

Institut für Obst-, Gemüse- und Weinbau der Universität Hohenheim
Lehrstuhl für Weinbau, Prof. Dr. G. ALLEWELDT

Untersuchungen zur Photosynthese der Rebe

Einfluß der Entblätterung, der Dekapitierung, der Ringelung und der Entfernung der Traube

von

W. HOFÄCKER

Investigations on the photosynthesis of vines Influence of defoliation, topping, girdling and removal of grapes

S u m m a r y . — In pot trials, net photosynthesis rate, stomatal diffusive resistance and the contents of chlorophyll and water in leaves of the cvs. Müller-Thurgau and Riesling were investigated when defoliating the shoots differently (0 %, 50 %, 75 %), topping, girdling and removing the grapes.

1. As compared with a defoliation of 0 % over 50 % up to 75 % of grape-bearing Riesling plants, the photosynthesis rates on the average of the trial were 10.93, 12.24 and 14.41 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ and the stomatal diffusive resistance values were 4.29, 3.79, 3.56 s cm⁻¹. The corresponding values of plants bearing no grapes amount to 9.47, 10.31 and 12.66 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ for the photosynthesis rate and to 4.36, 3.99 and 3.68 s cm⁻¹ for the stomatal diffusive resistance. Similar results could also be established for the cv. Müller-Thurgau. Removal of the grapes during the trial effects a rapid decrease in the photosynthesis rate and an increase in the stomatal diffusive resistance.
2. Topping does not influence the net photosynthesis rate or the stomatal diffusive resistance significantly.
3. Girdling of the phloem results in a decrease in the net photosynthesis rate or in an increase in the stomatal diffusive resistance. At the end of the trial, grape-bearing Riesling plants show only a CO₂ uptake of 2.73 mg dm⁻²h⁻¹; this is 1/3 of the intensity of the control plants. The stomatal diffusive resistance of such vines has increased three times against the control, and that with 18,88 s cm⁻¹. A further reduction of the photosynthesis rate or an increase in the stomatal diffusive resistance can be established with plants bearing no grapes; the differences are only partly significant.
4. In case the number of leaves per shoot is varied besides girdling, it is shown that the influence of girdling is less marked with a decreasing number of leaves.
5. The chlorophyll content of the leaves increases with defoliation; as to girdling no consistent influence is recognizable.
6. The water content of the leaves increases with increasing defoliation, whereas girdling seems to cause a decrease in the water content.
7. The results are discussed from the standpoint of changed sink-source relation, especially with regard to the level of the photosynthetic activity of the leaves as well as to the different importance of shoot tips, roots and grapes as organs of assimilate consumption.

1. Einleitung

Untersuchungen zur Physiologie der Ertragsbildung führen auch zu der Frage, inwieweit eine Veränderung der Blatt : Frucht-Relation durch unterschiedliche Eingriffe wie partielle Defoliation oder Elimination eines Assimilatverbrauchs- bzw.

-speicherorgans Rückwirkungen auf die Photosyntheserate des Blattes haben.

In der Vergangenheit hatten experimentelle Eingriffe dieser Art meist deren unmittelbare Auswirkung auf Blütenbildung und Fruchtsatz (KOBLET 1966, ZEMBERY 1968, HEGEDÜS 1972), Wachstum, Entwicklung und Ertrag (KOBLET 1965, KLIOWER und ANTCLIFF 1970, GOEDECKE und SCHÖFFLING 1972, KLIOWER und FULLER 1973, KOBLET und PERRET 1973, JENSEN *et al.* 1976 a, b) sowie auf Inhaltsstoffe und Trockensubstanzbildung (NOVAK 1959, KLIOWER und OUGHT 1970, HARTMAIR 1972, JENSEN *et al.* 1975) zum Ziel. Die Reaktion der Photosyntheseintensität wurde nur wenig untersucht (KRIEDEMANN und LENZ 1972), weshalb die vorliegenden Untersuchungen an diesem Punkt ansetzen und dabei besonders darüber Auskunft geben sollen, wie sich die Photosyntheserate unter oben genannten experimentellen Eingriffen über einen längeren Versuchszeitraum hin entwickelt.

2. Material und Methoden

Als Versuchspflanzen fanden Grünstecklinge der Rebsorte Müller-Thurgau sowie 2jährige Stecklinge der Rebsorte Riesling Verwendung, die in einer Mischung aus Braunerde, Torf, Quarzsand (4 : 1 : 0,5) in 6-l-Mitscherlichkulturgefäßen einge-

Tabelle 1

Nettophotosynthese ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) von Blättern der Rebsorte Riesling in Abhängigkeit von der Entblätterung des Sprosses

Net photosynthesis ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) of leaves of the cv. Riesling in dependence upon defoliation of the shoot

Meßtermin ¹⁾	Entblätterung (% ²⁾)					
	0(+) ³⁾	0(-) ³⁾	50(+)	50(-)	75(+)	75(-)
1	12,17	10,49	12,80	10,27	13,36	11,72
2	12,36	12,42	12,45	12,14	15,04	14,18
3	12,16	9,68	12,81	10,65	15,05	12,89
4	10,30	8,40	12,35	10,02	14,35	12,15
5 ⁴⁾	7,65	6,39	11,30	8,46	14,27	12,34
\bar{x}	10,93	9,47	12,24	10,31	14,41	12,66
6	5,10	5,26	10,16	7,40	13,42	11,90
7	5,04	3,13	6,12	5,89	12,30	11,32
8	1,89	2,35	5,79	5,75	10,62	10,39
Diff. 8—5	-5,76	-4,04	-5,51	-2,71	-3,65	-1,95

$\text{GD}_{50\%} (1-5) = 1,26$

$\text{GD}_{50\%} (6-8) = 1,53$

¹⁾ 1 = 7.—12. 7., 2 = 26.—28. 7., 3 = 10.—11. 8., 4 = 20.—21. 8., 5 = 30.—31. 8., 6 = 3.—4. 9., 7 = 7.—8. 9., 8 = 15.—16. 9.

Messungen an jeweils 8 Pflanzen/Variante; 7.—10. Blatt, von der Triebbasis gezählt.

²⁾ Defoliation und Entfernung der Traube wurden am 1. 7. durchgeführt.

³⁾ (+) = Pflanzen mit Trauben, (-) = Pflanzen ohne Trauben.

⁴⁾ Zu diesem Zeitpunkt wurde auch an bisher traubentragenden Pflanzen die Frucht entfernt.

pflanzt waren und im Gewächshaus unter einheitlichen Bedingungen kultiviert wurden. Die Düngung erfolgte je nach Größe der Laubwand im 4wöchigen Turnus mit 0,5–2 g Hakaphos/Pflanze. Zur Sicherstellung der Wasserversorgung wurden die Pflanzen in der Regel in 2tägigem Abstand bis zur vollen Wasserkapazität gegossen.

Zu Versuchsbeginn wurden die Pflanzen folgenden Behandlungen unterworfen: keine Entblätterung (Kontrolle); 50 % Entblätterung, beginnend an der Sproßbasis: 2 Blätter belassen, 2 Blätter entfernt usw.; 75 % Entblätterung, beginnend an der Sproßbasis: 1 Blatt belassen, 3 Blätter entfernt usw.; alle Blätter entfernt bis auf 5. und 6. Blatt oberhalb der Traube; Sproß dekapitiert bis auf 12 Blätter; Ringelung des Phloems zwischen 2. und 4. Blatt; Entfernung der Traube.

Zur Methodik der Photosynthesemessung sowie zur Bestimmung des Blattdiffusionswiderstandes und des Chlorophyllgehaltes vgl. HOFÄCKER (1976).

3. Ergebnisse

Wie Tabelle 1 sowie Abb. 1 zeigen, stehen einer Entblätterung von 0 % über 50 % auf 75 % bei Rieslingpflanzen im Mittel des Versuches von Meßtermin 1–5 Nettophotosyntheseraten (NPR) von 10,93, 12,24 und 14,41 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ gegenüber.

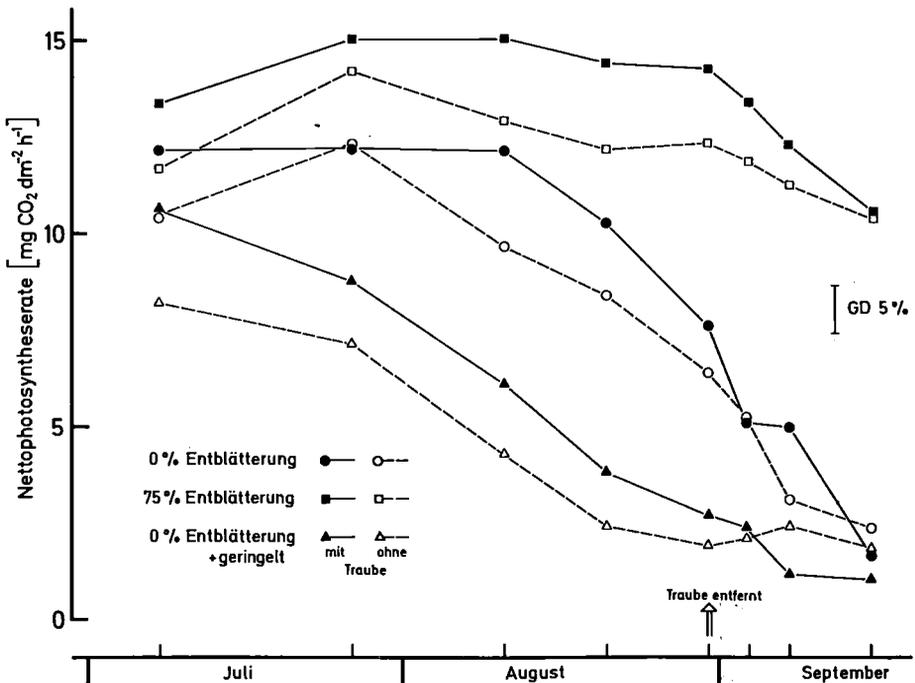


Abb. 1: Nettophotosyntheserate der Rebsorte Riesling in Abhängigkeit von der Entblätterung und Ringelung des Sprosses.

Net photosynthesis rate of the cv. Riesling in dependence upon defoliation and girdling of the shoot.

Tabelle 2

Stomatärer Diffusionswiderstand ($s\text{ cm}^{-1}$) von Blättern der Rebsorte Riesling in Abhängigkeit von der Entblätterung des SprossesStomatal diffusive resistance ($s\text{ cm}^{-1}$) of leaves of the cv. Riesling in dependence upon defoliation of the shoot

Meßtermin	0		Entblätterung (%)		75	
	(+)	(-)	50(+)	50(-)	(+)	(-)
1	2,50	2,97	3,01	2,50	2,13	1,88
2	4,65	4,51	4,46	4,95	4,52	4,81
3	2,81	2,86	2,95	2,57	2,81	2,86
4	4,97	5,22	4,32	4,12	4,33	4,12
5	6,56	6,28	4,23	5,85	4,02	4,73
\bar{x}	4,29	4,36	3,79	3,99	3,56	3,68
6	8,32	8,90	5,93	7,20	5,22	5,80
7	8,94	12,00	11,74	8,65	5,30	7,28
8	23,98	22,96	18,53	15,10	9,08	7,17
Diff. 8—5	+17,42	+16,68	+14,30	+9,25	+5,06	+2,44
GD _{50%} (1—5) = 0,68						
GD _{50%} (6—8) = 2,31						

Zur Erläuterung s. Fußnoten von Tabelle 1.

Die entsprechenden Werte des stomatären Diffusionswiderstandes (SDW) liegen bei 4,29, 3,79 und 3,56 $s\text{ cm}^{-1}$ (Tabelle 2, Abb. 2). Nichttraubentragende Pflanzen — hierbei handelt es sich um Pflanzen, deren Trauben zu Versuchsbeginn entfernt worden waren — zeigen bei Entblätterung die gleiche Tendenz, jedoch mit dem Unterschied, daß die NPR allgemein niedriger (9,47, 10,31, 12,66 $\text{mg CO}_2\text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$), der SDW hingegen meist erhöht (4,36, 3,99, 3,68 $s\text{ cm}^{-1}$) ist. Ähnliche Befunde ließen sich auch an Pflanzen der Rebsorte Müller-Thurgau (Tabelle 3) ermitteln: Bei einer Entblätterung um 75 % wurde eine NPR von 19,21 und ohne Entblätterung von 14,18 $\text{mg CO}_2\text{ dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ gemessen. Die Werte des SDW liegen bei 4,97 bzw. 6,79 $s\text{ cm}^{-1}$. Wie Abb. 1 zeigt, ist die NPR bereits beim ersten Meßtermin durch die Entblätterung signifikant erhöht, durch die Entfernung der Traube hingegen vermindert worden (die Behandlung erfolgte am 1. 7.). Einem Anstieg der NPR bis zum Meßtermin 2 folgt sodann ein Rückgang — ein Verlauf, der allgemein bei Photosynthesestudien über die Zeit festgestellt werden kann. Daneben ist jedoch im vorliegenden Fall ein deutlicher Einfluß des Entblätterungsgrades zu erkennen, indem mit abnehmender Blattfläche die entwicklungs- und altersbedingte Verminderung der NPR weniger stark ausgeprägt ist. Demgegenüber ist beim SDW zu Versuchsbeginn ein allmählicher Anstieg zu erkennen; mit fortschreitender Versuchsdauer wird der Kurvenverlauf jedoch immer steiler.

Weiterhin wird deutlich, daß die Entfernung der Frucht während des Versuches (Tabelle 1: Meßtermin 5) mit einer Reduktion der NPR verbunden ist. Dies läßt sich auch sehr gut anhand der Photosyntheseabnahmeraten zwischen Meßtermin 5 und 8 von nichttraubentragenden Pflanzen gegenüber traubentragenden Pflanzen nachweisen, deren Trauben jedoch zwischenzeitlich entfernt wurden: —4,04 bzw.

Tabelle 3

Nettophotosyntheserate und stomatärer Diffusionswiderstand von Blättern der Rebsorte Müller-Thurgau in Abhängigkeit von der Entblätterung des Sprosses

Net photosynthesis rate and stomatal diffusive resistance of leaves of the cv. Müller-Thurgau in dependence upon defoliation of the shoot

Entblätterung (%)	Meßtermin ¹⁾			\bar{x}
	1	2	3	
Nettophotosyntheserate (mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹)				
0	17,67 ± 2,76	15,01 ± 2,24	9,86 ± 2,23	14,18
75	19,21 ± 1,79	20,81 ± 1,68	17,61 ± 5,11	19,21
Stomatärer Diffusionswiderstand (s cm ⁻¹)				
0	3,91 ± 0,83	7,27 ± 2,93	9,19 ± 2,80	6,79
75	2,71 ± 1,41	6,86 ± 1,70	5,34 ± 1,75	4,97

¹⁾ 1 = 10.—15. 9., 2 = 26.—29. 9., 3 = 22.—25. 10.

Mittlere Nettophotosyntheserate vor der Entblätterung, 26.—27. 8. = 19,12/mg CO₂ dm⁻²h⁻¹.
Messungen an 8 Pflanzen/Variante; 7.—10. Blatt, von der Triebbasis gezählt.

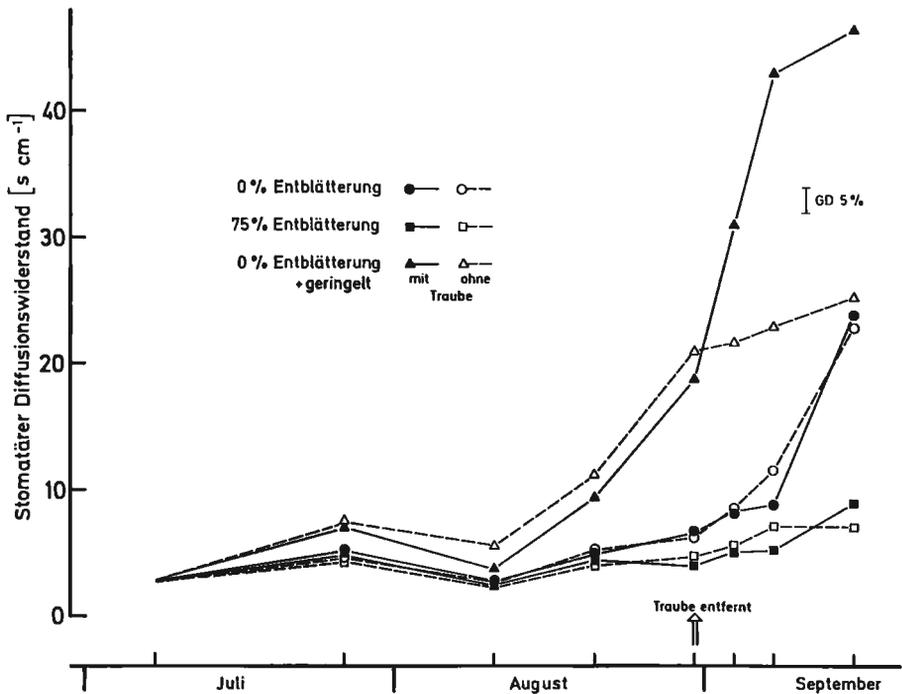


Abb. 2: Stomatärer Diffusionswiderstand der Rebsorte Riesling in Abhängigkeit von der Entblätterung und Ringelung des Sprosses.

Stomatal diffusive resistance of the cv. Riesling in dependence upon defoliation and girdling of the shoot.

—5,76 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ bei 0 % Entblätterung, —2,71 bzw. —5,51 bei 50 % Entblätterung und —1,95 bzw. —3,65 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ bei 75 % Entblätterung. Die Ergebnisse beim SDW (Tabelle 2) bestätigen diese Befunde: Die korrespondierenden Anstiegsraten liegen bei +16,68 bzw. +17,42, +9,25 bzw. +14,30, +2,44 bzw. +5,06 s cm⁻¹.

Aufgrund der experimentellen Gegebenheiten ist der Nachweis über den Einfluß der Dekapitierung auf die NPR recht problematisch, und zwar deshalb, weil dekapitierte Pflanzen mit ungestört weiterwachsenden Kontrollpflanzen verglichen werden. Eine Aussage scheint deshalb lediglich kurz nach dem experimentellen Eingriff sinnvoll, weshalb nur die Ergebnisse des 1. Meßtermines in Tabelle 4, und zwar Variante 1, 3 und 5, angeführt werden sollen. Danach beträgt die NPR intakter Pflanzen 17,67, bei dekapitierten Pflanzen 18,60 bzw. 17,03 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹. Legt man die errechnete GD_{50%} von 2,25 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ zugrunde, so zeigt sich, daß kein signifikanter Einfluß vorliegt. Zu gleichen Befunden führt auch die Untersuchung des SDW.

Im Gegensatz dazu bewirkt das Ringeln des Phloems eine signifikante Verminderung der NPR bzw. eine Erhöhung des SDW. So erreichen traubentragende Rieslingpflanzen (vgl. Abb. 1) gegen Versuchsende (Meßtermin 5) nur noch eine NPR von 2,73 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹; dies entspricht 1/3 der Intensität der ungeringelten Kontrollpflanzen. Der SDW (Abb. 2) ist hingegen mit 18,88 s cm⁻¹ gegenüber der Kontrolle um das 3fache gestiegen. Nichttraubentragende Pflanzen unterliegen einer zusätzlichen Reduktion der NPR bzw. einem Anstieg des SDW, wobei jedoch die Differenzen nur bei wenigen Meßterminen statistisch signifikant sind. Allgemein ist mit fortschreitender Versuchsdauer ein Rückgang der NPR bzw. ein Anstieg des SDW zu beobachten.

Auch in dem Ringelungsversuch wurden bei einem Teil der traubentragenden Pflanzen während des Versuches die Trauben entfernt. Das führt zu einem abrupten Abfall der NPR und zu einem Anstieg des SDW, z. T. sogar unter bzw. über das Niveau bisher nichttraubentragender Pflanzen. Hier konnten zwischen Meßtermin 5 und 8 für die NPR und den SDW folgende Änderungsraten errechnet werden: bisher traubentragende Pflanzen —1,64 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ und +27,52 s cm⁻¹ gegenüber —0,09 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ und +4,28 s cm⁻¹ bei nichttraubentragenden Pflanzen.

Wie Tabelle 4 zeigt, reagiert die Rebsorte Müller-Thurgau auf eine Ringelung ebenfalls mit einer Verminderung der NPR und einer Erhöhung des SDW: Bei nichtentblätterten Pflanzen (Varianten Nr. 1 und 2) liegt die NPR der Kontrolle im Versuchsmittel bei 14,18 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ gegenüber 7,99 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ bei geringelten Pflanzen. Der vergleichbare SDW erreicht Werte von 5,62 und 9,32 s cm⁻¹. Wird zusätzlich die Blattzahl/Trieb auf 15 bzw. 2 reduziert und die Triebspitze entfernt (Tabelle 4: Varianten Nr. 3 und 5), so wird dadurch die NPR der Kontrollen auf 16,22 bzw. 16,64 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ erhöht. Geringelte Pflanzen unterliegen hier ebenfalls einer Reduktion der NPR, sie ist jedoch mit 10,77 bzw. 12,32 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ (Varianten 4 und 6) weniger deutlich. Daraus geht hervor, daß mit abnehmender Blattzahl der Ringelungseinfluß auf die NPR geringer wird, was auch durch die Befunde beim SDW (4,80 auf 6,52 s cm⁻¹ bzw. 4,79 auf 4,96 s cm⁻¹) bestätigt werden kann.

Die in den vorliegenden Experimenten vorgenommenen Chlorophyll- und Wassergehaltsbestimmungen sind in den Tabellen 5 und 6 wiedergegeben. Hieraus ist zu ersehen, daß mit zunehmender Entblätterung der Chlorophyllgehalt (a + b) der Blätter ansteigt, besonders deutlich bei der Rebsorte Riesling, und zwar von 1,17 auf 2,25 mg/100 cm² (Pflanzen mit Trauben) bzw. 1,06 auf 1,78 mg/100 cm² (Pflanzen

Tabelle 4

Nettophotosyntheserate und stomatärer Diffusionswiderstand von Blättern der Rebsorte Müller-Thurgau in Abhängigkeit von der Entblätterung und Ringelung des Sprosses

Net photosynthesis rate and stomatal diffusive resistance of leaves of the cv. Müller-Thurgau in dependence upon defoliation and girdling of the shoot

Variante No.	Entblätte- rung	Dekapi- tierung	Ringe- lung	Meßtermin			\bar{x}	rel.	
				1	2	3			
Nettophotosyntheserate				mg CO ₂ dm ⁻² h ⁻¹					
1	0 %	—	—	17,67	15,01	9,86	14,18	100	
2	0 %	—	+	9,47	7,71	6,81	7,99	56	GD _{50%} Laubwand = 2,25
3	auf 15 Blätter	+	—	18,60	18,49	11,57	16,22	100	
4	auf 15 Blätter	+	+	11,99	11,35	8,97	10,77	66	GD _{50%} Ringelung = 4,15
5	auf 2 Blätter	+	—	17,03	17,04	15,87	16,64	100	
6	auf 2 Blätter	+	+	16,71	11,26	9,00	12,32	74	
Stomatärer Diffusionswiderstand				s cm ⁻¹					
1	0 %	—	—	3,91	5,33	7,63	5,62	100	
2	0 %	—	+	4,44	8,61	14,91	9,32	165	GD _{50%} Laubwand = 3,66
3	auf 15 Blätter	+	—	3,83	4,43	6,14	4,80	100	
4	auf 15 Blätter	+	+	5,21	7,03	7,33	6,52	135	GD _{50%} Ringelung = 2,83
5	auf 2 Blätter	+	—	3,36	4,18	6,84	4,79	100	
6	auf 2 Blätter	+	+	3,46	4,23	7,20	4,96	105	

Zur Erläuterung s. Fußnote von Tabelle 3.

ohne Trauben). Daneben ist aus der Relation zwischen Chlorophyll a/b eine Verschiebung zugunsten der Komponente a zu ersehen. Der Einfluß der Ringelung ist uneinheitlich; hier konnten sowohl Gehaltszunahmen — besonders bei Pflanzen mit Trauben — als auch Gehaltsabnahmen festgestellt werden. Beim Blattwassergehalt ist mit abnehmender Blattzahl/Trieb eine Zunahme zu erkennen, bei der Sorte Müller-Thurgau zwar nur von 77,6 auf 79,0 %, bei Riesling jedoch von 70,2 auf 76,9 % (nichttraubentragende Pflanzen) bzw. 67,3 auf 75,6 % (traubentragende Pflanzen). Die Ringelung scheint zu geringfügig verminderten Blattwassergehalten zu führen.

Tabelle 5

Chlorophyll- und Wassergehalt der Blätter der Rebsorte Riesling bei verschiedenen Behandlungen

Chlorophyll and water contents of leaves of the cv. Riesling at different treatments

Entblätterung %	Ringelung	Traube	mg Chlorophyll/100 cm ² Blattfläche				Wassergehalt %
			a ¹⁾	b ²⁾	a+b	a/b	
0	—	+	0,86	0,31	1,17	2,77	67,3
0	—	—	0,78	0,28	1,06	2,78	70,2
50	—	+	1,13	0,37	1,50	3,05	70,5
50	—	—	0,85	0,30	1,15	2,83	71,4
75	—	+	1,72	0,53	2,25	3,24	75,6
75	—	—	1,38	0,40	1,78	3,45	76,9
0	+	+	0,98	0,41	1,39	2,39	67,1
0	+	—	0,67	0,27	0,94	2,48	67,7

¹⁾ Chlorophyll a.

²⁾ Chlorophyll b.

Tabelle 6

Chlorophyll- und Wassergehalt der Blätter der Rebsorte Müller-Thurgau bei verschiedenen Behandlungen

Chlorophyll and water contents of leaves of the cv. Müller-Thurgau at different treatments

Entblätterung	Dekapitierung	Ringelung	mg Chlorophyll/100 cm ² Blattfläche				Wassergehalt %
			a ¹⁾	b ²⁾	a+b	a/b	
75 %	—	—	1,84	0,64	2,48	2,87	79,0
0 %	—	—	1,76	0,64	2,41	2,75	77,6
0 %	—	+	1,91	0,63	2,55	3,03	75,5
auf 16 Blätter	+	—	1,87	0,71	2,59	2,63	75,5
auf 16 Blätter	+	+	1,10	0,53	1,63	2,07	74,5
auf 2 Blätter	+	—	1,29	0,48	1,77	2,68	75,2

¹⁾ Chlorophyll a.

²⁾ Chlorophyll b.

4. Diskussion

Die Unterscheidung in Assimilatproduktions- und Assimilatverbrauchsorte (HALE und WEAVER 1962) hat sich bei der Diskussion über die Bildung, Translokation und Verwertung von Photosynthaten als nützlich erwiesen. Daraus kann gefolgert werden, daß Zahl und Kapazität der Verbrauchsorte einen Einfluß auf die Photosyntheserate einer bestimmten Blattflächeneinheit ausüben, daneben sicher auch auf deren Gehalt an Photosynthesefolgeprodukten, wie es NEALS und INCOLL (1968) zeigen konnten, sowie auf die Translokationsgeschwindigkeit. Bereits WILLSTÄTTER und STOLL (1918) konnten zwischen Translokationsgeschwindigkeit und Photosyntheseintensität eine positive Korrelation ermitteln.

Eine Defoliation, d. h. Verminderung der Blattfläche/Trieb bei unveränderter Zahl der Verbrauchsorte, stellt eine Verengung der sink : source-Relation dar. Wie die vorliegenden Befunde zeigen, hat eine derartige Verengung zwar auch eine signifikante Erhöhung der augenblicklichen NPR — die Reduktion des SDW ist weniger deutlich — zur Folge, wichtiger erscheint jedoch, daß die NPR entblätterter Triebe gegenüber unbehandelten Kontrollpflanzen längere Zeit auf einem höheren Niveau verbleibt. Bei Defoliation nimmt die Leistung des Einzelblattes zu, wie es auch KLIEWER und FULLER (1973) aus der Trockensubstanzbildung errechnen konnten. Insgesamt gesehen dürfte es sich hierbei um eine Verzögerung der Blattseneszenz handeln. In diese Richtung deuten auch die nachgewiesenen höheren Blattchlorophyll- sowie -wassergehalte teilweise entblätterter Triebe. Zusätzlich wäre auch an höhere Cytokiningehalte zu denken, wie KULAEVA (1962) zeigen konnte, indem von deren Syntheseort, der Wurzel, eine bessere Versorgung der verbleibenden Blätter ausgeht. Weiterhin ist zu vermuten, daß auch der Kohlenhydratgehalt der Blätter direkt oder indirekt auf osmotischem Wege über die Stomata Einfluß auf die NPR nimmt (HOFÄCKER 1976, 1977).

Aufgrund dieser Befunde läßt sich folgern, daß vom photosynthetischen Leistungspotential der Blätter her gesehen eine geringere Blattzahl/Trieb (4—6) durchaus in der Lage sein dürfte, Blütenbildung, Ertrag und Qualität sicherzustellen, was auch durch Ergebnisse von KOBLET (1966) sowie PETERSON und SMART (1975) bestätigt wird. JENSEN *et al.* (1976 a) fanden bei verminderter Blattzahl/Trieb negative Einflüsse beim Ertrag, hingegen positive beim Mostgewicht. KIEFER und WEBER (1972) beobachteten bei einer geringen Laubwandhöhe stets geringere Mostgewichte; Ähnliches berichtet schon WEAVER (1963), während GOEDECKE und SCHÖFFLING (1972) im Hinblick auf Ertrag und Qualität in ihrer Gesamtheit nicht auf eine Verminderung der Blattzahl verzichten wollen. Bei einer zusammenfassenden Bewertung scheint auch eine partielle Entblätterung um so weniger nachteilig, je früher sie erfolgt, weil dann der Alterungsprozeß der Blätter noch nicht weit fortgeschritten ist und so noch mit einem höheren photosynthetischen Leistungsniveau gerechnet werden kann.

Wie bereits dargelegt, hat die Entfernung der Sproßspitze gegenüber den Kontrollpflanzen keinen signifikanten Einfluß auf die NPR wie auch auf den SDW. Gleiche Ergebnisse liegen auch von KRIEDEMANN und LENZ (1972) vor. Dieses Ergebnis ist unter dem Aspekt zu sehen, daß die Versorgung der Triebspitze mit Photosynthaten den oberen Blättern vorbehalten bleibt. Unsere Messungen wurden jedoch zwischen dem 7. und 10. Blatt von der Sproßbasis bei einer Trieblänge von über 15 Nodien vorgenommen. Wenn überhaupt, dann dürfte mit einem Einfluß der Sproßspitze auf die NPR nur bei sehr jungen Trieben (bis ca. 6 Blätter) gerechnet werden, es sei denn, daß von der Triebspitze eine hormonelle Wirkung, wobei an Auxin zu denken ist, ausging.

Die Elimination des Assimilatverbrauchsortes Wurzel durch das Ringeln des Phloems führt rasch zu einer starken Reduktion der NPR und zu einem Anstieg des SDW. Dies deckt sich mit Befunden von KRIEDEMANN und LENZ (1972), die bereits eine Woche nach der Ringelung einen deutlichen Abfall der Photosyntheserate feststellten. Hierfür gibt es mehrere Erklärungsmöglichkeiten. Zum einen ist durch den unterbundenen Abtransport mit einem höheren Assimilat- bzw. Kohlenhydratgehalt in Blatt und Sproß zu rechnen (LENZ und WILLIAMS 1973, HOFFMANN und LENZ 1974), wobei über einen Rückstau von Inhaltsstoffen ein Einfluß auf die Photosynthese evtl. über die veränderten osmotischen Verhältnisse und damit den Stomatazustand denkbar wäre. Diese Interpretation wird auch durch den Befund gestützt, daß mit abnehmender Blattzahl/Sproß der Ringelungseinfluß weniger stark ausgeprägt ist. Daneben sprechen auch die Ergebnisse vieler Ringelungsversuche, die einen besseren Beerenansatz, ein höheres Beerenwachstum und höhere Erträge zur Folge haben (WEAVER und WINKLER 1952, COOMBE 1959, JENSEN *et al.* 1975, 1976 b), für einen höheren Gehalt an Photosynthaten im Sproß geringelter Pflanzen. Zum anderen ist aber auch daran zu denken, daß als Folge der Ringelung nicht mehr genügend Cytokinin von der Wurzel zum Sproß transportiert wird (SKENE und KERRIDGE 1967, SKENE 1972), wobei einerseits die Synthese infolge mangelnder Kohlenhydratversorgung der Wurzel, andererseits aber auch der Transport gestört sein könnte. Aus beiden resultiert letztlich eine rasche Blattalterung, die eine Reduktion der NPR zur Folge hat.

Der Einfluß der Frucht auf die NPR und den SDW kann anhand der Entblätterungsversuche bei der Sorte Riesling abgeleitet werden. Je nach Intensität der Entblätterung ist die NPR traubentragender Pflanzen zwischen 1,83 und 2,34 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ (im Mittel 15 %) signifikant höher als bei nichttraubentragenden Pflanzen (vgl. Tabelle 1: Meßtermin 1—5). Der positive Einfluß der Traube auf die NPR ist auch aus dem Umstand ersichtlich, daß die untersuchten Pflanzen sehr rasch auf eine Entfernung der Frucht, wie sie beispielsweise zum Meßtermin 5 (vgl. Tabelle 1 und 2, Abb. 1 und 2) vorgenommen wurde, mit einer Reduktion der NPR und mit einem Anstieg des SDW anworteten. Die Ab- bzw. Zunahmeraten nach diesem Termin liegen über jenen von Pflanzen, die ständig ohne Früchte waren. Einschränkend muß jedoch erwähnt werden, daß die in den vorliegenden Versuchen ermittelten Differenzen des SDW zwischen traubentragenden und nichttraubentragenden Pflanzen im Gegensatz zu früheren Befunden (HOFÄCKER 1976) nicht signifikant sind. Auch die Abscisinsäuregehalte der Blätter¹⁾ weisen zwischen traubentragenden und nichttraubentragenden Pflanzen nur geringe Differenzen auf. Dagegen ist mit zunehmender Entblätterung von 0 % auf 75 % eine Reduktion des Abscisinsäuregehaltes von 14,2 auf 9,9 µg/g Trockensubstanz festzustellen, der auch eine Abnahme des SDW entspricht. Bei geringelten Pflanzen hingegen zeigen traubentragende Pflanzen mit 8,29 gegenüber 16,21 µg Abscisinsäure/g Trockensubstanz bei nichttraubentragenden Pflanzen deutliche Differenzen (vgl. LOVEYS und KRIEDEMANN 1974).

Die Begründung für die unterschiedliche NPR und den SDW traubentragender und nichttraubentragender Pflanzen ist weitgehend analog mit der bei der Ringelung gegebenen Erklärung (s. HOFÄCKER 1976). Abschließend stellt sich die Frage nach der quantitativen Beeinflussung der NPR durch die untersuchten Assimilatverbrauchsorte. Bei der Dekapitierung ist deutlich geworden, daß der Sproßspitze in diesem Zusammenhang kein wesentlicher Einfluß zukommt. Anders ist dies hingegen bei der Wurzel und der Traube, wobei sich beide wiederum signifikant unter-

¹⁾ Für die Aufarbeitung des Blattmaterials und Bestimmung der Abscisinsäure danke ich Herrn Dr. H. DÜRING, BFA für Rebenzüchtung, Geilweilerhof.

scheiden. In den vorliegenden Untersuchungen hat die Elimination der Traube eine Reduktion der Photosyntheseintensität um ca. 15 % zur Folge; aus früheren Untersuchungen (HOFÄCKER 1976) liegen Ergebnisse vor — allerdings an anderen Sorten —, denen zufolge eine Reduktion bis 30 % gemessen wurde. LOVEYS und KRIEDEMANN (1974) geben ebenfalls Werte bis 35 % an. Demgegenüber erfährt die Photosynthese durch die Ausschaltung der Wurzel eine Abnahme von 65 % bei der Sorte Riesling und bei Müller-Thurgau von 45 %. Wird bei geringelten Rieslingpflanzen zusätzlich die Traube entfernt, so vermindert sich die Photosyntheserate um weitere 10 %. Diese Befunde sind insofern überraschend, als bei anderen Versuchen nachgewiesen werden konnte, daß die Traube sowohl hinsichtlich Speicherkapazität als auch Attraktionsintensität für Kohlenhydrate alle anderen Pflanzenteile übertrifft. Es ist deshalb zu vermuten, daß weitere Faktoren, etwa hormonelle Vorgänge, diese Unterschiede bedingen. Zusätzlich ist aber auch an einen negativen Einfluß durch die mechanische Verletzung des Xylems bei der Ringelung zu denken. In diese Richtung deuten die geringeren Blattwassergehalte — ein Befund, der durch Ergebnisse von KRIEDEMANN und LENZ (1972) bestätigt wird.

5. Zusammenfassung

In Gefäßversuchen mit den Sorten Müller-Thurgau und Riesling wurden die Nettphotosyntheserate, der stomatare Diffusionswiderstand, der Blattchlorophyll- und der Blattwassergehalt bei unterschiedlicher Entblätterung des Sprosses (0 %, 50 %, 75 %), bei Entfernung der Sproßspitze, bei Ringelung und bei Entfernung der Traube untersucht.

1. Bei traubentragenden Rieslingpflanzen stehen einer Entblätterung von 0 % über 50 % auf 75 % im Mittel des Versuches Nettphotosyntheseraten von 10,93, 12,24 und 14,41 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ bzw. ein stomatare Diffusionswiderstand von 4,29, 3,79, 3,56 s cm⁻¹ gegenüber. Die entsprechenden Werte nichttraubentragender Pflanzen betragen für die Photosyntheserate 9,47, 10,31 und 12,66 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ und für den stomataren Diffusionswiderstand 4,36, 3,99 und 3,68 s cm⁻¹. Ähnliche Befunde konnten auch für die Sorte Müller-Thurgau ermittelt werden. Die Entfernung der Traube während des Versuches bewirkte eine rasche Verminderung der Photosyntheserate bzw. einen Anstieg des stomataren Diffusionswiderstandes.
2. Die Entfernung der Sproßspitze hat keinen signifikanten Einfluß auf die Nettphotosyntheserate bzw. den stomataren Diffusionswiderstand.
3. Die Ringelung des Phloems hat eine Verminderung der Nettphotosyntheserate bzw. eine Erhöhung des stomataren Diffusionswiderstandes zur Folge. Traubentragende Rieslingpflanzen weisen bei Versuchsende nur noch eine CO₂-Aufnahme von 2,73 mg dm⁻²h⁻¹ auf; dies entspricht 1/5 der Intensität der Kontrollpflanzen. Der stomatare Diffusionswiderstand solcher Reben ist mit 18,88 s cm⁻¹ um das 3fache gegenüber der Kontrolle angestiegen. Bei nichttraubentragenden Pflanzen ist eine weitere Reduktion der Photosyntheserate bzw. eine Erhöhung des stomataren Diffusionswiderstandes festzustellen; die Differenzen sind nur z. T. signifikant.
4. Wird neben der Ringelung die Blattzahl/Sproß variiert, so zeigt sich, daß mit abnehmender Blattzahl der Ringelungseinfluß weniger ausgeprägt ist.
5. Der Chlorophyllgehalt der Blätter nimmt mit der Entblätterung zu, hinsichtlich der Ringelung ist kein einheitlicher Einfluß zu erkennen.
6. Beim Wassergehalt der Blätter ist mit zunehmender Entblätterung eine Zunahme

zu verzeichnen, die Ringelung scheint zu einer Verminderung des Wassergehaltes zu führen.

7. Die Ergebnisse werden unter dem Gesichtspunkt der veränderten sink : source-Relation besonders im Hinblick auf das photosynthetische Leistungsniveau des Blattes sowie der unterschiedlichen Bedeutung von Sproßspitze, Wurzel und Traube als Assimilatverbrauchsorte diskutiert.

6. Literaturverzeichnis

- COOMBE, B. G., 1959: Fruit set and development in seeded grape varieties as affected by defoliation, topping, girdling, and other treatments. *Amer. J. Enol. Viticult.* 10, 85—100.
- GOSDBECKE, H. und SCHÖFFLING, H., 1972: Ertragskomponenten in Abhängigkeit von den Laubarbeiten in einer Müller-Thurgau-Hochanlage. *Wein-Wiss.* 27, 179—192.
- HALE, C. R. and WEAVER, R. J., 1962: The effect of development stage in direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* 33, 89—131.
- HARTMAIR, V., 1972: Über die Substanzbildung bei Unterlagsreben im Zusammenhang mit der Größe der Blattoberfläche. *Mitt. Klosterneuburg* 22, 385—390.
- MEGEDÜS, A., 1972: Faktoren, die die Fruchtbarkeit der Rebenknospen beeinflussen. *Wein-Obstbau (Budapest)* 7, 1—50 [Ref.: *Weinberg und Keller* 21, 55—56 (1974)].
- HOFÄCKER, W., 1976: Untersuchungen über den Einfluß wechselnder Bodenwasserversorgung auf die Photosyntheseintensität und den Diffusionswiderstand bei Reblättern. *Vitis* 15, 171—182.
- — —, 1977: Untersuchungen zur Stoffproduktion der Rebe unter dem Einfluß wechselnder Bodenwasserversorgung. *Vitis* 16, 162—173.
- HOPFMANN, E. und LENZ, F., 1974: Die Photosyntheseraten und Kohlenhydratgehalte des Blattes bei fruchtenden und nichtfruchtenden Auberginen- und Erdbeerpflanzen. *Gartenbauwiss. (Stuttgart)* 39, 539—547.
- JENSEN, F., LUVISI, D. and LEAVITT, G., 1976 a: Effect of prebloom shoot treatment on yield and fruit characteristics of "Cardinal" and "Ribler" table grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 27, 62—64.
- — —, SWANSON, F., LEAVITT, G., MITCHELL, F. G., and MAYER, G., 1976 b: Effects of complete and incomplete girdles on "Thompson Seedless" and "Ribier" table grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 27, 65—67.
- — —, SWANSON, F., PEACOCK, W. and LEAVITT, G., 1975: The effect of width of cane and trunk girdles on berry weight and soluble solids in table "Thompson Seedless" vineyards. *Amer. J. Enol. Viticult.* 26, 90—91.
- KIEFER, W. und WEBER, M., 1972: Der Einfluß unterschiedlicher Triebblängen auf die vegetative und generative Entwicklung bei der Sorte Riesling. *Rebe und Wein* 25, 377—379.
- KLEWER, W. M. and ANTCLEIFF, A. J., 1970: Influence of defoliation, leaf darkening and cluster shading on the growth and composition of Sultana grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 21, 26—36.
- — — and FULLER, R. D., 1973: Effect of time and severity of defoliation on growth of roots, trunk, and shoots of "Thompson Seedless" grapevines. *Amer. J. Enol. Viticult.* 24, 59—64.
- — — and OUGH, C. S., 1970: The effect of leaf area and crop level on the concentration of amino acids and total nitrogen in "Thompson Seedless" grapes. *Vitis* 9, 196—206.
- KOBLIT, W., 1965: Kann der Reifeprozess und die Qualität der Trauben beeinflusst werden? *Schweiz. Z. Obst- Weinbau* 101, 383—389.
- — —, 1966: Fruchtansatz bei Reben in Abhängigkeit von Triebbehandlung und Klimafaktoren. *Diss. Eidgen. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil.*
- — — und FERRET, P., 1973: Entblätterungsversuche an Reben. *Schweiz. Z. Obst- Weinbau*, 109, 512—517.
- KRIEDEMANN, P. E. und LENZ, F., 1972: The response of vine leaf photosynthesis to shoot tip excision and stem cincturing. *Vitis* 11, 193—197.
- KULAEVA, O. N., 1962: The effect of roots on leaf metabolism in relation to the action of kinetin on leaves. *Fiziol. Rast.* 9, 229—239.
- LENZ, F. and WILLIAMS, C. N., 1973: Effect of fruit removal on net assimilation and gaseous diffusive resistance of soybean leaves. *Angew. Bot.* 47, 57—63.
- LOVEYS, B. R. and KRIEDEMANN, P. E., 1974: Internal control of stomatal physiology and photosynthesis. I. Stomatal regulation and associated changes in endogenous levels of abscisic acid and phasic acids. *Austral. J. Plant Physiol.* 1, 407—415.

- NEALS, T. F. and INCOLL, L. D., 1968: The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis. *Bot. Rev.* 34, 107—125.
- NOVAK, J., 1959: Der Einfluß einer verringerten Blattfläche auf Traubenertrag sowie Zucker- und Säuregehalt des Weinmostes. *Wein-Wiss.* 14, 117—126.
- PETERSON, J. R. and SMART, R. E., 1975: Foliage removal effects on "Shiraz" grapevines. *Amer. J. Enol. Viticult.* 26, 119—124.
- SKENE, K. G. M., 1972: The effect of ringing on cytokinin activity in shoots of the grape vine. *J. Exp. Bot.* 23, 768—774.
- — and KERRIDGE, G. H., 1967: Effect of root temperature on cytokinin activity in root exudate of *Vitis vinifera* L. *Plant. Physiol.* 42, 1131—1139.
- WEAVER, R. J., 1963: Effect of leaf to fruit ratio on fruit quality and shoot development in "Carignane" and "Zierfandel" wine grapes. *Amer. J. Enol. Viticult.* 14, 1—12.
- — and WINKLER, A. J., 1952: Increasing the size of Thompson Seedless grapes by means of 4-chlorophenoxyacetic acid, berry thinning and girdling. *Plant Physiol.* 27, 626—630.
- WILLSTÄTTER, W. und STOLL, A., 1918: Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Springer Verlag, Berlin.
- ZEMBERY, A., 1967: Einfluß der Herabsetzung der Assimilationsfläche auf die Anlegung von Gescheinen bei Weißem Burgunder, Grünem Veltliner und Welschriesling. *Vinohrad* 5 (3), 42—43 [Ref.: *Mitt. Klosterneuburg*, 18, 132 (1968)].

Eingegangen am 24. 8. 1977

Dr. W. HOFÄCKER
Institut für Obst-, Gemüse- und Weinbau
Universität Hohenheim
Postfach 106
D-7000 Stuttgart 70