Der Jahresgang der Abscisinsäure in vegetativen Organen von Reben

von

H. DÜRING¹⁾ und G. ALLEWELDT

The annual cycle of abscisic acid in vegetative organs of grapevines

S u m m a r y . — The present investigations deal with the annual rhythm of abscisic acid (ABA) in the leaves, nodes carrying dormant buds, and internodal segments of the two cultivars Riesling and Müller-Thurgau. Following the extraction of the plant material in organic solvents the ABA was identified using thin-layer chromatography, UV absorption characteristics and also biological tests. It was possible to make quantitative measurements by comparing the extinction to a calibration curve.

1. The free ABA content in the nodes and internodes was at its lowest during bud burst and gradually increased, achieving its highest value in October and November, i. e. in the period of endogenous dormancy. It is supposed from this that ABA plays a role in the induction and maintenance of the endogenous dormancy. The maximum ABA content is followed by a decrease in the amount of ABA in the dormant organs, which occurs rather quickly. As early as January, only very small amounts of free ABA were to be found in the nodes and internodes.

2. The increase in ABA in autumn differed in Müller-Thurgau and Riesling. The maximum ABA content in the nodes and internodes of Riesling was higher and was reached earlier than that of Müller-Thurgau.

3. While in October and November the amount of bound ABA in the nodes and internodes was approximately equal to that of free ABA, the amount of bound ABA in the leaves was well above that of free ABA in the leaves, nodes and internodes.

Einleitung

In einer vorangegangenen Arbeit (ALLEWELDT und DÜRING 1972) konnte gezeigt werden, daß der Abscisinsäure (ABS)-Gehalt der Sproßachsen und das Längenwachstum von Reben durch photoperiodische Bedingungen beeinflußt werden können. Dieses Ergebnis berechtigt zu der Annahme einer engen Wechselwirkung zwischen der endogenen Jahresrhythmik des vegetativen Wachstums und dem Jahresgang der Abscisinsäure in verschiedenen Organen — Blattspalten, Sproßachsen und Knospen — der Rebe. Eine Untersuchung der Blätter auf ihren ABS-Gehalt erscheint deshalb interessant, da diese seit langem als Syntheseorte von Wachstumsinhibitoren (WAREING 1954, PHILLIPS und WAREING 1958, 1959, ALLEWELDT 1964) und speziell der ABS (WAREING und SAUNDERS 1971) angesehen werden. Eine getrennte Analyse der Internodalsegmente und der Nodien mit den Winterknospen verspricht darüberhinaus, die Fragen zur Steuerung des Triebwachstums sowie zur vielfach vermuteten Beteiligung der ABS an der Knospenruhe beantworten zu können (BOUARD und POUGET 1971, CHENG-YUNG 1971).

Material und Methoden

Als Versuchspflanzen dienten zwei- bzw. dreijährige, wurzelechte Reben der Sorten Riesling und Müller-Thurgau, die in einem Torf-Kompost-Gemisch kulturiert

¹⁾ Zweiter, gekürzter Teil einer Dissertation des Fachbereiches Agrarbiologie der Universität Hohenheim (LH), Juni 1972.

viert wurden und entweder unter Freilandbedingungen oder im Gewächshaus wuchsen. Die Temperaturen im Gewächshaus lagen im Sommer zwischen 22° und 28° C und im Winter zwischen 8° und 14° C. Die Nährstoffversorgung erfolgte mit einem Mehrnährstoffdünger (insgesamt 1 g N, 1 g K₂O, 0,8 g P₂O₅ sowie Mg und Spurenelemente/Pflanze und Jahr). Die Pflanzen wurden optimal mit Wasser versorgt, um eine Beeinflussung des ABS-Gehaltes durch Schwankungen im Wasserhaushalt der Pflanzen auszuschalten (Most 1971).

Die Methodik²⁾ der ABS-Analyse stützte sich weitgehend auf die Angaben von MILBORROW (1967) sowie RAPP und ZIEGLER (1971). Zur Analyse der gebundenen ABS wurde die wäßrige Phase nach Überführung der freien ABS in Äther mit 2n HCl bei 60° C im Wasserbad erhitzt, und nach erneutem Ausschütteln mit Äther erfolgte die Extraktion der nunmehr freien ABS nach o. a. Verfahren. Die Prüfung der bio-

²⁾ Einzelheiten wurden im ersten Teil der Dissertation mitgeteilt (ALLEWELDT und DÖRING 1972).

Abb. 1: Der Jahresgang der Abscisinsäuregehalte ($\mu\text{g}/100\text{ g}$ Frischgewicht) in Blättern, Internodien und Nodien der Sorte Riesling vom 1. 11. 1970 bis zum 6. 1. 1972. Standort: Gewächshaus.

o—o Internodien, o - - - o Nodien, ●—● Blätter.

The annual cycle of the abscisic acid content ($\mu\text{g}/100\text{ g}$ fresh weight) in the leaves, internodes and nodes of the cv. Riesling from 1. 11. 1970 to 6. 1. 1972. Location: Greenhouse.

o—o internodes, o - - - o nodes, ●—● leaves.

logischen Aktivität erfolgte nach den von MOEWUS (1949), MIYAMOTO *et al.* (1961) und CHABAUD *et al.* (1969) entwickelten Verfahren.

Ergebnisse

Die Ergebnisse (Abb. 1 und 2) zeigen unterschiedliche ABS-Gehalte in Blättern, Nodien und Internodien im Jahresablauf.

Während die ABS-Gehalte der Blätter im Gewächshaus offenbar keinem deutlichen Jahresrhythmus unterliegen, ist bei den Internodien der gleichen Pflanzen eine solche Rhythmik zu erkennen. So ist bei Müller-Thurgau ein ABS-Maximum im November und Dezember sichtbar, bei Riesling im Oktober. Beide Sorten weisen zum Zeitpunkt des Knospenaustriebs (Anfang April) ein ABS-Minimum auf. Auch die ABS-Gehalte der Nodien zeigen bei den Gewächshauspflanzen eine saisonale Rhythmik, die durch ein ABS-Maximum im November bei der Sorte Müller-Thurgau bzw. September—Oktober bei der Sorte Riesling gekennzeichnet ist. In den Nodien erreichen die ABS-Werte im Frühjahr zum Zeitpunkt des Knospenaustriebs ebenfalls Minimalwerte. Somit ist im Unterschied zu den Blättern in den Internodien

Abb. 2: Der Jahresgang der Abscisinsäuregehalte ($\mu\text{g}/100\text{ g}$ Frischgewicht) in Blättern, Internodien und Nodien der Sorte Müller-Thurgau vom 1. 11. 1970 bis zum 6. 1. 1972. Standort: Gewächshaus.

○—○ Internodien, ○ - - - ○ Nodien, ●—● Blätter.

The annual cycle of the abscisic acid content ($\mu\text{g}/100\text{ g}$ fresh weight) in the leaves, internodes and nodes of the cv. Müller-Thurgau from 1. 11. 1970 to 6. 1. 1972. Location: Greenhouse.

○—○ internodes, ○ - - - ○ nodes, ●—● leaves.

Tabelle 1

Die Gehalte an Abscisinsäure in Nodien und Internodien der Sorten Müller-Thurgau und Riesling vom 1. 11. 1970 bis zum 1. 3. 1971. Standort: Freiland

Abscisic acid content in the nodes and internodes of the cultivars Müller-Thurgau and Riesling from 1. 11. 1970 to 1. 3. 1971. Location: Field

Probe- nahme am	Abscisinsäure in $\mu\text{g}/100$ g Frischgewicht				
	Müller-Thurgau		Riesling		
	Nodien	Internodien	Nodien	Internodien	
1970	1. 11.	116	56	114	111
	1. 12.	91	39	88	83
1971	1. 1.	8	18	18	14
	1. 2.	17	18	19	14
	1. 3.	6	4	10	7

nodien und Nodien eine deutliche Jahresrhythmik der ABS nachweisbar.

Vergleicht man die ABS-Gehalte der beiden Sorten Riesling und Müller-Thurgau im Jahresablauf, so fällt auf, daß die maximalen ABS-Werte bei der Sorte Riesling sowohl in den Internodien ($177 \mu\text{g}/100$ g Frischgewicht) als auch in den Nodien ($146 \mu\text{g}/100$ g Frischgewicht) deutlich höher liegen als die entsprechenden Werte bei der Sorte Müller-Thurgau, wo die Maximalwerte der Internodien $81 \mu\text{g}/100$ g Frischgewicht, die der Nodien $100 \mu\text{g}/100$ g Frischgewicht betragen. Darüberhinaus unterscheiden sich beide Sorten, wie bereits erwähnt, im Zeitpunkt der ABS-Maxima: Während bei Riesling die ABS-Maxima für Nodien und Internodien Anfang Oktober festgestellt wurden, erreichte die Sorte Müller-Thurgau erst Anfang November, also 4 Wochen später, ihre maximalen ABS-Gehalte in diesen Organen.

Die Versuche, die an Freilandpflanzen der Sorten Riesling und Müller-Thurgau durchgeführt wurden (Tabelle 1), bestätigen im wesentlichen die Ergebnisse, die an Gewächshauspflanzen gewonnen wurden. Auch hier war nach relativ hohen ABS-Werten im November eine starke Abnahme bis zum 1. Januar zu erkennen und ein anschließendes allmähliches Absinken der ABS-Gehalte bis zum 1. März.

Parallel zur freien ABS wurden vom 21. Oktober bis zum 6. Dezember 1971 die Gehalte an gebundener ABS ermittelt (Tabelle 2). Bei beiden Sorten wurden in den Blättern wesentlich höhere Gehalte an gebundener ABS festgestellt als in den No-

Tabelle 2

Die Gehalte an gebundener Abscisinsäure in Blättern, Nodien und Internodien der Sorten Müller-Thurgau und Riesling vom 21. 10. bis zum 6. 12. 1971. Standort: Gewächshaus

The bound abscisic acid content in the leaves, nodes and internodes of the cultivars Müller-Thurgau and Riesling from 21. 10. to 6. 12. 1971. Location: Greenhouse

Probe- nahme am	Abscisinsäure in $\mu\text{g}/100$ g Frischgewicht					
	Blätter	Müller-Thurgau		Blätter	Riesling	
Nodien		Internodien	Nodien		Internodien	
21. 10.	370	83	133	400	71	16
6. 11.	391	24	15	401	90	132
6. 12.	—	56	67	—	90	80

dien und Internodien. Daneben zeigte sich, daß die Gehalte an gebundener ABS in den Blättern beider Sorten wesentlich höher lagen als die der freien ABS im gleichen Zeitraum. So lagen bei Riesling die Werte der freien ABS in Blättern am 21. 10. und 6. 11. bei 14 $\mu\text{g}/100$ g Frischgewicht, die der gebundenen ABS dagegen bei 400 $\mu\text{g}/100$ g Frischgewicht. Die Gehalte an gebundener ABS entsprachen in den Nodien und Internodien etwa denen der freien ABS.

Diskussion

Die Ergebnisse zur Jahresrhythmik der ABS-Gehalte in vegetativen Organen lassen vermuten, daß die ABS offenbar auch in Reben an wesentlichen physiologischen Vorgängen beteiligt ist. So steht der Anstieg der ABS in Blättern, Nodien und Internodien im Sommer und Herbst möglicherweise in ursächlichem Zusammenhang mit dem Stoffwechselfgeschehen bei der Blattseneszenz und der Induktion der Knospenruhe, zumal diese Prozesse durch Applikation von ABS bei anderen Pflanzen künstlich ausgelöst werden konnten (EAGLES und WAREING 1963, PARANJOTHY und WAREING 1971). Die Maximalgehalte im Oktober und November deuten auf eine spezifische Beteiligung der ABS an der endogenen Ruhe hin, da in der sich anschließenden „erzwungenen“ Nachruhe, die durch exogene Faktoren (tiefe Temperaturen) den Reben auferlegt wird, eine steile Abnahme der ABS-Gehalte festzustellen war. Ob diese Abnahme, einem Stratifikationsvorgang in Samen vergleichbar (KASKA 1970), auf der Wirkung einer bestimmten Kältesumme beruht, kann mit Sicherheit nicht entschieden werden. Möglich wäre auch eine ABS-Speicherung als Abscisyl- β -D-glycopyranosid (KOSHIMIZU *et al.* 1968, MILBORROW 1970), wobei an die Beteiligung der aus der Stärkehydrolyse freiwerdenden Zucker zu denken wäre.

Die zusätzlichen Analysen der gebundenen ABS geben einen interessanten Aufschluß über die mengenmäßigen Relationen von freier und gebundener ABS in den einzelnen Organen, doch können aus den wenigen Meßwerten, die für die gebundene ABS vorliegen, nur Vermutungen über deren Stoffwechselfunktion angestellt werden.

Die niedrigen ABS-Werte in den schwellenden Knospen und in den grünen Sprossen im April und Mai sind mit Sicherheit auch auf den hohen Wassergehalt der jungen Gewebe zurückzuführen. Dieser „Verdünnungseffekt“ kann jedoch nicht als Erklärung für die steile Abnahme der ABS-Gehalte vom November bis März dienen, da in dieser Phase bis zum Knospenaustrieb keine nennenswerten Schwankungen im Wassergehalt ruhender Triebe auftreten. Auch in den Ergebnissen CHENG-YUNG'S (1971) deutet sich in dieser Zeitspanne eine solche plötzliche ABS-Abnahme in den Knospen von Reben an. Frühere an Reben durchgeführte Hemmstoffbestimmungen im Jahresablauf stützten sich ausschließlich auf Veränderungen der biologischen Aktivität des extrahierten Materials. So fand SPIEGEL (1954) in der Neutralfraktion hohe Inhibitoraktivitäten in interspezifischen Kreuzungen (*V. vinifera* $\times$ *V. berlandieri* und *V. vinifera* $\times$ *V. rupestris*) von November bis zum Knospenaustrieb. Nach WEAVER *et al.* (1968) sind in den Knospen von „St. Emilion“ von Dezember bis zum Knospenaustrieb hemmende Substanzen enthalten. KUZINA (1970) beobachtete bei *Ribes nigrum* das Auftauchen eines Inhibitors zur Zeit der Tiefruhe und sein rasches Verschwinden in der nachfolgenden Phase der erzwungenen Ruhe.

Eine Analyse zum Jahresgang der ABS kann naturgemäß nur einen Teilaspekt der hormonellen Steuerung der Jahresperiodizität des vegetativen Wachstums erhellen, da die Wirkungen der übrigen Hormone unberücksichtigt bleiben. Erst eine ganzheitliche Betrachtungsweise, in der die ABS mit den wachstumsfördernden Hormonen zusammen im Sinne einer Wuchsstoff-Hemmstoff-Balance wirksam ist,

kann die homöostatischen Verhältnisse erklären (ADDICOTT und LYON 1969). Die Untersuchungen zum Jahresgang der Wuchsstoffe in Reben und anderen Holzpflanzen lassen ganz allgemein ein Wuchsstoffmaximum zum Zeitpunkt des Knospenaustriebs und ein Minimum in der Zeit der Winterruhe erkennen (ALDEN 1971, DÖRFFLING 1963, HENKE und SCHMIDT 1965, SPIEGEL 1954), so daß offensichtlich Wuchs- und Hemmstoffe je nach ihrem quantitativen Anteil den Ausschlag für oder gegen Wachstum bzw. Wachstumsruhe geben (WAREING und SAUNDERS 1971).

Zusammenfassung

Gegenstand vorliegender Untersuchungen war die Jahresrhythmik der Abscisinsäure (ABS) in Laubblättern, Nodien mit Winterknospen und Internodialesegmenten bei den Sorten Riesling und Müller-Thurgau. Im Anschluß an eine Extraktion des pflanzlichen Materials in organischen Lösungsmitteln erfolgte die Identifizierung der ABS auf dünn-schichtchromatographischem und spektralphotometrischem Wege sowie mittels biologischer Nachweismethoden. Eine quantitative Bestimmung war durch Ermittlung der Extinktion nach Erstellung einer Eichkurve möglich.

1. Die Gehalte an freier ABS in Nodien und Internodien erreichten nach Minimalwerten zum Zeitpunkt des Knospenaustriebs durch allmähliche Zunahmen Höchstwerte im Oktober bzw. November, also in der Phase der endogenen Ruhe. Hieraus kann auf eine Beteiligung der ABS an der Induktion und Aufrechterhaltung der endogenen Ruhe geschlossen werden. Nach Erreichen des ABS-Maximums nimmt der Hemmstoffgehalt der ruhenden Sproßorgane relativ schnell ab. Bereits im Januar sind nur noch geringe Mengen an freier ABS in den Nodien mit Knospen und den Internodien nachweisbar.
2. Die ABS-Zunahmen im Herbst erfolgten bei Müller-Thurgau und Riesling unterschiedlich: Riesling erreichte in den Internodien und Nodien höhere und frühere Maximalwerte als Müller-Thurgau.
3. Während die Gehalte an gebundener ABS im Oktober und November in Internodien und Nodien etwa denen der freien ABS entsprachen, lagen die Gehalte an gebundener ABS in den Blättern wesentlich über denen der freien ABS in Blättern, Nodien und Internodien.

Literaturverzeichnis

- ADDICOTT, F. T. and LYON, J. L., 1969: Physiology of abscisic acid and related substances. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 20, 139—164.
- ALDEN, T., 1971: Seasonal variations in the occurrence of indole-3-acetic acid in buds of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.* 25, 54—57.
- ALLEWELDT, G., 1964: Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis*-Species). II. Die Gibberellinreaktion und die Knospenperiodizität. *Vitis* 4, 152—175.
- — und DÜRING, H., 1972: Einfluß der Photoperiode auf Wachstum und Abscisinsäuregehalt der Rebe. *Vitis* 11, 280—288.
- BOUARD, J. et POUGET, R., 1971: Physiologie de la croissance et du développement. In: *Sciences et techniques de la vigne*. Ed. Dunod, Paris, 329—423.
- CHABAUD, J. P., MOUSSERON-CANET, M. et DURAND, B., 1969: Complexation de l' α -amylase fongique avec abscisine II ($\pm$). *C. R. Hebd. Séances Acad. Sci.*, Ser. C, 269, 865—868.
- CHENG, CHENG-YUNG, 1971: Experimente zur Regulation der Knospenruhe. Diss. Univ. Gießen.
- DÖRFFLING, K., 1963: Über das Wuchsstoff-Hemmstoffsystem von *Acer pseudoplatanus* L. I. Der Jahresgang der Wuchs- und Hemmstoffe in Knospen, Blättern und im Kambium. *Planta* 60, 390—412.
- EAGLES, C. F. and WAREING, P. F., 1963: Experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature* 199, 874—875.
- HENKE, O. und SCHMIDT, S., 1965: Veränderungen der Wuchsstoff-Hemmstoffverhältnisse in Blättern und Knospen von Apfelbäumen. *Flora* 156, 33—42.

- KASKA, N., 1970: Abscisic acid levels in the dormant seeds of apricot and sour cherry and their changes during the stratification. Ankara Univ. Ziraat Fak. Yayinlari 431, 1—103.
- KOSHIMIZU, K., INUI, M., FUFUI, H. and MITSUI, T., 1968: Isolation of (+)-abscisyl- β -D-glucopyranoside from immature fruit of *Lupinus luteus*. Agricult. Biol. Chem. 32, 789—791.
- KUZINA, G. V., 1970: Growth stimulators and inhibitors in black currant during the vegetation period and under conditions of various daylength. Fiziol. Rast. 17, 76—82.
- MILBORROW, B. V., 1967: The identification of (+)-abscisin II ((+)-dormin) in plants and measurement of its concentrations. Planta 76, 93—113.
- —, 1970: The metabolism of abscisic acid. J. Exp. Bot. 21 (66), 17—29.
- MIYAMOTO, T., TALBERT, N. E. and EVERSON, E. H., 1961: Germination: inhibitors related to dormancy in wheat seeds. Plant Physiol. 36, 739—764.
- MOEWUS, F., 1949: Der Kressewurzelttest, ein neuer quantitativer Wuchsstofftest. Biol. Zentralbl. 68, 118—140.
- MOST, B. H., 1971: Abscisic acid in immature apical tissue of sugar cane and in leaves of plants subjected to drought. Planta 101, 67—75.
- PARANJOTHY, K. and WAREING, P. F., 1971: The effect of abscisic acid, kinetin and 5-fluorouracil on ribonucleic acid and protein synthesis in senescing radish leaf disks. Planta 99, 112—119.
- PHILLIPS, I. D. J. and WAREING, P. F., 1958: Studies in dormancy of sycamore. I. Seasonal changes in the growth substance content of the shoot. J. Expt. Bot. 9, 350—364.
- — and — —, 1959: Studies in dormancy of sycamore. II. The effect of daylength on the natural growth-inhibitor content of the shoot. J. Exp. Bot. 10, 504—514.
- RAPP, A. und ZIEGLER, A., 1971: Nachweis von Abscisinsäure in Weinreben. Vitis 10, 111—119.
- SPIEGEL, P., 1954: Auxin and inhibitors in canes of *Vitis*. Bull. Res. Council. Israel 4, 176—183.
- WAREING, P. F., 1954: Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiol. Plant. 7, 261—277.
- — and SAUNDERS, P. F., 1971: Hormones and dormancy. Ann. Rev. Plant Physiol. 22, 261—288.
- WEAVER, H. L., KANG JEQU-DER and POOL, R. M., 1968: Regulation of plant regulators to bud rest in *Vitis vinifera* grapes. Vitis 7, 206—212.

Eingegangen am 28. 11. 1972

Prof. Dr. G. ALLEWELDT
 Lehrstuhl für Weinbau
 Universität Hohenheim (LH)
 7000 Stuttgart-Hohenheim
 Dr. H. DÜRING
 BFA für Rebenzüchtung
 Geilweilerhof
 6741 Siebeldingen