

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 82 (1972)
Heft: 1

Artikel: Über die Steckholzbewurzelung bei einheimischen Laubholzarten mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei *Populus tremula* L.
Autor: Schmid, Alois
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-57657>

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: 31.01.2026

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

Über die Steckholzbewurzelung bei einheimischen Laubholzarten mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei *Populus tremula* L.

von Alois Schmid

Institut für botanische Biologie und
Phytochemie der Universität Freiburg (Schweiz)

Manuskript eingegangen am 5. August 1971

Inhalt

- I. Einleitung
- II. Material und Methoden
- III. Resultate
 - 1. Vergleich der Steckholzbewurzelung bei 16 einheimischen Laubholzarten
 - 2. Untersuchungen an *Populus tremula* und *Populus alba*
- IV. Diskussion
 - Zusammenfassung
 - Summary
 - Literatur

I. Einleitung

In einer früheren Arbeit an diesem Institut befasste sich Gemperle (1968) mit äusseren und inneren Faktoren, welche die Steckholzbewurzelung bei Arten der Gattung *Populus* beeinflussen. Insbesondere verglich er die gegensätzlichen bzw. intermediären Bewurzelungseigenschaften der einheimischen Vertreter aus der Sektion Leuce Duby: *Populus alba* L., *Populus tremula* L. und *Populus x canescens* (Ait.) Sm. Als wichtigstes Ergebnis seiner Arbeit kann das Erfassen des Einflusses der Knospen auf die Adventivwurzelbildung gewertet werden. Ausserdem hat Gemperle den Einfluss einer Reihe von äusseren Faktoren und von hormonartigen Substanzen aus den Gruppen der Auxine, Gibberelline und Kinetine auf die Bewurzelung von Steckhölzern untersucht. Er konnte zeigen, dass IBS (4[3-Indolyl]-buttersäure) die Bildung von Adventivwurzeln am wirksamsten förderte.

In der vorliegenden Arbeit wird vorerst der von Gemperle (1968) innerhalb der Gattung *Populus* vorgenommene Vergleich auf eine Reihe anderer einheimischer Laubbaumarten ausgeweitet. Aus der Familie der Salicaceen wird sodann *Salix caprea* L. als ein spezieller „Grenztyp“ in bezug auf die Bewurzelungsfähigkeit einer näheren Analyse unterworfen. Im zweiten Teil der Arbeit werden die Untersuchungen Gemperle's an *Populus tremula* und *Populus alba* vertieft, und es wird versucht, den Bewurzelungsinhibitoren gezielt entgegenzuwirken durch Verabreichung von Nährstoffen, Auxinsynergisten und hormonartigen Substanzen.

II. Material und Methoden

1) Versuchsmaterial

Folgendes Versuchsmaterial wurde aus natürlichen Beständen in der Umgebung Freiburgs beschafft: *Acer pseudoplatanus* L.; *Alnus incana* (L.) Mönch; *Betula pendula* Roth; *Carpinus betulus* L.; *Corylus avellana* L.; *Fagus silvatica* L.; *Fraxinus excelsior* L.; *Quercus robur* L.; *Robinia Pseudo-Acacia* L.; *Salix alba* L.; *Salix caprea* L.; *Ulmus scabra* Mill.; *Tilia cordata* Mill.

Populus x euramericana (Dode) Guinier ‚Serotina‘ wurde vom Forstpflanzgarten des Chablais (bei Sugiez - Fr) erhalten. Das Material von *Populus alba* L. stammte von Le Chablais (Koord. 576 600/200 800/432), dasjenige von *Populus tremula* L. von Heitenried (Koord. 589 700/185 650/750)^{a)}, Chésopelloz (Koord. 571 600/184 100/650)^{b)}, Pfinwald VS (Koord. 613 400/128 350/600)^{c)}, Pfinwald VS (Koord. 614 750/128 600/640)^{d)}.

Das Material wurde, falls nichts anderes vermerkt ist, von Januar bis März eingesammelt. *Populus alba*, sowie in einzelnen Fällen auch *Populus tremula*, wurden durch Herrn Alfred Neumann von der forstl. Bundesversuchsanstalt Wien auf Artreinheit geprüft.

a), b), c), d) Für *Populus tremula* wird in den Tabellen die Herkunft mit dem angeführten kleinen lat. Buchstaben (hinter dem Wort hochstehend) vermerkt.

In den Wintermonaten wurde das Material für Sofortversuche im Freien gelagert. Für Versuche, die nach dem Monat März angesetzt wurden, ist es vorerst eingefroren worden. Die für diese Kälte-Einlagerung auf ca. 20 cm zugeschnittenen Hölzer wurden stufenweise über 0 °C und -4 °C eingefroren (je 24 h pro Stufe) und dann bei -20 °C aufbewahrt. Vor der Verwendung wurden die Hölzer wiederum stufenweise aufgetaut: 1. Stufe: -4 °C. 2. Stufe: +4 °C. 3. Stufe: +18 °C (je 24 h).

Alle Steckhölzer waren Mittelpartien von einjährigen Ruten. Als Herkunftsbäume für das *Populus*-Material dienten 2–5 Jahre alte Individuen. Bei den Wurzelbrutsteckhölzern handelte es sich um Schosse des ersten Jahres, dem Wurzelwerk von ca. 10jährig gefällten Aspen entsprossen.

Die Steckhölzer wurden bei Versuchsbeginn auf die Länge von 15–17 cm zugeschnitten. Der basale Schnitt wurde schräg, unmittelbar unter einer Knospe geführt, der apikale horizontal, etwas über einer Knospe.

2) Allgemeine Versuchsbedingungen und Versuchsauswertung

Alle Versuche wurden in einem Gewächshaus durchgeführt. Die Umweltbedingungen wurden so konstant als möglich gehalten: Tagestemperatur 20–27 °C, Nachttemperatur 17 °C, rel. Luftfeuchtigkeit 70–80%. Während des Sommers wurde nur unter natürlichen Lichtverhältnissen gearbeitet. Während der Wintermonate wurde durch Zusatzbeleuchtung mit Fluoreszenzlampen ein 15-Stunden-Tag erreicht.

Nach der von Gemperle (1968) erarbeiteten Methode wurden die Steckhölzer zu zehn Einheiten in durchlöchernte Brettchen mit Watte eingepasst und in 1-Liter-Konfitürengläser eingestellt. Die Gläser wurden aussen mit schwarzem Plastik umwickelt. Die Einpassung der Hölzer wurde so vorgenommen, dass die 4–5 untersten cm des Holzes ins Wasser tauchten. Nach der Vorbehandlung der Hölzer wurde zur Weiterkultur immer Brunnenwasser verwendet, welches zweimal pro Woche erneuert wurde.

Sofern nichts Spezielles vermerkt wird, beziehen sich die in den Tabellen aufgeführten Resultate auf die durchschnittliche Wurzelbildung an 10 Steckhölzern. Für jede Ermittlung wurden einerseits die Bewurzelungsprozente (Bw%) festgehalten. Sie betreffen die Anzahl der bewurzelten Steckhölzer unabhängig davon, ob nur eine oder viele Wurzeln pro Holz feststellbar waren. Andererseits wurde von den bewurzelten Hölzern die durchschnittliche Wurzelzahl pro Holz (WZ) angegeben. Man hat somit ein doppeltes Kriterium, um das Bewurzelungsvermögen zu erfassen. In einigen Fällen wurde das Wurzelprodukt aus Bw% und WZ gebildet. Insofern nichts anderes vermerkt wird, erfolgte die Auszählung der Wurzeln nach zweimonatiger Versuchsdauer.

3) Verabreichung von Nährstoffen und Wachstumsregulatoren

Die Substanzen wurden nach der „Solution immersion“ Methode (Doran, 1957) den Steckhölzern basal in wässriger Lösung (aqua dest.) zugeführt. Schlecht wasserlösliche Substanzen wurden in wenig Äthanol (96%) gelöst und mit dest. Wasser auf die gewünschte Konzentration verdünnt. Die Steckhölzer wurden während

der jeweils bei den Ergebnissen angeführten Dauer 3–4 cm tief in die Lösung eingetaucht.

Es kamen zur Anwendung als Nährstoffe: $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KNO_3 , L-Arginin, DL-Serin; als wachstumsregulierende Stoffe: 4(3-Indolyl)-buttersäure (IBS), Gibberellin A₃ (GIB), Kinetin (KIN), (\pm) Abscisinsäure-Racemat (ABS), Salicylsäure, Tannin (Gerbsäure), Chlorogensäure, p-Cumarsäure, L-Glutathion (oxydiert), Rutin.

Die Abscisinsäure wurde aus den Laboratorien von Prof. K.W. Cornforth, Sittingburn, Kent, zur Verfügung gestellt. DL-Serin wurde von der Firma Calbiochem geliefert. Alle übrigen Substanzen stammten von der Firma Fluka.

III. Resultate

1. Vergleich der Steckholzbewurzelung bei 16 einheimischen Laubholzarten

1.1. Vergleich bei März-Steckhölzern

Es wurden zu Beginn des Monats März im Verlauf einer Woche Steckhölzer von den häufigsten Laubholzarten der Umgebung von Freiburg gesammelt. Die eine Hälfte davon wurde 24 h basal mit IBS in der Konzentration von 100 mg/l vorbehandelt, die andere Hälfte wurde ohne Vorbehandlung benützt. Beide Steckholzgruppen wurden z.T. mit und z.T. ohne Knospen während zwei Monaten in Brunnenwasser kultiviert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengestellt.

Eine Reihe von Arten zeigte das gleiche Verhalten bezüglich der Adventivwurzelbildung wie es von Gemperle (1968) für *Populus alba* ermittelt worden war. Das natürliche Vermögen dieser Art zur Adventivwurzelbildung wird durch

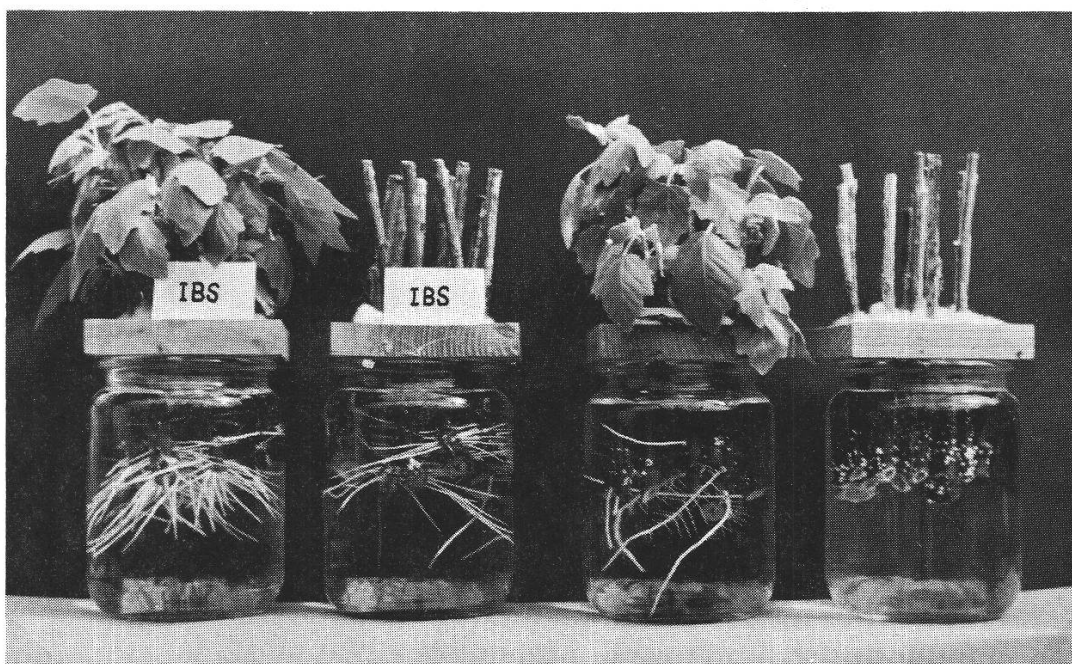


Abb. 1. *Populus alba*, ein guter Bewurzeler. Vorbehandlung und Resultate gemäss Tabelle 1.

Tabelle 1

Das natürliche und das durch IBS beeinflusste Bewurzelungsvermögen
bei Stechhölzern von einheimischen Laubholzarten. Vorbehandlung mit
IBS: 24 h, 100 mg/l. Schnittzeit der Hölzer: Anfang März.

POPULUS ALBA TYP	IBS vorbehandelt				ohne IBS			
	m. Knospen		o. Knospen		m. Knospen		o. Knospen	
	Bw.%	WZ	Bw.%	WZ	Bw.%	WZ	Bw.%	WZ
1. Populus alba	100	18,5	100	17,2	40	1,5	0	-
2. Salix alba	100	28,4	90	14,1	100	19	100	5,2
3. Alnus incana	100	10,1	20	1	50	3,2	0	-
4. Populus canadensis	100	34,5	100	31,1	100	6,9	30	1,3
POPULUS TREMULA TYP								
1. Populus tremula	0	-	50	2,6	0	-	0	-
2. Fraxinus excelsior	0	-	20	3	0	-	0	-
3. Ulmus scabra	0	-	20	1,5	0	-	0	-
4. Betula verrucosa	0	-	10	1	0	-	0	-
SALIX CAPREA TYP								
1. Salix caprea ♂	50	12,4	50	6,8	0	-	0	-
2. Salix caprea ♀	70	8	80	3,7	0	-	0	-
3. Robinia pseudo-acacia	30	3	70	2	0	-	10	1
4. Wurzelbrut von Populus tremula	30	5,7	10	1	0	-	0	-
NICHT BEWURZELNDE ARTEN								
<div> <div>A. <u>Kallusbildende:</u></div> <div> 1. Carpinus betulus 2. Quercus robur 3. Corylus avellana ¹⁾ </div> </div> <div> <div>B. <u>Nicht Kallusbildende:</u></div> <div> 1. Fagus silvatica 2. Acer pseudoplatanus 3. Tilia cordata </div> </div>								
¹⁾ bewurzelte im 3. Monat (siehe Text).								

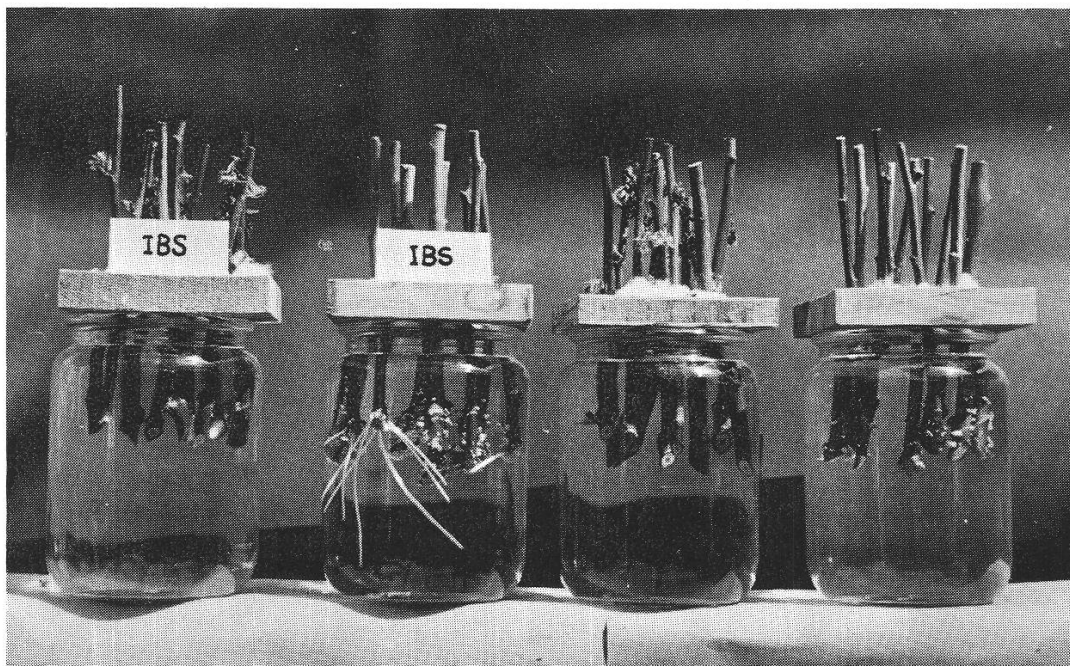


Abb. 2. *Populus tremula*, ein schlechter Bewurzeler. Vorbehandlung und Resultate gemäss Tabelle 1. Da die knospenhaltigen Exemplare keine Wurzeln ausbildeten, sind die Jungtriebe und Blätter frühzeitig abgestanden.

Zugabe von IBS gesteigert. Nach Entfernen der Knospen kommen durchwegs weniger Wurzeln zur Ausbildung. Daraus ist zu schliessen, dass in den Knospen dieser Gruppe die fördernden Stoffe das Übergewicht über die Inhibitoren besitzen (siehe Abb. 1 und Tab. 1).

In einer zweiten Gruppe, die in Anlehnung an die Arbeit Gemperle's als *Populus tremula*-Typ bezeichnet wird, konnten die Steckhölzer nur durch Entfernen der Knospen bei gleichzeitiger Zugabe von IBS zur Bewurzelung gebracht werden. In den Knospen dominiert eine Hemmsubstanz (siehe Abb. 2 und Tab. 1). Es ist hinzuzufügen, dass in dieser Gruppe eine längere IBS-Behandlung auch meistens bessere Bewurzelungsergebnisse zeitigt. Es konnte dies mehrfach an *Populus tremula* und an *Ulmus scabra* festgestellt werden. Zudem ist zu sagen, dass gewisse Hölzer zu artspezifisch günstigeren Jahreszeiten bessere Resultate geben. Die Förderung kann dabei zuweilen so gut sein, dass auch belaubte Exemplare zum Bewurzeln kommen.

Bei einigen unter natürlichen Verhältnissen nicht bewurzelnden Arten scheinen die Knospen keinen Einfluss zu haben. Werden sie mit IBS behandelt, so treten bei entknospten wie bei knospenhaltigen Exemplaren gleicherweise Wurzeln auf. Diese Gruppe wird als *Salix caprea*-Typ bezeichnet (siehe Abb. 3 und Tab. 1). Es ist in dieser Gruppe auch die Wurzelbrut¹⁾ von *Populus tremula* angeführt. In der Tat zeigt diese bezüglich des Bewurzelungsvermögens ein von den gewöhn-

¹ Als Wurzelbrut werden die Wurzelschösslinge bezeichnet, welche den oberflächennahen Seitenwurzeln eines Baumes entspringen und aus dem Boden schießen. Das Wurzelwerk einer älteren Aspe kann z. B. über 1000 m² mit Wurzelbrut bedecken. Besonders intensiv wird das Austreiben von Wurzelbrut gefördert, wenn der Baum gefällt wird und das Wurzelwerk autonom weiterleben kann.

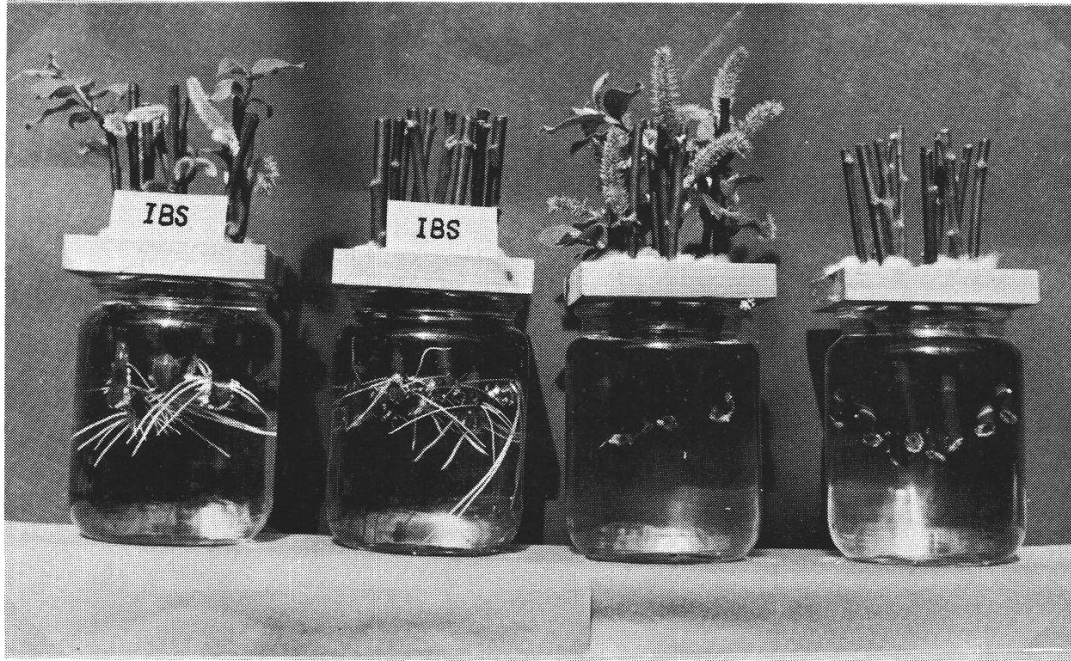


Abb. 3. *Salix caprea*, ein knospenneutraler Bewurzeler. Vorbehandlung und Resultate gemäss Tabelle 1.

lichen Schossen der Pflanze abweichendes Verhalten. Auf die Bewurzelungsfähigkeit der Steckhölzer von Aspen-Wurzelbrut wird im Abschnitt 2.2. noch näher eingegangen.

Schliesslich lassen sich die Steckhölzer einiger Baumarten, die unter natürlichen Verhältnissen nie bewurzeln, auch durch IBS-Behandlung zu keiner adventiven Wurzelbildung stimulieren. Sie lassen sich weder durch Entfernen der Knospen, noch durch Zugabe von IBS umstimmen. Eine Unterabteilung dieser Gruppe zeigt nicht einmal Kallusbildung (Tab. 1). Es muss aber noch auf ein besonderes Verhalten von *Corylus avellana* hingewiesen werden. Die Hölzer dieser Art begannen nach der Beobachtungsdauer von 2 Monaten auf einmal, starke safrangelbe Wurzeln auszutreiben. Nach 3½ Monaten hatten die ursprünglich mit IBS behandelten, jedoch nicht entknospten Hölzer zu 90% bewurzelt bei einem Durchschnitt von 4,4 Wurzeln pro Holz. Dies lässt ein zeitlich bedingtes Abklingen eines Hemmstoffes oder die in den grünen Blättern erfolgte Synthese eines für die Bewurzelung günstigen Wuchsstoffes vermuten.

Es sei noch vermerkt, dass Steckhölzer männlicher und weiblicher Pflanzen der Art *Salix caprea* untersucht wurden. Krüssmann (1954) berichtet nämlich, dass in den wenigen Fällen, wo bei Steckhölzern von *Salix caprea* Bewurzelung eintritt, die Pflanzen oft weiblich sind. Nach den Ergebnissen (Tab. 1) scheint das Bewurzelungsvermögen nicht geschlechtsabhängig zu sein.

1.2. Jahresperiodische Unterschiede bei der Steckholzbewurzelung von ‚*Salix caprea*‘

Im oben angeführten Vergleich über die Bewurzelungsfähigkeit wurde eine Gruppe von Laubholzarten als *Salix caprea*-Typ bezeichnet. Da sich scheinbar in den Steckhölzern dieses Typs die Wuchs- und Hemmstoffe in den Knospen hinsichtlich der

Bewurzelung die Waage halten oder von den Knospen nicht zur Basis hinuntertransportiert werden, erschien eine jahresperiodische Untersuchung von besonderem Interesse. Es sollte damit ein Einblick in das Wuchs-Hemmstoff-Gleichgewicht der Knospen resp. Blätter oder der Transportverhältnisse bei diesen Stoffen erhalten werden.

Ab Juli wurden vom gleichen Busch einer ca. 5jährigen *Salix caprea* (weiblich) zu Beginn eines jeden Monats Steckhölzer geschnitten. Zur Hälfte wurden sie unbehandelt je mit und ohne Knospen bzw. Blättern zum Versuch angesetzt. Zur anderen Hälfte wurden sie jeweils noch während 24 h mit 100 mg/l IBS vorbehandelt. Ab August wurden schon die neu gebildeten Jahrestriebe verwendet, so dass der Verholzungsgrad ab diesem Monat progressiv höher lag. Die Tabelle 2 zeigt eine Übersicht über die jahreszeitlichen Schwankungen im Bewurzelungsvermögen. In der Abbildung 4 wurden diese noch graphisch dargestellt.

Die Adventivwurzelbildung setzt im Dezember kräftig ein und erreicht den Höhepunkt im Februar. Mit dem Knospenaustrieb im April nimmt sie wieder rasch ab. Es sind dabei keine grossen Unterschiede zwischen den knospenhaltigen und den entknospten Hölzern zutage getreten. Ohne IBS-Zugabe wurden sehr

Tabelle 2

Jahresperiodische Schwankungen des natürlichen und durch IBS künstlich verursachten Bewurzelungsvermögens bei Salix caprea ♀. Vorbehandlung mit IBS: 100 mg/l, 24 h.

Monat der Steckholzentnahme	IBS vorbehandelt				ohne IBS			
	m. Knospen		o. Knospen		m. Knospen		o. Knospen	
	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ
Juli ¹⁾ 1969	0	-	0	-	0	-	0	-
August ¹⁾ "	0	-	0	-	0	-	0	-
September ¹⁾ "	0	-	0	-	0	-	0	-
Oktober "	10	2	0	-	0	-	0	-
November "	0	-	10	1	0	-	0	-
Dezember "	30	5,3	100	3,8	10	1	0	-
Januar 1970	90	6,3	90	6,2	0	-	10	1
Februar "	90	9	90	9	0	-	0	-
März "	90	5,5	100	8,9	10	1	0	-
April "	80	4,1	80	7,7	0	-	10	1
Mai ¹⁾ "	0	-	40	5,7	0	-	0	-
Juni ¹⁾ "	0	-	0	-	0	-	0	-

¹⁾ In den Versuchen ohne Knospen wurden Blätter und Knospen entfernt

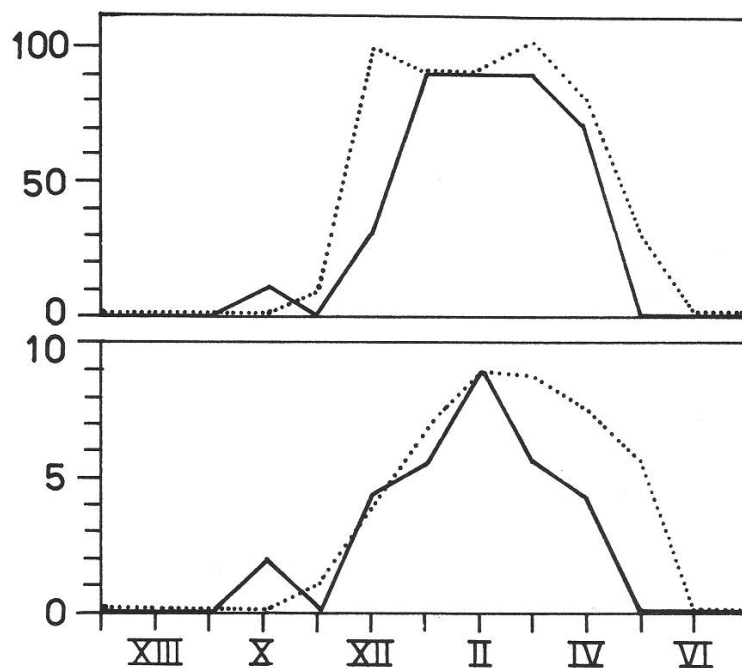


Abb. 4.
Kurve der jahresperiodischen Schwankungen des Bewurzelungsvermögens bei *Salix caprea*, weiblich (nur nach Vorbehandlung mit IBS).
Oben: Bw%. Unten: WZ.
Abszisse: Monate.
Ausgezogen: mit Knospen; punktiert: ohne Knospen.

selten Wurzeln gebildet. Das durch IBS angeregte Bewurzelungsvermögen wird offenbar nicht durch regulierende Inhaltsstoffe der Knospen und Blätter, sondern durch Faktoren im Stengel selbst kontrolliert.

2. Untersuchungen an *Populus tremula* und *Populus alba*

2.1. Jahresperiodische Unterschiede bei der Bewurzelung von Steckhölzern von *Populus tremula*

Wenn die Knospen an den Steckhölzern von *Populus tremula* belassen werden, ist ihr hemmender Einfluss so gross, dass auch durch IBS keine Rhizogenese induziert werden kann. Dies gilt nach Gemperle (1968) zu allen Jahreszeiten. An Januar-Steckhölzern erhielt Gemperle durch IBS-Behandlung bis zu 80% Bewurzelung, wenn die Knospen entfernt wurden. Es sollte nun noch geprüft werden, welchen jahreszeitlich bedingten Schwankungen die durch IBS induzierte Bewurzelung bei entknospten *Populus tremula*-Hölzern unterworfen ist.

Es wurden aus einem jungen *Populus tremula*^b-Bestand während Winter und Frühling in monatlichen Abständen Steckhölzer geschnitten. Sie wurden mit 100 mg/l IBS jeweils mit und ohne Knospen während 1, 2 und 4 Tagen vorbehandelt. Tabelle 3 zeigt die Resultate.

An den entknospten Hölzern wurden mit der eintägigen Vorbehandlung die relativ besten Bw% erhalten. Die Abnahme des Bewurzelungsvermögens mit der längsten Behandlungsdauer kann durch eine Überdosierung an Auxin erklärbar sein. Wenn nämlich hier in wenigen Fällen Bewurzelung eintritt, so ist die WZ relativ hoch. Im Monat Mai scheint vorübergehend eine günstige Phase für die Bewurzelung einzutreten, denn zu diesem Zeitpunkt kommt auch bei belaubten Hölzern bisweilen eine Rhizogenese zustande. Für das Ausbleiben jeder Bewurzelung bei den Steckhölzern vom März kann keine Erklärung gegeben werden.

Tabelle 3

Jahresperiodische Schwankungen des durch IBS künstlich verursachten Bewurzelungsvermögens bei Populus tremula. Vorbehandlung mit IBS: jeweils 100 mg/l. Behandlungsdauer 1, 2, 4 Tage.

	unbehandelt				IBS - 1 Tg.				IBS - 2 Tg.				IBS - 4 Tg.			
	m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.	
	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ
10.Dez.	0	-	0	-	0	-	60	3	0	-	10	1	0	-	0	-
26.Jan.	0	-	0	-	0	-	30	2,3	0	-	20	6,5	0	-	10	6
26.Feb.	0	-	0	-	0	-	50	2,6	0	-	30	2	0	-	30	7,1
23.März	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
23.Apr.	0	-	0	-	0	-	60	1,3	0	-	50	2	0	-	10	8
23.Mai	0	-	0	-	20	5,5	20	2	20	7	40	9	0	-	0	-
24.Juni	- 1)	-	0	-	- 1)	-	0	-	- 1)	-	0	-	- 1)	-	0	-

- 1) Im Juni wurden infolge der unvergleichbaren IBS-Aufnahme (Laubwerk entfaltet) keine Hölzer mit Knospen mehr angesetzt. Ubrigens sterben solche Hölzer bald ab.

2.2. Jahresperiodische Unterschiede bei der Bewurzelung von Steckhölzern aus Wurzelbrut von *Populus tremula*^a

Wie schon im Abschnitt 1.1. erwähnt, zeigen die Steckhölzer, welche aus 1jähriger Wurzelbrut von *Populus tremula*^a geschnitten wurden, ein völlig anderes Verhalten als die von 2–5jährigen Bäumen entnommenen. Wurzelbrutsteckhölzer bildeten unter IBS-Vorbehandlung sowohl an belaubten wie an entknospten Exemplaren Wurzeln. Da erwiesenermaßen die Inhaltsstoffe der Knospen bei *Populus tremula* eine entscheidende Rolle spielen, war eine spezielle Untersuchung der Wurzelbrutsteckhölzer von Interesse.

Die Gewinnung der Steckhölzer erfolgte von einjährigen Wurzelaustrieben. Die Mutterbäume, eine Gruppe von ungefähr 10 Jahre alten Aspen, waren im Vorjahr umgehauen worden. Tabelle 4 zeigt die Resultate dieses Versuchs¹.

¹ Es handelt sich in diesem Versuch zweifelsohne um eine reine *Populus tremula*. Das Steckholzmaterial wurde durch Herrn A. Neumann auf Artreinheit geprüft. In anderen, hier nicht veröffentlichten Versuchen, konnten noch an zwei weiteren Wurzelbrutklonen mit IBS ähnliche Befunde ermittelt werden. Bei einem dieser letztgenannten Klone trat die Wurzelbildung sogar noch an Steckhölzern auf, welche von 2- und 3jährigen Wurzelbrutschösslingen geschnitten worden waren.

Tabelle 4

Jahresperiodische Schwankungen des durch IBS künstlich verursachten Bewurzelungsvermögens bei der Wurzelbrut von Populus tremula. Vorbehandlung mit IBS: jeweils 100 mg/l. Behandlungsdauer 1, 2, 4 Tage.

	unbehandelt				IBS - 1 Tg.				IBS - 2 Tg.				IBS - 4 Tg.			
	m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.		m.Kn.		o.Kn.	
	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ	Bw%	WZ
17.Dez.	0	-	0	-	60	4,7	20	1,5	30	2,6	0	-	40	2,5	10	3
24.Jan.	0	-	0	-	60	3,2	20	1,5	50	1,4	0	-	10	2	0	-
25.Feb.	0	-	0	-	30	5,7	10	1	60	14,7	20	1	20	7	0	-
23.März	0	-	0	-	30	13,3	90	4,7	40	7,7	60	2,7	0	-	10	1
22.Apr.	0	-	10	1	20	28	90	8,6	10	23	90	5,2	0	-	50	4
23.Mai	0	-	0	-	20	17,5	70	8,4	0	-	70	5	0	-	60	4,8

In den ersten drei Wintermonaten ist die Wurzelbildung deutlich ausgeprägter bei den knospenhaltigen Hölzern als bei den entknospten. In den Frühlingsmonaten liegen die Verhältnisse umgekehrt. Das grösste Wurzelprodukt ergibt sich unter 2tägiger Vorbehandlung Ende Februar. Es ist festzustellen, dass die Bw% bei den belaubten Exemplaren in den Frühlingsmonaten zwar abnehmen, die WZ aber sehr hoch sind. Vermutlich wirkt die zugegebene IBS mit dem nativen Wuchsstoff so gut zusammen, dass die optimale Begünstigung der Wurzelbildung überschritten wird. Die Vermutung, dass die nativen Wuchsstoffverhältnisse im April für die Rhizogenese relativ am günstigsten sind, wird noch erhärtet durch die Bewurzelung eines Kontrollexemplars in diesem Monat.

Die Feststellung, dass unter Voraussetzung einer IBS-Zugabe sowohl entknospte wie knospenhaltige Steckhölzer bewurzeln, lässt vermuten, dass in den Knospen von Wurzelbrut-Steckhölzern der in der gewöhnlichen Steckhölzern vorhandene Hemmstoff entweder in geringerer Konzentration vorliegt oder weniger gut basipetal transportiert wird. Auch die Möglichkeit für das Vorhandensein eines für die adventive Rhizogenese besonders günstigen Stoffes ist nicht auszuschliessen.

2.3. Die künstliche Beeinflussung des Bewurzelungsvermögens bei *Populus tremula* durch Ernährungsfaktoren

Im Verlaufe der Bewurzelungsversuche mit *Populus tremula*-Steckhölzern war immer wieder festzustellen, dass die knospenhaltigen Steckhölzer dieser Art frühzeitiger welkten als jene von *Populus alba* (vergl. Abb. 1 und 2).

Van Overbeek et al. (1946) konnten den durch Entblätterung verursachten Ausfall an Bewurzelung bei Steckhölzern von *Hibiscus rosa-sinensis* mit Saccharose und Stickstoffquellen, bei gleichzeitiger Zugabe von IBS, wettmachen.

Tabelle 5

Die Beeinflussung des Bewurzelungsvermögens bei *Populus tremula*^C durch Zugabe von Stickstoffverbindungen und Saccharose. Vorbehandlung mit den Nährstoffen: 1 - 24 h. Vorbehandlung aller Hölzer mit 100 mg/l IBS: 25 - 48 h.

Stickstoff- quelle	ohne Saccharose				mit Saccharose 4 %			
	m. Knospen		o. Knospen		m. Knospen		o. Knospen	
	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ	Bw. %	WZ
Kontrolle	0	-	20	3				
Kontrolle					0	-	50	2,8
(NH ₄) ₂ SO ₄ 1 g/l	0	-	70	1,7	0	-	40	1,5
KNO ₃ 1 g/l	0	-	60	2	0	-	50	1,4
Arginin 10 mg/l	0	-	50	2,2	0	-	50	2,6
Serin 10 mg/l	0	-	70	3,1	0	-	40	3,5

Es war denkbar, dass auch bei den Steckhölzern von *Populus tremula* auf ähnliche Weise das Fehlen gewisser verfügbarer und zur Wurzelbildung notwendiger Nährstoffe durch eine künstliche Zugabe behoben werden könnte. Dementsprechend wurde ein Tastversuch unternommen, um den Steckhölzern diejenigen Stoffe zuzuführen, welche sich in der Arbeit von Van Overbeek als günstig für die Bewurzelung erwiesen hatten. Es wurden in einer ersten 1 tägigen Vorbehandlung die Nährstoffe (NH₄)₂SO₄, KNO₃, Arginin und Serin, sowie Saccharose verabreicht. Dabei wurden jeweils die Konzentrationen gewählt, welche bei Van Overbeek mit *Hibiscus* die besten Resultate gezeitigt hatten, d.h. 1 g/l für die anorganischen und 10 mg/l für die organischen Stickstoffquellen, sowie 4%ige Saccharoselösung. Darauf folgte sofort, während eines weiteren Tages, eine Behandlung mit 100 mg/l IBS. Die Tabelle 5 gibt die Ergebnisse dieses Versuchs wieder.

In keinem Fall erschienen Wurzeln an belaubten Hölzern. Die durch Inhaltsstoffe der Knospen verursachte Hemmung der Wurzelbildung konnte somit nicht behoben werden. Wohl zeigten sich bei den entknospten Hölzern fördernde Einflüsse. Dabei ist aber sonderbarerweise die positive Wirkung der Saccharose-Zugabe mit jener der Stickstoffquellen nie kumulativ. Bei den Stickstoffquellen scheint Serin besonders günstig zu sein für die Wurzelbildung. Bildet man nämlich die Wurzelprodukte, so wird die Zahl 140 nie überschritten, ausgenommen bei der Serinanwendung, wo das Wurzelprodukt auf 220 steigt.

Da in keinem Fall durch die Zuführung von Nährstoffen eine Wurzelbildung an knospenhaltigen Seckhölzern von *Populus tremula* zustande kam, ist die Abklärung und die Aufhebung der Hemmung adventiver Rhizogenese bei dieser Pflanze auf einem anderen Weg zu suchen.

2.4. Die künstliche Beeinflussung des Bewurzelungsvermögens durch hormonartige Substanzen und Hormonsynergisten

2.4.1. Auxin und Auxinsynergisten

Bei *Populus tremula* beobachtete Gemperle (1968) im allgemeinen erst eine auxininduzierte Rhizogenese nach Knospenentfernung. Oben wurde dargelegt, dass bei der Wurzelbrut dieser Art sowohl bei knospenhaltigen wie bei entknospten Steckhölzern mit IBS eine beachtliche Bewurzelung erreicht wird. Als nahe- liegendste Erklärung hierfür wurde das Fehlen des aus den Knospen kommenden Hemmfaktors angegeben. Als weitere Möglichkeit wurde auch die Vermutung ausgesprochen, dass bei Wurzelbrutmaterial gewisse Inhaltsstoffe der Knospen mit der dargereichten IBS zusammen wurzelinduzierend wirken könnten. Dementsprechend wurde nun versucht, den Steckhölzern von gewöhnlichen *Populus tremula*-Jungpflanzen nebst der IBS auch IBS-Synergisten zu verab- reichen. Auf diese Weise wollte man für die Adventivbewurzelung eine ähnlich günstige Situation erreichen, wie sie in der Wurzelbrut von *Populus tremula* vorliegt. Es wurden einige aus der Literatur bekannte Auxinsynergisten aus- gewählt. Besonders Nitsch und Nitsch (1959, 1961, 1962) haben mit dem Hafer- internodien-Test viele Substanzen auf ihren Synergismus mit Auxin geprüft.

Es wurden Wintersteckhölzer von *Populus tremula*^{c)} mit 100 mg/l IBS, zusammen mit verschiedenen Synergisten in den Konzentrationen von 100, 10 und 1 mg/l jeweils einen Tag lang vorbehandelt. Die Synergisten wurden auch noch allein, ohne IBS, angewendet. Tabelle 6 zeigt die Resultate dieses Versuchs.

a) Salicylsäure und Gerbsäure:

Eine Reihe von Phenolcarbonsäuren wurden durch Basu et al. (1969) als Synergisten der IBS bei Bewurzelungsversuchen mit Weichholz-Stecklingen von *Eranthemum tricolor* Nichols zur Anwendung gebracht. Dabei zeigten Salicyl- säure und Gerbsäure in der Konzentration von 1 mg/l eine solche Steigerung der Wurzelzahl, dass fast eine Verdoppelung der alleinigen IBS-Wirkung erreicht wurde.

Unsere Resultate (Tab. 6) bestätigen den Befund der genannten Autoren lediglich für die Salicylsäure-Anwendung bei *Populus tremula*. Allerdings ist hier die stärkste Konzentration von 100 mg/l Salicylsäure die wirksamste. Mit Gerbsäure dagegen ist keine bemerkenswerte Steigerung der Bewurzelung fest- stellbar. Interessanterweise kamen aber auch mehrfach knospenhaltige Exemplare zur Bewurzelung mit Gerbsäure.

Tabelle 6

Beeinflussung der Bewurzelung von *Populus tremula*^c-Steckhölzern durch Zugabe von IBS und synergistisch dazu wirkenden Substanzen. Konzentration von IBS: immer 100 mg/l. Konzentration der Synergisten: 100, 10, 1 mg/l. Vorbehandlung 24 h.

Synergist	100 mg/l						10 mg/l						1 mg/l					
	m. Knospen			o. Knospen			m. Knospen			o. Knospen			m. Knospen			o. Knospen		
	Bw. %	WZ	Bw. %	Bw. %	WZ	WP ¹⁾	Bw. %	WZ	Bw. %	Bw. %	WZ	WP ¹⁾	Bw. %	WZ	Bw. %	Bw. %	WZ	WP ¹⁾
Kontrolle IBS	0	-	30		2,5	75												
Salicyls. IBS	0	-	70		6,1	427	0	-	60		6,3	378	0	-	30	4,6		138
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
Gerbs. IBS	0	-	20		1,5	30	20	8	30		2,6	78	0	-	40	3		120
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
p-Cumars. IBS	0	-	40		2,2	88	0	-	40		2,7	108	0	-	30	4		120
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
Chlorogens. IBS	0	-	50		2,4	120	0	-	50		2,6	130	30	7,3	30	5		150
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
Glutathion IBS	0	-	60		2,2	132	10	11	0		-	0	0	-	30	2		60
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
Rutin IBS	0	-	20		3	60	0	-	40		4,1	164	0	-	50	2,2		110
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-
Scopoletin IBS	0	-	10		4	40	0	-	40		3,7	144	0	-	20	5,5		110
id. ohne IBS	0	-	0		-	-	0	-	0		-	-	0	-	0	-		-

1) WP = Wurzelprodukt

b) *p*-Cumarsäure:

Mendez et al. (1968) untersuchten biochemisch zehn Holzpflanzen auf ihre bewurzelungsfördernden bzw. -hemmenden Inhaltsstoffe. Ihre Analyse wies die Anwesenheit von *p*-Cumarsäure in allen sechs Pflanzen, welche gut bewurzelnde Arten sind, nach. In den vier schlecht bewurzelnden Arten fanden sie keine *p*-Cumarsäure. Diese Substanz ist sonst als ein kräftiger Inhibitor der Zell elongation bekannt. Als Monophenol ist sie nach Tissut (1970) ein Begünstiger der Auxinoxidase und sollte demnach eher der durch IBS ermöglichten Rhizogenese entgegenwirken. Jedoch fand Fernqvist (1966) mit *p*-Cumarsäure im Mung bean-Test eine Förderung der Adventivwurzelbildung in Gegenwart von IBS.

Unser Versuch (Tab. 6) brachte mit IBS und *p*-Cumarsäure keine bemerkenswerte Steigerung der Bewurzelung an entknospten Hölzern.

c) *Chlorogensäure*:

Chlorogensäure zeigt nach Nitsch und Nitsch (1961) einen ausgeprägten Synergismus mit IES (Indolyl-Essigsäure). Sie wird von Rabin und Klein (1957) auch als ein Inhibitor der Auxin-Oxydase geschildert.

Die Resultate mit Chlorogensäure bei *Populus tremula* (Tab. 6) deuten auf einen möglichen Synergismus bei entknospten Exemplaren hin. Bei den knospenhaltigen Hölzern trat mit der Konzentration von 1 mg/l an drei Exemplaren Bewurzelung ein.

d) *Glutathion*:

Nach Nitsch und Nitsch (1961) verursacht diese Substanz eine bis zu 100% gehende Steigerung der Auxinwirkung von IES im Haferinternodien-Test. Sie schien auch deshalb von besonderem Interesse für Bewurzelungsversuche, weil sie gleichzeitig ein Gibberellin-Antagonist sein soll (nach den genannten Autoren). Gibberellin wurde von Gemperle (1968) durchwegs als ein Inhibitor der Rhizogenese bei den untersuchten Steckhölzern von Pappeln nachgewiesen.

Glutathion kam in der oxydierten Form zur Anwendung (Tab. 6). Die Wirkung war uneinheitlich, z.T. fördernd, z.T. hemmend.

e) *Rutin*:

Bate-Smith (1962) isolierte aus den Blättern des guten Bewurzelers *Platanus orientalis* L. Quercetin. Quercetin und die Gruppe der Glycosyl-Quercetine zeigten bei Nitsch und Nitsch (1961) einen sehr ausgeprägten Synergismus mit IES. Dieser äusserte sich bei Quercetin und Rutin (Rhamnoglucosyl-3-quercetin) in einer Steigerung von 150% der reinen Auxinwirkung. Zudem zeigten sich diese Substanzen ohne Einfluss auf GIB.

Im Versuch mit *Populus tremula*, in dem das Rutin gebraucht wurde, sprechen die Ergebnisse (Tab. 6) eventuell für einen leichten Synergismus in den Konzentrationen von 10 mg/l.

f) *Scopoletin*:

Gesto et al. (1967) fanden Scopoletin in *Quercus robur* L. Desgleichen wurde es von Mendez et al. (1962) in *Fraxinus excelsior* L. nachgewiesen. Die genannten Forscher-Gruppen vermuten, dieser Inhaltsstoff sei bei den beiden, als schlechte Bewurzeler bekannten Laubbäumen für die geringe Bewurzelungsfähigkeit verantwortlich zu machen. Scopoletin, ein dem Cumarin ähnliches, ungesättigtes Lakton, zeigte im Haferinternodien-Test von Nitsch und Nitsch (1961) keinen Synergismus mit IBS. Imbert und Wilson (1970) konnten jedoch nachweisen, dass Scopoletin in stärkeren Konzentrationen die Tätigkeit der Auxinoxidase inhibiert. Sie vermuten, dass dieser Substanz, die in den Wurzeln vieler Pflanzenarten vorkommt, eine lebenswichtige Funktion als Regulator des Auxinspiegels zukommt.

Der Versuch mit Scopoletin bei *Populus tremula* (Tab. 6) spricht eher für eine Hemmung der Wurzelbildung in starken Konzentrationen.

Um die Wirkung der als IBS-Synergisten in Betracht gezogenen Substanzen noch etwas übersichtlicher zu machen, wurden in Tab. 6 für die Resultate bei den Steckhölzern ohne Knospen noch die Wurzelprodukte gebildet.

Zusammenfassend kann festgehalten werden:

1. Die untersuchten Stoffe besitzen keinen Wuchsstoffcharakter. In keinem Fall wurden, ohne gleichzeitige Anwendung von IBS, Wurzeln gebildet.
2. Eine synergistische Wirkung mit IBS von der Art, dass auch bei knospenhaltigen Steckhölzern Wurzeln ausgebildet wurden, ist nur in wenigen Fällen eingetreten.
3. Als ein ausgesprochen guter Synergist in Bezug auf die Bildung von Adventivwurzeln bei entknospten Steckhölzern darf lediglich die Salicylsäure bezeichnet werden.

2.4.2. Die Abscisinsäure und ihre Antagonisten (Gibberellin und Kinetin)

Nicht so klar wie bei den Auxinen ist der Einfluss der Gibberelline und Cytokinine auf die Adventivwurzelbildung. Es liegen unterschiedliche Befunde vor (Blesa und Recalde, 1961; Bachelard und Stowe, 1963). Gemperle (1968) behandelte Steckhölzer von *Populus alba* und von *Populus tremula* mit beiden Hormonen. Bei den Hölzern von *Populus alba* stellte er mit Gibberellin (GIB) eine Hemmung der Wurzelbildung fest; die gleiche Beobachtung machte er mit GIB bei den entknospten *Populus tremula*-Hölzern, denen noch IBS zugegeben worden war. Unter Behandlung mit Kinetin (KIN) trat bei *Populus tremula* ebenfalls eine Wurzelhemmung ein, wogegen sich *Populus alba* gegenüber KIN sozusagen neutral verhielt.

Nachdem der Einfluss von IBS, GIB und KIN auf die adventive Rhizogenese bei *Populus alba* und *Populus tremula* studiert worden ist, war es nun angezeigt, die vor kurzem entdeckte Abscisinsäure (ABS) in diese Untersuchungen einzubeziehen. Sie sollte speziell in Wechselwirkung mit GIB und KIN gebracht werden, da beide die adventive Rhizogenese bei diesen Pflanzen hemmen. Nebst neuen Hinweisen bezüglich der unterschiedlichen hormonalen Verhältnisse der beiden Pflanzenarten,

erhoffte man sogar eine mögliche Aufhebung der bekannten Wurzelhemmung bei knospenhaltigen *Populus tremula*-Steckhölzern mittels ABS-Anwendungen. Tatsächlich wiesen auch schon Chin et al. (1969) eine Stimulierung der Wurzelbildung bei *Phaseolus aureus* und *Hedera helix* durch ABS nach. Auch eine gibberellininduzierte Hemmung bei *Phaseolus aureus* konnte durch ABS wieder aufgehoben werden.

ABS wurde zuerst allein, dann paarweise je mit GIB und KIN verabreicht. Da bis anhin für *Populus tremula* zu einer möglichen Rhizogenese immer Auxin notwendig war, wurde bei allen Versuchen durchwegs IBS in konstanter Konzentration zugegeben. Für *Populus alba* wurde zu diesem Versuch ein Klon gewählt, der unter IBS-Zugabe mässig stark bewurzelt. Nach 24-stündiger Vorbehandlung mit IBS, wurde ABS bzw. das Gemisch von ABS mit GIB oder KIN verabreicht. Pro Serie wurden jeweils für die drei verwendeten Substanzen die Konzentrationen 10; 1; 0,1; 0,01 mg/l gebraucht. Da für ABS nach Cornforth (1965) das künstlich hergestellte Racemat ca. zur Hälfte aktiv ist, wurde es in doppelter Menge verwendet. In Abb. 5 wird jedoch nur die Konzentration der effektiv wirksamen (S)-(+)-Abscisinsäure vermerkt.

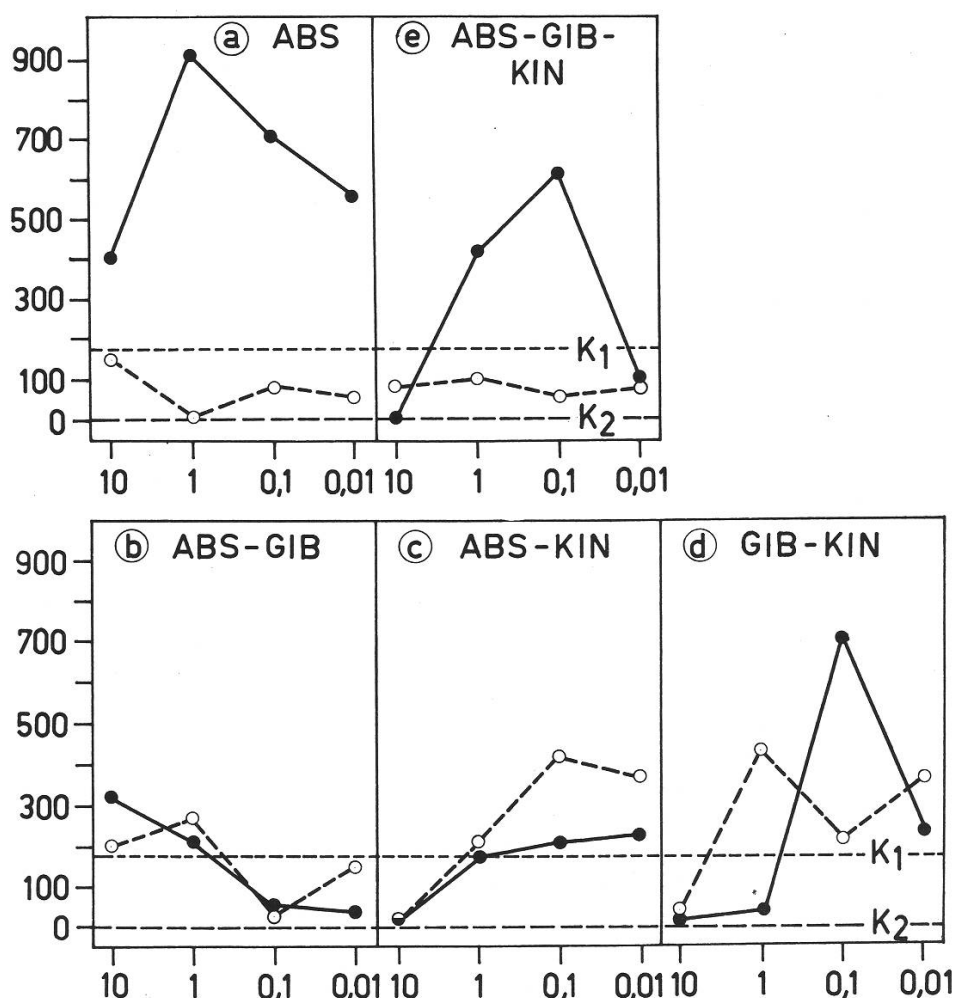


Abb. 5. Die Einwirkung von ABS, GIB und KIN auf die Bewurzelung der Steckhölzer von *Populus alba*. Allgemeine Voraussetzung: 50 mg/l IBS. Abszisse: Konzentration für jede der verwendeten Substanzen in mg/l. Ordinate: Wurzelprodukt. Ausgefüllte Kreise: mit Knospen. Leere Kreise: ohne Knospen. K₁ = Kontrolle mit Knospen; K₂ = Kontrolle ohne Knospen.

a) *Einwirkung von ABS, GIB und KIN auf 'Populus alba'*

Da *Populus alba* rascher bewurzelt als *Populus tremula*, wurden die Erhebungen über die Wurzelbildung schon nach 5 Wochen vorgenommen. In diesem Versuch wurden die dem Stengel entspriessenden Lateralwurzeln, welche bei *Populus alba* infolge der genuinen Wurzelprimordien (Braun und Schlenker, 1964) normalerweise auftreten, nicht ausgezählt; es wurden nur die Adventivwurzeln aus dem Basalkallus berücksichtigt. Für alle Befunde wurden die Wurzelprodukte errechnet (siehe Abb. 5).

Kommt ABS allein zur Anwendung, so wird die Bewurzelung an den belaubten Exemplaren sehr kräftig gefördert. Dabei liegt das Optimum bei der Konzentration von 1 mg/l. Die kleinere Wurzelzahl bei der grösseren Konzentration von ABS ist wohl darauf zurückzuführen, dass die toxische Grenze erreicht wurde. Nekrotische Symptome an der Steckholzbasis, wie Absterben und Aufspringen der Rinde, sprechen für diese Vermutung. Interessanterweise tritt dieser wurzelfördernde Effekt der ABS an den entknospten Hölzern nicht ein (Abb. 5a).

Wird mit ABS zugleich GIB angewendet, so wird der wurzelfördernde Einfluss den ABS auf die knospenhaltigen Hölzer auszuüben vermag, verhindert. Es besteht also ein Antagonismus zwischen beiden Substanzen. Die Resultate an den entknospten Hölzern kommen nun jenen der belaubten Exemplare sehr nahe (Abb. 5b).

Auch wenn ABS mit KIN zusammen verabreicht wird, kommt die durch ABS allein erhaltene günstige Auswirkung auf die Wurzelbildung nicht mehr zustande. Dagegen zeigt sich in den niederen Konzentrationen eine günstige Einwirkung auf die Wurzelbildung bei den entknospten Hölzern (Abb. 5c).

Wenn aber mit GIB und KIN zusammen vorbehandelt wird, so kann scheinbar eine günstige Voraussetzung für die adventive Rhizogenese bei belaubten Exemplaren eintreten. Im beschriebenen Versuch war dies der Fall mit der Konzentration von 0,1 mg/l (Abb. 5d).

Schliesslich wurden alle drei Hormone, ABS, GIB und KIN miteinander angewendet. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind in Abb. 5,e dargestellt. Sie gleichen jenen der Abb. 5,a. Der Befund gleicht also jenem, der unter alleiniger Anwendung von ABS ermittelt wurde. Man kann auf einen Antagonismus zwischen GIB und KIN schliessen. Die starke Hemmwirkung, welche GIB allein gegenüber dem günstigen Einfluss von ABS bei knospenhaltigen Hölzern auszuüben vermag, ist in der kleinsten Konzentration noch sichtbar (vergl. Abb. 5b). Ebenso zeigt sich auch noch die Hemmwirkung von KIN in der stärksten Konzentration (vergl. Abb. 5c). Dementsprechend ist auch der ganze Kurvenverlauf niedriger. GIB und KIN haben einander weitgehend ausgeschaltet zugunsten der ABS-Wirkung. Auch bei den entknospten Exemplaren stimmen die Resultate annähernd mit jenen der Abb. 5a überein.

Zusammenfassend kann festgehalten werden:

1. Bei den Steckhölzern von *Populus alba* können die drei Hormone ABS, GIB und KIN mannigfach und wechselseitig auf die Rhizogenese einwirken.
2. ABS fördert die Wurzelbildung nur an belaubten Exemplaren. Diese positive Einwirkungsmöglichkeit der ABS wird durch GIB und KIN weitgehend blockiert.
3. In der Interaktion mit ABS verhalten sich GIB und KIN antagonistisch zueinander.

b) Einwirkung von ABS, GIB und KIN auf *Populus tremula*

Voruntersuchungen mit dem Steckholzmaterial von *Populus tremula*^d ergaben, dass sie mit der Vorbehandlung durch 100 mg/l IBS (24 h) durchschnittlich zu 30% bewurzelten im entknospten Zustand, während beim Belassen der Knospen keine Wurzeln gebildet wurden. Nach 24-stündiger Vorbehandlung aller Hölzer mit 100 mg/l IBS wurden die drei Hormone genau gleich wie im vorhergehenden Versuch mit *Populus alba* verabreicht. Die Ergebnisse wurden nach 2 Monaten erfasst.

In den verschiedenen Versuchsvarianten, welche gesamthaft 600 Steckhölzer umfassten, wurde der Kontrollwert von 30% Bewurzelung nur zweimal erreicht, und zwar bei entknospten Hölzern. In den beiden genannten Fällen waren GIB und KIN miteinander verabreicht worden. Es ist deshalb anzunehmen, dass sich diese beiden Hormone auch hier gegenseitig abschwächten, so dass wieder nur die IBS-Wirkung für sich zur Auswirkung kam.

Bei den knospenhaltigen Hölzern wurden die 30% nie erreicht. Sporadisch traten 10 oder 20% Bewurzelung auf.

Abschliessend kann hervorgehoben werden, dass bei *Populus tremula* das Bewurzelungsvermögen der Steckhölzer von normalen Jungpflanzen durch die Hormone ABS, GIB und KIN offenbar nicht beeinflussbar ist zugunsten einer adventiven Rhizogenese. Der in den Knospen enthaltene Inhibitor kann durch die genannten Hormone nicht beeinträchtigt werden. Die Hypothese, dass bei *Populus tremula* nur das gegenseitige Verhältnis der verschiedenen Wuchsstoffe zu Ungunsten einer adventiven Wurzelbildung steht, hat kaum ihre Berechtigung. Es ist in dieser Pflanze nach einer arteigenen, speziellen Hemmsubstanz zu suchen.

IV. Diskussion

1) Bedeutung der Knospen

Die Bewurzelungsversuche mit Steckhölzern von 16 einheimischen Laubholzarten haben gezeigt, dass sich diese in Bezug auf ihre Bewurzelungsfähigkeit in vier Gruppen einteilen lassen (Tab. 1: *Populus alba*-Typ, *Populus tremula*-Typ, *Salix caprea*-Typ, nicht bewurzelnde Arten). Sowohl beim *Populus alba*-Typ wie beim *Populus tremula*-Typ wird die Bildung von Adventivwurzeln deutlich durch die Knospen beeinflusst. Es ist daraus ersichtlich, dass die bereits von Gemperle (1968) untersuchten zwei Arten (*Populus alba* und *Populus tremula*) diesbezüglich keine Einzelfälle darstellen.

Die von Komissarov (1964) vertretene Ansicht, dass Knospen und Blätter höchstens als Nährstofflieferanten eine Rolle für die Wurzelbildung spielen, kann auf Grund der Resultate der vorliegenden Arbeit ausgeschlossen werden. Zwar hat die Verfütterung von Saccharose und Stickstoffverbindungen in gewissen Fällen (entknospte Steckhölzer von *Populus tremula*) einen positiven Einfluss auf die Bewurzelung gehabt. Der Effekt war aber immer nur ein quantitativer,

wobei die gleichzeitige Verabreichung von Saccharose und von Stickstoffverbindungen nie kumulativ wirkte.

Die Hypothese Gemperle's (1968), dass bei *Populus tremula* Inhibitoren, die vor allem aus den Knospen stammen, die Bewurzelung verhindern, wird durch verschiedene Ergebnisse der vorliegenden Arbeit gestützt. So ist es z.B. bei im Mai geschnittenen und zum Versuch angesetzten Steckhölzern von *Populus tremula* mit Knospen in einigen Fällen gelungen, Wurzeln zu erhalten. Dies dürfte am ehesten so zu erklären sein, dass zu diesem Zeitpunkt kein basipetaler Transport von Inhibitoren aus den wachsenden Sprossen und Blättern stattfindet.

In manchen Fällen, so bei den Vertretern der *Salix caprea*-Gruppe und bei nicht bewurzelnden Arten (Tab. 1), scheinen eher im Stengel, d.h. wohl vorwiegend in der Rinde vorhandene Inhibitoren die Wurzelbildung zu verhindern. Dies geht schon aus Versuchen Komissarov's (1964) hervor, welcher Extrakte der Spross-Spitzen von *Salix caprea* der gut bewurzelnden *Salix viminalis* und umgekehrt verabreichte, ohne einen Einfluss der Extrakte feststellen zu können. Dass in diesem Falle die Knospen tatsächlich keine grosse Bedeutung haben für die Bewurzelung, geht auch aus den jahresperiodischen Versuchen der vorliegenden Arbeit mit Steckhölzern von *Salix caprea* hervor. Es war in keinem Monat ein klarer Unterschied in der Bewurzelung knospenhaltiger und entknospter Steckhölzer festzustellen.

Es mag hier noch kurz der Sonderfall von *Corylus avellana* besprochen werden. Diese Art ist in Tab. 1 der Gruppe der nicht bewurzelnden Arten zugeordnet worden. Drei Monate nach Versuchsbeginn zeigten jedoch die belaubten Exemplare Wurzelbildung. Es ist dies wohl am ehesten so zu erklären, dass zu diesem Zeitpunkt Wurzel promotoren (vermutlich zusammen mit günstig wirkenden Nährstoffen) in die Stengelbasis transportiert wurden.

2) Das Verhalten der Wurzelbrutsteckhölzer von *Populus tremula*

Die jahresperiodischen Untersuchungen an Steckhölzern von Normalpflanzen und von einjähriger Wurzelbrut zeigten, dass die Wurzelbrutsteckhölzer ein viel besseres Bewurzelungsvermögen besitzen als die Hölzer von Normalpflanzen. Daraus geht hervor, dass das Alter des Gewebes, von dem die Adventivwurzeln gebildet werden, sowie die Rindenanatomie von *Populus tremula* keine Faktoren sind, welche die Bewurzelung bei den Steckhölzern von Normalpflanzen verhindern, wurde doch in beiden Fällen Vermehrungsmaterial von einjährigen, verholzten Jahrestrieben gebraucht. Es müssen deshalb andere Faktoren in Betracht gezogen werden, um dieses unterschiedliche Bewurzelungsvermögen zu erklären.

Es ist anzunehmen, dass sich der Assimilattransport und damit auch der Wuchs- und Hemmstofftransport in Jungtrieben von Normalpflanzen und in Wurzelbrutschossen grundsätzlich unterscheidet. Wenn in den Normalpflanzen die Sprosse und Blätter einmal ausgebildet sind, überwiegt ein basipetaler Assimilattransport. Vorwiegend in den Spross-Enden und Blättern gebildete Inhibitoren können so vermutlich stengelabwärts gelangen und in die Rinde und in die neuen Knospen

eingelagert werden. Wesentlich anders dürften die Transportverhältnisse in den Wurzelbrutschossen sein. Wenn nach dem Fällen des Mutterbaumes die Bildung von Wurzelbrut eingeleitet ist (ebenfalls hormonal gesteuert), so kommen die jungen Triebe sofort in den Vorteil einer anhaltenden Nährstoffzufuhr von Seiten des Wurzelwerkes. Dies erklärt einmal die kräftige Entwicklung der Wurzelbrut-Triebe im Verlauf der ersten Vegetationsperiode. Sodann lässt dies auch vermuten, dass im Vergleich zu den Jahrestrieben mehrjähriger Aspen in den Wurzelbrut-Trieben höchstens ein geringer basipetaler Assimilattransport stattfindet. Dementsprechend dürfte bei Trieben von Wurzelbrut auch die stengelabwärts stattfindende Einlagerung von Inhibitoren in Rinde und Knospen geringer sein, so dass die Wurzelbildung weit weniger gehemmt wird als bei normalen Steckhölzern.

3) Mögliche Promotoren und Inhibitoren der Bewurzelung

In der Absicht, auch bei knospenhaltigen Steckhölzern von *Populus tremula* eine Wurzelbildung zu erreichen, wurde versucht, den nativen Wuchsstoffspiegel günstig zu beeinflussen. Hierfür wurden einesteils Substanzen in Betracht gezogen, welche geeignet sind, die Auxinbildung und die Auxin-Inaktivierung in einer für die Bewurzelung günstigen Art und Weise zu beeinflussen. Andernteils wurden Stoffe mit eigenem Wuchsstoffcharakter geprüft. Um die Auxinbildung zu fördern und seine Inaktivierung zu verhindern, kommen vor allem phenolische Substanzen in Frage. Köves (1964) konnte zeigen, dass Phenolcarbonsäuren die Auxinbildung aus Tryptophan *in vitro* günstig oder ungünstig beeinflussen. Goldacre et al. (1953) konnten in gewissen Fällen eine stimulierende, in anderen eine hemmende Wirkung von phenolischen Verbindungen auf Auxinoxidasen nachweisen. In den eigenen Versuchen mit *Populus tremula* (Tab. 6) kamen sechs Verbindungen mit phenolischen Funktionen zur Anwendung (Salicylsäure, Gerbsäure, p-Cumarsäure, Chlorogensäure, Rutin und Scopoletin).

Vorerst zeigte es sich, dass keine der angewendeten phenolischen Substanzen, wenn sie allein an knospenhaltigen oder entknospten Steckhölzern appliziert wurde, eine wurzelstimulierende Eigenwirkung besitzt, wie dies bei anderen Pflanzen schon nachgewiesen werden konnte (Hess, 1965; Fernqvist, 1966; Basu, 1969). Sodann wurde festgestellt, dass auch bei Verabreichung der verschiedenen phenolischen Substanzen zusammen mit IBS kaum mehr knospenhaltige Exemplare bewurzelten, als bei den Kontrollen mit IBS allein (Tab. 6). An den entknospten Hölzern zeigten Salicylsäure und Chlorogensäure bei gleichzeitiger Applikation mit IBS eine die Wurzelbildung fördernde Wirkung (Tab. 6). Eine ähnliche Wirkung von Salicylsäure und IBS stellten Basu et al. (1969) und Basu (1969) bei Weichholzstecklingen von *Eranthemum tricolor* und bei Schnittlingen von *Phaseolus vulgaris* fest. Wenn aber nach einer allgemein angenommenen Hypothese Monophenole die Auxinoxidasen stimulieren, indes Polyphenole dieselbe inhibieren (Tissut, 1970), so ist anzunehmen, dass die Salicylsäure (ein Monophenol) nicht über die Auxinoxidasen in die Rhizogenese eingreift. Mit guten Gründen kann aber die stimulierende Wirkung der Chlorogensäure durch einen Einfluss auf die Auxinoxidasen erklärt werden, erwies sich doch diese Substanz in den *in vitro* Versuchen von Rabin und Klein (1957), sowie von Gortner und Kent (1958) als ein kräftiger Inhibitor der Auxinoxidasen.

Bei der Prüfung von Substanzen mit eigenem Wuchsstoffcharakter wurde das Hauptgewicht auf die Abscisinsäure gelegt. Diese ist bekanntlich für die Knospenruhe verantwortlich. Es wäre denkbar, dass sie bei *Populus tremula* zu Beginn der Steckholzversuche zur Basis transportiert würde und dort die Bewurzelung verhinderte. Deshalb wurde zunächst durch Bewurzelungsversuche mit *Populus alba* die Aktivität der ABS allein und zusammen mit GIB und KIN abgeklärt.

Es zeigte sich dabei, dass die Bewurzelungsfähigkeit stark erhöht wurde, wenn die Knospen an den Steckhölzern gelassen wurden. Dagegen hob GIB diese Wirkung der ABS wieder auf, desgleichen auch KIN. Diese fördernde Wirkung von ABS auf die Rhizogenese wurde schon von Chin et al. (1969) bei Stecklingen von *Phaseolus aureus* und *Hedera helix* festgestellt. Neuestens berichtete Julliard (1970), dass ABS bei entknospten Stengelstücken von *Vitis vinifera* die Rhizogenese hemmt. Belässt man aber nur eine Knospe an den Stecklingen, so wird bei Licht (und nach vorangegangener Auxinzugabe) die Rhizogenese stimuliert. Unter denselben Bedingungen hemmt GIB die Wurzelbildung. Chin et al. ihrerseits berichten (1969), dass sie mit ABS eine gibberellinbedingte Hemmung der Bewurzelung bei *Phaseolus aureus* wieder aufheben konnten. Hinsichtlich der adventiven Rhizogenese ist der Antagonismus zwischen ABS und GIB somit eindeutig nachgewiesen.

Bei den Steckhölzern von *Populus tremula* zeigte ABS keinen Einfluss auf die Rhizogenese. Eliasson (1969, Versuche nicht publiziert) berichtet, dass in ruhenden Knospen von *Populus tremula*, welche von August bis Oktober eingesammelt wurden, dreimal mehr Inhibitor- β vorhanden war als im gleichen Frischgewicht von wachsendem Stengelgewebe. In der Annahme, dass der Inhibitor- β -Komplex als Hauptkomponente ABS enthält, wäre es denkbar, dass ABS in den Knospen von *Populus tremula* in einer so hohen Konzentration vorliegt, dass die Rhizogenese infolge Überdosierung gehemmt wird. In diesem Fall hätte aber das zugegebene GIB die Wurzelbildung ermöglichen können, was nicht eingetreten ist.

Nach allen Ergebnissen der bereits von Gemperle (1968) durchgeführten und der eigenen Versuche muss in den Knospen von *Populus tremula* ein z.T. in die Rinde transportierter, arteigener Hemmstoff gebildet werden. Bei diesem handelt es sich nicht um eine Auxinoxidase oder eine die Auxinoxidasen aktivierende Substanz. Auch Abscisinsäure fällt als Hemmfaktor bei *Populus tremula* ausser Betracht.

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Meier, Direktor des Institutes für botanische Biologie und Phytochemie der Universität Freiburg/Schweiz, durchgeführt. Ich danke Herrn Prof. Dr. Meier aufrichtig für die vielen Anregungen sowie für die stets sachgerechte und wohlwollende Kritik.

Herrn Prof. J.W. Cornforth, Sittingburn, danke ich für Präparation und grosszügige Zustellung von Abscisinsäure. Desgleichen danke ich Herrn Rolf Schurter für seine Bemühungen um diese Substanz.

Herrn A. Neumann von der forstlichen Bundesversuchsanstalt, Wien, der mehrere Versuchspflanzen auf Artreinheit prüfte, sei ebenfalls an dieser Stelle gedankt. Frau M. Bennefeld bin ich erkenntlich für die Herstellung der Tabellen und Abbildungen.

Zusammenfassung

Bei Steckhölzern von 4 Laubholzarten konnte ein die Bewurzelung stimulierender Einfluss von Seiten der Knospen festgestellt werden. Bei 4 weiteren Arten konnte auf einen Hemmfaktor hingewiesen werden, der in den Knospen lokalisiert ist. *Salix caprea* L. erwies sich als eine knospenneutrale Pflanze bezgl. der Bewurzelungsfähigkeit; zu keiner Jahreszeit wurde ein Unterschied zwischen knospenhaltigen und entknospten Steckhölzern im Bewurzelungsvermögen bemerkt.

Das Bewurzelungsvermögen der Steckhölzer aus Wurzelbrut von *Populus tremula* erwies sich als bedeutend besser als jenes der Steckhölzer von Individualpflanzen. Nach einer Auxinzugabe kamen auch belaubte Hölzer zum Bewurzeln.

Durch Fütterung mit Saccharose, sowie mit anorganischen oder organischen Stickstoffverbindungen, konnte bei entknospten und auxinbehandelten Steckhölzern von *Populus tremula* die Bewurzelung merklich verbessert werden.

Eine simultane Anwendung von IBS mit Substanzen, welche aus der Literatur als Auxinsynergisten bekannt sind, konnte keine Wurzelbildung an den knospenhaltigen Steckhölzern von *Populus tremula* verursachen. Bei den entknospten Exemplaren dagegen erwiesen sich Salicylsäure und Chlorogensäure als Synergisten der IBS.

In verschiedenen Vorbehandlungen der Steckhölzer von *Populus alba*, in denen ABS, GIB und KIN angewendet wurden, trat eine die Wurzelbildung stimulierende Aktivität der ABS zutage. Diese Aktivität war jedoch nur an knospenhaltigen Exemplaren feststellbar, und sie konnte durch GIB oder KIN neutralisiert werden. In der Interaktion mit ABS verhielten sich GIB und KIN als Antagonisten untereinander.

Das Bewurzelungsvermögen bei Steckhölzern von *Populus tremula* konnte durch die verschiedenen Anwendungen von ABS, GIB und KIN, welche bei *Populus alba* wirksam waren, keineswegs beeinflusst werden. Dieser Befund erhärtet die Hypothese von arteigenen, in den Knospen lokalisierten Bewurzelungsinhibitoren.

Summary

The formation of roots by woody cuttings from four angiosperm species was positively influenced by the buds. Root formation by cuttings from a further four species appeared to be influenced by an inhibiting factor present in the buds. Cuttings of *Salix caprea* formed roots with equal facility whether or not the buds were removed.

Cuttings taken from the root suckers of *Populus tremula* formed roots far more readily than normal woody cuttings taken from the tree itself. After auxin treatment even leafy cuttings from suckers produced roots.

Treatment with sucrose or with organic and inorganic nitrogen sources improved the rooting of auxin-treated *P. tremula* cuttings from which the buds had been removed.

Simultaneous application of indolylbutyric acid (IBA) and of substances known to act as synergists of auxin did not lead to any increase of root formation by *P. tremula* cuttings from which the buds had not been removed. After removal of the buds salicylic acid and chlorogenic acid acted as auxin synergists.

Various pretreatments of *P. alba* cuttings with abscisic acid (ABA), GA₃ and kinetin brought to light a stimulatory effect of ABA; it could be neutralised by GA₃ and kinetin. In their interaction with ABA, GA₃ and kinetin were mutually antagonistic.

The rooting ability of *P. tremula* cuttings was not influenced at all by ABA, GA₃ and kinetin treatment. This supports the hypothesis of species-specific, bud-localised inhibitors of root formation.

Literatur

- Bachelard E.P. and B.B. Stowe. 1963. Rootings of cuttings of *Acer rubrum* and *Eucalyptus camaldulensis*. Aust. J. Biol. Sci. 16, 751-67.
- Basu R.N., T.K. Bose, B.N. Roy and A. Mukhopadhyay. 1969. Auxin Synergists in Rooting of Cuttings. Physiol. Plant. 22, 649-52.
- Basu R.N. 1969. Effect of Auxin Synergists in Rooting of French Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Cuttings. Curr. Sci. India 38, 533-35.
- Bate-Smith E.C. 1961. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. Journ. Linn. Soc. 58, 95-173.
- Blesa C.A. and L. Recalde. 1961. The effect of gibberellic acid on roots: I. The effect of gibberellic acidlanolin mixture on root development of sugar cane cuttings. Phyton 16, 183-88.
- 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.
- Chin T.-Y., M.M. Meyer, Jr., and L. Beevers. 1969. Absciscic-Acid-Stimulated Rooting of Stem Cuttings. Planta (Berl.) 88, 192-96.
- Cornforth J.W., B.V. Milborrow, and G. Ryback. 1965. Synthesis of (±)-Abscisin II. Nature (Lond.) 206, 715.
- Doran W.L. 1957. Propagation of Woody Plants by Cuttings. Mass. Agric. Exp. Sta. Bull. 491, 1-99.
- Eliasson L. 1969. Growth Regulators in *Populus tremula*. I. Distribution of Auxin and Growth Inhibitors. Physiol. Plant. 22, 1288-1301.
- Fernqvist I. 1966. Studies on factors in adventitious root formation. Lantbrukshögsk. Ann. 32, 109-244.
- Gemperle H. 1968. Über die unterschiedliche Steckholzbewurzelung bei einheimischen *Populus*-Arten der Sektion *Leuce* Duby. Ber. Schw. Bot. Ges. 78, 287-329.
- Gesto M.D.V., A. Vázques, J. Méndez, E. Vieitez and E. Seoane. 1967. Growth Substances Isolated from Woody Cuttings of *Quercus Robur* L. and *Juglans Regia* L. Phytochem. 6, 1687-93.
- Goldacre P. L., A.W. Galston and R.L. Weintraub. 1953. The Effect of Substituted Phenols on the Activity of the Indoleacetic Acid Oxidase of Peas. Arch. Biochem. Biophys. 43, 358-73.
- Gortner W.A. and M.J. Kent. 1958. The Coenzyme Requirement and Enzyme Inhibitors of Pineapple Indole-Acetic Acid Oxidase. J. Biol. Chem. 233, 731-35.
- Hess Ch.E. 1965. Phenolic compounds as stimulators of root initiation. Plant. Physiol. Suppl. 40, XLV.

- Imbert M.P. and L.A. Wilson. 1970. Stimulatory and Inhibitory Effects of Scopoletin on IAA Oxidase Preparations from Sweet Potato. *Phytochem.* 9, 1787–94.
- Julliard M.B. 1970. Influence de l'acide abscissique sur la rhizogenèse de boutures et de fragments de tiges de vigne de *Vitis vinifera* L. C.R. Acad. Sc. Paris, Série D, 270, 2795–97.
- Komissarov D.A. 1964. Biologicheskie osnovy razmnozheniya drevesnykh rastenii cherenkami. Moskva 1964. Übersetzt 1969: Biological Basis for the Propagation of Woody Plants by Cuttings. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem 1969.
- Köves E. 1964. The Effect of Phenol Carboxylic Acids Occurring in Plants on the In-Vitro Formation of β -Indoleacetic Acid from Tryptophan. *Acta. Bot. Sc. Hung.* 10, 299–307.
- Krüssmann G. 1954. Die Baumschule. Paul Parey, Berlin und Hamburg.
- Méndez J., M.D.V. Gesto, A. Vázquez and E. Vieitez. 1968. Growth Substances isolated from Woody Cuttings of *Alnus Glutinosa* Medic. and *Fraxinus Excelsior* L. *Phytochem.* 7, 575–79.
- Nitsch J.P. et C. Nitsch. 1959. Synergie d'action entre les dérivés de l'acide chlorogénique et l'acide 3-indolyl-acétique. *Bull. Soc. bot. France* 106, 414–17.
- 1961. Synergistes naturels des auxines et des gibbérellines. *Bull. Soc. bot. France* 108, 349–62.
- 1962. Composés phénoliques et croissance végétale. *Ann. Physiol. vég.* 4, 211–25.
- Overbeek J. van; S.A. Gordon, and L.E. Gregory. 1946. An Analysis of the Function of the Leaf in the Process of Root Formation in Cuttings. *Amer. J. Bot.* 33, 100–7.
- Rabin R.S. and R. M. Klein. 1957. Chlorogenic Acid as a Competitive Inhibitor of Indoleacetic Acid Oxidase. *Arch. Biochem. Biophys.* 70, 11–15.
- Tissut M. 1970. Etude physiologique des polyphénols foliaires de quelques arbres. Diss. Grenoble.

Alois Schmid
 Institut de Botanique
 3, rue Albert-Gockel
 1700 Fribourg