

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

Der Äthylengehalt reifender Weinbeeren

von

G. ALLEWELDT und R. KOCH¹⁾

Ethylene content in ripening grape berries

Summary. — 1) Respiration and internal ethylene content were investigated in grape berries of the cvs. "B-6-18", "Bacchus" and "Optima".

2) The respiration per berry increases until a short time before ripening begins, that is until the end of phase II and remains on the same level or is slightly decreasing during phase III. It increases a little again when ripening starts (at the beginning of phase IV), especially at a temperature of 35 °C and then decreases gradually in the course of ripening.

3) Ethylene cannot be established during the first part of phase II. However, the absolute ethylene concentrations increase considerably during the second part of phase II; at the same time, an increase in the extractable amount of gas is to be recorded. A maximum is achieved during phase III. At the beginning of phase IV, a rapid decrease is to be observed. The internal ethylene concentration shows a similar progress, however, not equally marked.

4) The very small ethylene concentrations and the only weak increase in respiration at the beginning of ripening justify the assignment of grape berries to the non-climacteric fruits.

Einleitung

Die Reifephysiologie von Früchten wird vielfach mit Fragen der Seneszenz und ihrer auslösenden Faktoren in Verbindung gebracht. Auf diesem Gebiet waren die Arbeiten von KIDD und WEST in den zwanziger Jahren richtungweisend, die als erste an Äpfeln feststellten, daß die Fruchtreifung von einem plötzlichen Anstieg der Respirationsintensität eingeleitet wird. Da es sich bei diesem Prozeß offensichtlich um einen kritischen Abschnitt in der Ontogenese der Früchte handelt, wurde von ihnen dafür der Begriff Klimakterium eingeführt. An Früchten der verschiedensten Arten konnte ein ähnliches Verhalten festgestellt werden, u. a. an Äpfeln, Bananen, Birnen, Pflaumen und Tomaten (vgl. BIALE 1960 a, b, RHODES 1970).

Entsprechend ihrem Atmungsverhalten teilte BIALE (1960 a, b) die Früchte in klimakterische und nichtklimakterische ein. Die Weinbeere wird in seiner Aufstellung zu den nichtklimakterischen Früchten gezählt. Es bestehen allerdings Zweifel, ob erstens eine Zuordnung zum einen oder anderen Typ überhaupt sinnvoll ist (SPENCER 1965, HULME *et al.* 1969) und zweitens, ob für die Weinbeere die Klassifizierung „nichtklimakterisch“ zu Recht besteht (SAULNIER-BLACHE und BRUZEAU 1967). Zur Klärung dieser Frage muß neben der Respiration auch die Äthylenbildung betrachtet werden, da sie für die Auslösung des klimakterischen Atmungsanstiegs als verantwortlich gilt (GANE 1935, PRATT und GOESCHL 1969, REID und PRATT 1970).

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

Material und Methoden

Für die Untersuchungen wurden mehrjährige wurzelechte Pflanzen der Sorten B-6-18, Bacchus und Optima verwendet. Die Probenahmen erfolgten in wöchentlichen Intervallen, beginnend vierzehn Tage nach der Blüte. Dabei wurden stets Beeren von gleichem Entwicklungszustand und gleicher Größe ausgesucht.

Die Respiration der Beeren, d. h. die CO_2 -Abgabe und die O_2 -Aufnahme, wurde mit einem Standard-Warburggerät gemessen. Grundlage für die Berechnung der O_2 -Aufnahme waren viertelstündliche Manometerablesungen. In den dazugehörigen Gefäßen befanden sich 0,2 ml 2n KOH zur Absorption des durch die Atmung gebildeten CO_2 . Die Werte der CO_2 -Abgabe ergaben sich bei Gefäßen, deren Zentralzylinder mit Wasser beschickt war, als Nettovolumenänderung infolge des Verbrauchs und der Bildung von O_2 bzw. CO_2 . Der Respiationsquotient (RQ) stellt das Verhältnis zwischen abgegebenem CO_2 und aufgenommenem O_2 dar. Die Untersuchungen wurden bei einer Temperatur von 25 bzw. 35 °C durchgeführt. Die Schüttelfrequenz betrug 50 Schwingungen/min bei einer Amplitude von 6 cm. Bei jungen Beeren konnten 10 Beeren/Standardgefäß, bei großen Beeren je drei Stück in größeren zylinderförmigen Gefäßen verwendet werden. Für einen Versuch standen jeweils 6 bzw. 7 Gefäße/Sorte zur Verfügung. Bei der Trennung vom Traubengerüst wurde an den Beeren ein kleines Stielstück belassen, um den Wundreiz so klein wie möglich zu halten.

Da der Nachweis eines externen Äthylengehaltes, wie er bei vielen Früchten schon möglich war, nicht gelang, weil keine nachweisbare Konzentration vorlag, wurde der interne Äthylengehalt bestimmt. Die Extraktion des internen Äthylens wurde in Anlehnung an die Methode von MAXIE *et al.* (1965) durchgeführt. Dazu wurde ein Pulvertrichter, dessen Auslauf mit einem durchbohrten Stopfen versehen war, in dem eine Pipette steckte, mit Beeren gefüllt, mit Gaze verschlossen und umgekehrt in einen Exsikator gestellt. Anschließend wurde der Exsikator mit konzentrierter Kochsalzlösung gefüllt. Um den Trichter vor dem Umkippen zu bewahren, war er vorher beschwert worden. Nachdem der Exsikator verschlossen worden war, wurde für drei Minuten ein Wasserstrahlvakuum angelegt. Das dabei aus den Beeren austretende Gas sammelte sich am oberen Ende des mit einem Septum verschlossenen Pipettenstücks. Die extrahierte Gasmenge konnte an der Pipettengraduierung abgelesen werden. Aus dieser Menge wurden durch das Septum mit Hilfe einer gasdichten Spritze 3 ml Gas entnommen und auf einen Universal-Gaschromatographen der Firma Siemens gegeben, der mit einem Flammenionisationsdetektor ausgestattet war. Es wurde eine 180 cm Stahlsäule, gepackt mit Chromosorb C 102, verwendet. Die Meßtemperatur betrug 50 °C. Geeicht wurde mit einem Äthylen-Luft-Gemisch, in dem 99,95 %iges Äthylen der Firma Messer Griesheim in einer Konzentration von 1 ppm enthalten war. Die Retentionszeit betrug ca. 3 min.

Von Anfang an wurde eine möglichst große Beerenzahl verwendet, da recht geringe Äthylenmengen erwartet wurden. Um einen Verdünnungseffekt durch anhängende Luftbläschen zu vermeiden, wurden die Beeren vor dem Einfüllen in die NaCl-Lösung in einer 0,01 %igen Tween-20-Lösung gewaschen. Der verwendete Trichter wurde immer ganz gefüllt. Für junge, noch sehr kleine Beeren wurde ein kleinerer Trichter verwendet, da sonst die Zeit nach der Ernte bis zur Extraktion zu lang geworden wäre. Um eine durchschnittliche Menge mit einem Gewicht von ca. 250 g bei jungen bzw. 500 g bei älteren Beeren zu erhalten, war ein Zeitaufwand von ungefähr einer Stunde nötig.

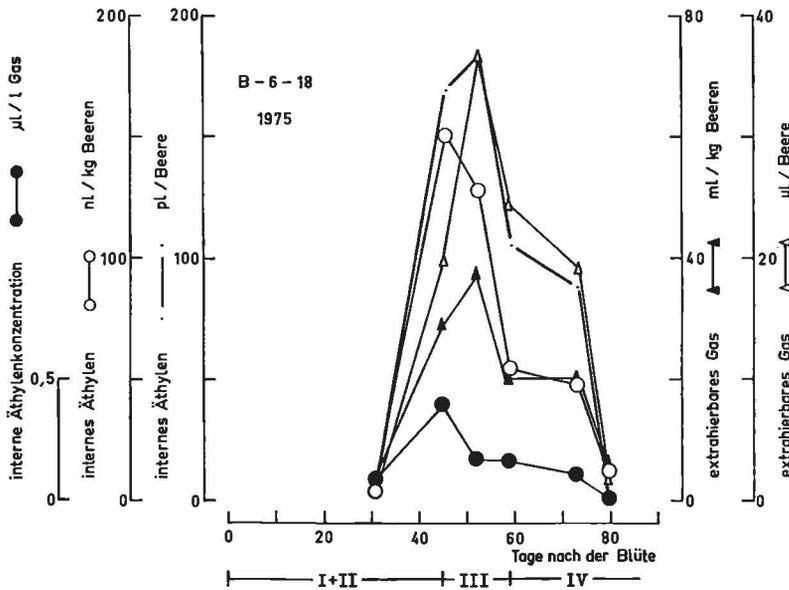


Abb. 1: Extrahierbares Gas und interner Äthylengehalt der Weinbeeren der Rebsorte B-6-18. I-IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

Extractable gas and internal ethylene content of grape berries of the cv. B-6-18. I-IV: Growth periods of grape berries.

Ergebnisse

Zu Beginn der Phase II des Beerenwachstums war noch kein Äthylen nachweisbar. Erst in der 4. Woche nach der Blüte gelang ein erster Nachweis bei der Sorte B-6-18 (Abb. 1). Bei den Sorten Bacchus und Optima gelang dieser Nachweis ebenfalls erst im letzten Drittel der Phase II. Das schließt nicht aus, daß schon zu einem früheren Zeitpunkt Äthylen produziert wird. Mit Beginn der Phase III steigt der Äthylengehalt plötzlich stark an und erreicht ein Maximum, das ein ca. 15faches der zuvor gemessenen Konzentration erreicht. Anschließend ist mit zunehmender Beerenreife eine nahezu ebenso rasche Abnahme festzustellen. Bei der Sorte B-6-18 war 80 d nach der Blüte kein Äthylen mehr nachweisbar. Ähnlich verhielt es sich bei den Sorten Bacchus und Optima. Dieses Bild ergibt sich unabhängig vom Bezugswert, d. h. je Beere oder je g Frischgewicht der Beere. Mit zunehmender Beerengröße lassen sich größere Gasmengen extrahieren. Ein Maximum wird in der Phase III erreicht. Danach erfolgt eine rasche Abnahme der extrahierten Gasmenngen (Abb. 1).

Abb. 2 zeigt, daß die Respiration je Beere bis zum Ende der Phase II ansteigt und in der Phase III auf gleichem Niveau bleibt oder leicht rückläufig ist. Bei Reifebeginn (Anfang Phase IV) ist, besonders bei einer Versuchstemperatur von 35 °C, ein leichter Anstieg der Respiration zu verzeichnen, der bei einer Versuchstemperatur von 25 °C nicht in jedem Fall auftritt. Mit fortschreitender Reife erfolgt eine allmähliche Abnahme der Respiration.

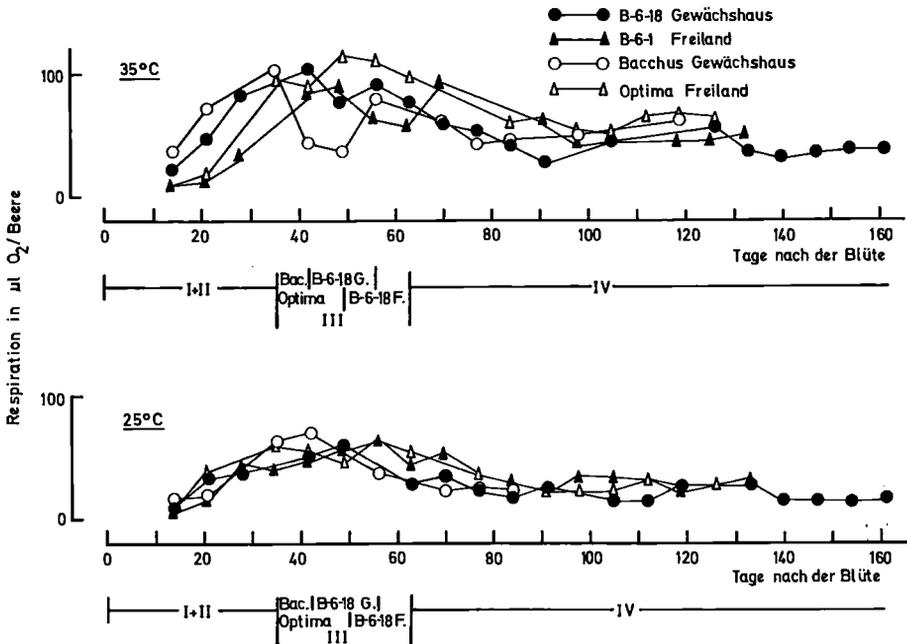


Abb. 2: Die Respirationsintensität der Weinbeeren einiger Rebsorten bei Versuchstemperaturen von 25 und 35 °C. I—IV: Wachstumsphasen der Weinbeere.

The respiration intensity of grape berries of several vine cultivars at temperatures of 25 and 35 °C. I—IV: Growth periods of grape berries.

Diskussion

In der Literatur wird das Respirationsklimakterium oft mit den gesteigerten Energiebedürfnissen der reifenden Frucht erklärt (PRATT und GOESCHL 1969). Jedoch läßt Äthylen offensichtlich generell die Respiration von Früchten ansteigen. Typisch klimakterische Früchte reagieren bei Äthylengaben kurz vor dem Klimakterium mit weiterer Äthylenproduktion, während das bei nichtklimakterischen Früchten nicht der Fall ist. Außerdem ist im Postklimakterium durch Äthylen kein Atmungsanstieg der Früchte zu induzieren.

Entscheidend für die Ausprägung des Klimakteriums ist die Menge des von der Frucht produzierten Äthylens (REID und PRATT 1970) und nicht der Energiebedarf für die Reifeprozesse. Verglichen mit anderen Früchten ist die Äthylenkonzentration der Weinbeere bei Reifebeginn sehr niedrig (MCGLOSSON 1970) und entspricht in etwa den Mengen, wie sie auch von anderen nichtklimakterischen Früchten produziert werden (BLANPIED 1972).

Einen schwachen Punkt in der Hypothese, daß das Respirationsklimakterium auf die energiebedürftigen Reifeprozesse zurückzuführen ist, bildet das Vorhandensein von nichtklimakterischen Früchten. Bei ihren Reifeprozessen wird sicherlich ebenfalls Energie benötigt. Auch atmen sie ebenso aktiv wie klimakterische Früchte (HÖLL 1976). Bei ihnen setzt die Reifung jedoch nicht schlagartig, sondern allmählich ein. Bei der Weinbeere ist der Reifebeginn aber ein genau bestimmbarer Zeitabschnitt, der mit der Zuckereinsparung, dem Säureabbau, dem Weichwerden der

Beeren und dem Sichfärben der Beeren beginnt. Allerdings haben die Weinbeeren ihr Wachstum bis zu diesem Zeitpunkt nicht abgeschlossen. Ihnen ist es nicht möglich, losgelöst von der Pflanze reif zu werden, während dies bei manchen Früchten sogar Voraussetzung ist, wie z. B. bei Avocado (BIALE und YOUNG 1971). Bei der Weinbeere könnte also allenfalls ein Klimakterium „on tree“ festgestellt werden, das zwar bei allen typisch klimakterischen Früchten vorkommt (EAKS 1970), in seiner Ausprägung bei diesen jedoch größer ist als der in der vorliegenden Arbeit beobachtete Atmungsanstieg der Weinbeere mit Beginn der Phase IV.

Verglichen mit einer Respirationszunahme um 60–100 %, wie es bei klimakterischen Äpfeln der Fall ist oder gar bei Tomaten und Bananen, bei denen eine dreifache Erhöhung der Respiration während des Klimakteriums zu verzeichnen ist (RHODES 1970), erlaubt der beobachtete niedrige Respirationsanstieg bei der Weinbeere keine Zuordnung zu den typisch klimakterischen Früchten. Man könnte allenfalls, wie es SAULNIER-BLACHE (1963) und SAULNIER-BLACHE und BRUZEAU (1966, 1967) getan haben, von einem „rudimentären“ Klimakterium sprechen.

Bei einer klassischen klimakterischen Frucht, dem Apfel, wird der klimakterische Atmungsanstieg begleitet von einem Anstieg des RQ (KIDD und WEST, zitiert in HULME *et al.* 1969). Eine Übereinstimmung mit der Weinbeere ist insofern festzustellen, als sich eine kurzfristige Erhöhung der Werte der Respirationsquotienten, wenn auch nicht überall gleich deutlich, bei allen Sorten in der Phase III ergab (Tabelle). Beim Apfel wie bei der Weinbeere scheint dies ein Zeichen für die einsetzende Reife zu sein und nicht in direktem Zusammenhang mit einem erhöhten Energiebedarf für die Reifeprozesse zu stehen. Vielmehr scheint der Beginn des Äpfelsäureabbaus die Ursache für diesen bei beiden Früchten zu beobachtenden Anstieg des Respirationsquotienten zu sein.

Als Auslösefaktor für das Atmungsklimakterium und, wenn man dieses nicht nur als ein Reifesymptom betrachtet, als Auslösefaktor der Fruchtreifung, wurde früher allein Äthylen angenommen. In neuerer Zeit deutet sich jedoch an, daß die Äthylenwirkung in Zusammenhang mit den übrigen Phytohormonen gesehen werden muß (LIEBERMAN 1975). Nach SACHER (1973) scheint Auxin der entscheidende Reifungsinhibitor infolge seiner antagonistischen Wirkung auf Äthylen oder Abscisinsäure zu sein. Auch Cytokinin und Gibberellin mögen als Reifungsinhibitoren wirken. Vor Reifebeginn muß die Auxinkonzentration gesenkt werden. Von großer Bedeutung dabei sind IES-Oxidase und Peroxidase (FRENKEL 1975). Wichtig in diesem Zusammenhang ist der Befund von FRENKEL und HAARD (1973), daß bei Infiltration präklimakterischer Birnen mit einem Antiauxin Reifefaktoren wie Chlorophyllabbau und Weichwerden beschleunigt wurden, während andererseits die Infiltration von IES diese Reifeprozesse hemmt (FRENKEL und DYCK 1973). Generell scheinen Auxine, Gibberelline und Cytokinine im Rahmen der Fruchtreife und -seneszenz antagonistisch zu Äthylen und Abscisinsäure zu wirken (LIEBERMAN 1975). Allerdings ist bei der Analyse der Hormonwirkung von großer Bedeutung, welche Reifeparameter betrachtet werden, da sie nicht alle der gleichen Steuerung unterliegen dürften. Erst nach Senkung des Gehalts an wachstumsfördernden Hormonen könnte das Gewebe für Äthylen oder ABS sensitiv werden. Indessen ist bei vielen Früchten nicht klar, in welcher Reihenfolge Äthylen und ABS zur Wirkung kommen. Dieses Modell ist grundsätzlich für klimakterische und nichtklimakterische Früchte anwendbar, so auch für die Weinbeere.

Das Auxin- und das Cytokininmaximum liegen nach Befunden von ALLEWELDT und HIFNY (1972) und von WAITZ (1975) im Bereich der Wachstumsphasen II und III. Die Bedeutung des Auxins als Reifungsinhibitor konnte HALE (1968) belegen: nach

Vergleich der Respirationsquotienten von Weinbeeren einiger Rebsorten in den Versuchsjahren 1974 und 1975 bei Versuchstemperaturen von 25 bzw. 35 °C. Die unterstrichenen Werte geben die Maxima in der Phase III an

Comparison of the respiratory quotients of grape berries of several vine cultivars during the years 1974 and 1975 at temperatures of 25 or 35 °C. The underlined values indicate the maxima during phase III

Sorten Standort	Versuchstemperatur °C	Letzter Wert der Phase II	Werte der Phase III			Erster Wert der Phase IV
1974						
B-6-18	25	1,17	1,30	<u>1,36</u>	1,32	1,65
Freiland	35	1,19	1,41	<u>1,47</u>	1,43	1,80
B-6-18	25	1,15	1,23	1,22	1,20	1,41
Gewächshaus	35	1,20	<u>1,34</u>	1,22	1,29	1,52
Bacchus	25	1,10	<u>1,36</u>	1,32		1,36
Gewächshaus	35	1,15	1,41	<u>1,50</u>		1,56
Optima	25	1,21	1,11	<u>1,25</u>		1,26
Freiland	35	1,29	1,25	<u>1,31</u>		1,33
Riesling	25	1,00	1,22	<u>1,33</u>	1,10	1,20
Gewächshaus	35	1,23	1,20	<u>1,33</u>	1,20	1,34
1975						
B-6-18	25	1,12	1,10	<u>1,24</u>	1,01	1,25
Freiland	35	1,24	1,21	<u>1,55</u>	1,31	1,20
B-6-18	25	0,98	1,11	<u>1,23</u>	1,11	1,05
Gewächshaus	35	1,00	1,12	<u>1,34</u>	1,19	1,13
Bacchus	25	1,10	1,04	<u>1,05</u>	1,00	1,34
Gewächshaus	35	1,12	1,15	<u>2,40</u>	1,91	2,01
Optima	25	1,03	<u>1,14</u>	1,04	1,13	1,26
Freiland	35	1,21	<u>1,33</u>	1,09	1,13	1,27

Applikation von Benzothiazol-2-oxyessigsäure (BTOA) erfolgte eine Verzögerung der Zuckereinlagerung um drei Wochen. Jedoch hemmt auch Äthylen, wenn zu Beginn der Phase III appliziert, die Zuckerakkumulation. Allerdings geschieht dies nicht im gleichen Maße wie bei BTOA (COOMBE 1973). Wenn Äthylen aber erst gegen Ende der Phase III appliziert wurde, wurde die Zuckereinlagerung beschleunigt (HALE *et al.* 1970). Bei Applikation von 2-Chloräthylphosphonsäure (CEPA) erfolgte neben einer Beschleunigung der Zuckereinlagerung auch eine verstärkte Akkumulation der Abscisinsäure (ABS). COOMBE und HALE (1973) vermuten, daß ABS in den Weinbeeren als Reifungshormon anzusprechen ist. Sie konnten in ihrer Un-

tersuchung während der Phase III einen abnehmenden, sehr geringen Äthylengehalt feststellen. In der vorliegenden Arbeit wurde jedoch, besonders auf die Beere bezogen, eine starke Zunahme festgestellt. Dennoch darf es als erwiesen gelten, daß die Weinbeere kein typisches Respiration Klimakterium aufweist, weil die geringen Äthylenmengen keinen größeren Respirationsanstieg zulassen. Jedoch mag das Äthylen in der Weinbeere bei der Auslösung der Reifeprozesse eine Rolle spielen, indem es den Anstieg des ABS-Gehaltes zu Beginn der Phase IV (COOMBE und HALE 1973, DÜRING 1974) induziert. Untersuchungen, die sich mit dem Zusammenspiel von Äthylen und ABS bei Reifebeginn befassen, sind noch nicht sehr zahlreich. Bisher ist ein Zusammenwirken in der Weise festgestellt worden, daß eine Äthylenapplikation den Gehalt an ABS erhöhen oder auch erniedrigen kann (GOLDSCHMIDT *et al.* 1973, SACHER 1973).

BLACKMAN und PARIJA (1928) deuteten als erste die Fruchtreifung als Seneszenzprozeß. Diese Betrachtungsweise wurde zunächst für Früchte, die ein Atmungsklimakterium aufweisen, verwendet, weil nach dessen Beginn die Fruchtreifung nur noch verzögert und nicht mehr aufgehalten werden konnte (RHODES 1970). Charakteristisch für die Reifevorgänge vieler Früchte sind Permeabilitätsänderungen (SACHER 1973), Auflösung von Pektinen, Bildung von flüchtigen Substanzen (Aromastoffen), Anstieg des Äthylengehaltes, Anstieg der Aktivität verschiedener Enzyme und Mitochondrienpräparate sowie ein Respiration Klimakterium (BIALB 1975).

Die Feststellung, daß bei manchen Früchten ein Anstieg des Proteingehaltes mit dem Klimakterium einhergeht, ließ Zweifel an der Seneszenzhypothese aufkommen (MCGLOSSON 1970). Auch können Permeabilitäts erhöhungen schon vor Beginn des Klimakteriums bei der Banane festgestellt werden (BRADY *et al.* 1970). Bei den meisten Früchten, insbesondere den klimakterischen, setzt die Reife erst ein, wenn sie ihre endgültige Größe erreicht haben. Demzufolge wurden die nachfolgenden Veränderungen während der Reife als Seneszenzprozesse aufgefaßt.

Bei der Weinbeere jedoch setzt mit Reifebeginn eine zweite Wachstumsphase ein. Das bedeutet, daß nicht, wie bei vielen anderen Früchten, das Reifen nach der Trennung von der Mutterpflanze erfolgen kann. Im Gegenteil, die Reife der Weinbeere ist von der Zulieferung von Wasser, Zucker und anderen Stoffen abhängig. Erst nach Erreichen eines genetisch bedingten Endwertes der Beerengröße und des Zuckergehaltes könnte bei den Weinbeeren von Seneszenz gesprochen werden. Die Weinbeere hätte dann nach der Definition von GORTNER *et al.* (1967) ein Stadium der Überreife erreicht.

Zusammenfassung

1. Bei Weinbeeren der Sorten B-6-18, Bacchus und Optima wurden Respiration und interner Äthylengehalt untersucht.
2. Die Respiration/Beere steigt bis kurz vor Reifebeginn, d. h. bis Ende der Phase II an, bleibt in der Phase III auf gleichem Niveau oder ist leicht rückläufig und steigt bei Reifebeginn (Anfang Phase IV), besonders bei einer Versuchstemperatur von 35 °C, wieder etwas an, um danach mit fortschreitender Reife allmählich abzunehmen.
3. In der ersten Hälfte der Phase II ist kein Äthylen nachweisbar. In der zweiten Hälfte der Phase II erfolgt ein starker Anstieg der absoluten Äthylengehalte, gleichzeitig ist eine Zunahme der extrahierbaren Gasmengen zu verzeichnen. Ein Maximum wird in der Phase III erreicht. Zu Beginn der Phase IV ist eine rasche

Abnahme zu beobachten. Die interne Äthylenkonzentration weist einen ähnlichen Verlauf, jedoch nicht in gleich starker Ausprägung, auf.

4. Die sehr geringen Äthylenmengen und der nur wenig ausgeprägte Respirationsanstieg bei Reifebeginn lassen die Zuordnung der Weinbeere zu den nichtklimakterischen Früchten berechtigt erscheinen.

Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G. und HIFNY, H. A. A., 1972: Zur Stiehlähme der Reben. II. Kausalanalytische Untersuchungen. *Vitis* 11, 10—28.
- BIALE, J. B., 1960 a: Biochemistry of tropical and subtropical fruits. *Adv. Food Res.* 10, 293—354.
- —, 1960 b: Respiration of fruits. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. XII/2, 536—592. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- —, 1975: Fruit ripening and senescence of flowers and leaves. *Physiol. Vég. (Paris)* 13, 701—708.
- — and YOUNG, R. E., 1971: The avocado pear. In: HULME, A. C. (Ed.): *The biochemistry of fruits and their products*. Vol. II, 2—63. Academic Press, London, New York.
- BLACKMAN, F. F. and PARIJA, P., 1928: Analytic studies in plant respiration. *Proc. Roy. Soc., B*, 103, 412—445.
- BLANPIED, G. D., 1972: A study of ethylene in apple, red raspberry, and cherry. *Plant Physiol.* 49, 627—630.
- BRADY, C. J., O'CONNELL, P. B. H., SMYDZUK, J. and WADE, N. L., 1970: Permeability, sugar accumulation, and respiration rate in ripening banana fruits. *Austral. J. Biol. Sci.* 23, 1143—1152.
- COOMBE, B. G., 1973: The regulation of set and development of the grape berry. *Symp. on growth regulators in fruit production. Acta Horticult.* 1, 261—274.
- — and HALE, C. R., 1973: The hormone content of ripening grape berries and the effects of growth substance treatments. *Plant Physiol.* 51, 629—634.
- DÜRING, H., 1974: Abscisinsäure in reifenden Weinbeeren. *Vitis* 13, 112—119.
- EAKS, J. L., 1970: Respiratory response, ethylene production, and response to ethylene of citrus fruits during ontogeny. *Plant Physiol.* 45, 334—338.
- EICHHORN, K. W., 1971: Die Ertragsstruktur und das Beerenwachstum der Reben. *Diss. Univ. Hohenheim*.
- FRENKEL, C., 1975: Role of auxin in the hormonal regulation of fruit ripening. *Proc. XIX Int. Hort. Cong. 1974, Warsaw (Poland/SHS)*, Vol. II, 103—118. [Abstr.: *Hort. Abstr.* 46, 474 (1976)].
- — and DYCK, R., 1973: Auxin inhibition of ripening in Bartlett pears. *Plant Physiol.* 51, 6—9.
- — and HAARD, N. F., 1973: Initiation of ripening in Bartlett pear with an antiauxin α -(p-chlorophenoxy)isobutyric acid. *Plant Physiol.* 52, 380—384.
- GANE, R., 1935: The formation of ethylene by plant tissues and its significance in the ripening of fruits. *J. Pom. Hort. Sci.* 13, 351—358.
- GOLDSCHMIDT, E. D., GOREN, R., EVEN-CHEN, U. and BITTNER, S., 1973: Increase in free and bound abscisic acid during natural and ethylene-induced senescence of fruit peel. *Plant Physiol.* 51, 879—882.
- GORTNER, W. A., DULL, G. G. and KRAUSS, B. H., 1967: Fruit development, maturation, ripening and senescence: A biochemical basis for horticultural terminology. *Hort. Sci.* 2, 141—144.
- HALE, C. R., 1968: Growth and senescence of the grape berry. *Austral. J. Agricult. Res.* 19, 939—945.
- —, COOMBE, B. G. and HAWKER, J. S., 1970: Effects of ethylene and 2-chlorethylphosphonic acid on the ripening of grapes. *Plant Physiol.* 45, 620—623.
- HARRIS, J. M., KRIEDEMANN, P. E. and POSSINGHAM, J. V., 1968: Anatomical aspects of grape berry development. *Vitis* 7, 106—119.
- HÖLL, W., 1976: Fruchtreifung. *Naturwiss. Rundsch.* 8, 257—262.
- HULME, A. C., RHODES, M. J. C., WOOLVERTON, L. S. C. and GALLIARD, T., 1969: Biochemical changes associated with ripening of apples. *Qual. Plant. Mater. Veg.* 19, 1—18.
- KIDD, F. and WEST, C., 1925: The course of respiratory activity throughout the life of an apple. *Great Britain Dept. Sci. and Ind. Res. Food Invest. Bd. Rept.* 1924, 27—33.
- LIEBERMAN, M., 1975: Biosynthesis and regulatory control of ethylene in fruit ripening. A review. *Physiol. Vég. (Paris)* 13, 489—499.
- MAXIE, E. C., EAKS, I. L., SOMMER, N. F., RAB, H. L. and EL-BATAL, S., 1965: Effect of gamma

- radiation on rate of ethylene and carbon dioxide evolution by lemon fruit. *Plant Physiol.* 40, 407—409.
- MCGLOSSON, W. B., 1970: The ethylene factor. In: HULME, A. C. (Ed.): *The biochemistry of fruits and their products*. Vol. I, 475—519. Academic Press, London, New York.
- PRATT, H. K. and GOESCHL, J. D., 1969: Physiological role of ethylene in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 541—584.
- REID, M. S. and PRATT, H. K., 1970: Ethylene and the respiration climacteric. *Nature* 226, 976—977.
- RHODES, M. S. C., 1970: The climacteric and ripening of fruits. In: HULME, A. C. (Ed.): *The biochemistry of fruits and their products*, Vol. I, 521—533. Academic Press, London, New York.
- 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.
- — et BRUZZEAU, F., 1966: Etude du développement du raisin. II. Validité de la méthode d'échantillonnage utilisée et structure des populations de grains de raisin. *Ann. Physiol. Vég. (Paris)* 8, 25—37.
- — et — —, 1967: Développement du raisin. III. Nouvelles recherches sur la croissance et la respiration pendant le passage de la phase de croissance végétative à la maturation. *Ann. Physiol. Vég. (Paris)* 9, 179—196.
- SPENCER, MARY, 1965: Fruit ripening. In: BONNER, J. and VARNER, J. E. (Eds.): *Plant biochemistry*, 793—825. Academic Press, New York, London.
- WAITZ, G., 1975: Untersuchungen zur Physiologie der Beerenreife: Der Cytokiningehalt wachsender Weinbeeren. Diss. Univ. Hohenheim.

Eingegangen am 19. 9. 1977

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