospen die Blütendifferenzierung. Bei der Sorte Åkerö fing die Blütendifferenzierung 5 Wochen später an, als die Embryonen in den Samen ihr Wachstum abgeschlossen hatten.

Die International Federation of University Women und die Deutsche Forschungsgemeinschaft ermöglichten und unterstützten die Forschungsarbeit in Finnland. Es sei ihnen auch hier herzlich gedankt. Herrn Professor Dr. J. E. HÄRDH, Direktor des Institutes für Gartenbauwissenschaft der Universität Helsinki, danke ich für wertvolle Hilfe, Gastfreundschaft und vielseitige Anregung bei den Untersuchungen. Frau Mag. E. KÄCK von der Meteorologischen Station in Kevo und Herrn Mag. M. SALMINEN, Direktor der Landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Halola bei Maaninka, danke ich für die Knospensendungen. Die Meteorologische Zentralanstalt in Helsinki überliess mir freundlicherweise die Klimadaten. Besonderen Dank sage ich Herrn Professor Dr. H. WALTER, Direktor des Botanischen Institutes der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim, für den grosszügig gewährten Urlaub zu dem Forschungsaufenthalt in Finnland.

LITERATUR

- (1) BÜNNING, E. 1963. Die physiologische Uhr. Springer-Verlag, Berlin. 2. Auflage.
- (2) HULTÉN, E. 1950. Atlas of the distribution of vascular plants in NW-Europe. Stockholm.
- (3) LISSAVENKO, M. A. 1962. Résolution du problème variétal dans l'horticulture sibérienne. Bericht XVI. Internat. Horticult. Kongress, Brüssel. Vol. III: 433—437.
- (4) MOLNÁR, L. 1960. Bildung und Winterwachstum der Fruchtknospen der ungarischen Aprikose. Jb. Landw. Forsch.-Inst. Donau-Theiss: 113—119.
- (5) MURNEEK, A. E. 1954. The embryo and endosperm in relation to fruit development with special reference to the apple. Proc. Amer. Soc. hort. Sci. 64: 573—582.
- (6) POHJAKALLIO, O. und SALONEN, A. 1947. Der Einfluss der Tageslänge auf Entwicklung und Energiehaushalt einiger Kulturpflanzen. Acta Agr. Fenn. 67: 1—51.
- (7) SÄKÖ, J. 1962. Einfluss der Lagerungstemperatur auf die Haltbarkeit von Äpfeln (Finnisch). Maatal. ja koetoim. 16: 169—178.
- (8) SCHIMPER, A. und FABER, F. 1935. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. II. Band. Gustav Fischer-Verlag, Jena.
- (9) TYRINA, W. A. 1958. Über das Winterwachstum der Blütenknospen (Russisch). Wladiwostok, Pflanzenphysiol. 5: 177—179.
- (10) VALOVRTA, E. J. and SEGERSTRÄLE, S. G. 1956. Data on the nature of Finland. Limnologorum Conventus XIII, Helsinki: 3—39.
- (11) ZELLER, O. 1960. Entwicklungsgang der Blütenknospen unserer Obstgehölze. Der Obstbau 78: 3—6.
- (12) —→— 1963. Die Embryo- und Samenentwicklung im Zusammenhang mit den allgemeinen Entwicklungsrythmen beim Apfel. Bericht Obstbau-Symposium, Dresden-Pillnitz: Im Druck.

SELOSTUS

HEDELMÄ- JA MARJAKASVIEN KEHITYSRYTMISTÄ SUOMESSA

I. VIIDEN *Malus communis* Poir.-LAJIKKEEN SEKÄ *Prunus paduksen* L. KEHITYSRYTMII

OTTI ZELLER

Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule, Stuttgart-Hohenheim

ja

Helsingin yliopiston Puutarhatieteen laitos, Pihlajamäki

Helsingin yliopiston koetilalla Malminkartanossa tutkittiin v. 1962 kesäkuun alusta syyskuun loppuun sekä v. 1963 maaliskuun aikana omenan kukkasilmujen ja siementen kehittymistä Lobo-, Punainen kaneli-, Sariola-, Valkea kuulas- ja Åkerö-lajikkeilla. Lisäksi selvitettiin tuomen kukka-aiheiden kehitysvaiheita.

Todettiin, että tutkittavana olevilla omenalajikkeilla alkoi kukka-aiheiden erilaistuminen eri aikoina. Sariolalla se alkoi heinäkuun puolivälissä, Valkealla kuulaalla elokuun puolivälissä sekä Punaisella kanelilla, Lobolla ja Åkeröllä syyskuun alussa. Vain Sariola-lajikkeen kukka-aiheet saavuttivat ennen pakkasten tuloa asteen, jolla omenankukat Saksassa talvehtivat ja jolle on ominaista emiön erilaistuminen. Muilla lajikkeilla olivat kukka-aiheet kehittymättömämpiä pakkasten alkaessa.

Tuomen kukka-aiheiden kehitys tapahtui Suomessa erittäin nopeasti. Kukka-aiheiden erilaistuminen alkoi heinäkuun lopulla, ja jo 6:n viikon kuluttua siitä olivat heteissä siitepölyemosolot näkyvissä. Saksassa kuluu tähän aikaa noin 3 kuukautta. Talvella olivat tuomen kukka-aiheet Suomessa samalla kehitysasteella kuin Saksassakin.

Verrattaessa omenapuulla tapahtuvaa alkion-, siemenen- ja hedelmänmuodostusta kukka-aiheiden kehityksen ajankohtaan havaittiin, että raakileiden variseminen (nk. June drop) alkoi silloin, kun siemenaiheissa oleva alkio oli nuppimaisella asteella ja lopettanut kasvunsa. Sariola-lajikkeella alkoi raakileiden varistessa myös silmuissa kukka-aiheiden erilaistuminen. Åkerö-lajikkeella alkoi erilaistuminen vasta 5:n viikon kuluttua siitä, kun siemenalkioiden kasvu oli pysähtynyt.