

## Die Wirkung des Störlichtes auf die photoperiodische Reaktion der Reben

VON

G. ALLEWELDT

Die Stimulation des Sproßwachstums im Langtag und seine Hemmung in kurzen Photoperioden sind als die wesentlichsten Symptome der photoperiodischen Wachstumsreaktionen der Reben zu werten. Hierbei resultiert die Kurztaghemmung aus einem Zusammenspiel von kurzer Licht- und langer Dunkelphase. Wird indes die lange Dunkelphase nur kurzfristig mit Licht relativ geringer Intensität unterbrochen, so wird, wie bereits mehrfach an Reben nachzuweisen war (ALLEWELDT 1963), die Wirkung der vorangegangenen kurzen Lichtphase annulliert. Dieser Störlichteffekt ist im Hinblick auf den Blühvorgang kurzlebiger Arten mehrfach sehr eingehend untersucht worden (SALISBURY und BONNER 1956), nur sehr wenig aber bei den vegetativen, durch die Photoperiode ausgelösten Wachstumsreaktionen von Holzgewächsen (vergl. NIRSCH 1962). Wenn auch a priori analoge photoperiodische Reaktionsprinzipien zwischen beiden Pflanzengruppen angenommen werden können, so schien es gleichwohl von grundsätzlichem Interesse, den Störlichteffekt bei Holzpflanzen eingehender kennenzulernen. Die vorliegenden Untersuchungen sollen daher den optimalen Zeitpunkt der Störlichteinwirkung während einer langen Dunkelphase und die minimal wirksame Dauer des Störlichtes ermitteln und die Frage überprüfen, inwieweit eine intermittierende Störlichtgabe wirksam sei.

### Material und Methoden

Für die Versuche wurden 1- oder 2jährige Topfreben (2-Augenstecklinge) verwendet, deren photoperiodische Reaktionen in Vorversuchen hinlänglich bekannt waren. Als Vertreter der relativ kurztagtoleranten *vinifera*-Reaktionsgruppe wurden die Sorten Sylvaner, Aris (Sbl. 2-19-58) und Siegfried (FS. 4-201-39) gewählt, während Kober 5 BB, Rupestris du Lot und Riparia G 1 als kurztagsensible Vertreter der *riparia*-Reaktionsgruppe dienten (vergl. ALLEWELDT 1963). Alle Versuchspflanzen wuchsen in kleinen Tontöpfen mit einem oberen Durchmesser von 10 cm und einer Kompost-Sand-Torf-Füllung. In wöchentlichen Abständen wurde mit Hakaphos gedüngt. Bei Versuchsbeginn wurden die 2jährigen Pflanzen auf einen Trieb zurückgeschnitten.

Zur Erzielung eines Kurztageffektes wurden die Versuchspflanzen von 17.00–7.30 Uhr mit lichtdichten Vorhängen verdunkelt. Von 7.30–17.00 Uhr – der Zeitpunkt des Zu- und Abdeckens variierte von Versuch zu Versuch um etwa  $\frac{1}{2}$  Stunde – erhielten die Pflanzen normales Tageslicht. Die Temperaturen des Gewächshauses, in welchem die Experimente durchgeführt wurden, lagen über 20° C. Als Lichtquellen dienten Philips HNT Leuchtstofflampen (40 W) und Glühlampen, deren Zahl und Intensität variiert wurde. Die zu jedem Versuch angegebene Wattzahl bezieht sich auf eine Bodenfläche von 1,5 qm. Der Abstand zwischen Lichtquelle und Pflanzen lag bei Versuchsbeginn um etwa 50 cm.

Zur Kontrolle der Versuchsergebnisse wurden neben einer im Normal- und Kurztag wachsenden Variante eine Störlichtgruppe mitgeführt, die eine 1stündige Störlichtgabe (Intensität 40 W) von 0.00–1.00 Uhr erhielt.

### Ergebnisse

Oberhalb einer minimalen Tageslänge, die bei einjährigen Topfreben zwischen 11 und 13 Stunden liegt, wird das Sproßwachstum mit zunehmender Dauer der Lichtphase im quantitativen Sinne zunächst gefördert. Es galt daher zu überprüfen, ob nicht durch Dauerlicht eine noch weitere Stimulation des Längenwachstums hervorgerufen werden kann und in welchem Verhältnis die Wirkung von Kurztag +

Tabelle 1  
Die photoperiodischen Wachstumsreaktionen von Sylvaner und Riparia G 1

Sorte	Tageslänge	Sproßlänge		Blattzahl		Sproßgewicht			
		cm	±m	n	±m	frisch		trocken	
						g	±m	g	±m
Sylvaner	Normaltag	28,0	2,5	9,8	0,25	18,5	1,29	4,1	0,36
	Dauerlicht	51,9	7,5	13,3	1,10	21,4	1,31	4,3	0,02
	Störlicht	65,6	5,4	14,6	0,55	24,1	1,86	5,0	0,43
	Kurztag	20,5	3,7	7,9	1,20	14,8	1,40	3,4	0,33
Riparia G 1	Normaltag	43,4	5,4	7,8	0,08	14,0	0,80	3,6	0,30
	Dauerlicht	94,2	5,9	13,5	0,09	19,6	1,43	4,4	0,31
	Störlicht	83,0	8,0	12,6	0,11	15,3	1,55	4,0	0,25
	Kurztag	2,8	0,1	1,3	0,03	6,6	1,00	1,9	0,23

Versuchsdauer: 34 Tage (4. 7. 1963 — 12. 8. 1963); Hauptlichtperiode von 7.30—17.00 Uhr (9,5 Stunden) = Kurztag, Zusatzlicht mit Philips HNT-Leuchtstofflampen 40 W, Störlicht von 23.30—2.30 Uhr (3 Stunden).

Störlicht zum photoperiodischen Langtag steht. Wie aus Tabelle 1 zu entnehmen ist, können zwischen der Dauerlicht- und Störlicht-Variante weder bei Sylvaner noch bei Riparia G 1 fehlerkritisch gesicherte Reaktionsdifferenzen abgelesen werden. Dauerlicht und Störlicht erhöhen gegenüber der Normaltagvariante die Sproßlänge um 85–144%, die mittlere Blattzahl je Sproß um 36–73% und das Trockengewicht des Sprosses um 5–22%. Damit kann unter diesen Bedingungen als erwiesen angesehen werden, daß Kurztag + Störlicht, also eine tägliche Lichtgabe von 12,5 Stunden, photoperiodisch den gleichen Effekt ausübt wie Dauerlicht.

Es sei noch ergänzend auf die Sortenspezifität der photoperiodischen Wachstumsreaktion hingewiesen, die durch den Quotienten aus Dauerlicht und Kurztag charakterisiert wird. Dieser Quotient beträgt bei Sylvaner 2,53 und bei der kurztagsensiblen amerikanischen Unterlagsorte 33,4.

In einer weiteren Versuchsreihe ist der optimale Zeitpunkt der Störlichtgabe während einer 13stündigen Dunkelphase ermittelt worden, in dem die Pflanzen nach Ablauf von 2, 5,5, 7,5 und 11 Stunden der Dunkelphase für die Dauer von jeweils 1 Stunde mit HNT-Leuchtstofflampen bestrahlt wurden. Das Ergebnis ist sehr eindeutig (Abb. 1) und läßt einen maximalen Effekt des Störlichtes in der Mitte der

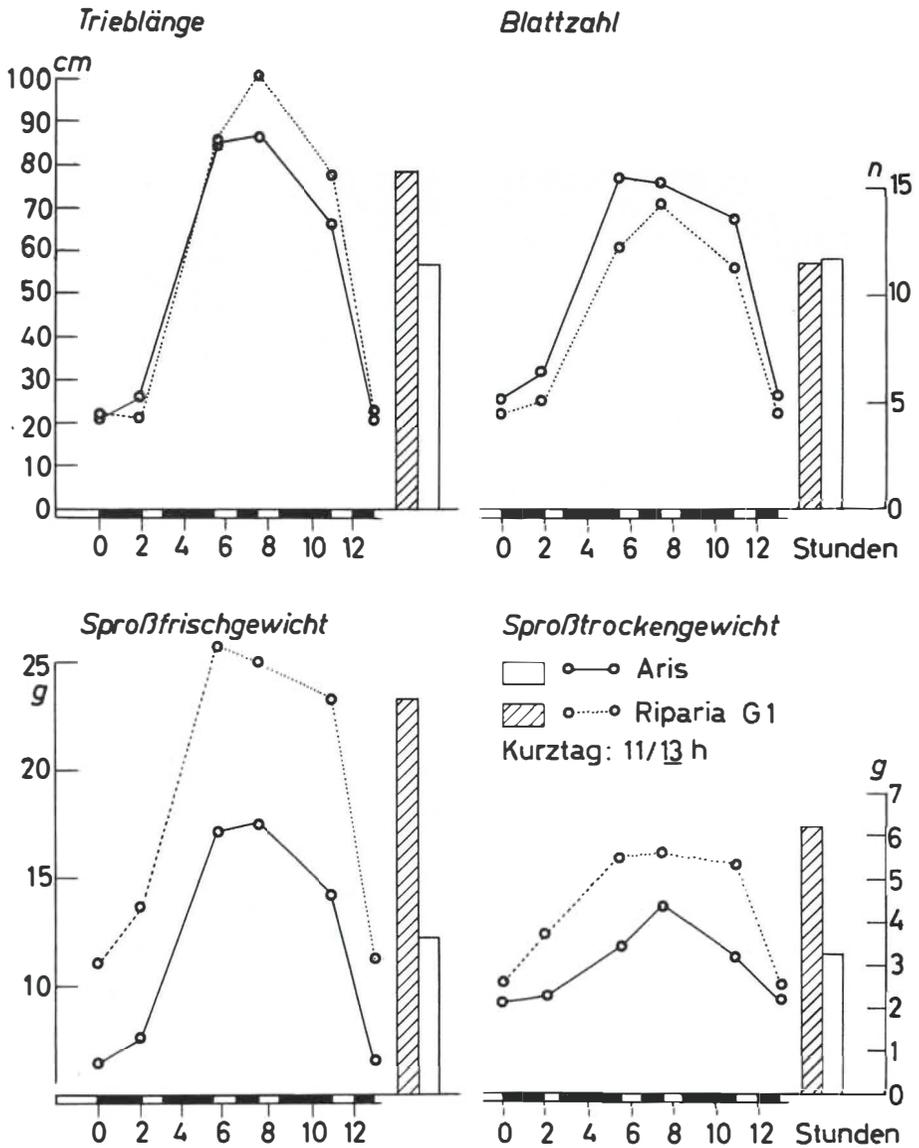


Abb. 1

Die Wirkung eines 1-stündigen Störlichtes 2, 5, 5, 7, 5 und 11 Stunden nach Beginn der Dunkelphase auf das Sproßwachstum und -gewicht von Aris und Riparia G 1. Die entsprechenden Werte der Normaltag-Variante sind als Säulen wiedergegeben. Versuchsdauer: 49 Tage (16. 5. 1963 — 3. 7. 1963). Hauptlichtperiode von 7.00—18.00 Uhr, Störlicht mit Philips HNT-Leuchtstofflampen (40 W).

Dunkelphase erkennen. Die Reaktionskurve ist aber deutlich asymmetrisch: Störlicht 2 Stunden nach Einsetzen der Dunkelphase ist nahezu völlig wirkungslos, hingegen übt Störlicht 2 Stunden von Beendigung der Dunkelphase einen signifikanten,

wuchsfördernden Einfluß aus. Störlicht vermag wie auch aus zahlreichen anderen Experimenten hervorgegangen ist, das Wachstum der Normaltag-Pflanzen zu über-treffen. Auffallend ist, daß auch das Sproßfrischgewicht als Ausdruck der photo-synthetischen Leistung durch Störlicht – täglich nur 12 Stunden Licht – ebenso angehoben wird wie im Normaltag mit einer Tageslänge von 17–18 Stunden. Ob-zwar das Trockengewicht nicht im selben Umfange gesteigert wird, bleibt es im Maximum der Störlichtwirkung nicht hinter der Normaltag-Variante zurück. Aus technischen Gründen konnte die Wurzelmasse nicht bestimmt werden – eine sau-berere Trennung zwischen Wurzeln und Kompostfraktion des Bodens war unmög-lich –, so daß eine umfassende Stoffbilanz der Versuchspflanzen unterblieb. Es kann jedoch auf Grund bisheriger Erfahrungen angenommen werden, daß das gesteigerte Sproßwachstum auf Kosten der Wurzelbildung erfolgt.

Setzen wir die Kurztagwerte von Aris und Riparia gleich 100%, so erhalten wir als maximale Störlichtwirkung für die Sproßlänge Relativwerte von 413% und 433%, für die Blattzahl von 296% und 313%, für die Internodienlänge von 143% und 137%, für das Sproßfrischgewicht von 251% und 231% sowie für das Sproßtrocken-gewicht von 201% resp. 217%.

Das Ergebnis des vorliegenden Versuches konnte in weiteren Reihen bestätigt werden, wobei wiederum ein maximaler Störlichteffekt 6,5 Stunden nach Beginn der Dunkelphase eintrat. Sofern die Lichtintensität erhöht wurde – 80 W Glüh-lampen –, konnte bereits 2½ Stunden nach Dunkelbeginn ein wuchsstimulierender Einfluß beobachtet werden und zwar bei *Rupestris* du Lot von  $26,0 \pm 5,7$  cm (10-stündiger Kurztag) auf  $56,6 \pm 6,3$  cm (Störlicht 2,5 Stunden nach Beginn der Dun-kelphase) und bei *Riparia* G 1 von  $2,4 \pm 0,9$  cm auf  $8,1 \pm 3,2$  cm. Die maximale För-derung der Wuchslänge durch Störlicht in der Mitte der Dunkelphase betrug  $78,8 \pm 8,9$  cm resp.  $37,4 \pm 5,1$  cm.

Aus diesen Befunden kann abgeleitet werden, daß der Störlichteffekt sowohl von der Lichtqualität als auch von seiner Intensität abhängig ist. Als weiterer Faktor kommt noch die minimale Dauer des Störlichtes hinzu, welches noch aus-reicht, um den Kurztag-Hemmeffekt auszulöschen. In einer Reihe von Einzelun-tersuchungen ist diesen Fragen nachgegangen worden, wobei gleichzeitig die Be-obachtungen von САТНЕР und Mitarbeiter (1961) überprüft wurden, wonach eine zyklische Aufteilung der Störlichtgaben in einzelne Intervalle ebenso wirksam sei wie eine ununterbrochene Störlichtgabe.

Zunächst wurde die Störlichtgabe auf 15 Minuten herabgesetzt und die Lichtin-ten-sität mit Glühlampen auf 400 W heraufgesetzt (Abb. 2). Selbst diese kurze Licht-gabe führte zu einer beachtlichen Förderung des Längenwachstums. Eine 1stündige Störlichtgabe nur mit Glühlampenlicht von 40 W hatte keine Aufhebung der Kurz-taghemmung zur Folge, was vermutlich auf den jahreszeitlich sehr späten Beginn des Versuches zurückzuführen ist. Eine Aufteilung der Störlichtgabe in  $15 \times 5$  Se-kunden von 0.00–0.15 Uhr blieb wirkungslos, weshalb versucht wurde, jeweils mit Intervallen von 55 Sekunden insgesamt eine Störlichtgabe von  $60 \times 5$  Sekunden (= 5 Minuten) zu geben und mit einer ununterbrochenen Störlichtgabe von 5 Minu-ten zu vergleichen. Das Ergebnis dieses Versuches, welches in Tabelle 2 zusammen-gefaßt worden ist, beweist die hohe Wirksamkeit dieser „zyklischen Störlicht(\*)“-Behandlung. Darüber hinaus ist auch zu erkennen, daß eine ununterbrochene Stör-

\*) Die zyklische Störlichtgabe beruht in ihrer Wirkung auf der Feststellung, daß die durch den Lichtreiz ausgelösten Vorgänge auch während der Dunkelheit weiterlaufen, jedoch muß das Intervall zwischen den einzelnen Lichtgaben genügend kurz bleiben, um einen Sum-mationsreiz auszulösen. Die Autoren gaben diesem, für die Praxis ausgearbeiteten Ver-fahren die Bezeichnung „cyclic-lighting“.

Tabelle 2  
Die Wirkung von Störlicht unterschiedlicher Dauer auf das  
Wachstum von Kober 5 BB

Tageslänge	Sproßlänge			Blattzahl	
	cm	±m	rel	n	±m
Normaltag	51,5	5,1	100	6,6	0,6
Störlicht: 1 Stunde	53,7	6,5	104	6,9	0,5
Störlicht: 5 Minuten	56,7	3,5	110	7,4	0,4
Störlicht: 60 × 5 Sekunden	65,4	6,4	127	7,6	0,3
Kurztag	30,5	4,3	59	4,9	0,2

Versuchsdauer: 30 Tage (22. 4. 1964 — 22. 5. 1964). Störlicht mit  
Glühlampenlicht 80 W von 0.00—1.00 Uhr (1 Stunde), von 0.00  
—0.05 Uhr (5 Minuten) und 60 × 5 Sekunden in Abständen von  
je 1 Minute von 0.00—1.00 Uhr.

lichtgabe von 5 Minuten durchaus noch wirksam ist, wenn auch offenbar nicht in dem gleichen Umfange wie die genannte Aufteilung in 60 × 5 Sekunden.

Naturgemäß ist zu erwarten, daß das Störlicht in seiner Wirksamkeit unabhängig von der Sortenreaktion in erster Linie von der Wachstumsintensität der Einzel-

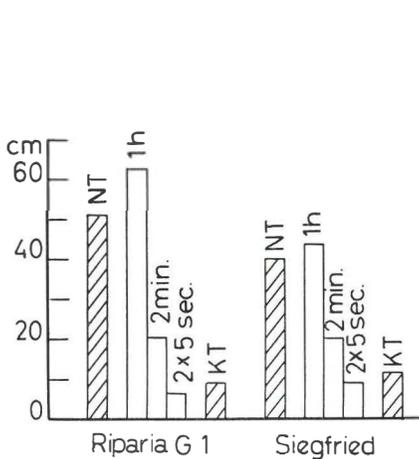


Abb. 2

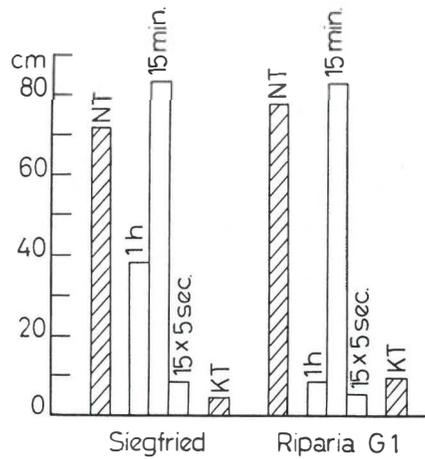


Abb. 3

Abb. 2: Die Wirkung von Störlicht unterschiedlicher Dauer auf die Trieb länge von Siegfried und Riparia G 1.

Versuchsdauer: 35 Tage (31. 7. 1964 — 4. 9. 1964). Hauptlichtperiode von 7.30—17.00 Uhr (= Kurztag KT) und Störlicht von 0.00—1.00 Uhr (1 Stunde, Glühlampenlicht 40 W), 0.00—0.15 Uhr (15 Minuten, Glühlampenlicht 400 W) sowie 15 × 5 Sekunden in Abständen von jeweils 1 Minute von 0.00—0.15 Uhr (Glühlampenlicht 400 W) NT = Normaltag.

Abb. 3: Die Wirkung von Störlicht unterschiedlicher Dauer auf die Trieb länge von Siegfried und Riparia G 1.

Versuchsdauer: 28 Tage (24. 6. 1964 — 22. 7. 1964). Hauptlichtperiode von 7.30—17.00 Uhr (= Kurztag, KT) und Störlicht von 0.00—1.00 Uhr (1 Stunde, Glühlampenlicht 40 W), 0.00—0.02 Uhr (2 Minuten, Glühlampenlicht 400 W) sowie 2 × 5 Sekunden mit Glühlampenlicht 400 W von 0.00—0.02 Uhr. NT = Normaltag.

pflanze abhängig ist, d. h. daß im Frühsommer, zu einer Zeit des optimalen Wachstums, weniger Energie zur Aufhebung des Hemmeffektes einer kurzen Photoperiode und einer entsprechend langen Dunkelphase notwendig sein dürfte als im Spätsommer nach Einsetzen der zur Wachstumsruhe führenden Vorgänge. Unter diesem Aspekt fällt sicherlich auch das Resultat eines Versuches, wonach bereits eine Störlichtgabe von nur 2 Minuten ( von 0.00–0.02 Uhr) einen sichtbaren Effekt auslöste (Abb. 3). Zugleich beweist dieser Befund auch den quantitativen Charakter der Störlichtwirkung und damit allgemein der photoperiodischen Wachstumsreaktionen der Rebe. Eine Aufteilung der Störlichtgabe in  $2 \times 5$  Sekunden innerhalb von 2 Minuten blieb ohne Einfluß auf die Kurztagreaktion.

### Diskussion

Das Phänomen der Störlichtwirkung wurde seit seiner Entdeckung durch HAMNER und BONNER (1938) vielfach zur Analyse des photoperiodisch gesteuerten Blühvorganges eingesetzt. Auf Grund der bisher gewonnenen Erkenntnisse kann angenommen werden, daß während der induktiven Dunkelphase als ein sehr entscheidender Prozeß eine spontan einsetzende Umwandlung des Photorezeptors „Phytochrom“ aus einer dunkelrot- in eine hellrotabsorbierende Form vor sich geht. Dieser Vorgang, der nach Ablauf zur Bildung von Blühhormon bei Kurztagpflanzen führt, wird durch Lichteinwirkung infolge des Umkehrvorganges im Pigmentsystem blockiert.

Unter der Annahme, daß das Phytochrom auch bei Reben vorliegt — diese Vermutung wird durch die Befunde von DOWNS und BORTHWICK (1956), DOWNS und PIRINGER (1958), DOWNS (1959) sowie von PIRINGER und Mitarbeiter (1961) an verschiedenen Holzgewächsen unterstützt — sind die vorgelegten Befunde zu verstehen und zu interpretieren. Mithin ist Störlicht nach Beginn der Dunkelphase erstmals wirksam, wenn eine ausreichende Pigmentumwandlung, resp. eine ausreichende Menge an hellrotabsorbierendem Pigment vorhanden ist. Dieser Gleichgewichtszustand scheint erst 2–3 Stunden nach Beginn der Dunkelphase erreicht zu sein und nach insgesamt 6–8 Stunden ein Maximum zu besitzen. Die durch die rotabsorbierende Pigmentform eingeleiteten Vorgänge, bei Holzpflanzen vermutlich eine Auxinabnahme und Hemmstoffzunahme (NIRSCH 1962), sind in ihrer letzten Phase sicherlich photostabil, so daß Störlicht etwa 8–10 Stunden nach Einsetzen der Dunkelphase immer unwirksamer wird und schließlich einen Nullwert erreicht. Darauf dürfte die Beobachtung zurückzuführen sein, daß Störlicht 2–3 Stunden vor Beendigung einer 13stündigen Dunkelphase ohne Einfluß bleibt. Sofern diese Überlegungen zu Recht bestehen, sind die Primärvorgänge der zur Blütenbildung führenden photoperiodischen Reaktionen identisch mit der photoperiodischen Regulation des vegetativen Wachstums der Holzpflanzen, resp. der Rebe. Unterschiedliche Prozesse laufen vermutlich erst nach der Pigmentumwandlung ab.

In den vorliegenden Untersuchungen waren Störlichtgaben von 2–5 Minuten ausreichend, um den Kurztagereffekt zu überwinden. Vermutlich dürfte eine weitere Reduktion der Lichtgabe nur mit einer entsprechenden Steigerung der Lichtintensität verbunden sein, wie dem zusammenfassenden Bericht von BORTHWICK und HENDRICKS (1962) zu entnehmen ist.

Nicht allein vom theoretischen, sondern auch vom praktischen Standpunkt aus muß der zyklischen Störlichtgabe besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden. CATHEY und Mitarbeiter (1961) erzielten einen hohen Störlichteffekt, wenn die Dun-

kelintervalle zwischen je zwei Lichtgaben die Dauer von 1 Stunde nicht überschreiten. Bei Reben kann bislang nur festgestellt werden, daß die Lichtwirkung eine Dunkelpause von 55 Sekunden überbrückt, bzw., daß bei einer 1stündigen Störlichtwirkung nur etwa 8% der Lichtgabe voll wirksam ist! Es muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, die maximale Dauer eines Dunkelintervalles zu ermitteln, um Aussagen über den quantitativen Reaktionsablauf zu treffen. Doch schon jetzt darf festgestellt werden, daß bei einer praktischen Nutzenanwendung des Störlichteffektes, z. B. bei der Anzucht von Sämlingen in der Rebenzüchtung, eine zyklische Störlichtgabe aus ökonomischen Überlegungen vorzuziehen ist. Als Lichtquellen dürften nach den bisherigen Erfahrungen Glühlampen am besten geeignet sein.

### Zusammenfassung

1. Ziel der vorliegenden Untersuchungen an 1- und 2jährigen Topfreben war es, die durch kurze Photoperioden ausgelöste Wachstumshemmung durch kurzfristige Lichteinwirkung während der langen Dunkelpause aufzuheben.
2. Eine 3stündige Störlichtgabe in der Mitte einer 14,5stündigen Dunkelpause führte zu einer vollständigen Aufhebung der Kurztaghemmung und entsprach in quantitativer Hinsicht einem Dauerlichteffekt.
3. Störlicht wirkte maximal, wenn es in der Mitte einer langen Dunkelpause gegeben wurde. Seine Wirkung zu Beginn der Dunkelpause ist außerordentlich schwach und im letzten Drittel noch deutlich feststellbar, aber schwächer als in der Mitte der Dunkelpause.
4. Zur Erzielung eines Störlichteffektes sind bei einer Lichtintensität von 400 W mit Glühlampen 2–5 Minuten erforderlich.
5. Als sehr wirksam erwies sich die Aufteilung des Störlichtes in einzelne, sehr kurze Lichtgaben. Positive Resultate waren zu erzielen mit einer zyklischen Störlichtgabe von 60 × 5 Sekunden in Abständen von je 1 Minute.
6. Die Befunde wurden im Hinblick auf die während der Dunkelpause vermutlich stattfindende Umwandlung des Phytochroms von einer dunkelrot- in eine hellrotabsorbierende Pigmentform diskutiert.

### Literaturverzeichnis

- ALLEWELDT, G.: Die Umweltabhängigkeit des vegetativen Wachstums, der Wachstumsruhe und der Blütenbildung von Reben (*Vitis*-Species). I. die photoperiodischen Wachstumsreaktionen. *Vitis* 4, 11–41 (1963).
- BORTHWICK, H. A. und S. B. HENDRICKS: Photoperiodism in plants. *Science* 132, 1223–1228 (1960).
- CATHEY, H. M., W. A. BAILEY und H. A. BORTHWICK: Cyclic lighting — to reduce cost of timing chrysanthemum flowering. *Florist Rev.*, No. 21 (1961).
- DOWNES, R. J.: Photocontrol of vegetative growth. In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. AAAS, Washington 1959.
- — and H. A. BORTHWICK: Effects of photoperiod on growth of trees. *Bot. Gaz.* 117, 310–326 (1956).
- — and A. A. PIRINGER: Effects of photoperiod and kind of supplemental light on vegetative growth of pines. *Forest Sci.* 4, 185–195 (1958).
- HAMNER, K. C. and J. BONNER: Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz.* 100, 388–431 (1938).
- NITSCH, J. P.: Photoperiodic regulation of growth in woody plants. *Adv. Horticult. Sci. Applications* 3, 14–23 (1962).

PIRINGER, A. A., R. J. DOWNS and H. A. BORTHWICK: Effects of photoperiod and kind of supplemental light on the growth of three species of Citrus and Poncirus trifoliata. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. 77, 202—210 (1961).

SALISBURY, F. B. and J. BONNER: The relations of the photoinductive dark period. Plant Physiol. 31, 141—147 (1956).

*Eingegangen am 15. 10. 1964*

Priv.-Doz. Dr. G. ALLEWELDT  
Forschungs-Institut für Rebenzüchtung  
Geilweilerhof  
Siebeldingen ü. Landau/Pfalz