

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 78 (1968)  
  
**Artikel:** Über die unterschiedliche Steckholzbewurzelung bei einheimischen Populus-Arten der Sektion Leuce Duby  
**Autor:** Gemperle, Hans  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-54881>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Über die unterschiedliche Steckholzbewurzelung bei einheimischen *Populus*-Arten der Sektion *Leuce* Duby

Von *Hans Gemperle*

(Botanisches Institut der Universität Freiburg, Schweiz)

Manuskript eingegangen am 7. März 1968

## Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung .....	287
II. Material und Methoden .....	288
III. Resultate .....	292
1. Morphologie und arteigene Steckholz-Bewurzelungsfähigkeit der untersuchten <i>Populus</i> -Vorkommen .....	292
2. Ortsgebundenheit der Adventivwurzeln am Steckholz .....	293
3. Jahresperiodische Unterschiede in der natürlichen Bewurzelungsfähigkeit .....	294
4. Einfluss der Lichtqualität und Beleuchtungsdauer auf die Steckholzbewurzelung ....	298
5. Einfluss von Wässerung und Behandlung mit Silbernitrat- und Kaliumpermanganatlösungen auf die Bewurzelungsfähigkeit von <i>P. tremula</i> -Steckhölzern .....	298
6. Einfluss von Wuchsstoffen und Knospen auf die Bewurzelung .....	299
7. Fütterung von Extrakten .....	310
8. Pfropfexperimente .....	310
9. Stärkeabbau .....	312
10. Ermittlung der Fliessrichtung des Phloemstromes mit D-Glucose-C <sup>14</sup> (U) .....	313
11. IES-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung .....	316
IV. Diskussion .....	319
Zusammenfassung .....	326
Literatur .....	328

## I. Einleitung

Die Vermehrung durch krautige oder verholzte Stecklinge ist eine der einfachsten und rationellsten vegetativen Vermehrungsmethoden. Unglücklicherweise aber bewurzeln Stecklinge von manchen Pflanzen nur schwer oder überhaupt nicht (Thimann und Delisle, 1939; Doran, 1957; Blesa und Recalde, 1961; Ooyama, 1962 und andere). Dies trifft auch für viele Waldbäume zu (Bachelard und Stowe, 1963). Dabei kann das diesbezügliche Verhalten innerhalb ein und derselben Gattung variieren (Tizio, 1961 b), wie zum Beispiel in der Gattung *Populus*, Sektion *Leuce*<sup>1</sup>,

<sup>1</sup> Diese Untergattung umfasst folgende Arten: einheimische: *P. alba* L., *P. tremula* L., *P. × canescens* (Ait.) Sm. (Hybride); ausländische: *P. tomentosa* Carr., *P. grandidentata* Michx., *P. tremuloides* Michx., *P. sieboldii* Mig., *P. adenopoda* Maxim. und verschiedene Hybriden.

welche das Objekt der vorliegenden Untersuchung darstellt. Bei *Populus alba* L. ist eine Bewurzelung verholzter Zweigstecklinge (Steckhölzer) ohne weiteres möglich, nicht aber bei *Populus tremula* L. (eine Ausnahme machen die noch weichen Grünstecklinge; Marcet, 1963).

Eine Anzahl von sogenannten äusseren Faktoren kann die Bewurzelung von Steckhölzern beeinflussen, so zum Beispiel das Alter der Mutterbäume (Thimann und Delisle, 1939), das Alter der Steckhölzer (Weichholz oder Hartholz; Nienstaedt et al., 1958), die Jahreszeit, in welcher sie geschnitten werden (Briscoe, 1963; Miller, 1962), die Umweltbedingungen, unter welchen sie zur Bewurzelung angesetzt werden (Nienstaedt et al., 1958).

Daneben sind aber vor allem auch innere Faktoren entscheidend für das Bewurzeln oder Nichtbewurzeln von Steckhölzern. Verschiedene Forscher (Van der Lek, 1924; Overbeek und Gregory, 1945; Bouillenne, 1948/49; Libbert, 1956/57 b) sind der Ansicht, dass die Wurzelbildung nicht vom Vorhandensein einer einzigen, sondern von mehreren Substanzen abhängig ist. Die Gesamtheit dieser die Bewurzelung positiv beeinflussenden Faktoren wird von Bouillenne (1948/49) und Libbert (1956/57 b) Rhizokalinkomplex genannt. Fehlen nun ein oder mehrere dieser Faktoren oder sind sie in zu geringer Menge vorhanden, kann die Wurzelbildung ausbleiben oder zumindest reduziert werden. Zudem geht aus anderen Untersuchungen hervor, dass es ausser den die Wurzelbildung induzierenden Faktoren in manchen Fällen auch Inhibitoren gibt (Van der Lek, 1924; Torrey, 1959; Tizio, 1961 a; Ooyama, 1962), so dass das Problem der Wurzelbildung recht kompliziert ist.

In der vorliegenden Arbeit werden einige dieser äusseren und inneren Faktoren anhand von vergleichenden Versuchen an verschiedenen *Populus*-Arten der Sektion *Leuce* studiert, um über den Grund der Nichtbewurzelbarkeit von *Populus tremula*-Steckhölzern Aufschluss zu erhalten.

## II. Material und Methoden

### 1. Versuchsmaterial

Das Versuchsmaterial wurde aus folgenden natürlichen Beständen beschafft:

#### a) Kanton Freiburg:

Forêt du Chablais, Nordostufer des Murtensees:

*Populus tremula* L., Espe

*Populus* × *canescens* (Ait.) Sm., Graupappel

*Populus alba* L., Weisspappel

#### b) Kanton Wallis:

Region Gampel:

*Populus* × *canescens* (Ait.) Sm.

(Koord. 622 900/128 300/630)

Region Pfin:

*Populus* × *canescens* (Ait.) Sm.

(Koord. 611 600/127 600/500)

*Populus tremula* L.

(Koord. 613 100/128 100/590)

Region Visp:

*Populus tremula* L.

(Koord. 634 700/126 500/760)



Region Les Trappistes:

*Populus tremula* L.

(Koord. 576 200/103 200/750)

Das Versuchsmaterial wurde in den Monaten Januar und Februar eingesammelt mit Ausnahme desjenigen, welches für die jahresperiodischen Untersuchungen diente. Teils wurde es sofort für die Versuche verwendet, teils wurde es stufenweise eingefroren und bei  $-20^{\circ}\text{C}$  aufbewahrt. Wurde eingefrorenes Material für Versuche verwendet, wurde es vorerst stufenweise aufgetaut:

1. Stufe:  $-8^{\circ}\text{C}$ ; 2. Stufe:  $+3^{\circ}\text{C}$ ; 3. Stufe:  $+18^{\circ}\text{C}$  (je 24 h).

Aus den neugebildeten Ruten der vergangenen Vegetationsperiode – als Mutterbäume dienten ausschliesslich junge, 2- bis 8jährige Individuen – wurden die 1jährigen Steckhölzer geschnitten. Von diesen Ruten wurde nur die Mittelpartie für Steckhölzer verwendet, während das unterste und das oberste Viertel verworfen wurde. An der Rutenbasis waren die Knospen oft zu schwach ausgebildet, an der Spitze hingegen hatten die Ruten zu geringe Durchmesser. Die 1jährigen Steckhölzer hatten eine Länge von 12–15 cm und trugen 4–6 Knospen. Der basale Schnitt wurde schräg, unmittelbar unter einer Knospe, der apicale horizontal, unmittelbar oberhalb einer Knospe geführt. Die Steckhölzer wurden immer erst vor Versuchsbeginn zugeschnitten.

## 2. Allgemeine Versuchsbedingungen

Alle Versuche wurden in einem Gewächshaus durchgeführt. Die Bedingungen wurden so gut wie möglich konstant gehalten: Tagestemperatur  $25^{\circ}\text{C}$ , Nachttemperatur  $18^{\circ}\text{C}$ , relative Feuchtigkeit durchschnittlich 80 %. Wenn nicht speziell die Lichtqualität und Beleuchtungsdauer untersucht wurden, wurde unter Langtagbedingungen (LTN, siehe unten) gearbeitet. Als Versuchsgefässe dienten 1-Liter-Konfitürengläser, die mit schwarzer Plastikfolie umwickelt wurden. Dies hemmte einerseits das Algenwachstum, und andererseits wurde dadurch das Austreiben der Wurzelpseudostele gefördert, welches durch Licht gehemmt wird (Shapiro, 1957). Ein durchlöcherntes Brettchen diente als Deckel und Halter für die Steckhölzer, welche mit Watte so in den Löchern fixiert wurden, dass die obere Hälfte des Steckholzes am Licht, die untere in Dunkelheit war, wobei die untersten 3–4 cm ins Substrat tauchten. Als Substrat diente Leitungswasser, das zweimal pro Woche erneuert wurde.

## 3. Licht- und Beleuchtungsdauer

Als Kunstlichtquellen wurden einerseits Fluoreszenzröhren TL 29 und TL 33 (Philips), andererseits L-Fluora 77 und L 10 (Osram) kombiniert. Die charakteristische, spektrale Intensitätsverteilung der einzelnen Fluoreszenzröhren ist aus Abbildung 1 ersichtlich. Die Lichtquellen befanden

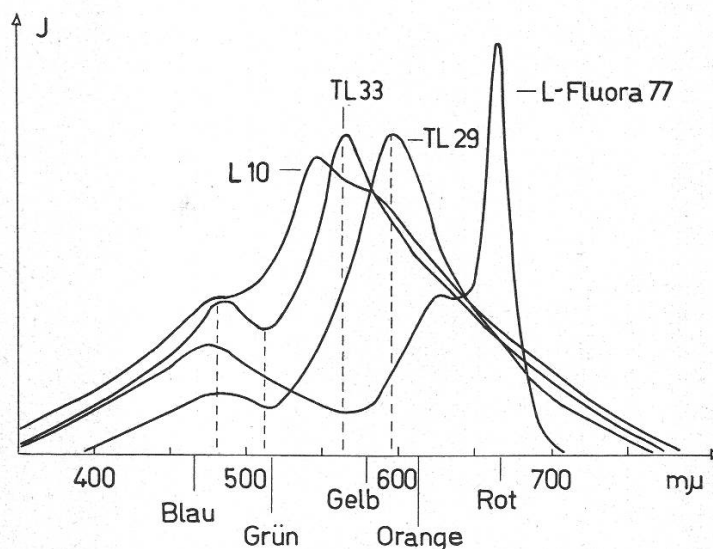


Abbildung 1

Spektrale Intensitätsverteilung der Fluoreszenzröhren



sich 50 cm über den Versuchspflanzen (Beleuchtungsstärke auf der Höhe der Steckhölzer ca. 1400 Lux).

Kurztagsbedingungen: 8 h Licht, 16 h Dunkelheit

Langtagsbedingungen: 16 h Licht, 8 h Dunkelheit

In bezug auf Lichtqualität und Beleuchtungsdauer wurden folgende Versuchsvarianten gewählt:

LTK: Langtag ohne natürliches Licht, Gemisch von L-Fluora 77 und L 10

LTN: Langtag mit natürlichem Licht und zusätzlicher künstlicher Tagverlängerung mit Gemisch von TL 29 und TL 33

KTK: Kurztags ohne natürliches Licht, Gemisch von L-Fluora 77 und L 10

KTN: Kurztags, nur natürliches Licht

D: Unter Ausschluss von Licht

#### 4. Wässerungen

*P. tremula*-Steckhölzer wurden Waschprozessen unterzogen. Die Steckhölzer wurden frisch zugeschnitten, im fließenden kalten oder thermostatisierten warmen Wasser während verschiedener Zeiten gebadet und darauf zum Versuch angesetzt.

#### 5. Anwendung von Wuchsstoffen

Alle Wuchsstoffe wurden nach der «Solution immersion»-Methode (Doran, 1957) den Steckhölzern basal als stark verdünnte, wässrige Lösungen zugeführt. Schlecht wasserlösliche Wuchsstoffe wurden in wenigen ml 96prozentigem Äthanol gelöst und dann mit destilliertem Wasser auf die gewünschte Konzentration verdünnt. Die vorzubehandelnden, frischgeschnittenen Steckhölzer wurden dann für 24–140 h 3–4 cm tief in die Lösungen getaucht. Es wurden folgende Wuchsstoffe beziehungsweise Wachstumsregulatoren verwendet:

2(3-Indolyl)-essigsäure	IES	(Fluka)
3(3-Indolyl)-propionsäure	IPS	(Fluka)
4(3-Indolyl)-buttersäure	IBS	(Fluka)
2-Naphthylessigsäure	NES	(Fluka)
p-Hydroxybenzoesäure	PHB	(Fluka)
Gibberellin A <sub>3</sub>	GIB	(Fluka)
Kinetin (6-Furfurylaminopurin)	KIN	(Fluka)
(2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid	CCC	(Eastman organic Chemicals, New York)

#### 6. Pfropfexperimente

Nach den von der Baumschule her bekannten Methoden «Kopulieren», «Pfropfen hinter die Rinde», «Ablaktieren» und «Okulieren» (Vanicek, 1965) wurden im Frühjahr 1965, Juni 1965 und Frühjahr 1966 Pfropfungen ausgeführt. Sie wurden teils in natürlichen Beständen von *P. tremula* und *P. alba* im Forêt du Chablais, teils im Pflanzgarten dieses Waldes durchgeführt. Als Edelreiser dienten 1jährige Ruten von *P. tremula* und *P. alba*, als Unterlagen 1- bis mehrjährige Bäumchen von *P. tremula*, *P. alba* und *P. × euramericana* (Dode) Guinier cv. *serotina*, Klon «Chablais-Murten» Nr. 05.5 (Schwarzpappelhybride).

Pfropfkombinationen:

1. *P. tremula*-Reiser wurden gepfropft auf:

- 1jährige *P. × euramericana*, welche bis auf 30 cm über dem Boden zurückgeschnitten wurden (Kopulieren und Pfropfen hinter die Rinde)
- 1jährige *P. alba* (Gipfeltriebe von mehrjährigen Bäumchen; Kopulieren)
- 2- bis mehrjährige *P. alba*, welche bis auf 30 cm über dem Boden zurückgeschnitten wurden (Kopulieren, Pfropfen hinter die Rinde)
- *P. tremula*-«Augen» auf 1 ½- bis 2 ½jährige *P. alba*-Triebe (Okulieren)

2. *P. alba*-Reiser wurden gepfropft auf:

- 1jährige *P. tremula* (Gipfeltriebe von mehrjährigen Bäumchen; Kopulieren)
- 2- bis mehrjährige *P. tremula*, welche bis auf 30 cm über dem Boden zurückgeschnitten wurden (Kopulieren, Pfropfen hinter die Rinde)
- *P. alba*-«Augen» auf 1 ½- bis 2 ½jährige *P. tremula*-Triebe (Okulieren)

### 3. Ablaktierungen zwischen *P. alba* und *P. tremula*.

Nach einer Vegetationsperiode, das heisst in der Zeit von Januar bis März des folgenden Jahres (bei Okulierungen ein Jahr später) wurden die Pfropfungen eingesammelt und zum Bewurzeln angesetzt. An den Pfropfungen wurden 3 Zonen auf die Bewurzelungsfähigkeit getestet:

1. Steckhölzer, welche aus ausgewachsenen Edelreibern zugeschnitten wurden;
2. Steckhölzer der Übergangszonen, bestehend aus 10–15 cm Unterlage und dem untersten Teil des ausgewachsenen Edelreises beziehungsweise dem ganzen ausgewachsenen Edelreis;
3. Steckhölzer, welche aus jenen Partien der Unterlage zugeschnitten wurden, welche unmittelbar an den unteren Teil der Übergangszone grenzten.

Als Kontrollen dienten gleichaltrige, entsprechende Steckhölzer von Nachbarbäumen.

Zusätzlich wurden anfangs Februar 1967 nach der Methode «Kopulieren» Handveredelungen<sup>2</sup> angefertigt von *P. tremula* auf *P. alba* und umgekehrt, wobei 10 cm Unterlage und 10 cm Aufpfropfung verwendet wurden. Teils wurden diese Handveredelungen gleich zum Versuch angesetzt, teils wurden sie während eines Monats in einem kühlen Keller in Sand eingeschlagen, um das Zusammenwachsen an der Propfstelle zu begünstigen. Beim Ansetzen zur Bewurzelung wurde darauf geachtet, dass die Pfropfstelle zugleich den Übergang zwischen dunklem Unterteil und beleuchtetem oberem Teil bildete.

## 7. Ermittlung der Fliessrichtung des Phloemstromes mit D-Glucose-C<sup>14</sup> (U)

### Versuch 1

*P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzer (Chablais), je mit und ohne Knospen, wurden am 1. 5. im Versuchshaus unter Normalbedingungen angesetzt. Am 8. 5. wurde D-Glucose-C<sup>14</sup> (U) appliziert. Zwischen der zweitobersten und der drittobersten Knospe der Steckhölzer wurde der Kork auf einer Zone von 1,8 cm (ganzer Umfang) mit einem Skalpell so weit abgeschabt, bis die hellgrüne chlorophyllhaltige Rindenzone hervortrat. Dann wurde auf dieser ringförmigen Zone pro Steckholz 80 mg einer D-Glucose-C<sup>14</sup>-haltigen Lanolinpaste aufgetragen; diese 80 mg enthielten 10  $\mu$ c D-Glucose-C<sup>14</sup>. Um die Lanolinpaste vor dem Austrocknen zu schützen, wurde die Applikationsstelle mit Gazebinde und Stanniolpapier abgedeckt. Gesamthaft wurden 15 Steckhölzer in dieser Weise vorbehandelt.

7, 26, 74 h und 30 Tage nach der Applikation wurden die Radioaktivitätsmessungen wie folgt vorgenommen: Von der Applikationsstelle aus wurde die Rinde nach oben und nach unten auf einer Zone von je 1,5 cm intakt gelassen. Von dieser Sicherheitszone aus wurden die Steckholzstücke nach oben und nach unten in je 2 gleich grosse Zonen eingeteilt. Die Rinde dieser Zonen wurde nun bis aufs Holz abgelöst und in 80prozentigem Äthanol extrahiert, nachdem sie im Mörser sehr fein zerrieben worden war. Nach einer 10stündigen Extraktion wurde der Alkohol abfiltriert, die Faserrückstände wurden mit 3 Portionen 80prozentigem Äthanol nachgewaschen und die vereinigten Filtrate zur Trockenheit eingedampft. Mittels eines Geiger-Müller-Zählrohrs wurden die Radioaktivitäten der Filtratrückstände der einzelnen Stecklingszonen gemessen. Ebenfalls wurden die beim Filtrieren zurückgebliebenen Faserrückstände auf Radioaktivität geprüft.

### Versuch 2

Während bei obiger Versuchsreihe zu Beginn des Versuches, das heisst 8 Tage nachdem die bereits nicht mehr in der Winterruhe weilenden Steckhölzer angesetzt worden waren, alle Steckhölzer der ganzen Versuchsserie gleichzeitig mit D-Glucose-C<sup>14</sup> behandelt worden waren, wurde in der zweiten Versuchsreihe die C<sup>14</sup>-markierte Glucose gestaffelt in verschiedenen physiologischen Entwicklungsstadien der Steckhölzer appliziert. Für diese Versuchsreihe (Juni) wurde tiefgekühltes Steckholzmaterial (nur *P. tremula*-Steckhölzer mit Knospen) verwendet, welches sich noch in totaler Winterruhe befand und wie oben beschrieben aufgetaut worden war. Sobald beim Auftauprozess die Temperatur von 18 °C erreicht war, wurde den ersten zwei *P. tremula*-Steckhölzern die D-Glucose-C<sup>14</sup> appliziert und mit den anderen, noch unbehandelten getrennt im Versuchshaus angesetzt. Die erste Applikation erfolgte am Ende des Auftauprozesses, die zweite bis fünfte in Abständen von je einer Woche. Extraktionen und Radioaktivitätsmessungen wurden jeweils 4 Tage nach der Applikation vorgenommen.

<sup>2</sup> Als Handveredelungen bezeichnet man die Veredelungen von Unterlagen, die aus einem Einschlag genommen, in der Hand gepfropft (z. B. Kopulieren) und danach eingetopft und im Gewächshaus angetrieben oder bis zum Auspflanzen ins Freiland frostfrei eingeschlagen werden.



### 8. IES-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung

2 (3-Indolyl)-essigsäure-1-C<sup>14</sup> (spez. Aktivität 188 µc/mg), die vom Radiochemical Centre, Amersham, England, in einer Benzol-Aceton-Lösung geliefert worden war, wurde unter einem Stickstoffstrom bei zirka 50 °C eingedampft. Die auskristallisierte IES (0,1 mc) wurde in 2,5 ml Äthanol gelöst. Die Steckhölzer wurden einzeln in 8 cm hohen Reagenzgläsern, welche je 0,1 ml (= 4 µc) der obigen radioaktiven IES-Lösung und 1 ml einer nichtradioaktiven IES-Lösung (Konzentration 50 mg/l) enthielten, vorbehandelt. Alle Manipulationen mit der IES wurden bei schwachem Grünlicht durchgeführt. Während der Vorbehandlung wurde nur der obere Teil des Steckholzes dem Licht ausgesetzt, während der untere Teil, welcher in die aktive Lösung tauchte, bei Dunkelheit gehalten wurde, um die Zerstörung der lichtempfindlichen IES möglichst zu verhindern. Als Versuchsmaterial wurden Steckhölzer von *P. tremula* (Chablais) mit und ohne Knospen, *P. alba* und *P. canescens* (Gampel) mit Knospen verwendet. *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzer wurden während 48 h, *P. tremula*-Steckhölzer (ausgenommen Versuch 1) während 110 h mit IES vorbehandelt. Nach Ende der Vorbehandlung wurde die Basis der behandelten Steckhölzer sorgfältig gewaschen, um äusserlich anhaftende IES zu entfernen. Dann wurden die Steckhölzer einzeln bei den früher definierten Bedingungen weiter kultiviert.

48 h, 7, 14, 23 und 42 Tage nach Beginn der Behandlung wurde je 1 Steckholz jeder Art untersucht. Dazu wurden die Steckhölzer in 4 Zonen aufgeteilt. Die Rinde wurde abgehoben, und bei -18 °C wurden die radioaktiven, alkohollöslichen Substanzen mit 80prozentigem Äthanol während 10 h extrahiert. Dann wurde filtriert und das Filtrat zur Trockenheit eingedampft. Mit dem Geiger-Müller-Zählrohr wurde die Radioaktivität der Filtrat- und Faserrückstände gemessen.

Die Filtratrückstände wurden dann in je 0,8 ml 80prozentigem Äthanol aufgenommen und chromatographiert. Zur absteigenden Chromatographie wurde Schleicher-und-Schüll-Papier Nr. 2043 b verwendet. Als Laufmittel diente Isopropanol, 28 % Ammoniak und Wasser 8:1:1 v/v. Laufzeit: 13 h. Nach Trocknung der Chromatogramme an der Luft wurde von denselben je ein Autoradiogramm hergestellt. Die Expositionszeit des Filmes (Kodirex-X-Ray-Film, Kodak) betrug 10 Tage.

### 9. Versuchsauswertung

Die in den Tabellen 1 bis 14 dargestellten Resultate sind an je 10 Steckhölzern pro Versuch gewonnen worden (Ausnahme: einige Versuchsreihen in den Tabellen 2 und 3, die mit \* bezeichnet sind). In der Kolonne «Bew. %» (Bewurzelungsprozente) sind die Prozente der bewurzelten Steckhölzer angegeben, unabhängig davon, ob eine oder viele Wurzeln pro Steckholz vorhanden waren. In der Kolonne «Az. Wu.» ist die durchschnittliche Anzahl Wurzeln pro bewurzeltes Steckholz angegeben. Die Bewurzelungsprozente und die durchschnittliche Wurzelzahl in den Tabellen geben, insofern nichts anderes bemerkt ist, immer die Ergebnisse an, welche zwei Monate nach Versuchsbeginn vorlagen.

## III. Resultate

### 1. Morphologie und arteigene Steckholz-Bewurzelungsfähigkeit der untersuchten *Populus*-Vorkommen

Da für diese Arbeit kein genetisch einheitliches Versuchsmaterial zur Verfügung stand, musste die Morphologie und die Bewurzelungsfähigkeit der einzelnen Pappelindividuen von jedem Standort vorerst abgeklärt werden. Die in Tabelle 1 aufgeführten *P. alba* und *P. canescens* (*P. canescens* [Pfin] exkl.) waren morphologisch voneinander schwer unterscheidbar, zumal bei jüngeren, noch nicht fruchtenden Bäumen lediglich die vegetativen Merkmale (vor allem Blätter und Knospen), nicht aber die generativen zur Unterscheidung herangezogen werden können. Nach den Beschreibungen von Marcet (1961) dürfte es sich bei dem als *P. alba* bezeichneten Vorkommen um eine relativ reine Art handeln. Typisch waren vor allem die 3- bis 5lappigen Langtriebblätter, wobei ein Lappenpaar dominant war, sowie der hellgraue,



Tabelle 1

Arteigene Steckholz-Bewurzelungsfähigkeit der untersuchten *Populus*-Vorkommen (Januarsteckhölzer)

Arten	<i>P. alba</i>	<i>P. × canescens</i>			<i>P. tremula</i>			
Standorte	Chablais	Chablais	Gampel	Pfin	Visp	Pfin	Trappistes	Chablais
Bewurzelung %	100	50	60	10	0	0	0	0

fast weisse Haarfilz an der Blattunterseite. Die Knospen waren stark behaart, rundlich, oft stumpf und von der Achse abstechend. *P. canescens* (Chablais) und *P. canescens* (Gampel) schienen indessen Vertreter der intermediären Art *Populus × canescens* zu sein. Sie waren aber sehr weispappelähnlich. Ihre Blätter unterschieden sich von *P. alba*-Blättern dadurch, dass sie 5- bis 7lappig und die Lappenränder stark zerfrant waren. Der Haarfilz an der Blattunterseite war grau bis dunkelgrau. Die Knospen der *P. canescens* (Chablais) und *P. canescens* (Gampel) waren jedoch kaum von *P. alba*-Knospen unterscheidbar. – Bei *P. canescens* (Pfin) handelte es sich zweifelsohne ebenfalls um eine *Populus × canescens*, die aber systematisch näher bei *P. tremula* stand als bei *P. alba*. Typisch *P. tremula*-ähnlich war in diesem Falle die Blattform, während die Knospe und die Behaarung mehr an *P. alba* erinnerte. Bei allen in der Tabelle 1 als *P. tremula* bezeichneten Vorkommen handelte es sich um relativ reine Vertreter dieser Art, wobei *P. tremula* (Chablais) wohl am reinsten war. Als typische Merkmale konnten die breiten, herzförmigen Blätter mit gekerbtem oder  $\pm$  regelmässig feingezähntem Rand angesprochen werden, sowie die kahle oder mit Einzelhaaren besetzte Blattunterseite. Die Knospen unterschieden sich sehr klar von jenen bei *P. alba*, indem sie unbehaart, dunkelbraun, in die Länge gezogen, oft etwas gekrümmt, sehr spitzig und der Achse anliegend waren.

## 2. Ortsgebundenheit der Adventivwurzeln am Steckholz

Wurden *P. alba*-Steckhölzer zur Bewurzelung angesetzt, so fiel auf, dass die Adventivwurzeln auf der ganzen Zone des untersten Internodiums verteilt erschienen (Abb. 2). Auch entknospte, auxinbehandelte *P. alba*-Steckhölzer verhielten sich gleich (Abb. 3). Es schien die Regel, dass die Adventivwurzeln, welche oberhalb der Basis ausdifferenziert wurden, das Periderm immer via Lentizelle durchbrachen. Bei *P. canescens* (Chablais und Gampel) erfolgte die Wurzelbildung vor allem am basalen Steckholzende. Bei den *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin) mit und ohne Knospen, welche nur bei einer Applikation von Auxinen bewurzelten, traten die Wurzeln fast ausschliesslich aus einem Basalkallus hervor (Abb. 4 und 8). Bei *P. tremula*-Steckhölzern war dies ausnahmslos der Fall (Abb. 5–7). Es dürfte dies mit dem Vorhandensein beziehungsweise dem Fehlen von Wurzelprimordien zusammenhängen (Braun und Schlenker, 1964).



Abbildung 2

*P. alba* mit Knospen (Dezember), mit IBS während 24 h vorbehandelt. Von links nach rechts:  
Kontrolle, 100, 50, 10, 1 mg/l

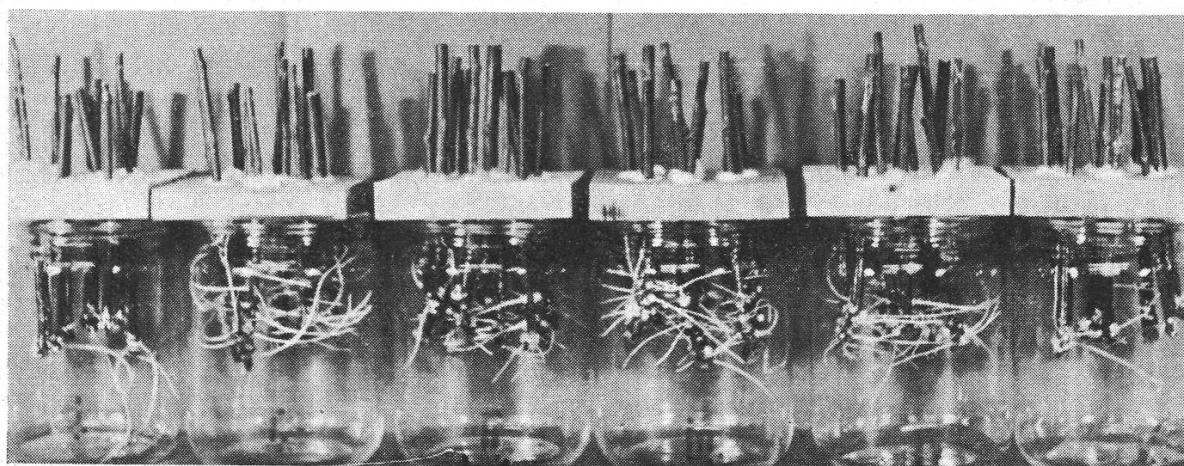


Abbildung 3

*P. alba* ohne Knospen (Dezember), mit IBS während 24 h vorbehandelt. Von links nach rechts:  
Kontrolle, 300, 100, 50, 10, 1 mg/l

### 3. Jahresperiodische Unterschiede in der natürlichen Bewurzelungsfähigkeit

Es wurde während eines ganzen Jahres jeden Monat Steckholzmaterial eingesammelt und unter Langtagbedingungen (LTN) auf die natürliche Bewurzelungsfähigkeit geprüft. Briscoe (1963), welcher Stekhölzer von *P. deltoides*, *Salix nigra*



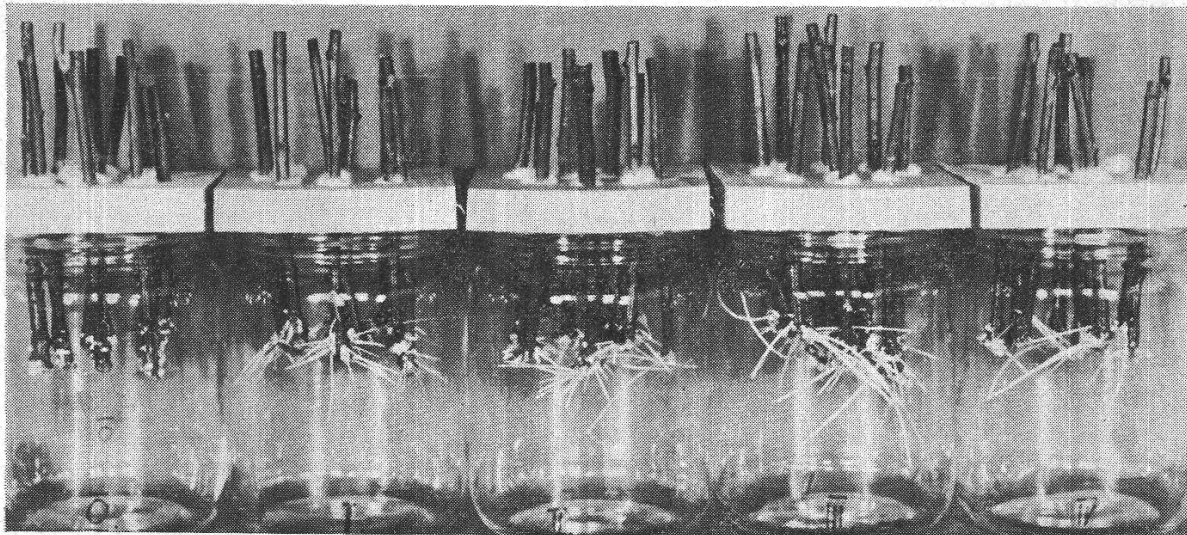


Abbildung 4

*P. canescens* (Pfin) ohne Knospen, mit IBS während 96 h vorbehandelt. Von links nach rechts: Kontrolle, 200, 100, 50, 25 mg/l

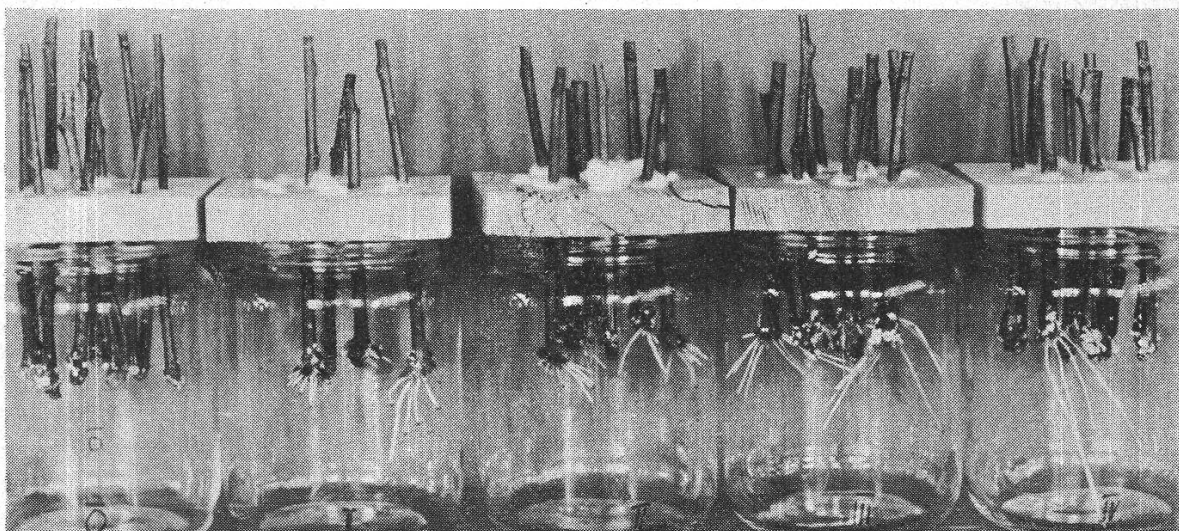


Abbildung 5

*P. tremula* (Les Trappistes) ohne Knospen, mit IBS während 96 h vorbehandelt. Von links nach rechts: Kontrolle, 200, 100, 50, 25 mg/l

und *Platanus occidentalis* untersuchte, erhielt das ganze Jahr hindurch Wurzeln, stellte jedoch im Monat März die beste und im Monat Juni die schlechteste Bewurzelung fest. Miller (1962) führte entsprechende Versuche mit *Salix viminalis* durch. Er erhielt minimale Wurzelbildung in den Monaten Juni, Oktober und November.

Unsere Versuche wurden nur mit *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern (Chablais) durchgeführt, da angenommen werden durfte, dass *P. canescens*-Steckhölzer ein intermediäres Verhalten zeigten. Aus Tabelle 2 ist ersichtlich, dass bei *P. alba* im Monat Januar die besten Resultate, nämlich 100prozentige Bewurzelung mit 15,5



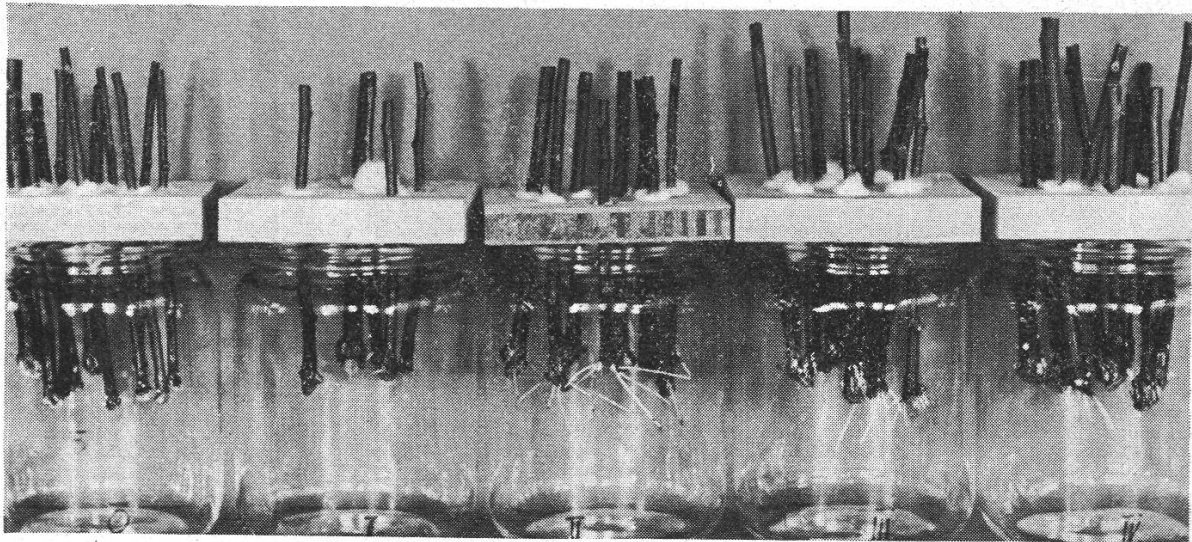


Abbildung 6

*P. tremula* (Chablais) ohne Knospen, mit IBS während 96 h vorbehandelt. Von links nach rechts:  
Kontrolle, 200, 100, 50, 25 mg/l



Abbildung 7

*P. tremula* (Les Trappistes) nur mit oberster Knospe, mit IBS während 96 h vorbehandelt. Von  
links nach rechts: Kontrolle, 100, 50, 25 mg/l

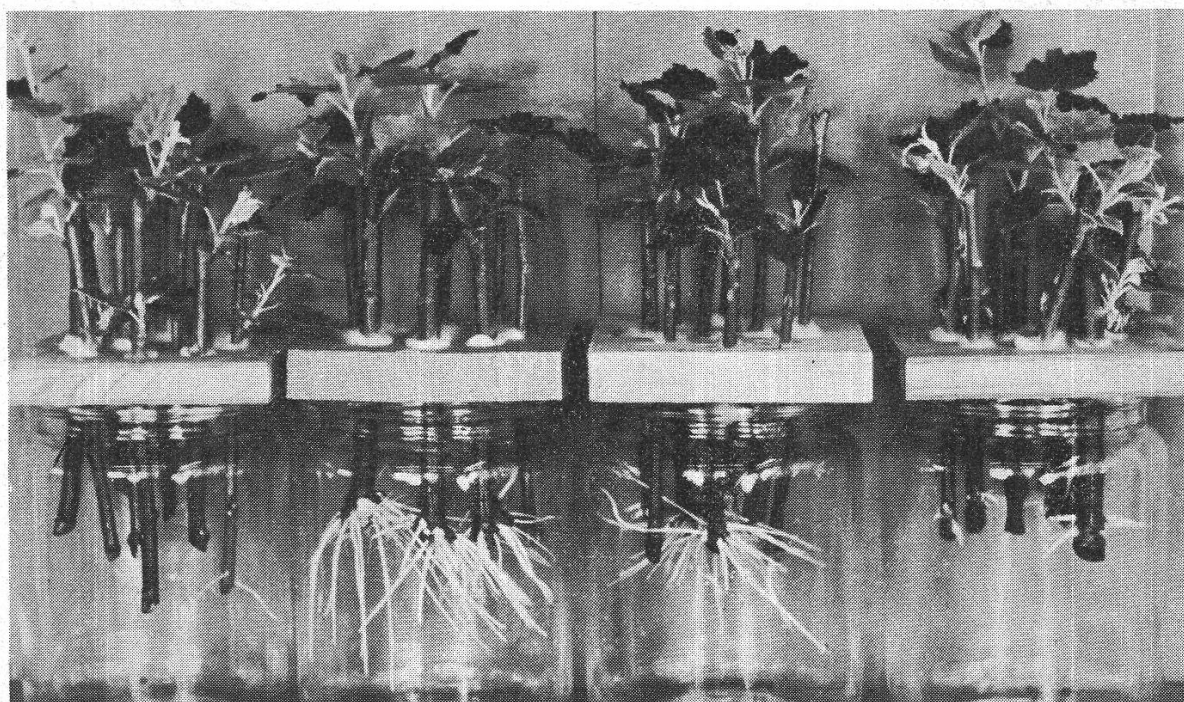


Abbildung 8

*P. canescens* (Pfin), mit IBS während 96 h vorbehandelt. Von links nach rechts: Kontrolle mit allen Knospen, 100 und 50 mg/l nur mit oberster Knospe, 100 mg/l mit allen Knospen

Tabelle 2

Jahreszeitliche Unterschiede in der natürlichen Bewurzelungsfähigkeit von *P. alba*-Steckhölzern.

\* Letztjährige Basis mit diesjährigen Trieben. \*\* Durchschnittswerte von 20 Steckhölzern

	Juli *	Aug. *	Sept. *	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Febr.	März **	April	Mai **	Juni *
Bewurzelung												
%	30	50	80	70	90	100	100	100	100	90	85	60
Anzahl												
Wurzeln	2,2	2,7	3,4	1,6	9,0	11,3	15,5	10,5	8,5	6,4	4,1	2,5

Wurzeln pro Steckholz, erhalten wurden. Auch in den Monaten Dezember, Februar und März erhielt man, verglichen mit den Resultaten der anderen Monate des Jahres, gute Resultate. Im Monat Juli waren die schlechtesten Ergebnisse zu verzeichnen, nämlich 30prozentige Bewurzelung mit 2,2 Wurzeln pro Steckholz. Zwischen Minimum und Maximum war ein ziemlich kontinuierlicher Übergang feststellbar. *P. tremula*-Steckhölzer bildeten in keinem Monat Wurzeln aus, jedoch war die Kallusbildung wie bei *P. alba* an entknospten Steckhölzern in der Periode Dezember bis März am intensivsten, und man kann vermuten, dass sich die relative, optimale Bereitschaft zur Stecklingsbewurzelung zeitlich mit derjenigen von *P. alba* deckt.



#### 4. Einfluss der Lichtqualität und Beleuchtungsdauer auf die Steckholzbewurzelung

Bei diesen Versuchen ging es darum, abzuklären, wieweit die Lichtqualität einerseits und die Dauer der Beleuchtung andererseits die Bewurzelungsfähigkeit der Steckhölzer beeinflussen können. Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse bei *P. alba*-Steckhölzern, die zu verschiedenen Jahreszeiten eingesammelt und unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen (siehe «Material und Methoden») zum Versuch angesetzt worden waren. Gleichzeitig mit den *P. alba*- wurden auch *P. tremula*-Steckhölzer (Chablais) angesetzt. Ganz allgemein wurde festgestellt, dass die verschiedenen Lichtbedingungen nicht grundlegend in die Bewurzelung eingreifen konnten. Bei *P. tremula* (Chablais) wurden während der ganzen Vegetationsperiode bei keiner Beleuchtungsart Wurzeln erhalten. Auch bei *P. alba* kam den Lichtverhältnissen nur eine zweit-rangige Bedeutung zu. Der Versuch vom Dezember zum Beispiel ergab bei allen Varianten 100prozentige Bewurzelung. Vergleich man die Anzahl der gebildeten Wurzeln, so konnte festgestellt werden, dass an erster Stelle der Langtag stand. Dabei dominierte LTN gegenüber LTK. An zweiter Stelle stand der Kurztag, wobei KTN eine bessere Bewurzelung bewirkte als KTK. An dritter Stelle stand die Variante D (Dunkel). Diese Rangordnung war für alle Versuche während der ganzen Vegetationsperiode (ausgenommen im März) gleich. Vergleich man die Sprossentwicklung, wurde festgestellt, dass sie qualitativ und quantitativ mit der Wurzel Ausbildung parallel lief.

Tabelle 3

Einfluss von Lichtqualität und Beleuchtungsdauer auf die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern zu verschiedenen Jahreszeiten. %: Bewurzelung (%); A: Anzahl Wurzeln. Juli\*: alle Werte 0

	Aug.* % A	Okt. % A	Nov. % A	Dez. % A	März** % A	April % A	Mai** % A	Juni* % A
LTK	40 2,1	50 4,1	100 4,0	100 6,0	100 5,9	90 3,8	75 1,4	30 1,0
LTN	50 2,7	70 1,6	100 6,7	100 10,1	100 10,2	90 5,7	85 4,1	70 4,0
KTK	10 2,2	50 1,8	90 5,1	100 4,5	85 2,5	70 2,7	— —	10 1,1
KTN	30 2,0	80 3,8	70 2,8	100 7,3	100 4,2	— —	40 3,5	20 1,6
D	10 2,0	50 2,8	90 5,0	100 4,2	95 4,2	— —	35 1,4	10 4,5

LTK: Langtag ohne natürliches Licht, Gemisch von L-Fluora 77 und L 10

LTN: Langtag mit natürlichem Licht und zusätzlicher künstlicher Tagverlängerung mit Gemisch von TL 29 und TL 33

KTK: Kurztag ohne natürliches Licht, Gemisch von L-Fluora 77 und L 10

KTN: Kurztag nur natürliches Licht

D: Unter Ausschluss von Licht

\*: Letztjährige Basis mit diesjährigen Trieben

\*\*: Durchschnittswerte von 20 Steckhölzern

#### 5. Einfluss von Wässerung und Behandlung mit Silbernitrat- und Kaliumpermanganatlösungen auf die Bewurzelungsfähigkeit von *P. tremula*-Steckhölzern

Die oben erläuterten Versuche zeigten, dass *P. tremula*-Steckhölzer (Chablais) ohne künstlichen Eingriff nie Wurzeln bildeten. Tizio et al. (1961 a), welcher mit Vitis-



Steckhölzern Bewurzelungsversuche durchführte, erhielt beim schwer zu bewurzelnden Vitis-Hybriden «Kobber» durch eine 110stündige Wässerung bei 30–32 °C eine deutliche Erhöhung der Bewurzelungsprozente. Er nahm an, dass durch eine solche Wässerung Inhibitoren, die sich in der Basis des Steckholzes aufstauen, ausgewaschen würden. Auch Ooyama (1962) erhielt höhere Bewurzelungsprozente, wenn er schwer zu bewurzelnde *Cryptomeria*-Steckhölzer 6–12 h einer Wässerung bei 30–35 °C unterzog.

Entsprechende Versuche mit *P. tremula*-Steckhölzern zeigten keine positiven Ergebnisse. Es wurden Wässerungen von 6 h bis 5 Tagen bei Temperaturen von 18–48 °C durchgeführt. Bei Temperaturen über 40 °C starben die Steckhölzer nach wenigen Tagen ab. Bei einigen Versuchen folgte auf die Steckholzwässerung noch eine Auxinbehandlung in verschiedenen Konzentrationsbereichen. Auch diese Versuche führten nie zur Bewurzelung von *P. tremula*-Steckhölzern.

Ooyama (1962) erhielt auch durch 12- bis 24stündiges Eintauchen der Steckhölzer in 0,1prozentige Kaliumpermanganat- oder 0,5prozentige Silbernitratlösung und nachherige Behandlung mit NES eine bessere Bewurzelung. Eine ebensolche Behandlung von *P. tremula*-Steckhölzern war ohne Einfluss auf deren Bewurzelung.

#### 6. Einfluss von Wuchsstoffen und Knospen auf die Bewurzelung

Schon seit einiger Zeit werden synthetisch hergestellte Wuchsstoffe in der Stecklingsvermehrung mit Erfolg als wurzelinduzierende Stoffe angewendet. Da *in vivo* die austreibenden Knospen als die wichtigsten Wuchsstofflieferanten und eventuell auch als Lieferanten von Inhibitoren in Frage kommen, wurden in der vorliegenden Arbeit eingehende Untersuchungen über den Einfluss der Knospen auf die Bewurzelung durchgeführt.

##### 6.1. Vergleichende Untersuchungen mit 2(3-Indolyl)-essigsäure, 3(3-Indolyl)-propionsäure und 4(3-Indolyl)-buttersäure

Snow (1938) erhielt bei *P. grandidentata*- und *P. tremuloides*-Steckhölzern, die vegetativ schwer zu vermehren sind, mit IBS bis zu 60% Bewurzelung. Gleichwertige Resultate erhielten auch Thimann und Delisle (1939) bei *P. tremuloides*-Steck-

Tabelle 4

Einfluss von IES auf die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern. \* Wuchsstoffkonzentrationen, die Schädigungen der Steckholzbasis (wo die meisten Wurzelanlagen gebildet werden) hervorrufen

IES mg/l 24 h	Mit Knospen				Ohne Knospen	
	Jan. Bew. %	Az. Wu.	Sept. Bew. %	Az. Wu.	Sept. Bew. %	Az. Wu.
Kontr.	100	12,4	80	5,2	60	1,7
300	100	5,3*	100	6,7*	80	11,2
100	100	23,4*	100	6,4*	80	5,7
50	90	19,7	—	—		
10	100	19,5	100	6,9	70	2,3
1	100	14,9	90	2,3	30	1,0

hölzern mit IES. Doran (1957) erhielt bei vielen *Populus*-Arten (Weichholz- und Hartholzstecklingen), so bei *P. alba*, *P. nigra*, *P. tremuloides*, *P. grandidentata* bei Behandlung mit IES und IBS höhere Bewurzelungsprozente.

Mit IES, IBS und IPS wurden Januar- und Septembersteckhölzer von *P. alba* und *P. canescens* (Gampel) während 24 h vorbehandelt, um abzuklären, welche der drei Indolylcarbonsäuren für die Bewurzelung unserer Versuchsobjekte die geeignetste ist. Mit IBS erhielt man im Durchschnitt bessere Bewurzelung als mit IES und IPS (vgl. Tab. 4, 5, 7 und 10).

Tabelle 5  
Einfluss von IPS auf die Bewurzelung von Steckhölzern (mit Knospen)

IPS mg/l 24 h	<i>P. alba</i>		<i>P. canescens</i> (Gampel)	
	Sept. Bew. %	Az. Wu.	Jan. Bew. %	Az. Wu.
Kontr.	80	4,2	20	1,5
300	90	2,0 (tox)	40	8,7
100	100	6,3	30	5,3
10	90	5,2	20	2,0
1	90	2,6	30	1,7

## 6.2. Einfluss der Dauer der IBS-Vorbehandlung

Vorerst wurde untersucht, welchen Einfluss die IBS-Behandlungsdauer auf die Bewurzelung der im Januar beziehungsweise im Dezember eingesammelten Steckhölzer der verschiedenen *Populus*-Arten hat. Es wurden solche IBS-Konzentrationen gewählt, bei welchen auch Snow (1938), Thimann und Delisle (1939) und Doran (1957) an Hartholzstecklingen die besten Resultate erhalten hatten. Die Resultate sind in den Tabellen 6 bis 9 dargestellt.

Tabelle 6  
Einfluss der Dauer der IBS-Vorbehandlung auf die Bewurzelung von im Dezember eingesammelten *P. alba*-Steckhölzern

IBS mg/l	Vorbehandlungsdauer							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen								
Kontr.	100	10,5	90	8,4	—	—	—	—
300	80	47,8 (tox)	100	47,0 (tox)	100	43,6 (tox)	100	50,0 (tox)
100	100	41,0	100	50,0	100	43,4	100	52,5
50	100	33,0	100	33,9	100	32,3	100	33,4
25	90	23,5	100	21,3	100	35,5	100	32,5

IBS mg/l	Vorbehandlungsdauer							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Ohne Knospen								
Kontr.	40	1,0	50	1,3	—	—	—	—
300	tox		90	9,7 (tox)	100	7,4 (tox)	100	8,1 (tox)
100	100	10,1	100	15,3	100	20,3 (tox)	100	18,7 (tox)
50	100	12,9	100	9,4	100	13,3 (tox)	100	14,5 (tox)
25	100	10,8	100	6,7	100	8,3	100	12,8

Tabelle 7

Einfluss der Dauer der IBS-Vorbehandlung auf die Bewurzelung von im Januar eingesammelten *P. canescens* (Gampel)-Steckhölzern

IBS mg/l	Vorbehandlungsdauer							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen								
Kontr.	30	1,0	0	—	0	—	0	—
300	100	6,4 (tox)	80	4,0 (tox)	tox		tox	
100	90	7,2 (tox)	90	7,0 (tox)	80	9,1 (tox)	90	4,0 (tox)
50	90	8,3	90	9,7	90	6,7	90	3,5 (tox)
25	80	3,0	70	2,7	60	4,5	90	6,2
Ohne Knospen								
Kontr.	20	1,8	10	1,6	—	—	—	—
300	70	4,7 (tox)	tox		50	1,4 (tox)	90	5,0 (tox)
100	80	8,6	70	4,3	70	4,1 (tox)	40	4,0 (tox)
50	100	8,2	100	10,1	90	7,4	80	8,5
25	70	6,5	—	—	90	7,2	90	8,6

Bei *P. alba*-Steckhölzern mit Knospen (Tab. 6) war festzustellen, dass eine zirka 24stündige Vorbehandlung bereits optimal war und dass eine längere IBS-Behandlung kaum einen zusätzlichen Effekt hatte. Auch bei *P. alba* ohne Knospen war dasselbe festzustellen. Ausserdem war dort mit der Verlängerung der Behandlungsdauer eine Verschiebung der toxischen Grenze gegen die niedrigeren Konzentrationen ersichtlich. Bei der *P. alba*-ähnlichen *P. canescens* (Gampel) (Tab. 7) lagen die Verhältnisse praktisch gleich wie bei *P. alba*. Bei der *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin) mit Knospen (Tab. 8) war bei verlängerter Behandlungsdauer eine Verbesserung der Bewur-



zelung festzustellen. Eine 96stündige Vorbehandlung schien hier optimal zu sein. Gleich verhielten sich auch die entknospten Steckhölzer. *P. tremula* (Chablais) mit Knospen (Tab. 9) zeigte weder bei 96stündiger noch bei 2- bis 3wöchiger Vorbehand-

Tabelle 8

Einfluss der Dauer der IBS-Vorbehandlung auf die Bewurzelung von im Januar eingesammelten *P. canescens* (Pfin)-Steckhölzern

IBS mg/l	Vorbehandlungsdauer							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen								
Kontr.	10	1,5	—	—	—	—	—	—
200	30	3,6	60	8,3	80	14,7	80	13,6
100	20	2,5	70	9,4	90	11,7	100	10,3
50	20	1,0	70	7,0	80	9,5	80	11,1
25	10	3,0	50	7,8	90	8,4	50	7,3
Ohne Knospen								
Kontr.	0	—	0	—	—	—	—	—
200	80	7,5	80	9,5	100	9,3	90	13,7
100	80	5,2	80	3,7	100	8,2	100	13,0
50	60	3,5	80	3,8	100	5,1	100	8,6
25	40	2,3	—	—	—	—	80	4,6

Tabelle 9

Einfluss der Dauer der IBS-Vorbehandlung auf die Bewurzelung von im Januar eingesammelten *P. tremula* (Chablais)-Steckhölzern. Mit Knospen: 200, 100, 50, 25, 0 mg/l IBS keine Wurzeln

IBS mg/l	Vorbehandlungsdauer							
	24 h		48 h		72 h		96 h	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Ohne Knospen								
Kontr.	0	—	0	—	—	—	—	—
200	10	2,0	60	4,0	30	5,0	70	1,4 (tox)
100	10	1,0	30	4,3	60	1,7	80	5,2
50	10	3,0	0	—	30	3,0	50	6,2
25	0	—	10	4,0	20	3,0	20	4,0

lung Wurzeln. Bei *P. tremula* ohne Knospen war mit verlängerter Vorbehandlung eine Zunahme der Bewurzelung festzustellen. Auch hier schien eine zirka 96stündige IBS-Vorbehandlung optimal zu sein. Längere Vorbehandlungszeiten ergaben nie bessere Resultate. Diese Versuche zeigten also, dass *P. alba*- und *P. alba*-ähnliche *P. canescens*-Steckhölzer eine rund viermal kürzere IBS-Vorbehandlung benötigten als solche von *P. tremula* und *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens*, um ihr für diesen Wuchsstoff spezifisches Bewurzelungsmaximum zu erreichen.

Tabelle 10

Einfluss verschiedener IBS-Konzentrationen auf die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern zu verschiedenen Jahreszeiten

IBS mg/l 24 h	Juli <sup>1</sup>		Sept.		Nov.		Dez.		Jan.		Febr.		März		April		Juni <sup>1</sup>	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen																		
Kontr. 500	30	2,2 tox	80	3,4 tox	90	9,0 tox	100	11,3 tox	100	15,5 tox	100	10,5 tox	100	8,5 50,8 (tox)	90	6,4	60	2,5
300		tox	30	3,3 (tox)	70	3,8 (tox)	90	26,6	100	tox	80	57,8	100	31,1	90	37,3	tox	
100		tox	100	5,1	60	3,8 (tox)	100	38,3	100	52,4	100	51,0	100	36,0	100	33,7	tox	
50		tox	—	—	90	4,2	100	34,2	100	49,6	100	33,8	100	17,3	100	28,6	tox	
10	10	2,0	100	5,2	90	9,3	100	18,6	100	21,7	100	18,8	100	15,1	100	7,9	70	4,5
1	30	1,0	80	1,7	100	6,7	100	13,6	100	12,5	100	10,6	90	7,6	80	7,1	90	5,7
Ohne Knospen																		
Kontr. 500	0	— tox	20	1,3 9,0 (tox)			60	1,6 tox	50	1,0 tox	40	tox			20	2,0		
300		tox	90	16,5			100	11,8	100	7,1 (tox)		tox						
100		tox	80	12,6			100	11,0	100	19,9 (tox)	100	10,1 (tox)			100	14,5		
50		tox	—	—			100	8,6	100	21,6	100	12,9			100	10,4		
10		tox	100	7,7			100	6,8	90	8,5	100	7,6			90	8,2		
1		tox	70	1,7			90	1,7	70	1,7	—	—			30	1,6		

<sup>1</sup> Letztjährige Basis mit diesjährigen Trieben



### 6.3. Einfluss verschiedener IBS-Konzentrationen auf die Bewurzelung von Steckhölzern zu verschiedenen Jahreszeiten

Es wurden *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzer zu verschiedenen Jahreszeiten geschnitten und mit und ohne Knospen mit verschiedenen IBS-Konzentrationen während 24 h nach der Methode von Doran (1957) vorbehandelt.

#### a) *P. alba* mit Knospen (Tab. 10, Abb. 2)

Die Resultate zeigten im allgemeinen eine deutlich erhöhte Wurzelzahl bei behandelten Steckhölzern. Bei guten Kontrollergebnissen, das heisst bei relativ guter Bewurzelung der unbehandelten Steckhölzer, war der Wirkungsgrad der IBS besonders gut. In den Monaten Juni bis September, in welchen bei den Kontrollen nur zwischen 30 und 80 Bewurzelungsprozente erreicht wurden und die Wurzelanzahl gering war, zeigten auch die IBS-behandelten Steckhölzer nur unbefriedigende, wenn nicht negative Ergebnisse. Die besten Resultate ergaben die Januar- und Februarsteckhölzer, die auch schon unbehandelt gut bewurzelten. Im Januar erhielt man schon bei einer Konzentration von 50 mg IBS bei 100prozentiger Bewurzelung 49,6 Wurzeln pro Steckholz gegenüber 15,5 Wurzeln bei den Kontrollen. Im Februar waren bereits 100, im März 500 mg IBS notwendig, um ebenbürtige Resultate zu erhalten. Die toxische Grenze stieg im Monat Juni bis auf 50 mg hinunter, verschob sich gegen Dezember nach oben und erreichte im März beinahe 500 mg. Im März war die positiv wirkende Konzentrationsbreite der IBS am grössten (10 mg bis ca. 500 mg), im Juli am kleinsten (keine positive Wirkung). Konzentrationen von 1 mg/l und weniger waren unwirksam.

#### b) *P. alba* ohne Knospen (Tab. 10, Abb. 3)

Bei den Kontrollen war die Bewurzelung nur noch sehr minimal. Pro Steckholz erschienen eine oder höchstens zwei Wurzeln. Die Bewurzelungsprozente waren, verglichen mit jenen bei nicht entknospten Steckhölzern, bedeutend niedriger. Bildete man das Bewurzelungsprodukt (Bewurzelung %  $\times$  Anzahl Wurzeln), so erhielt man bei den Januarsteckhölzern bei der Kontrolle mit Knospen ein Produkt von 1550, bei der Kontrolle ohne Knospen eines von 50. Anders verhielt es sich bei den IBS-behandelten Steckhölzern. In den Monaten Dezember, Januar, Februar und April konnten die Bewurzelungen bei einzelnen IBS-Konzentrationen bis zu 60% derjenigen von *P. alba* mit Knospen erreichen. Im September wurden bei *P. alba* ohne Knospen sogar mehr Wurzeln gebildet als bei *P. alba* mit Knospen.

Es mag noch erwähnt werden, dass die allermeisten Pflanzen dieser Versuche nach zirka 8 Wochen abstarben, weil die Reservekohlenhydrate bei der Wurzelbildung verbraucht waren und von oben keine nachgeliefert werden konnten.

#### c) *P. canescens* (Chablais) mit Knospen (Tab. 11)

*P. canescens* (Chablais) wurde nur in 4 verschiedenen Monaten untersucht. Schon die Kontrollen unterschieden sich deutlich von denjenigen von *P. alba*. Während im Dezember bei *P. alba* eine 100prozentige Bewurzelung mit 11,3 Wurzeln pro Steckholz festzustellen war, war es bei *P. canescens* (Chablais) lediglich noch eine 60prozentige mit 2,3 Wurzeln pro Steckholz. Auch die Werte der Monate September, November und März lagen deutlich unter denjenigen von *P. alba*. Wurden die vorbehandelten *P. canescens* (Chablais)-Steckhölzer mit den entsprechenden von *P. alba*

Tabelle 11

Einfluss verschiedener IBS-Konzentrationen auf die Bewurzelung von *P. canescens* (Chablais)-Steckhölzern zu verschiedenen Jahreszeiten

IBS mg/l 24 h	Sept.		Nov.		Dez.		März		Sept.		Dez.	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen									Ohne Knospen			
Kontr.	20	1,6	50	2,0	60	2,0	20	3,0	0	—	0	—
500		tox		tox	60	5,0 (tox)		tox	100	6,3 (tox)	70	6,4 (tox)
300		tox		tox	70	2,7	40	4,1	90	10,0	60	3,8 (tox)
100	100	8,1 (tox)		tox	80	4,5	50	10,0	100	3,4	100	5,5
50	—	—	30	2,7	70	7,1	30	2,4	—	—	100	5,1
10	100	5,9	60	3,8	100	5,9	20	5,1	50	3,2	40	1,7
1	60	2,3	20	1,5	50	1,4	—	—	60	1,0	0	—

verglichen, waren die Bewurzelungen bedeutend schlechter als bei *P. alba*: Bei 100 mg IBS erhielt man im Monat Dezember eine 80prozentige Bewurzelung mit 4,5 Wurzeln pro Steckholz gegenüber einer 100prozentigen Bewurzelung mit 38,3 Wurzeln pro Steckholz bei *P. alba*. Auch in den anderen Monaten lagen die Bewurzelungsprozente bedeutend tiefer als bei *P. alba*, mit Ausnahme des Monats September, dessen Resultate mit *P. alba* annähernd übereinstimmten.

d) *P. canescens* (Chablais) ohne Knospen (Tab. 11)

Die Kontrollen ergaben erwartungsgemäss schlechtere Resultate als diejenigen der *P. canescens* (Chablais) mit Knospen und *P. alba* ohne Knospen: In den beiden untersuchten Monaten wurden keine Wurzeln ausgebildet. Die IBS-behandelten, entknospten Steckhölzer vom Monat Dezember zeigten im Durchschnitt eine mindestens so gute Bewurzelung wie *P. canescens* (Chablais) mit Knospen. Bildete man das Bewurzelungsprodukt, lag es mit Ausnahme der Konzentrationen 10 und 1 mg IBS stets höher als bei *P. canescens* (Chablais) mit Knospen.

e) *P. canescens* (Gampel) mit und ohne Knospen

*P. canescens* (Gampel), welche morphologisch mit *P. canescens* (Chablais) übereinstimmt, zeigte sowohl mit als auch ohne Knospen Resultate, die jenen der *P. canescens* (Chablais) sehr ähnlich waren.

6.4. Einfluss von IBS auf die Bewurzelung der verschiedenen im Januar eingesammelten *Populus*-Provenienzen mit und ohne Knospen

In einer ersten Versuchsreihe (Tab. 12) wurden im Januar eingesammelte *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzer nach 24stündiger IBS-Behandlung getestet. *P. alba* mit Knospen bildete bei 100prozentiger Bewurzelung am meisten Wurzeln aus, sowohl die Kontrolle als auch die vorbehandelten Steckhölzer. Die *P. alba*-ähnlichen *P. canescens* (Chablais) und (Gampel) bildeten eine nächste Gruppe mit in allen Fällen schlech-



Tabelle 12

Einfluss von IBS auf die Bewurzelung von *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzern, welche im Januar eingesammelt und während 24 h vorbehandelt worden waren

IBS mg/l 24 h	<i>P. a.</i>		<i>P. c.</i> (Chabl.)		<i>P. c.</i> (Gampel)		<i>P. c.</i> (Pfin)	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen								
Kontr.	100	15,5	60	2,0	30	1,0	10	1,5
200	100	tox	70	2,7	100	6,7	30	3,6
100	100	42,2	80	4,5	90	7,2	20	2,5
50	100	49,6	70	7,1	90	8,1	20	2,1
25	100	28,1	90	6,4	80	3,0	10	2,0
Ohne Knospen								
Kontr.	50	1,0	0	—	20	1,8	0	—
200	100	tox	60	3,8 (tox)	70	7,0 (tox)	80	7,5
100	100	19,9 (tox)	100	5,5	80	8,6	80	5,2
50	100	21,6	100	5,1	100	8,2	60	3,5
25	100	12,7	60	2,9	70	6,5	40	2,3

terer Bewurzelung. Die *P. tremula*-ähnliche *P. canescens* (Pfin) fiel noch weiter ab. Betrachtet man die entknospten Steckhölzer, ist wiederum eine Abnahme der Bewurzelung von *P. alba* über die *P. alba*-ähnlichen *P. canescens* (Chablais) und (Gampel) zu den *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin) festzustellen. Während aber die entknospten vorbehandelten *P. alba* eine bedeutend niedrigere Bewurzelung als die vorbehandelten mit Knospen aufwiesen, erreichten die entknospten *P. alba*-ähnlichen *P. canescens* eine mindestens ebenso gute Bewurzelung wie die entsprechenden *P. canescens* mit Knospen; bei den entknospten *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* war die Bewurzelung bedeutend besser als bei den entsprechenden mit Knospen.

In Tabelle 13 ist die Gruppe der verschiedenen *P. tremula*-Provenienzen, welche 96 h vorbehandelt worden waren, aufgeführt. Links aussen figurieren noch einmal die *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin). Auch hier war bei den Steckhölzern mit Knospen eine Abnahme der Bewurzelung von den *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin) zu den – rein morphologisch gesehen – reinsten *P. tremula* (Chablais) festzustellen. Die Tendenz, dass die entknospten Steckhölzer eine bessere Bewurzelung erbrachten als die knospenhaltigen, ist bei den verschiedenen *P. tremula*-Provenienzen sehr ausgeprägt. Abbildung 4 zeigt *P. canescens* (Pfin) ohne Knospen, Abbildung 5 *P. tremula* (Les Trappistes) ohne Knospen und Abbildung 6 *P. tremula* (Chablais) ohne Knospen.

In einer auf Tabelle 13 unten dargestellten Versuchsreihe wurden den *P. tremula*- beziehungsweise den *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* (Pfin)-Steckhölzern vor Versuchsbeginn alle Knospen bis auf die oberste entfernt. Es zeigte sich, dass damit die Bewurzelung gegenüber den Versuchen mit allen Knospen in sämtlichen Fällen ver-

Tabelle 13

Einfluss von IBS auf die Bewurzelung von *P. canescens*- und *P. tremula*-Steckhölzern, welche im Januar eingesammelt und während 96 h vorbehandelt worden waren. Eingeklammerte Werte bei *P. c.* (Pfin): Bewurzelungsergebnisse nach einem Monat

IBS mg/l 96 h	<i>P. c.</i> (Pfin)		<i>P. t.</i> (Visp)		<i>P. t.</i> (L. Trap.)		<i>P. t.</i> (Pfin)		<i>P. t.</i> (Chabl.)	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen										
Kontr.	10	2,0	0	—	0	—	0	—	0	—
200	90	13,6	30	2,0	10	2,8	0	—	0	—
	( 0	—)								
100	100	10,3	50	10,4	20	3,5	0	—	0	—
	(60	2,3)								
50	80	11,1	30	9,3	10	3,0	0	—	0	—
	(60	2,4)								
25	50	7,3	10	5,0	0	—	0	—	0	—
	(10	3,0)								
Ohne Knospen										
Kontr.	0	—	0	—	0	—	0	—	0	—
200	90	13,7	100	8,1	40	17,5 (tox)	50	7,0	70	1,4 (tox)
100	100	13,0	100	6,4	100	8,9	70	7,1	80	5,2
50	100	8,6	80	3,8	80	3,7	40	6,0	50	6,2
25	80	4,6	30	2,6	60	2,5	0	—	20	4,0
Nur oberste Knospe										
200	100	19,9			—	—	—	—	10	5,0
	(90	12,0)								
100	100	17,0			90	14,5	40	13,5	10	1,0
	(80	6,3)								
50	90	12,5			70	5,6	0	—	0	—
25	—	—			40	5,1	—	—	—	—

bessert werden konnte. Abbildung 7 zeigt *P. tremula* (Les Trappistes) nur mit oberster Knospe.

Die eingeklammerten Werte in Tabelle 13 bei *P. canescens* (Pfin) zeigen die Ergebnisse nach einem Monat. Es zeigte sich, dass nach einem Monat Steckhölzer mit nur einer Knospe denjenigen mit allen Knospen in der Wurzelentwicklung weit überlegen waren. Abbildung 8 zeigt dies am Beispiel von *P. canescens* (Pfin).

### 6.5. Weitere Wachstumshormone

#### 2-Naphthylelessigsäure

Naphthylelessigsäure (NES) wurde von Tizio et al. (1961 b) mit Erfolg für die Stecklingsbewurzelung verschiedener *Vitis*-Arten und von Ooyama (1962) für jene der schwer zu bewurzelnden *Myrica rubra* angewandt. Letzterer verzeichnete aller-



dings erst Erfolge, wenn er die Steckhölzer zur Inaktivierung von Inhibitoren mit Silbernitrat vorbehandelte. Die von uns durchgeführten Versuche an Steckhölzern von *P. canescens* (Gampel) und *P. tremula* (Chablais) zeigten, dass NES weniger wirkungsvoll war als IBS.

#### *p*-Hydroxybenzoesäure

*p*-Hydroxybenzoesäure (PHB) wurde von Vieitez et al. (1966) aus leicht bewurzelbaren Steckhölzern von *Ribes rubrum* isoliert. Auch in schwer bewurzelbaren *Castanea sativa*-Steckhölzern wurde PHB gefunden (Vieitez et al., 1967). Dort kam sie aber nebst grossen Mengen Hemmstoffen nur in geringen Mengen vor. Es zeigte sich an Biotesten, dass PHB in Konzentrationen von 20–100 mg/l ein Wachstumsstimulator, in Konzentrationen von mehr als 200 mg/l ein Wachstumsinhibitor war. Pilet (1966 a) kam bei Experimenten, welche an Epicotylstücken von *Lens culinaris* ausgeführt wurden, zum gleichen Resultat. An *P. alba*-Steckhölzern, welche im März eingesammelt worden waren, also zu einem für die Steckholzbewurzelung durchaus günstigen Zeitpunkt, konnte weder Bewurzelungsstimulierung bei Konzentrationen von 0,1–100 mg/l noch Inhibierung bei Konzentrationen über 200 mg festgestellt werden. Mit *P. canescens* (Gampel) lagen die Bewurzelungsergebnisse bei PHB-Konzentrationen von 1–100 mg/l durchwegs unter denjenigen der Kontrollen (Hemmung!). Bei *P. tremula*-Steckhölzern schliesslich wurden keine Wurzeln ausdifferenziert.

#### Gibberellin A<sub>3</sub>

An Zuckerrohrstecklingen konnte mit Gibberellin A<sub>3</sub> (Blesa und Recalde, 1961) die Wurzelanzahl und das Wurzelwachstum stark erhöht werden. Die optimale Konzentration lag bei 10 mg/l. Brian und Hemming (1960) und Jansen (1967) hingegen stellten eine gegenteilige Wirkung von GIB an Stecklingen fest, das heisst eine Inhibierung der Wurzelbildung. Jansen (1967), der mit Tomatenstecklingen arbeitete, erhielt auch mit GIB und IES im Gegensatz zu Brian und Hemming eine starke Bewurzelungsinhibierung. Aus Tabelle 14 geht hervor, dass GIB die Bewurzelung von *Populus*-Steckhölzern hemmt. Nur bei sehr niederen Konzentrationen von 1 und 0,1 mg/l wurden Wurzeln gebildet. Aber selbst bei diesen Konzentra-

Tabelle 14

Einfluss von GIB auf die Bewurzelung von Steckhölzern von *P. alba* (Vorbehandlung 24 h), *P. canescens* (Gampel) (24 h) und *P. tremula* (Chablais) (96 h)

GIB mg/l	<i>P. alba</i> Febr.		<i>P. canescens</i> Febr.		<i>P. tremula</i> März; IBS 50 mg/l		
	Mit Knospen					Ohne Knospen	
	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Az. Wu.	Bew. %	Bew. %	Az. Wu.
Kontr.	80	6,5	20	2,0	0	50	3,6
100	0	—	0	—	0	0	—
50	0	—	0	—	0	0	—
10	0	—	0	—	0	0	—
1	10	1,0	20	1,5	0	20	4,0
0,1	60	6,5	—	—	—		

tionen lagen die Bewurzelungsprozente noch unterhalb derjenigen der Kontrolle. Bei *P. tremula* wurde bei allen GIB-Konzentrationen und den Kontrollen zusätzlich noch IBS (50 mg/l) verabreicht. Auch in diesem Falle war die Inhibierung sehr deutlich.

#### (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid

*Convolvulus sepium*-Stecklinge, die grosse Mengen Gibberelline enthalten sollen und deshalb nicht oder nur schlecht bewurzeln (Libbert und Urban, 1964), konnten mit dem sogenannten «Antigibberellin» (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid (CCC) zum Bewurzeln gebracht werden. Da es denkbar wäre, dass Steckhölzer von *P. tremula* wie *Convolvulus sepium* einen zu hohen GIB-Spiegel haben, wurden Steckhölzer von *P. tremula* (Chablais) mit Knospen während verschiedener Zeiten mit unterschiedlichen Konzentrationen CCC ( $10^{-3}$  bis  $10^{-5}$  M), teils im Gemisch mit NAA/IBS (50 bzw. 10 mg/l), teils alleine vorbehandelt. In keinem Falle aber wurden Wurzeln ausdifferenziert.

#### Kinetin

Kinetin (KIN) förderte an isolierten Wurzelfragmenten von *Lens culinaris* die Seitenwurzelbildung (Pilet, 1966 b). Auch bei Blattstecklingen von *Acer rubrum* und *Eucalyptus camaldulensis* wurde (allerdings nur bei apicaler Applikation auf die Blätter) die Bewurzelung gefördert (Bachelard und Stowe, 1963). Im Gegensatz zu Bachelard und Stowe stellten Engelbrecht und Mothes (1961) bei apicaler Applikation von KIN auf die Blätter immer Hemmung oder totale Verhinderung der Bewurzelung an Blattstecklingen fest. Bei *P. alba*-Steckhölzern mit Knospen verhielt sich KIN sozusagen indifferent (Tab. 15). Bei *P. tremula* (Chablais) ohne Knospen, welchen bei allen Konzentrationen (Kontrolle inklusive) noch IBS (50 mg/l) zugegeben wurde, konnte bei den höheren KIN-Konzentrationen eine Inhibierung der Bewurzelung festgestellt werden. Bei einer Konzentration von 1 mg KIN/l erschienen wieder die ersten Wurzeln. *P. tremula* (Chablais) mit Knospen bildeten in keinem Falle Wurzeln aus.

Tabelle 15  
Einfluss von KIN auf die Bewurzelung von *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern

KIN mg/l	<i>P. a.</i>		<i>P. t.</i> (Chabl.)	
	Vorbehandlungsdauer			
	24 h Febr. Bew. %	Az. Wu.	96 h Febr.; IBS 50 mg/l Bew. %	Az. Wu.
Mit Knospen			Ohne Knospen	
Kontr.	100	9,1	50	7,3
100	100	7,7	0	—
50	80	8,0	0	—
10	90	9,1	0	—
1	100	10,7	20	2,0
0,1	90	7,3		



## 7. Fütterung von Extrakten

Ooyama (1962) konnte mit Extrakten, die er aus schwer zu bewurzelnden Steckhölzern von Bäumen und Sträuchern gewann, die Bewurzelung leicht zu bewurzelnder *Salix babilonica*-Steckhölzer stark inhibieren. Auch Ogasawara (1962) konnte mit Wasserextrakten aus Steckhölzern der schwer zu bewurzelnden *Pinus thunbergii* die Bewurzelung leicht bewurzelnder Steckhölzer von *Amorpha fruticosa* verhindern. Da, wie frühere Versuche zeigten, bei der Bewurzelung von Steckhölzern den Knospen eine besondere Bedeutung zukommt, wurden in den von uns durchgeführten Versuchen nicht nur wässrige Extrakte aus Zweigen (mit Rinde und Holz inklusive Knospen), sondern auch Extrakte gefüttert, die nur aus Knospen gewonnen worden waren. So konnte mit zerschnittenen *P. tremula*-Knospen, die zum Substrat (Leitungswasser) zugegeben wurden (Erneuerung jeden dritten Tag; Dauerbehandlung), die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern zwar nicht verhindert, wohl aber gehemmt werden (pro 10 *P. alba*-Steckhölzer wurden 200 *P. tremula*-Knospen zugegeben). Während *P. alba*-Kontrollen zu 90% bewurzelten mit 11,1 Wurzeln pro Steckholz, bewurzelten *P. alba*-Steckhölzer, welchen *P. tremula*-Knospen gefüttert wurden, zwar auch zu 90%, die Anzahl der Wurzeln war jedoch nur noch 3,7 pro Steckholz. Bei Fütterungen mit Extrakten aus *P. tremula*-Zweigen wurde obiges Resultat nie erreicht. Umgekehrt konnten mit wässrigen *P. alba*-Extrakten (ganze Zweige mit Knospen oder nur Knospen) bei *P. tremula* in keinem Falle Wurzeln erhalten werden. Es wurden auch *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzer zu gleichen (5:5) und zu ungleichen Teilen (8:2) miteinander im selben Gefäß zur Bewurzelung angesetzt, um zu untersuchen, ob eventuell aus der Stecklingsbasis ins Wasser diffundierende Stoffe (Inhibitoren oder Auxine) der einen Art die andere Art in der Bewurzelung beeinflussen könnten. In keinem Falle wurde aber eine Stimulierung oder Inhibierung der einen Art durch die andere festgestellt.

## 8. Pfropfexperimente

Ziel dieser Experimente war es, zu untersuchen, wieweit sich *Populus*-Arten, deren Steckhölzer eine unterschiedliche Bewurzelungsfähigkeit aufweisen, beeinflussen lassen, wenn sie durch Pfropfung miteinander in Verbindung gebracht werden. Bouillenne und Went (1933) pfropften *Sambucus javanica*-Blätter (eine Art, deren Stecklinge gut bewurzeln) auf *Acalypha*-Stecklinge (welche nicht bewurzeln) und erhielten Wurzeln an der *Acalypha*-Unterlage. Went folgerte, dass der «rhizogene Komplex» unabhängig sei von den genetischen Charakteristiken der Spermatophytengruppen und dass er austauschbar sei zwischen verschiedenen Arten.

Alle Pfropfungen aller Kombinationen (siehe «Material und Methoden») wuchsen zu 40–60% an. Da beim Edelreis (exklusive Okulierungen und Ablaktierungen) meistens zwei Knospen vorhanden waren, wuchsen an der Aufpfropfung meistens auch zwei Ruten aus. Die grösste Wachstumsleistung zeigte die Kombination *P. tremula* auf *P. euramericana*. Die meisten Ruten erreichten während einer Vegetationsperiode Längen von 120–180 cm. Der Durchmesser der Rutenbasis betrug 7–11 mm. Trotz dieser grossen Wachstumsleistung gingen bis im Januar des der Vegetationsperiode folgenden Winters 50% der Pfropfungen zugrunde. Bei den obersten 20 cm der *P. euramericana*-Unterlage faulte die Rinde auf dem ganzen Umfang und trocknete aus. Es

könnte sich bei *P. tremula* und *P. euramericana* nach Katzfuss (1965) um zwei unverträgliche Arten handeln, wobei durch Phloemnekrosen an der Veredelungsstelle verhindert wird, dass Assimilate in die Unterlage translozieren können. Das hat zur Folge, dass die Rinde unterhalb der Pfropfstelle aushungert und zugrunde geht. Typisch waren bei dieser Kombination (und *nur* bei dieser Kombination) an der Pfropfstelle des Edelreises mächtige Schwellungen an der Rinde, was auf eine Kohlenhydratstauung hindeutet.

Die Wuchsleistungen aller andern durchgeführten Pfropfkombinationen waren bedeutend geringer. Die Ruten hatten Längen von 30–70 cm. Sowohl *P. tremula* auf *P. alba* als auch *P. alba* auf *P. tremula* vertrugen sich relativ gut. War das Edelreis einmal angewachsen, gab es keine Ausfälle mehr. Im allgemeinen wiesen Gipfelpfropfungen geringere Wuchsleistungen auf als Basispfropfungen.

Steckhölzer, welche aus Ruten der Aufpfropfung geschnitten worden waren oder nur aus den obersten Partien der Unterlage, verhielten sich in bezug auf die Bewurzelungsfähigkeit immer herkunftsgemäss. Die Unterlage war also nicht imstande, die für das Edelreis charakteristische Bewurzelungsfähigkeit zu ändern. Ebensowenig beeinflusste das Edelreis die Unterlage. Es werden deshalb im folgenden nur noch die Übergangszonen besprochen.

#### Kombination *P. tremula* auf *P. euramericana*

Die intakt gebliebenen Übergangszonen, bei welchen offenbar noch Assimilate von der Aufpfropfung in die Unterlage transportiert wurden, bewurzelten. Entweder wurden wenige primäre Wurzeln (2–3) mit vielen sekundären Verzweigungen oder viele primäre Wurzeln mit wenig sekundären Verzweigungen ausgebildet. Die *P. tremula*-Aufpfropfung war also nicht imstande, in der Unterlage die Bewurzelung zu verhindern. Wurde die Unterlage mit 25 mg IBS/l vorbehandelt, waren die Ergebnisse noch besser. Die *P. euramericana*-Kontrollen bewurzelten zu 100%. Wurden Pfropfungen ausnahmsweise im September zur Bewurzelung angesetzt, blieb jede Bewurzelung aus, nicht nur an den Übergangszonen, sondern auch an den Kontrollen.

#### Kombination *P. tremula* auf *P. alba*

Sowohl Gipfelpfropfungen, Basispfropfungen, Okulierungen wie auch Ablaktierungen bewurzelten zu 100%. In wenigen Fällen dörnte das Edelreis ab (unsorgfältige Veredelung). Unter diesen Umständen wurden auch keine Wurzeln an der Unterlage gebildet, denn dieser Zustand würde einem entknospten *P. alba*-Steckholz entsprechen. Die *P. tremula*-Aufpfropfung konnte also die Bewurzelung in der *P. alba*-Unterlage nicht verhindern. Im Gegenteil, die *P. tremula*-Aufpfropfung schien die Bewurzelung in einigen Fällen sogar zu stimulieren.

Alle diese Resultate wurden durch Handveredelungsversuche (siehe «Material und Methoden») später noch einmal bestätigt. Eine 1monatige Lagerung dieser Veredelungen im kühlen Keller erwies sich als ungünstig, da die Unterlagen, nachdem sie zur Bewurzelung angesetzt worden waren, im Leitungswasser sehr schnell zu faulen begannen. Bei diesen Handveredelungen wurden als Kontrollen ebenfalls Pfropfungen verwendet, bei welchen zwei Steckhölzer der gleichen Art aufeinander gepfropft worden waren. Dies konnte den Einfluss der verschiedenen Aufpfropfungen auf die Unterlage noch besser zeigen. Bei diesen Versuchen wurde festgestellt, dass sowohl eine *P. tremula*- als auch eine *P. alba*-Aufpfropfung die *P. alba*-Unterlage in der Bewurzelung völlig gleichwertig beeinflusste.



### Kombination *P. alba* auf *P. tremula*

In keinem Fall (Gipfelfropfungen, Basisfropfungen, Okulierungen und Ablaktierungen) war es möglich, durch eine *P. alba*-Aufpfropfung in der *P. tremula*-Unterlage Wurzeln zu induzieren, auch wenn sich das Edelreis zu einem recht massiven Zweig ausgebildet hatte. Erwartungsgemäss bewurzelten auch gleichaltrige *P. tremula*-Kontrollen nicht. Es stellte sich nun die Frage, ob mehrjährige *P. tremula*-Unterlagen – denn diese sind ja alle mindestens 2-, meistens 3- bis 4jährig – mit IBS überhaupt zu bewurzeln sind. Es zeigte sich, dass mit einer 96stündigen IBS-Vorbehandlung (50 mg/l) bei 3jährigen *P. tremula*-Unterlagen, welchen alle 1- und 2jährigen Zweige entfernt worden waren, eine 80prozentige Bewurzelung mit 10,4 Wurzeln pro Kontrolle erreicht werden konnte. Wurden diesen Kontrollen nur die 1jährigen Verzweigungen entnommen, die 2jährigen aber belassen, war die Bewurzelung bedeutend geringer. Wurden auch die 1jährigen Verzweigungen mit den Knospen belassen, war eine Bewurzelung nie möglich. – Die Bewurzelung an einer mehrjährigen *P. tremula*-Unterlage wäre also prinzipiell ohne weiteres möglich, da ja bei den Bewurzelungsversuchen der Übergangszonen an der *P. tremula*-Unterlage nie Verzweigungen oder Knospen vorhanden waren. – Auch diese Resultate wurden durch Handveredelungen bestätigt.

Zusammenfassend kann über die Pfropfexperimente folgendes festgehalten werden: Es scheint nicht möglich zu sein, mit einer *P. alba*-Aufpfropfung, deren Steckhölzer herkunftsgemäss bewurzeln, eine *P. tremula*-Unterlage, welche herkunftsgemäss nicht bewurzelt, zum Bewurzeln zu bringen. Umgekehrt scheint es auch nicht möglich zu sein, mit einer *P. tremula*-Aufpfropfung an einer *P. alba*- oder *P. euramericana*-Unterlage die Bewurzelung zu verhindern, ja nicht einmal zu hemmen.

### 9. Stärkeabbau

Bei unseren Versuchen war festgestellt worden, dass sich Steckhölzer, welchen die Knospen vor Versuchsbeginn abgenommen worden waren, gegenüber denjenigen mit Knospen recht unterschiedlich verhielten. Es war anzunehmen, dass sich der Stoffwechsel bei entknospten Steckhölzern von solchen mit Knospen zumindest in quantitativer Hinsicht unterscheidet. Vor allem konnte vermutet werden, dass die Kohlenhydratreserven, die während der Ruheperiode im Rindenparenchym relativ gross sind, bei Steckhölzern mit und ohne Knospen nicht mit derselben Geschwindigkeit mobilisiert würden. Auch war es denkbar, dass zwischen *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern diesbezüglich prinzipielle Unterschiede bestehen. In der Folge wurden *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzer je mit und ohne Knospen ohne jegliche vorherige Wachstoffsugabe zur Bewurzelung angesetzt. Nach 1, 2, 3 und 5 Wochen wurden Proben entnommen und der Stärkeabbau im Rindenparenchym in 5 Zonen der Steckhölzer untersucht. Als Stärkereagens wurde Jodjodkaliumlösung (JJK) verwendet. Die Ergebnisse sind in Tabelle 16 dargestellt. Es geht daraus hervor, dass zwar erhebliche Unterschiede bestehen in der Geschwindigkeit der Stärkemobilisation zwischen Steckhölzern mit und solchen ohne Knospen, hingegen verhalten sich *P. alba* und *P. tremula* sehr ähnlich. Allgemein wurde festgestellt, dass die Stärkemobilisation in Kambiumnähe begann und dann zur Peripherie hin fortschritt.

Tabelle 16

Stärkegehalt im Rindenparenchym von *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern 1, 2, 3 und 5 Wochen nach Beginn des Bewurzelungsversuches

Wochen nach Versuchs- beginn	Zonen	<i>P. a.</i>	<i>P. t.</i> (Chabl.)	<i>P. a.</i>	<i>P. t.</i> (Chabl.)
		Mit Knospen		Ohne Knospen	
1	5	+++++	+++++	+++++	+++++
	4	+++++	+++++	+++++	+++++
	3	+++++	+++++	+++++	+++++
	2	+++++	+++++	+++++	+++++
	1	+++++	+++++	+++++	+++++
2	5	+	+	+++++	+++++
	4	+	+	+++++	+++++
	3	+	+	+++++	+++++
	2	+	+	+++++	+++++
	1	+	+	+++++	+++++
3	5	+	+	+++++	+++++
	4	+	+	+++++	+++++
	3	+	+	+++++	+++++
	2	+	+	+++	++
	1	+	+	+	+
5	5	+	+	+++++	++++
	4	+	+	+++++	++++
	3	+	+	++++	+++
	2			+++	+
	1			+	

Zone 5: unterhalb der obersten Knospe

Zone 4: Steckholzmitte

Zone 3: oberhalb der untersten Knospe

Zone 2: unterhalb der untersten Knospe

Zone 1: Mitte des basalen Schrägschnittes

+: ca. 20 % des Stärkegehaltes zu Beginn des Bewurzelungsversuches

# 10. Ermittlung der Fliessrichtung des Phloemstromes mit D-Glucose-C<sup>14</sup> (U)

## Versuch 1

Zur Zeit  $t_0$ , nämlich 7 Tage nachdem die Steckhölzer in den Versuchsgefäßen angesetzt worden waren, wurde bei allen gleichzeitig die C<sup>14</sup>-markierte Glucose appliziert. Es sollte in diesem Experiment untersucht werden, in welchen Zonen des Steckholzes zu bestimmten Zeiten, nämlich  $t_0 + 7$ ,  $+ 26$ ,  $+ 74$  h und  $t_0 + 30$  Tage, C<sup>14</sup>-markierte Substanzen aufzufinden sind, das heisst in welche Richtung der Phloemstrom fließt und ob die Fliessrichtung im Laufe der Stecklingsentwicklung ändert. Es sollte auch ermittelt werden, ob diesbezüglich bei den Steckhölzern mit und ohne Knospen und zwischen den verschiedenen *Populus*-Arten Unterschiede festzustellen seien.



Tabelle 17

Radioaktivität in verschiedenen Steckholzzonen nach Applikation von D-Glucose-C<sup>14</sup>  
 D-Glucose-C<sup>14</sup>-(U)-Applikation bei allen Steckhölzern zur Zeit  $t_0$  (7 Tage nach Versuchsbeginn).  
 Die Radioaktivität ist in «counts per minute» (c.p.m.) angegeben. Nullwert des Messgerätes:  
 $55 \pm 10$  c.p.m. *P. a. m.*: *P. a.* mit Knospen; *P. a. o.*: *P. a.* ohne Knospen; *P. t. m.*: *P. t.* (Chablais)  
 mit Knospen. *P. t. o.*: *P. t.* (Chablais) ohne Knospen; K: Knospe; Z: Zweig;

Steckholz- zonen		Extraktion $t_0 + 7$ h <i>P. a.</i> m.	Extraktion $t_0 + 26$ h <i>P. a.</i> <i>P. a.</i> <i>P. t.</i> <i>P. t.</i> m. o. m. o.				Extraktion $t_0 + 74$ h <i>P. a.</i> <i>P. a.</i> <i>P. t.</i> <i>P. t.</i> m. o. m. o.				Extraktion $t_0 + 30$ Tage <i>P. a.</i> <i>P. a.</i> <i>P. t.</i> m. o. m.		
oben							63	121	86	102	76		74
2 cm	Zone 4						2 K: 170		K: 280		Z: 151		Z: 183
		160	227	115	151	90						209	
2 cm	Zone 3						88	129	86	134	105		82
1,5 cm									K: 339		Z: 105		Z: 99
1,8 cm	Applikationsstelle: zwischen zweitoberster und dritt oberster Knospe												
1,5 cm													
4 cm	Zone 2	64	53	62	60	47	74 (inkl. K)	71	64 (inkl.)	82	71 Z: 54	117	81 Z: 130
4 cm	Zone 1	54	63	50	58	48	50	56	54 (inkl.)	54	77	51	53
unten													

Tabelle 17 zeigt die Resultate: Zur Zeit  $t_0 + 7$  h wurde das erste Steckholz (*P. alba* mit Knospen) untersucht. Es war klar ersichtlich, dass der Phloemstrom zu dieser Zeit in akropetaler Richtung verlief, denn nur im Extrakt der Rinde oberhalb der Applikationsstelle war erhöhte Radioaktivität festzustellen. Zur Zeit  $t_0 + 26$  h war ebenfalls bei allen Varianten nur oberhalb der Applikationsstelle erhöhte Radioaktivität festzustellen, bei den Steckhölzern ohne Knospen weniger ausgeprägt als bei jenen mit Knospen. Zur Zeit  $t_0 + 74$  h war der grösste Teil der Radioaktivität wiederum oberhalb der Applikationsstelle zu messen; bei den Steckhölzern mit Knospen vor allem in den schwellenden Knospen. In diesem Stadium war aber bereits unterhalb der Applikationsstelle ebenfalls Radioaktivität vorhanden. Der Phloemstrom schien also nicht nur in akropetaler, sondern auch in basipetaler Richtung zu verlaufen. In einem späteren Stadium  $t_0 + 30$  Tage, zu welchem Zeitpunkt bereits junge Zweige entwickelt waren, stieg die Radioaktivität unterhalb der Applikationsstelle noch mehr an. Bei *P. alba* mit Knospen wurde sogar in der untersten Zone Radioaktivität gemessen. In diesem Stadium war also die Verlagerung von radioaktiven Substanzen gegen die Basis hin noch deutlicher geworden.

Zusammenfassend kann festgehalten werden: Zu Beginn schien der Phloemstrom nur in akropetaler Richtung zu verlaufen. Später, als die jungen Zweige erschienen

und zu assimilieren begannen, verlief der Strom auch in basipetaler Richtung. Zwischen den Varianten mit und ohne Knospen und den beiden Arten *P. alba* und *P. tremula* war kein grundsätzlich unterschiedliches Verhalten bezüglich der Fliessrichtung des Phloemstromes festzustellen. Dass bei den Radioaktivitätsmessungen in den einzelnen Zonen quantitative Unterschiede zwischen den Varianten mit und ohne Knospen auftraten, war zu erwarten, da der Stoffwechsel und der Stofftransport – wie bereits bei den Untersuchungen über den Stärkeabbau festgestellt worden war – bei Stechhölzern mit Knospen bedeutend intensiver war als bei solchen ohne Knospen.

Tabelle 18

Radioaktivität in verschiedenen Stechholzonen nach zeitlich gestaffelter Applikation von D-Glucose- $C^{14}$

Die Radioaktivität wird in «counts per minute» (c.p.m.) angegeben. Nullwert des Messgerätes:  $55 \pm 10$  c.p.m. Das Auftauen der Stechhölzer war am 5.6. beendet, und am gleichen Tag wurden sie in die Kulturgefäße gebracht. Glu-A: Applikation der D-Glucose- $C^{14}$  (U); K: Knospe; Z: Zweig; E: Extraktion

<i>P. tremula</i> - Stechholz mit Knospen		Glu-A: 5.6. E: 9.6.	Glu-A: 12.6. E: 16.6.	Glu-A: 19.6. E: 23.6.	Glu-A: 26.6. E: 30.6.	Glu-A: 3.7. E: 7.7.
oben						
3 cm	Zone	88	90	115	134	124
	4	K: 60	K: 143	K: 435	Z: 168	Z: 164
3 cm	Zone	121	107	80	192	158
	3	K: 100				
1 cm		K: 82	Z: 175	K: 73	Z: 380	Z: 164
2 cm	Applikationsstelle					
1 cm						
3 cm	Zone	128	119	77	65	73
	2			2 K: 71		
3 cm	Zone	214	106	80	64	76
	1					
unten						

## Versuch 2

Aus Versuch 1 müsste der Schluss gezogen werden, dass bei den Stechhölzern der Phloemstrom von Anfang an bis zum Zeitpunkt, in welchem die jungen Triebe selbst zu assimilieren beginnen, nur in akropetaler Richtung fließt. Diese Resultate würden aber dagegen sprechen, dass die Knospen überhaupt einen Einfluss auf die Wurzelbildung hätten. In der Folge wurde deshalb eine 2. Versuchsserie angesetzt. Im Unterschied zur vorhergehenden wurde die radioaktive Glucose zeitlich gestaffelt aufge-



tragen und die erste Glucoseapplikation unmittelbar nach Ende der Steckholzauf-tauung vorgenommen (Näheres siehe «Material und Methoden»). Da *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzer mit und ohne Knospen in der ersten Serie grundsätzlich das gleiche Verhalten zeigten, wurde dieser Versuch nur noch mit *P. tremula* mit Knospen durchgeführt. Die Ergebnisse dieses Versuches sind in Tabelle 18 dargestellt. Daraus geht hervor, dass ganz zu Beginn des Bewurzelungsversuches (also während etwa der ersten Woche, nachdem die Ruheperiode des Steckholzes abgebrochen worden war) der Phloemstrom in erster Linie basipetal verläuft. Eine Woche später (am 12.6.) wurde die zweite Glucoseapplikation vorgenommen, und wiederum 4 Tage später erfolgte die Extraktion. In der Basis war immer noch Radioaktivität festzustellen. Die grössere Radioaktivität war aber oberhalb der Applikationsstelle aufzufinden. Zu diesem Zeitpunkt also floss der Phloemstrom hauptsächlich in akropetaler Richtung. Diese Tendenz wurde noch ausgeprägter bei den Extraktionen vom 23.6. und vom 30.6. Am 7.7. stieg unterhalb der Applikationsstelle die Radioaktivität wiederum an, der Phloemstrom begann also wieder in basipetaler Richtung zu verlaufen. – In den Faserrückständen war bei beiden Versuchsreihen praktisch keine Radioaktivität festzustellen.

Zusammenfassend (Versuche 1 und 2) kann festgehalten werden: Wird ein Steckholz aus der Ruheperiode herausgenommen und bei den in «Material und Methoden» definierten Bedingungen zur Bewurzelung angesetzt, fliesst der Phloemstrom anfangs (erste Woche) in erster Linie basipetal, später zu gleichen Teilen basipetal und akropetal, nach zirka drei Wochen nur noch akropetal. Etwa von der vierten Woche an beginnt der Phloemstrom wiederum basipetal zu verlaufen.

### 11. IES-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung

Der Zweck dieser Versuche bestand darin, abzuklären, ob bei den verschiedenen Steckhölzern Unterschiede in der IES-Aufnahme (quantitativ), IES-Wanderung und IES-Umwandlung (qualitativ) bestehen.

Die Tabelle 19 gibt Auskunft über die Aufnahme radioaktiver IES und ihre Wanderung beziehungsweise die Wanderung ihrer Umwandlungsprodukte. 2, 7, 14, 23 und 42 Tage nach Beginn der IES-Vorbehandlung wurden einzelne Proben untersucht. Der grösste Teil der mit der IES aufgenommenen Radioaktivität blieb in der Steckholzbasis. Hier war im allgemeinen bei *P. tremula* mit und ohne Knospen eine grössere Radioaktivität messbar als bei *P. alba* und *P. canescens*, was verständlich war, weil *P. tremula* während 110 h vorbehandelt wurde. In den meisten Fällen (ausgenommen einige Steckhölzer mit Knospen) betrug die Gesamtaktivität der 3 oberen Zonen zusammen höchstens  $\frac{1}{8}$  der Radioaktivität der untersten Zone. Bei *P. tremula* fand man in den obersten 2 Zonen immer weniger Radioaktivität als bei *P. alba*. Bei den Steckhölzern mit Knospen war die Radioaktivität in Zone 2, 3 und 4 meistens in den Knospen oder später in den Zweigen in vermehrter Masse aufzufinden. In den Zonen mit grösserer Radioaktivität (1000 c.p.m. und mehr) blieb zusätzlich noch  $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{5}$  der Radioaktivität des Filtratrückstandes als unextrahierbar in den Faserrückständen zurück.

Allgemein kann festgehalten werden, dass zwischen *P. alba*-, *P. canescens*- und *P. tremula*-Steckhölzern mit Knospen in der IES-Aufnahme und -Wanderung keine

## IES-Aufnahme und -Wanderung

[illegible]



prinzipiellen Unterschiede bestehen. Gewisse Schwankungen in den einander entsprechenden Messungen waren auch darauf zurückzuführen, dass das Gesamtvolumen der Steckhölzer nicht immer dasselbe war. Die Zählausbeuten in der untersten Zone von *P. tremula* mit und ohne Knospen unterschieden sich voneinander nur unwesentlich.

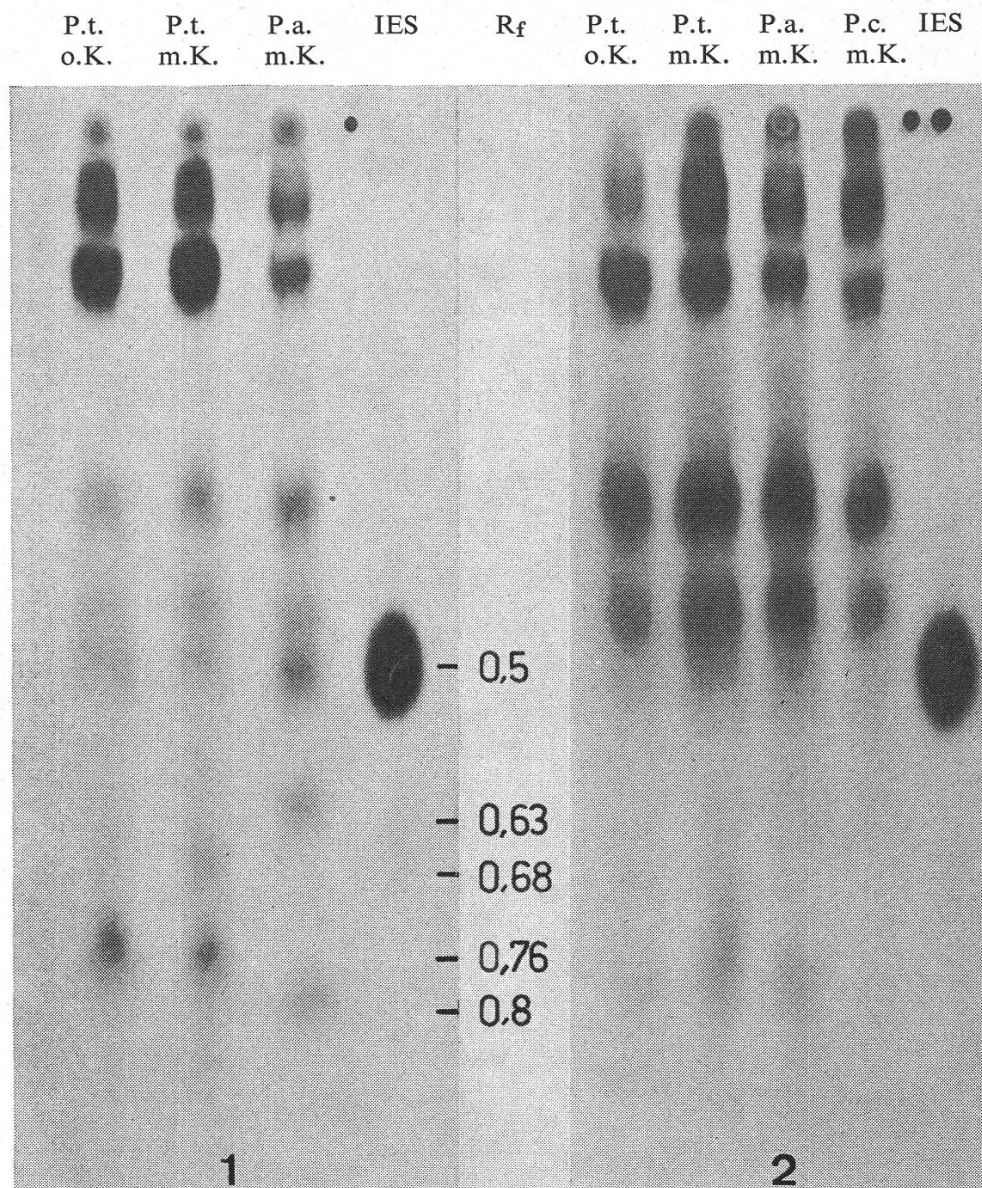


Abbildung 9

Autoradiogramme. Extrakte 2 Tage (1) und 7 Tage (2) nach Vorbehandlungsbeginn (IES);  
m.K.: mit Knospen; o.K.: ohne Knospen

Mit Hilfe der Autoradiographie von Papierchromatogrammen wurde dann untersucht, ob bei den einzelnen Versuchsvarianten Unterschiede im IES-Metabolismus bestehen. Auf Autoradiogramm 1 (Abb. 9) wurden die Extrakte der untersten Zonen, welche unmittelbar nach Ende einer 48stündigen Vorbehandlung hergestellt worden waren, chromatographiert. Auffallend war, dass bei allen drei Varianten (*P. tremula* mit und ohne Knospen und *P. alba* mit Knospen) nur noch sehr wenig radioaktive IES auffindbar war. Im übrigen schien die Hauptmenge der IES bei allen drei Varien-

ten in ähnlicher Weise umgebaut worden zu sein. Auf Autoradiogramm 2 (Abb. 9) wurden die Extrakte der untersten Zonen, welche 7 Tage nach Vorbehandlungsbeginn hergestellt worden waren, chromatographiert. Auch zu diesem Zeitpunkt schienen bei allen Varianten die gleichen radioaktiven Komponenten vorzuliegen. Gewisse quantitative Unterschiede waren allerdings feststellbar. Von der untersten Zone wurden auch die Extrakte, welche 14, 23 und 42 Tage nach Vorbehandlungsbeginn hergestellt worden waren, chromatographiert. Die Ergebnisse unterschieden sich aber nicht wesentlich von denjenigen auf Autoradiogramm 2.

Die einzelnen Flecken auf den Autoradiogrammen wurden nicht identifiziert. Der Zweck dieser Versuche bestand ja in erster Linie darin, zu prüfen, ob zwischen den einzelnen Steckholztypen Unterschiede bestehen oder ob die IES in ähnlicher Weise aufgenommen und umgebaut wird.

#### IV. Diskussion

Bei den Untersuchungen über die spezifische Bewurzelungsfähigkeit von Steckhölzern der verschiedenen zu dieser Arbeit herangezogenen *Populus*-Vorkommen aus der Untergattung *Leuce* konnte eine Korrelation zwischen den morphologischen Merkmalen von Blättern und Knospen und der Steckholzbewurzelungsfähigkeit festgestellt werden. Je mehr bei Hybriden die einzelnen morphologischen Merkmale jenen der reinen *P. alba* entsprachen, um so besser war die Bewurzelungsfähigkeit der Steckhölzer, und umgekehrt, je mehr die einzelnen morphologischen Merkmale den für *P. tremula* typischen näherkamen, um so schlechter war die Bewurzelungsfähigkeit. Es wäre deshalb in einer besonderen Arbeit zu untersuchen, wieweit die Bewurzelungsfähigkeit von entsprechenden Steckhölzern dem Systematiker als charakteristisches Bestimmungsmerkmal bei den oft sehr *P. alba*-ähnlichen *P. canescens*-Hybriden behilflich sein könnte.

Die jahresperiodischen Untersuchungen zeigten, dass Steckhölzer von *P. alba* und *P. canescens*, die im Januar eingesammelt worden waren, am besten, die im Juli eingesammelten am schlechtesten bewurzelten. Diese Ergebnisse sind recht ähnlich jenen Briscoes (1963) bei *Salix nigra*-, *Platanus occidentalis*- und *Populus deltoides*-Steckhölzern. Sauter (1966), der den jahresperiodischen Verlauf der Stärkespeicherung im Strahlenparenchym von *Populus* (Klon aus Sektion *Ageiros*) untersuchte, stellte fest, dass im Januar und Februar (optimale Zeit für die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern) ein Stärkeminimum, im März (immer noch sehr günstig für die Bewurzelung) ein frühjahreszeitliches Stärkemaximum vorhanden war. Die Zeit von Mai bis September war das Stadium der Stärkedeposition. Die Feststellungen von Sauter (1966) stimmen mit jenen Fischers (1890) überein, der die Stärkegehaltsschwankungen in Rinden verschiedener Bäume und Sträucher untersuchte. Es scheint demnach, dass die jahreszeitlichen Schwankungen der Stärkereserven mit der Bereitschaft, beziehungsweise Nichtbereitschaft, des Steckholzes zur Bewurzelung nicht in direktem Zusammenhang stehen.

Die Lichtbedingungen, also Lichtqualität und Beleuchtungsdauer, konnten nicht grundlegend in die Bewurzelung von *Populus*-Steckhölzern eingreifen. Ringwald (1960) empfiehlt für Stecklingsvermehrung Langtagbedingungen, und zwar Ausnützung des natürlichen Tageslichtes mit künstlicher Tagverlängerung. Auch für unsere



Versuche erwies sich diese Versuchsanordnung am günstigsten. Interessanterweise aber erhielten wir beinahe bei allen Versuchen bei Dunkelheit am raschesten Wurzeln. Beurteilte man den allgemeinen Zustand der Steckhölzer (Sprosswachstum und Bewurzelung), so stand der Langtag, bei welchem die höchsten Bewurzelungsprozente und die grösste Wurzelanzahl erhalten wurden, an erster Stelle. Beim Langtag mit ausschliesslicher Kunstlichtbeleuchtung, wobei besonders Lampen mit einem grossen Rotanteil im Spektrum verwendet wurden, wie es Rüniger (1964) empfiehlt, konnten das ganze Jahr hindurch (Tab. 3) nie die guten Bewurzelungsergebnisse des Langtages mit natürlichem Licht erreicht werden.

Nach Bouillenne (1948/49, 1964) wird die Bildung von Adventivwurzeln von drei inneren Faktoren gesteuert, nämlich 1. den Auxinen, 2. dem Faktor X (transportable Komponenten) sowie 3. einem Zellfaktor, bestehend aus einem Enzymsystem, das nur in bestimmten Zellen gebildet wird. Die Gesamtheit dieser Faktoren bezeichnet er als Rhizokalinkomplex. Libbert (1956/57 b) definiert den dritten Bestandteil des Rhizokalinkomplexes nicht als Enzymsystem, sondern als strukturgebundene beziehungsweise zellgebundene Faktoren, von denen einer das physiologische Alter des für die Wurzelbildung in Frage kommenden Gewebes sein soll.

Als Lieferanten für die transportablen Wurzelbildungsfaktoren kommen vor allem die Knospen an den Steckhölzern in Frage. In ihnen sollen die Auxine und der Faktor X gebildet, in Reserve gehalten und bei Bedarf basipetal zum Ort der Wurzelbildung transportiert werden. Schon Van der Lek (1924) stellte in gewissen Fällen fest, dass sich das Entfernen der Knospen ungünstig auf die Kallus- und Wurzelbildung an Steckhölzern auswirkte. Verschiedene Autoren (siehe Libbert, 1956/57 b) fanden, dass Knospen die Wurzelbildung allgemein fördern. Bouillenne und Went (1933) betonen, dass es sich bei dieser Bewurzelungsförderung durch die Knospe nicht um eine Nährstofflieferung handeln kann. Van der Lek (1924) vermutete erstmals hormonale Zusammenhänge. Zum Teil besteht die Knospenwirkung sicher aus einer Auxinlieferung (Overbeek und Gregory, 1945; Libbert, 1956, 1956/57 b; Bouillenne, 1964). Daneben gibt es aber manche experimentelle Resultate, die darauf hinweisen, dass neben dem Auxin noch ein anderer Stoff oder eine andere Stoffgruppe der Knospen, nämlich der von Bouillenne postulierte Faktor X, für die Bewurzelung eine Rolle spielt. Gautheret und Camus (siehe Libbert, 1956/1957 b) vermuten, dass der Faktor X die Wurzelbildung nicht direkt beeinflusst, sondern erst nach seiner Reaktion mit Auxin. Libbert (1956) vertritt die Ansicht, dass die Ableitung des Faktors X aus den Knospen unter Auxinwirkung zustande käme.

Eine gewisse Kontroverse besteht darüber, ob von aussen applizierte Auxine die Wurzelbildung nur bei Anwendung in unphysiologisch hohen Konzentrationen fördern oder auch bei Anwendung in niederen physiologischen Konzentrationen (Libbert, 1956/57 b). Aus den in den Tabellen 10 und 11 dargestellten Versuchsergebnissen, in welchen *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzer zu verschiedenen Zeiten im Laufe eines Jahres mit verschiedenen Indolylbuttersäurekonzentrationen behandelt worden waren, ging in Übereinstimmung mit Libbert (1956/57 b) eindeutig hervor, dass von aussen applizierte Auxine in unphysiologisch hohen Konzentrationen stimulierend in die Wurzelbildung eingreifen. Es ist aber unseres Erachtens nicht anzunehmen, dass in der Kambiumzone, wo die Auxine aktiv sind, dieselben unphysiologischen Konzentrationen herrschen wie in der Aussenlösung. Vielmehr ist zu

vermuten, dass nur sehr wenig Auxin aufgenommen wird und dass die effektiven Auxinkonzentrationen im Kambium bei unseren Vorbehandlungen durchaus physiologisch sind.

Mit keinem andern Wuchsstoff konnte die starke bewurzelungsstimulierende Wirkung der IBS erreicht werden. Gibberellin A<sub>3</sub> bewirkte eine eindeutige Inhibierung der Bewurzelung, jedoch eine Stimulierung des Sprosswachstums.

Dass die Knospen die Hauptlieferanten der transportablen Komponenten des Rhizokalinkomplexes sind, trat in den Resultaten unserer Untersuchungen immer wieder zum Vorschein (vgl. Fadl und Hartmann, 1967). So blieb – ohne IBS-Behandlung – durch Entfernen der Knospen bei *P. alba* die Wurzelbildung aus dem Kallus aus, und es wurden lediglich sogenannte morphologische Wurzeln gebildet (Tab. 10), die aus der Rinde via Lentizellen herauswuchsen. Morphologische Wurzeln sind nach Van der Lek (1924) und Nienstaedt et al. (1958) solche, die aus Wurzelprimordien entstanden sind, welche bereits vor der Knospenentfernung im Stengel angelegt worden waren. Es zeigte sich, dass sogenannte morphologische Wurzeln nur bei *P. alba* und *P. alba*-ähnlichen *P. canescens* (weniger als bei *P. alba*), nie aber bei *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens* und *P. tremula* ausgebildet wurden, was mit den Ergebnissen von Braun und Schlenker (1964) übereinstimmt.

Auffallend war, dass bei entknospten *P. alba*-, entknospten *P. tremula*- und bei *P. alba*-Steckhölzern mit Knospen meist sehr massige Kalli am basalen Stecklingsende gebildet wurden. Vielfach übertrafen die Kalli von entknospten *P. tremula*-Steckhölzern diejenigen von knospenhaltigen *P. alba* beträchtlich. Das bestätigt die Ansicht Van der Leks (1924), dass keine solch nahe Beziehung zwischen Basalkallus- und Wurzelbildung besteht, wie vielfach angenommen wird. Er bezeichnet Basalkallusbildung und Wurzelbildung als zwei voneinander unabhängige Prozesse. Trotzdem sollen nach ihm beide von der Knospe stimuliert werden. Das traf aber für die Basalkallusbildung weder bei *P. alba*- noch bei *P. tremula*-Steckhölzern zu, bei letzteren schien die Anwesenheit der Knospe sogar die Kallusbildung zu verhindern. Wurden die Knospen entfernt, bildeten sich massive Kalli, nie aber Wurzeln. Kallus ist also nicht unbedingt, wie Agricola 1716 erwähnt, eine «materia ad radices promovendas».

Dass bei *P. alba*-Steckhölzern ohne Knospen durch von aussen applizierte Auxine eine beachtliche Wurzelbildung erreicht werden konnte, besagt, dass ein Auxinmangel vorhanden war. Dafür, dass nicht eine den auxinbehandelten *P. alba* mit Knospen ebenbürtige Bewurzelung erhalten werden konnte, mag das Fehlen oder das begrenzte Vorhandensein anderer transportabler Faktoren des Rhizokalinkomplexes (Faktor X) und eine relativ schlechte Ernährung im entknospten Steckholz verantwortlich sein.

Als Ursache für die Nichtbewurzelung von Steckhölzern können ausser dem Fehlen oder dem begrenzten Vorhandensein eines oder mehrerer Faktoren des Rhizokalinkomplexes auch gewisse andere innere Faktoren oder dann Hemmstoffe in Frage kommen.

Eine Reihe unserer Untersuchungen galt der Abklärung der Frage, ob die Nichtbewurzelung bei *P. tremula* auf ein Fehlen von Faktoren des Rhizokalinkomplexes zurückzuführen sei, ob Unterschiede im Stärkehaushalt, im Phloemtransportsystem oder im IES-Metabolismus von *P. alba* und *P. tremula* bestünden oder ob Hemmstoffe vorhanden seien. Selbst bei verlängerter Auxinbehandlung von knospenhaltigen



Steckhölzern von *P. tremula* (Chablais; Tab. 9 und 13) und *P. tremula* (Pfin; Tab. 13) wurde keine Bewurzelung erreicht, und es kann deshalb kaum ein Auxinmangel vorhanden sein. Dass der Faktor X den *P. tremula*-Knospen mangelt, ist nicht auszuschliessen; interessanterweise ist er aber bei genügender Auxinzufuhr zur Wurzelbildung nicht oder nur beschränkt nötig, konnten doch entknospte *P. alba*-Steckhölzer durch Auxingaben allein bewurzelt werden.

Unsere Untersuchungen über den Stärkegehalt und Stärkeabbau bei den verschiedenen Steckhölzern hatten gezeigt, dass allgemein zwischen *P. alba* und *P. tremula* keine wesentlichen Unterschiede im Stärkehaushalt bestehen (Tab. 16). Diese Resultate wie auch die oben erwähnten jahreszeitlichen Stärkeschwankungen zeigen, wie schon Brandon (1939) festgestellt hat, dass der Stärkehaushalt in keinem direkten Zusammenhang mit der Bewurzelungsfähigkeit steht und dass er für die unterschiedliche Bewurzelung von *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern nicht verantwortlich gemacht werden kann.

Bestünden grundsätzliche Unterschiede in der Fliessrichtung und Geschwindigkeit des Phloemstromes zwischen *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern, könnte eine Nichtbewurzelung bei *P. tremula* die Folge davon sein, dass zum Beispiel bei vorwiegend akropetaler Fliessrichtung des Phloemstromes die von der Knospe gelieferten, für die Wurzelbildung notwendigen Komponenten an der Basis fehlen würden. Aus Tabelle 17 ist aber ersichtlich, dass zwischen *P. alba* und *P. tremula* je mit und ohne Knospen bezüglich der Fliessrichtung des Phloemstromes kein grundsätzlich unterschiedliches Verhalten festzustellen war. Bei den Radioaktivitätsmessungen der einzelnen Zonen nach Applikation von Glucose-C<sup>14</sup> traten wohl quantitative Unterschiede zwischen knospenhaltigen und entknospten Steckhölzern auf; das war aber zu erwarten, da der Stoffwechsel, wie bereits bei den Untersuchungen über den Stärkeabbau festgestellt wurde, bei knospenhaltigen Steckhölzern weit aktiver ist als bei entknospten. Auffallend war vor allem der recht aktive basipetale Strom (Tab. 18) zu Beginn des Bewurzelungsversuches, was natürlich eine Voraussetzung ist, dass die Rhizokalin faktoren der Knospen in den untern Steckholzteil gelangen.

Die Untersuchungen über die Indolylessigsäure-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung ergaben, dass die IES (Tab. 19) bei allen *Populus*-Steckhölzern mit und ohne Knospen in ähnlichen Mengen aufgenommen und zum allergrössten Teil in der Basis der Steckhölzer zurückgehalten wurde. Bei knospenhaltigen Steckhölzern scheint in der Regel der akropetale Transport etwas intensiver zu sein als bei entknospten. Die Möglichkeit, dass eventuell bei *P. tremula* mit Knospen zu wenig IES aufgenommen werden kann oder dass IES zwar aufgenommen, aber sofort in den oberen Teil des Stecklings abtransportiert oder sehr rasch katabolisiert und deshalb als notwendiger Faktor in der Rhizogenese ausfallen würde, kann durch die erhaltenen Ergebnisse ausgeschlossen werden. Die Autoradiogramme (Abb. 9) zeigen, dass die IES bei *P. alba*, *P. canescens* und *P. tremula* mit und ohne Knospen in sehr ähnlicher Weise aufgenommen und metabolisiert wird. Bentley (1958) folgert in einer Arbeit, in welcher er unter anderem die Wirkungsweise von Auxinen untersuchte, dass IES (native oder von aussen applizierte) beim normalen Wachstum nicht das physiologisch aktive Auxin zu sein scheine. Wohl komme es in vielen Geweben frei vor, aber nur in geringen Mengen. Es scheine eher als ein Komplex aktiv zu sein. Appliziertes Auxin müsste also zuerst in ein anderes Agens oder einen Komplex umtransformiert werden,

um in der Zelle aktiv sein zu können. Bentleys Hypothese könnte erklären, wieso auf Radiogramm 1 erstaunlicherweise beinahe keine und auf Radiogramm 2 gar keine IES mehr auffindbar war. IES wird möglicherweise unmittelbar nach der Aufnahme zum Teil in die aktive Form übergeführt, zum Teil sicher auch katabolisiert. Cooper (1937/38), der Zitronen- und Apfelsteckhölzer mit IES behandelte, erhielt bei Zitronen gute Bewurzelungsergebnisse, bei Apfelsteckhölzern jedoch erhielt er zu keiner Jahreszeit Wurzeln. Er extrahierte ebenfalls die basalen Steckholzzone und untersuchte die Extrakte in Biotests. Er kam zum Schluss, dass bei beiden – Zitrone und Apfel – nach einer IES-Behandlung gleich viel IES oder wachstumsstimulierende Substanzen wieder aufzufinden waren, und erhielt damit in den Biotests gleichwertige Resultate. Er konnte also weder eine unterschiedliche IES-Aufnahme noch Zerstörung von IES für die unterschiedlichen Bewurzelungsergebnisse verantwortlich machen. Er postuliert, dass bei Apfelsteckhölzern möglicherweise andere Substanzen fehlten, die für die Rhizogenese notwendig sind. Es muss aber betont werden, dass er keine Versuche mit entknospten beziehungsweise entblättrten Steckhölzern durchführte, so dass auch eine Inhibitorenwirkung durchaus möglich gewesen ist.

Im folgenden soll die Frage diskutiert werden, wie weit bei *P. tremula* eventuell Inhibitoren für die Nichtbewurzelung verantwortlich sind.

Da eine Behandlung der *P. tremula*-Steckhölzer mit dem «Antigibberellin» (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid keine verbesserte Bewurzelung zur Folge hatte, kann kaum ein zu hoher natürlicher Gibberellinspiegel verantwortlich sein für ihre Nichtbewurzelung, wie es Libbert und Urban (1964) bei *Convolvulus sepium*-Stecklingen gezeigt haben. Schon Van der Lek (1934) postuliert, dass Knospen unter bestimmten Umständen die Wurzelbildung hemmen, so dass diese auch als Hemmstofflieferanten in Betracht fallen. Ogasawara (1962) nennt als mögliche Gründe für schlechte Bewurzelung: 1. Schwächung der Sensibilität der Zellen gegenüber Wachstumsfaktoren, 2. Fehlen einer für die Bewurzelung notwendigen Substanz und 3. eine Substanz, welche die Bewurzelung verhindert. Jacquiot (in Libbert, 1956/57 b) fand indirekte Hinweise für die Verhinderung der Wurzelbildung durch innere hemmende Faktoren. Er zeigte, dass in vitro kultiviertes Kambialgewebe von *Ulmus* und *Tilia* nach der Isolierung keine Wurzeln formte. Erst nach einigen Passagen konnten die Kulturen (bei Auxinzufuhr) Wurzeln bilden. Er erklärt dies damit, dass während der Passagen spezifische, hemmende Faktoren unbekannter Natur neutralisiert oder eliminiert würden. Dörffling (1963) fand in den schlafenden Knospen von *Acer pseudoplatanus* Inhibitoren, welche die Auxinsynthese blockieren.

Die eigenen Resultate bei den Untersuchungen über den Stärkehaushalt, die Strömungsverhältnisse in der Rinde der Steckhölzer, die IES-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung und die Tatsache, dass Steckhölzer von *P. tremula* (Chablais) im entknospten Zustand nach einer IES-Vorbehandlung bis zu 80% bewurzelten im Gegensatz zu *P. tremula*-Steckhölzern mit Knospen, welche nie Wurzeln ausdifferenzierten, deuten direkt oder indirekt darauf hin, dass in der Knospe ein transportabler Faktor (Inhibitor oder Inhibitorvorläufer) vorhanden sein muss, welcher die Bewurzelung (Primordienbildung und Auswachsen der Wurzel) verhindert.

Libbert (1963) sieht drei Möglichkeiten, wie natürliche Inhibitoren wirken können: 1. Antagonismus mit einem für die Wurzelbildung wesentlichen Hormon, 2. direkte



Hemmung der Entwicklungs- und Wachstumsprozesse und 3. Beeinträchtigung der Enzyme, welche die Bildung von Auxin aus Auxinvorstufen ermöglichen. Libbert (1963) scheint aufgrund seiner Versuche mit Pisuminternodien die dritte Möglichkeit am wahrscheinlichsten. Torrey (1959) meint, Seitenwurzelinhibierung könnte mindestens zwei Gründe haben: 1. spezifische Inhibierung der durch Auxin induzierten Zellteilung, welche zur Bildung des Wurzelprimordiums führt, oder 2. Zerstörung der IES-Aktivität durch ein Oxydationssystem, welches den Hauptinitiator der Zellteilung (Auxin) entfernt. Torrey erachtet die erste Hypothese als wahrscheinlicher, da in seinen Untersuchungen die Inhibitoren nicht nur auf die Wurzelprimordienbildung wirkten, sondern auch auf das Wurzelwachstum.

Libberts (1963) erste Alternative, nämlich Antagonismus der Inhibitoren mit einem für die Wurzelbildung wesentlichen Hormon, und die zweite, nämlich die direkte Hemmung der Entwicklungs- und Wachstumsprozesse, das heisst der auxin-induzierten Wurzelbildung, durch die Inhibitoren, könnte auch für unseren Fall zutreffen (vgl. Torrey, 1959). Allerdings müsste «Antagonismus» im Sinne von kompetitiv interpretiert werden (Libbert erwähnt diese Interpretationsmöglichkeit). Eine durch die Inhibitoren bedingte Beeinträchtigung der Enzyme, welche die Bildung von Auxin aus Auxinvorstufen ermöglichen, scheint in unserem Falle nicht zuzutreffen, sonst müssten auch *P. tremula* (Chablais)-Steckhölzer mit Knospen bei einer Auxinzugabe bewurzeln. Auch Torreys (1959) Hypothese, dass die Inhibitoren identisch wären mit einem Auxinoxydasesystem, kommt bei *P. tremula* kaum in Frage, denn würde die IES bei *P. tremula* mit Knospen qualitativ und quantitativ anders metabolisiert als bei *P. tremula* ohne Knospen, *P. alba* und *P. canescens*, müssten auch auf den Autoradiogrammen (Abb. 9) zwischen *P. tremula*-Steckhölzern mit Knospen einerseits und den anderen Varianten andererseits Unterschiede auftreten.

Da also bei *P. tremula* offenbar Inhibitoren, welche vor allem in den Knospen in Reserve gehalten oder bei deren Austreiben gebildet werden, am Ausfallen der Bewurzelung schuld sind, konnten durch Knospenreduktion bei *P. canescens* (Pfin) und *P. tremula* (Les Trappistes) (Tab. 13 unten) bessere Bewurzelungsergebnisse erhalten werden als bei Steckhölzern mit allen Knospen. Bei *P. tremula* (Chablais) war offenbar die Inhibitorenmenge einer einzigen Knospe noch gross genug, um die Bewurzelung beinahe ganz zu verhindern.

In Pfropfexperimenten versuchten wir, durch eine *P. tremula*-Aufpfropfung die leicht zu bewurzelnde *P. alba*-Unterlage in der Bewurzelungsfähigkeit zu beeinflussen und umgekehrt. Es war jedoch nie möglich, durch eine *P. tremula*-Aufpfropfung in der *P. alba*-Unterlage die Bewurzelung zu verhindern oder auch nur zu vermindern; im Gegenteil, bei einigen Versuchen war sogar – verglichen mit entsprechenden Kontrollen – durch eine *P. tremula*-Aufpfropfung in der *P. alba*-Unterlage eine deutliche Bewurzelungsstimulierung zu verzeichnen. Auch gelang es in keinem Falle, durch eine *P. alba*-Aufpfropfung in der *P. tremula*-Unterlage Wurzeln zu erhalten, obwohl eine 2- bis mehrjährige *P. tremula*-Unterlage, wie sie in den Propfexperimenten vorlag, durch eine 96stündige IBS-Vorbehandlung zu beinahe 100 % zum Bewurzeln zu bringen war. Auch Fadl und Hartmann (1967) konnten durch Aufpfropfung einer leicht bewurzelbaren Birnensorte auf eine schwer zu bewurzelnde in letzterer keine Wurzelbildung induzieren. Mögliche Erklärungen für die Unwirksamkeit der

Inhibitoren – wobei festzuhalten ist, dass es zweifellos noch andere Erklärungen gibt – sind beispielsweise: artspezifisches Verhalten derselben (im Gegensatz zu Bouillenne und Went, 1933), kompetitive Wirkung des von der *P. tremula*-Aufpfropfung herstammenden Auxins gegenüber den von dort stammenden Inhibitoren in der *P. alba*-Unterlage (es ist anzunehmen, dass die *P. tremula*-Aufpfropfung ebenfalls Auxine in basipetaler Richtung transportiert und dass in der Rinde der *P. alba*-Unterlage noch geringe Auxinreserven eingelagert sind). – Es war auffallend, dass eine 24stündige IBS-Vorbehandlung an entknospten *P. alba*-Steckhölzern ein um ein Vielfaches besseres Bewurzelungsergebnis zeigte als eine 96stündige IBS-Vorbehandlung bei entknospten *P. tremula*-Steckhölzern. Diese letztere Tatsache weist darauf hin, dass wahrscheinlich gewisse Inhibitorenreserven in der Rinde von *P. tremula*-Steckhölzern vorhanden sind. Dies könnte erklären, weshalb die relativ niedrigen nativen Auxindosen der *P. alba*-Aufpfropfung nicht imstande sind, in der *P. tremula*-Unterlage Bewurzelung zu induzieren.

Die Inhibitoren in den *P. tremula*-Steckhölzern konnten durch Wässerung, wie es Ooyama (1962) und Tizio (1961 a) empfehlen, nicht entfernt werden. Auch nach einer Kaliumpermanganat- oder Silbernitratvorbehandlung (Ooyama, 1962), wodurch die Inhibitoren ebenfalls entfernt oder inaktiviert werden sollen, erhielt man keine Bewurzelung an *P. tremula*-Steckhölzern.

Mit Wasserextrakten aus Zweigen von *P. tremula* konnte die Bewurzelung von leicht bewurzelnden *P. alba*-Steckhölzern nicht inhibiert werden. Auch umgekehrt konnte mit Wasserextrakten aus Zweigen von *P. alba* die Bewurzelung von *P. tremula*-Steckhölzern nicht induziert werden. Bei einem Versuch, bei welchem den *P. alba*-Steckhölzern zerschnittene *P. tremula*-Knospen ins Nährmedium (Leitungswasser) gegeben wurden, konnte die Bewurzelung von *P. alba*-Steckhölzern zwar bei weitem nicht verhindert, aber doch vermindert werden.

In den Knospen von *P. alba*-Steckhölzern scheinen keine Inhibitoren vorhanden zu sein. Das geht daraus hervor, dass IBS-behandelte, knospenhaltige Steckhölzer von *P. alba* bedeutend besser bewurzeln als IBS-behandelte, entknospte Steckhölzer. In diesem Falle fördert die Knospe die Bewurzelung. Dagegen scheint es wahrscheinlich, dass bei *P. canescens* und *P. tremula* Inhibitoren, welche in der Knospe der Steckhölzer in Reserve gehalten und beim Ansetzen der Steckhölzer zur Bewurzelung basipetal transportiert werden, die durch Auxine induzierte Zellteilung, welche zu den Wurzelprimordien führt, und das Auswachsen der Wurzeln hemmen (*P. canescens*-Steckhölzer) oder sogar ganz verhindern (*P. tremula*-Steckhölzer). Die verschieden starke Hemmung der Wurzelbildung durch die Knospen bei *P. canescens* und *P. tremula* verschiedener Provenienzen kann ohne Schwierigkeiten mit Unterschieden in den gebildeten Inhibitorenmengen erklärt werden. Ist der Inhibitorenspiegel relativ niedrig, wie das offenbar bei *P. canescens* (Pfin) der Fall ist, so können mit verlängerter IBS-Behandlung (siehe Tab. 8) die Inhibitoren infolge grossen Auxinüberschusses kompetitiv ausgeschaltet werden.

Es mag noch erwähnt werden, dass Inhibitoren offenbar sowohl die Wurzel- als auch die Kallusbildung hemmen, wurden doch bei entknospten *P. tremula*-Steckhölzern immer viel kräftigere Kalli gebildet als bei knospenhaltigen. Während für die Ausbildung von Adventivwurzeln Auxine notwendig sind, scheinen diese für Kallusbildung nicht unbedingt oder nur in geringen Mengen erforderlich zu sein.



Vorliegende Arbeit wurde unter Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Meier, Direktor des Botanischen Institutes der Universität Freiburg/Schweiz, durchgeführt, dem ich für die vielen Anregungen und Diskussionen aufrichtig danke.

Herrn Forst-Ing. A. Jendly, Murten, der mir in zuvorkommender Weise umfangreiches Versuchsmaterial zur Verfügung stellte, und Herrn M. Bürki von der HESPA, Luzern, welcher mich über verschiedene *Populus*-Vorkommen im Kanton Wallis informierte, möchte ich an dieser Stelle bestens danken.

Dem Schweizerischen Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung danke ich für finanzielle Unterstützung.

### Zusammenfassung

Bei den untersuchten *P. canescens*-Hybriden konnte eine Korrelation zwischen den morphologischen Merkmalen von Blättern und Knospen und der Steckholz-Bewurzelungsfähigkeit festgestellt werden. Je mehr die morphologischen Merkmale denjenigen der reinen *P. alba* entsprachen, um so besser, je mehr sie denjenigen der reinen *P. tremula* entsprachen, um so schlechter war die Bewurzelungsfähigkeit.

Bei *P. alba*- und *P. canescens*-Steckhölzern zeigten sich mit und ohne IBS-Vorbehandlung jahresperiodische Schwankungen in der Bewurzelungsfähigkeit: Die im Januar eingesammelten Steckhölzer bewurzelten am besten, die im Juli eingesammelten am schlechtesten.

Lichtqualität und Beleuchtungsdauer konnten nicht grundlegend in die Bewurzelung von *Populus*-Steckhölzern eingreifen.

Durch IBS-Applikation erhielt man bei allen untersuchten *Populus*-Arten bessere Bewurzelung: Bei *P. alba*- und *P. alba*-ähnlichen *P. canescens*-Steckhölzern war eine zirka 24stündige, bei *P. tremula*- und *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens*-Steckhölzern eine rund viermal längere IBS-Vorbehandlung erforderlich für eine artspezifisch maximale Bewurzelung. Während bei IBS-behandelten *P. alba* die entknospten Steckhölzer bedeutend schlechter bewurzelten als die knospenhaltigen, waren die Verhältnisse bei *P. tremula* umgekehrt. Dort bewurzelten die IBS-behandelten entknospten Steckhölzer bis zu 80%, die knospenhaltigen jedoch überhaupt nicht. Bei *P. tremula*-ähnlichen *P. canescens*- und bei *P. tremula*-Steckhölzern konnte die Bewurzelbarkeit auch schon durch eine Reduktion der Knospenzahl erhöht werden.

Mit einer *P. alba*-Aufpfropfung konnte weder in der *P. tremula*-Unterlage Bewurzelung induziert werden, noch war es möglich, mit einer *P. tremula*-Aufpfropfung in der *P. alba*-Unterlage die Bewurzelung zu inhibieren.

Es waren bei *P. tremula* und *P. alba* keine Unterschiede im Stärkehaushalt, im Phloemtransportsystem, in der IES-Aufnahme, -Wanderung und -Umwandlung auffindbar, welche für die unterschiedliche Bewurzelung von *P. alba*- und *P. tremula*-Steckhölzern verantwortlich gemacht werden könnten.

In den Knospen von *P. tremula*-Steckhölzern müssen offensichtlich Inhibitoren gebildet werden, die basipetal transportiert werden und die Bewurzelung verhindern.

### Summary

By investigation of *P. canescens* hybrids a correlation was established between morphological features of leaves and buds and the ease of root propagation in cuttings. Propagation was easier the more the hybrids resembled pure *P. alba* and more difficult the more they resembled pure *P. tremula*.

With or without IBA (indolyl butyric acid) pretreatment cuttings of *P. alba* and *P. canescens* exhibited seasonal variations in the ease of root formation. Cuttings taken in January formed roots most readily and those taken in July least readily.

Light quality and period of illumination could not be linked with the ease of root formation of *Populus* cuttings.

By application of IBA better rooting was obtained in cuttings of all varieties of *Populus* studied. To obtain a variety-specific maximum efficiency of root production a 24 hour pretreatment with IBA was necessary in the case of *P. alba* and *P. alba*-like *P. canescens* cuttings. In the case of cuttings of *P. tremula* and *P. tremula*-like *P. canescens* hybrids the pretreatment had to be about four times longer. Debudded IBA treated cuttings of *P. alba* formed roots considerably less efficiently than cuttings on which the buds were retained. The opposite was true for *P. tremula*. 80% of the debudded IBA treated cuttings formed roots whereas none of the cuttings on which the buds were retained did so. Reduction of the number of buds also caused an increase in the efficiency of rooting of *P. tremula* and *P. tremula*-like *P. canescens* cuttings.

The efficiency of root formation of *P. alba* could not be reduced by a graft from *P. tremula*, nor was it possible to increase the root formation of *P. tremula* cuttings by a graft from *P. alba*.

Starch content, phloem transport and IBA uptake, transport and transformation were examined in *P. alba* and *P. tremula*, but no difference was detected which might explain the differences in ease of root formation.

Inhibitors are apparently produced in the buds of *P. tremula* cuttings, are transported basipetally, and hinder root formation.



## Literatur

- Bachelard E.P. und B.B. Stowe. 1963. Rooting of cuttings of *Acer rubrum* and *Eucalyptus camaldulensis*. Aust. J. Biol. Sci. **16**, 751–767.
- Bentley J.A. 1958. The naturally-occurring auxins and inhibitors. Ann. Rev. Plant Phys. **9**, 47–80.
- Blesa C.A. und L. Recalde. 1961. The effect of gibberellic acid on roots. I. The effect of gibberellic acid-lanolin mixture on root development of sugar cane cuttings. Phytion **16**, 183–188.
- Bouillenne R. 1948/49. La rhizogenèse. Arch. Inst. Bot. Univ. Liège **19**, 597–628.
- 1964. Aspects physiologiques de la formation des racines. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. **95**, 193–204.
- und F.W. Went. 1933. Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures des plantes supérieures. Ann. Jard. Buitenzorg **43**, 25–48.
- Brandon D. 1939. Seasonal variations of starch content in the genus *Rosa* and their relation to propagation by stem cuttings. Pomol. and Hort. Sci. **17**, 233–253.
- Braun J. und G. Schlenker. 1964. Das Vorkommen von Wurzelkeimen in den Sprossachsen verschiedener *Populus*-Sorten. Mitt. des Vereins für Forstl. Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung Nr. 14, 65–68.
- Brian P.W. und H.G. Hemming. 1960. Inhibition of rooting of cuttings by gibberellic acid. Ann. Bot. **24**, 407–419.
- Briscoe C.B. 1963. Rooting cuttings of cottonwood, willow and sycamore. J. Forestry **61**, 51–53.
- Cooper W.C. 1937/38. Hormones and root formation. Bot. Gaz. **99**, 599–614.
- Doran W.L. 1957. Propagation of woody plants by cuttings. Mass. Agric. Exp. Sta. Bull. **491**, 1–99.
- Dörffling K. 1963. Die Bedeutung von Inhibitor  $\beta$  für die korrelative Hemmung und für die Winterruhe der Knospen von *Acer pseudoplatanus*. Planta **59**, 436–450.
- Engelbrecht L. und K. Mothes. 1961. The effect of kinetin on the development of roots. Plant and Cell Phys. **2**, 271–276.
- Fadl M.S. und H.T. Hartmann. 1967. Effect of reciprocal bud-graft transfers between Old Home and Bartlett pears and centrifugation on translocation of endogenous growth substances in hardwood cuttings. Phys. Plantarum **20**, 802–813.
- Fischer A. 1890. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. wiss. Bot. **22**, 73–160.
- Jansen H. 1967. Die Wirkung von Gibberellinsäure und Indolyllessigsäure auf die Wurzelbildung von Tomatenstecklingen. Planta **74**, 371–378.
- Katzfuss M. 1965. Über den Kohlenhydrathaushalt verträglicher und unverträglicher Veredelungen zwischen Pfirsich und Pflaume. Flora **156**, 207–230.
- Libbert E. 1956. Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung. II. Die korrelative Beeinflussung der Adventivwurzelbildung durch andere Organe, insbesondere durch die Wurzel. Planta **48**, 157–189.
- 1956/57a. Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung. I. Die Wirkungsweise einiger Komponenten des «Rhizokalinkomplexes». Flora **144**, 121–150.
- 1956/57b. Die hormonale und korrelative Steuerung der Adventivwurzelbildung. Wiss. Z. Univ. Berlin, Math.-Naturwiss. **6**, 315–346.
- 1957. Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung. III. Untersuchung der Hemmstoffe, mittels deren eine Wurzel die Adventivwurzelbildung beeinflusst. Z. Bot. **45**, 57–76.
- 1963. Significance and mechanism of action of natural inhibitors. In: Les régulateurs de la croissance et du développement des plantes. Coll. internat. Gif-sur-Yvette.
- und J. Urban. 1964. Förderung der Stecklingsbewurzelung bei Windepflanzen durch das «Antigibberellin» (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid. Naturwissenschaften **51**, 92–93.
- und E. Krelle. 1966. Wirkung des «Gibberellinantagonisten» (2-Chloräthyl)-trimethylammoniumchlorid (CCC) auf die Stecklingsbewurzelung windender und nichtwindender Pflanzen. Planta **70**, 95–98.
- Marcet E. 1961. Taxonomische Untersuchungen in der Sektion *Leuce* Duby der Gattung *Populus* L. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen **37**, 268–321.
- 1963. Die Aspe und ihr Anbau. Hespa **13** (Nov.), 1–28.
- Miller E.V. 1962. Some observations on the rooting of cuttings of the *Salix viminalis* L. Proc. Pennsylv. Acad. Sci. **36**, 102–109.
- Nienstaedt H., F.C. Cech, F. Mergen, Wang Chi-Wu und B. Zak. 1958. Vegetative propagation in forest genetic and practice. J. Forestry **56**, 826–839.

- Ogasawara R. 1962. Fundamental studies on cuttings of *Pinus thunbergii* I. Cause of low rooting ability of cuttings. J. Jap. Forest. Sci. **44**, 276–281.
- Ooyama N. 1962. Studies on promotion of rooting ability of cuttings from tree species difficult to root. Bull. Gov. Forest Exp. Stat. **145**, 1–141.
- Overbeek J. van und L.E. Gregory. 1945. A physiological separation of two factors necessary for the formation of roots on cuttings. Amer. J. Bot. **32**, 336–341.
- Pilet P.E. 1966a. Effect of p-hydroxybenzoic acid on growth, auxin content and auxin catabolism. Phytochemistry **5**, 77–82.
- 1966b. Action de la kinétine sur la croissance des racines du *Lens*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **75**, 41–53.
- Ringwald F. 1960. Künstliche Pflanzenbestrahlung. Elektrizitätsverwertung **10**, 1–12.
- Rünger W. 1964. Licht und Temperatur im Zierpflanzenbau. Parey, Berlin, Hamburg.
- Sauter J.J. 1966. Untersuchung über die Physiologie der Pappelholzstrahlen. I. Jahresperiodischer Verlauf der Stärkespeicherung im Holzstrahlparenchym. Z. Pflanzenphysiol. **55**, 246–258.
- Shapiro S. 1957. The role of light in the growth of root primordia in the stem of the Lombardy poplar. In Thimann K.V.: The physiology of forest trees. Academic Press, New York.
- Snow A.G. 1938. Use of indolbutyric acid to stimulate rooting of dormant Aspen cuttings. J. Forestry **36**, 582–587.
- Thimann K.V. und A.L. Delisle. 1939. The vegetative propagation of difficult plants. J. Arnold Arboretum **20**, 116–136.
- Tizio R., V.S. Trippi, S.O. Trione und P.G. Almela. 1961a. Rooting studies on grapevine. II. Effect of washing on the rooting capacity. Phytion **16**, 171–176.
- V.S. Trippi, S.O. Trione und P.G. Almela. 1961b. Estudios sobre enraizamiento en vid. IV. Efecto de los acidos 2,4-diclorofenoxyacético, 2,4,5-triclorofenoxyacético, naftalenacético e indolacético y combinaciones de los mismos y con sacarosa, sobre la capacidad de enraizamiento. Phytion **17**, 15–19.
- Torrey J.G. 1959. A chemical inhibitor of auxin-induced lateral root initiation in roots of *Pisum*. Phys. Plantarum **12**, 873–887.
- Van der Lek H.A.A. 1924. Over de wortelvorming van houtige stekken. Mededeel. Landbouwhoogesch. Wageningen **28**, 1, 1–211.
- 1934. Over den invloed der knoppen op de wortelvorming der stekken. Mededeel. Landbouwhoogesch. Wageningen **38**, 2, 1–95.
- Van der Veen K.H. 1965. Licht und Pflanzen. Philips Technische Bibliothek, Endhoven, Holland.
- Vanicek K. 1965. Das Veredeln der Gehölze. 3. Aufl. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag.