

Beziehungen zwischen Chlorosegrad, Eisengehalten und Blattwachstum von Weinreben auf verschiedenen Standorten

von

M. HAUSSLING, V. RÖMHELD und H. MARSCHNER

Relationship between chlorosis, iron and leaf growth in grapevines growing at different locations

Summary: At different locations, samples from chlorotic and green leaves were taken periodically during the growing season. Leaf area, contents of chlorophyll, total iron and acid-soluble iron were determined in leaf samples from various positions within the shoots.

At locations where chlorosis became evident during the growth period, analysis showed that these leaves had lower levels of both total iron and acid-soluble iron compared with leaves of locations without chlorosis. At all locations, a close linear correlation was found between the contents of acid-soluble iron and chlorophyll. For total iron this positive correlation was confined to the lower concentration range (50—90 µg Fe/g dry weight). The highest and lowest contents of total iron and of acid-soluble iron were found in the youngest leaves and in the leaves with the largest growth rate, respectively. This demonstrates 'dilution' and 'concentration' effects of iron in the leaf dry matter. Therefore, particular care is necessary in leaf sampling as a basis for causal interpretations of iron chlorosis.

The results of the present study indicate that the lower uptake and translocation rates of iron rather than the 'inactivation' of iron within the shoots are responsible for chlorosis at the various locations.

Key words: chlorosis, chlorophyll, iron, leaf, soil, variety of vine, absorption, translocation.

Einleitung

Eisenmangelchlorose bei Weinreben tritt weit verbreitet zu Beginn der Vegetationsperiode auf (SCHALLER 1983). Dieser Entwicklungszeitraum ist durch besonders starkes vegetatives Wachstum („Wachstumsschub“) gekennzeichnet (PERRET und KOBLET 1981). Da die Pflanzen nur unzureichend in der Lage sind, Eisen aus den älteren Blättern sowie dem Holzteil zu mobilisieren, ist für die jungen, schnellwachsenden Blätter eine ständig ausreichende Eisenversorgung durch die Wurzeln von besonderer Bedeutung.

Im Vergleich zu grünen sind in chlorotischen Blattspreiten die Eisengehalte manchmal gleich hoch oder sogar höher. Daraus wird abgeleitet, daß in chlorotischen Pflanzen nicht die Eisenaufnahme behindert ist, sondern das Eisen in den Pflanzen „inaktiviert“ wird (MENGEL und BUBL 1983). Chlorotische Blattspreiten haben gegenüber grünen häufig geringere Gehalte an säureextrahierbarem Eisen (MENGEL *et al.* 1979; SCHOLL 1979), das als ein wichtiger Faktor für die Chlorophyllsynthese gilt (OSERKOWSKY 1933).

Ein kritischer Aspekt beim Vergleich chlorotischer und grüner Blätter ist allerdings, daß bei Eisenmangelchlorose oft auch das Blattwachstum gehemmt ist bzw. im Laufe der Blattentwicklung die Eisengehalte in grünen Blättern durch „Verdünnung“ abnehmen können (VENKATRAJU und MARSCHNER 1981). Aus diesen Gründen sollten bei Untersuchungen auf Chlorosestandorten der Probenahmezeitpunkt, die Blattinsertion

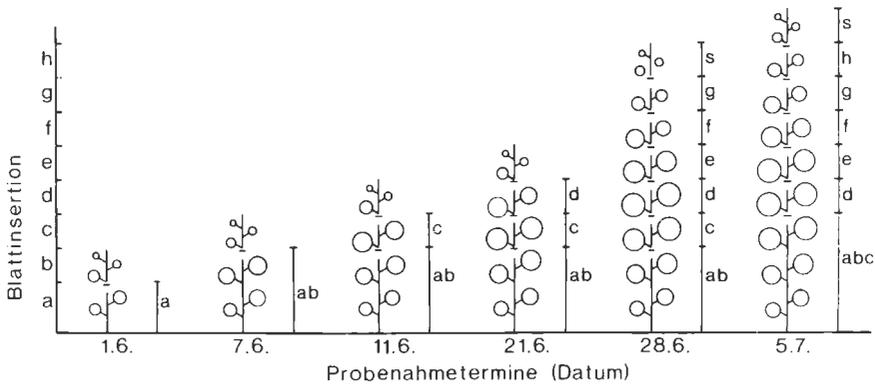


Abb. 1: Zuordnung der Blattspreiten zu Blattproben bei unterschiedlichen Probenahmeterminen.
System and arrangement of leaves used in the sampling for the time-course study.

als Maß für das physiologische Alter und die Blattfläche zusätzlich berücksichtigt werden. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, auf Standorten mit unterschiedlicher Chloroseausprägung von Vegetationsbeginn an Blattwachstum, Chlorophyllgehalte, Gesamteisengehalte und säurelösliche Eisengehalte chlorotischer und grüner Blattspreiten in Abhängigkeit von der Blattinsertion und dem Probenahmetermin zu untersuchen.

Material und Methoden

Von Vegetationsbeginn an wurden 1982 zunächst auf acht Standorten Blattproben aus je einer zur Chlorose neigenden und einer benachbarten gesunden Parzelle entnommen; von der Triebbasis bis zur oberen Triebzone wurden die gegenüber inserierten Blattspreiten eines Triebes zu je einer Mischprobe vereinigt. Abb. 1 zeigt am Beispiel eines Standortes, wie bei der Zuordnung der Blattspreiten zu Blattproben vorgegangen wurde.

Versuchsstandorte und Pflanzenmaterial Locations of the experiments and plant material

Standort:	Fellbach	Alzey	Gau-Heppenheim
Bodentyp:	Pelosol-Rigosol auf unterem mittleren Keuper	Rendzina-Rigosol auf tertiärem Kalkmergel	Pelosol-Rigosol auf tertiärem Tonmergel
Rebsorte:	Blauer Burgunder	Faber	Ruländer
Unterlage:	5 BB	5 BB	5 BB
Versuchsparzelle:	2 Parzellen (grün bzw. chlorotisch)		
	Je 45 Stock	Je 50 Stock	Je 40 Stock
	5fache Wiederholung		

Nach dem Auftreten erster Chlorosesymptome wurden die Untersuchungen auf drei geeigneten Standorten (Übersicht) fortgeführt; von diesem Zeitpunkt an wurden auch die jüngsten Blattspreiten („s“) jeweils mitentnommen.

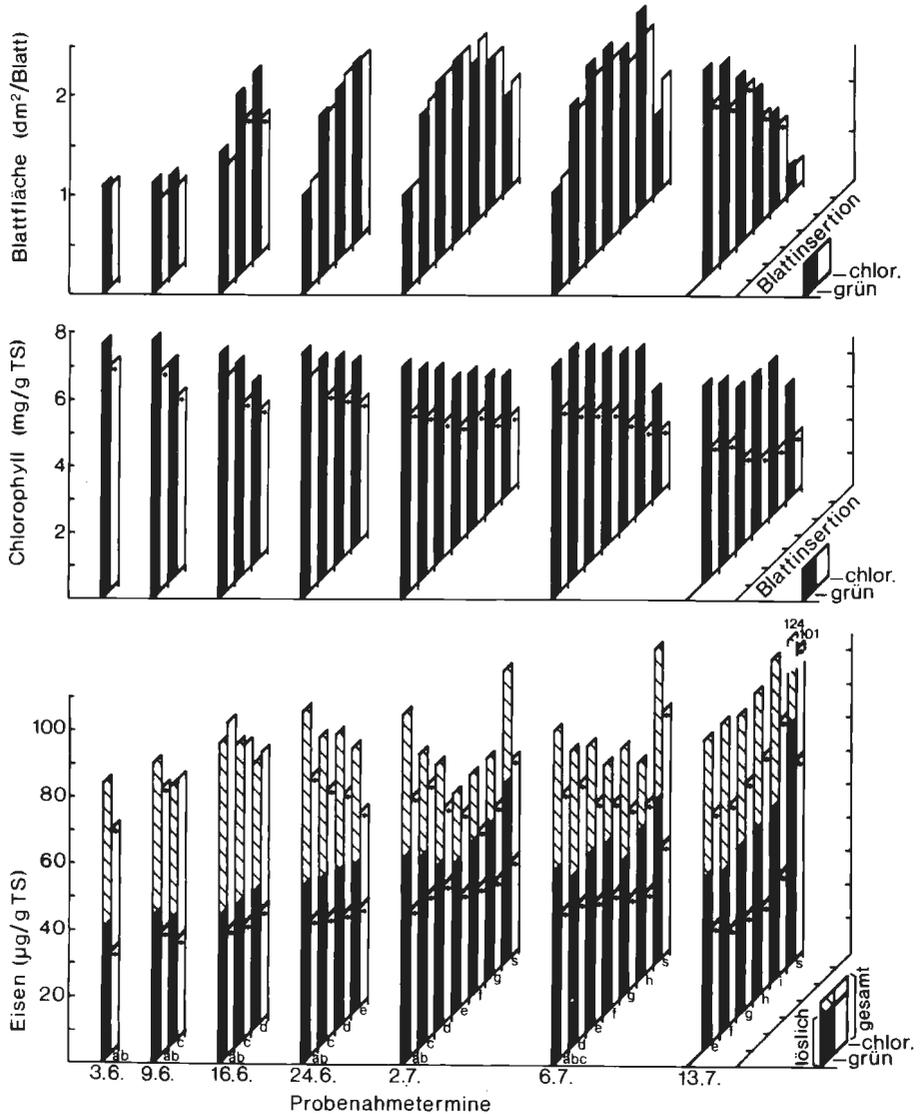


Abb. 2: Chlorophyllgehalte, Blattflächen, Gehalte an löslichem Eisen und Gesamteisen chlorotischer und grüner Blattspreiten im Vegetationsverlauf in Abhängigkeit von der Blattinsertion. Standort Fellbach. * = Signifikant gegenüber grün bei $P < 0,01$.

Chlorophyll contents, leaf area, contents of soluble and total iron in chlorotic and green leaves during leaf development, dependent on leaf position; location Fellbach. * = Significant difference to 'green' at $P < 0.01$.

Nach der Entnahme der Blattspreiten wurden die Blattflächen gemessen und die Blattproben tiefgefroren aufbewahrt.

Für die Chlorophyll- und Eisenbestimmungen wurden die Proben gefriergetrocknet und gemahlen. Die Chlorophyllbestimmung erfolgte in 80%igem Acetonextrakt (nach BRUINSMA 1963); die Gehalte an Gesamteisen wurden nach Trockenveraschung mit dem AAS bestimmt. Zur Bestimmung der Gehalte an löslichem Eisen wurden 0,2 g feingemahlene Blattmaterial in 5 ml 0,5 n HCl 16 h bei mittlerer Frequenz geschüttelt, danach abfiltriert und das extrahierte Eisen mit dem AAS gemessen.

Ergebnisse

Blattflächen, Chlorophyll- und Eisengehalte chlorotischer und grüner Blattspreiten werden in den folgenden Abbildungen für verschiedene Standorte getrennt dargestellt.

Standort Fellbach

Erste Blattproben wurden am 3. 6. 82 entnommen. Im Vegetationsverlauf werden die Unterschiede zwischen chlorotischen und grünen Blattspreiten bezüglich der Gehalte an Chlorophyll, Gesamteisen und löslichem Eisen größer; das Blattwachstum hingegen läßt keine Unterschiede zwischen „chlorotischen“ und „grünen“ Spreiten erkennen (Abb. 2). Erste Anzeichen deutlicher Chlorosesymptome zeigen sich zum 4. Probenahmetermin an der Blattinsertion „e“ bei einem Chlorophyllgehalt von durchschnittlich 4,2 mg/g TS, einem Gesamteisengehalt von 58 µg/g TS und einem Gehalt an löslichem Eisen von 30 µg/g TS. Bei vergleichbarer Wachstumsrate chlorotischer und grüner Blätter sind die Gehalte sowohl an Gesamteisen als auch an löslichem Eisen in den chlorotischen Blattspreiten deutlich niedriger. Im weiteren Vegetationsverlauf verstärken sich die Unterschiede in den Gehalten an Gesamteisen und löslichem Eisen vor allem zwischen den jüngsten Blattspreiten. Die niedrigsten

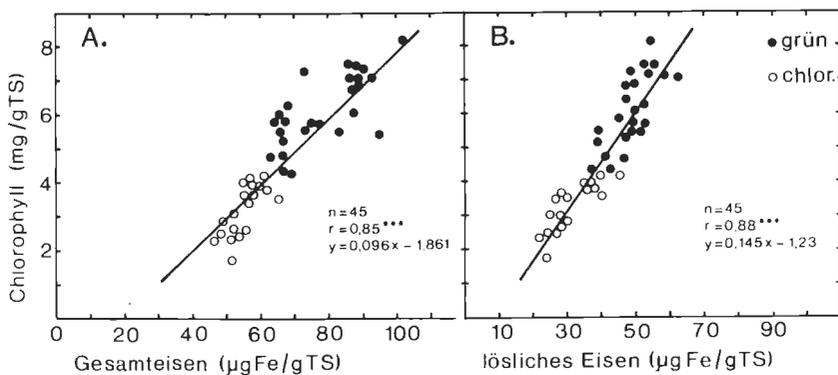


Abb. 3: Beziehungen zwischen Gehalten an Chlorophyll und Gesamteisen (A) und löslichem Eisen (B), Standort Fellbach, Probenahmetermin 6. 7. (vgl. Abb. 1).

Relationship between contents of chlorophyll and total iron (A) and soluble iron (B); location Fellbach; sampling date 6. 7. (compare Fig. 1).

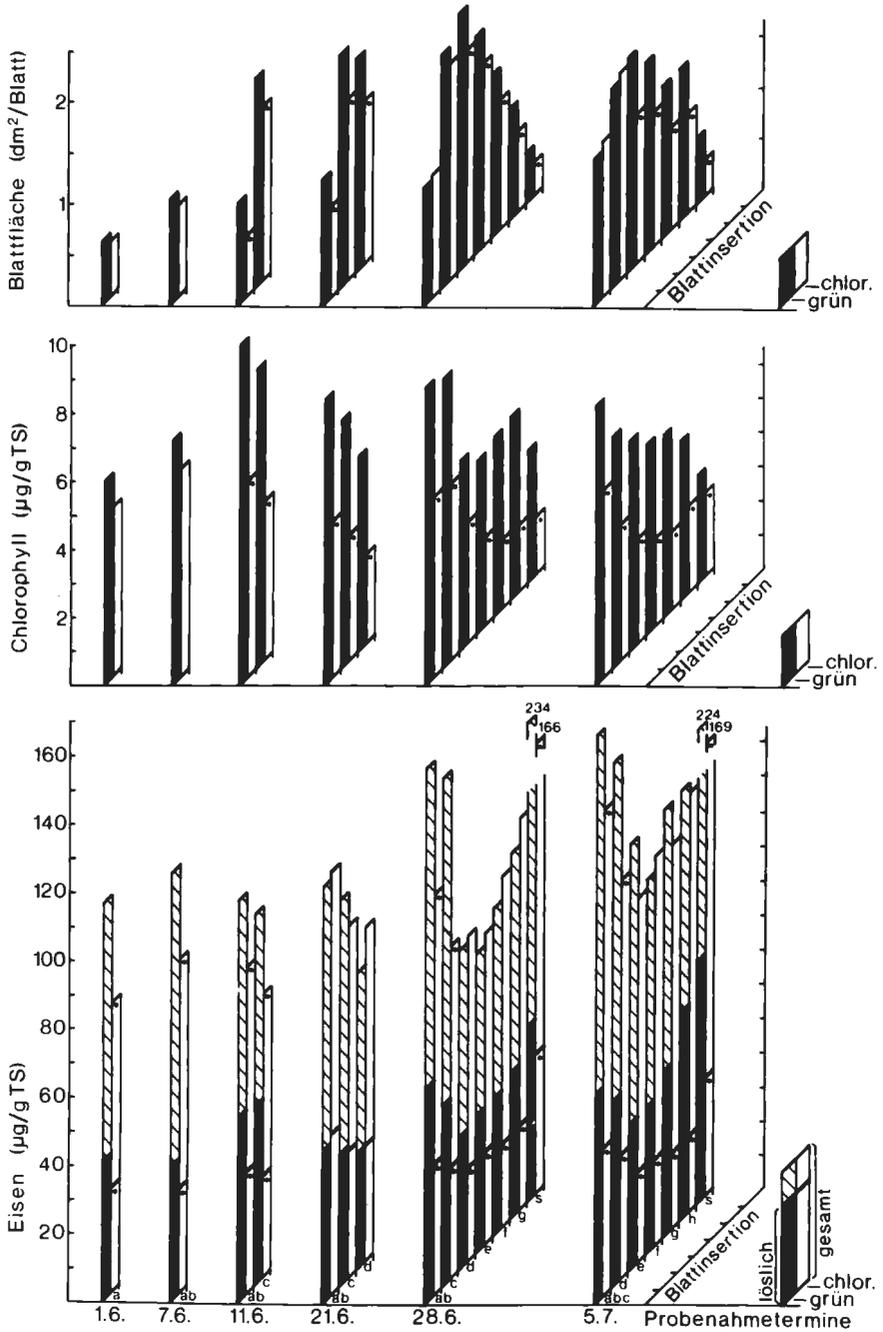


Abb. 4: Gehalte an Chlorophyll, Blattflächen sowie Gehalte an Gesamteisen und löslichem Eisen grüner und chlorotischer Blattspalten im Vegetationsverlauf in Abhängigkeit von der Blattinsertion. Standort Alzey. * = Signifikant gegenüber grün bei $P < 0,01$.

Gehalte treten dabei in der obersten Triebzone an den Insertionen des intensivsten Blattwachstums auf.

Wie Abb. 3 für den 6. Probetermin zeigt, bestehen zwischen den Gehalten an Chlorophyll und den Gehalten sowohl an Gesamteisen als auch an löslichem Eisen signifikante lineare Beziehungen. Beim Gesamteisen läßt sich ein unterer Grenzwert für eine ausreichende Chlorophyllbildung von $60 \mu\text{g Fe/g TS}$ und beim löslichen Eisen von $40 \mu\text{g Fe/g TS}$ ableiten. Für den Standort Fellbach kann somit festgestellt werden, daß während des Auftretens der Chlorose das Blattwachstum nicht beeinflußt wurde und in den chlorotischen Blattspreiten sowohl die Gehalte an Gesamteisen als auch die an säurelöslichem Eisen signifikant niedriger waren.

Standort Alzey

Erste Blattspreiten wurden hier am 1. 6. 1982 entnommen. Zu Vegetationsbeginn sind die Gehalte sowohl an Chlorophyll als auch an Gesamteisen und löslichem Eisen in den Blattspreiten der chlorotischen Parzelle deutlich niedriger als in der grünen (Abb. 4). Zur 4. Probenahme treten deutliche Chlorosesymptome von Blattinsertion „d“ an auf; zum gleichen Zeitpunkt bleibt das Wachstum der chlorotischen gegenüber den grünen Blattspreiten deutlich zurück. Als Folge des jetzt bei den chlorotischen Spreiten fehlenden „Verdünnungseffekts“ verschwinden im mittleren Triebbereich die Unterschiede in den Gehalten an Gesamteisen und löslichem Eisen zwischen grünen und chlorotischen Blättern. Im weiteren Vegetationsverlauf (von der 5. Probenahme an) sind die Gehalte an Chlorophyll und löslichem Eisen, z. T. auch die Gesamteisengehalte, der chlorotischen gegenüber den grünen Blättern deutlich niedriger. Im mittleren Triebbereich sind hingegen bei 30 % geringerem Blattwachstum der chlorotischen Variante die Gehalte an Gesamteisen gegenüber jenen der grünen nicht mehr unterschiedlich. In diesem Triebbereich ist bei den chlorotischen Blattspreiten der Anteil des säurelöslichen Eisens extrem niedrig.

Auf dem Standort Alzey bestehen enge lineare Beziehungen nur zwischen den Gehalten an Chlorophyll und löslichem Eisen, nicht aber dem Gesamteisen (Abb. 5; 6. Probenahmetermin). Als Grenzwert für eine ausreichende Chlorophyllbildung der Sorte Faber auf der Unterlage 5 BB lassen sich beim löslichen Eisen $38 \mu\text{g Fe/g TS}$ ableiten.

Auf dem Standort Alzey sind somit Chlorophyllgehalte, Blattflächen und Gehalte an löslichem Eisen in der chlorotischen Parzelle gegenüber der grünen deutlich niedriger; bei den Gesamteisengehalten gilt dies nur für die ältesten und jüngsten Blattspreiten, nicht aber für die Spreiten im mittleren Triebbereich.

Standort Gau-Heppenheim

Die Ergebnisse vom Standort Gau-Heppenheim (Abb. 6) sind besonders unter dem Aspekt des Wiederergrüens der chlorotischen Parzelle zum 6. Probenahmetermin („g“) zu sehen. Erste Anzeichen von Chlorose traten vom 4. Probenahmetermin an auf („d“). Zu diesem Zeitpunkt sind die Gehalte an Chlorophyll, Gesamteisen und löslichem Eisen der chlorotischen gegenüber den grünen Blättern deutlich niedriger. Im weiteren Vegetationsverlauf trifft dies nur noch für die Gehalte an löslichem Eisen und an Gesamteisen in den jüngsten und ältesten Blattspreiten zu. Die Gehalte beider Eisenfraktionen sind wiederum in der mittleren Blattinsertion am niedrigsten. Zur

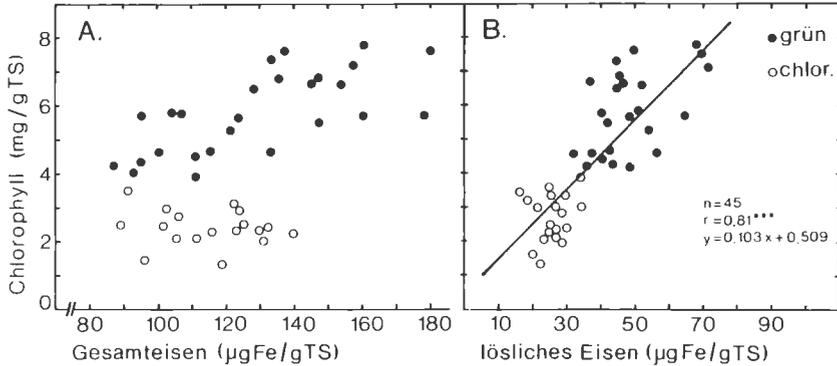


Abb. 5: Beziehungen zwischen Gehalten an Chlorophyll und Gesamteisen (A) und löslichem Eisen (B). Standort Alzey, Probenahmetermin 5. 7. (s. Abb. 1).

Relationship between contents of chlorophyll and total iron (A) and soluble iron (B); location Alzey, sampling date 5. 7. (see Fig. 1).

Zeit der 6. Probenahme (5. 7.) ist die Chloroseparzelle wiederergrünt, Chlorophyllgehalte und Blattflächen der obersten Blattinsertionen haben sich gegenüber der grünen Parzelle stark erhöht. Bedingt durch das schnelle Blattwachstum sind zugleich die Gesamteisengehalte der wiederergrünter Blätter stark abgesunken, von durchschnittlich 84 µg Fe/g TS auf 69 µg Fe/g TS. Der Anteil des löslichen Eisens hat sich stark erhöht, und die Gehalte dieser Eisenfraktion sind nicht mehr signifikant niedriger als in den grünen Blattspreiten.

Auch auf dem Standort Gau-Heppenheim bestehen enge positive Beziehungen zwischen den Gehalten an Chlorophyll, an Gesamteisen sowie an löslichem Eisen (Abb. 7; 5. Probenahme am 28. 6.). Als Grenzwert für eine ausreichende Chlorophyllbildung ergeben sich wiederum etwa 40 µg lösliches Fe/g TS. Man kann aber erkennen, daß erhöhte Chlorophyllgehalte erst bei Gesamteisengehalten oberhalb von 80 µg Fe/g TS möglich erscheinen.

Auf dem Standort Gau-Heppenheim war das Ergrünen der vorher chlorotischen Blattspreiten verbunden mit einem stärkeren Blattwachstum der ergrünenden gegenüber den grünen Blattspreiten. Die Folge davon waren absinkende Gesamteisengehalte („Verdünnung“), wobei sich der Anteil des löslichen Eisen deutlich erhöhte.

Diskussion

In den untersuchten Chloroseparzellen waren schon von Vegetationsbeginn an vor dem Auftreten von Chlorosesymptomen die Gehalte der Blattspreiten an Gesamteisen und säurelöslichem Eisen gegenüber den gesunden Parzellen erniedrigt, was auf eine schlechtere Eisenversorgung der später chlorotischen Pflanzen schon zu diesem Zeitpunkt schließen läßt. In keinem Fall konnten in chlorotischen Blättern höhere Gehalte an Gesamt- bzw. löslichem Eisen gefunden werden als in grünen Blättern gleicher Blattinsertion. Die Gehalte an löslichem Eisen werden im allgemeinen als ein wichtiges Kriterium für die Chlorophyllsynthese angesehen (OSERKOWSKY 1933); als Grenzwert werden 40 µg Fe/g TS angegeben (MENGEL *et al.* 1979). Beim Auftreten erster Chlorosesymptome wurde dieser Wert auf allen Standorten unterschritten. Für alle

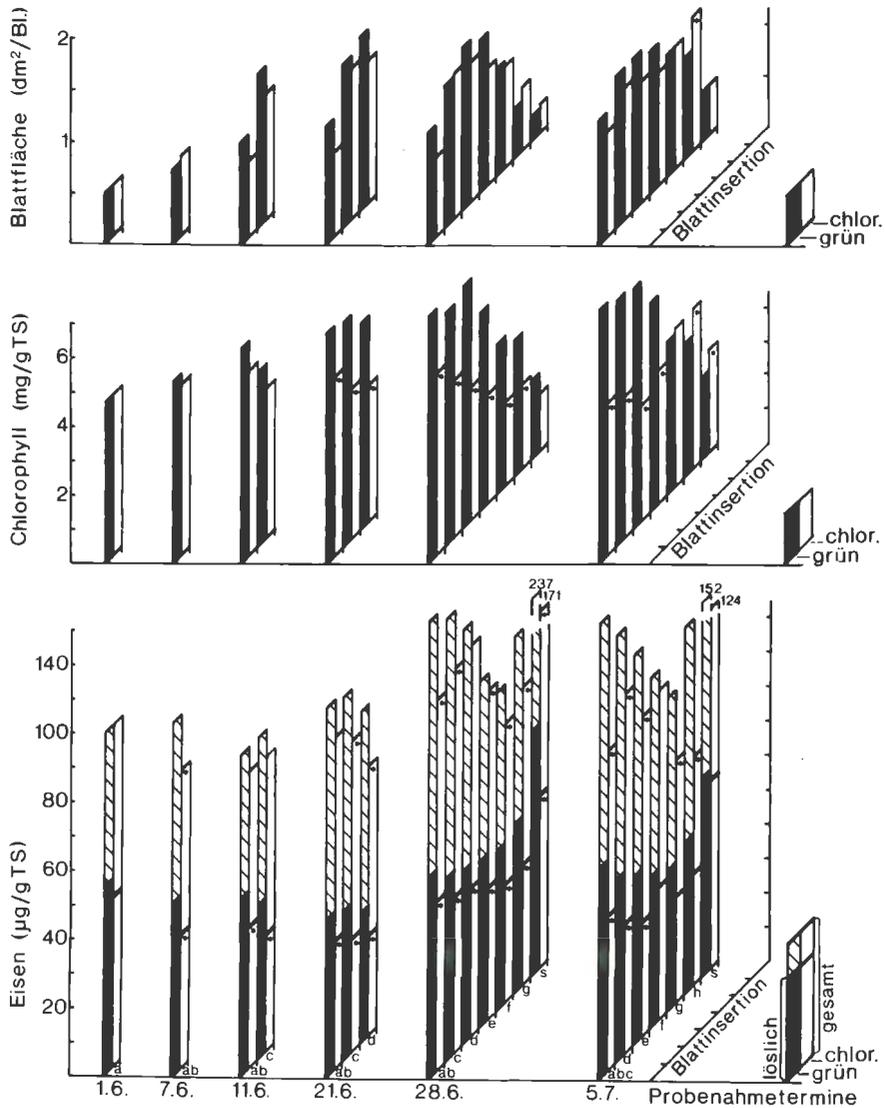


Abb. 6: Gehalte an Chlorophyll, Blattflächen sowie Gehalte an Gesamteisen und löslichem Eisen chlorotischer und grüner Blattspreiten im Vegetationsverlauf in Abhängigkeit von der Blattinsertion. Standort Gau-Heppenheim. * = Signifikant gegenüber grün bei $P < 0,01$.

Chlorophyll contents, leaf area, contents of soluble and total iron in chlorotic and green leaves during leaf development dependent on leaf position; location Gau-Heppenheim. * = Significant difference to 'green' at $P < 0.01$.

Standorte konnte eine gesicherte lineare Beziehung zwischen den Gehalten an löslichem Eisen und an Chlorophyll gefunden werden, was die Aussagekraft der Gehalte an löslichem Eisen im Hinblick auf die Chlorophyllbildung unterstreicht.

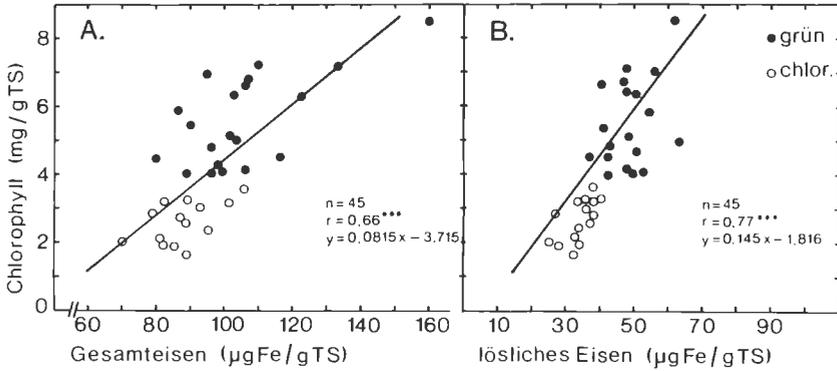


Abb. 7: Beziehungen zwischen Gehalten an Chlorophyll und Gesamteisen (A) und löslichem Eisen (B). Standort Gau-Heppenheim, Probenahmezeitpunkt 28. 6. (vgl. Abb. 1).

Relationship between contents of chlorophyll and total iron (A) and soluble iron (B); location Gau-Heppenheim; sampling date 28. 6. (compare Fig. 1).

Als ausreichender Gehalt an Gesamteisen werden für die Blattspreiten der Weinreben $60 \mu\text{g Fe/g TS}$ angegeben (BEYERS 1962). Dieser Wert konnte auch als Grenzwert für eine ausreichende Chlorophyllbildung auf dem Standort Fellbach gefunden werden. Es ergibt sich somit bei Gesamteisen ein Grenzwert für latenten Eisenmangel von $60 \mu\text{g Fe/g TS}$ bei der Sorte Blauer Burgunder auf der Unterlage 5 BB, für die Chlorophyllgehalte läßt sich auf diesem Standort eine lineare Abhängigkeit von den Gesamteisengehalten darstellen.

Während der Vegetationsperiode waren die Gehalte an Gesamteisen und löslichem Eisen der ältesten und jüngsten Blätter auf allen Standorten in den chlorotischen Blattspreiten signifikant niedriger als in den grünen, was auf eine geringere Aufnahme und Verlagerung von Eisen in chlorotischen Weinreben auch im Vegetationsverlauf hinweist. Dabei sind die Unterschiede in den Eisengehalten zwischen chlorotischen und grünen Blattspreiten zu Beginn des raschen Blattflächenwachstums und verstärkt einsetzender Chlorophyllsynthese besonders groß.

Je nach der Rate von Eiseneinlagerung und Blattflächenwachstum kann es in jungen Blättern zu „Verdünnungs-“ oder „Konzentrationseffekten“ bei den Eisengehalten kommen (VENKATRAJU und MARSCHNER 1981). Auch bei Weinreben sind in den jüngsten Blättern die Eisengehalte meistens am höchsten und nehmen sie bei starkem Blattflächenwachstum auch in grünen Blättern ab (Probenahmetermin 5. 7. bzw. 6. 7.; Abb. 2, 4 und 6). Geringeres Blattflächenwachstum chlorotischer Blätter kann zu geringerer „Verdünnung“ von Eisen und daher relativ hohen Eisengehalten führen. Bei Probenahmen für Untersuchungen über Beziehungen zwischen Chlorophyll- und Eisengehalten ist daher besonders auf vergleichbare Blattinsertion zu achten.

In den vorliegenden Untersuchungen waren diese verschiedenen Möglichkeiten eingetreten. Auf dem Standort Fellbach trat ein „Verdünnungseffekt“ bei den Gehalten an Gesamteisen sowohl in den grünen als auch in den chlorotischen Blättern auf, in diesen aber auf niedrigerem Niveau. Auf dem Standort Alzey dagegen war das Blattflächenwachstum der chlorotischen Blätter um ca. 30 % geringer, so daß der „Verdünnungseffekt“ während des Blattwachstums geringer war. Der „Verdünnungseffekt“ wird bei den Gehalten an Gesamteisen auch auf dem Standort Gau-Heppenheim sowohl in grünen als auch in chlorotischen Blättern deutlich, in den chlorotischen Blättern wiederum auf niedrigerem Niveau.

Im Vergleich zu den Gehalten an Gesamteisen ist beim löslichen Eisen dieser Verdünnungseffekt in der Regel auf allen drei Standorten weniger stark. Dies trägt sicher mit zu den besseren Korrelationen zwischen Chlorophyllgehalten und Gehalten an löslichem Eisen bei. Die Bestimmung des löslichen Eisens in Rebblättern spiegelt daher nicht nur den Anteil an physiologisch verfügbarem Eisen besser wider, sondern verringert auch die Gefahr von größeren Fehlern, wenn Blätter unterschiedlicher Insertionshöhen miteinander verglichen werden.

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse geben keine überzeugenden Hinweise auf eine „physiologische“ Inaktivierung von Eisen in chlorotischen Rebenblättern, wie es von MENGEL und BUHL (1983) angenommen wird. Vielmehr liegen bei Beachtung des Blattalters (Blattinsertion) die Gehalte sowohl an Gesamteisen als auch an löslichem Eisen in den chlorotischen Blättern niedriger und weisen sie somit auf niedrigere Aufnahme und Verlagerung von Eisen in den Sproß als primäre Ursache der Chlorose hin.

Zusammenfassung

Auf verschiedenen Standorten wurden Blattproben aus je einer zur Chlorose neigenden und einer benachbarten gesunden Parzelle von Vegetationsbeginn an entnommen. In Abhängigkeit von der Blattinsertion wurden die Blattflächen und die Gehalte an Chlorophyll, löslichem Eisen und Gesamteisen bestimmt.

Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß auf Standorten, auf denen im Laufe der Vegetation Chlorose auftritt, die Blätter bereits von Vegetationsbeginn an niedrigere Gehalte an Gesamteisen und an löslichem Eisen haben. Die Gehalte an säurelöslichem Eisen waren in chlorotischen gegenüber grünen Blattspreiten auf allen Standorten signifikant niedriger, und es konnte eine enge lineare Beziehung zu den Chlorophyllgehalten dargestellt werden. Für den Bereich niedriger Gesamteisengehalte (50—90 µg Fe/g TS) konnte dieser Zusammenhang ebenso gezeigt werden.

Die Gehalte an Gesamteisen und löslichem Eisen sind im Bereich der Triebspitze am höchsten; in den Blättern mit der größten Wachstumsrate sind die geringsten Gehalte zu finden. Dies zeigt die Notwendigkeit, bei Untersuchungen zur Ursache der Chlorose auf vergleichbare Blattinsertionen zu achten. Danach waren auf allen drei Standorten die Gehalte an Gesamteisen und an löslichem Eisen in den chlorotischen Blattspreiten niedriger als in den grünen, was in erster Linie auf geringere Aufnahme und weniger auf eine „Inaktivierung“ von Eisen in den chlorotischen Pflanzen hinweist.

Literatur

- BEYERS, E.; 1962: Diagnostic leaf analysis for deciduous fruit. *South Afric. J. Agricult. Sci.* 5, 315—329.
- BRUNSMAN, J.; 1963: The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. *Photochem. Photobiol.* 2, 241—249.
- MENGEL, K.; BUHL, W.; 1983: Verteilung von Eisen in Blättern von Weinreben mit HCO₃-induzierter Fe-Chlorose. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* 146, 560—571.
- — ; SCHERER, W.; MALISSIOVAS, N.; 1979: Die Chlorose aus der Sicht der Bodenchemie und Rebenernährung. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 151—156.
- OSERKOWSKY, J.; 1933: Quantitative relation between chlorophyll and iron in green and chlorotic pear leaves. *Plant Physiol.* 8, 449—468.
- PERRET, P.; KOBLET, W.; 1981: Nachweis erhöhter Äthylengehalte in der Bodenluft eines von der Verdichtungschlorose befallenen Rebberges. *Vitis* 20, 320—328.

- SCHALLER, K.; 1983: Die Chlorose der Weinreben — Entstehung und Möglichkeiten zu ihrer Bekämpfung. Dt. Weinbau-Jahrb. 34, 119—144.
- SCHOLL, W.; 1979: Über die Chlorose der Weinrebe: Erfahrungen und neuere Erkenntnisse. Weinberg u. Keller 26, 289—306.
- VENKATRAJU, K.; MARSCHNER, H.; 1981: Inhibition of iron-stress reactions in sunflower by bicarbonate. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 144, 339—355.

Eingegangen am 5. 12. 1984

Prof. Dr. H. MARSCHNER
Institut für Pflanzenernährung
Universität Hohenheim
Postfach 70 05 62
D-7000 Stuttgart 70