

Institut für Obst-, Gemüse- und Weinbau, Universität Hohenheim
Bundesforschungsanstalt für Rebenzüchtung Geilweilerhof, Siebeldingen

Der Gaswechsel reifender Weinbeeren¹⁾

von

R. KOCH und G. ALLEWELDT

Gas exchange of ripening grape berries

S u m m a r y. — 1) Respiration and photosynthesis measurements were carried out in order to analyze the physiology of grape-berry ripening in correlation with fresh-weight increase and sugar and acid contents as parameters of maturity.

2) Respiration and photosynthesis of grape berries are subject to changes not dependent on year and variety in the course of the growth period. Respiration and photosynthesis per berry are small in phase II and increase up to growth period III. Phase III shows a decrease in both respiration per berry and photosynthesis per berry, which continues until the end of phase IV in the photosynthesis. However, respiration intensity increases again at the beginning of phase IV, especially at a temperature of 35 °C compared with 25 °C. After that, respiration decreases slightly.

3) Respiration and photosynthesis per g fresh weight are greatest at the beginning of phase II, the photosynthesis being smaller than the respiration. Both decrease during the whole course of berry growth. The heaviest decrease is to be observed in phase II. Nearly no photosynthesis can be established in fully ripe berries.

4) Respiration and photosynthesis per berry achieve maximum in phase III together with the acid content. The decrease in acid beginning with phase III and continuing until the end of phase IV is mainly due to respiration, as can be noticed from the RQ values about 1.3. The decrease in photosynthesis during phase IV suggests only a small contribution to the sugar accumulation in grape berries.

5) The increase rates of respiration and photosynthesis in phase II are somewhat smaller than the increase rates of weight. The energy requirement for the growth is apparently covered by both respiration and photosynthesis. The refixation of O₂ and CO₂ inside the berries may be considerable. The berry growth requires apparently less energy in phase IV than in phase II because respiration and photosynthesis per berry decrease.

6) Q₁₀ values of respiration at a temperature increase from 25 °C to 35 °C were 1.70 to 2.36 in phase II and III against 2.30 to 2.66 in phase IV. The Q₁₀ values for CO₂ delivery were, especially in phase IV, higher than for O₂ uptake. The Q₁₀ values of photosynthesis were about 2 in phase II and about 1.4 in the phases III and IV.

Einleitung

Es liegt auf der Hand, daß infolge der zentralen Bedeutung des Gaswechsels der Weinbeere zwischen diesem und den Reifeparametern Einzelbeerengewicht, Zucker- und Säuregehalt Zusammenhänge bestehen müssen. Nach Befunden von GEISLER und RADLER (1963) und KRIEDEMANN (1968) sind Photosynthese und Respiration in der jungen Weinbeere am aktivsten. Sie stellen einen wichtigen Faktor für die energiebedürftigen Wachstumsprozesse dar. Allerdings konnte an allen bisher untersuchten Früchten festgestellt werden, daß die Photosynthese die Respiration nie übertrifft

¹⁾ Auszug aus der Dissertation von R. KOCH, Universität Hohenheim, 1977.

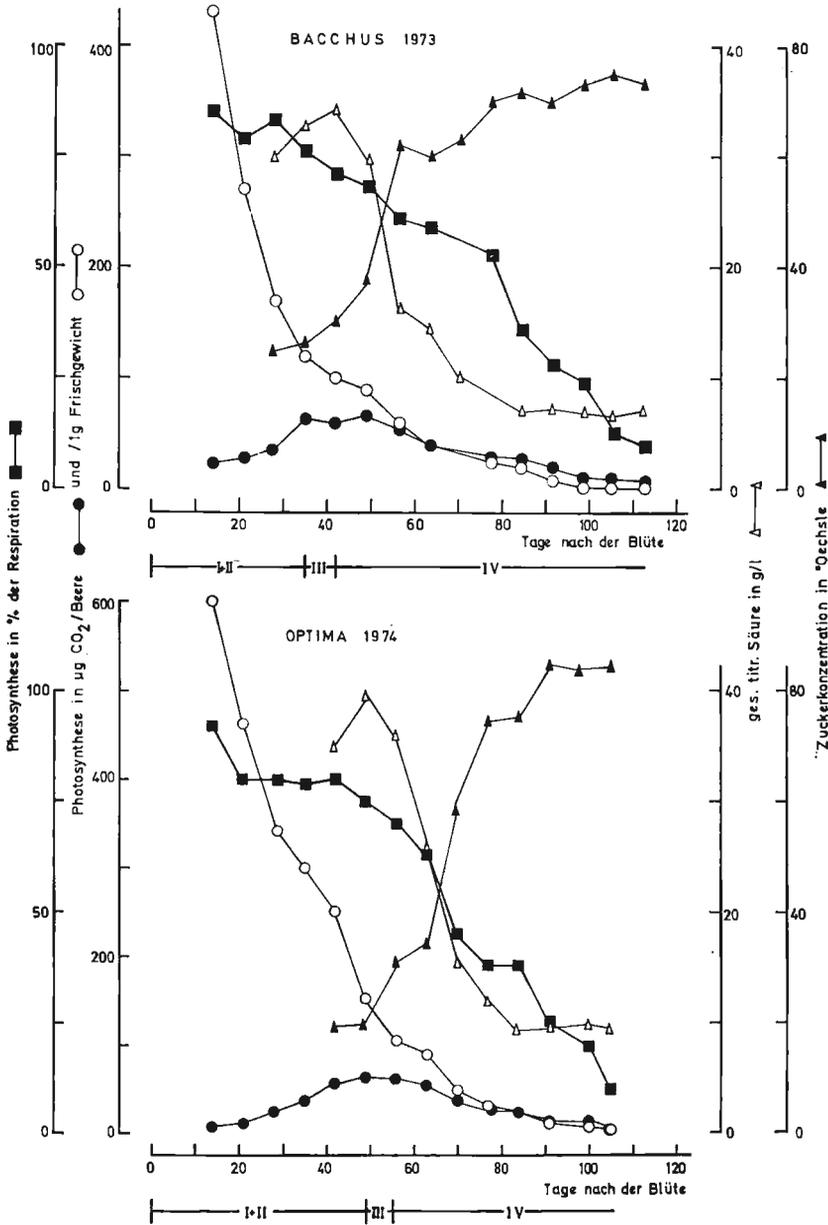


Abb. 1: Photosynthese, absolut und auf die Respiration bezogen, sowie Säure- und Zuckergehalt der Beeren der Rebsorten Bacchus (1973) und Optima (1974) bei einer Versuchstemperatur von 25 °C. I—IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

Photosynthesis, absolute and related to respiration, and acid and sugar contents of berries of the cvs. Bacchus (1973) and Optima (1974) at a temperature of 25 °C. I—IV: Growth periods of the grape berries.

(SCHAEDEL 1975). Es ist also fraglich, ob die Eigensynthese an Kohlenhydraten der jungen Beere für ihr Wachstum ausreichend ist. Für die Verminderung der Äpfelsäure im Laufe der Beerenreife spielt die Respiration eine entscheidende Rolle, was mit Hilfe von ^{14}C -markierter Äpfelsäure bewiesen werden konnte (DRAWERT und STEFFAN 1965, STEFFAN 1968, RIBÉREAU-GAYON und RIBÉREAU-GAYON 1969, STEFFAN *et al.* 1975). Die starke Zuckerakkumulation bei Beginn der Reifephase ist in erster Linie auf die Translokation von Kohlenhydraten aus den Blättern in die Beeren zurückzuführen (KOBLET 1969, KOBLET und PERRET 1972).

Ziel dieser Arbeit war es, zu versuchen, die zum Teil gegensätzlichen Ergebnisse der Respirations- und Photosynthesemessungen zu verifizieren und den Einfluß beider Parameter auf Wachstumsverlauf, Qualität und Quantität des Ertrages festzustellen sowie eventuelle für die Züchtungsarbeit wichtige Sortenunterschiede aufzuzeigen.

Material und Methoden

Für die Untersuchungen wurden mehrjährige wurzelechte Pflanzen der Sorten B-6-18, Bacchus und Optima aus dem Freiland, daneben noch B-6-18, Bacchus und Riesling aus dem Gewächshaus verwendet. Die Probenahmen erfolgten von Mitte Juni bis Anfang November in wöchentlichen Intervallen ab 14 d nach der Blüte. Dabei wurden stets Beeren von gleichem Entwicklungszustand und gleicher Größe ausgesucht. Das durchschnittliche Einzelbeeregewicht ergab sich aus 200 Beeren von jeweils 5 möglichst gleich entwickelten Trauben. Die Säurebestimmung erfolgte durch potentiometrische Titration bei einem pH-Wert von 7,0, nachdem die Beeren entsaftet und ca. 15 min bei 4.500 U/min zentrifugiert worden waren. Die Berechnung erfolgte in g Weinsäure/l. Der Zuckergehalt des Saftes wurde anfangs mit einem Handrefraktometer, später mit einem Abbé-Refraktometer gemessen und in $^{\circ}\text{Oechsle}$ angegeben.

Die Respiration der Beeren, d. h. die CO_2 -Abgabe und O_2 -Aufnahme wurde mit einem Standard-Warburggerät (Einzelheiten s. ALLEWELDT und KOCH 1977) bzw. mit einem Ultrarotabsorptionsschreiber (Uras) gemessen. Die Bestimmung der Photosynthese und Dunkelatmung der Beeren erfolgte mit einem Uras im offenen System. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 0,8 l/min. Die Differenz zwischen dem CO_2 -Gehalt der atmosphärischen Luft und dem der übrigen Meßstellen war die Grundlage für die Berechnung der Respiration und der Photosynthese der Beeren. Die Dunkelatmung ergab sich aus der Differenz des CO_2 -Gehaltes der die Küvetten bei Verdunkelung durchströmenden Luft und der atmosphärischen Luft. Die Photosynthese wurde berechnet aus der Differenz zwischen der Respiration, die im Dunkeln gemessen wurde, und der apparenten Photosynthese (Nettophotosynthese). Je 20 Beeren wurden in 4 mit unvulkanisiertem Gummi abgedichtete Plexiglas-Küvetten in ein Thermostatenbad bei 25 $^{\circ}\text{C}$ bzw. bei 35 $^{\circ}\text{C}$ eingebracht. Die Beleuchtungsstärke betrug ca. 20.000 lx (Quecksilberdampf Lampe 400 W).

Ergebnisse

In der Wachstumsphase II wurde bei allen untersuchten Sorten die höchste Photosynthese/Frischgewicht gemessen. Sie beträgt ca. 80 % der Respiration (s. Abb. 1). Das bedeutet, daß der Kompensationspunkt auch bei jungen Beeren nicht erreicht wird. Während die Intensität der Photosynthese/Frischgewicht abnimmt,

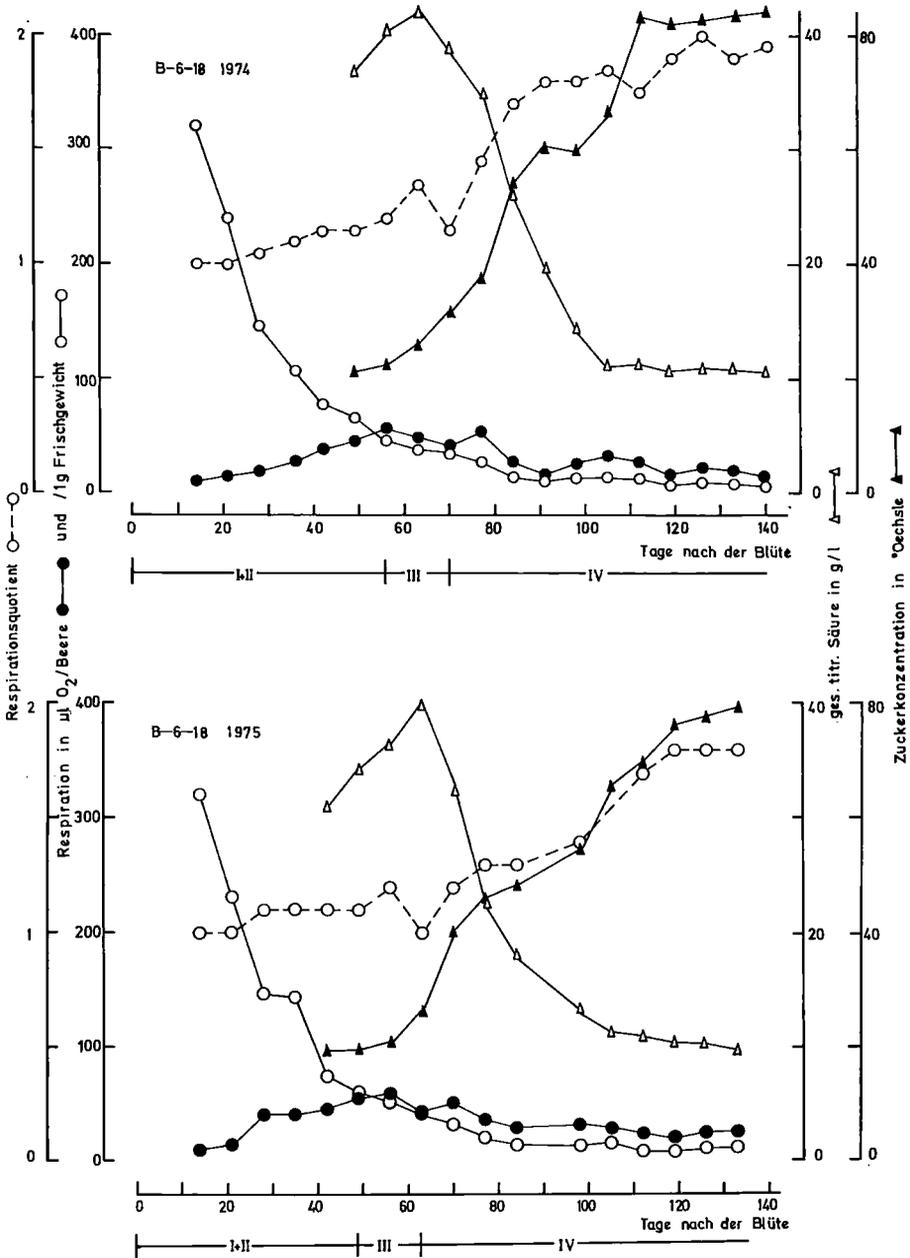


Abb. 2: Respiration, Respirationsquotient sowie Säure- und Zuckergehalt der Beeren der Rebsorte B-6-18 (1974 und 1975) bei einer Versuchstemperatur von 25 °C. I—IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

Respiration, respiratory quotient and acid and sugar contents of berries of the cv. B-6-18 (1974 and 1975) at a temperature of 25 °C. I—IV: Growth periods of the grape berries.

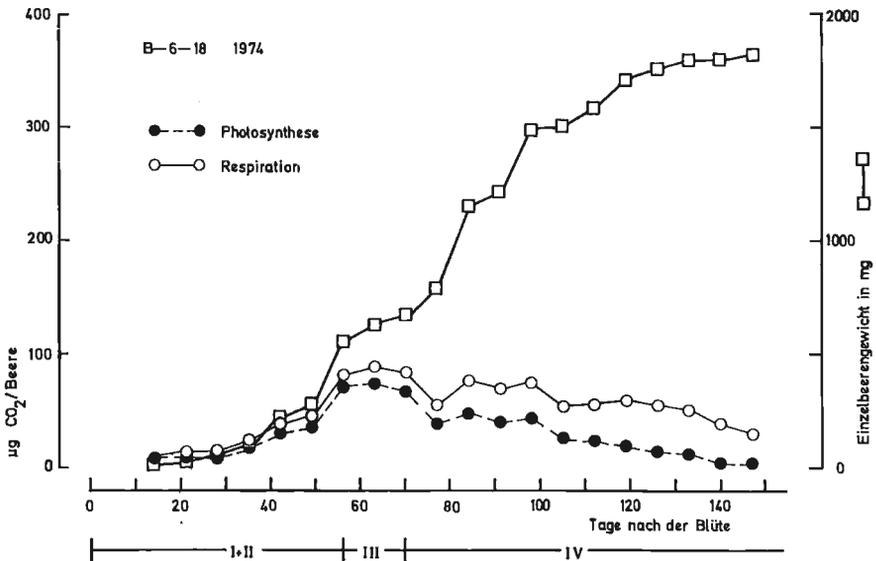


Abb. 3: Photosynthese, Respiration und Gewichtszunahme der Beeren der Rebsorte B-6-18 (1974) bei einer Versuchstemperatur von 25 °C. I–IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

Photosynthesis, respiration and increase in weight of berries of the cv. B-6-18 at a temperature of 25 °C. I–IV: Growth periods of the grape berries.

steigt sie auf die Beere bezogen während der Beerenreife an. Ein ähnliches Verhalten zeigt die Respiration: abnehmenden Kurvenverlauf/g Frischgewicht und Zunahme/Beere. Typisch für die Entwicklungsphase II der Weinbeeren ist die Zunahme des Säuregehaltes und ein konstant niedriger Wert der Zuckerkonzentration sowie ein Respirationsquotient mit Werten um 1,0 (s. Abb. 2). Das Ansteigen der Photosynthese und Respirationsintensität/Beere in der Wachstumsphase II wird begleitet von einer raschen Gewichtszunahme der Beere (s. Abb. 3).

In der Phase III der Beere wird sowohl für den Säuregehalt als auch für Photosynthese und Respiration/Beere ein Maximum erreicht. Die Zuckerakkumulation beginnt ungefähr zu dem Zeitpunkt, an dem das Photosynthesemaximum/Beere überschritten ist und die Photosynthese/Beere und /Frischgewicht abnimmt. Werden Respiration und Photosynthese auf das Frischgewicht bezogen, ergibt sich infolge der sistierenden Gewichtszunahme eine Verlangsamung der Respirations- und Photosyntheseabnahme. In dieser Phase, in der nahezu ein Wachstumsstillstand zu beobachten ist, kann bei allen untersuchten Sorten eine leichte Abnahme der Respiration festgestellt werden, z. B. bei der Sorte Optima um 2 %. Im Anschluß daran (zu Beginn der Phase IV) erfolgt ein kurzfristiger Respirationsanstieg. Danach sind Respiration und Wachstum der Beeren nicht mehr korreliert. Während die Wachstumsraten hoch sind, nimmt die Respiration der Beeren leicht ab.

Mit Beginn der Reifephase (Phase IV) steigen die Respirationsquotienten auf Werte von ungefähr 1,3 an und erreichen gegen Ende der Phase IV Werte um 1,4 bei der Sorte Optima bzw. 1,9 bei der Sorte B-6-18. Gleichzeitig nimmt die Zuckerkonzentration stark zu. Der Säuregehalt dagegen sinkt rapid. Gegen Ende der Phase IV stagnieren die Zucker- und Säuregehalte sowie das Wachstum und die Respiration.

Während in der Phase III die Photosynthese noch ca. 50 % der Respiration beträgt, fällt der Anteil in der Phase IV, also nach dem Weichwerden, rasch bis auf ca. 10 % ab.

Sowohl die direkte Messung des aufgenommenen Sauerstoffs mit Hilfe der Warburgmethode als auch die direkte Messung des ausgeschiedenen Kohlendioxids mit Hilfe eines Uras erbrachte weitgehend identische Verlaufskurven der Respiration, wie aus Abb. 4 ersichtlich ist. Die kontinuierliche Erneuerung der die Beeren umgebenden Atmosphäre, wie sie bei Messungen mittels Uras erfolgt, führte zu keiner nennenswerten Veränderung der Respirationsaktivität. Eine von PEYNAUD und RIBÉREAU-GAYON (1971) angeführte Steigerung der Respiration von Beeren, die sich in einer ständig erneuerten Atmosphäre befinden, konnte nicht festgestellt werden.

Signifikante Unterschiede der Respiration zwischen den Sorten im Verlauf und in der Intensität lassen sich nicht feststellen. Es deuten sich jedoch Unterschiede bei den Q_{10} -Werten der Respiration und den Respirationsquotienten an. In der Tabelle 1 sind Mittelwerte des Q_{10} -Wertes bei einer Temperaturerhöhung von 25 °C auf 35 °C aus den Entwicklungsphasen II, III, IV sowohl für die aufgenommene O_2 -Menge als auch für die abgegebene CO_2 -Menge dargestellt. In der Phase II liegen die Q_{10} -Werte mit Ausnahme der Sorte B-6-18 aus dem Freiland etwas unter 2. Dabei sind die Werte für die O_2 -Aufnahme geringfügig kleiner als die für die CO_2 -Abgabe (signifikant nur bei B-6-18, Gewächshaus). Eine statistische Auswertung ergab, daß Beeren von im Freiland gewachsenen Reben stärker auf eine Temperaturerhöhung reagieren als Beeren aus dem Gewächshaus. Dies gilt sowohl für die O_2 -Aufnahme wie auch für die CO_2 -Abgabe. Auch in der Phase III setzt sich diese Tendenz fort. Am deutlichsten reagieren die Beeren auf eine Temperatursteigerung in der Phase IV. Hier liegen die Werte bei allen Sorten durchweg über 2. Für die CO_2 -Abgabe

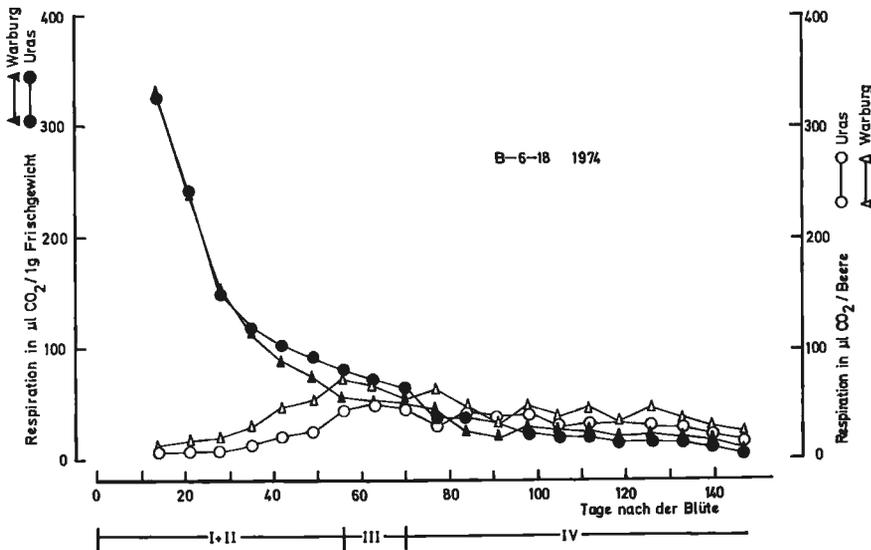


Abb. 4: Respiration der Beeren, gemessen im Warburg- bzw. URAS-Gerät, der Rebsorte B-6-18 (1974) bei einer Versuchstemperatur von 25 °C. I-IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

Respiration of berries, measured by Warburg and URAS techniques, of the cv. B-6-18 (1974) at a temperature of 25 °C. I-IV: Growth periods of the grape berries.

Tabelle 1

Mittelwerte der Q_{10} -Werte der Respiration (CO_2 -Abgabe, O_2 -Aufnahme) der Weinbeeren einiger Rebsorten bei einer Temperatursteigerung von 25 °C auf 35 °C. Zusammenfassung der Untersuchungsperioden 1974 und 1975

Average Q_{10} of the respiration (CO_2 delivery, O_2 uptake) of grape berries of several cultivars at a temperature increase from 25 °C to 35 °C. Investigation periods 1974 and 1975 combined

Sorte Standort		Wachstumsphasen					
		II		III		IV	
		CO_2	O_2	CO_2	O_2	CO_2	O_2
B-6-18, Freiland	\bar{x}	2,36	2,33	2,09	1,95	2,66	2,39
	$\pm s$	0,18	0,16	0,14	0,22	0,10	0,26
B-6-18, Gewächshaus	\bar{x}	1,75	1,32	1,52	1,45	2,37	2,17
	$\pm s$	0,13	0,14	0,16	0,18	0,24	0,23
Bacchus, Gewächshaus	\bar{x}	1,98	1,88	2,33	1,78	2,43	2,06
	$\pm s$	0,10	0,15	0,11	0,24	0,24	0,20
Optima, Freiland	\bar{x}	1,93	1,83	2,07	1,99	2,61	2,18
	$\pm s$	0,15	0,16	0,20	0,25	0,19	0,16
Riesling, Gewächshaus	\bar{x}	1,70	1,56	1,50	1,65	2,30	2,14
	$\pm s$	0,05	0,05	0,05	0,06	0,10	0,12

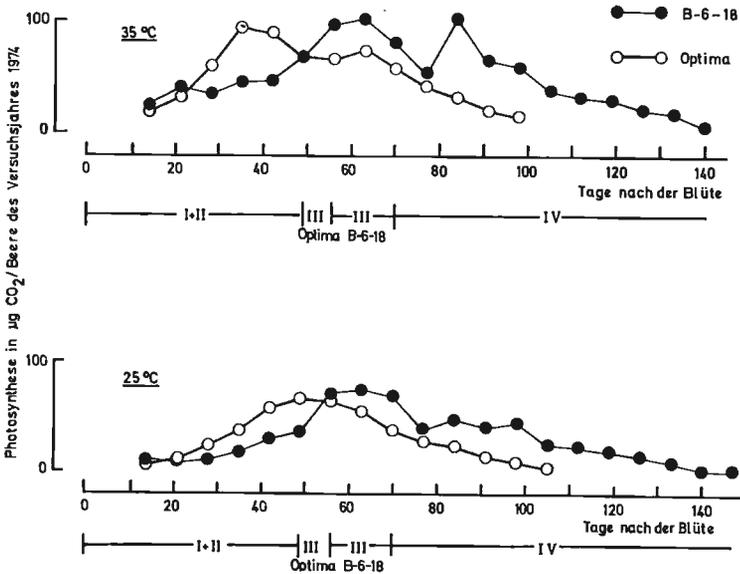


Abb. 5: Die Respiration der Beeren der Rebsorten B-6-18 und Optima bei einer Versuchstemperatur von 25 °C bzw. 35 °C im Jahre 1974. I—IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

The respiration of berries of the cvs. B-6-18 and Optima at temperatures of 25 °C and 35 °C in 1974. I—IV: Growth periods of the grape berries.

Tabelle 2

Mittelwerte der Respirationsquotienten von Beeren verschiedener Rebsorten bei Versuchstemperaturen von 25 °C und 35 °C. Zusammenfassung der Untersuchungsperioden 1974 und 1975

Average RQ of berries of several cultivars at temperatures of 25 °C and 35 °C. Investigation periods 1974 and 1975 combined

Sorte Standort		Wachstumsphasen					
		II		III		IV	
		25 °C	35 °C	25 °C	35 °C	25 °C	35 °C
B-6-18, Freiland	\bar{x}	1,07	1,18***	1,22	1,40***	1,67	2,00***
	$\pm s$	0,05	0,08	0,15	0,13	0,26	0,26
B-6-18, Gewächshaus	\bar{x}	1,02	1,10	1,19	1,25	1,35	1,51***
	$\pm s$	0,13	0,06	0,05	0,14	0,23	0,28
Bacchus, Gewächshaus	\bar{x}	1,17	1,20	1,18	1,60	1,25	1,50***
	$\pm s$	0,09	0,07	0,20	0,56	0,18	0,19
Optima, Freiland	\bar{x}	1,09	1,20***	1,15	1,22*	1,45	1,78***
	$\pm s$	0,08	0,07	0,12	0,11	0,15	0,22
Riesling, Gewächshaus	\bar{x}	1,00	1,10	1,10	1,23	1,32	1,42**
	$\pm s$	0,06	0,08	0,10	0,07	0,07	0,09

*, **, ***: Signifikanter Unterschied zum Wert bei 25 °C bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %, 1 %, 0,01 %.

werden höhere Werte erreicht als für die O₂-Aufnahme. Letztere nimmt zwar mit zunehmender Reife immer mehr ab, jedoch ist in der Phase IV eine größere Steigerungsrate bei einer Temperaturerhöhung als in der Phase II zu beobachten.

Die Abhängigkeit der Respiration von der Temperatur kommt erwartungsgemäß auch in den Werten der Respirationsquotienten zum Ausdruck. In Tabelle 2 sind die Ergebnisse aus den einzelnen Entwicklungsphasen einander gegenübergestellt. Signifikante Unterschiede zwischen den Sorten waren nicht feststellbar. Wurde die Respiration jedoch bei 35 °C gemessen, so ergab sich bei den Freilandsorten B-6-18 und Optima eine zwar geringfügige, jedoch hochsignifikante Erhöhung des RQ, im Gegensatz zu B-6-18, Bacchus, Riesling aus dem Gewächshaus. In der Wachstumsphase III ergeben sich im Vergleich zur Phase II etwas höhere Werte des Respirationsquotienten. Auch hier bewirkt eine Temperatursteigerung von 25 °C auf 35 °C eine signifikante Erhöhung des RQ. In der Phase IV schließlich wird eine deutliche Anhebung des Respirationsquotienten ersichtlich. Bei allen Sorten, gleichgültig ob aus dem Freiland oder Gewächshaus, bewirkt eine Temperaturerhöhung einen hochsignifikanten Anstieg des RQ.

Bei der Photosynthese lassen sich zwischen den Sorten in bezug auf Verlauf und Intensität ebenfalls keine signifikanten Unterschiede erkennen. Im Hinblick auf die doch recht geringe Photosynthesekapazität der Weinbeeren ist dies durchaus verständlich. Als Beispiel sollen in Abb. 5 die frühreifende Sorte Optima und die spätreifende Sorte B-6-18 dienen. Beide unterscheiden sich nur geringfügig sowohl in der Zunahme der Photosynthese bis zur Phase III als auch in dem zu Beginn dieser Phase erreichten Maximalwert. Zieht man als weiteres Unterscheidungsmerkmal die Temperaturabhängigkeit bei Versuchstemperaturen von 25 °C und 35 °C und den daraus folgenden Q₁₀-Wert hinzu, lassen sich auch hier keine gravierenden Unter-

Tabelle 3

Mittelwerte der Q_{10} -Werte der Photosynthese (CO_2 -Aufnahme) der Weinbeeren einiger Rebsorten bei einer Temperatursteigerung von 25 °C auf 35 °C. Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse 1973 und 1974

Average Q_{10} of the photosynthesis (CO_2 uptake) of grape berries of several cultivars at a temperature increase from 25 °C to 35 °C. Investigation periods 1973 and 1974 combined

Sorte Standort	Wachstumsphasen					
	II		III		IV	
	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$	\bar{x}	$\pm s$
B-6-18, Freiland	1,91	0,24	1,43	0,08	1,43	0,06
Bacchus, Freiland	1,80	0,10	1,40	0,03	1,40	0,05
Optima, Freiland	1,90	0,11	1,40	0,01	1,40	0,05

schiede zwischen den Sorten feststellen, wie Tabelle 3 zeigt. In der Phase II bewegt sich der Q_{10} -Wert zwischen etwa 1,8 für Bacchus und etwa 1,9 für B-6-18 und Optima. In den Phasen III und IV, in denen die Photosynthese zusehends abnimmt, ist nur noch eine sehr geringe Temperaturabhängigkeit feststellbar.

Diskussion

Das Beerenwachstum in der Phase II ist mit einem Anstieg der Gaswechselintensität/Beere korreliert. Es wäre theoretisch zu erwarten, daß Respirations- und Photosynthesezunahme den Beerenwachstumsraten entsprechen, da das Wachstum einen stark energiebedürftigen Prozeß darstellt, zumindest solange es auf Zellteilungen beruht (LIBBERT 1973). Das Wachstum des Perikarps erfolgt in der Phase II jedoch schon zu einem großen Teil aufgrund von Zellstreckung (COOMBE 1960, HARRIS *et al.* 1968). Dafür ist sicherlich eine geringere Neusynthese von Zellsubstanz erforderlich als für das Wachstum allein aufgrund von Zellteilungen. Zudem muß die aufgenommene O_2 -Menge nicht unbedingt ein Maß für den tatsächlichen O_2 -Verbrauch und damit Energiegewinn sein, da durch die parallel zur Respiration ansteigende Photosynthese eine O_2 -Quelle zur Verfügung steht. Die Energie für die Wachstumsprozesse der jungen Weinbeeren wird demnach durch Photosynthese und Respiration zusammen bereitgestellt, zumal bei der Photosynthese auch von großen, nicht meßbaren Refixierungsraten ausgegangen werden muß. Denn der entsprechend den Wachstumsvorgängen sehr aktive Stoffwechsel in der Wachstumsphase II, verknüpft mit den decarboxylierenden Reaktionen in Glykolyse, Pentosephosphatcyklus und Tricarbonsäurecyklus, läßt einen sehr hohen CO_2 -Partialdruck im Innern der Beeren und dementsprechend hohe CO_2 -Refixierungsraten erwarten. Hinzu kommt, daß die Weinbeeren im Vergleich zu den Blättern nur eine verschwindend geringe Anzahl Stomata aufweisen (BESSIS 1972 b, SWIFT *et al.* 1973). (Lange Zeit war sogar vermutet worden, daß sie überhaupt keine besitzen.) Also muß der Gaswechsel der Weinbeeren weitgehend durch die Cuticula erfolgen. Diese ist jedoch von einer plättchenförmig angeordneten Wachsschicht überdeckt (BESSIS 1972 a, CHAMBERS und POSSINGHAM 1963) und dürfte für den Gaswechsel mit zunehmendem Alter der Frucht eine nicht zu unterschätzende Barriere sein.

Da die Beeren in der Phase II offenbar nur schwache sinks darstellen, liegt es nahe, daß ein Großteil des Kohlenhydratbedarfs nicht nur durch die Blätter, sondern auch durch die Beeren selbst gedeckt wird. Der niedrige Zuckergehalt der jungen Weinbeeren ist wohl weniger ein Zeichen geringer Photosyntheseaktivität in diesem Wachstumsstadium, als vielmehr darauf zurückzuführen, daß noch keine Zuckereinlagerung in die Vakuolen stattfindet. Die Attraktionswirkung junger Trauben für Assimilate ist nach Befunden von COOMBE (1960), HALE und WEAVER (1962) und KOBLET (1969) gering. Der in den Beeren selbst gebildete und der von den Blättern zugeliesserte Zucker wird in den Beeren metabolisiert, um Energie für die Wachstumsprozesse bereitzustellen und um zur Substanzvermehrung beizutragen.

Hohe Säureaufbauquoten in der Phase II, d. h. große Stoffwechselaktivität, lassen an sich auch auf hohe Respirationsraten und somit auch auf den Abbau energiereicher Verbindungen, wie es die Dicarbonsäuren sicherlich sind, schließen. Werte des Respirationsquotienten um 1 (auch bei höheren Temperaturen) schließen jedoch eine Säureveratmung aus. Es muß also eine Möglichkeit bestehen, die Säuren dem Abbau durch Veratmung zu entziehen. Die im Cytoplasma gebildeten Säuren müssen also offensichtlich in die Vakuolen eingelagert werden und dort einen zweiten Pool bilden (HARDY 1968, LAKSO 1974).

Zum einen wird ein Teil der Säuren in den Blättern gebildet und in die Früchte abgeleitet, wie es von ULRICH (1970) für Früchte allgemein und für die Weinbeeren speziell von AMERINE (1956) und von PEYNAUD und MAURIE (1958) angenommen wird. Zum anderen stellen die Beeren selbst den Hauptort für die Säuresynthese dar (HALE 1962, HARDY 1968, RIBÉREAU-GAYON 1968). Hierbei sind verschiedene Synthesewege von Bedeutung. Den Hauptweg der Äpfelsäurebildung stellt wohl die β -Carboxylierung von Pyruvat oder Phosphoenolpyruvat dar, wie in Experimenten mit radioaktiv markiertem Kohlenstoff festgestellt werden konnte (MEYNHARDT 1963, RIBÉREAU-GAYON 1968). Die Zunahme der CO_2 -Fixierung der Beere in der Wachstumsphase II resultiert sicherlich aus einer vermehrten Äpfelsäurebildung. Dennoch muß die Zulieferung von Saccharose aus den Blättern von entscheidender Bedeutung sein, denn durch die Photosynthese der Beeren entstünde zu wenig Phosphoenolpyruvat, um Äpfelsäure in dem Maß aufzubauen, wie es in dieser Wachstumsphase geschieht. Auch ist die Bildung von Weinsäure direkt von vorhandener Glucose abhängig (RIBÉREAU-GAYON und RIBÉREAU-GAYON 1965, RUFFNER und RAST 1974).

Einen Beweis, daß die Säurebildung nicht allein von der Photosyntheseaktivität der grünen Weinbeeren abhängt, stellt das starke Abnehmen der Photosynthesekurve bei Bezug auf das Frischgewicht dar. Die Säurezunahme ist nämlich, sowohl auf die Beere als auch auf das Frischgewicht bezogen, groß.

In der Phase III werden oft Beeren der ausgehenden Wachstumsphase II und der beginnenden Phase IV miterfaßt. Dies muß bei der Betrachtung der in dieser Phase ermittelten Werte mit berücksichtigt werden; zugleich könnte dieser Umstand auch erklären, daß andere Autoren, die sich mit der Respiration der Weinbeere beschäftigten, keine Stagnation bzw. keinen Rückgang der Respiration kurz vor Reifebeginn erwähnen (GERBER 1897, GORE 1911, LUTHRA und CHIMA 1931, GEISLER und RADLER 1963, HARRIS *et al.* 1971). Das gleiche trifft für den in der Phase III zu beobachtenden kurzfristigen Anstieg des Respirationsquotienten und der Respiration am Anfang der Phase IV zu.

Für die geringen Wachstumsraten in dieser Phase mögen einerseits Konkurrenzverhältnisse mit dem Sproß infolge raschen Längenwachstums verantwortlich sein, wenn auch nur in begrenztem Maße, andererseits könnte das Samenwachstum — der

Embryo erreicht seine volle Größe (NIRSCH *et al.* 1960) — eine Rolle spielen. Die Abnahme der Respiration in der Phase III ist möglicherweise auf die Wachstumsstagnation, d. h. auf einen geringeren Energiebedarf in dieser stoffwechselfysiologischen Umstellungsphase zurückzuführen. Die kurzzeitige Erhöhung der Respirationsquotienten noch in der Phase III und der sich unmittelbar daran anschließende Anstieg der Respiration scheinen Ausdruck der Stoffwechselumstellung zu sein. Eventuell bestehen hier für kurze Zeit zwei Energiequellen für den Stoffwechsel in der gleichzeitigen Metabolisierung von Zuckern (wie in der Phase II) und von Säuren (wie in der Phase IV). Der Beerenstoffwechsel in der Phase IV ist offenbar auf Erhaltung eingestellt. Neusynthese erfolgt nur noch in beschränktem Maße, z. B. für die Bildung von Wandmaterial. Das Wachstum erfolgt in diesem Zeitabschnitt nur noch aufgrund von Zellstreckung (HARRIS *et al.* 1968).

Der Beginn der Zuckereinlagerung und damit der Reifebeginn ist vermutlich ein hormonell gesteuerter Vorgang (COOMBE und HALE 1973, HALE *et al.* 1974, ALLEWELDT *et al.* 1975, COOMBE 1976, u. a.). Infolge der starken sink-Wirkung werden vermehrt Zucker in die Beere eingelagert. Die in die Beere einwandernden Zucker stammen mit fortschreitender Reife zu einem immer geringeren Teil aus den alten, basalen, unterhalb der Trauben inserierten Blättern, sondern vielmehr aus den jüngeren, nahe der Triebspitze stehenden Blättern (HALE und WEAVER 1962, KOBLET 1969). Demzufolge läßt die Abnahme der Photosynthese der Beeren mit Beginn der Reifephase auf eine abnehmende Beteiligung bei der raschen Zuckerakkumulation schließen. Jedoch ist die Erhöhung der Zuckerkonzentration in der Phase IV nicht nur auf die Photosynthesetätigkeit der Blätter und der Beeren selbst zurückzuführen, sondern auch auf die Glukoneogenese (DRAWERT und STEFFAN 1966, RIBÉREAU-GAYON 1968; STEFFAN 1968, RUFFNER *et al.* 1975, STEFFAN *et al.* 1975). Für die rasche Abnahme des Säuregehaltes zu Beginn der Phase IV ist die Weinsäure ohne große Bedeutung. Sie wird in dieser Phase nur noch wenig in den Stoffwechsel mit einbezogen (WEINAR 1968, STEFFAN *et al.* 1975). Entscheidend ist neben einem Nachlassen der Säurezulieferung aus den Blättern (PEYNAUD und MAURIE 1958) und einer feed-back-Wirkung von angehäuften Malat auf die Malatsynthese (LAKSO 1974) sowie der Glukoneogenese die Veratmung der Äpfelsäure (DRAWERT und STEFFAN 1965, STEFFAN 1968, RIBÉREAU-GAYON und RIBÉREAU-GAYON 1969). Respiationsquotienten von ca. 1,3, wie sie von GERBER (1897), GATET (1939) und SAULNIER-BLACHE (1963) festgestellt worden waren, deuteten schon in diese Richtung.

Wie nachgewiesen, konnten in der Wachstumsphase IV Respiationsquotienten, die größer als 1,33 waren — dem theoretisch zu erwartenden Wert bei einer vollständigen Veratmung der Äpfelsäure —, festgestellt werden. Der theoretische Wert des RQ für die Veratmung von Weinsäure liegt bei 1,6. Diese wird jedoch während der Reifephase kaum metabolisiert und dürfte folglich für die Größe des RQ nicht von Bedeutung sein. Da außerdem Äpfel- und Weinsäure etwa 90 % der Gesamtsäurefraktion der Beeren ausmachen (AMERINE und WINKLER 1942, PEYNAUD 1947, u. a.), dürfte der Metabolismus anderer organischer Säuren für den RQ nicht ins Gewicht fallen. Entscheidend ist hier wohl trotz des hohen Respiationsquotienten der Metabolismus der Äpfelsäure. Denn parallel zur Decarboxylierung des Malats im Rahmen der Reaktionsschritte der Respiration läuft die Decarboxylierung, die zur Glukoneogenese führt und somit die CO_2 -Abgabe erhöht. Die Säureabnahme zu Beginn der Phase IV ist sehr stark und wird weiterhin von einer Abnahme der Respiration begleitet. Die abnehmenden Respiationsraten lassen vermuten, daß die Säureverminderung nicht allein auf Veratmung, sondern auch auf die Stoffwechselschritte der Glukoneogenese zurückzuführen ist. Eine weitere Erklärungsmöglichkeit bietet das

Nachlassen der CO_2 -Fixierung im Laufe der Beerenreife (HAWKER 1969, RIBÉREAU-GAYON und RIBÉREAU-GAYON 1969). Dies bedingt eine geringere Refixierungsrate des intern gebildeten CO_2 und führt somit zu einer vermehrten CO_2 -Abgabe.

Für die Unterschiede der Q_{10} -Werte der O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe muß bedacht werden, daß die O_2 -Aufnahme am ehesten ein Maß für den durch die Respiration erzielten Energiegewinn darstellt, da sie allein von der Oxidation des Wasserstoffs aus dem Atmungssubstrat zu Wasser am Ende der Atmungskette bedingt wird. Für die Menge des abgegebenen CO_2 hingegen können verschiedene decarboxylierende Reaktionsschritte verantwortlich sein: oxidative Decarboxylierung von Pyruvat, die Decarboxylierungen im Citronensäurecyclus sowie die Decarboxylierungen von 6-phosphogluconsäure zu Ribulose-5-Phosphat im Pentosephosphatcyclus, außerdem die Decarboxylierung von Äpfelsäure zu Brenztraubensäure. Für diese Reaktionen mögen andere Temperaturabhängigkeiten bestehen als für die Reaktionen, die zur O_2 -Aufnahme führen.

Ein Seneszenzphänomen scheinen die hohen Q_{10} -Werte in der Phase IV zu sein, in der die Respiration mit zunehmender Reife abnimmt, weil offensichtlich ein geringerer Energiebedarf besteht. Infolge der gesteigerten Membranpermeabilität dürfte für die an der Respiration beteiligten Enzyme mehr Substrat verfügbar sein.

In allen Wachstumsphasen liegt bei Freilandbeeren die Respirationsintensität sowohl bei 25 °C als auch bei 35 °C etwas höher. Dies gilt besonders für die CO_2 -Abgabe. Die klimatischen, speziell die Temperaturbedingungen, beeinflussen die Respirationsintensität entscheidend. Sie spielen auf jeden Fall eine größere Rolle als ihre Sortenspezifität. Ob eine Unterscheidungsmöglichkeit verschiedener Sorten aufgrund verschiedenen Respirationsverhaltens ihrer Beeren besteht, erscheint unter diesem Gesichtspunkt fraglich.

Es erhebt sich nun die Frage, ob für den Temperatureffekt auf den Respirationsquotienten in allen Wachstumsphasen der gleiche Mechanismus verantwortlich ist. Bei jungen Weinbeeren ist der Temperatureinfluß statistisch nur bei Freilandpflanzen gesichert, während er bei den reifenden und reifen Beeren in beiden Varianten signifikant ist. Dabei sind jedoch bei den Beeren aus dem Freiland die stärksten Zunahmen zu beobachten. Dies deutet darauf hin, daß in beiden Fällen der gleiche Mechanismus für die Erhöhung der CO_2 -Abgabe und somit für die Erhöhung des RQ-Wertes verantwortlich sein könnte, nämlich die Decarboxylierung von Äpfelsäure, katalysiert von Malat-Enzym. Die Aktivität dieses Enzyms steigt zwischen 10 °C und 46 °C kontinuierlich an, ohne ein Optimum zu erreichen (LAKSO und KLIEWER 1975). Die RQ-Werte bleiben folglich in der Phase II recht niedrig. Außerdem wird der größte Teil der Äpfelsäure in den Vakuolen eingelagert und entgeht somit einer weiteren Metabolisierung. In der Phase IV tritt die Äpfelsäure offenbar wieder in das Cytoplasma über. Höchstwahrscheinlich ist dies auf eine erhöhte Membrandurchlässigkeit, die ein Zeichen für das Reifwerden der Frucht darstellt (SACHER 1973), zurückzuführen. Die Ursache der hohen RQ-Werte generell und ihrer weiteren Erhöhung bei einer Versuchstemperatur von 35 °C mag auf die Veratmung in den Mitochondrien sowie die Decarboxylierung in der Malat-Enzymreaktion mit anschließender Gluconeogenese zurückzuführen sein. Außerdem dürfte das Abnehmen der PEP-Carboxylase-Aktivität (HAWKER 1969) ein weiterer Faktor für eine erhöhte CO_2 -Abgabe sein (RUFFNER und KLIEWER 1975). Offen bleibt allerdings die Frage, worauf es zurückzuführen ist, daß die Beeren von Freilandpflanzen mehr CO_2 , besonders bei einer erhöhten Versuchstemperatur, abgaben. Möglicherweise spielen hier die verschiedenen Boden-, Hydratur- und Klimaverhältnisse eine Rolle.

Photochemische Reaktionen sind temperaturunabhängig, enzymatische Reaktionen jedoch, die sowohl in der Licht- als auch in der Dunkelreaktion der Photosynthese vorkommen, sind temperaturabhängig. Bei schwacher Beleuchtung stellen die photochemischen Reaktionen den begrenzenden Faktor dar. Als Folge davon ist der Temperatureinfluß gering. Dasselbe gilt auch für einen niedrigen CO_2 -Gehalt. Nun sind die Q_{10} -Werte für die Photosynthese der Beeren in der Phase II recht hoch. Dies bedeutet, daß die CO_2 -Konzentration bei den Versuchen auf jeden Fall keinen limitierenden Faktor darstellte. Ob die Beleuchtungsintensität jedoch ausreichend war, kann trotz dieser hohen Q_{10} -Werte nicht genau beantwortet werden. Einerseits müssen die Beeren nicht zwangsläufig dieselbe hohe Lichtbedürftigkeit für optimale Photosynthese aufweisen wie sie BOSIAN (1960) für Rebblätter festgestellt hat, andererseits spielt sicherlich die ebenfalls temperaturabhängige Reaktion der nicht an der Photosynthese beteiligten Enzyme, PEP-Carboxylase und PEP-Carboxykinase, die zum Äpfelsäureaufbau beitragen, eine gewisse Rolle.

Zusammenfassung

1. Es wurden Respirations- und Photosynthesemessungen vorgenommen, um zusammen mit der Erfassung der Reifeparameter Frischgewichtszunahme, Zuckergehalt und Säuregehalt Aussagen über die Reifephysiologie von Weinbeeren machen zu können.
2. Respiration und Photosynthese der Weinbeeren sind jahrgangs- und sortenunabhängigen Veränderungen im Laufe der Wachstumsperiode unterworfen. In der Phase II sind Respiration und Photosynthese/Beere gering und steigen bis zur Wachstumsphase III an. In der Phase III ist sowohl für die Respiration/Beere als auch für die Photosynthese/Beere eine Abnahme zu verzeichnen, die bei der Photosynthese bis zum Ende der Phase IV anhält. Der Respirationsverlauf hingegen zeigt zu Beginn der Phase IV besonders bei einer Versuchstemperatur von 35 °C im Vergleich zu 25 °C nochmals einen Anstieg. Danach nimmt die Respiration leicht ab.
3. Respiration und Photosynthese/g Frischgewicht sind am größten zu Beginn der Phase II, wobei die Photosynthese geringer ist als die Respiration. Beide fallen während des gesamten Beerenwachstums. Die stärkste Abnahme ist in der Phase II zu beobachten. Bei vollreifen Beeren ist nahezu keine Photosynthese mehr nachweisbar.
4. Respiration und Photosynthese/Beere erreichen in der Phase III zusammen mit dem Säuregehalt ein Maximum. Die Säureabnahme, die in der Phase III beginnt und sich bis zum Ende der Phase IV fortsetzt, ist in erster Linie auf Veratmung zurückzuführen, wie RQ -Werte um 1,3 erkennen lassen. Das Abnehmen der Photosynthese in der Phase IV deutet auf eine geringe Beteiligung bei der Zuckerakkumulation in den Weinbeeren hin.
5. Die Zunahmeraten von Respiration und Photosynthese in der Phase II sind etwas geringer als die Gewichtszunahmeraten. Der Energiebedarf für das Wachstum wird offensichtlich von Respiration und Photosynthese gemeinsam gedeckt. Eine nicht zu unterschätzende Rolle dürfte die Refixierung von O_2 und CO_2 im Beereninnern spielen. Das Beerenwachstum in der Phase IV ist offenbar weniger energiebedürftig als in der Phase II, da Respiration und Photosynthese/Beere abnehmen.
6. Q_{10} -Werte der Respiration bei einer Temperaturerhöhung von 25 °C auf 35 °C

lagen in den Phasen II und III zwischen 1,70 und 2,36, in der Phase IV zwischen 2,30 und 2,66. Die Q_{10} -Werte für die CO_2 -Abgabe lagen besonders in der Phase IV über denen der O_2 -Aufnahme. Die Q_{10} -Werte der Photosynthese lagen in der Phase II um 2, in den Phasen III und IV um 1,4.

Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G., DÜRING, H. und WAITZ, G., 1975: Untersuchungen zum Mechanismus der Zuckereinträgerlagerung in die wachsenden Weinbeeren. *Angew. Bot.* 49, 65—73.
- — und KOCH, R., 1977: Der Äthylengehalt reifender Weinbeeren. *Vitis* 16, 263—271.
- AMERINE, M. A., 1956: The maturation of wine grapes. *Wines and Vines* 37, 28—38.
- — and WINKLER, A. J., 1942: Maturity studies with California grapes. II. The titrable acidity, pH, and organic acid content. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 40, 313—324.
- BESSIS, R., 1972 a: Etude d'évolution des caractères morphologiques des cires cuticulaires au cours de la vie du fruit de la vigne. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 274, 1911—1924.
- — , 1972 b: Etude de l'évolution des stomates et des tissus péristomatiques du fruit de la vigne. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 274, 2159—2161.
- BOSIAN, G., 1960: Zum Küvettenklimaproblem: Beweisführung für die Nichtexistenz zweigipfliger Assimilationskurven bei Verwendung klimatisierter Küvetten. *Flora* 149, 167—188.
- CHAMBERS, T. G. and POSSINGHAM, J. V., 1963: Studies of the fine structure of the wax layer of Sultana grapes. *Austral. J. Biol. Sci.* 16, 818—825.
- COOMBE, B. G., 1960: Relationship of growth and development to changes in sugars, auxins, and gibberellins in fruit of seeded and seedless varieties of *Vitis vinifera*. *Plant Physiol.* 35, 241—250.
- — , 1976: The development of fleshy fruits. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27, 207—228.
- — and HALE, C. R., 1973: The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments. *Plant Physiol.* 51, 629—634.
- DRAWERT, F. und STEFFAN, H., 1965: Biochemisch-physiologische Untersuchungen an Traubenbeeren. II. Verteilung und Veratmung von zugeführten ^{14}C -Verbindungen. *Vitis* 5, 27—34.
- — und — — , 1966: Biochemisch-physiologische Untersuchungen an Traubenbeeren. III. Stoffwechsel von zugeführten ^{14}C -Verbindungen und die Bedeutung des Säure-Zucker-Metabolismus für die Reifung von Traubenbeeren. *Vitis* 5, 377—384.
- GATJOT, L., 1939: Recherches biochimiques sur la maturation des fruits. *Ann. Phys. Physicochim. biol.* 15, 984—998.
- GEISLER, G. und RADLER, F., 1963: Entwicklungs- und Reifevorgänge an Trauben von *Vitis*. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 76, 112—119.
- GERBER, C., 1897: Recherches sur la maturation des fruits charnus. Thèse Sciences Naturelles, Paris.
- GORB, H. C., 1911: Studies on fruit respiration. *USDA Bur. Chem. Bull.* 142, 5—11.
- HALE, C. R., 1962: Syntheses of organic acids in the fruit of the grape. *Nature* 195, 917—918.
- — , COOMBE, B. G. and HAWKER, J. S., 1974: Abscisic acid — an effect on the ripening of grapes, mechanisms of regulation of plant growth. *Roy. Soc. New Zealand, Bulletin* 12, 831—836.
- — and WEAVER, R. J., 1962: The effect of developmental stage on direction of translocation of photosynthate in *Vitis vinifera*. *Hilgardia* 33, 89—131.
- HARDY, P. J., 1968: Metabolism of sugars and organic acids in immature grape berries. *Plant Physiol.* 43, 224—228.
- HARRIS, J. M., KRIEDEMANN, P. E. and POSSINGHAM, J. V., 1968: Anatomical aspects of grape berry development. *Vitis* 7, 106—119.
- — , — — and — — , 1971: Grape berry respiration: Effect of metabolic inhibitors. *Vitis* 9, 291—298.
- HAWKER, J. S., 1969: Changes in the activities of malic enzyme, malate dehydrogenase, phosphopyruvate carboxylase and pyruvate decarboxylase during the development of a non-climacteric fruit (the grape). *Phytochemistry* 8, 19—23.
- KOBLET, W., 1969: Wanderung von Assimilaten in Rebtrieben und Einfluß der Blattfläche auf Ertrag und Qualität der Trauben. *Wein-Wiss.* 24, 277—319.
- — , 1975: Wanderung von Assimilaten aus verschiedenen Rebenblättern während der Reifephase der Trauben. *Wein-Wiss.* 30, 241—249.
- — und PERRET, P., 1972: Wanderung von Assimilaten innerhalb der Rebe. *Wein-Wiss.* 27, 146—154.

- KRIEDEMANN, P. E., 1968: Observations on gas exchange in the developing Sultana berry. Austral. J. Biol. Sci. 21, 907—916.
- LAKSO, A. N., 1974: The influence of temperature on malic acid metabolism in grape berries. Ph. D. Thesis, Univ. Calif., Davis.
- — and KLEWER, W. M., 1975: The influence of temperature on malic acid metabolism in grape berries. Plant Physiol. 56, 370—372.
- LIBBERT, E., 1973: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Gustav-Fischer-Verlag, Stuttgart.
- LUTHRA, J. C. and CHIMA, J. S., 1931: Some studies in respiration and other metabolic activities in berries of the grape vine (*Vitis vinifera* L.). Indian J. Agricult. Sci. 1, 695—714.
- MEYNHARDT, J. T., 1963: Studies on maturation and associated metabolic processes in table grapes: Biosynthesis of organic acids by Barlinka grape berries by carbon dioxide assimilation (Final Rept.). Proc. Natl. Conf. Nucl. Energy: Isotopes and Radiation (AEB, Pretoria) 456—463.
- NITSCH, J. P., PRATT, C., NITSCH, C. and SHAULIS, N. J., 1960: Natural growth substances in Concord and Concord Seedless grapes in relation to berry development. Amer. J. Bot. 47, 566—576.
- PEYNAUD, E., 1947: Contribution à l'étude biochimique de la maturation du raisin et de la composition des vins. Ind. Agric. Aliment. 64, 87—95, 167—189, 301—317, 399—414.
- — and MAURIE, A., 1958: Synthesis of tartaric and malic acids by grape vines. Amer. J. Enol. 9, 32—36.
- — and RIBÉREAU-GAYON, P., 1971: The grape. In: HULME, A. C. (Ed.): The biochemistry of fruits and their products, Vol. II, 171—205. Academic Press, London, New York.
- RIBÉREAU-GAYON, G., 1968: Étude des mécanismes de synthèse et de transformation de l'acide malique, de l'acide tartrique et de l'acide citrique chez *Vitis vinifera* L. Phytochemistry 7, 1471—1482.
- — et RIBÉREAU-GAYON, C. R., 1965: Sur les lieux et le mécanisme de la synthèse d'acide tartrique chez *Vitis vinifera* L. C. R. Acad. Sci. 261, 1764—1766.
- RIBÉREAU-GAYON, P. et RIBÉREAU-GAYON, G., 1969: Etudes biochimiques sur la composition du raisin et ses variations. Rev. Franç. Oenol. 9, 5—16.
- RUFFNER, H. and KLEWER, W. M., 1975: Phosphoenolpyruvate carboxykinase activity in grape berries. Plant Physiol. 56, 67—71.
- —, KOBLET, W. und RAST, D., 1975: Gluconeogenese in reifenden Beeren von *Vitis vinifera*. Vitis 13, 319—328.
- — und RAST, D., 1974: Die Biogenese von Tartrat in der Weinrebe. Z. Pflanzenphysiol. 73, 45—55.
- SACHER, J. A., 1973: Senescence and postharvest physiology. Ann. Rev. Plant Physiol. 24, 197—224.
- SAULNIER-BLACHE, P., 1963: Etude du développement du raisin. I. Croissance, accumulation des protéines et respiration pendant le passage de la phase végétative à la maturation. Ann. Physiol. Vég. (Paris) 5, 217—228.
- SCHADLE, M., 1975: Tree photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 26, 101—115.
- STEFFAN, H., 1968: Untersuchungen über Veränderungen von Inhaltsstoffen in reifenden Beeren der Rebe mit ¹⁴C-Verbindungen. Diss. Univ. Karlsruhe.
- —, RAPP, A., ULLEMBYER, H. und KUPFER, G., 1975: Über den reifeabhängigen Säure-Zucker-Stoffwechsel bei Beeren von *Vitis-vinifera*-Sorten, untersucht mit ¹⁴C-Verbindungen. Vitis 14, 181—189.
- SWIFT, J. G., BUTTROSE, M. S. and POSSINGHAM, J. V., 1973: Stomata and starch in grape berries. Vitis 12, 38—45.
- ULRICH, R., 1970: Organic acids. In: HULME, A. C. (Ed.): The biochemistry of fruits and their products, Vol. I, 89—115. Academic Press, London, New York.
- WEINAR, R., 1968: Untersuchungen zur Funktion der Weinsäure in reifen Beeren von *Vitis vinifera* L. Ber. Dt. Bot. Ges. 81, 267—275.
- —, 1969: Untersuchungen zum Säurestoffwechsel reifender Beeren von *Vitis vinifera* L. Flora, Abt. A, 160, 211—216.

Eingegangen am 26. 9. 1977

Prof. Dr. G. ALLEWELDT
 Institut für Obst-, Gemüse- und Weinbau
 Universität Hohenheim
 Postfach 106
 D-7000 Stuttgart 70