

Untersuchungen zur Regulation der Knospenruhe verschiedener Rebsorten durch ökologische und endogene Faktoren

von

CH.-Y. CHENG¹⁾, G. REUTHER und W. GRUPPE

Investigations on the regulation of bud dormancy of different *Vitis vinifera* varieties by oecological and endogenous factors

Summary. — The chilling requirement of the varieties "Riesling" and "Spätburgunder" was investigated. The critical time of bud burst of cuttings from one year-old shoots was shortened by means of chilling treatment. In addition, the percentage of burst buds increased in the course of dormancy from October to March. Compared with "Spätburgunder", the dormancy of "Riesling" was deeper. When the chilling requirement was satisfied, three phases of bud burst were observed:

1. From November to December dormancy decreased rapidly.
2. From December to January dormancy was not altered markedly.
3. From February to March the rate of bud burst was stimulated again.

Quantitative determination of ABA from buds sampled in the same periods indicated that the first phase was correlated to the descending of ABA-curve in November. This process coincided with low temperature conditions. The level of ABA was low in August, and increased from August towards a maximum in November. Corresponding to the inactivation of the free ABA the level of ABA-glycosides changed. From December to March the ABA content in the buds remained more or less constant. Defoliation of vines at the end of August resulted in a lower inhibition of the bud burst than defoliation 3 or 5 weeks later. The influence of day length on the synthesis of ABA in the leaves is discussed.

The upper threshold for inductive temperature was assumed at +5 °C. The chilling requirement was registered by storage of one year-old shoots, cut before induction, for different periods at +4, 0, and -5 °C. According to same length of chilling period the bud burst was stimulated most at the lowest temperature. The stimulation, however, was not proportional to the temperature treatment.

The chilling requirement has been expressed as a product of "relative temperature" and "number of hours below +5 °C" ($\Delta t \cdot h$). The physiological effect of low temperature on bud burst depends on its difference from the temperature threshold and the duration of chilling. Attempts were made to synchronize these oecological factors for exact determination of variety specific chilling requirement.

Einleitung

Die Kenntnis der Regulationsmechanismen des Wachstums und der Entwicklung ist für die pflanzenbaulichen Maßnahmen bei der Gattung *Vitis* von besonderer Bedeutung. Während den physiologischen Prozessen der Vegetationsperiode viel Beachtung geschenkt wurde, sind die ökologischen und physiologischen Bedingungen der Ruhephase und des Knospenaustriebes verhältnismäßig wenig untersucht worden. Erst mit der Isolierung des nativen Hemmstoffs Abscisinsäure aus jungen Baumwollfrüchten durch OKHUMA *et al.* (1963) wurden neue Impulse für das Studium der Ruhephase von Knospen und Samen gegeben (CORNFORTH *et al.* 1966, MILBORROW 1967, DÖRFFLING 1967; zusammenfassender Überblick WAREING 1969,

¹⁾ Teil einer Dissertation an der Landwirtschaftlichen Fakultät der Universität Gießen.

DÖRFFLING 1972). Die Bedeutung der Wintertemperaturen für den Austrieb ruhender Knospen laubabwerfender Obstgehölze wurde jedoch früh erkannt. MÜLLER-THURGAU (1885) berichtete über fehlenden Austrieb von Weinreben bei frühzeitigem Schnitt im Herbst. Die Abhängigkeit des Austriebs vom Schnittzeitpunkt und der Summe der Stunden vorheriger tiefer Temperatur unterhalb einer bestimmten Temperaturgrenze wird im Begriff Kältebedürfnis zusammengefaßt (CHANDLER und TUFTS 1934). Für *Vitis vinifera* wird die Obergrenze für die induktive Temperatur bei 10 °C angenommen (POUGET 1963) und für *Vitis labrusca* bei 7 °C (MAGOON und DIX 1943). In den Gebieten mit milden Wintern kann das zur Brechung der Knospenruhe notwendige art- und sortenspezifische Kältebedürfnis unbefriedigt bleiben, so daß daraus ein uneinheitlicher und reduzierter Austrieb resultiert (WEINBERG 1950). Obwohl unter den gegebenen Freilandbedingungen im mitteleuropäischen Raum die für unsere Rebsorten erforderliche Kälteeinwirkung praktisch nie unterschritten wird, ist die Kenntnis der Wechselwirkung zwischen ökologischen Faktoren und endogenen Hemmstoffen während der Ruhephase für Fragen der Rebenveredlung und der Frostresistenz von Bedeutung. Außerdem interessiert im Hinblick auf den weltweiten Austausch von Obstgehölzen zwischen den Anbaugebieten mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen die Möglichkeit der Kultur von europäischen *V. vinifera*-Sorten in wintermilden Zonen.

In der vorliegenden Untersuchung wurde das spezifische Kältebedürfnis verschiedener Rebsorten ermittelt, wobei wir die Temperaturschwelle und die Wirkung bestimmter Kühlungsstufen besonders berücksichtigen. Es wird für das Kältebedürfnis eine objektivierbare Maßzahl aufgestellt. Die quantitative Bestimmung des Gehaltes freier und gebundener Abscisinsäure in Knospen zu verschiedenen Phasen der Winterruhe wird mit dem Temperaturverlauf und der Austriebsbereitschaft in Beziehung gesetzt.

Material und Methodik

In den Ruheperioden der Jahre 1967/68 bis 1970/71 wurde Holz der Sorten Riesling und Spätburgunder aus 9- bis 12jährigen Anlagen entnommen. Zur Gewinnung von Einaugenstecklingen sind die mittleren 5 Internodien einer Rute geschnitten und bei 20 °C im Gewächshaus vorgetrieben worden.

1. Die Ermittlung des Kältebedürfnisses

Die einjährigen Rebsprosse wurden entweder zu unterschiedlichen Terminen von November bis März geschnitten, um den Einfluß natürlicher Witterungsabläufe auf den Austrieb zu untersuchen, oder noch vor dem Absinken der Temperaturminima in dem induktiven Bereich Anfang bis Mitte Oktober. Zur Ermittlung der für den Austrieb erforderlichen Temperatursumme wurden bei Freilandversuchen alle Werte unter +5 °C pro Stunde bis zum Schnitt erfaßt. Die Erstellung genauer Grenzwerte des Kältebedürfnisses beruhte auf zeitlich begrenzter Lagerung von 24 bis 960 Stunden; in der Regel bei +4, 0, —5 °C. Zur Abstrahierung der Beziehung Einwirkungszeit/Temperaturstufen bzw. Temperaturverlauf wurde zur Definition des Kältebedürfnisses das Produkt aus „relativer Temperatur“ \times „Stunden unterhalb einer kritischen Temperatur von +5 °C“ gebildet; die relative Temperatur ist die Differenz aus der Grenztemperatur +5 °C und den darunter liegenden Temperaturen. So entsprechen der Einwirkung von 0 °/144 Stunden $5 \cdot 144 = 720$ Einheiten. Der gleiche Wert von 720 Einheiten wird durch eine 72stündige Kühlung von —5 °C erreicht. Bei verschiedenen Entnahmen im Freiland wurde die „relative Temperatur“ mit der Stundensumme multipliziert. Die Bonitierung des Austriebes

erfolgte bei Einaugen-Stecklingen im Sandbett bei 20 °C im Gewächshaus, wobei nur das 4. bis 10. Internodium verwendet wurde. Pro Versuchsansatz waren es 50 bzw. 100 Stecklinge. Als „kritische Austriebsdauer“ wurde die Zahl von Tagen angegeben, bei denen 50% der Knospen ausgetrieben waren. Sie gilt als Index für die Austriebsbereitschaft. Zur weiteren Charakterisierung der kälteinduzierten Brechung der Knospenruhe wurde das Gewicht des Knospenaustriebes 50 Tage nach dem Stecken erfaßt.

2. Die Bestimmung der Abscisinsäure

Nach der Methode von MILBORROW (1967) wurden jeweils 20 g (F Gew.) Knospen der Sorte Riesling zu den verschiedenen Stadien der Winterruhe in zwei Wiederholungen mit 80%igem Methanol extrahiert. Die Aufbereitung der Extrakte erfolgte in mehreren Stufen mit Äther im sauren Milieu. Der aus diesem Prozeß verbliebene wässrige Rückstand, der die gebundene ABS enthielt, wurde mit NaOH auf pH 11 eingestellt und bei 60 °C für 30 Minuten erwärmt. Die glykosidisch gebundene ABS wurde durch Hydrolyse abgespalten und wie die freie ABS aufgearbeitet.

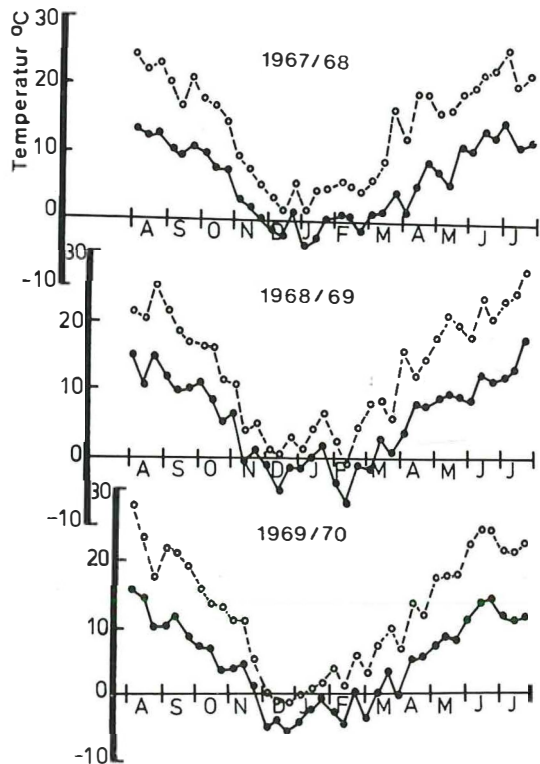
Die ABS-haltigen Fraktionen sind durch präparative Dünnschichtchromatographie mit folgenden Laufmitteln nacheinander gereinigt worden:

1. n-Propanol : Butanol : Ammoniak : Wasser (6 : 2 : 1 : 2), Rf-Wert 0,65
2. Benzol : Äthylacetat : Essigsäure (70 : 30 : 5) Rf 0,12
3. Benzol : Aceton : Essigsäure (70 : 30 : 1) Rf 0,30

Die Rf-Werte stimmten mit denjenigen der Referenzsubstanz von La Roche überein.

Zur weiteren Identifizierung wurde die ABS-Bande abgeschabt, 3X mit 10 ml peroxidfreiem Äther eluiert, im Vakuum eingedampft, mit 5 ml Methanol zur Spektroskopie aufgenommen und im Spektralphotometer gemessen. Das Absorptionsmaximum lag bei 260 nm (Abb. 9 a). Die Messung der optischen Rotationsdispersion (ORD Spektrum) gab weitere Anhaltspunkte über die Identität der Substanz (Abb. 9 b). Die quantitative Bestimmung erfolgte spektralphotometrisch bei 260 nm mit Hilfe einer Eichkurve der reinen

Abb. 1: Temperaturverlauf in Geisenheim/Rhein. (Mittleres tägliches Maximum o — o und Minimum ● — ● je Dekade in °C.)
Course of temperature at Geisenheim/Rhein. (Mean daily maximum temperature o — o and minimum temperature ● — ● by decades, °C.)



ABS (razemisches Gemisch La Roche) im Konzentrationsbereich 10^{-8} bis 10^{-5} mg/ml. Die Werte wurden auf die Einzelknospe umgerechnet.

Ergebnisse

Zur Beurteilung der Knospenruhe bzw. der Austriebsbereitschaft wurden drei Kriterien herangezogen: die Austriebsrate in Prozent, die kritische Austriebsdauer und in einem Beobachtungsjahr auch der Abschinsäuregehalt. In den Jahren 1967/68 bis 1969/70 entnahmen wir von Mitte Oktober bis März zu verschiedenen Zeiten Material, um den Zeitpunkt der kälteinduzierten Austriebsbereitschaft im Freiland zu erfassen. Aus dem Verlauf der Dekadennittelwerte der Temperaturmaxima und

Tabelle 1

Das Kälteprodukt bis zu den jeweiligen Schnitterminen
The chilling product resulting at the several cutting dates

Spätburgunder 1967/68:	6. 12. 67	9. 1. 68	1. 2. 68	4. 3. 68	
$\bar{x} t x$	+2,5 °C (+4,9; -6,2)	+0 °C (+4,8; -6,8)	-0,1 °C (+4,9; -18,2)	+2,3 °C (4,9; -5,4)	
Δt	2,5 °C	5 °C	5 °C	2,7 °C	
h	515	718	372	636	
$\Delta t \cdot h$	1293	3580	1860	1723	
Σ		4873	6733	8456	
Spätburgunder 1968/69:	18. 11. 68	25. 11. 68	11. 12. 68	13. 1. 69	10. 2. 69
$\bar{x} t x$	+2,2 °C (+4,9; -4,6)	+2,6 °C (+4,7; -0,3)	+0,25 °C (+4,8; -7,7)	-0,3 °C (+4,9; -9,7)	+1,8 °C (+4,9; -8,8)
Δt	2,8 °C	2,4 °C	4,7 °C	5,3 °C	3,2 °C
h	233	133	380	760	520
$\Delta t \cdot h$	661	323	1805	4035	1648
Σ		985	2790	6826	8474
Spätburgunder und Riesling 1969/70:	16. 11. 69	11. 12. 69	16. 1. 70	21. 2. 70	25. 3. 70
$\bar{x} t x$	+2,9 °C (+4,9; -0,9)	+0,3 °C (+4,8; -7,0)	-1,8 °C (+4,1; -12,3)	-0,2 °C (+4,9; -13,3)	+1,2 °C (+4,9; -7,2)
Δt	2,1 °C	4,7 °C	6,8 °C	5,2 °C	3,8 °C
h	77	475	840	807	493
$\Delta t \cdot h$	163	2228	5712	4156	1868
Σ		2391	8103	12259	14127

Temperaturmittel: $\bar{x} t x$; relative Temp. zur Grenztemp. 5 °C: Δt ; Zahl der Stunden unter 5 °C: h. Kälteprodukt: $\Delta t \cdot h$.

Temperaturminima geht hervor, daß die Minima bis Mitte Oktober die Grenze von +5 °C nicht unterschritten haben (Abb. 1)²⁾. Die kritische Austriebsdauer lag bei Spätburgunder bei Entnahmen ab Mitte November bereits um 25 Tage (Abb. 2 b). Im Dezember und Januar hat sie sich trotz zunehmender Kälteeinwirkung nur unwesentlich geändert. Erst im Februar und März ist die Austriebsbereitschaft weiter angestiegen. Diese Werte dürfen jedoch nicht nur auf die physiologischen Faktoren der Knospenruhe und das Kältebedürfnis allein bezogen werden. Die aus Tabelle 1 ersichtlichen Stundensummen unter 5 °C und die dazugehörigen Kälteprodukte der Jahre 1967/68, 1968/69 und 1969/70 zeigen die jahrgangsbedingten Unterschiede. Die Austriebsrate betrug schon bei der ersten Probeentnahme bei der Sorte Spätburgunder 100%.

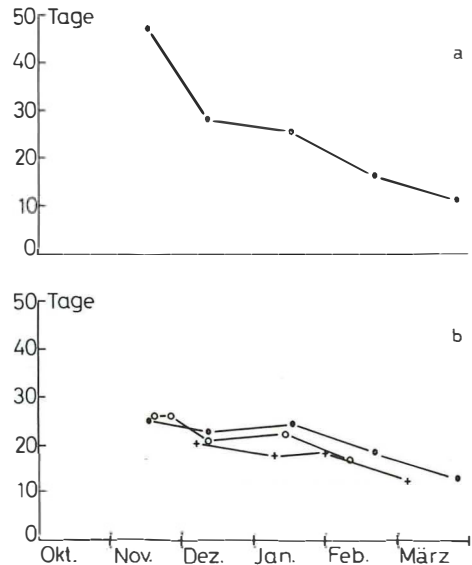
Während die Knospenruhe von Spätburgunder zu Beginn der Freilanduntersuchungen bereits gebrochen war, zeigte die Vergleichssorte Riesling zum gleichen Zeitpunkt (1969/70) eine wesentlich schwächere Austriebsbereitschaft (Abb. 2 a und 3). Die kritische Austriebsdauer war um weitere 22 Tage verzögert und die Austriebsrate um 40% geringer. Die Zunahme des Kälteproduktes verkürzte die Austriebsdauer rapide, wobei auch hier vom Dezember bis Januar, also zur Zeit des stärksten Frostes, sich keine wesentlichen Änderungen ergaben. Ein 2. Austriebschub stellte sich wiederum im Februar ein.

Um das Kältebedürfnis genauer zu erfassen, wurden die Rebspresse vor Erreichen der induktiven Temperatur im Freiland (1969/70) zum Zeitpunkt der absoluten Knospenruhe im Oktober geschnitten und bei den Kühlungsstufen +4, 0 und -5 °C eingelagert. Nach einer Lagerungszeit von 1, 2, 3, 7, 10, 23 und 31 Tagen wurden Proben entnommen und bei 20 °C vorgetrieben. Die Austriebsrate von knapp 50% wurde bei -5 °C bereits nach 48 Stunden Lagerzeit allerdings erst nach 42 Tagen erreicht (Abb. 4 und 5); dies entspricht einem Kälteprodukt von 770 $\Delta t \cdot h$. Das Minimum der kritischen Austriebsdauer lag nach 7tägiger Kühlung (2400 $\Delta t \cdot h$) bei

17 Tagen. Wurde die Lagerzeit auf 23 Tage ausgedehnt, so verzögerte sich die kritische Austriebsdauer auf 47 Tage. Dieses Phänomen, daß auch in anderen Versuchen beobachtet wurde, kann auf einen Kälteschaden zurückgeführt werden. Bei der Lager-temperatur von +4 °C betrug die höchste Austriebsrate nur 10% nach einer Einwirkungszeit von 31 Tagen (740 $\Delta t \cdot h$). Das Kältebedürfnis für

Abb. 2: Verlauf der kritischen Austriebsdauer von Oktober bis März bei Riesling (a) 1969/70 und bei Spätburgunder (b) 1967/68 +—+; 1968/69 o—o; 1969/70 ●—●; Freiland.

Course of the critical time of bud burst of "Riesling" (a) from October to November 1969/70 and of "Spätburgunder" (b) 1967/68 +—+; 1968/69 o—o; 1969/70 ●—●; field experiment.



²⁾ Der Agrarmeteorologischen Forschungsstelle in Geisenheim danken wir für die Überlassung der Werte.

den kritischen Austrieb ist bei der Kühlungsstufe 0 °C erst nach 23 Tagen Lagerung befriedigt; es sind 61 Tage zur Entfaltung der Knospen benötigt worden (2730 $\Delta t \cdot h$). Weitere 7 Tage (3800 $\Delta t \cdot h$) verursachten zwar eine deutliche Verkürzung der Austriebsdauer (Abb. 5), ohne jedoch die Rate wesentlich zu erhöhen (Abb. 4).

Die Brechung der Knospenruhe wird maßgeblich von der jeweiligen Temperaturstufe beeinflusst. Um die Beziehung Zeit/Temperatur genauer erfassen zu können, wurde in einer Versuchsserie der Periode 1971/72 die Kühlzeit bei 0 und -5 °C um den Faktor 5 variiert. Einer Lagerung bei 0 °C von 5, 10, 20 und 40 Tagen (Abb. 6 b) entsprechen bei -5 °C 1, 2, 4 und 8 Tage (Abb. 6 a). Dabei sind wir von der Annahme ausgegangen, daß in dem angegebenen Bereich durch eine Temperaturerniedrigung um 1 ° eine Verkürzung der Kühlzeit um $\frac{1}{5}$ kompensiert wird. Der Austriebsverlauf, wie er in Abb. 6 dargestellt ist, zeigt, daß Kurven der Proben -5 °C/2, 4, 8 Tage und 0 °C/10, 20, 40 Tage gemeinsam ihren steilsten Anstieg zwischen 20 und 27 Tagen Austriebsdauer haben. Eine gewisse Synchronisation der Faktoren Zeit und Temperatur kommt darin zum Ausdruck. Es fällt jedoch auf, daß bei 0 °C die Austriebsrate insgesamt höher liegt. Während bei 0 °C/5 Tage die kritische Austriebsdauer nach 31 Tagen erreicht wird, bleibt die vergleichbare Probe bei -5 °C/1 Tag weit unter diesem Wert. Es zeigen aber -5 °C/2 Tage und 0 °C/5 Tage einen ähnlichen Verlauf. Aus diesen Abweichungen kann geschlossen werden, daß eine

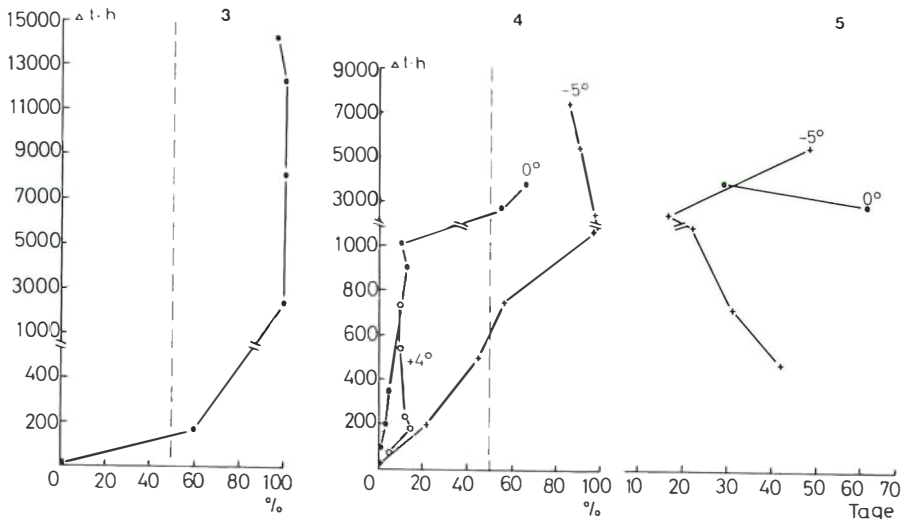


Abb. 3: Austriebsrate von Riesling 1969/70 in Prozent in Beziehung zum Kälteprodukt $\Delta t \cdot h$; Freiland.

Abb. 4: Austriebsrate nach artifizierter Kühlung von Riesling bei +4 °C o — o, 0 °C ● — ●, -5 °C + — +; das Kälteprodukt $\Delta t \cdot h$ bezieht sich auf 1, 2, 3, 7, 10, 23 und 31 Tage Kühlung (1969/70).

Abb. 5: Kritische Austriebsdauer von Riesling bei 0 °C ● — ● und -5 °C + — + bezogen auf das Kälteprodukt. Verzögerung des Austriebs nach zu langer Lagerung bei -5 °C.

Fig. 3: Rate of bud burst of "Riesling" 1969/70 per hundred in relation to chilling product $\Delta t \cdot h$; field experiment.

Fig. 4: Rate of bud burst after artificial chilling of "Riesling" at 4 °C o — o, 0 °C ● — ●, -5 °C + — +; the chilling product $\Delta t \cdot h$ is related to 1, 2, 3, 7, 10, 23 and 31 days chilling.

Fig. 5: Critical time of bud burst of "Riesling" at 0 °C ● — ● and -5 °C + — + related to chilling product. Delay of bud burst after a long period of storage at -5 °C.

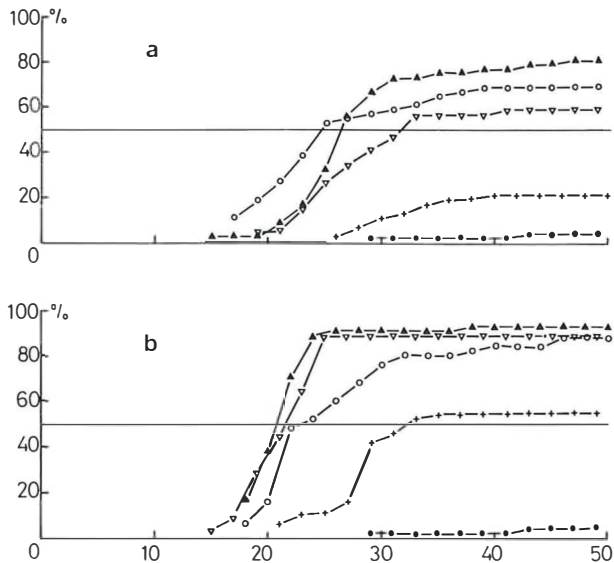


Abb. 6: Austriebsverlauf bei Riesling (1971) nach einer Kühlung bei -5°C (a) und 0°C (b). Kühldauer in Tagen +—+ (a) 1, (b) 5; ∇ — ∇ (a) 2, (b) 10; o — o (a) 4, (b) 20; \blacktriangle — \blacktriangle (a) 8, (b) 40; \bullet — \bullet ungekühlte Kontrolle.

Course of bud-burst of "Riesling" (1971) after chilling at -5°C (a) and 0°C (b). Length of chilling period in days: +—+ (a) 1, (b) 5; ∇ — ∇ (a) 2, (b) 10; o — o (a) 4, (b) 20; \blacktriangle — \blacktriangle (a) 8, (b) 40; \bullet — \bullet control nonchilled.

Synchronisierung der ökologischen Faktoren nicht vollständig herbeigeführt werden konnte. Offensichtlich liegen nach einer Kühlung von -5°C andere wachstumsphysiologische Bedingungen in der Knospe vor als bei 0°C . Dies wird durch die Bestimmung des durchschnittlichen Frischgewichtes gleichaltriger Triebe deutlich (Abb. 7). Die Zuwachsrate der 0°C -Proben war nahezu um das 2,5fache größer als bei -5°C .

Setzt man die Austriebsrate mit dem aus der Differenz zur Grenztemperatur und aus der Zeit gewonnenen Kälteprodukt in Beziehung (Abb. 8), so ergibt sich, daß durch den Abgleich von Kühldauer und Temperaturstufe eine deutliche Annäherung der Werte der kritischen Austriebsdauer erreicht wurde. Ihr interpolierter Wert für -5°C liegt bei $420 \Delta t \cdot h$ und für 0°C bei $560 \Delta t \cdot h$. Bei gleicher Kühldauer und abweichenden Kühlungsstufen (Abb. 4) liegen die entsprechenden Werte für -5°C bei $760 \Delta t \cdot h$ und für 0°C bei $3200 \Delta t \cdot h$. Ähnlich uneinheitlich sind die Verhältnisse auch im Freiland (vgl. Tabelle 1, Abb. 3). Diese Ergebnisse beweisen, daß eine noch weitergehende Angleichung des Kurvenverlaufs bei verschiedenen induktiven Temperaturen möglich ist, wenn der Zeit-Temperatur-Abgleich präziser vorgenommen wird.

Die absolute Hemmung des Austriebs bei Proben vor Eintritt in die induktiven Temperaturbereiche unter $+5^{\circ}\text{C}$ konnte in allen Beobachtungsjahren bei der Sorte Riesling mit dem höheren Kältebedürfnis sowohl in Freilandversuchen als auch unter kontrollierten Bedingungen bestätigt werden. Bei der Sorte Spätburgunder war bereits beim Schnitt Mitte Oktober 1970 die Knospenruhe partiell gebrochen. Bei allen bisherigen Triebentnahmen aus dem Freiland verlief die Verkürzung der kritischen Austriebsdauer und die Zunahme der Austriebsrate im Prinzip gleich;

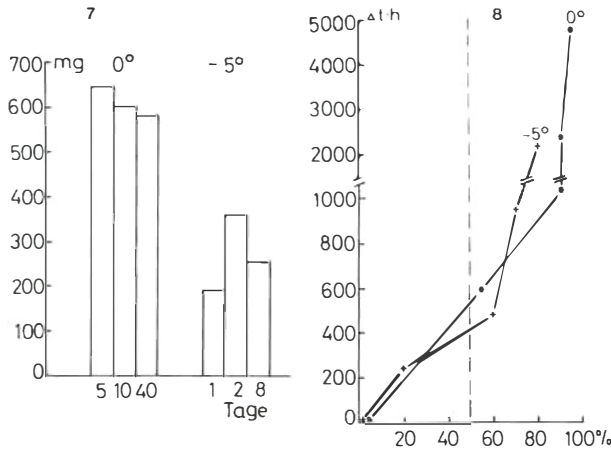


Abb. 7: Auswirkung von 0 °C und -5 °C auf das durchschnittliche Frischgewicht pro Trieb nach 50 Tagen.

Abb. 8: Austriebsrate von Riesling (1971) bezogen auf das Kälteprodukt $\Delta t \cdot h$ nach Abstimmung von Kühldauer und Temperaturstufe.

Fig. 7: Influence of 0 °C and -5 °C on an average fresh weight per sprout after 50 days.

Fig. 8: Rate of bud-burst of "Riesling" (1971) related to the chilling product $\Delta t \cdot h$ after synchronizing the length of chilling period and temperature.

d. h. anfängliche starke Stimulierung des Austriebs, im tiefen Winter geringe Veränderungen und im Spätwinter erneuter Austriebsschub.

Dies legt die Frage nach den physiologischen Verhältnissen in den Knospen unterschiedlicher Dormanz nahe. In der Ruheperiode 1969/70 wurden vom August bis März zu 10 verschiedenen Terminen Knospen geerntet und auf den Gehalt an freier und gebundener Abscisinsäure untersucht. Die nach der leicht abgewandelten Methode von MILBORROW (1967) gewonnenen Extrakte sind zunächst qualitativ auf ABS dünnschichtchromatographisch mit Hilfe von Referenzsubstanzen, spektral-photometrisch und spektralphotometrisch geprüft worden. Die Extinktionskurve zeigt ein Maximum bei 260 nm und das ORD-Spektrum den typischen Verlauf mit einem Maximum bei positiver Drehung von 289 nm und von 246 nm bei negativer Drehung (Abb. 9 a, 9 b). Die Ergebnisse der quantitativen Bestimmung sind in Abb. 10 und Tabelle 2 zusammengefaßt.

Der ABS-Gehalt stieg von August bis zu einem Maximum im November kurz nach dem vollendeten Blattfall an. Von Mitte November an trat eine rapide Abnahme der freien ABS auf, die zeitlich mit dem 1. Frost zusammenfiel. Korrespondierend hierzu war der Gehalt gebundener ABS im August verhältnismäßig hoch, im November entsprechend niedrig, und er erreichte einen Höchstwert im Februar. Obwohl sich die kritische Austriebsdauer von Januar an noch weiter verkürzte (Abb. 2 a, 10 c), veränderte sich der Gehalt freier ABS kaum. Der 2. Austriebsschub kann demnach nicht auf eine fortgesetzte Inaktivierung eines Hemmstoffes zurückgeführt werden. Eine eindeutige proportionale Beziehung zwischen ABS-Gehalt und Verringerung der Knospenruhe zeigte sich von Mitte November bis Mitte Dezember; der 1. Austriebsschub fällt in diese Zeit (Abb. 10 c). Der zum Schnittzeitpunkt im Oktober gemessene ABS-Gehalt induzierte bereits eine totale Austriebshemmung.

Nach Untersuchungen von WAREING und anderen Autoren (Übersicht WAREING 1969 a) wird die Synthese von ABS unter Kurztagsbedingungen in den Blättern be-

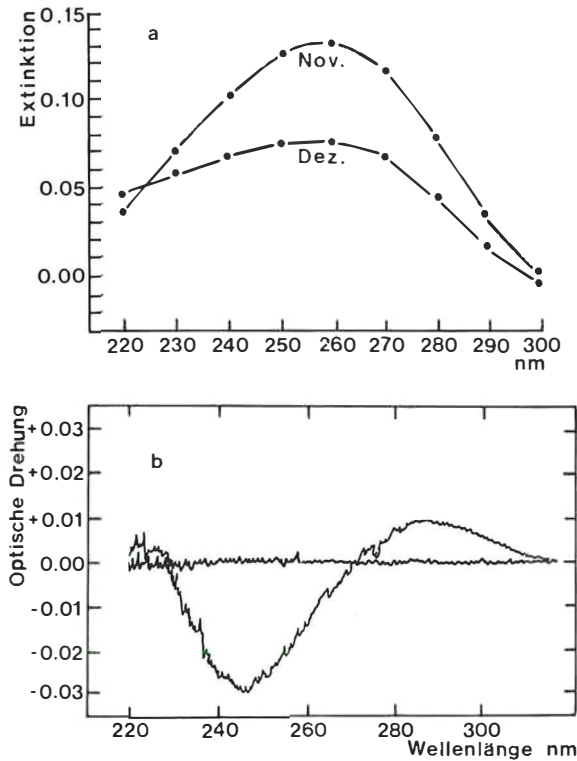


Abb. 9: Extinktionskurve der ABS verschiedener Knospenproben von Riesling aus Extrakten im November und Dezember (a). ORD-Spektrum von ABS; horizontale Linie Methanol (b).

Extinction of ABA of various extracts of bud from "Riesling" at November and December (a). ORD-spectrum of ABA; horizontal line methanol (b).

günstigt. Der steile Anstieg der ABS in den Knospen in der Zeit von Mitte September bis Mitte November gab Anlaß zur Prüfung des Ruhestadiums nach Entblätterung des Rebstockes von August bis Oktober. Die Witterungsbedingungen des Jahres 1971 förderten die Vegetationsperiode bis weit in den Herbst, so daß bis 1. 10. die Verfärbung der Blätter der Sorte Riesling noch nicht begonnen hatte. Vor Eintritt in den induktiven Temperaturbereich wurden die am 25. 8., 15. 9. und 1. 10. entblätterten Sprosse am 15. 10. geschnitten und entweder unmittelbar im Gewächshaus vorgetrieben oder erst 72 bzw. 192 Stunden bei -5°C gekühlt (Abb. 11). Obwohl durch die frühzeitige Entblätterung im August die Einlagerung der Assimilate vergleichsweise stark reduziert und somit eine Holzreife nicht eingeleitet wurde, erreichte die Austriebsrate bei den gekühlten Proben 85–90%. Die Knospenruhe zu diesem Zeitpunkt spiegelt sich in der ungekühlten Probe wider. Die Austriebsrate sank von 30% Ende August auf 4% 2 Wochen später und blieb nahezu unverändert bei 1% zu Versuchsende am 1. 10., was einer absoluten Dormanz gleichkommt. Während sich die unterschiedlichen Kühlperioden von 3 und 8 Tagen bei der Augustprobe kaum auswirkten, trat dieser Einfluß bei den Vergleichsproben klar zu Tage. Innerhalb der ersten Septemberhälfte hat die Knospenruhe bei der Sorte Riesling deutlich zugenommen. Diese Ergebnisse decken sich mit den Bestimmungen des

Abb. 10: Vergleich des Gehaltes der Knospen an freier ABA von August bis März 1969/70 (a), des Temperaturverlaufes im gleichen Zeitraum (b) und der kritischen Austriebsdauer von Riesling (c). ● Niedrigste absolute Temperatur.

Comparison of the free ABA content of Riesling buds from August to March (a), with the course of temperature in the same period (b) and the critical time of bud burst (c). ● Lowest absolute temperature.

ABS-Gehaltes der Periode 1969/70, der im vergleichbaren Zeitraum rapide angestiegen ist. Die Tageslänge betrug am 25. 8. genau 14 Stunden und unterschritt zwischen dem 2. und dem 3. Entblätterungstermin die Langtagsgrenze von 12 Stunden.

Diskussion

In den vorliegenden Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß verschiedene Sorten von *Vitis vinifera* ein spezifisches Kältebedürfnis zur Überwindung der Knospenruhe aufweisen. Die Sorte Riesling besitzt gegenüber Spätburgunder die längere Knospenruhe. Zu ähnlichen sortenspezifischen Unterschieden kamen ALLEWELDT und DÜRING (1972) beim Vergleich des ABS-Gehaltes. Die von uns festgesetzte Temperatur von $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ als oberer Grenzwert für den induktiven Bereich hat sich

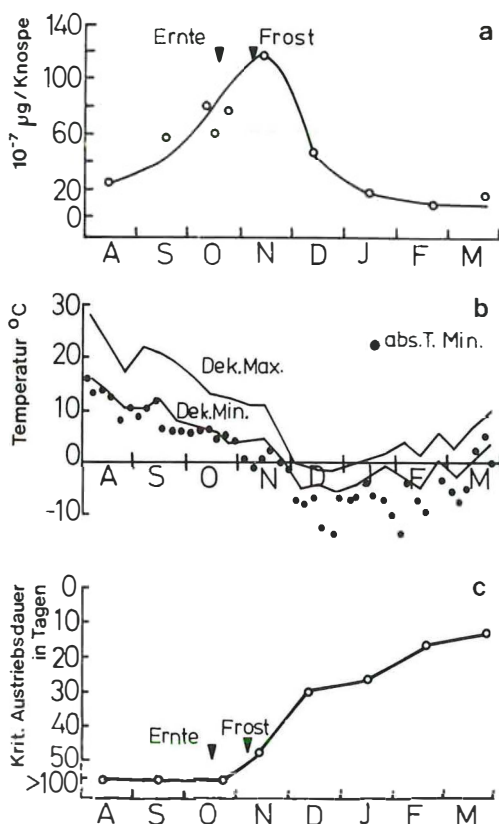


Tabelle 2

Gehalt freier und gebundener Abscisinsäure in ruhenden Knospen von August bis März
Free and bound abscisic acid content in dormant buds from August to March

Sorte	Entnahme	ABS in $10^{-7} \mu\text{g/Knospe}$		
		freie	gebundene	Summe
<i>Vitis vinifera</i>	15. 8. 1969	24	115	139
Riesling	19. 9.	57		
	9. 10.	80		
	15. 10.	58		
	23. 10.	77		
	14. 11.	116	194	310
	12. 12.	49		
	15. 1. 1970	16		
	20. 2.	8	296	304
	24. 3.	19		

bei den untersuchten Sorten sowohl in Freilandbeobachtungen als auch bei der Kühlung unter kontrollierbaren Bedingungen als richtig erwiesen. Mehrjährige Untersuchungen über die Frostresistenz bei Rebsorten haben gezeigt, daß bei $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ die zweite Härtungsphase eingeleitet wird, die in verschiedenen Bereichen des Sproßgewebes den hydrolytischen Abbau der Reservestärke in reduzierende Zucker herbeiführt (REUTHER 1971). Der Einfluß der Kühlungsstufe auf die kritische Austriebsdauer kann nur bei Berücksichtigung der Einwirkungszeit richtig beurteilt werden. Ob das Überschreiten der induktiven Temperaturschwelle unter Freilandbedingungen die Knospenruhe erneut verlängert, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Nach POUGET (1972) hängt die Aufhebung der Kälteinduktion durch Erwärmung vom Entwicklungszustand der Knospen ab. Die Kälteprodukte können nur dann mit dem Austrieb in Beziehung gesetzt werden, wenn durch Wärmeperioden der Kühleffekt nicht kompensiert wird oder die Kühlung über längere Zeit ununterbrochen anhält. Prinzipiell gilt, daß mit sinkender Temperatur die Knospenruhe im zunehmenden Maß gebrochen wird. Da aber die physiologische Wirkung der Temperatur als Funktion der Zeit aufgefaßt werden muß, kann das Kältebedürfnis nur durch Synchronisierung dieser ökologischen Faktoren exakt ermittelt werden. Die in Abb. 4, 5 und 8 dargestellten Versuche zeigen deutlich, daß stark divergierende Austriebskurven bei konstanter Kühlzeit, aber unterschiedlichen Temperaturen, durch Abstimmung dieser Parameter zur Deckung gebracht werden können. Auch negative Auswirkungen auf den Austrieb und die nachfolgende Entwicklung, wie sie bei überlanger Lagerung bei $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ zu beobachten waren, würden dabei ausgeschaltet. Die Definition des Kältebedürfnisses durch das Produkt aus der relativen Temperatur und der zugehörigen Stundenzahl ist demnach nur dann möglich, wenn unter synchronen ökologischen Bedingungen für einen bestimmten Wert immer das gleiche Austriebsverhalten reproduziert werden kann. Auf diese Weise ließen sich die art- und sortenspezifischen Unterschiede genau erfassen. Zur Prüfung dieser These sind weitere Untersuchungen notwendig.

Der Austriebsverlauf unter Freilandbedingungen kann in drei Phasen gegliedert werden. Von November bis Anfang Dezember steigt die Austriebsbereitschaft steil zu, um im Dezember und Januar nahezu unverändert zu bleiben. Diese Phase mündet in einen erneuten Austriebsschub im Februar und März. Vergleicht man damit den Gehalt an Abscisinsäure in den Knospen der Sorte Riesling im gleichen

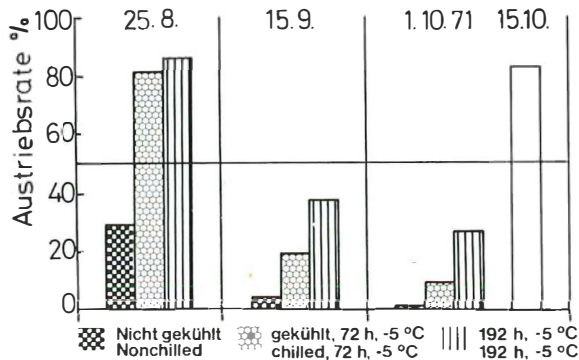


Abb. 11: Austriebsraten nach Entblätterung der Stöcke am 25. 8. 71, 15. 9. und 1. 10. und Kühlung bei $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 72 und 192 Stunden.

Rate of bud-burst after defoliation of the vines at 25. 8. 71, 15. 9. and 1. 10. and cuttings chilled at $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ for 78 and 192 hours.

Zeitraum, so fällt die 1. Phase mit dem Abbau des ABS-Maximums zusammen. Ab Januar verändert sich der endogene Hemmstoffgehalt kaum. Die weitere Stimulierung des Austriebs kann mit der ABS nicht mehr in Verbindung gebracht werden, sondern dürfte auf der Aktivierung bzw. Synthese von Wuchsstoffen beruhen. Neben der ABS sind noch weitere endogene Hemmstoffe in anderen Pflanzen wie Naringenin (HENDERSHOTT und WALKER 1959), Phaseinsäure (MACMILLAN und PRYCE 1969) und Xanthoxin (TAYLOR und BURDEN 1970) bekannt geworden. Es bleibt abzuwarten, ob das von der Konzentration freier ABS abweichende Austriebsverhalten von diesen oder ähnlichen Stoffen mit gesteuert wird. Die Ansicht über die ausschließliche Hemmstoffnatur der ABS muß nach den neueren Mitteilungen aufgegeben werden (zusammenfassende Darstellung DÖRFFLING 1972). Ähnliche Beobachtungen machten wir bei der Wirkung applizierter synthetischer ABS auf die terminale Schnittfläche von Rebenstecklingen, die sich im Stadium der Hauptruhe befanden. 10 ppm ABS induzierten bei Riesling einen 18%igen Austrieb (CHENG 1971), während die unbehandelte Kontrolle völlig in Ruhe blieb.

Die Austriebshemmung in der Vorruhe liegt nicht in den Knospen selbst, wie die Entblätterungsversuche und der ABS-Gehalt im August zeigten. Hierfür ist die korrelative Hemmung verantwortlich zu machen (MOLISCH 1909, WAREING 1969). Die deutliche Stimulierung nach der Kühlung ist schwerlich auf den kälteinduzierten Abbau von ABS zurückzuführen, da im August der ABS-Gehalt noch sehr niedrig ist. Es scheint eine Aktivierung von Wuchsstoffen vorzuliegen, wie sie vor allem bei der Gibberellinsäure unter diesen Bedingungen mehrfach beobachtet wurde. Nach WAREING und anderen Autoren wird die ABS-Synthese in den Blättern durch Kurztag begünstigt. In Übereinstimmung hiermit hatte sich das Verbleiben der Blätter am Stock beim Übergang von Langtag in den Kurztag Mitte September am nachhaltigsten ausgewirkt. Diese Befunde legen die Vermutung nahe, daß bereits die Tendenz zur kürzeren Tageslänge als Stimulans ausreicht, ohne unbedingt den Langtag unterschreiten zu müssen. Nach ALLEWELDT und DÜRING (1972) begünstigt eine Kurztagbehandlung die ABS-Einlagerung in die Sproßachsen von *Vitis*. Neuerdings wird der Einfluß der Tageslängen auf die ABS-Synthese aufgrund von Blattextrakten bezweifelt (WAREING und SAUNDERS zit. nach DÖRFFLING 1972, LENTON *et al.* 1972). Die Bestimmung des ABS-Gehaltes in Blättern hat jedoch nur eine begrenzte Aussagekraft für die Verhältnisse in den Knospen. Aufgrund von ABS-Bestimmungen in Extrakten aus Rebenknospen unterschiedlicher Dormanz wurde gezeigt, daß eine wechselseitige Umwandlung von freier und glykosidisch gebundener ABS mit den wechselnden ökologischen Faktoren im Verlauf der winterlichen Vegetationsruhe in Beziehung gesetzt werden kann. Zu gleichen Ergebnissen kamen wir bei *Prunus avium* (GRUPPE *et al.* 1973).

Die hier mitgeteilten Ergebnisse mehrjähriger Untersuchungen legen die Frage nach der Wechselwirkung zwischen ökologischen Faktoren und anderen Substanzen des Wuchsstoff- und Hemmstoffhaushaltes nahe. In einer gesonderten Darstellung wird über den Einfluß von Wachstumsregulatoren auf die Knospenruhe bei der Gattung *Vitis* berichtet werden.

Zusammenfassung

Das Kältebedürfnis der Sorten Riesling und Spätburgunder wurde untersucht. Durch Kältebehandlung einjähriger Rebsprosse wurde die kritische Austriebszeit daraus hergestellter Stecklinge verkürzt; außerdem nahm der Prozentsatz ausgetriebener Knospen im Verlauf der Ruhephase von Oktober bis März zu. Die Knos-

penruhe von Riesling war größer als die von Spätburgunder. Nach der Befriedigung des Kältebedürfnisses wurden 3 Austriebsphasen beobachtet:

1. Von November bis Dezember nahm die Dormanz rapide ab.
2. Von Dezember bis Januar blieb die Dormanz im wesentlichen unverändert niedrig.
3. Von Februar bis März wurde der Austrieb erneut stimuliert.

Die quantitative Bestimmung von ABS der Knospenproben aus diesen Perioden ergab, daß die 1. Phase mit einer Abnahme der ABS-Kurve in Abhängigkeit von der Kältebehandlung im November korrelierte. Der ABS-Gehalt stieg ab August steil an und erreichte im November ein Maximum. Die darauffolgende kälteinduzierte Inaktivierung freier ABS korrespondierte mit einer Zunahme glykosidisch gebundener ABS. Von Dezember bis März blieb der Gehalt freier ABS in den Knospen mehr oder weniger konstant. Eine Entblätterung der Weinreben Ende August führte zu einer geringeren Austriebshemmung als 3 oder 5 Wochen später. Der Einfluß der Tageslängen auf die Synthese von ABS in den Blättern wird diskutiert.

Die obere Schwelle der induktiven Temperatur wurde bei +5 °C festgesetzt. Das Kältebedürfnis wurde durch Lagerung von nicht induzierten einjährigen Sprossen während unterschiedlicher Perioden bei +4, 0 und -5 °C ermittelt. Der Austrieb wurde in Abhängigkeit von der Länge der Kühlperiode in der niedrigsten Temperaturstufe am stärksten aktiviert. Die Stimulation verhielt sich jedoch zur Temperaturbehandlung nicht proportional.

Das Kältebedürfnis wurde als Produkt der „relativen Temperatur“ und der „Zeit in Stunden unter +5 °C“ ($\Delta t \cdot h$) ausgedrückt. Die physiologische Wirkung der niederen Temperatur auf den Austrieb hängt von ihrer Differenz zum Schwellenwert und von ihrer Einwirkungsdauer ab. Es wurden Versuche zur Synchronisierung dieser ökologischen Faktoren durchgeführt, um das sortenspezifische Kältebedürfnis exakt zu bestimmen.

Herrn Ing. (grad.) F. SCHNEIDER danken wir für seine technische Mitarbeit.

Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G. und DÜRING, H., 1972: Einfluß der Photoperiode auf Wachstum und Abscisinsäuregehalt der Rebe. *Vitis* 11, 280—288.
- CHANDLER, W. H. and TUFTS, W. P., 1934: Influence of the rest period on opening of buds of fruit trees in spring and on development of flower buds of peach trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 30, 180—186.
- CHENG, CH.-Y., 1971: Experimente zur Regulation der Knospenruhe. Diss. Landw. Fak. Univ. Gießen.
- CORNFORTH, J. W., MILBORROW, B. V. and RYBACK, G., 1966: Identification and estimation of (+)-Abscisin II ("Dormin") in plant extracts by spectropolarimetry. *Nature* 210, 627—628.
- DÜRFELING, K., 1967: (+)-Abscisin II (Dormin) in Ätherextrakt von Pisumsprossen. *Naturwissenschaften* 54, 23—24.
- — —, 1972: Wachstum. *Fortschr. Bot.* 34, 179—196.
- DÜRING, H. und ALLEWELDT, G., 1973: Der Jahresgang der Abscisinsäure in vegetativen Organen von Reben. *Vitis* 12, 26—32.
- GRUPPE, W., CHENG, CH.-Y. und REUTHER, G., 1974: Untersuchungen zur Knospenruhe und zum Austrieb bei Kirschen und Pflaumen. *Gartenbauwissenschaft*, im Druck.
- HENDERSHOT, C. H. and WALKER, D. R., 1959: Identification of a growth inhibitor from extracts of dormant peach flower buds. *Science* 130, 798—800.
- LENTON, J. R., PERRY, V. M. and SAUNDERS, P. F., 1972: Endogenous abscisic acid in relation to photoperiodically induced bud dormancy. *Planta* 106, 13—22.
- MACMILLAN, J. and PRYCE, R. J., 1969: Plant hormones-IX. Phaseic acid, a relative of abscisic acid from seed of *Phaseolus multiflorus*. Possible structures. *Tetrahedron* 25, 5893—5901.
- MAGOON, C. A. and DIX, I. W., 1943: Observations on the responses of grape vines to winter temperatures as related to their dormancy requirement. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 42, 407—412.

- MILBORROW, B. V., 1967: The identification of (+)-Abscisin II [(+)-Dormin] in plants and measurement of its concentration. *Planta* 76, 93—113.
- MOLISCH, H., 1909: Über ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben (Warmbadmethode), Teil II. S.-B. Akad. Wissensch. Wien, Math.-Nat. Kl. Abt. I 118, 637—691.
- MÜLLER-THURGAU, H., 1885: Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. *Landw. Jahrb.* 14, 851—907.
- OKHUMA, K., LYON, J. L., ADDICOTT, F. T. and SMITH, O. E., 1963: Abscisin II, abscission-decelerating substance from young cotten fruit. *Science* 142, 1592.
- POUGET, R., 1963: Recherches physiologiques sur le repos végétatif de la vigne (*Vitis vinifera*): La dormance des bourgeons et le mécanisme de sa disparition. Thèse, Bordeaux.
- — , 1972: Considérations générales sur le rythme végétatif et la dormance des bourgeons de la Vigne. *Vitis* 11, 196—217.
- REUTHER, G., 1971: Die Dynamik des Kohlenhydratmetabolismus als Kriterium der Frostresistenz von Obstgehölzen in Abhängigkeit von der Winterruhe. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 84, 571—583.
- TAYLOR, H. F. and BURDEN, R. S., 1970: Identification of plant growth inhibitors produced by photolysis of Violaxanthin. *Photochemistry* 9, 2217—2223.
- WAREING, P. F., 1969 a: Germination and dormancy. *Physiology of plant growth and development*. M. B. Wilkins, Mac Graw-Hill, London, 605—644.
- — , 1969 b: The control of bud dormancy in seed plants. *Dormancy and Survival*, Univ. Press Cambridge, 241—262.
- WEINBERG, J. H., 1950: Prolonged dormancy of peaches. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 56, 129—133.

Eingegangen am 24. 10. 1973

DR. CHENG-YUNG CHENG
Dept. of Horticulture
National Taiwan University
107 Taipei
Taiwan
Prof. DR. GERHARD REUTHER
Inst. für Botanik der Hess. FA für
Wein-, Obst- und Gartenbau
6222 Geisenheim
Prof. DR. WERNER GRUPPE
Inst. für Obstbau der Univ. Gießen
63 Gießen