

Blomsterknopdannelse hos æbletræer. Nogle virkninger af bæring, vækst og klima

Flower bud formation on apple trees. Some effects of cropping, growth and climate

Poul Hansen og Jørgen Grauslund

Resumé

Blomsterknopdannelse og -udvikling er undersøgt i en række forsøg. Blomsterknopdannelsen aftager med stigende frugt/blad-forhold. Både hos træer med og uden frugt fremmes den af SADH, men hæmmes af GA₃, skudtilvæksten påvirkes af disse stoffer i modsat retning, så at korrelationen mellem skudlængde og blomsterknopdannelse er negativ. GA₃ kan dog også hæmme blomsterknopdannelsen, uden at skudvæksten er tydelig påvirket. Tilbageskæring først i juli og senere knibning hæmmer blomsterknopdannelsen kraftigt. Det samme gør dyrkning i vækstrum, formentlig på grund af skygge, men når der tilføres CO₂ og især hvis temperaturen sænkes, øges blomsterknopdannelsen. Kalium-mangel reducerer frugttilvæksten og øger blomsterknopdannelsen. Træer, hvor alle frugter fjernes, får en forsinket blomstring næste år, hvorimod træer, som naturligt har få frugter, blomstrer som de tidligste næste år. Blomsterknopdannelsen kan variere med sort og med år, men der kan også være en stor individvariation, som ikke umiddelbart kan forklares ved de ovennævnte faktorer. Resultaterne diskuteres i relation til bl.a. en model af Luckwill (1974), hvorefter varigheden af knoppernes plastochron spiller en afgørende rolle for blomsterinduktionen.

Nøgleord: Æbletræer, blomsterknopdannelse, blomstring, vekselbæring, frugtudtynding, beskæring, SADH, gibberellin, lys, CO₂, temperatur, kalium, plastochron.

Forkortelser og forklaringer:

SADH = ravsyre 2,2-dimethylhydrazid.

GA₃ = gibberellinsyre.

Primordie = anlæg.

Nodie = forgrening, hvor et blad eller lignende udvikles fra eller kan udvikles fra.

Plastochron = det tidsrum, der går mellem initieringen (påbegyndelsen) af successive primordier.

Summary

The formation and development of flower buds were investigated in a number of experiments on apple trees in their third to fifth leaf. The formation of flower buds is reduced with increasing fruit/leaf-ratios (Figure 1). At fruiting as well as at defruited trees, the flower bud formation is enhanced by SADH, but inhibited by GA₃, whereas the shoot growth is affected in the opposite way (Figures 2 and 4). However, GA₃ may also affect the flower bud formation without affecting the shoot growth distinctly. Pruning in July and later pinching of newly developed leaves nearly prevent flower bud formation. The same result occurs when trees are cultivated in growth rooms in a greenhouse. This is probably due to effects

of shade. However, a supply of carbon dioxide and especially a lowering of the temperature increase the flower bud formation in the growth rooms. Deficiency of potassium reduces fruit growth and increases flower bud formation. Defruiting delays bloom the following year (Figure 3), whereas natural 'off' trees compared to 'on' trees bloom earlier the next year (Table 6). The results are discussed in relation to the more recent literature on the subject, and it is concluded that the effects observed may largely be explained through effects on the time of bud formation and on the length of the plastochron which again determine the extent of flower initiation.

Key words: Apple, flower bud formation, flowering, biennial bearing, defruiting, pruning, SADH, gibberellin, light, CO₂, temperature, potassium, plastochron.

Indledning

Hos æbletræer dannes blomsteranlæggene i vækstsæsonen året før blomstringen, det vil sige på et tidspunkt, hvor der foregår en betydelig vækstaktivitet i træerne. Det er en kendt sag, at blomsterknopdannelsen kan hæmmes, hvis der er mange frugter på træet, eller hvis der er en kraftig skudvækst, ligesom andre faktorer kan spille ind (Jackson & Sweet, 1972). I en række forsøg på Blangstedgård, hvor det primære formål i de fleste tilfælde har været et andet, er der også konstateret virkninger af forskellige faktorer på blomstermængden. Det berettes der om i det følgende, ligesom resultaterne diskuteres i relation til teorier for mekanismen bag blomsterknopdannelsen i frugttræer.

Materialer og metoder

Der omtales resultater fra nedennævnte forsøg, hvoraf nogle er beskrevet tidligere. Træerne var, med undtagelse af forsøg H, plantet i kar, som regel mindst een sæson før forsøget er udført. Hvor intet andet er nævnt, stod træerne i en porøs jord i 15 liters plasticar med dræn, og der blev dagligt i vækstsæsonen vandet med 1-6 liter standard-næringsopløsning pr. kar (indhold i milliekvivalenter pr. liter vand: 10-15 N, 4 P, 2,5 K, 3,5 Mg, ca. 5 Ca, desuden mikronæringsstoffer). Om vinteren blev træerne flyttet ind i en lade.

Frugttantal og -udbytte er i de fleste tilfælde bestemt for hvert træ, og i nogle tilfælde er bladmængde (samlet tørvægt eller areal pr. træ) og skudlængde målt om efteråret. Blomstermængden næste forår er bedømt ved tællinger eller ved karakterer, hvor 100 = maximal blomstertæthed, 0 = ingen blomster.

Forsøg A. Grundstammer af M 7 A blev i foråret 1969 håndpodet med 'Gråsten' alene eller med to kviste pr. grundstamme af henholdsvis 'Gråsten' og 'Golden Delicious'; disse blev tiltrukket med to stammer pr. træ. Frugterne blev fjernet tidligt på sæsonen indtil 1972, hvor der den 14. juli blev udtyndet på forskellig måde, så at der var træer helt uden frugt, træer med frugt på alle grene, samt træer med en bærende og en ikke-bærende hovedgren på samme træ. Frugterne af 'Gråsten' blev høstet den 5. september, af 'Golden Delicious' i oktober.

Forsøg B. 'Golden Delicious'/M 26 i deres 3. vækstår i 1973, plantet i kar vinteren forud. Træerne stod på friland fra om foråret. Den 28. juni 1973 blev nogle af træerne flyttet i plasticabiner i et væksthuse. Hver kabine målte 5,5 × 2,25 m og var 2,5 m høj. Når temperaturen i kabinen var under en termostatindstillet temperatur, blev rummets luft cirkuleret gennem en eternitkanal med huller i siderne, anbragt på gulvet i rummets længde. Når temperaturen steg over den ønskede, blev der trukket luft ind gennem kanalen udefra (Grauslund og Hansen, 1975). Fra den 28. juni etableredes følgende behandlinger á hver 10 træer: 1) Træer i plasticabine. 2) Som 1, men der blev tilført 37 liter CO₂ ca. hveranden time, når det var lyst. Når ventilerne udadtil var lukkede (især morgen, aften og i gråvejrr), steg CO₂-koncentrationen herved til 500-600 ppm. 3) Træer i plasticabine med kølespiral anbragt i ventilationskanalen. 4) Træer udendørs. - Frugterne blev høstet den 28. oktober.

Forsøg C. (Hansen, 1977a). Grundstammer M 9 blev i august 1971 okuleret med hver 2 knopper, enten begge af 'Gråsten', begge af 'Golden Delicious', eller en af hver sort. Den 2. juli 1974 blev træerne udtyndet, så at der som i forsøg A opstod forskellige kombinationer af bærende og ikke-bærende grene på samme træ. På en del af træerne blev årsskuddene, til dels grenene, skåret tilbage, og nye blade blev herefter knebet af. Andre træer beholdt årsskuddene, en ringe terminal vækst skete dog efter den 2. juli. Den 19. juli blev nogle af træerne flyttet ind i ventilerede plasticabiner som i forsøg B. Frugter af 'Gråsten' blev høstet den 13. september, af 'Golden Delicious' den 2. oktober.

Forsøg D. (Hansen, 1980). 'Golden Delicious' på M 7A og MM 106 i deres 4. eller 5. vækstår i 1972, hvor de blomstrede rigeligt. Ca. 1. juli blev der udtyndet til forskellig frugtmængde pr. træ. Også i 1973 blev der udtyndet i varierende grad. Træerne stod i 30 liters plasticar, og kvælstof blev tilført på forskellige tidspunkter i løbet af vækstsæsonen, men der er kun medtaget træer, hvor der ikke kunne iagttages nogen tydelig virkning af for ringe kvælstoftilførsel på blomstermængden.

Forsøg E. (Hansen & Grauslund, 1978). 'Golden Delicious'/M 9 blomstrede kraftigt i deres 3. vækstår i 1974. Den 15. juni blev frugterne fjernet fra halvdelen af træerne, og af hvert hold blev nogle sprøjtet med 2500 ppm SADH, andre med 1000 ppm GA₃, mens igen andre forblev usprøjtede. Desuden blev frugterne fjernet på nogle usprøjtede træer henholdsvis 19. juli og 10. september. Der var mindst 9 træer pr. behandling. Den 20. maj 1975 blev blomstringsstadiet vurderet efter en skala, hvor 10 = åben blomst, 7 = ballon, 3 = uåbnede knopper med farve, 0 = grønne blomsterknopper. Den 9.-13. juni, hvor der endnu ikke havde været noget blomster- eller frugtfald, blev de unge frugter pillet af og talt for hvert træ.

Forsøg F. 'Golden Delicious'/M 9, blev i 1975 plantet i en blanding af lige dele sphagnum, udvasket strandsand og peralite. I 1976, deres 3. vækstår, blev de vandet med 1) standard-næringsopløsning eller 2) tilsvarende, men uden kalium. I 1977 fortsatte halvdelen af træerne, som var uden kalium i 1976, med at være uden kalium, mens resten af dem fik normal kalium-tilførsel. Der var mindst 24 træer pr. behandling.

Forsøg G. 3 hold af 'Cox's Orange', 4. vækstår på MM 106, 5. vækstår på MM 106 og 5. vækstår på M 26, hver på 48 træer, blev den 13. juni 1977 delt og behandlet efter følgende plan: 1) usprøjtet, 2) sprøjtet med 2000 ppm SADH, 3) sprøjtet med 500 ppm GA₃. Den 20. juni blev alle frugter fjernet på halvdelen af træerne inden for hvert af disse hold. Næste forår blev blomsterstandene talt for hvert træ, og den 29. maj blev blomstringsstadiet vurderet ud fra en skala, hvor 100 = alle blomster åbne, 0 = ingen blomster åbne.

Træerne blev plantet i 30 liters kar i foråret 1976.

Forsøg H. 'Summerred'/MM 111 i markkultur, plantet forår 1970. Efter at træerne blev udtyndet på forskellig måde i 1976, varierede blomstertætheden mellem de enkelte træer, og denne variation fortsatte de følgende år p.gr.a. vekselbæring. I 1979 var der forskelle fra moderat til meget kraftig blomstring. Foruden karakterer for blomstertæthed blev det den 24. og 25. maj 1979 vurderet trævis, hvor mange af de gennemsnitlig 6 blomster pr. spore, som var sprunget ud.

Resultater

'Gråsten'

Bæring og tilbageskæring. I forsøg A er blomstringen god efter forskellige bæringsgrader, kun et træ med særlig mange frugter viser en tydelig reduktion (tabel 1). Derimod er blomstringen meget ringe efter forskellige behandlinger i forsøg C, også uden tilbageskæring af skud, selv om de relativt store frugter tyder på, at bæringen ikke har været af større styrke end i forsøg A. Der synes altså at kunne være forskelle mellem hold eller år, som ikke umiddelbart kan forklares ved forskelle i frugtmængden. Modsat 'Gråsten' blomstrede uknebnede 'Golden Delicious' i forsøg C godt (tabel 2), også selv om de var podet sammen med 'Gråsten'.

'Golden Delicious'

Bæring og skudvækst. Blomstertætheden aftager med stigende frugt/blad-forhold året før (figur 1). Sammenhængen kan variere med året, og spredningen er stor, i et vist område, f.eks. 450-650 frugter/kg blade i 1972, kan næsten alle blomstringsgrader forekomme. Forskelle i frugtstørrelse, bladmængde eller skudvækst, undersøgt ved et givet frugt/blad-forhold, kunne ikke forklare denne variation.

I forsøg E har træer, som bar frugt året før, i gns. 277 blomster færre pr. træ end træer, hvor frugterne blev fjernet den 15. juni året før (figur 2). Regnes der med 5-6 blomster pr. knop, giver dette 46-55 knopper, eller omtrent det samme som antallet af frugter året før på de usprøjtede og SADH-sprøjtede træer. Skudvæksten er hæmmet af SADH og øget af GA₃, mens virkningen på blomstermængden næste år er omvendt, så at der er en tydelig negativ korrelation mellem skudvækst og næste års blomstermængde. Modsat dette hæmmes skudtilvæksten og næste års blomstermængde samtidigt af en frugtafgrøde, mere jo større en del af vækstsæsonen frugterne sidder på træet (figur 3).

Blomsterne springer tidligst ud hos sidste års bærende træer, tidligere jo senere frugten er fjernet (figur 3), og blomstringen er her forsinket af forudgående gibberellinbehandling (figur 2). Hos de gibberellin-behandlede træer fandtes over 70

Tabel 1. Virkning af bæring og andre forhold på blomstringen hos 'Gråsten'
Effect of cropping and other treatments on the flower bud formation in 'Gravenstein'

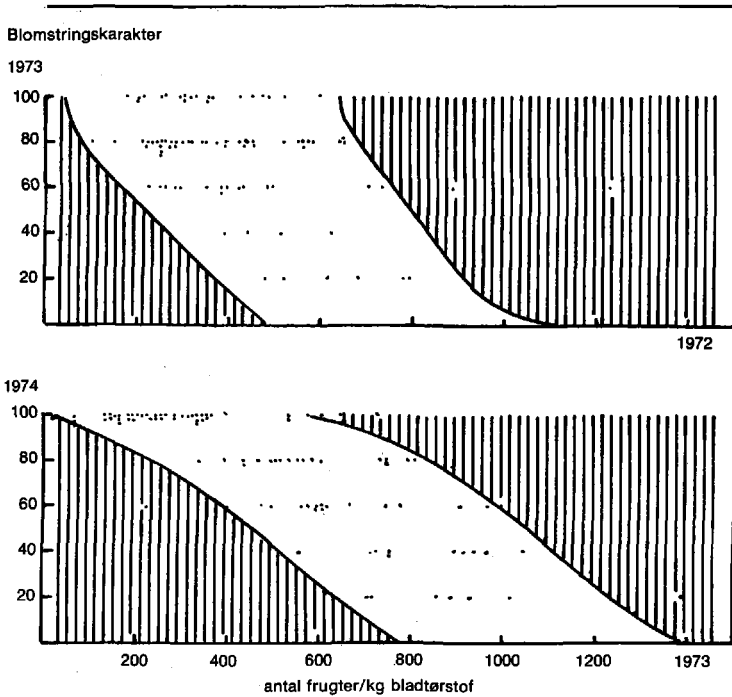
Forsøg	Vækstår	Antal træer	Antal frugter pr. træ	Frugt størrelse	Blomstertæthed næste år	Bemærkninger
Exp.	Year of growth	Number of trees	Number of fruits per 'tree'	Fruit size	Bloom density next year	Remarks
A.	4.	12	0	–	100a)	alle frugter fjernet <i>all fruits removed</i>
		10	0	–	90	bærende nabogrene <i>rest of tree cropping</i>
		7	18	138	100	ikke bærende nabogrene <i>rest of tree non-cropping</i>
		7	27	123	84	hele træet bærende <i>all tree cropping</i>
		1	64	106	20	hele træet bærende <i>all tree cropping</i>
C.	2.	50	0	–	god	
		3.	4	15	159	ringe <i>slight</i>
		1	27	200	»	stor skudtilvækst <i>vigorous shoot growth</i>
		2	0	–	»	skåret tilbage 2/7 <i>pruned at July 2.</i>
		43	3–48	118–185	»	skåret tilbage 2/7 <i>pruned at July 2.</i>

a) 100 = helt dækket med blomster
 100 = maximum

Tabel 2. Virkning af tilbageskæring + knibning og af dyrkning i vækstrum på næste års blomstermængde. 'Golden Delicious', forsøg C
Effect of pruning + later pinching and of climate on next year's bloom

Klima		Udendørs		Vækstrum fra 19/7	
Climate		Outdoor		Greenhouse from 19/7	
Tilbageskæring 2/7 og senere knibning	–	+	+	–	+
<i>Pruning at July 2.</i>					
Antal træer	6	18	6	17	18
<i>Number of trees</i>					
Antal frugter/m ² blade	50	54	0	36	60
<i>Number of fruits/m² leaves</i>					
Antal blomsterklaser pr. træ næste år ¹⁾	64,0	4,5	5,8	3,4	0,1
<i>Number of flower trusses per tree next year</i>					

1) stor blomstertæthed ved 40–50 blomsterklaser pr. træ.



Figur 1. Blomstertæthed i relation til foregående års frugt/bladforhold. 100 = max. blomstermængde. Prikkerne angiver enkelttræer. Linierne er trukket i en afstand på ca. 2 gange spredningen fra gennemsnitsværdien ved en given blomstringskarakter. 'Golden Delicious', forsøg D.

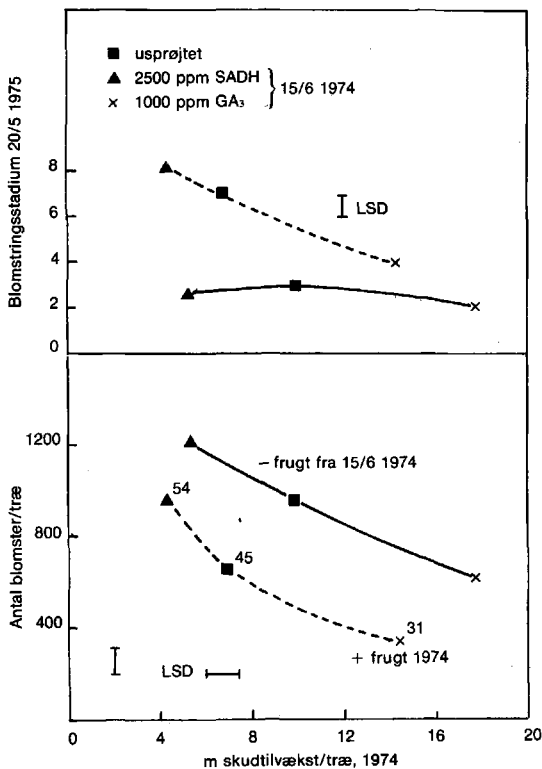
Relationship between blossom density and the preceding year's fruit/leaf-ratio (number of fruits/kg leaf dry matter). Dots indicate individual trees. 'Golden Delicious'.

pct. af blomsterne på årsskud, dvs. skud som året før var vokset mindst 10 cm i længden. Blomsterne sad især på de øverste dele af skuddene, mens de nedre dele ofte var helt bare. Blomsterne var her små og tynde med et ufuldstændigt antal i den enkelte blomsterstand. Selv hos de SADH-sprøjtede træer forekom godt halvdelen af blomsterne på årsskud.

Tilbageskæring og klima. Tilbageskæring af skud og grene i begyndelsen af juli medførte, at en del af de nyligt dannede knopper brød samme år. Bladene fra disse blev derpå knebet ca. hver 10. dag. Dette hæmmede blomsterknopdannelsen meget kraftigt (tabel 2). Blomstringen var også meget ringe, når træerne året før blev sat i vækstrum den 19. juli; den terminale skudvækst på de

uknebnede træer var på dette tidspunkt næsten afsluttet. Dyrkning i vækstrum hæmmer også næste års blomstring i forsøg B (tabel 3), men frugtallet var her samtidigt minsket og skudvæksten øget. I vækstrum øger CO₂-tilførsel næste års blomstermængde, men forøgelsen er endnu kraftigere, når temperaturen sænkes. Blomstermængden er her positivt korreleret med bladenes specifikke vægt året før.

Kalium-forsyning. Ved et givet frugtantal pr. træ reduceres udbyttet (frugtstørrelsen) tydeligt ved kalium-mangel, samtidigt er blomstermængden kraftigt øget næste år (tabel 4). I det andet år med kalium-mangel, 1977, var skudvæksten også tydeligt reduceret herved. I 1976 blev skudtilvæksten ikke målt, men har næppe været meget



Figur 2. Blomstring i relation til bæring og skudvækst året før, påvirket af SADH- og gibberellin-behandling. Tallene på nederste kurve angiver antal frugter/træ, 1974. Blomstringsstadium: se 'Materiale og metoder'. LSD: Laveste sikre differens (95% niveau). 'Golden Delicious', forsøg E.

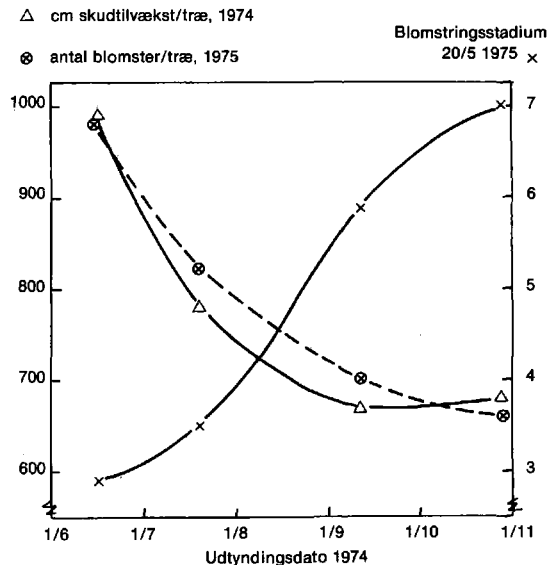
Blossom stage (top, increasing earliness upwards), blossom density (bottom), in relation to shoot length (m/tree) and cropping (+ and - crop) of the preceding year, as affected by SADH and GA₃ sprayings. 'Golden Delicious'.

påvirket af kalium-tilførselen, da alle træer her var velforsynede med kalium ved vækstsæsonens start. Også her er spredningen i de enkelte træers blomstermængde stor.

'Cox's Orange'

Bæring og skudvækst. For at undersøge sammenhængen mellem bæring, skudvækst og blomstring også hos en anden sort, hvor en større del af blomsterne forekommer på sporer, blev der svarende til forsøg E i 'Golden Delicious' udført et

forsøg i 3 hold 'Cox's Orange' i 1977-78 (forsøg G). Bæringen var ikke tydeligt påvirket af behandlingerne, med gennemsnitlig 83 frugter pr. træ og en frugtvægt på 116 g pr. frugt har bæringen været moderat. Virkningen af bæringen på blomstermængden næste år var da også beskeden (figur 4, tabel 5). Hos M 26 hæmmes skudvæksten af SADH og den øges af GA₃, og der er ligesom hos 'Golden Delicious' en negativ korrelation mellem skudvækst og næste års blomstermængde for bærende og ikke-bærende træer hver for sig (figur 4). Blomstringen var også forsinket hos de tidligere ikke-bærende træer, dog synes den her at fremskyndes af GA₃. Hos MM 106 reducerer GA₃ næste års blomstermængde, selv om der ikke er nogen tydelig virkning på skudlængden (kun målt på det ene hold). Derimod er der ikke nogen større virkning af SADH på næste års blomstring, selv om skudvæksten kan være hæmmet (tabel 5).



Figur 3. Virkning af udtyndingstidspunkt på skudtilvækst og næste års blomstring. Usprøjtete træer. Se i øvrigt fig. 2.

Shoot growth 1974, number of flowers 1975 (left hand ordinate) and blossom stage 20.5 1975 (right hand ordinate, increasing earliness upwards) as affected by time of defruiting in 1974.

Tabel 3. Virkning af klimabehandlinger på tilvækst og næste års blomstring. 'Golden Delicious', forsøg B
Effect of climate on growth and on next year's bloom

	Vækstrum fra 28/6 <i>Growth room from 28/6</i>			Udendørs <i>Outdoor</i> (ubeh.) <i>(control)</i>	LSD
	normal <i>normal</i>	+ CO ₂ ³⁾ <i>+ CO₂</i>	+ køl <i>cooler</i>		
Temperatur °C, 28/6–1/10 ¹⁾	24,2	23,1	19,6	19,0	–
<i>Temperature, °C</i>					
dm årsskudstilvækst/træ	120	114	68	35	23
<i>dm extension growth/tree</i>					
dm ² blade/træ	321	302	258	204	36
<i>dm² leaves/tree</i>					
antal frugter/m ² blade	3,9	4,9	10,3	17,2	3,6
<i>number of fruits/m² leaves</i>					
g/frugt	171	208	162	150	22
<i>g/fruit</i>					
mg tørstof/cm ² blad	6,3	7,2	7,9	7,4	0,5
<i>mg dry matter/cm² leaf</i>					
Blomstertæthed næste år ²⁾	12	26	58	86	16
<i>Bloom density next year</i>					

1) gns. af temperaturer kl. 8, 12 og 16.

2) 100 = blomster på alle sporer og det meste af årsskuddene.

3) ca. 500 ppm CO₂ kl. 8 (lukkede ventiler).

Tabel 4. Virkning af kalium på frugttilvækst, skudtilvækst og næste års blomstermængde. 12–24 træer pr. hold.
 'Golden Delicious', forsøg F
Effect of potassium (K) on fruit growth, shoot growth and next year's bloom

Behandling	Antal frugter pr. træ <i>Number of fruits per tree</i>	kg frugt pr. træ <i>kg fruit per tree</i>	dm skud pr. træ <i>dm shoot growth per tree</i>	Blomstring karakter ¹⁾ <i>Bloom density</i>	Blomstring antal klaser pr. træ <i>Number of flower trusses per tree</i>	
1976				1977		
– K	35	3,4	–	88	–	
+ K	34	4,0***	–	40***	–	
s ²⁾	–	0,3	–	20	–	
1976	1977					
– K	– K	72	4,9	24	88	97
– K	+ K	77	8,7***	46*	24***	42***
s ²⁾		–	0,8	21	18	31

1) 100 = maximal blomstertæthed

2) s = spredning

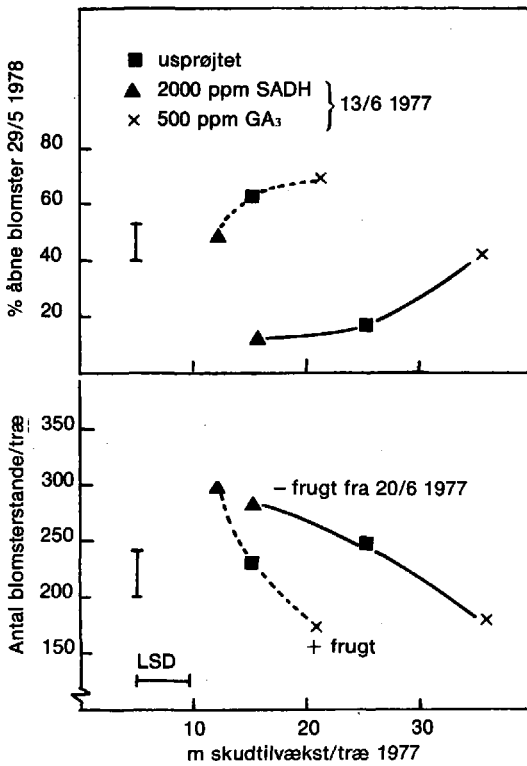


Figure 4. Blomstring i relation til bæring og skudtilvækst året før, påvirket af SADH- og gibberellinbehandling. 'Cox's Orange'/M 26, forsøg G. Relationships as in Figure 2, but 'Cox's Orange Pip-pin'.

Hos MM 106, 4 års i 1977, var gennemsnitlig 56 pct. af blomsterne åbne den 29. maj 1978 (sammenlign figur 4), uden nogen tydelig forskel mellem de forudgående behandlinger. I alle tilfælde forekom kun en ringe del af blomsterne på sidste års årsskud.

'Summerred'

Vekselbæring. Træer, hvor al frugten er fjernet først på sommeren, blomstrer senere næste år end tilsvarende bærende træer (figur 2 og 4), selv om de ikke-bærende træer ofte blomstrer kraftigst. Dvs. der er her en negativ korrelation mellem blomstertæthed og blomstertidlighed. Denne sammenhæng er derimod positiv, når træernes udbytter varierer p.gr.a. vekselbæring (tabel 6). De kraftigst blomstrende træer blomstrer her tidligst. Disse træer blomstrede svagest året før og må derfor have haft de færreste frugter.

Diskussion

Mange undersøgelser er foretaget vedrørende blomsterknopdannelse og blomsterudvikling, og adskillige teorier har i tidens løb været fremsat for at forklare mekanismen bag blomsterknopdannelsen i frugttræer. Dannelsen af en knop er en brat og ikke en gradvis proces, hvor bladprimordier omdannes til knopskæl (Abbott, 1977 b; figur 5, A). Senere udvikles primordier til overgangsblade, egentlige blade og højblade. Det samlede

Tabel 5. Virkning af frugter, SADH og GA₃ på skudvækst og næste års blomstermængde. 'Cox's Orange', forsøg G
Effects of fruiting, SADH and GA₃ on extension growth and next year's bloom

	Frugt (F) Fruiting	SADH (S) SADH	Ubeh. (U) Untreated	GA ₃ (G) GA ₃	Signifikans Significance
MM 106, 4 års 1977					
dm skud/træ, 1977	-	203	297	292	S<U, G
dm shoot length/tree	+	159	189	232	-F>+F
antal blomsterst. pr. træ, 1978	-	270	267	181	S, U>G
number of flower trusses/tree	+	248	226	195	
MM 106, 3 års 1977					
antal blomsterst. pr. træ 1978	-	186	167	168	S, U>G
number of flower trusses/tree	+	179	154	105	-F>+F

Tabel 6. Sammenhæng mellem blomstertæthed og blomstertidlighed i vekselbærende 'Summerred', forsøg H
Relationship between blossom density and earliness of biennial bearing 'Summerred'

Antal træer	Blomstertæthed ¹⁾		Antal udsprungne blomster pr. spore ²⁾	
	1978	1979	24/5-79	25/5-79
12	84 ³⁾	42	0,6	2,6
11	78 ³⁾	78	2,2	5,2
15	32	100	3,5	5,7
		LSD	0,8	0,5

¹⁾ Blossom density 100 = maximum

²⁾ I alt 6 blomster pr. spore

Number of open flowers per spur. Av. six flowers per spur.

³⁾ Kun data fra 5 træer.

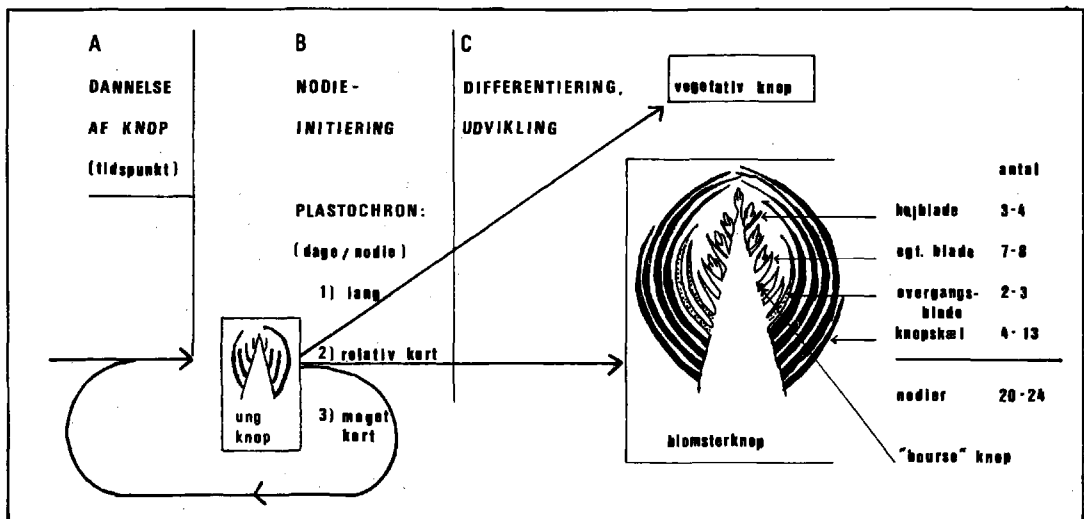
Data from 5 trees only.

nodieantal skal passere en vis kritisk grænse, formentlig 20 i 'Cox's Orange' (Abbott, 1977a, figur 5), 16 i 'Golden Delicious', for at blomsterinduktion kan finde sted i de apikale nodiehjørner.

Vækstsæsonen er som bekendt af begrænset varighed. Derfor vil tidspunktet, hvor knoppen dannes, være af betydning for, om blomster initieres (fig. 5, A). Sporer vil normalt kun udvikle 7-8 blade tidligt på sæsonen (Hansen, 1966, 1971a), så at der hurtigt ses en ny knop, i visse tilfælde kan der dog vokse et lille skud ud ('bourse

skud' fra 'bourse knop', figur 5). Derimod kan der på årsskud anlægges knopper langt hen på sommeren.

Dernæst vil den hastighed, hvormed knoppens nodier udvikles, være med til at bestemme, om det kritiske nodieantal nås, så at der initieres blomster (figur 5, B). *Plastochronen* er derfor vigtig (Luckwill, 1974). Ved en plastochron af lang varighed vil knopperne ikke nå at inducere blomsteranlæg (figur 5, B 1). Ved en meget kortvarig plastochron kan knopperne gro ud i vegetativ tilstand det samme år, så at ny endeknop må



Figur 5. Knopudvikling. Blomsterknop efter Abbott (1977a). *Bud development. Flower bud after Abbott (1977a).*

Tabel 7. Karakteristika af 'gammel' og 'ung' knop. Efter *Abbott* (1977a)

Stadium	Egenskab	Beskrivelse	
		'gammel'	'ung'
Knop	udseende	buttet	slank
Blomsterstand	vækst	fra spidsen	fra basis
	akse	kort	lang
	primære blade	små og få	mange og store
	blomstringsperiode	kort, ensartet	langvarig, variabel
Frugter	frugtfald	veldefineret initial og junifald	jævn, udstrakt

dannes, og det hele derfor forsinkes (figur 5, B 3). Blomsterinduktionen (figur 5, B 2) er muligvis afhængig af balancen mellem blomsterfremmende stoffer (fra bladene) og blomsterhæmmende stoffer. De sidste er muligvis gibberelliner, som især dannes i kraftigt voksende dele som frugter, eller i unge blade og skudspidser (*Graustlund*, 1972). Måske er virkningen af gibberelliner indirekte ved, at de forlænger plastochronen. Tilsvarende kan væksthæmmende og blomsterfremmende stoffer som SADH tænkes at virke via plastochronen. – Ifølge *Abbott* (1970, 1977a) spiller knopskællene en rolle ved at levere stoffer, som er nødvendige for blomsterinitieringen.

Når først blomsteranlæggene er induceret, sker der en differentiering og videreudvikling af disse (figur 5, C). Her kan andre forhold spille en rolle såsom temperaturen i og længden af den resterende del af vækstperioden, knoppernes ernæring etc. (*Luckwill*, 1974).

Hvis blomsterinduktionen sker sent på vækstsæsonen, vil blomsterne udvikles ufuldstændigt, der fås 'unge' blomsterknopper (tabel 7). Noget lignende vil også gælde blomsterknopper på års-skud, hvor der ofte vil være færre end de sædvanlige 6–7 blomster pr. stand.

I det følgende diskuteres de præsenterede virkninger, hvoraf flere er veldokumenterede (*Jackson* og *Sweet*, 1972), i relation til ovennævnte model.

Virkning via vækst ('sink'-styrke)

Frugtvækst. Er frugtantallet relativt ringe, reduceres næste års blomstermængde ikke (figur 4) eller kun lidt (tabel 5), evt. er det begrænset til, at

de frugtbærende sporer ikke blomstrer næste år (figur 2; *Powell*, 1976). Frugtbærende sporens evne til at danne blomsterknopper varierer dog meget med sorten (*Singh*, 1948). Ved et stort frugt/blad-forhold er blomsterknopdannelsen hæmmet kraftigt (figur 1). Ikke blot frugt/blad-forholdet spiller en rolle, men også andre faktorer, der påvirker frugternes væksthastighed. Kalium er specielt vigtig for frugternes vækst (*Hansen*, 1971b), så den ringere blomstring ved god kalium-forsyning kan sandsynligvis forklares ved den hurtigere frugtvækst sammenlignet med kalium-manglende træer (tabel 4). Ifølge *Ljones* (1951) øger kalium tendensen til vekselbæring, ved at udbyttet øges i bæreaaret. Der må altså fra frugten udgå en virkning, som forlænger knoppernes plastochron, så at færre knopper induceres til at danne blomsteranlæg.

Skudvækst. Den postulerede positive sammenhæng mellem skudvækstaktivitet og plastochronens længde (*Luckwill*, 1974, *Tromp*, 1976) vil medføre en negativ korrelation mellem skudlængde og næste års blomstermængde. Denne negative korrelation demonstreres tydeligt, hvad enten hovedparten af blomsterne er dannet på årsskud (figur 2) eller på egentlige sporer (figur 4) og er i øvrigt en veldokumenteret sammenhæng (se f.eks. *Roberts*, 1948). Skudvæksten er her påvirket ved SADH- og gibberellin-behandling, men også hvis f.eks. tilvæksten varierer med grundstammetyper (*Jepsen & Christensen*, 1958), øges efter tilbageskæring af træet (*Mika et al.*, 1977), eller hæmmes ved at skuddene holdes vandrette (*Tromp*, 1968), er negative korrelationer mellem skudvækst og næste års blomstertæthed etableret.

Knopvækst. Blomsterknopdannelsen kan være hæmmet efter gibberellintilførsel, uden at skudvæksten er tydeligt fremmet (tabel 5). Blomsterknopdannelsen kan fremmes ved at anbringe træerne vandret eller tilføre SADH efter skudvækstens ophør (Tromp, 1970, 1972). Der må i disse tilfælde være en mere direkte virkning på knopperne og på blomsterinduktionen i disse (Tromp, 1973), eller der må have været virkninger på vækstaktiviteten andre steder i træet, som ikke afsløres ved en måling af skudlængden, men som også kan påvirke knoppernes plastochron på en lignende måde som frugter og skud.

Bladvirkning ('source'-styrke)

Dyrkning i vækstrum fra den 19. juli hindrede næsten blomsterknopdannelse sammenlignet med normal dyrkning udendørs, uden at det kan forklares ved et større frugtantal eller en væsentlig større skudtilvækst (tabel 2). Dette skyldes uden tvivl reduceret lysintensitet på grund af skygge fra selve vækstrummene. Derved ned sættes bladenes fotosynteseproduktion. Parallelt hermed formindskes den blomsterfremmende effekt fra bladene (Luckwill, 1974), evt. ved at plastochronen forlænges. Skygning hæmmer blomsterknopdannelsen, på grund af et reduceret substrat- eller et øget gibberellin-niveau i træet (Jackson & Palmer, 1977). Tendensen til øget blomsterknopdannelse ved CO₂-tilførsel i tabel 3 kan også forklares ved, at bladenes produktion stiger i forhold til træets øvrige processer.

Skygning kan også direkte have reduceret blomsterknopdannelsen i forsøg B (tabel 3), men her kan også den større skudvækst have spillet en rolle, selv om frugtantallet samtidigt er mindre.

I vækstrum varierer den specifikke bladvægt og blomsterknopdannelsen parallelt (tabel 3). Dette tyder på, at begge er påvirket af forholdet mellem produktion og forbrug af assimilater i træet.

Virkning via genvækst

Ved en meget kort plastochron vil knopperne gro ud som vegetative samme år, så at blomsterinduktionen forsinkes eller forhindres (figur 5, B 3). Det kan ske, hvis 'balancen' i træet pludselig ændres. Tilbageskæring af skud og til dels grene

først i juli får knopperne til at bryde, og fjernes de senere udviklede blade, hindres blomsterknopdannelse næsten fuldstændigt (tabel 2). Defoliering afkorter plastochronen og hæmmer blomsterknopdannelsen (Fulford, 1965, 1966a). Når skudspidser og sporer delvis ødelægges, svarende til en kraftig beskæring, udvikler knopperne et nyt hold blade, derved forsinkes dannelsen af den endelige knop, som får et reduceret antal nodier (Fulford, 1970). Når kraftigt vekslende nat/dagtemperaturer udløser genvækst, reduceres også næste års blomstring kraftigt (Abbott & Bull, 1973b). Genvækst udløses kun i større omfang ved relativt kraftige indgreb og lettest først på vækstsæsonen (Fulford, 1970). Tilbageskæring af unge træer den 1. august gav kun ringe nyvækst af skud modsat tilbageskæring tidligere på sæsonen (Christensen & Hansen, 1969).

Genvækst kan også forekomme efter en kraftig frugtudynding først på sommeren. Nye blade bryder frem, plastochronen afkortes (Fulford, 1966b), og blomsterinitieringen forsinkes (Abbott et al., 1975). Her vil imidlertid ret hurtigt dannes en ny endeknop, og da plastochronen stadig er relativt kort, vil et tilstrækkeligt nodieantal stadig kunne nå at udvikles, så blomsterinduktion kan finde sted. Alligevel er udviklingen forsinket i forhold til tilsvarende, bærende træer, så at de udtynkede træer har en lidt forsinket blomstring næste år, selv om den oftest vil være kraftigst her (figur 2 og 4). Hvis derimod forskellen i bæring er etableret fra vækstsæsonens start som ved vekselbæring, vil plastochronen hos de ikke-bærende træer kunne afkortes, uden at knoppernes udvikling forsinkes (Fulford, 1966b). Ikke- eller svagt-bærende træer vil derfor i dette tilfælde få en både kraftigere og tidligere blomstring næste år, sådan som det ses ved egentlig vekselbæring (tabel 6). Virkningen af gibberellin på blomstringstidspunktet er ikke entydig (figur 2 og 4).

Temperatur

Temperaturen kan tilsyneladende påvirke blomsterknopdannelsen både negativt og positivt afhængigt af, om den især påvirker vækstaktiviteten andre steder i træet, eller om den 'alene' virker ind på nodieudviklingen i de potentielle blom-

sterknopper. Således giver lavere temperatur i vækstrum en større blomsterknopdannelse (tabel 3). Selv om der er lidt flere frugter, er det nok koblet til den langt mindre skudtilvækst og en derved afkortet plastochron (*Tromp*, 1976). Øges derimod temperaturen i den sidste del af vækstsæsonen, uden at skudvæksten derved fremmes eller genoptages, stiger også blomsterknopdannelsen, formentlig ved at den højere temperatur her direkte afkorter plastochronen (*Tromp*, 1976). Lav temperatur i vækstrum kan give ringe blomstring og unge blomsterknopper (tabel 7), høj temperatur en god blomstring og 'gamle' knopper (*Abbott & Bull*, 1973a, b). Også under markforhold er temperaturen med til at bestemme blomsterinitieringstidspunktet, som dog her varierer relativt lidt (indtil 3 uger) fra år til år.

Sorts-, års- og trævariation

Ud over de nævnte faktorer er det velkendt, at der er klare forskelle mellem sorterne med hensyn til, hvor let de danner blomsterknopper, f.eks. er 'Golden Delicious' langt mere villig end 'Gråsten' (forsøg C, tabel 1 og 2). Der kan være forskelle mellem år, knyttet til forskelle i bæring, vækst eller klima. Men de nævnte forhold forklarer ikke alle forskelle i blomstertæthed, det gælder f.eks. den betydelige individvariation i figur 1. Det må være væsentligt at få et nærmere kendskab til denne. F.eks. er det vist, at trods en negativ sammenhæng mellem blomstertæthed og forrige års frugttal, kan der også være en tendens til, at træer, der havde de største frugter i forhold til antallet, også fik flest blomster (*Luckwill & Hartland*, 1973).

Konklusion

Resultaterne synes i det væsentlige at kunne passe ind i en model (*Luckwill*, 1974), hvor blomsterknopdannelsen er negativt korreleret med varigheden af knoppernes plastochron, dog med undtagelse af meget korte plastochroner, hvor knopperne gror ud som vegetative samme år, så at blomsterinduktionen forsinkes eller forhindres. Plastochronen forlænges – og blomsterinduktionen hæmmes – af en kraftig vækstaktivitet i andre dele af træet (frugter, skud), mens det mod-

satte sker, når totalproduktion i bladene er stor. Faktorer, der påvirker disse, vil derfor kunne påvirke blomsterknopdannelsen.

Der kan være særlig grund til at understrege sammenhængen mellem vækst, bæring og blomsterknopdannelse (figur 2 og 4). En særlig ringe blomsterknopdannelse kan forventes ved samtidig god bæring og en relativ stor skudtilvækst. I sådanne tilfælde kan der derfor især være grund til at hæmme skudtilvæksten. Omvendt kan blomsterknopdannelsen blive overmåde stor ved samtidigt ringe bæring og ringe skudvækstaktivitet. Skudtilvæksten bør derfor især øges under sådanne forhold. I ældre træer synes frugttallet at være den faktor, der påvirker blomsterknopdannelsen kraftigst.

Erkendtlighed

En tak rettes til *Eigil Jørgensen* og *Gunnar Wichmann* for værdifuld hjælp ved forsøgenes udførelse.

Litteratur

- Abbott, D.L.* (1970): The role of budscales in the morphogenesis and dormancy of the apple fruit bud. *Physiology of Tree Crops* (Ed. L. C. Luckwill & C.V. Cutting), London, 65–82.
- Abbott, D.L.* (1977a): Fruit-bud formation in Cox's Orange Pippin. Long Ashton Research Station Report 1976, 167–176.
- Abbott, D.L.* (1977b): Supply and demand in the tree. *Scient. Hort.* 29, 19–22.
- Abbott, D.L. & Bull, V.* (1973a): The effect of autumn temperature on flower initiation and fruit bud development. Long Ashton Research Station Report 1972, 34–35.
- Abbott, D.L. & Bull, V.* (1973b): Effect of summer temperature on flower initiation. *Ibid* 1972, 35–36.
- Abbott, D.L., Rubach, M. & Bishop, S.N.* (1975): Factors influencing flower initiation. *Ibid* 1974, 32–34.
- Christensen J.V. & Hansen, P.* (1969): Beskæringstidspunktets indflydelse på væksten af unge frugttræer. *Tidskr. Planteavl* 73, 326–330.
- Fulford, R.M.* (1965): The morphogenesis of apple buds. I. The activity of the apical meristem. *Ann. Bot.* 29, 167–180.
- Fulford, R.M.* (1966a): The morphogenesis of apple buds. III. The inception of flowers. *Ibid* 30, 207–219.
- Fulford, R.M.* (1966b): The morphogenesis of apple buds. VI. The effect of fruit. *Ibid* 30, 597–606.

- Fulford, R.M.* (1970): The effect of chemical defoliation on the development of apple spurs. *Ibid* 34, 1079–1088.
- Grauslund, J.* (1972): Gibberellins in diffusates from shoots of apple trees. *Physiol. Plant.* 27, 65–70.
- Grauslund, J. & Hansen, P.* (1975): Fruit trees and climate. III. The effect of temperature on fruit set in apple trees. *Tidsskr. Planteavl* 79, 481–488.
- Hansen, P.* (1966): Frugtmængdens indflydelse på tilvæksten hos æbletræer. *Tidsskr. Planteavl* 70, 91–98.
- Hansen, P.* (1971a): ¹⁴C-studies on apple trees. VII. The early seasonal growth in leaves, flowers and shoots as dependent upon current photosynthates and existing reserves. *Physiol. Plant.* 25, 469–473.
- Hansen, P.* (1971b): The effects of cropping on uptake, contents, and distribution of nutrients in apple trees. *Tidsskr. Planteavl* 75, 615–625.
- Hansen, P.* (1977a): The relative importance of fruits and leaves for the cultivar-specific growth rate of apple fruits. *J. hort. Sci.* 52, 501–508.
- Hansen, P.* (1977b): Blad-frugt relationer og frugtudvikling hos æbletræer. *Tidsskr. Planteavl* 81, 123–132.
- Hansen, P.* (1980): Yield components and fruit development in the apple 'Golden Delicious' as affected by the timing of nitrogen supply. *Scient. Hort.* 12, 243–257.
- Hansen, P. & Grauslund, J.* (1978): Levels of sorbitol in bleeding sap and in xylem sap in relation to leaf mass and assimilate demand in apple trees. *Physiol. Plant.* 42, 129–133.
- Jackson, D.I. & Sweet, G.B.* (1972): Flower initiation in temperate woody plants. *Hort. Abstracts* 42, 9–24.
- Jackson, J.E. & Palmer, J.W.* (1977): Effects of shade on the growth and cropping of apple trees. II. Effects on components of yield. *J. hort. Sci.* 52, 253–266.
- Jepsen, H.M. & Christensen, J.V.* (1958): Grundstammer til æbletræer. II. *Tidsskr. Planteavl* 62, 208–258.
- Ljones, B.* (1951): Bereår og kvileår hos eplær. *Meld. Norges Landbrugshøgskole* 31, 341–376.
- Luckwill, L.C.* (1974): A new look at the process of fruit bud formation in apple. *XIXth Int. Hortic. Congr.* 1974, 3, 237–245.
- Luckwill, L.C. & Hartland, R.* (1973): Internal factors influencing cropping of Cox's Orange Pippin. *Long Ashton Research Station Report* 1972, 36–37.
- Mika, A., Grochowska, M.J. & Karaszewska, A.* (1977): Studies on the physiological aspects of pruning of apple tree. I. The effect of pruning and disbudding on fruit bud formation and dry matter increment of maiden apple trees. *Fruit Science Reports* 4, 1–5.
- Powell, D.B.B.* (1976): Some effects of water stress on the growth and development of apple trees. *J. hort. Sci.* 51, 75–90.
- Roberts, R.H.* (1948): Growth and blossoming of some apple trees. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 51, 51–53.
- Singh, L.B.* (1948): Studies in biennial bearing. III. Growth studies in »on« and »off« year trees. *J. hort. Sci.* 24, 123–148.
- Tromp, J.* (1968): Flower-bud formation and shoot growth in apple as affected by shoot orientation. *Acta Bot. Nederl.* 17, 212–220.
- Tromp, J.* (1970): Shoot orientation effects on growth and flower-bud formation in apple. *Ibid* 19, 535–538.
- Tromp, J.* (1972): Effects of growth-regulating substances and tree orientation on growth and flower-bud formation in apple. *J. hort. Sci.* 47, 525–535.
- Tromp, J.* (1973): The interaction of growth regulators and tree orientation on fruit-bud formation. *Acta Horticulturae* 34, 185–188.
- Tromp, J.* (1976): Flower-bud formation and shoot growth in apples as affected by temperature. *Scientia Hort.* 5, 331–338.

Manuskript modtaget den 2. august 1979.