

Nachweis erhöhter Äthylengehalte in der Bodenluft eines von der Verdichtungschlorose befallenen Rebberges

von

P. PERRET und W. KOBLET

Evidence of increased ethylene content in the soil air of a vineyard with compaction-induced chlorosis

S u m m a r y . — Ethylene at concentrations known to affect root growth was found in the soil air of a chlorotic vineyard with compacted soil. Concentrations above 1 ppm were significantly more frequent in the chlorotic vineyard in comparison to the healthy field just beside. In contrast to most of the other nutrients, iron can be taken up only by growing root tips. It is postulated that the ethylene-induced inhibition of root growth reduces the iron uptake. As soon as the plant needs a great amount of iron, i.e. during an intense growth of the shoots at the beginning of inflorescence development, a temporary iron stress leads to the appearance of chlorosis.

Einleitung

Die Chlorose oder Gelbsucht der Reben (Synonyme: Bleichsucht, Ikterus, Cottis; MOLZ 1907 und 1908) ist eine der ältesten Rebkrankheiten. GRIS (1843) konnte experimentell nachweisen, daß Eisen mit dem Auftreten der Krankheit im Zusammenhang steht. Es gelang ihm, die Symptome der Krankheit durch Bestreichen mit verdünnter Eisenlösung zum Verschwinden zu bringen. Die Bekämpfung der Chlorose mit Eisenpräparaten hat sich seither in der Praxis eingebürgert. Mit der Entdeckung der Eisenchelate anfangs der 50er Jahre konnte auch in vielen Fällen, in denen die bisher eingesetzten Eisensulfate versagten, ein Behandlungserfolg erzielt werden. Trotzdem ist die Krankheit nicht in jedem Falle mit Eisenpräparaten heilbar.

Daß nicht nur das Eisenangebot im Boden auslösender Faktor für die Gelbsucht ist, war schon Ende des 19. Jahrhunderts bekannt (MOLZ 1907 und 1908). Vor allem das Auftreten der Chlorose bei Bodenverdichtung läßt sich schwerlich mit Eisenmangel im Boden erklären — liegt doch unter reduktiven Bodenbedingungen das Eisen hauptsächlich in der gut aufnehmbaren, 2wertigen Form vor. Unter diesen Bedingungen führt auch die Anwendung von Eisenchelaten oft nicht zum erwarteten Erfolg.

Durch die Bodenverdichtung werden eine ganze Reihe von Faktoren, welche die Eisenaufnahme durch die Wurzeln beeinflussen, verändert. Das Absinken des Sauerstoffgehaltes der Bodenluft bewirkt Veränderungen sowohl chemischer als auch biologischer Art. Von Interesse ist dabei vor allem der Bicarbonatgehalt der Bodenlösung, welcher die Eisenaufnahme chloroseempfindlicher Pflanzen hemmt (BROWN 1961) und auch die Eisentranslokation in der Wurzel beeinflusst.

MOLZ (1907 und 1908) hat bereits darauf hingewiesen, daß der CO_2 -Gehalt der Bodenluft sowie Zersetzungsprodukte von organischem Material mit dem Auftreten der Chlorose im Zusammenhang stehen könnten. In der Zwischenzeit haben verschiedene Untersuchungen gezeigt, daß der CO_2 -Gehalt der Bodenluft nicht allein für das Auftreten der Chlorose verantwortlich ist. Nur selten ist ein Boden vollständig anaerob, meist wechseln Zonen guter Durchlüftung mit solchen mangelhafter Sauerstoffzufuhr ab. Man findet Stoffe, welche nur unter anaeroben Verhältnissen gebildet werden, auch in Böden mit nahezu normalem O_2 - und CO_2 -Gehalt (STOLZY und FLÜHLER 1978). Ein solches Nebenprodukt, das man als eigentlichen „Anaerobie-Tracer“ bezeichnen könnte, ist das Äthylen. Dieses Gas ist von besonderem Interesse, da es schon im ppb-Bereich physiologische Prozesse zu beeinflussen vermag.

Bereits in einer früheren Veröffentlichung wurde darauf hingewiesen, daß Äthylen in der Bodenluft chlorosekranker Reben vorkommt (PERRET und KOBLET 1979). Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war, den jahreszeitlichen Verlauf der Äthylengehalte in einer chlorotischen und in einer gesunden Rebparzelle zu bestimmen. Um die gemessenen Werte einer statistischen Analyse unterziehen zu können, installierten wir noch weitere Gasentnahmestellen in verschiedenen Bodenhorizonten.

Problemstellung

Über das natürliche Vorkommen von Äthylen in der Bodenluft wurde verschiedentlich berichtet (SMITH und RUSSEL 1969, SMITH 1974, COOK und SMITH 1977, CAMPBELL und MOREAU 1979). Der größte Teil des im Boden vorhandenen Äthylens wird durch fakultativ oder obligat anaerobe Bakterien (FREEBAIRN 1964, ILAG und CURTIS 1968, PRIMROSE und DILLWORTH 1976, SWANSON *et al.* 1979) und Pilze (LYNCH und HARPER 1974, LINDBERG *et al.* 1979) gebildet. Auch Pflanzenwurzeln scheiden geringe Mengen Äthylen aus, vor allem wenn die Wurzelspitze mechanischem Widerstand begegnet (KAYS *et al.* 1974).

Als Substrat für die Äthylenbildung im Boden dient leicht abbaubare, organische Substanz (SMITH und RUSSEL 1969, SMITH und DOWDELL 1974, CORNFORTH 1975, COOK und SMITH 1977). Die Bildung des Gases ist stark vom Wassergehalt des Bodens abhängig (COOK und SMITH 1977, LINDBERG *et al.* 1979, SWANSON *et al.* 1979, HUNT *et al.* 1980). Hoher Wassergehalt im Boden hemmt die Gasdiffusion und trägt damit zusätzlich zu einer Anreicherung des Gases in der Bodenluft bei. Dabei ist noch nicht klar, ob Äthylen vollständig in anaeroben Zonen gebildet wird, oder ob in anaeroben „Mikrozonen“ (engl. „Microsites“; STOLZY und FLÜHLER 1978) nur ein Äthylenvorläufer gebildet wird und die Äthylensynthese in aeroben Zonen erfolgt (LYNCH 1975). In pflanzlichen Geweben verläuft die Synthese des Äthylens von der Ausgangssubstanz Methionin über S-Adenosylmethionin (SAM) bis zum Äthylenvorläufer 1-Aminocyclopropan-1-carboxylsäure (ACC) anaerob. Der letzte Schritt von ACC zu Äthylen benötigt Sauerstoff (ADAMS und YANG 1979). Inwieweit die Äthylensynthese im Boden den gleichen Gesetzen folgt, ist uns nicht bekannt.

In sauerstoffhaltigen Bodenzonen wird Äthylen durch aerobe Bakterien wieder abgebaut (DE BONT 1976, NIKITIN und ARAKELYAN 1979). Auch durch Adsorption an organische Bodenteile geht ein Teil des Äthylens verloren (WITT und WEBER 1975). Hohe Nitratgehalte hemmen die Bildung von Äthylen (HUNT *et al.* 1980).

Eine wichtige Rolle in bezug auf den Äthylengehalt des Bodens spielt die Durchlüftung. Diese wird vor allem durch hohe Wassergehalte beeinflusst, da die Diffusionsgeschwindigkeit von O_2 in Wasser etwa 10^4 mal geringer ist als in der Luft

(FLÜHLER 1973). Aus den vorgenannten Gründen findet man dieses Gas vor allem in feuchten, verdichteten Böden (CAMPBELL und MOREAU 1979, LINDBERG *et al.* 1979). Das Äthylen in der Bodenluft beeinflusst Bodenflora und -fauna. Über die fungistatische Wirkung von Äthylen liegen widersprüchliche Berichte vor (A. M. SMITH 1973, K. A. SMITH 1978). Über den Einfluß exogenen Äthylens auf die Pflanzenwurzeln existiert eine umfangreiche Literatur (CHADWICK und BURG 1967, RADIN und LOOMIS 1969, SMITH und RUSSEL 1969, DREW *et al.* 1979, KONINGS und JACKSON 1979). Danach hemmt Äthylen über 1 ppm das Wurzelspitzenwachstum (SMITH und RUSSEL 1969, SMITH und ROBERTSON 1971, KONINGS und JACKSON 1979). Niedrigere Äthylenkonzentrationen haben einen fördernden Einfluß auf die Wurzelentwicklung (YANG 1980). Wie in früheren Begasungsversuchen beobachtet wurde (PERRET und KOBLET 1979), bewirkt die Begasung von Rebwurzeln mit Äthylen Verdickungen an den Wurzelspitzen. Jüngere Untersuchungen (LIENHARD 1980) haben gezeigt, daß es sich dabei um neu gebildete Tauwurzeln handelt, die sich unmittelbar unter der Bodenoberfläche entwickeln. Sehr oft kann auch ein heliotropes Verhalten der wachsenden Wurzeln beobachtet werden. Ähnliche Beobachtungen machte man bei Pflanzen auf überfluteten Böden (KRAMER 1951, JACKSON 1955). Ob es sich dabei um eine spezifische Äthylenreaktion handelt, ist zumindest bei Pflanzen mit mehrjährigem Wurzelsystem unklar. Bei Mais konnten DREW *et al.* (1979) zeigen, daß die Bildung von Luftgeweben (Aerenchyme) in den Wurzeln durch Äthylen mitverursacht wird.

Neben dem exogen einwirkenden Äthylen spielt die pflanzeigene Äthylenproduktion bei der Auslösung von Überflutungssymptomen eine Rolle; eine typische Reaktion auf Überflutung ist epinastisches Blattwachstum, das durch verstärkte Äthylenbildung in den Blättern induziert wird (JACKSON und CAMPBELL 1976). Diese Autoren haben vermutet, daß aus den Wurzeln ein „Signal“ übermittelt wird, welches das epinastische Wachstum auslöst. Dieses Signal wurde später als ACC identifiziert. In Xylemsaft von Tomatenpflanzen, deren Wurzeln unter anaeroben Bedingungen gehalten wurden, konnten erhöhte ACC-Gehalte gemessen werden (BRADFORD und YANG 1980). In den sauerstoffhaltigen grünen Pflanzenteilen führt dieser überhöhte ACC-Gehalt zu einer verstärkten Äthylenproduktion, welche die vorgängig beschriebenen Symptome auslöst. Wir verweisen in diesem Zusammenhang auf das Buch von ABELES (1973) sowie auf die Arbeiten von LIEBERMANN (1979) und YANG (1980).

Material und Methoden

1. Versuchspartellen

Die Untersuchungen wurden in zwei direkt benachbarten Rebpardellen von je 600 m² Fläche durchgeführt. Parzelle I ist mit Blauburgunder auf der Unterlage Grézet 1 bestockt, Pflanzjahr 1972. In Parzelle II steht ein Unterlagenversuch mit Riesling × Silvaner (Müller-Thurgau). Auch Parzelle I war ursprünglich mit dieser Sorte bepflanzt; da die Reben jedoch regelmäßig unter starker Chlorose litten, wurden sie durch den resistenteren Blauburgunder ersetzt. Parzelle I ist alljährlich stark chlorotisch, in Parzelle II kommt gelegentlich an einzelnen Stöcken ebenfalls Chlorose vor, jedoch nur in Jahren mit allgemein starkem Auftreten. Eine detaillierte Beschreibung der Bodenverhältnisse findet sich in einer früheren Veröffentlichung (PERRET und KOBLET 1979). Beide Parzellen wurden identisch bearbeitet, im Frühjahr gespatet, später gemäht.

2. Entnahme und Analysen der Bodenluft

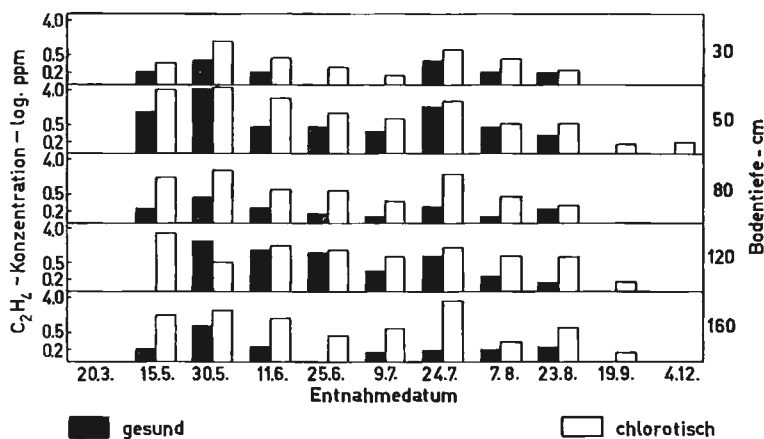
Über die Installation der Bodensonden und die Entnahme der Gasproben haben wir früher berichtet (PERRET und KOBLET 1979). Das Äthylen in den Gasproben wurde mit Hilfe eines Gaschromatografen Carlo Erba Fractovap bestimmt. Wir verwendeten eine Glassäule (1 m, ϕ 4 mm) gepackt mit Alox F 1 (80—100 mesh). Der Säulenofen wurde isotherm mit 80 °C betrieben, die Injektortemperatur betrug 150 °C. Um die sehr großen Konzentrationsunterschiede erfassen zu können, wurde ein Integrator (Shimatzu Chromatopac ELA) zugeschaltet. Dieser erleichterte auch die Auswertung des umfangreichen Datenmaterials.

Zur statistischen Auswertung der Äthylenbestimmungen wurde der W-Test (Rangsummentest nach Wilcoxon; RIEDWYL 1975) herangezogen.

Ergebnisse

Aus der Abb. ist deutlich ersichtlich, daß die chlorotische Parzelle fast immer höhere Äthylengehalte aufweist als die gesunde. Mit Ausnahme der Proben aus 120 cm Bodentiefe, wo uns nur 2 resp. 3 Entnahmestellen zur Verfügung standen, handelt es sich immer um den Mittelwert aus je 4 Entnahmestellen. Es wurden die natürlichen Logarithmen der Werte aufgezeichnet.

Während der Vegetationsruhe lagen die Äthylengehalte in beiden Parzellen unter der Nachweisgrenze von 0,02 ppm. Mit Beginn der Vegetation stiegen sie in beiden Parzellen sehr schnell an und erreichten am 30. 5. ein erstes Maximum. Der Boden war zu diesem Zeitpunkt sehr naß — betrug doch die Niederschlagsmengen von Januar bis Mai bereits 570 mm. Später sank der Äthylengehalt wieder etwas ab und erreichte am 24. 7. ein zweites Maximum. Auch vor diesem Anstieg hat es oft geregnet (Juni: 215 mm). Der Mittelwert der Äthylengehalte lag in der chlorotischen Parzelle zum Beispiel in 50 cm Bodentiefe bei 1,2 ppm, in der gesunden bei 0,7 ppm, wobei in der chlorotischen Parzelle häufiger sehr hohe Werte gemessen wurden (Maximalwert am 30. Mai: 9,8 ppm).



Äthylengehalte der Bodenluft von 30—160 cm Bodentiefe in der chlorotischen und in der gesunden Parzelle.

Ethylene contents in the soil air from 30—160 cm depth in the chlorotic and in the healthy field.

Signifikanztabelle

Vergleich zwischen den Äthylengehalten der chlorotischen und der gesunden Parzelle in verschiedenen Bodentiefen und zu verschiedenen Entnahmezzeitpunkten mit Hilfe des W-Tests

Comparison of the ethylene contents of the chlorotic and the healthy field in different depths and at different dates with the W-test

Bodentiefe (cm)	Entnahmedatum									
	15.5.	30.5.	11.6.	25.6.	9.7.	24.7.	7.8.	23.8.	19.9.	4.12.
30	*	NS	NS	*	NS	NS	NS	NS		
50	NS	NS	*	*	NS	*	NS	*	NS	NS
80	*	*	*	NS	*	*	*	NS		
160	NS	NS	NS	*	NS	*	NS	NS	NS	

* = Signifikant bei $P = 0,1\%$.

NS = Nichtsignifikant.

Neben Äthylen wurde in den Bodenluftproben auch Methan, Äthan und Propan gefunden. Da diese Gase wenigstens in den gefundenen Konzentrationen nicht von physiologischer Bedeutung sind (BURG und BURG 1967), wurde auf ihre Auswertung verzichtet.

Bei allen verglichenen Zeitpunkten bzw. Bodentiefen mit signifikanten Unterschieden weist die chlorotische Parzelle eine höhere Äthylenkonzentration bzw. Rangsumme auf. Von den 21 nichtsignifikanten Unterschieden ist nur zweimal in der gesunden Parzelle mehr Äthylen gefunden worden, wobei in beiden Fällen in der chlorotischen und in der gesunden Parzelle nur sehr geringe Konzentrationen (unter 1 ppm) gemessen wurden.

In 120 cm Bodentiefe blieben nur 3 resp. 2 Entnahmestellen über die ganze Vegetationsdauer funktionstüchtig; mit den Werten dieser Tiefe konnte deshalb keine statistische Auswertung vorgenommen werden.

Diskussion

Wie aus der Abb. hervorgeht, ist die Äthylenkonzentration der Bodenluft in der chlorotischen Parzelle häufig höher als in der gesunden. Demzufolge scheint ein Zusammenhang zwischen dem Äthylengehalt der Bodenluft und dem Auftreten der Rebenchlorose zu bestehen.

Dabei stellt sich aber die Frage, ob, und wenn ja, wie das Äthylen an der Auslösung der Rebenchlorose beteiligt ist. Mit der Begasung von Rebwurzeln konnte in früheren Untersuchungen keine Chlorose ausgelöst werden (PERRET und KOBLET 1979). In der Zwischenzeit ist uns dies in einem ähnlich konzipierten Versuch gelungen. Dabei zeigte sich, daß für eine deutliche Symptomausprägung ein Wachstumsschub notwendig ist. Auch in der Praxis tritt die Krankheit nur dann stärker auf, wenn auf eine Schlechtwetterperiode wüchsiges Wetter folgt.

Einige weitere Punkte sprechen dafür, daß das in der Bodenluft enthaltene Äthylen bei der Auslösung der Rebenchlorose eine Rolle spielt: Aus der Praxis ist bekannt, daß hohe Bodenwassergehalte die Chlorose fördern. Die Bildung des Äthy-

lens ist ebenfalls stark vom Wassergehalt abhängig (LINDBERG *et al.* 1979). Hohe Bodenfeuchte hemmt die Gasdiffusion und führt zur Anreicherung des Äthylens im Boden (SMITH und DOWDELL 1974, SMITH 1977). Auch in unseren Untersuchungen war als Folge hoher Niederschläge ein Ansteigen des Äthylengehaltes zu beobachten. Eine starke Abhängigkeit des Äthylengehaltes von der Niederschlagsmenge wurde von SMITH und DOWDELL (1974) nachgewiesen. CAMPBELL und MOREAU (1979) konnten durch künstliche Verdichtung und zusätzliche Beregnung in einem Kartoffelfeld einen Anstieg des Äthylengehaltes im Boden auf 18,4 ppm bewirken, während in den Kontrollparzellen und in den nur beregneten oder nur verdichteten Parzellen kein Äthylen gefunden wurde. Die Verminderung von Ertrag und Qualität schreiben die Autoren dem verminderten O₂-Gehalt und dem Äthylen zu.

Als Substrat für die Äthylenbildung im Boden dient die organische Substanz. Aus Laborversuchen mit verschiedenen organischen Materialien (PERRET, unveröffentlicht) geht hervor, daß diese umso mehr Äthylen liefern, je weniger verrottet sie sind. Auch aus der Praxis ist bekannt, daß das Einarbeiten von frischem Stallmist, vor allem in schweren Böden und bei hohen Niederschlägen, zu Chlorose führen kann. In einem früheren Versuch (PERRET 1979) verursachten die wenig verrotteten organischen Materialien starke Chlorose, während die Einsaat von Begrünpflanzen oder die Folienabdeckung diese völlig verhütete. Wie beeinflusst aber das in der Bodenluft enthaltene Äthylen die Eisenaufnahme der Pflanze? Im feuchten und verdichteten Boden ist das Angebot an 2wertigem aufnehmbarem Eisen groß. Es ist deshalb anzunehmen, daß die Pflanzenwurzeln nicht in der Lage sind, das angebotene Eisen aufzunehmen oder daß es in der Pflanze in eine unwirksame Form umgewandelt wird. Auch mit der Anwendung von Eisenchelat kann die Verdichtungschlorose erfahrungsgemäß nicht bekämpft werden. Die Aufnahme des Eisens unterscheidet sich grundsätzlich von derjenigen der meisten anderen Nährstoffe. Sie erfolgt praktisch ausschließlich an wachsenden Wurzelspitzen, da hierzu aktive Stoffwechselforgänge notwendig sind (BROWN 1978). Die meisten anderen Nährstoffe können auch über das verkorkte Wurzelsystem aufgenommen werden. Dieser Prozeß dürfte bei der Rebe, die als ausdauernde Pflanze über einen großen Anteil an verkorkten Wurzeln verfügt, bedeutend sein. Wie Versuche mit annuellen Pflanzen gezeigt haben, können auch verkorkte Wurzeln wesentlich zur Nährstoffaufnahme beitragen (CLARKSON *et al.* 1968, CLARKSON und SANDERSON 1971, HARRISON-MURRAY und CLARKSON 1973). So ist das ganze Wurzelsystem 3—4 Wochen alter Gerste befähigt, Phosphat (CLARKSON *et al.* 1968), Kalium (RUSSEL und CLARKSON 1974) und Ammonium (CLARKSON *et al.* 1968) aufzunehmen. Die Aufnahme von Calcium und Magnesium hingegen wird gehemmt, sobald die Endodermis verkorkt (ROBARDS *et al.* 1973, FERGUSON und CLARKSON 1975). Aber auch verkorkte Wurzeln mehrjähriger Pflanzen können Wasser aufnehmen, wie KRAMER und BULLOK (1966) an einem 34-jährigen Nadelbaumbestand gezeigt haben. Daß neben Wasser auch Phosphat in erheblichem Maße von alten verkorkten Wurzeln aufgenommen wird, geht aus den Arbeiten von ATKINSON und WILSON (1979) hervor. Junge und verkorkte Wurzeln nehmen bezogen auf die Wurzeloberfläche gleich viel Wasser auf. Zur Aufnahme des Eisens muß die Pflanze selbst aktiv werden und z. B. reduzierende Substanzen ausscheiden (AMBLER und BROWN 1971, CHANEY *et al.* 1972, TAKAGI 1976). Die Wurzeln können aber nur in der Zellteilungs- und Streckungszone solche Substanzen ausscheiden (AMBLER und BROWN 1971, CLARKSON und SANDERSON 1978, RÖMHELD und MARSCHNER 1979). Wir postulieren deshalb, daß Äthylen über die Hemmung der Wurzelspitzenentwicklung indirekt die Eisenaufnahme vermindert.

Zusammenfassung

Periodische Untersuchungen der Bodenluft einer chlorosekranken Rebparzelle, deren Boden verdichtet war, erbrachten im Vergleich zu einer unmittelbar benachbarten gesunden Parzelle häufiger hohe Äthylengehalte. In einem Großteil der Gasproben wurden Äthylenkonzentrationen über 1 ppm gemessen, die als wachstumshemmend angesehen werden.

Im Gegensatz zu den meisten anderen Nährstoffen kann Eisen nur in der Zellteilungs- und Streckungszone unmittelbar hinter der Wurzelspitze aufgenommen werden. Es wird postuliert, daß die äthyleninduzierte Hemmung des Wurzelspitzenwachstums indirekt eine verminderte Eisenaufnahme durch die Wurzel bewirkt. Sobald ein großer Eisenbedarf auftritt, meist bei beginnender Gescheinsentwicklung, entsteht ein temporärer Eisenmangel, der in der Folge zur Chlorose führt.

Literaturverzeichnis

- ABELLE, F., 1973: Ethylene in plant biology. Academic Press, New York.
- ADAMS, D. O. and YANG, S. F., 1979: Ethylene biosynthesis: Identification of 1-Aminocyclopropan-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionin to ethylene. Proceedings of the National Academy of Science USA 76, 170—174.
- AMBLER, J. E. and BROWN, J. C., 1971: Sites of iron reduction in soybean plants. Agron. J. 63, 95—97.
- ATKINSON, D. and WILSON, SANDRA A., 1979: The root-soil interface and its significance for fruit tree roots of different ages. In: HARLEY, J. L. and RUSSELL, R. S. (Eds.): The soil-root interface, 259—271. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- BONT, J. A. M. DE, 1976: Oxidation of ethylene by soil bacteria. Antonie van Leeuwenhoek, J. Microbiol. Serol. 42, 95—71.
- BRADFORD, K. J. and YANG, S. F., 1980: Xylem transport of 1-Aminocyclopropan-1-carboxylic acid, an ethylene precursor in waterlogged tomato plants. Plant Physiol. 65, 322—326.
- BROWN, J. C., 1961: Iron chlorosis in plants. Advan. Agron. 13, 329—369.
- — —, 1978: Mechanisms of iron uptake by plants. Plant, Cell Environ. 1, 249—257.
- BURG, S. P. and BURG, E. A., 1967: Molecular requirements for the biological activity of ethylene. Plant Physiol. 42, 144—152.
- CAMPBELL, R. B. and MOREAU, R. A., 1979: Ethylene in a compacted field soil and its effect on growth, fiber quality and yield of potatoes. Amer. Potato J. 56, 199—210.
- CHADWICK, A. V. and BURG, S. P., 1967: An explanation of the inhibition of root growth caused by indole-3-acetic acid. Plant Physiol. 42, 415—420.
- CHANEY, R. L., BROWN, J. C. and TIFFIN, L. O., 1972: Obligatory reduction of ferric chelates in iron uptake by soybeans. Plant Physiol. 50, 208—213.
- CLARKSON, D. T. and SANDERSON, J., 1971: Relationship between the anatomy of cereal roots and the absorption of nutrients and water. Agricultural Research Council, Letcombe Laboratory Report 1970, 16—25.
- — — and — — —, 1978: Sites of absorption and translocation of iron in barley roots. Plant Physiol. 61, 731—736.
- — —, — — — and RUSSEL, R. S., 1968: Ion uptake and root age. Nature 220, 805—806.
- COOK, R. J. and SMITH, A. M., 1977: Influence of water potential on production of ethylene in soil. Canad. J. Microbiol. 23, 811—817.
- CORNFORTH, I. S., 1975: The persistence of ethylene in aerobic soils. Plant and Soil 42, 85—96.
- DREW, M. C., JACKSON, M. B. and GIFFARD, S., 1979: Ethylene-promoted adventitious rooting and development of cortical air-spaces (Aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays*. Planta 147, 83—88.
- FERGUSON, I. B. and CLARKSON, D. T., 1975: Ion transport and endodermal suberization in the roots of *Zea mays*. New Phytologist 75, 69—79.
- FLÜHLER, J., 1973: Sauerstoffdiffusion im Boden. Dissertation ETH Zürich.
- FREBBAIN, H., 1964: Ethylene production by *Pseudomonas solanacearum*. Nature 202, 313—314.
- GRIS, E., 1843: De l'action des composés ferrugineux sur la végétation. Ann. Chim. Phys., Ser. 4, 679.

- HARRISON-MURRAY, R. S. and CLARKSON, D. T., 1973: Relationship between structural development and the absorption of ions by the root system of *Cucurbita pepo*. *Planta* 114, 1—16.
- HUNT, P. G., CAMPBELL, R. B. and MOREAU, R. A., 1980: Factors affecting ethylene accumulation in a Norfolk sandy loam soil. *Soil Sci.* 129, 22—27.
- ILAG, L. and CURTIS, R. W., 1968: Production of ethylene by fungi. *Science* 159, 1357—1358.
- JACKSON, W. T., 1955: The role of adventitious roots in recovery of shoots following flooding of the original root systems. *Amer. J. Bot.* 42, 816—819.
- JACKSON, U. B. and CAMPBELL, D. J., 1976: Waterlogging and petiole epinasty in tomato: The role of ethylene and low oxygen. *New Phytologist* 76, 21—29.
- KAYS, S. J., NICKLOW, C. W. and SIMONS, D. H., 1974: Ethylene in relation to the response of roots to physical impedance. *Plant and Soil* 40, 565—571.
- KONINGS, K. and JACKSON, M. B., 1979: A relationship between rates of ethylene production by roots and the promoting or inhibiting effects of exogenous ethylene and water on root elongation. *Z. Pflanzenphysiol.* 92, 385—397.
- KRAMER, P. J., 1951: Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil. *Plant Physiol.* 26, 722—736.
- — and BULLOCK, C., 1966: Seasonal variations in the proportions of suberized and unsuberized roots of trees in relation to the absorption of water. *Amer. J. Bot.* 53, 200—204.
- —, RÖMHELD, V., LANDSBERG, E. and MARSCHNER, H., 1980: Induction of transfer-cell formation by iron deficiency in the root epidermis of *Helianthus annuus* L. *Planta* 147, 335—339.
- LIBBERMANN, M., 1979: Biosynthesis and action of ethylene. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 30, 533—591.
- LIENHARD, G., 1980: Einfluß verschiedener organischer Substanzen auf die Wurzelentwicklung. Diplomarb. ETH Zürich.
- LILL, R. E., 1979: Conditions influencing the production of ethylene by incubated litter of *Pinus radiata*. *N. Z. J. Science* 22, 21—24.
- LINDBERG, T., GRANHALL, U. and BERG, B., 1979: Ethylene formation in some coniferous forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 11, 637—643.
- LYNCH, J. M., 1975: Ethylene in soil. *Nature* 256, 576—577.
- — and HARPER, S. H. T., 1974: Formation of ethylene by a soil fungus. *J. Gen. Microbiol.* 80, 187—195.
- MOLZ, E., 1907: Untersuchungen über die Chlorose der Reben. *Zentralbl. Bakteriol.* 19, 461—480, 563—572, 715—734, 788—799.
- —, 1908: Untersuchungen über die Chlorose der Reben. *Zentralbl. Bakteriol.* 20, 71—88, 126—149.
- NIKITIN, D. I. and ARABLYAN, R. M., 1979: Ethylene utilisation by soil bacteria (russ.). *Izv. Akad. Nauk SSSR* (5), 796—798.
- PERRET, P., 1979: Beziehung zwischen Bodenatmosphäre, Bodenpflege und dem Auftreten der Chlorose. *Mitt. Klosterneuburg* 29, 166—169.
- — und KOBLET, W., 1979: Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Sauerstoff-, Kohlendioxid- und Äthylengehalt der Bodenluft und dem Auftreten der Rebenchlorose. *Wein-Wiss.* 34, 151—170.
- PRIMROSE, S. B. and DILLWORTH, M. J., 1976: Ethylene production by bacteria. *J. Gen. Microbiol.* 93, 177—181.
- RADIN, J. W. and LOOMIS, R. S., 1969: Ethylene and carbon dioxide in the growth and development of cultured radish roots. *Plant Physiol.* 44, 1584—1589.
- RIEDWYL, H., 1975: *Angewandte mathematische Statistik in Wissenschaft, Administration und Technik*. Verlag P. Haupt, Bern.
- ROBARDS, A. W., JACKSON, S. M., CLARKSON, D. T. and SANDERSON, J., 1973: The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele. *Protoplasma* 77, 291—311.
- RÖMHELD, V. and MARSCHNER, H., 1979: Fine regulation of iron uptake by the Fe-efficient plant *Helianthus annuus*. In: HARLBY, J. L. and RUSSELL, R. S. (Eds.): *The soil-root interface*, 405—417. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- RUSSEL, R. S. and CLARKSON, D. T., 1974: Ion Transport in root systems. *Proceedings 50th Anniversary Meeting of the Society for Experimental Biology Cambridge*. Cambridge University Press.
- SMITH, A. M., 1973: Ethylene as a cause of soil fungistasis. *Nature* 246, 311—313.
- —, 1974: Implications of ethylene production by bacteria for biological balance of soil. *Nature* 252, 703—705.
- SMITH, K. A., 1973: Gas chromatographic analysis of the soil atmosphere: automatic analysis of O_2 , N_2 , Ar, CO_2 , N_2O and C_1 — C_4 hydrocarbons. *J. Chromatogr. Sci.* 11, 655—658.
- —, 1977: Soil aeration. *Soil Sci.* 123, 284—291.

- —, 1978: Ineffectiveness of ethylene as a regulator of soil microbial activity. *Soil Biol. Biochem.* 10, 269—272.
- — and DOWDELL, R. J., 1974: Field studies of the soil atmosphere. I. Relationship between ethylene, oxygen, soil moisture content and temperature. *J. Soil Sci.* 25, 217—230.
- — and ROBERTSON, P. D., 1971: Effect of ethylene on root extension of cereals. *Nature* 234, 148—149.
- — and RUSSEL, R. S., 1969: Occurrence of ethylene and its significance in anaerobic soil. *Nature* 222, 769—771.
- STOLZY, L. H. and FLÜHLER, H., 1978: Measurement and prediction of anaerobiosis in soils. In: NIELSEN, D. R. and MACDONALD, J. G. (Eds.): *Nitrogen in the Environment*, Vol. 1, 363—426. Academic Press, London, New York, San Francisco.
- SWANSON, B. T., WILKINS, H. F. and KENNEDY, B. W., 1979: Factors affecting ethylene production by some plant pathogenic bacteria. *Plant and Soil* 51, 19—26.
- TAKAGI, S., 1976: Naturally occurring iron-chelating compounds in oat- and rice-root washings. *Soil Sci. Plant Nutr.* 22, 423—433.
- WITT, W. W. and WEBER, J. B., 1975: Ethylene adsorption and movement in soils and adsorption by soil constituents. *Weed Science* 23, 302—307.
- YANG, S. F., 1980: Regulation of ethylene biosynthesis. *Hort. Sci.* 15, 238—243.

Eingegangen am 26. 5. 1981

P. PERRET
Eidg. Forschungsanstalt für
Obst-, Wein- und Gartenbau
Sektion Weinbau
CH 8820 Wädenswil
Schweiz