ENTWICKLUNGSRHYTHMEN VON OBSTGEWÄCHSEN IN FINNLAND

II. Blütenentwicklung einiger Kultursorten von *Ribes nigrum* L. und von *R. alpinum L.* in verschiedenen geographischen Breiten Finnlands

Otti Zeller

Botanisches Institut der Universität Hohenheim

und

Institut für Gartenbauwissenschaft der Universität Helsinki

Eingegangen am 7. 5. 1968

Kultursorten von *Ribes nigrum L.* werden in Fennoskandien mit zunehmendem Erfolg vom Süden des Landes bis zum Polarkreis angebaut. Mit dem Jahresrhythmus der Blütenentwicklung dieser Vitamin C-, Zitronensäure- und Saccharose-reichen Obstart im gemässigten Klimagebiet beschäftigten sich in den letzten zehn Jahren u.a. Genevès (1958) in Frankreich, Lenz (1960) in Deutschland, Nasr und Wareing (1961), Thomas und Wilkinson (1962), Hughes (1963) in England, Fernqvist in Südschweden und Bobryseva und Oknina (1961) in Moskau. In Finnland, im subarktischen Klimagebiet, gab es bisher noch keine zusammenhängenden Beobachtungen. Deshalb wurde dort in Zusammenarbeit mit Hårdh und Wallden (1965) in den Jahren 1962 und 1964 im Rahmen von entwicklungsmorphologischen Studien an Kultursorten des Apfels, an *Rubus arcticus L.* und an *Rubus chamaemorus L.* (Zeller 1964 a und b) auch die jahresrhythmische Blütenentwicklung bei Schwarzen Johannisbeersorten untersucht. Es sollte dabei geklärt werden, wann bei den Schwarzen Johannisbeeren in Finnland die Blütendifferenzierung einsetzt, auf welchen Entwicklungsstufen die Blütenknospen in den Winter gehen, wie sie den langen Winter überdauern, ob Entwicklungsunterschiede bestehen an verschiedenen Standorten in Südfinnland, am Polarkreis und in finnisch Lappland und welche Folgerungen aus den Beobachtungen für die Obstbau-Praxis erwachsen.

Methoden

Methodisch wurde bei den Studien in ähnlicher Weise vorgegangen wie in früheren Arbeiten bei Baumobst-Sorten (Zeller 1960 und 1964). Die Knospenentnahme erfolgte, soweit dies bei den grossen Entfernungen möglich war, in regelmässigen, kurzfristigen Abständen. Die Hauptmasse des Knospenmaterials wurde stereomikroskopisch untersucht

und die wichtigsten Entwicklungsstadien der Blüten nach einer 10-stufigen Bewertungsskala bestimmt. Abbildung 1 gibt die wichtigsten Entwicklungsstufen der *Ribes nigrum* —Blüte wieder. Die stereomikroskopisch ermittelten Entwicklungsschritte wurden noch wesentlich genauer durch Paraffinschnitte erfasst (Abb. 2—9). Mit diesen beiden sich ergänzenden Methoden von denen LENZ (1960) nur die präparative und GENEVÈS (1958) ausschliesslich die Paraffinschnitt-Methode anwandten, kann man grosse Knospenscharen eingehend, mit relativ geringem Zeitaufwand einstufen.

Die Beobachtungen erfolgten im Jahre 1962 an Knospenproben von den Versuchsstationen Viik bei Helsinki (60° 10' n. Br.)[1], Halola bei Maaninka (63° 9' n. Br.), Kem-

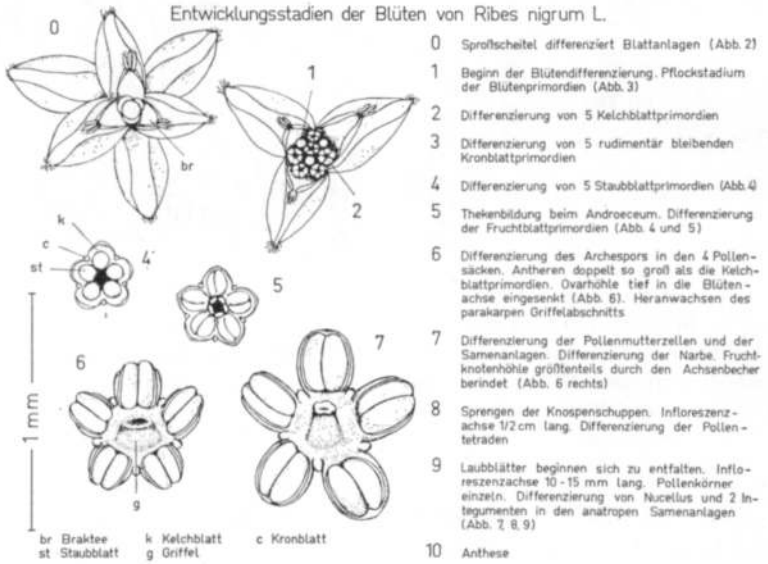


Abb. 1. Blütenentwicklung von *Ribes nigrum* L. Die Entwicklungsstadien 0—7 sind von aufpräparierten Knospen (E. St. 0—2) und von einzelnen aufpräparierten Blütenprimordien (E. St. 4—7) der Sorte Brödtorp gezeichnet. Die Abbildungen 2—9, auf die im Text zu den Entwicklungsstadien hingewiesen wird, zeigen Längsschnitte durch die Knospen.

pele bei Oulu (65° n. Br.), und Rovaniemi am Polarkreis. Im Jahre 1964 wurden sie in kurzfristigen Abständen in Viik bei Helsinki wiederholt und einmal auch in Halola bei Maaninka und in Rovaniemi durchgeführt. Sie wurden ferner durch Knospenproben aus den Versuchsstationen Muddusniemi (69° n. Br.) und Kevo bei Utsjoki (69° 45' n. Br.) in finnisch Lappland erweitert. Die Klimadiagramme auf Abbildung 10 geben die wichtigsten Klimadaten dieser Versuchsstationen wieder. Frühere Arbeiten (ZELLER 1964) erwähnen bereits die täglichen Temperaturamplituden von Mai—September 1962, sowie die Lang- und Dauertagverhältnisse der Versuchsstationen (HÅRDH und WALLDEN 1965). Von den zahlreichen *Ribes nigrum* — Sorten, die in Süd- und Mittelfinnland angebaut

[1]) Herrn Professor J. E. HÅRDH und Herrn Prof. P. KALLIO danke ich auch an dieser Stelle verbindlichst für Gastfreundschaft und Hilfsbereitschaft in ihren Instituten und Forschungsstellen.



Abb. 2. Längsschnitt durch eine Knospe der Johannisbeersorte Brödtorp. Der breit angelegte Sprossscheitel differenziert Blattprimordien mit gestielten, scheibenförmigen Drüsen auf der Blattunterseite. Helsinki, 18. 7. 62, Entwicklungsstadium 0.

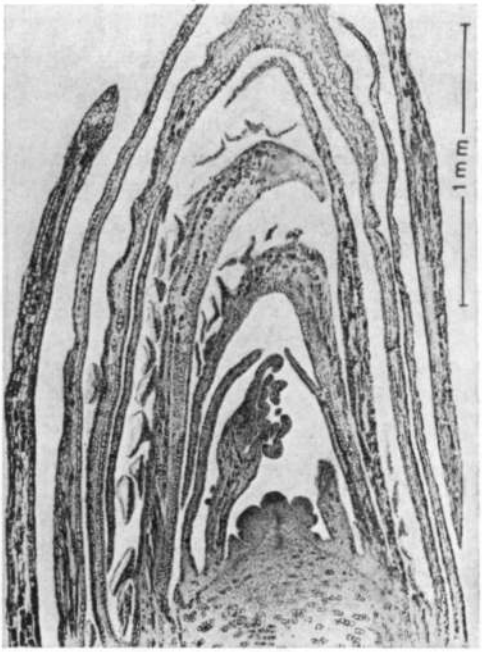


Abb. 3. Beginn der Blütendifferenzierung, Längsschnitt durch eine Knospe mit 3 Blütenprimordien. Helsinki, 10. 8. 62. Entwicklungsstadium 1.

werden (HÅRDH 1964, KUUSI 1966) erwiesen sich für unsere Fragen die alten, äusserst frostresistenten Sorten Brödtorp und Lepaan musta als besonders geeignet, da beide Sorten noch am Polarkreis gedeihen und fruchten. Von Brödtorp trafen wir sogar mehrere kleine Büsche in den Versuchsstationen Muddusniemi und Kevo an. Ausserdem stellte sich für die Untersuchungen der zahlreichen Proben als sehr günstig heraus, dass Brödtorp einen relativ einfach gebauten Blütenstand, eine maximal 10 bis 12-blütige, offene Traube, besitzt. Bei den Kultursorten der Gattung *Ribes* können nämlich alle Infloreszenz-Typen, von der wenigblütigen Traube bis zur Scheinrispe, auftreten, auch mehrere einzelne Blütentrauben in der Knospe sind möglich (LENZ 1960, HUGHES 1963). Um vergleichbare Bedingungen zu haben, untersuchten wir hauptsächlich die Knospen an den einjährigen Langtrieben. In der vorliegenden Arbeit werden daher ausschliesslich die Befunde an diesen einjährigen Langtrieben dargestellt.

Entwicklungsmorphologie der R i b e s -Blüte

Die kombinierte Auswertung der Einzelschnitte zahlreicher Schnittserien und die Beobachtungen beim Präparieren der Knospen, sowie Angaben von TROLL (1928, 1931, 1932), MORF (1950), GENEVÈS (1958) u.a. ergaben ein umfassendes Bild von der Entwicklungsmorphologie der *Ribes*-Blüte.

Der Sprossscheitel im Innern der jungen Knospen differenziert zunächst Knospenschuppen, teilweise 1—3 später beim Knospenaustrieb klein bleibende Laubblätter und eine Anzahl Hochblätter, die deutlich in einen Blattgrund und in ein rudimentäres dreiteiliges Oberblatt gegliedert sind (Abb. 1, E. St. 0). Beim Präparieren und auf Schnitten durch derartig junge Knospen sieht man, dass auf den Blattunterseiten zahlreiche epidermale, kurz gestielte Drüsen sitzen, deren Kutikula hochgehoben ist (Abb. 2).

Wenn in der Knospe die Blütendifferenzierung einsetzt, erstarkt der gesamte Sprossscheitel und die ersten Blütenprimordien der traubigen Infloreszenz erscheinen als kugelige Ausstülpungen in den Brakteenachseln (Abb. 3, E.St. 1). Die Blütenprimordien differenzieren bald darauf an den Flanken des Scheitelmeristems 5 Kelchblattprimordien. Abbildung 1 zeigt diese beiden Entwicklungsstadien 1 und 2 im Innern einer aufpräparierten Knospe. Die 5 Kronblattanlagen, die am inneren Rand der nun sich bildenden Blütencupula zwischen den 5 Kelchblattprimordien differenziert werden, bleiben rudimentär klein. Dagegen nehmen die 5 episepalen Staubblattprimordien in der Genese der *Ribes*-Blüten einen grossen Raum ein. Sie entstehen an der Innenwand des Blütenbechers über den Sepalen (Abb. 1, E.St. 4). Die Anlage des Gynoeceums erkennt man bei aufpräparierten Blüten zunächst als 5 einzelne kreisförmig angeordnete Aufwölbungen in der Mitte des Blütenscheitels (Abb. 1, E.St. 5). Diese 5 einzelnen Primordien vereinigen sich aber sehr rasch zu einem ringförmigen Wulst, an dem der 5-zählige Ursprung nicht mehr zu erkennen ist. Auf die primär 5 Primordien des Gynoeceums bei *Ribes nigrum* weist, meines

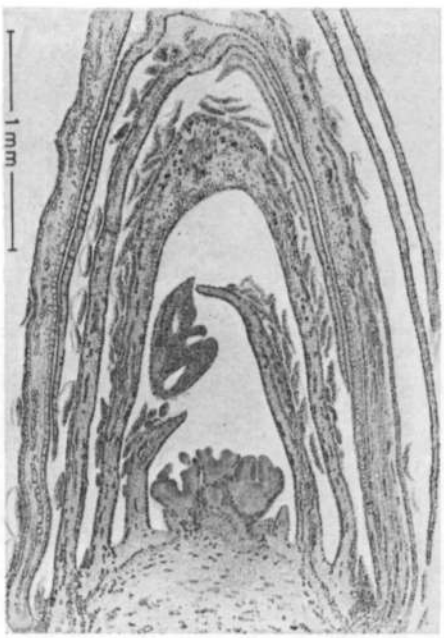


Abb. 4. Längsschnitt durch eine Blütenknospe der Johannisbeersorte Lepaan musta. Helsinki, 27. 8. 62. Einzelblüten im Entwicklungsstadium 5 (medain), 4 und 5 (tangential).

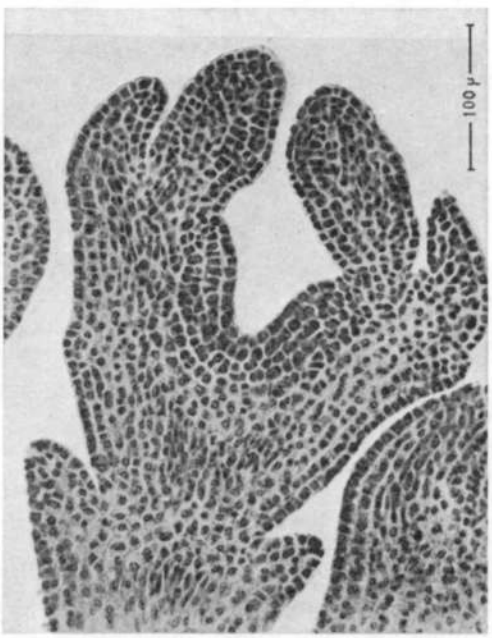


Abb. 5. Einzelblüte im Entwicklungsstadium 5. Einwölben der Fruchtknotenhöhle und Differenzierung der Karpellanlagen. Helsinki, 27. 8. 62.

Wissens als Einziger, auch Lenz (1960) hin. Mit der Karpelldifferenzierung setzt eine starke Einwölbung des Fruchtknotens ein, die man auf median geführten Längsschnitten sehr deutlich erkennen kann (Abb. 4, Einzelblüte links und Abb. 5).

Wenn in den 4 Pollensäcken das Archespor differenziert wird, sind die Stamina, die sich einwärts zusammenneigen, doppelt so gross wie die Kelchblattanlagen. Gleichzeitig senkt sich die Ovarhöhle noch tiefer in den Blütenboden ein (Abb. 4 links, E.St. 6). An der Wandinnenseite des Fruchtknotens entstehen später 2 sehr breite, einander gegenüberstehende, leistenartig verstärkte Placenten, die ins Lumen des parakarpen Ovars hineinragen. Sie setzen sich auch noch in die Griffelregion hinein fort, bleiben aber dort steril und sind auf dem Querschnitt durch den androecealen Bereich einer Blüte auf Abbildung 6 Mitte deutlich zu sehen. Präpariert man von solchen Blütenprimordien die 5 Antheren auseinander, so erkennt man an dem in der Genese mächtigen parakarpen Griffel die oben offene interkarpellare Spalte (Abb. 1, E.St. 6).

Die breiten Placenten sind im gesamten Fruchtknotenbereich fertil und differenzieren viele Samenanlagen. Wenn dieses E.St. 7 bei den Blüten von *Ribes nigrum* eintritt, ist der unterständige Fruchtknoten zu 3/4 von der Blütenachse berindet, die einheitliche Ovar-

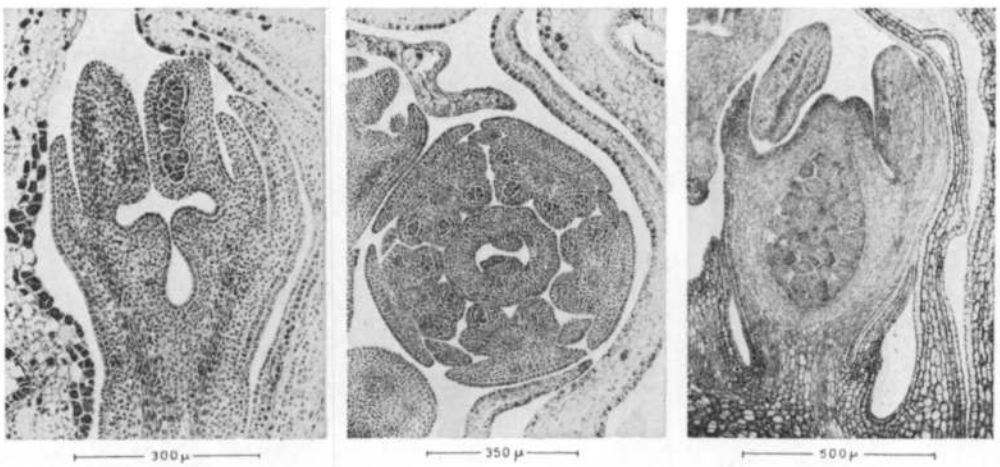


Abb. 6. *Links:* Längsschnitt durch eine Einzelblüte im Entwicklungsstadium 6. Ovarhöhle in die Blütenachse versenkt. Helsinki, 8. 11. 62.
Mitte: Querschnitt durch eine Einzelblüte im Entwicklungsstadium 6—7. Archespordifferenzierung in den Pollensäcken. Helsinki, 28. 3. 63.
Rechts: Längsschnitt durch eine Einzelblüte im Entwicklungsstadium 7. Differenzierung von Samenanlagen und Pollenmutterzellen. Helsinki, 28. 3. 63.

höhle ist von den noch ungegliederten Samenanlagen ausgefüllt, und in den Antheren beginnt die Ausbildung der Pollenmutterzellen (Abb. 6 rechts, E.St. 7). Unter dem Stereomikroskop erkennt man nun deutlich 2 kleine, schuppenförmige Vorblätter, die in 1/2 Stellung am noch kaum ausgebildeten Blütenstiel unterhalb dem Fruchtknoten stehen. Die Kelchblattanlagen hüllen die Antheren vollständig ein und am Griffelende bildet sich der apokarpe Narbenabschnitt, der bei der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp, im Gegensatz zu anderen *Ribes*-Arten mit ausgeprägter 2-teiliger Narbe, anfänglich deutlich 5-teilig ist.

Wenn der Knospenaustrieb bei den Johannisbeerbüschen beginnt, ist die Meiose in den Pollenmutterzellen der Antheren der nächste entscheidende Entwicklungsschritt (E.St. 8). Die entsprechenden meiotischen Differenzierungsvorgänge im Gynoeceum erfolgen erst dann, wenn in den Antheren die Pollenkörner einzeln vorliegen. Dies veranschaulicht Abbildung 8 mit zwei Querschnitten durch den androecealen Teil und durch den Fruchtknoten von Schwarzen Johannisbeerblüten 3—5 Tage vor der Anthese. Auf dem Querschnitt durch das parakarpe Fruchtknotengehäuse (Abb. 8 unten) sind die beiden Placentaleisten wulstartig verdickt und tragen viele anatrope Samenanlagen, die erst jetzt zwei Integumente und den Nucellus differenziert haben und zur Ausbildung der Embryosackmutterzelle schreiten (Abb. 9). Auf dem Fruchtknotenquerschnitt von Abbildung 8 treten 5 markante Leitbündel hervor, die bei vergleichender Betrachtung entsprechender Längsschnitte als Achselbündel zu deuten sind (Eckardt 1937). Der Knospenlängsschnitt auf Abbildung 7, der allerdings schräg durch die Ovarhöhle und eine Placentaleiste führt, ergänzt das Knospenbild, das die beiden Querschnitte ergeben.

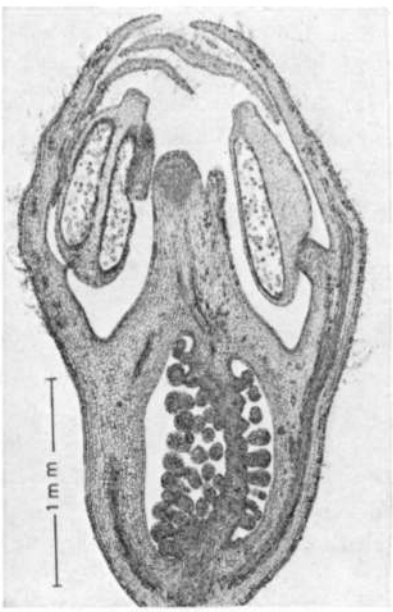


Abb. 7. Längsschnitt durch eine Einzelblüte im Entwicklungsstadium 9. Helsinki, 1. 6. 1962.

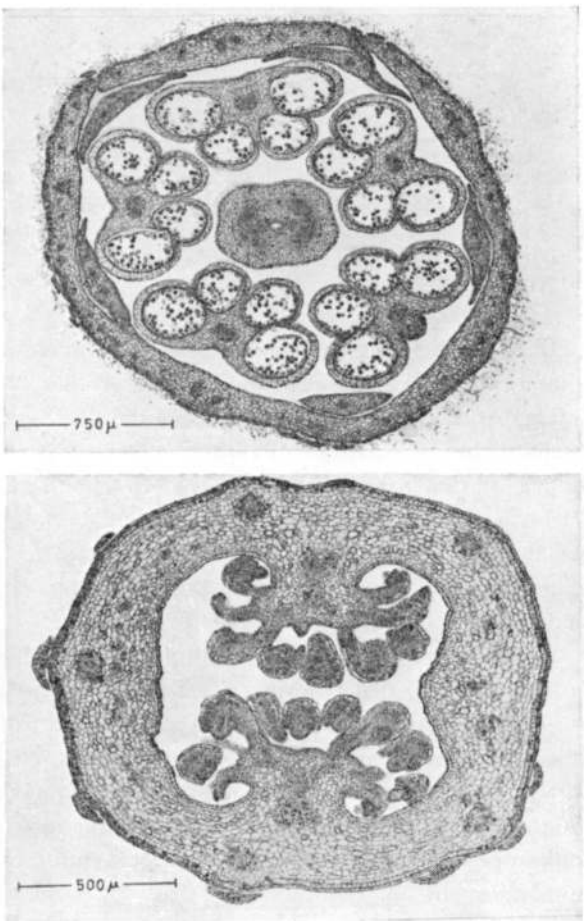


Abb. 8. *Oben:* Querschnitt durch den androecealen Bereich. *Unten:* Querschnitt durch den unterständigen Fruchtknoten von Blüten im Entwicklungsstadium 9. Helsinki, 1. 6. 1962.

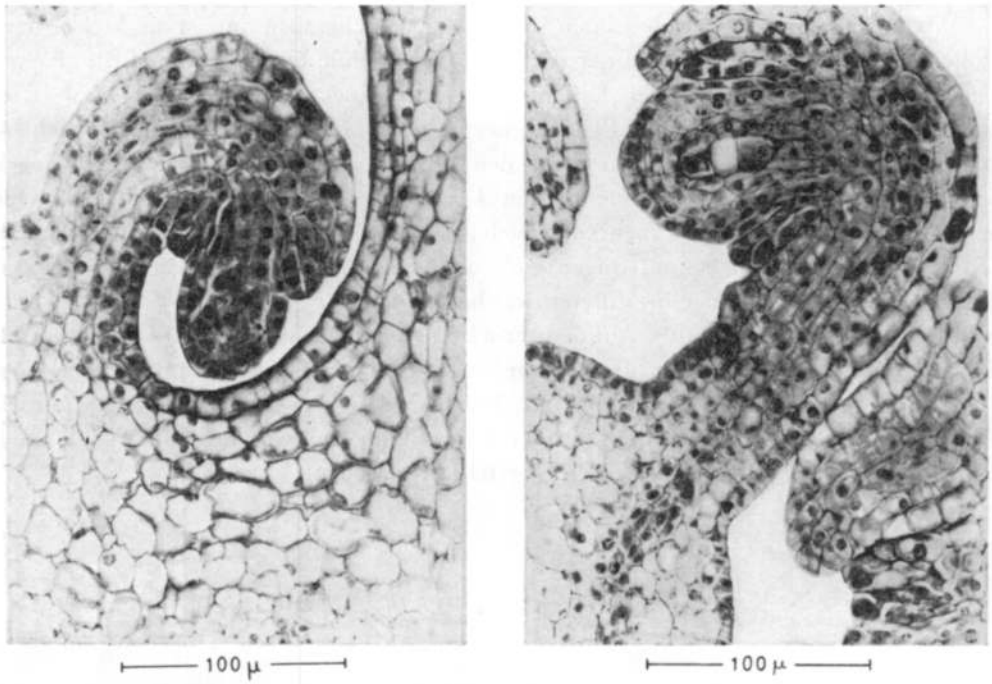


Abb. 9. Zwei anatrope Samenanlagen aus derselben Schnittserie wie in Abb. 8, stärker vergrössert. Im Nucellus der Samenanlage rechts Ausbildung der Embryosackmutterzelle.

Ergebnisse

Der Entwicklungsverlauf der Blütenknospen an den Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp von Anfang August 1962 bis Ende März, beziehungsweise Anfang April 1963 ist in seinen wesentlichen Zügen auf den Abbildungen 11—14 veranschaulicht und in Tabelle 1 zusammengefasst. Aus insgesamt 8—12 untersuchten Trieben der wichtigsten Serien ist jeweils ein typischer Langtrieb dargestellt. Die Entnahme der Triebe an den 4 genannten Versuchsstationen erfolgte jeweils innerhalb weniger Tage. Die Zahlenreihen neben den Knospennummern der Abbildungen 11—14 geben in basipetaler Folge die Entwicklungsstadien der Einzelblüten an den Blütentrauben in den Knospen wieder.

Bei der Sorte Brödtorp zeigten in den 4 Versuchsstationen die Entwicklungsschritte der Blütentrauben in den Knospen der Langtriebe die gleiche Periodizität: Die Blüteninduktion begann stets im basalen Triebabschnitt und griff dann von Woche zu Woche auf die höher am Trieb gelegenen Knospen über (Abb. 11—14). Gemäss der zeitlich verschieden eintretenden Blütendifferenzierung, standen die Blütentrauben in den Knospen eines Langtriebes bis zum Ausgang des Winters auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Nur die Endknospe der Langtriebe war im letzten Winterabschnitt (28. 3., 29. 3., 1. 4. 1963) ohne Blütenknospen.

Innerhalb der Blütentraube einer Knospe bestanden ebenfalls von Anfang an Entwicklungs- und Grössenunterschiede. Im Gegensatz zu den Doldentrauben beim Apfel und bei der Birne, bei denen die Terminalblüte stets zuerst differenziert wird und in der Entwick-

lung innerhalb der Infloreszenz führend ist, werden bei den offen traubenförmigen Blütenständen der Johannisbeeren die Basalblüten immer zuerst differenziert. Diese stehen auch innerhalb der Infloreszenz auf der höchsten Entwicklungsstufe und sind wesentlich grösser als die Blüten des Endabschnittes. Fast in allen Blütenknospen, die aus Helsinki, Maaninka und Rovaniemi stammten, abortierten im Winter 1—3 Blütenprimordien. Im Vergleich mit anderen Johannisbeersorten, die oft 12 bis 18-blütige Infloreszenzen haben, ist die Sorte Brödtorp armblütig. Sie differenziert in der Regel 6—10 Blütenprimordien, hat beim Aufblühen 5—8 Blüten und später 4—7 Früchte je Blüten- bezw. Fruchtstand.

In *Viik bei Helsinki* blühten die Johannisbeerbüsche der Sorte Brödtorp nach Angaben von HÅRDH und WALLDEN (1965) sehr lange vom 22. 5.— 15. 6. 1962 (Tab. 1). Die regelmässigen Untersuchungen in Viik begannen Ende Juni 1962. Am 9. August traten bei Brödtorp die ersten Blütenprimordien in den Knospen auf. Zu dieser Zeit herrschte in Helsinki noch 16 Stundentag. Das Längenwachstum der Triebe war noch nicht abgeschlossen, liess aber merklich nach. Die Früchte waren erntereif mit durchschnittlich 6,1 Einzelbeeren an der Traube. Am 15. 8. (Abb. 11) hatte in fast allen Lateralknospen die Blütenphase eingesetzt, nur am Triebende, wo die Wachstumsprozesse noch langsam weiterliefen, standen die Knospen in der Laubblattphase. Am 25. August, bei günstigen äusseren Wachstumsbedingungen (14 1/2 Stundentag, 13,5° C mittl. Monatstemp.) schloss das Triebwachstum ab. Die Einzelblüten der Infloreszenzen hatten höchstens das Stadium der

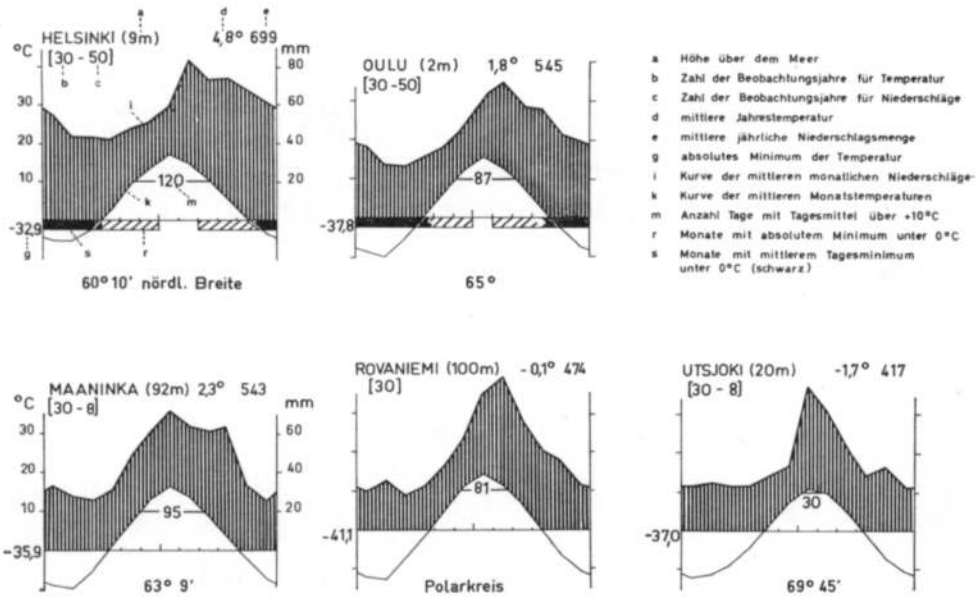


Abb. 10. Klimadiagramme der Versuchsstationen in Finnland. (Nach WALTER, H. und H. LIETH, 1967).

Kronblattdifferenzierung erreicht (Abb. 11). Das durchschnittliche Entwicklungsstadium der Blütenknospen an den Langtrieben war mit 1,8 (vgl. Tab. 1) zu bewerten. Die Blütenknospen entwickelten sich aber im September und Anfang Oktober noch rasch weiter, denn im ersten Winterabschnitt, am 8. November, hatten die Blüten bereits alle Blüten-

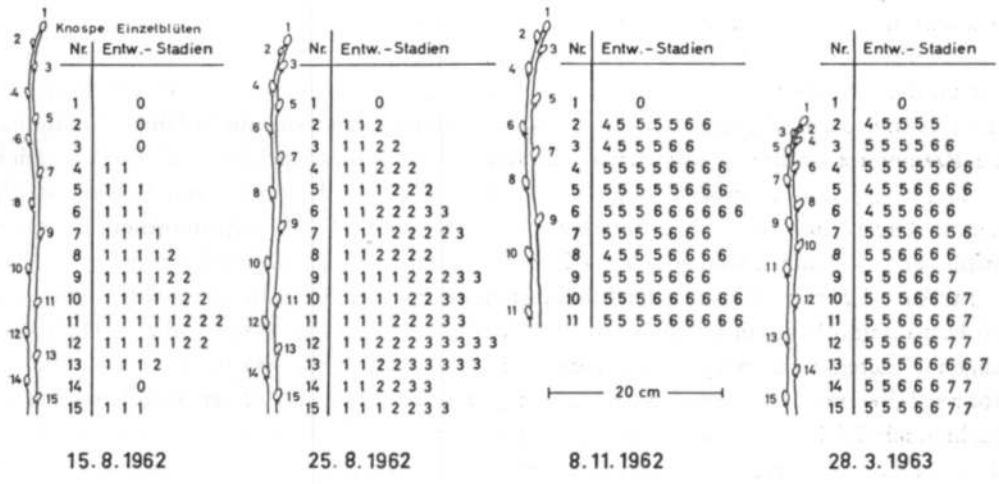


Abb. 11. Entwicklungsstadien der Blütenknopsen an verschiedenen Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp in Viik bei Helsinki.

Tabelle 1. Durchschnittliche Entwicklungsstadien der Blütenknospen der Schwarzen Johannisbeersorten Brödtorp und Lepaan musta in verschiedenen Versuchsstationen von Juli 1962 bis April 1963. (Erklärung der Zahlen für die Entwicklungsstadien siehe Abbildung 1).

Versuchs-station	Nördl. Breite	Sorte	Blühzeit	Juli	August							Okt.	Nov.		März	April
				27.	2.	9.	15.	16.	17.	25.	29.	27.	8.	9. 19.	28. 29.	1.
Viik bei		Brödtorp	19. 5.—16. 6.	0	0	1	1.1			1.8			5.3		5.7	
Helsinki	60° 10′	Lep. musta	19. 5.—14. 6.	0	1		1.5	2.3		3.4			5.7		6.1	
Halola bei		Brödtorp	6. 6.—25. 6.		0			1						3.8		4.2
Maaninka	63° 9′	Lep. musta	1. 6.—18. 6.		0			2.1						4.8		5.2
Kempele bei		Brödtorp	13. 6.—28. 6.						1					3.4		
Oulu	65°	Rote Holländ.												4.0		
Rovaniemi	Polarkr.	Brödtorp							0		1	2.3			3.2	

organe differenziert (Abb. 11, E.St. 5 und 6) und standen nun durchschnittlich im Entwicklungsstadium 5,3 (Tab. 1).

Im gemässigten Klima blühen die *Ribes*-Blüten frühestens im März (Genevès 1958), in den meisten Ländern im April/Mai und beginnen mit der Blütendifferenzierung im Juni, spätestens Anfang Juli, also mindestens 6—8 beziehungsweise 4—6 Wochen früher als in Südfinnland.

Aber bei Tageslängen von 17—11 1/2 Stunden im August und September und bei durchschnittlichen Monatstemperaturen von 13,5° und 10,2° C standen zu Beginn des

Winters die *Ribes* — Knospen in Südfinnland auf denselben Entwicklungstufen wie in der europäischen gemässigten Zone (Thomas und Wilkinson 1962, Lenz 1960).

Die Triebe, die am 28. 3. 63 untersucht wurden, befanden sich teilweise noch unter einer 30—50 cm tiefen Schneedecke. An jedem Trieb standen jetzt 1—2 Blütenanlagen in Knospen der unteren Triebregion im E.St. 7 (Abb. 11). Es hatte also in der Zeit vom 8. 11. 62—28. 3. 63 in Viik bei manchen basalen Blütenprimordien der Infloreszenzen der entscheidende Schritt vom Entwicklungsstadium 6 zum Entwicklungsstadium 7 stattgefunden. Das durchschnittliche Entwicklungsstadium der Blütenknospen stieg in dieser Zeit von 5,3 auf 5,7 an (Tab. 1). Der Abbildung 11 kann man ausserdem noch entnehmen, wie stark im Winter die Anzahl der Einzelblüten in den Knospen zurückging. Im Durchschnitt ging die Anzahl Blüten je Infloreszenz von 7,8 am 8. 11. 62 auf 6,5 am 28. 3. 63 zurück. Beim Aufpräparieren der Knospen zeigte sich, dass die Seitenblüten aus der Endregion der Blütenstände, die ja bei offenen Blütentrauben im allgemeinen verkümmert, im Winter abortierten. Es ist dies eine Erscheinung, die auch sehr häufig in den Blütenknospen an einjährigen Apfellangtrieben auftritt (Zeller 1960), und die Lenz (1960) ebenfalls bei Schwarzen Johannisbeerknospen hauptsächlich im November und Dezember beobachtete. Die weiteren Entwicklungsvorgänge in den Knospen im April und bis zur Blühzeit vom 17. 5.—31. 5. 1963 konnten nicht beobachtet werden.

Die Schwarze Johannisbeersorte Lepaan musta stand in Viik bei Helsinki in derselben Versuchsanlage wie die Sorte Brödtorp. Sie blühte dort im Jahre 1962 ebenfalls vom 19. 5.—14. 6. (Tab. 1). Doch setzte bei Lepaan musta die Blütendifferenzierung schon am 2. 8. ein, und ihre Blütenknospen entwickelten sich im August wesentlich rascher als bei der Sorte Brödtorp. Trotzdem bestand am 8. November infolge der beschleunigten Entwicklung der Brödtorp-Knospen im September und Oktober zwischen den beiden Sorten nur noch ein geringer Unterschied (durchschnittlich E.St. 5,3 bezw. 5,7). Diese Differenz bestand auch noch am 28. 3. 63 (Tab. 1). Die 6—9 blütige Infloreszenz von Lepaan musta trug häufig in der Achsel des basalen brakteosen Hochblattes der Blütentraube eine Partialinfloreszenz mit 2—5 Blüten.

Das Klima auf der geographischen Breite von *Maaninka* (63° 9' n. Br.) wird u.a. dadurch charakterisiert, dass in kühlen Sommern oder bei vorzeitig einsetzenden Frühfrösten Sommerweizen und Sommergerste nicht mehr voll ausreifen. Auch Kirschen- und Apfelsorten aus Südfinnland überstehen in Maaninka nicht mehr den langen, plötzlich beginnenden strengen Winter, der wesentlich tiefere monatliche Temperaturen in den Monaten Oktober — März bringt als in Helsinki (Abbildung 10 und Zeller 1964).

Die kräftigen bis zu 1,30 m hohen Brödtorp-Büsche blühten in Maaninka im Jahre 1962 vom 6.—25. Juni (Tab. 1). Bei einem 20—18 stündigen Langtag im Juli und einer mittleren Monatstemperatur von 14,0° C, die um 1,2° C niedriger lag als in Helsinki, entfaltete sich ein mächtiges Triebwachstum. Die Blütendifferenzierung setzte in Maaninka bei den Sorten Brödtorp und Lepaan musta nur wenige Tage später als in Helsinki ein, und wie in Helsinki standen die Einzelblüten in den Knospen von Brödtorp ebenfalls auf den Entwicklungsstufen 1 und 2 (Abb. 12). Anfang September schlossen die Langtriebe das Wachstum ab. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den Entwicklungsstadien in Helsinki und in Maaninka bestand aber am 9. November (Tab. 1). Viele Einzelblüten hatten in Maaninka erst die Entwicklungsstufen 2 und 3 und 4 erreicht, nicht eine Blüte hatte die E.St. 6 erlangt. Am 1. 4. 63, einen Monat vor dem Winterende in Mittelfinnland,

hatten in Maaninka die Blütenknospen noch keinen gesicherten Entwicklungsfortschritt gemacht, man muss dazu in Betracht ziehen, dass die pseudoterminale Blüte oder weitere Blütenprimordien aus dem Endbereich der Infloreszenz auf relativ niederen Entwicklungsstufen abortierten (Abb. 12). In den Monaten April und Mai durchliefen die Blüten noch die Entwicklungsstufen 6—9, bis sie vom 15. 5.—6. 6. 1963 aufblühten (HÅRDH und WALLDEN 1965).

In *Kempele bei Oulu* (65° n. Br.), in der Nähe des nördlichen Bottnischen Meerbusens, ist die Vegetationszeit noch kürzer, nur 87 Tage der hellen Sommerzeit haben mittlere Tagestemperaturen über 10° C (Abb. 10). Allerdings hat Oulu vom 21. Juni bis Ende August Tageslängen zwischen 22 und 15 Stunden. Hier untersuchten wir am 17. 8. und 19. 11. 1962 Langtriebe von der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp. Am 17. 8. begann

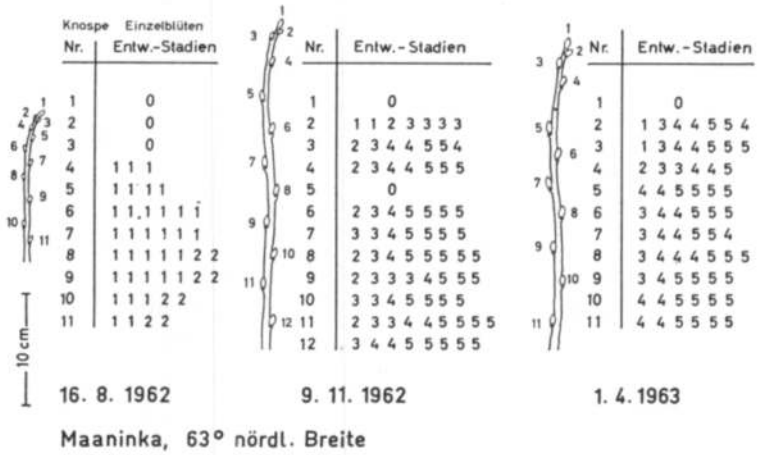


Abb. 12. Entwicklungsstadien der Blütenknospen an verschiedenen Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp in Halola bei Maaninka.

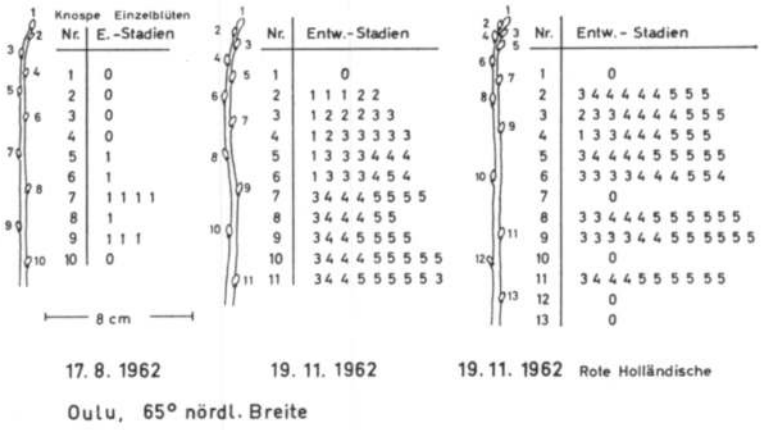


Abb. 13. Entwicklungsstadien der Blütenknospen an verschiedenen Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp und der Roten Johannisbeersorte Rote Holländische in Kempele bei Oulu.

in den Trieben, deren Längenwachstum noch nicht beendet war, gerade die Blüteninduktion (Abb. 13). Am 19. 11., als schon seit 3 Wochen die mittlere Monatstemperatur unter 0° C lag, hatten einige Knospen allerdings auch die E.St. 5 erreicht, der Gesamtdurchschnitt der Blütenknospen lag aber in Kempele bei Oulu (Tab. 1, E.St. 3,4) niedriger als in Maaninka (E.St. 3,8). Gemeinsam mit der Triebserie der Sorte Brödtorp untersuchten wir am 19. 11. 62 auch Langtriebe der Roten Johannisbeersorte Rote Holländische, die in Kempele in einer grösseren Anlage stand. Die Blütenknospen am oberen Triebabschnitt standen schon auf höheren Entwicklungsstufen als bei der Sorte Brödtorp (Abb. 13) und durchweg erwiesen sich die Blütentrauben von der Roten Holländischen mit 9—11 Blüten je Infloreszenz reichblütiger als die Brödtorp-Knospen.

Rovaniemi am Polarkreis hat nur noch eine 2 1/2 bis 3 monatige Vegetationszeit von Ende Juni bis Anfang September und dabei Tageszeiten vom Dauertag bis zum 14 1/3-Stunden-Tag. In diese Vegetationszeit fallen nur noch 60 Tage (Juli, August) mit mittleren Tagestemperaturen über + 10° C (Abb. 10). Die stark wachsenden Johannisbeertriebe erreichten in Rovaniemi im Juli und August bei abnehmenden Tageslängen von 23—15 Stunden eine Länge zwischen 40 und 55 cm. Die Laubblattspreiten der Langtriebe waren wesentlich grösser als in Helsinki. Am 29. 8. begann im unteren Triebabschnitt die Blütendifferenzierung (Abb. 14). Das Triebwachstum hatte noch nicht seinen Abschluss erlangt, als die Früchte schon am 19. 8. erntereif waren. Wie der Knospenbefund vom 27. 10. auf Abbildung 14 zeigt, traten offenbar noch alle Lateralknospen der gerade noch ausgewachsenen Langtriebe in die Blütenphase ein, einige Blüten in Knospen des basalen Triebabschnittes hatten sogar noch die E.St. 4 und 5 erreicht. Doch erkennt man auf den Abbildungen 14 und 11 deutlich, dass im Vergleich mit den südlicher gelegenen Versuchsstationen die Brödtorp-Blüten am Polarkreis auf wesentlich niedereren Entwicklungsstadien

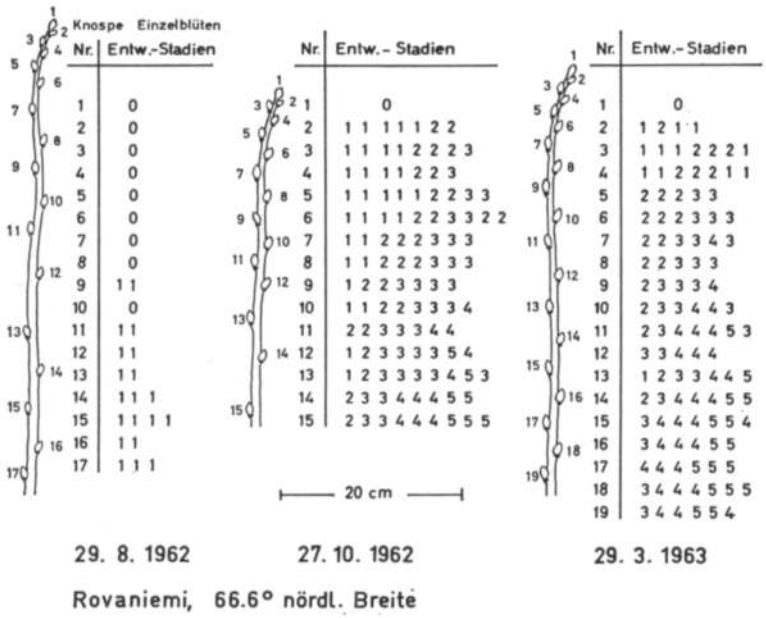


Abb. 14. Entwicklungsstadien der Blütenknospen an verschiedenen Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp in Rovaniemi.

in den Winter gingen. In den strengen Wintermonaten nahm in Rovaniemi zwischen dem 27. 10. 62 und 29. 3. 63 die durchschnittliche Blütenzahl je Infloreszenz von 8,4 auf 6,3 ab. Die Blütenanlagen verharrten auf den erreichten Stadien und entwickelten sich nicht weiter. Der Entwicklungsunterschied, der auf Tabelle 1 zwischen den untersuchten Knospenserien vom 27. 10. 62 und 29. 3. 63 besteht, bezieht sich auf die errechneten durchschnittlichen Entwicklungsstufen der Blütenanlagen in den Knospen. Der Entwicklungsfortschritt, der sich bei dieser Art von Betrachtung offensichtlich am 29. 3. 63 ergab, beruhte nur darauf, dass die Blütenprimordien auf den niedersten Entwicklungsstadien im Endabschnitt der Blütentrauben abortierten (Abb. 14).

Die *Wiederholung der Untersuchungen* im Jahre 1964 bestätigte im wesentlichen die Ergebnisse aus dem Jahre 1962. In Viik bei Helsinki lief bei Brödtorp im Vergleich zu Lepaan musta wiederum im August die Blütenentwicklung sehr langsam an (Tab. 2), um dann aber im September in einen relativ raschen Differenzierungsablauf überzugehen. Die Einzelproben aus Halola bei Maaninka (30. 8. 64) und Rovaniemi (5. 9. 64) zeigten fast denselben Entwicklungsstand der Blütenknospen wie vor zwei Jahren.

Interessant bei den Untersuchungen an Sträuchern der Sorte Brödtorp in Nordfinnland war das Ergebnis aus *Kevo bei Utsjoki* (69° 45' n.Br.). Kevo liegt in der Birkenwaldzone Fjeldlapplands. In diesem Gebiet kommt vereinzelt *Ribes nigrum* wild oder verwildert vor (HULTÉN 1950). Die 3 Jahre alten Brödtorp-Büsche in der Versuchsstation Kevo hatten am 14. 9. 64 eine Höhe von 40—50 cm und 10—15 cm lange Triebe. Die Entwicklungsstufen, auf denen sich die 5—7 blütigen Infloreszenzen in den Knospen zu dieser Zeit befanden, waren sehr verschieden. Einige Knospen begannen mit der Blüteninduktion, in anderen Knospen standen die Einzelblüten schon im Entwicklungsstadium 3, 4, 5. Mitte September kann in Nordfinnland der Winter beginnen. Es standen also zu dieser Zeit nach nur 2 monatiger Vegetationsperiode, die aber anfangs Dauertage besass, die Blütenknospen auf ähnlichen Entwicklungsstufen wie in Rovaniemi am 27. 10. 62.

Tabelle 2. Durchschnittliche Entwicklungsstadien der Blütenknospen der Schwarzen Johannisbeersorten Brödtorp und Lepaan musta in verschiedenen Versuchsstationen im Jahre 1964. (Erklärung der Zahlen für die Entwicklungsstadien siehe Abbildung 1)

Versuchsstation	Nördl. Breite	Sorte	Juli				August				September					
			11.	17.	24.	28.	5.	17.	24.	30.	1.	5.	12.	14.	16.	29.
Viik bei *Helsinki*	60° 10'	Brödtorp		0		0	1	1.2	1.7		2.1				3.0	4.7
		Lepaan musta		0		1	1	2.4	3.3		4.4				5.3	5.6
Halola bei *Maaninka*	63° 9'	Brödtorp	0							1.8						
		Lepaan musta	0							3.7						
Rovaniemi	Polarkr.	Brödtorp			0							1				
Muddusniemi	69°	Brödtorp											1			
Kevo bei *Utsjoki*	69° 45'	Brödtorp												3.0		

Um einen Vergleich mit Wildarten aus der Gattung *Ribes* zu haben, bezogen wir *Ribes alpinum L.* in den Jahren 1962 und 1964 eingehender und *Ribes spicatum* Robson in With. mit einer Probe vom 7. 9. 62 in die Studien ein.

Ribes alpinum tritt verhältnismässig häufig in Südwestfinnland und vereinzelt bis zum Polarkreis auf (Hegi 1961). Die zierlichen Sträucher findet man meist an Felsblöcken in lichten Wäldern. Wir untersuchten Büsche nahe bei Hattula (61° n. Br.), 110 km nördlich von Helsinki. Anfang August waren die schmalen spitzen Knospen der 1 m hohen Büsche 6—8 mm lang, und gegen Ende des Monats färbten sich die 4—6 geschmacklosen Beeren der Fruchtstände leuchtend rot. Den Duktus des Entwicklungsverlaufes der Blütenknospen gibt Tabelle 3 in grossen Zügen wieder. Die Blütendifferenzierung setzte 1962 und 1964 1—2 Wochen vor den Schwarzen Johannisbeersorten in Helsinki ein, am 8. 11. 62 und am 3. 4. 63 waren die Blütenknospen der Bergjohannisbeere und der Schwarzen Johannisbeersorten jedoch ähnlich weit entwickelt.

Die Blüten von *Ribes alpinum* sind unvollkommen zweihäusig. Die männlichen Infloreszenzen hatten 15—25 Einzelblüten, die weiblichen nur 2—8. Deshalb konnte man auf niederen Entwicklungsstufen das Geschlecht der Blüten bereits an der Anzahl der Blüten je Traube voraussagen, das sich dann erst von E.St. 6 und 7 an deutlich manifestierte. Auf Abbildung 15 sieht man im Längsschnitt eine Knospe von *Ribes alpinum* vom 8. 11. 62, deren Einzelblüten ein gut ausgebildetes Androeceum hatten. Das rudimentäre Gynoeceum zeigte sich noch im eingesenkten Blütenbecher, aber Samenanlagen wurden später nie differenziert.

Tabelle 3. Durchschnittliche Entwicklungsstadien der Blütenknospen von Ribes alpinum L. und Ribes spicatum Robson in With. (Erklärung der Zahlen für die Entwicklungsstadien siehe Abbildung 1)

Versuchsstation	Nördl. Breite			Juli 25.	August 1.	August 6.	August 20.	August 21.	Sept. 2.	Sept. 7.	Sept. 21.	Nov. 8.	April 3.
Hattula	61°	*Ribes alp.*	1962/63	1		1.5		2.8	3.6			5.2	5.8
			1964		1.6		4.1				5.2		
Kevo bei Utsjoki	69° 45'	*Ribes spic.*	1964							4.7			

Ribes spicatum, die Nordische Johannisbeere, ist in NO Europa und N Asien beheimatet. In Nordfinnland trifft man den Strauch in Uferbrüchen gemeinsam mit *Prunus padus*. Am 7. 9. 62 fanden wir in allen Lateralknospen reichblütige Infloreszenzen mit Einzelblüten, die zum Teil schon im Stadium 7 standen. Abbildung 16 veranschaulicht die Entwicklungsstadien der aufpräparierten Knospen eines Triebes. Die schon sehr weit entwickelte Hauptinfloreszenz (E.St. 5, 6, 7) besass basal Partialinfloreszenzen, ähnlich wie dies bei der Schwarzen Johannisbeersorte Lepaan musta vorkam. Ausserdem entwickelten



Abb. 15. Längsschnitt durch eine Blütenknospe von *Ribes alpinum* L. Brakteose, traubige Infloreszenz mit zahlreichen, männlichen Blüten. Hattula, 8. 11. 62.

sich neben der Hauptinfloreszenz in Achseln von Brakteen, die aus der verbreiterten Sprossspitze der Knospe stammten, auch noch Nebeninfloreszenzen, zum Teil noch auf sehr niederen Entwicklungsstufen. Auf Abbildung 16 sind die Entwicklungsstufen der Einzelblüten von den verschiedenen Infloreszenztypen durch senkrechte Striche voneinander getrennt.

Diskussion

Blütendifferenzierung und Triebwachstum an verschiedenen Standorten

In einem Naturexperiment wurde in den Jahren 1962 und 1964 in Helsinki (60° 10' n. Br.), Maaninka (63° 9'), Kempele bei Oulu (65°), Rovaniemi am Polarkreis und 1964 in Muddusniemi (69°) und Kevo bei Utsjoki (69° 45') die Blütenentwicklung der Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp und in Helsinki und Maaninka auch von Lepaan musta unter-



Abb. 16. Entwicklungsstadien der Einzelblüten in den Knospen eines Triebes von *Ribes spicatum* Robson in With.

sucht. An allen Standorten zeigte sich eine Abhängigkeit der Blütendifferenzierung vom Triebwachstum. Die Blüteninduktion begann im basalen Triebabschnitt, während das Triebwachstum im Ausklingen war, aber im oberen Triebbereich noch langsam weiter lief. Zwei bis drei Wochen nach dem Beginn der floralen Phase in den Basalknospen der Triebe war das Wachstum vollständig beendet und alle Axillarknospen hatten junge Blütenprimordien. Die Hauptwachstumsperiode der Langtriebe, vom Austreiben der Sprosse bis zum Einsetzen der ersten Blütendifferention, dauerte im Jahre 1962 in der Reihenfolge der ersten vier oben angeführten Orte 9, 7 1/2, 7, 6 1/2 Wochen und 1964 in Kevo schätzungsweise 5 Wochen bei einer Tageslänge von 20—16 h, 21—16 1/2 h, 22—17 h, 22 1/2—15 h und in Kevo 24—17 h. Das Hauptwachstum verlief also ausschliesslich im Langtag und die erste Blütendifferenzierung im basalen Triebabschnitt begann nach dem Erreichen der Fruchtreife noch während der Vegetationsperiode. Das vegetative Wachstum, die Blattspreitengrösse und die Trieblängen waren in Maaninka, besonders aber in Rovaniemi am Polarkreis, stärker als in Helsinki. Dasselbe konnte man bei Kultursorten von *Fragaria ananassa* und bei Kopfkohl-Arten beobachten. Da man Letztere nur wegen des Blattertrags anbaut, sind sie in Finnland am Polarkreis bei geeigneter Sortenwahl durchaus anbauwürdig. Nachteilig ist, dass das starke Wachstum während der langen, hellen Photoperioden bei Brödtorp die Blüteninduktion verzögert. In Versuchen bei kontrollierten Aussenbedingungen erreichte Hoyle (1960) bei Schwarzen Johannisbeersorten einen Wachstumsabschluss, als er die Tageslänge von 17 h auf 8 h kürzte, und Nasr und Wareing (1961b) wiesen nach, dass die Sorte Baldwin mit der Blütendifferenzierung begann, 16 Tage nachdem sie vom Langtag in Kurztag gebracht wurde. Sicherlich wird also das Längenwachstum der Triebe und die Blüteninduktion von der Tageslänge mit bestimmt, aber nach Thomas und Wilkinson, und auch nach unseren Beobachtungen in den klimatisch sehr verschiedenen Versuchsjahren 1962 und 1964, beeinflussen Temperatur, Hydratur und Vegetationsperiode im freien Feldversuch entscheidend die Wachstumsprozesse.

In den ausserordentlich kühlen Sommermonaten des Jahres 1962 lagen Blütendifferenzierung und die ersten Entwicklungsstufen der Blüten um mindestens eine Woche später als im Jahre 1964 und auch als im Jahre 1963, in dem Hårdh und Wallden (1965) an denselben Standorten ähnliche Untersuchungen machten.

Entwicklungsverlauf der Blütenknospen an verschiedenen Standorten

Die Blütenknospen der Sorte Brödtorp entwickelten sich anfangs sehr langsam, entfalteten aber in den kühleren Herbstwochen im September und Anfang Oktober von Helsinki bis Rovaniemi noch lebhafte Differenzierungstätigkeit. Auch in der Winterzeit von Anfang November bis Ende März gingen in Helsinki die Entwicklungsprozesse in den Knospen langsam weiter. Einige Basalblüten der Infloreszenzen differenzierten im März bereits Samenanlagen und Pollenmutterzellen, ein Entwicklungsstadium, das Anfang November überhaupt noch nicht aufgetreten war. An den nördlicher gelegenen Standorten beobachteten wir in der kalten Winterzeit keine gesicherten Entwicklungsfortschritte der Blütenknospen, da das Abortieren der jüngsten Blütenprimordien während des Winters die Werte für die duchschnittlichen Entwicklungsstadien der Infloreszenzen zwangsläufig erhöhte. Bobryseva und Oknina (1961) berichteten aus der Moskauer Region ebenfalls von einer merkbaren Weiterentwicklung der Blütenknospen in der Periode von August bis Oktober und von einer Fortsetzung der inneren Differenzierungsprozesse der Knospen im Winter. Doch muss man bei allen Angaben kontrollieren, ob das Absterben der Blütenprimordien im Winter berücksichtigt wurde.

In Helsinki hatten zu Beginn des Winters die Einzelblüten der Infloreszenzen mindestens schon sämtliche Blütenorgane differenziert. Die Hauptphase der Blütenentwicklung lag hier also noch im Spätsommer und Herbst, und die am weitesten entwickelten Blütenprimordien standen im Winter auf den gleichen Entwicklungsstufen wie der Durchschnitt der Blütenknospen im gemässigten Klima (Lenz 1960). Je weiter nördlich jedoch in Finnland die Schwarzen Johannisbeeren standen, desto eher lag das Abnehmen des üppigen sommerlichen Wachstumsstosses und der Beginn der Blüteninduktion am Ende der Vegetationsperiode. Die Blütenanlagen gingen auf den niedersten Entwicklungsstadien in den Winter, und der weitaus grösste Teil der Blütenentwicklung verlief nach dem Winter im plötzlich einsetzenden Frühsommer. — In europäischen Ländern mit gemässigten Klimabedingungen verschiebt sich die Blütenentwicklung noch mehr auf die Herbst- und Wintermonate als in Helsinki. So beobachtete Genevès (1958) an Blütenknospen von *Ribes rubrum* in Frankreich, dass dieselben schon Anfang September Samenanlagen und Pollenmutterzellen differenzierten, und dass die Entwicklungsprozesse während des relativ milden Winters ununterbrochen weitergingen bis zum Aufblühen im März. Auch Lenz in Deutschland und Thomas und Wilkinson in SO England geben an, dass die Blütenentwicklung bei den von ihnen untersuchten Johannisbeersorten ein kontinuierlicher Entwicklungsprozess sei von der Differenzierung im Sommer bis zum Aufblühen im darauffolgenden Frühjahr.

In Finnland, nördlich des Polarkreises, hat der Anbau der heutigen Kultursorten der Johannisbeeren keine praktische Bedeutung. Trotzdem ist die Beobachtung sehr interessant, dass bei den kleinen Brödtorp-Sträuchern in Kevo bei Utsjoki (69° 45' n. Br.) Mitte September die Infloreszenzen teilweise auf höheren Entwicklungsstufen standen als in Rovaniemi, vermutlich weil das Triebwachstum bei den dortigen niederen Temperaturen viel früher aufhörte als in Rovaniemi.

Praktische Bedeutung der Untersuchungen

Für den Anbau von Schwarzen Johannisbeeren in Finnland vom Süden des Landes bis zum Polarkreis kommen nur Sorten in Frage, die grosse Frostresistenz, frühe Blühzeit,

kurze Zeitspanne vom Blühen bis zur Fruchtreife, einen zeitigen Wachstumsabschluss während der Vegetationsperiode und eine frühe Blütendifferenzierung haben.

Die Untersuchungen an den beiden Wildarten *Ribes alpinum* und *Ribes spicatum* ergaben, dass bei ihnen der Triebabschluss mitten in der Vegetationsperiode lag, die Blütendifferenzierung früh einsetzte, die Blütenknospen im Winter auf den gleichen hohen Entwicklungsstufen standen, wie diejenigen von Kultursorten in der gemässigten Zone und annähernd auch in Helsinki. Es wäre zu prüfen, ob diese günstigen Eigenschaften von *Ribes spicatum* züchterisch nutzbar gemacht werden könnten.

Das ausserordentlich üppige vegetative Wachstum in Maaninka und besonders in Rovaniemi kam erst gegen Ende der Vegetationszeit zum Abschluss. Dies bringt für den Anbau viele Gefahren mit sich, obwohl gerade in Rovaniemi die Schwarzen Johannisbeersorte Brödtorp sehr hohe Aromawerte (Kuusi 1966) und hohen Vitamin C-Gehalt (Hårdh 1964, 160 ‰) hatte. Erstens können die nicht genügend verholzten Triebenden im Winter erfrieren, vor allem wenn zu Beginn des Winters noch keine Schneedecke besteht, wie dies sehr oft in Oulu der Fall ist. Zweitens setzt die Blütendifferenzierung zu spät ein, die Blüten gehen auf zu niederen Entwicklungsstufen in den Winter, abortieren teilweise und brauchen im Frühjahr noch viel Zeit für ihre Weiterentwicklung bis zum Blühen. Drittens beschatten die grosslaubigen heranwachsenden Triebe oft zu stark die heranreifenden Früchte, die ja bevorzugt am unteren Teil des vorjährigen Triebes im Innern der Büsche sitzen, sie verrieseln (running off) und reifen schlecht aus (Neumann 1955).

Deshalb sind alle praktischen Massnahmen hinsichtlich Düngung, Bewässerung, Auslichtungs- und Verjüngungsschnitt, die das starke Wachstum hemmen oder seine Wirkungen mildern können, zu beachten.

Zusammenfassung

In den Jahren 1962 und 1964 wurden in Finnland an 6 verschiedenen Standorten zwischen dem 60.° und 70.° nördlicher Breite die Blütendifferenzierung und die Blütenentwicklung an einjährigen Langtrieben der Schwarzen Johannisbeersorten Brödtorp und Lepaan musta und der beiden Wildarten *Ribes alpinum L.* und *Ribes spicatum* Robson in With. entwicklungsmorphologisch und entwicklungsgeschichtlich geklärt. Die Untersuchungen brachten folgende Ergebnisse:

Die Blütenknospen am einjährigen Langtrieb und die Einzelblüten an der Blütentraube zeigen eine ausgeprägte basitone Förderung. Die Blüteninduktion ist abhängig vom Ende der Wachstumsperiode der Langtriebe. Sie beginnt im basalen Triebabschnitt, während das Wachstum am Triebende noch langsam weiterläuft.

In Helsinki, in Südfinnland, liegen Blütendifferenzierung und der grösste Teil der Blütenentwicklung noch in der Vegetationsperiode von August bis Anfang Oktober. In den Wintermonaten vollziehen sich weitere Entwicklungsschritte.

In Rovaniemi, am Polarkreis, ist die vegetative Wachstumsperiode im extremen Langtag ausgeprägter als in Helsinki. Sie schliesst erst am Ende der Vegetationsperiode ab und die Triebenden verholzen oft ungenügend. Die Blütendifferenzierung setzt wenige Tage vor dem kurzen Herbst ein. Die Blütenanlagen gehen auf sehr niederen Entwicklungsstufen in den Winter. Die jüngsten Blütenanlagen aus der Endzone der Infloreszenz sterben im Winter ab. Die Hauptphase der Blütenentwicklung liegt im Frühsommer des folgenden Jahres. Im Winter besteht keine gesicherte Weiterentwicklung der Blütenprimordien.

Untersuchungen an *Ribes alpinum* am 61.° nördlicher Breite und an *Ribes spicatum* am 69° 45' nördlicher Breite zeigen, dass hier Blütendifferenzierung und Blütenentwicklung in der gleichen für den Anbau günstigen Periodizität ablaufen wie in Helsinki.

Herrn Professor Dr. J. E. HÅRDH, Direktor des Institutes für Gartenbauwissenschaft der Universität Helsinki, danke ich für wertvolle Anregung bei den Studien und Fräulein H. LORENZ für gute Mithilfe bei den technischen Arbeiten.

Der International Society of University Women und der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die wirksame Unterstützung der Forschungsarbeiten.

LITERATUR

BOBRYSEVA, A. M. und OKNINA, E. Z. 1961. The development of flower buds in Ribes nigrum L. during the autumn and winter. Bot. Žurnal 46: 377—386. Moskau-Leningrad.

COZENS, J. G. and WILKINSON, E. H. 1966. Control of lateral bud inhibition, flower emergence and dormancy in the blackcurrant. Nature (Lond.) 211: 867—868.

ECKARDT, TH., 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina 5: 1—112.

FERNQVIST, J. 1961. Blombiologiska undersökningar hos svarta och röda vinbär samt krusbär. K. Skogs-Lantbr Akad. Tidskr. 100: 357—390. Stockholm.

GENEVÈS, L. 1958a. Sur les principales étapes du développement des fleurs de Ribes rubrum L. (Grossulariacées). Comptes rendus 247: 2175—2178.

—»— 1958b. Sur l'évolution cytologique de certains tissus staminaux de Ribes rubrum L. (Grossulariacées) pendant la periode de vie ralentie. Comptes rendus 247: 2413—2416.

HÅRDH, J. E., 1964. Factors affecting the vitamin C content of black currants. J. Sci. Agric. Soc. Finland 36: 14—21.

—»— and J. WALLDEN, 1965: Blütenbildung und Beerenwachstum bei Schwarzen Johannisbeeren (Finnisch). Ibid. 37: 61—75.

HEGI, G. 1961. Illustrierte Flora von Mitteleuropa IV/2 (Grossulariaceae).

HOYLE, D. A. 1960. Some effects of temperature and daylength on the breaking of winter dormancy in black currant. J. Hort. Sci. 35: 229—238.

HUGHES, H. M. 1963. A study of two black currant chimaeras. Ibid. 38: 286—296.

HULTÉN, E. 1950. Atlas of the distribution of vascular plants in NW-Europa. Stockholm.

KUUSI, T. 1966. The most important quality criteria of some home grown black-currant varieties. III. J. Sci. Agric. Soc. Finland 38: 150—161.

LENZ, F. 1960. Untersuchungen zum Blühen und Fruchten einiger Kultursorten von Ribes rubrum L. und Ribes nigrum L., Diss. Stuttgart-Hohenheim, 116 S.

MORF, E. 1950. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Gynoeceum der Saxifragaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 60: 516—590.

NASR, T. A. A. and WAREING, P. F. 1961a. Studies on flower initiation in black currant. I. Some internal factors affecting flowering. J. Hort. Sci. 36: 1—10.

—»— and 1961b. Studies on flower initiation in black currant. II. Photoperiodic induction of flowering. Ibid. 36: 11—17.

NEUMANN, U., 1955. Die Bedeutung der Befruchtungsverhältnisse und Pflegemassnahmen für den vorzeitigen Früchtefall bei Schwarzen Johannisbeeren. Arch. für Gartenbau 3: 339—354.

THOMAS, G. G. and WILKINSON, E. H. 1962. Vegetative growth and flower initiation in the black currant in the field. 16. Internat. Hort. Congress 1962, 3: 363—369.

TROLL, W. 1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynoeceums und des coenokarpen Gynoeceums überhaupt. Planta 6: 255—276.
—»— 1931. Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums I. Ibid. 14: 1—18.
—»— 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Julius Springer, Berlin.
VITKOVSKIJ, V. L. 1962. Neubildung von Knospen bei der Schwarzen Johannisbeere (Russisch). Botaničeskij Žurnal 47: 394—398. Moskau—Leningrad.
WALTER, H. und LIETH, H. 1967. Klimadiagramm-Weltatlas. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
ZELLER, O. 1960. Entwicklungsgeschichte der Blütenknospen und Fruchtanlagen an einjährigen Langtrieben von Apfelbüschen. Z. Pfl. zücht. 44: 175—214 und 243—278.
—»— 1964a. Entwicklungsrhythmen von Obstgewächsen in Finnland. I. Entwicklungsrhythmen von fünf Kultursorten von Malus communis Poir. und von Prunus padus L., Journ. Sci. Agr. Soc. Finland 36: 85—105.
—»— 1964b. Entwicklungsmorphologische Studien an Blütenknospen von Rubus arcticus L. und Rubus chamaemorus L. in Finnland. Beiträge zur Phytologie, Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, 1—18.

SELOSTUS

HEDELMÄ- JA MARJAKASVIEN KEHITYSRYTMISTÄ SUOMESSA

II. Eräiden *Ribes nigrum* L.:n ja *R. alpinum* L.:n kulttuurimuotojen kukkien kehityksestä eri maantieteellisillä leveysasteilla Suomessa

OTTI ZELLER

Botanisches Institut der Universität Hohenheim

ja

Helsingin yliopiston Puutarhatieteen laitos

Kukanaiheiden muodostusta ja kukankehitystä tutkittiin vuosina 1962 ja 1964 mustaherukkalajikkeilla Brödtorp ja Lepaan musta sekä luonnonvaraisilla lajeilla *Ribes alpinum* L. ja *R. spicatum* Robson in With. Kukkasilmut versoissa samoin kuin kukat tertuissa kehittyvät tyvihakuisesti. Kukanaiheiden kehitys riippuu versonkasvun pysähtymisestä, ja alkaa verson tyviosassa ajankohtana, jolloin versonkärjessä on vähäistä pituuskasvua.

Helsingin seudulla tapahtuu kukanaiheiden kehitys pääasiassa elokuun ja lokakuun välisenä aikana. Myös talven aikana tapahtuu hidasta kehitystä. Rovaniemellä on pensaiden vegetatiivinen kasvu pitkän päivän vuoksi voimakkaampaa kuin Helsingin seudulla. Kasvu pysähtyy siellä päivän lyhetessä, mutta versojen kärjet jäävät usein talven ajaksi pehmeiksi. Kukanaiheiden kehitys alkaa muutamaa päivää ennen syksyn alkua. Kukkasilmut ovat talven alkaessa varsin aikaisessa kehitysvaiheessa, mistä johtuen nuorimmat kukanaiheet useimmiten kuolevat. Pääosa kukanaiheiden kehitystä tapahtuu vasta seuraavana keväänä. Rovaniemen seudulla ei todettu kukanaiheiden kehityksen jatkuvan talven aikana.

Kukanaiheiden ja kukan kehitys *Ribes alpinum*illa noudattaa 61:nnellä leveysasteella samaa rytmiä kuin mustaherukkalajikkeilla Helsingin seudulla. Samoin oli laita *Ribes spicatum*illa Pohjois-Suomessa leveysasteella 69° 45'.