Physiologische Untersuchungen zur Veredlungsaffinität und Kallusbildung der Reben

Physiological contributions to the problem of grafting affinity and callus formation of grape vines

Von
HEINZ SCHAEFER
Landes-Lehr- und Forschungsanstalt für Landwirtschaft, Weinbau und Gartenbau, Neustadt

I. Untersuchungen an einfachen und veredelten Stecklingen

Wir vermuten schon seit vielen Jahren, daß die Proteine und Enzymsysteme zu den wichtigsten Schlüsseln zur Lösung der Probleme sowohl des unterschiedlichen Verhaltens der Reben gegenüber der Reblaus als auch der Veredlungsaffinität gehören. Die maßgebliche Beteiligung der Proteine an diesen Vorgängen wurde schon früher postuliert (SILBERSCHMIDT 1933, dort weitere Lit.), und in neuester Zeit sind u. a. auch SCHMID und FEUCHT (1980a) zu diesem Schluß gekommen. Deshalb haben wir im letzten Jahrzehnt das Hauptaugenmerk unserer Untersuchungen auf diesen Stoffwechselbereich gerichtet. Da bei der Rebe wie auch bei anderen Holzpflanzen auf diesem Sektor noch immer außerordentlich wenige Erkenntnisse vorliegen, vermutlich aufgrund der großen methodischen Schwierigkeiten, haben wir uns zunächst um die Ausarbeitung von geeigneten Verfahren zur Extraktion und zum Nachweis dieser Stoffe aus Rebenblättern (SCHAEFER 1969) und Rebenholz und -wurzeln (SCHAEFER 1977, 1978a) bemüht und sodann begonnen, den Stoffwechsel vor allem der löslichen Proteine und die Bedeutung einiger Enzyme im Jahresrhythmus zu erforschen (SCHAEFER 1978b, 1980, 1981).

Die neuen Methoden und Erkenntnisse sollten dann auch bei der Bearbeitung der Veredlungsaffinität eingesetzt werden, wobei wiederum grundsätzliche Fragen angegangen werden mußten und müssen. Dazu gehört auch das fundamentale Problem der Kallusbildung.

Man hatte sich bisher beim Studium der Verträglichkeit und Unverträglichkeit der Partner bei der Pfropfung von Pflanzen meist auf empirisch-praktische und anatomisch-morphologische Untersuchungen beschränkt. Stoffwechselanalysen wurden vornehmlich erst in neuer Zeit durchgeführt (SILBERSCHMIDT 1933; CERLETTI 1960; CERLETTI und CHIRONNA 1962; BUCHLOH 1962; CERLETTI et al. 1964; YEREMYEVA 1969; PLAKIDA und YEREMYEVA 1971; FORCHE 1972; HARTMANN 1973; SCHMID und FEUCHT 1979, 1980a–c; vergl. auch KOZMA 1963).

In einer vorhergehenden Arbeit (SCHAEFER und SCHUMANN 1981) wurde gezeigt, daß die Höhe des Anwuchses im Herbst bei Rebenveredlungen nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Gehalt an Reservestoffen wie Kohlenhydraten und stickstoffhaltigen Substanzen (N) im Holz zu Beginn der Veredlung steht. Diese Untersuchungen wurden al-

Ich danke dem Forschungsring des Deutschen Weinbaues für die großzügige Förderung dieser Arbeit.

lerdings zum Teil an Reben durchgeführt, die meist gute Anwuchsergebnisse brachten; es konnten nur wenige Reben mit extrem schlechter Verwachsung geprüft werden. Es wurde vermutet, daß in den ersten Wochen nach der Veredlung entweder stoffwechselphysiologische Veränderungen, die vor allem Proteine und Enzyme betreffen, oder technische Mängel bei der Rebenanzucht die Güte der Verwachsung beeinflussen.

Wir versprachen uns einen besseren Einblick in die bei der Kallusbildung sich abspielenden Stoffwechselprozesse durch die Analyse von Rebenkombinationen mit normalerweise sehr unterschiedlicher Veredlungsaffinität. SCHUMANN (1979) fand in den Kombinationen Kerner und Riesling auf 5 BB und 8 B solche extreme Verhaltensweisen. So brachten Kerner/5 BB 77 % und Riesling/8 B nur 39 % gut verwachsene Pfropfreben, die beiden anderen Kombinationen verteilten sich zwischen dieser Werten.

Von diesen vier Rebsorten wurden daher Stecklingsveredlungen angefertigt und von diesen 42 Tage später Kallusbonituren und Analysen gemacht. Dabei sollte festgestellt werden, ob und welche Veränderungen zwischen dem Zeitpunkt der Veredlung und Ende Mai in den einzelnen Organen auftreten.

Zur Ergänzung dieser Befunde wurden Pfropfreben aus demselben Ausgangsmaterial hergestellt und nach dem Entfernen aus der Rebschule im Dezember analysiert. Wir wollten damit in Erfahrung bringen, ob Unterschiede in der herbstlichen Einlagerung von Inhaltsstoffen bzw. im winterlichen Stoffwechsel der vier so verschiedenen Sorten aufträten, wie sie z. B. KATZFUSS (1965) bei Obstbaum-Veredlungen beobachtet hatte.

Gleichzeitig wurden normale Stecklinge von weiteren Rebensorten gepflanzt und zu demselben Zeitpunkt analysiert. Diese stellen ein einfacheres System dar, da hier der Einfluß des Partners fehlt und Veränderungen im Stoffwechsel unmittelbar mit der Bildung des Kallus zusammenhängen. Um Informationen über die Ursache der unterschiedlichen Kallusbildung zu erhalten, untersuchten wir bei diesem Material gewisse Stoffwechselvorgänge bei schlechtem, mittlerem und gutem Kallus.

Material und Methodik

Die Stecklinge und Veredlungen wurden am 18. April angefertigt, die Pfropfreben auf übliche Weise vorgetrieben und eingeschult, sowie die einfachen Stecklinge und Stecklingsveredlungen unter optimalen Bedingungen im Laboratorium aufgezogen und am 29. Mai analysiert. Bei 5 BB und 5 C wurden Chargen aus zwei verschiedenen Herkünften (als A und B bezeichnet) benutzt.

Es wurden folgende analytische Methoden angewendet: Für die Bestimmung der Kohlenhydrate und N-haltigen Substanzen wurde das Rebenmaterial sofort kleingeschnitten, gefriergetrocknet und mit der Schlagkreuz- und Culatti-Mühle auf Mehlfeinheit zerkleinert. Lösliche Kohlenhydrate nach erschöpfender Extraktion im Soxhlet mit 80 % Äthanol, Stärke im Rückstand mit Perchlorsäure in Anlehnung an PANCZEL und EIFERT (1960) extrahiert, Nachweis der Zucker und Stärke mit Anthron nach LOEWUS; Extraktion der löslichen N-Verbindungen in Anlehnung an KLIEWER (1967), aber im Soxhlet, Kjeldahl-Bestimmung; Gesamt-N mit dem N-Analysator Rapid NA (Heraeus); unlöslicher N = Differenz zwischen Gesamt-N und löslichem N; lösliches Protein und Extraktion der Enzyme nach SCHAEFER (1977, 1978a): Protein (wenn nicht als Protein-N angegeben) = Protein-N x 6,25 = Protein in %; Elektrophorese und Enzymaktivitätsbestimmungen wie früher be-

schrieben (SCHAEFER 1980); Leucinaminopeptidase nach SCANDALIUS (1964). Die Enzymaktivität wird in Einheiten angegeben, bei der Peroxidase x 10^3.

Extraktion und Bestimmung der phenolischen Substanzen: 5 g Trockenpulver mit 50 ml und 70 % Äthanol enthaltend 0,1 % Kaliummetabisulfit 1 h unter Rückfluß kochen, dekantieren, zentrifugieren; Rückstand im Kolben mit 40 ml obiger Lösung 20 min kochen, zentrifugieren; Rückstand über Nacht mit 40 ml 50 % Äthanol extrahieren, zentrifugieren; Rückstand 1–2 h mit 30 ml Wasser unter Rühren extrahieren, zentrifugieren. In den vereinigten Überständen quantitative Phenolbestimmung nach SINGLETON und ROSSI (1965).

Die Überstände dann auf Polyclar AT-Säulen geben. 7 g Polyclar AT in 100 ml Äthanol/ NH_3 90:10 v/v quellen lassen, ca. 1 h rühren, dekantieren, mehrmals mit Wasser auswaschen, in Säule 3,2 x 16 cm geben ohne aufzuwirbeln, mit Wasser nachwaschen bis alkohol- und ammoniakfrei; Probenüberstand aufgeben und mit 50 ml Wasser nachwaschen (verwerfen oder für DC von organischen Säuren und Aminosäuren benutzen); Phenole eluieren mit 70 ml 70 % Äthanol und dann mit 100 ml abs. Äthanol, beide Fraktionen auffangen und zusammengeben, im Vakuum zur Trockne einengen und mit 1,5 bis 2 ml 50 % Äthanol aufnehmen, zentrifugieren. Für die DC haben sich am besten Polyamid G 1600 S&S und die Laufmittel 1. Methylpropylketon : Wasser : Methanol : Ameisensäure 2:12:6:3 und 2. Benzol (oder Toluol) : Äthylmethylketon : Methanol 50:25:30, H_2O-gesättigt, bewährt. Aufgetragen wurden 0,020–0,050 ml. Der Nachweis erfolgte nach NEU (1957) mit Diphenylborsäure-β-aminoäthylester (Naturstoffreagenz A).

Ergebnisse

1. Untersuchungen an Pfropfreben

Zum Zeitpunkt der Veredlung besaß das Holz der vier Kombinationen genügend hohe Konzentrationen an Kohlenhydraten und N-haltigen Stoffen (Tab. 1). Wie bereits früher beschrieben (SCHAEFER und SCHUMANN 1981), ist nur in Einzelfällen eine Beziehung zu dem Anfangsgehalt an Inhaltsstoffen und dem späteren Veredlungserfolg (Tab. 2) erkennbar; die z. T. sehr beträchtlichen Ausfälle hatten also andere Ursachen.

Tabelle 1: Der Gehalt an Inhaltsstoffen im Holz zu Beginn der Veredlung. % v. Trockengewicht.
The content of metabolic substances in the wood at the moment of grafting. % dry weight.

	Kerner	Riesling	5 BB	8 B
Wassergehalt	56,27	55,83	52,30	52,21
Trockenmasse	43,73	44,17	47,70	47,79
lösliche Zucker	4,23	4,45	5,15	6,05
Stärke	19,80	19,98	15,48	18,00
Gesamt-Kohlenhydrate	24,03	24,43	20,63	24,05
löslicher N	0,14	0,13	0,12	0,10
unlöslicher N	0,82	0,82	0,75	0,73
Gesamt-N	0,96	0,95	0,87	0,83
lösliches Protein	0,57	0,65	0,50	0,62

Nach dem Ausschulen im Spätherbst wurde der Gehalt an Wasser, Kohlenhydraten und N-haltigen Substanzen in verschiedenen Organen bestimmt (Tab. 3). Die Gesamtmenge an Kohlenhydraten war überall recht hoch und optimal. Sie lagen zu diesem Zeitpunkt, besonders in den Wurzeln, vorwiegend in Form von Stärke vor. Abgesehen von der abweichenden Konzentration in den einzelnen Organen betrugen die Unterschiede im Anteil der löslichen Zucker an der Gesamtmenge der Kohlenhydrate innerhalb der einzelnen Organgruppen bei den verschiedenen Sorten weniger als 25 %.

Die Unterschiede im Gehalt an Gesamt-N bei den untersuchten Sorten waren innerhalb der einzelnen Organgruppen ebenfalls sehr geringfügig. Jedoch waren die Abweichungen in der Konzentration der löslichen N-Verbindungen beträchtlich, man vergleiche die Mengenverhältnisse in den Wurzeln und Unterlagenstangen von Kerner/5 BB und Kerner/8 B oder in den Edelreisern von Riesling/5 BB und Kerner/8 B. Noch erheblicher differierte der Gehalt an löslischem Protein. Das stark schwankende Verhalten der Konzentrationen der löslichen N-Verbindungen und der löslichen Proteine steht aber keineswegs in Zusammenhang mit den Anwuchsprozenten im Herbst, es handelt sich hierbei vielmehr um sortenspezifische Reaktionen auf die winterlichen Einflüsse (vergl. SCHAEFER 1981). Dabei traten sehr bemerkenswerte Interaktionen zwischen den Veredlungspartnern auf. So war die Synthese der löslichen Proteine in den Wurzeln und Edelreisern bei Riesling/8 B sehr niedrig im Vergleich zu den anderen Kombinationen, was möglicherweise von Bedeutung beim Frühjahrsaustrieb sein kann. Eine Diskussion dieses Befundes ist aber angesichts unserer sehr geringen Kenntnisse auf diesem Gebiet noch verfrüht.

Aus den Ergebnissen der Tab. 3 ist also eine Beziehung zwischen dem im Winter vorliegenden Gehalt an den untersuchten Substanzen und den Anwuchsprozenten nicht ersichtlich.

2. Untersuchungen an Stecklingsveredlungen

Bei Riesling und Kerner auf 8 B wurden die für die Veredlung vorbereiteten 30 cm langen Unterlagen in je einen oberen und unteren Steckling geteilt und bei der Anzucht und Untersuchung getrennt beobachtet. Damit sollte festgestellt werden, ob sich an der Unterlage bis zur Veredlung eine unterschiedliche Einstimmung auf Verwachsungsvorgänge ergibt.

42 Tage nach der Veredlung wurden alle Pfropfkombinationen nach der Güte des ausgebildeten Kallus aussortiert und in drei Gruppen eingeteilt: Kallus 1–3 = sehr wenig, schlechter Kallus, 4–6 unvollständiger und 7–9 guter bis sehr guter, ganz geschlossener Kallus. Von diesen Gruppen wurden jeweils das Edelreis und die Unterlage (Stange) sowie – wenn in genügender Menge vorhanden – auch der Kallus analysiert und die Länge der gebildeten Triebe bonitiert.

Tabelle 2: Der Anwuchs in % in der Rebschule.
The average percentage of grafts in the nursery.

	I. Sorte	II. Sorte	I.+ II.Sorte
Kerner/5 BB	69,7	7,5	77,2
Riesling/5 BB	65,0	2,7	67,7
Kerner/8 B	52,7	7,8	60,5
Riesling/8 B	32,0	6,5	38,5

nach SCHUMANN, 1979

Tabelle 3: Der Gehalt an Inhaltsstoffen in 4 Pfropfkombinationen nach dem Ausschulen im Dezember in % v. Trockengewicht.
The content of metabolites in 4 grafted vine combinations after leaving the nursery in December in % dry weight.

		Wassergehalt	lösl. Zucker	Gesamt-KH	lösl. N	Gesamt-N	lösl.Protein
Kerner /5 BB	W	49,84	5,00	42,62	0,150	1,23	0,36
	U	41,18	6,34	20,97	0,056	0,63	0,24
	E	36,32	6,76	19,54	0,068	0,66	0,37
Riesling/5 BB	W	54,25	5,53	38,47	0,233	1,48	0,61
	U	42,01	6,12	20,56	0,072	0,66	0,60
	E	40,73	7,55	19,70	0,048	0,63	0,49
Kerner/8 B	W	52,18	4,35	39,85	0,308	1,47	0,43
	U	46,44	5,42	21,48	0,095	0,69	0,49
	E	41,84	8,21	20,54	0,088	0,66	0,48
Riesling/8 B	W	44,53	4,41	35,37	0,222	1,42	0,16
	U	42,10	6,21	24,08	0,078	0,68	0,37
	E	35,78	8,15	21,29	0,057	0,60	0,20

W = Wurzeln, roots U = Unterlage, rootstocks E = Edelreis, scions

Die Deutung der Ergebnisse wird dadurch erschwert, daß bei diesen Untersuchungen drei Prozesse gleichzeitig auftreten: die Ausbildung des Kallus zur Verwachsung der Partner, die gegenseitige Beeinflussung der Partner und die Bildung von Trieben und Wurzeln.

Die längsten Triebe wurden in der Versuchszeit von Kerner gebildet (Tab. 4). Zwischen Trieblänge und guter Kallusbildung war aber nicht immer eine umgekehrte Proportionalität ersichtlich, wie sie allgemein bei Stecklingen beobachtet wird. So trat auch starkes Triebwachstum bei bestem Kallus auf.

Tabelle 4: Stecklingsveredlungen: prozentuale Ausbeute an verschiedenen Kallusqualitäten und durchschnittliche Trieblänge 42 Tage nach der Veredlung.
Grafted cuttings: percentage of yield of different callus qualities and average length of shoots 42 days after grafting.

Kombination	n	ohne Kallus	Kallus 1-3 %	Kallus 1-3 Trieblänge	Kallus 4-6 %	Kallus 4-6 Trieblänge	Kallus 7-9 %	Kallus 7-9 Trieblänge
Riesling/5BB	118	12,7	35,6	7,3 cm	40,7	7,6 cm	11,0	6,3 cm
Kerner/ 5BB	120	21,0	25,8	9,8	26,7	10,0	26,7	11,0
Riesling/8 B "oben"	68	9,1	23,5	6,5	35,3	5,4	32,1	5,5
Riesling/8 B "unten"	69	21,9	30,4	5,6	37,7	6,4	10,0	6,4
Kerner/8 B "oben"	70	20,0	34,7	10,0	31,4	10,4	14,7	8,5
Kerner/8 B "unten"	64	15,2	30,0	11,6	23,5	10,5	31,3	10,8

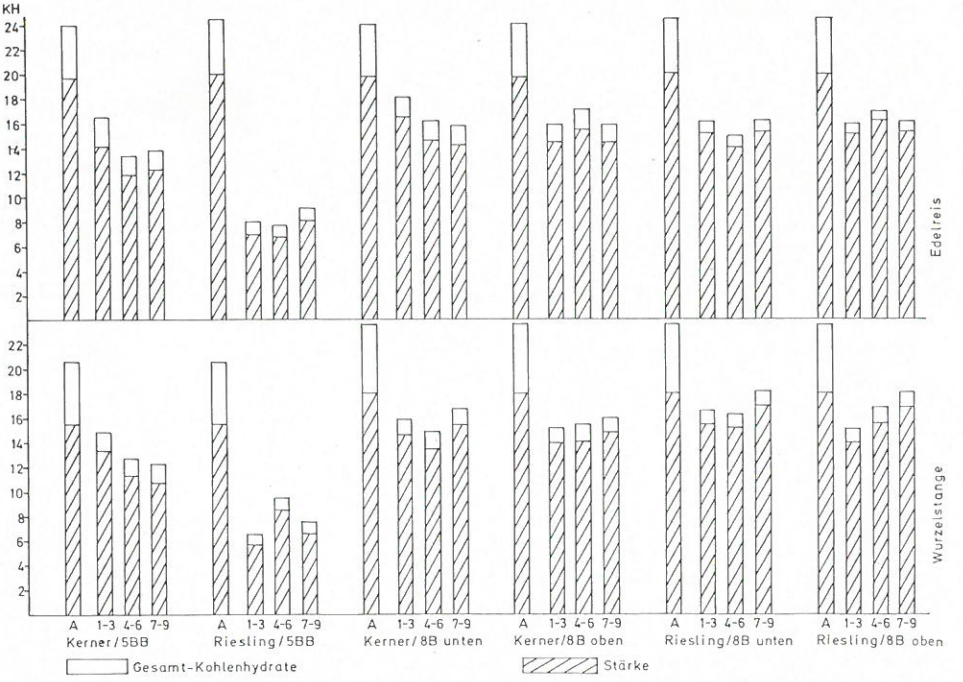
n = Zahl der Veredlungen, number of cuttings
"oben" = oberer Teil der Unterlagenlänge, upper part of rootstock internodium
"unten" = unterer Teil der Unterlagenlänge, lower part of rootstock internodium

Die Ergebnisse der Verwachsung bei den im Labor aufgezogenen gepfropften Stecklingen (Tab. 4) entsprachen nicht denen der Rebschule (Tab. 2). So wurde im Labor bei den normalerweise schlechter verwachsenden Riesling/8 B eine bessere Kallusbildung beobachtet als bei Kerner/8 B, während es in der Rebschule umgekehrt war. Die Ursache dieses abweichenden Verhaltens kann daher nicht in der Menge des gebildeten Wundgewebes gesucht werden. Ein Zusammenhang mit den zu Beginn der Veredlung vorliegenden Reservestoffen (Tab. 1) ist nicht erkennbar, da diese durchaus optimal waren.

2.1. Kohlenhydrate

Infolge des einsetzenden Austriebs wurde eine übliche starke Abnahme der Gesamtmenge der Kohlenhydrate in der Untersuchungszeit beobachtet (Abb. 1). Diese Abnahme war bei guter und schlechter Kallusbildung mehr oder weniger gleich hoch. Aus noch unbekannten Gründen war sie besonders stark bei Riesling/5 BB. Eine Korrelation zwischen der Verringerung der Menge der Kohlenhydrate und der Trieblänge bzw. Bewurzelung war ebenfalls

Abb. 1: Der Gehalt an Gesamt-Kohlenhydraten und Stärke in % vom Trockengewicht in Stecklingsveredlungen zu Beginn der Veredlung (A) und 42 Tage später in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
The concentrations of total carbohydrates and starch in % of dry weight in grafted cuttings before grafting (A) and 42 days later in dependence of the quality of callus formation (1–3 very poor, 4–6 not fully complete, 7–9 good). „oben" = upper part of rootstock internodium, „unten" = lower part).



nicht erkennbar. Die Unterschiede im Kohlenhydratgehalt bei verschiedener Kallusgüte innerhalb der einzelnen Pfropfkombinationen sind vermutlich auf die biologische Variabilität der einzelnen Reben zurückzuführen, obwohl meist ein größere Zahl („n" in den Tabellen) als Sammelprobe untersucht wurde.

Das Verteilungsmuster der Isoenzyme des mit dem Stärkeabbau zusammenhängenden Enzyms Phosphorylase (Abb. 2C) war gleich, die elektrophoretisch gemessene Aktivität des 2. Isoenzyms war lediglich bei mittlerer Verwachsung etwas stärker.

Eine schlechte Verwachsung wird also nicht oder nicht nur durch einen stärkeren Abbau der Kohlenhydratreserven hervorgerufen, soweit dieser nicht katastrophale Ausmaße annimmt.

2.2. Stickstoffhaltige Substanzen

In den Wurzelstangen und Edelreisern der meisten der untersuchten Kombinationen erfolgte in der Zeit zwischen Veredlung und Untersuchungstermin eine stärkere Abnahme des Gesamt-N, unlöslichen N und vor allem von löslichen Proteinen (Abb. 3). Eine solche Abnahme ist normal (SCHAEFER 1978b, 1981). Die mengenmäßige Abwanderung der N-haltigen Substanzen scheint aber mit der Güte der Kallusbildung zusammenzuhängen. Beim bestem Kallus (7–9) wurde sehr viel N sowohl aus den Edelreisern als auch aus den Stangen vermutlich in die Triebe transloziert. Da letztere innerhalb der Sorten Kerner und Riesling in allen Kalluskategorien ± gleich lang waren, dürfte dort bei K 7–9 eine vorübergehende Akkumulierung von N stattgefunden haben. Auch bei mittlerem Kallus 4–6 können noch Stoffe durch den Kallus wandern. Da dieser aber nicht so stark ausgebildet ist und nicht die gesamte Wundfläche bedeckt, wurde weniger N aus den Wurzelstangen nach oben transportiert. Offensichtlich war bei den nur mittleren Kallus bildenden Reben die Sogwir-

Abb. 2: Elektrophoretisches Muster von Enzymen in Holz und Kallus von Stecklingen in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung Ende Mai.
Disc-electrophoretic patterns of enzymes in scions, rootstock and callus of cuttings at the end of May in dependence of the quality of callus formation.

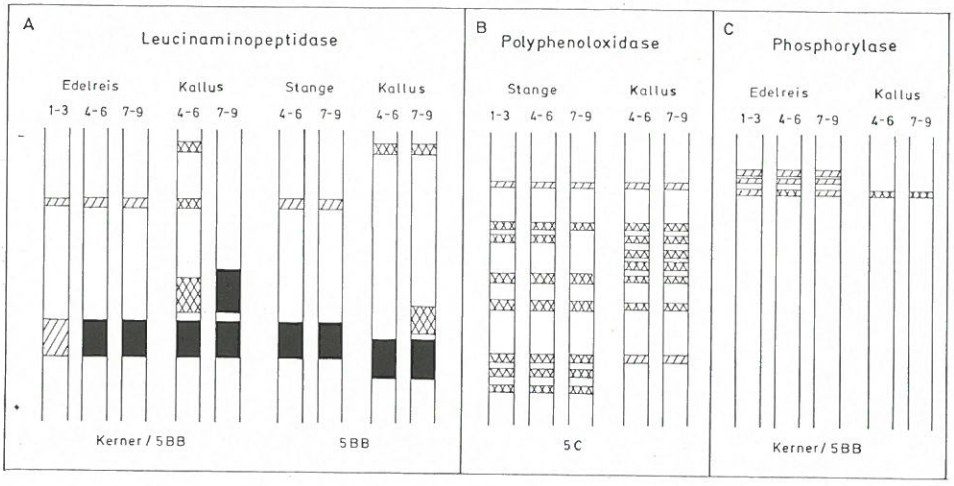
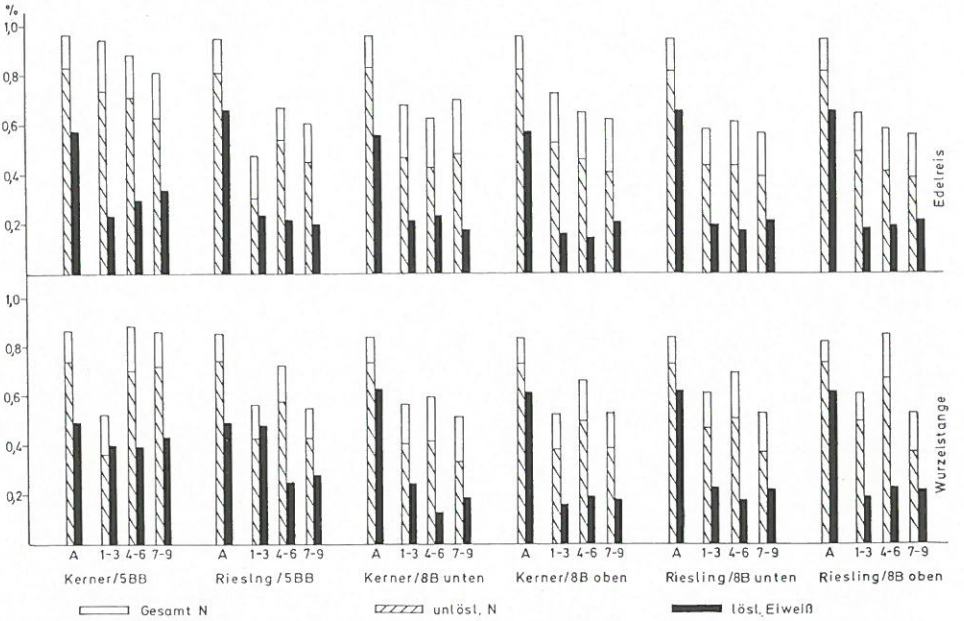


Abb. 3: Der Gehalt an N-haltigen Substanzen und löslichen Proteinen in Stecklingsveredlungen zu Beginn der Veredlung (A) und 42 Tage später in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
The concentrations of total N, unsoluble N, and buffer soluble proteins in grafted cuttings before grafting (A) and 42 days later in dependence of callus quality.



kung, die von den Trieben ausgeht, noch stärker als die der Wurzeln, so daß nach unten kaum N abgegeben wurde. In den Stangen von K 4–6 blieb also zum Untersuchungszeitpunkt die spätwinterliche Akkumulierung von N noch bestehen. Bei mittlerem Kallus dürfte die Versorgung der Triebe mit N also allgemein geringer sein als bei gutem.

Bei sehr schlechter Verwachsung (K 1–3) wurde jedoch nur sehr wenig und äußerst lückenhafter Kallus gebildet. Es ist anzunehmen, daß die Schnittstellen eintrockneten und verkorkten (BREIDER 1954; SCHENK 1975). Dadurch konnte also kaum oder keine Translokation aus den Stangen nach oben auftreten. Aufgrund des Wasser- und N-Reservoirs in den Edelreisern wurden zwar zunächst ebenfalls Triebe gebildet, nach dessen Erschöpfung das weitere Wachstum aber eingestellt. Das „Umfallen" der Reben bei schlechter Verwachsung ist ja bekannt und vermutlich bedingt durch fehlenden Nachschub von Wasser, N und anderen Nährstoffen. Daß dennoch eine größere Menge von N-haltigen Substanzen Ende Mai aus den Wurzelstangen der sehr schlecht verwachsenen Reben verschwunden war, beruht vermutlich auf der bekannten Anregung des Wurzelwachstums bei schlechter Kallusbildung. Diese wird dadurch verursacht, daß sich der in den jungen Trieben bestehende „sink" durch die fehlende Passierbarkeit der minimalen Verwachsung nicht auf die Wurzelstange auswirken kann. Es kommt also zu einem einseitigen Überwiegen der Sogwirkung der Wurzeln, so daß der Stickstoff aus den Stangen nach unten abwanderte.

Der Gehalt an löslichem Protein schwankte bei den einzelnen Verwachsungsqualitäten, ohne daß zur Zeit eine direkte Beziehung dazu erkennbar wäre.

Eine vom Grad der Verwachsung abhängige Stoffwechselveränderung fand sich auch bei der Untersuchung der Peroxidase, eines Enzyms, das hier möglicherweise mit der Regulierung der Wuchsstoffbildung in Zusammenhang steht (Abb. 4). Von der Veredlung bis Ende Mai erfolgte ein starker Abfall der Aktivität bei allen Kalluskategorien. Zu Beginn der Veredlung waren daher die Wuchsstoffe durch die hohe Aktivität des Enzyms vermutlich noch gehemmt, und diese Hemmung wurde im Laufe der Untersuchungsperiode besonders bei guter Verwachsung aufgehoben. Bei mittlerem Kallus 4–6 war die Aktivität Ende Mai meist höher, vermutlich bestand hier also noch eine gewisse Beeinträchtigung der Wuchsstoffaktivierung. Bei schlechter Kallusbildung war die Aktivität des Enzyms mit Ausnahme von Kerner/5 BB sehr gering und steht hier wohl mit der Abwanderung von N in die wachsenden Wurzeln bzw. mit dem Wurzelwachstum in Beziehung.

Wesentlich anders aber verlief die Tätigkeit der sauren Phosphatase (Abb. 5). Die Bedeutung dieses Enzyms wird allgemein entweder im Umbau von Metaboliten des Kohlenhydratstoffwechsels oder bei deren Translokation gesehen. Zwischen Veredlung und Ende Mai nahm die Aktivität zunächst stark zu, aber meist nur bei mittlerer und guter Verwachsung. Bei schlechter Kallusbildung aber lag sie vor allem in den Unterlagen meist noch nied-

Abb. 4: Die Aktivität der Peroxidase in Stecklingsveredlungen zu Beginn der Veredlung (A) und 42 Tage später in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
The activity of peroxidase in grafted cuttings before grafting (A) and 42 days later in dependence of callus quality.

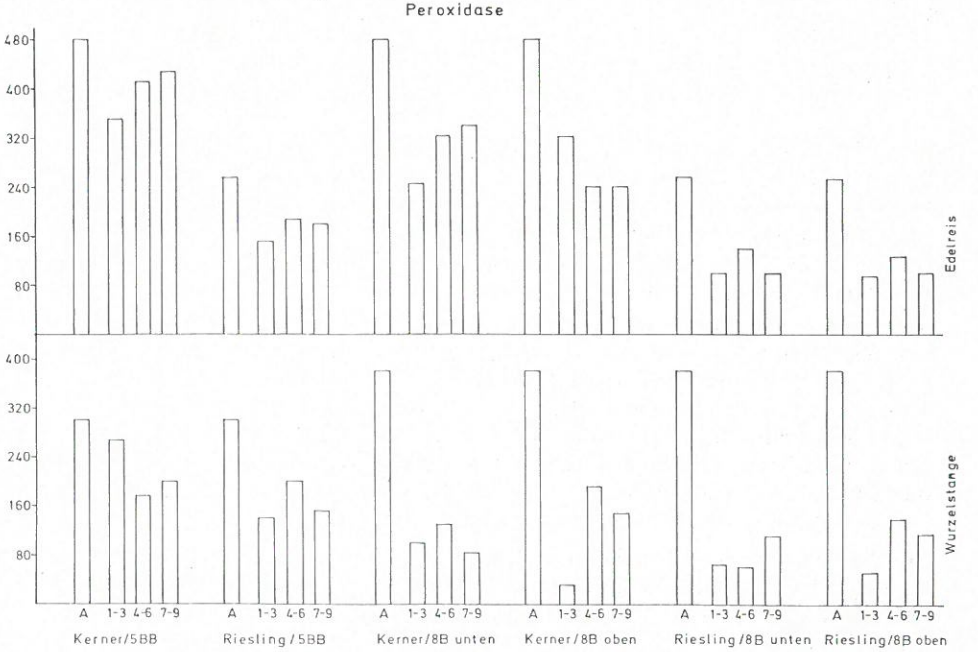
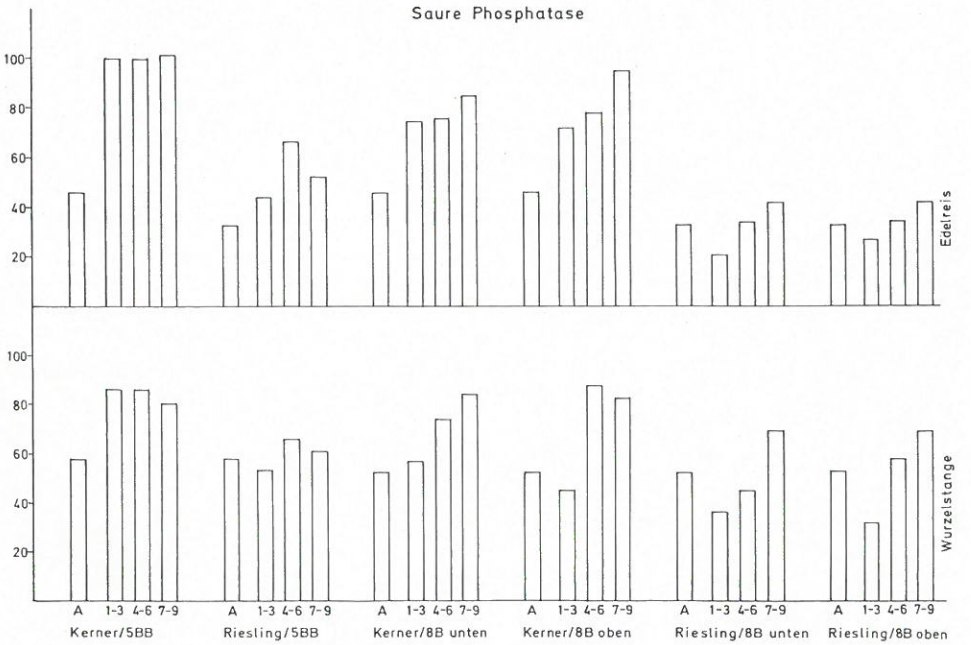


Abb. 5: Die Aktivität der sauren Phosphatase in Stecklingsveredlungen zu Beginn der Veredlung (A) und 42 Tage später in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
The activity of acid phosphatase in grafted cuttings before grafting (A) and 42 days later in dependence of callus quality.

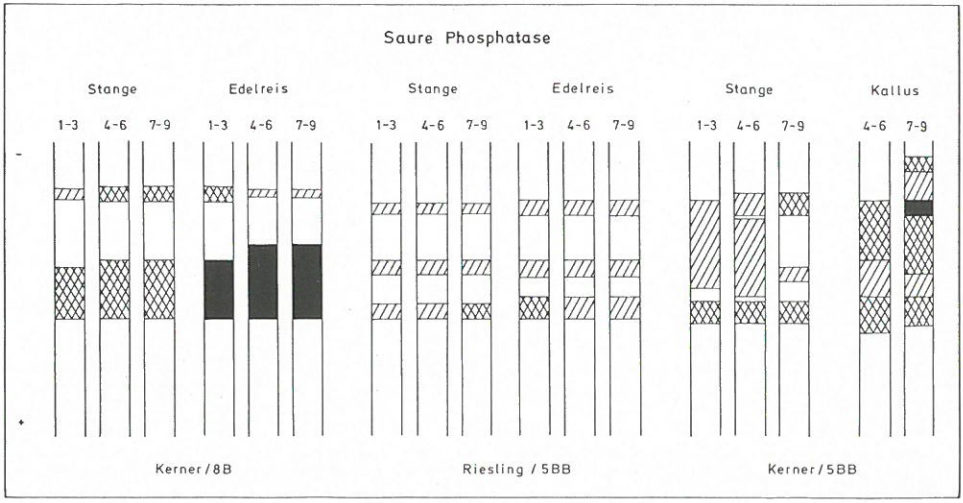


riger. Eine direkte Beziehung der Aktivität dieses Enzyms zum Stärkeabbau bzw. zur Translokation der Zucker ist nicht ersichtlich. Die Unterschiede in der Aktivität der sauren Phosphatase waren allerdings im elektrophoretischen Verteilungsmuster der Isoenzyme weniger erkennbar (Abb. 6). Es traten keine neuen Isoenzyme auf. In einigen Fällen zeigte eins der Isoenzyme bei besserer Verwachsung eine etwas stärkere Aktivität, was mit obigen Ergebnissen meist parallel läuft.

Bei einigen Rebensorten wurde ein etwas abweichendes Verhalten beobachtet: Bei Riesling/ 8 B „oben" wurde bei K 4–6 kein N-Verlust in den Wurzelstangen beobachtet. Ähnliches gilt für die Sorte Kerner/5 BB, wo die Abwanderung von N bei mittlerem und gutem Kallus sowohl im Edelreis als auch in der Unterlage sehr gering war. Ein Zuwachs von N durch Wurzelabsorption scheidet aus, da alle Reben in Perlite aufwuchsen und nicht gedüngt wurden. Auch in diesem Fall wurde nur so viel N abgegeben, wie die Triebe für das Wachstum brauchten, ohne daß eine Anhäufung stattfand. Ob es sich hier um ein sortenspezifisches Verhalten handelt, müssen weitere Untersuchungen ergeben.

Vor allem bei Kerner/5 BB wurde umso mehr N vom Edelreis abgegeben, je besser der Kallus war. Jedoch enthielten die Edelreiser der besseren Verwachsungen größere Mengen an löslichem Protein. Es wurde also vorwiegend alkohol- und pufferunlösliches Protein für die Translokation von N mobilisiert, wie auch Abb. 3 zeigt. Diesem Proteinabbau entspricht

Abb. 6: Elektrophoretisches Muster der sauren Phosphatase in Holz und Kallus von Stecklingsveredlungen Ende Mai in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
Disc-electrophoretic pattern of acid phosphatase in rootstocks, scions and callus of grafted cuttings at the end of May in dependence of the quality of callus formation.



auch die elektrophoretisch erkennbare Zunahme des Hauptisoenzyms der Leucinaminopeptidase (Abb. 2A), wobei aber kein Unterschied zwischen guter und mittlerer Verwachsung nachweisbar war. Zum Vergleich diene die 5 BB: Hier trat kein Unterschied im Gehalt an Gesamt-N und unlöslichem N bei den Stangen mit verschiedener Kallusgüte auf (Tab. 7). Dementsprechend war auch das elektrophoretische Muster des Enzyms bei beiden Typen gleich.

Die vergleichsweise starke Veratmung von Kohlenhydraten bei Riesling/5 BB könnte darauf hindeuten, daß diese Kombination zunächst einen größeren Energiebedarf hatte.

3. Untersuchungen an einfachen Stecklingen

Aus Tab. 5 geht die Zahl (n) der einzelnen Stecklinge pro Sorte und die Verteilung in den Bewertungsstufen des Kallus hervor. Verworfen wurden solche, die bis zum Analysentermin nicht überlebten (ohne Kallus). Bei einigen Sorten konnten die Unterlagenstangen mit K 1–3 wegen zu geringer Masse nicht untersucht werden.

Bei SO 4 war die Ausbeute mit gutem Kallus am geringsten.

Der Wassergehalt (Tab. 6) war bei schlechterer Kallusbildung meist etwas niedriger, d. h. die Trockenmasse etwas höher, was mit der Kohlenhydratkonzentration konform geht. Bei gutem Kallus wurde also meist mehr Energie und Substanz verbraucht, wobei auch Stärke abgebaut wurde (vgl. auch HARTMANN 1973).

Bei den meisten Sorten lagen keine Unterschiede im Gehalt an Gesamt-N, löslichem und unlöslichem N und löslichen Proteinen bei mittlerer und guter Kallusbildung vor (Tab. 7), jedoch zeigten 5 C (A) und besonders SO 4 ein abweichendes Verhalten. In den Wurzel-

Tabelle 5: Einfache Stecklinge: Prozentuale Ausbeute an verschiedenen Kallusqualitäten bei mehreren Unterlagensorten in der Zeit vom 18. April und 29. Mai.
Normal cuttings: Percentage of yield of different callus qualities of various rootstock varieties between April 18 and May 29.

Kallus	5 BB (A)	5 BB (B)	5 C (A)	5 C (B)	26 G	SO 4	125 AA
ohne Kallus	26,3		2,9	0,5		1,4	
Note 1-3	3,7	17,9	21,8	3,5	1,2	16,4	1,0
Note 4-6	23,0		29,7	25,7	20,0	45,7	9,0
Note 7-9	47,0	82,1	45,6	70,3	78,8	36,5	90,0
n	190	173	239	202	166	219	200

stangen dieser Sorten war der Gehalt an unlöslichem N und Gesamt-N bei schlechter und mittlerer Kallusbildung nahezu gleich, aber höher als bei gutem Kallus. Desgleichen war die Konzentration von löslichem Eiweiß bei schlechtem und bei 5 C (A) auch bei mittlerem Kallus noch vermehrt. Inwieweit diese Befunde mit dem Wachstum von Wurzeln und Trieben in Zusammenhang gebracht werden können, war nicht zu ermitteln. Jedoch stehen die Ergebnisse insofern zu den bei den Pfropfreben gefundenen, bei denen der Kallus von Edelreis und Unterlage gebildet wird, im Gegensatz, als dort die Unterlagen mit K 1–3 Ende Mai bedeutend weniger N enthielten. Bei den Stecklingen der Sorten 5 C und SO 4 mit K 1–3 trat also eine Hemmung der Abgabe von N-haltigen Substanzen auf. Diese war wohl dadurch bedingt, daß die Hydrolyse der Proteine noch inhibiert war.

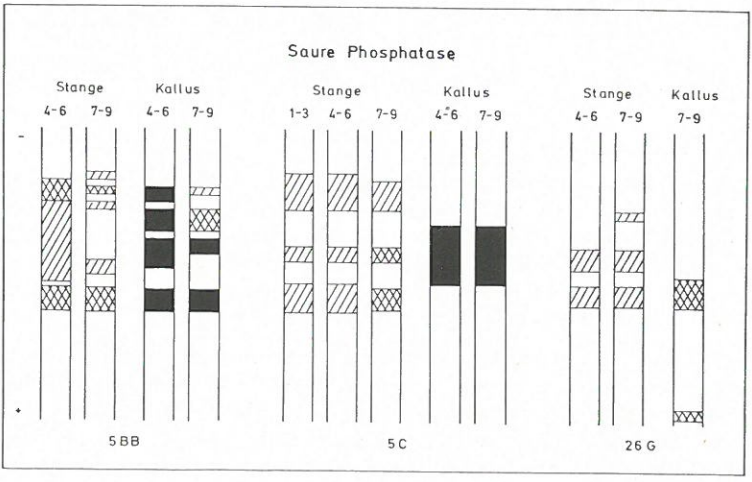
Tabelle 6: Der Gehalt an Wasser, Trockensubstanz und Kohlenhydraten (% v. Trockengewicht) in normalen Stecklingen mit unterschiedlicher Kallusbildung 42 Tage nach dem Stecken.
The content of water, total dry matter and carbohydrates (soluble sugars, starch and total sum, % of dry weight) in normal cuttings with different callus formation 42 days after planting.

Analyse	Kallus	5 BB(A)	5 BB(B)	5 C (A)	5 C (B)	26 G	SO 4	125 AA
Wassergehalt	1-3		61,3	62,9			61,1	
	4-6	61,2		63,0	60,5	61,8	61,3	59,7
	7-9	60,6	61,6	65,4	63,2	63,3	62,0	59,7
Trockensubstanz	1-3		38,7	37,1			38,9	
	4-6	38,8		37,0	39,5	38,2	38,7	40,3
	7-9	39,4	38,4	34,6	36,8	36,7	38,0	40,3
lösliche Zucker	1-3		1,3	2,8			2,0	
	4-6	1,3		3,1	2,3	2,8	1,7	2,2
	7-9	1,4	1,8	2,7	2,7	2,9	1,8	2,0
Stärke	1-3		10,3	14,9			8,3	
	4-6	6,6		13,5	13,4	9,4	8,5	15,6
	7-9	6,9	10,1	11,3	10,8	7,9	7,6	13,0
Gesamt-KH	1-3		11,6	17,7			10,3	
	4-6	7,9		16,6	15,7	12,2	10,2	17,8
	7-9	8,3	11,9	14,0	13,5	10,8	9,4	15,0

Tabelle 7: Der Gehalt an N-haltigen Substanzen und löslichen Proteinen und die Aktivität von 2 Enzymen in Stecklingen mit unterschiedlicher Kallusbildung 42 Tage nach dem Stecken.
The concentrations of N-containing substances and of soluble proteins and the activity of 2 enzymes in cuttings with different callus formation 42 days after planting (on dry weight basis).

Analyse	Kallus	5 BB(A)	5 BB(B)	5 C (A)	5 C (B)	26 G	SO 4	125 AA
löslicher N	1-3		0,17	0,21			0,17	
	4-6	0,13		0,19	0,15	0,18	0,16	0,18
	7-9	0,15	0,19	0,25	0,19	0,19	0,21	0,15
unlöslicher N	1-3		0,45	0,77			0,67	
	4-6	0,37		0,73	0,46	0,45	0,63	0,49
	7-9	0,40	0,44	0,55	0,44	0,49	0,14	0,42
Gesamt-N	1-3		0,62	0,98			0,84	
	4-6	0,50		0,92	0,61	0,63	0,79	0,67
	7-9	0,55	0,63	0,80	0,63	0,68	0,35	0,57
lösliche Proteine %	1-3		0,26	0,41			0,46	
	4-6	0,24		0,46	0,28	0,33	0,27	0,23
	7-9	0,25	0,24	0,35	0,29	0,27	0,31	0,27
Peroxidase	1-3		132				226	
	4-6	292			198	235	154	181
	7-9	258	126		175	186	150	217
saure Phosphatase	1-3		69				78	
	4-6	142			101	80	72	71
	7-9	137	109		120	85	84	70

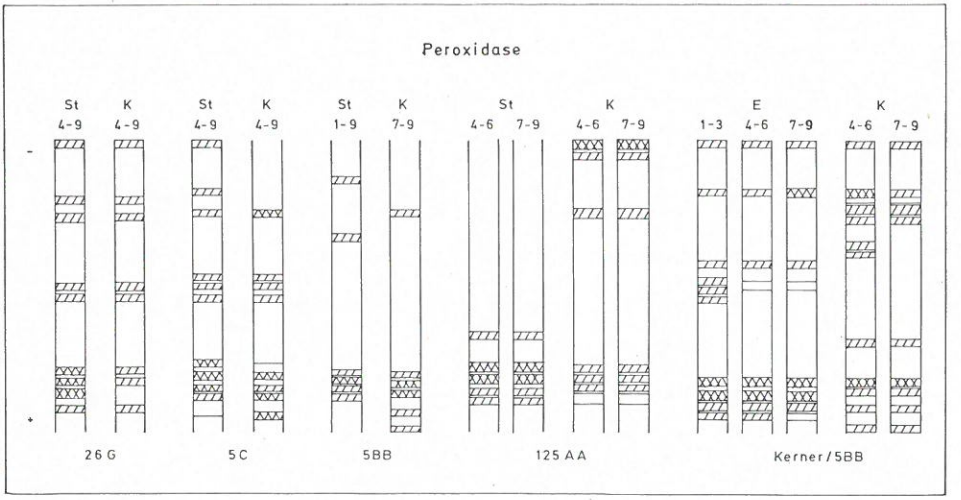
Abb. 7: Elektrophoretisches Muster der sauren Phosphatase in Holz und Kallus von einfachen Stecklingen Ende Mai in Abhängigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
Disc-electrophoretic pattern of acid phosphatase in stocks and callus of cuttings at the end of May in dependence of callus quality.



Die Aktivität der sauren Phosphatase war bei den Reben mit gutem Kallus höher (Tab. 7) als bei mittlerem, oder gleich hoch und teilweise weit höher als bei schlechter Kallusproduktion, erreichte aber kaum das Ausmaß wie bei den Pfropfreben, die ja eine höhere Leistung beim Abbau und Transport der Kohlenhydrate aufbringen mußten. Die erhöhte Aktivität zeigte sich auch im elektrophoretischen Muster (Abb. 7), wobei zuweilen bei bester Kallusbildung in den Stangen ein weiteres Isoenzym auftrat (bei 5 BB war die Auftrennung der Isoenzyme deutlicher).

Die Aktivität der Peroxidase war bei schlechter und mittlerer Kallusbildung meist erhöht (Tab. 7), besonders bei SO 4. Unterschiede im elektrophoretischen Verteilungsmuster der Peroxidase zwischen den Kallusgüten waren innerhalb der Sorten nicht erkennbar (Abb. 8).

Abb. 8: Elektrophoretisches Muster der Peroxidase in Holz und Kallus von Stecklingen Ende Mai in Abhänigkeit von der Qualität der Kallusbildung.
Disc-electrophoretic pattern of peroxidase in stocks and callus of cuttings at the end of May in dependence of callus quality.



II. Analysen des Kallus

Abgesehen von histologischen Untersuchungen über die Verwachsung der Reben (vergl. BREIDER 1954; SCHENK 1975, 1976, dort weitere Lit.), von zahlreichen Arbeiten über die Bildung von Wundkallus sowie von Analysen von Kallusgewebekulturen (BAJAJ und BOPP 1971; SCHMID und LINK 1978), die hier nicht behandelt werden können, wurde die Erforschung des Stoffwechsels im Kallus selbst während der Verwachsung der Symbionten bei Holzgewächsen bisher stark vernachlässigt.

Um weitere Informationen über die Ursache der unterschiedlichen Kallusbildung und Verwachsung bei den Reben zu erhalten, haben wir daher die bisherigen Untersuchungen an einfachen und veredelten Stecklingen (SCHAEFER, I. Mitt. 1982) durch die Analyse von gewissen Stoffwechselvorgängen im Kallus bei schlechter, mittlerer und guter Ausbildung, wie sie sich 42 Tage nach dem Stecken bzw. der Veredlung manifestierten, ergänzt. Wir be-

nutzten dabei dasselbe Material und dieselben Arbeitsmethoden wie in der I. Mitteilung. Da alle diese Untersuchungen in engstem Zusammenhang miteinanderstehen, führen wir der Übersichtlichkeit halber die Nummerierung der Tabellen und Ergebnisabschnitte hier fort und diskutieren auch die Ergebnisse beider Mitteilungen zusammen. Die Angabe der Abbildungen bezieht sich daher auf den 1. Teil.

Ergebnisse

4.1. Untersuchungen an gutem Kallus, Note 7–9

Wegen Materialmangels konnten die Kalli nicht bei allen bearbeiteten Rebensorten und Kombinationen untersucht werden.

Das durchschnittliche absolute Gewicht der Kalli lag zwischen 280 und 600 mg und entspricht somit den von ALLEWELDT (1969) angegebenen Werten. Eine Umrechnung der Konzentration der analysierten Metaboliten und Enzymeinheiten auf absolute Werte pro Kallus ist nicht statthaft, da die Feststellung der Kallusgewichte wegen unvermeidbarer Unterschiede im Querschnitt des Holzes und somit in der Schnittfläche bei den einzelnen Rebensorten zu ungenau ist.

Die Angaben über die relative Verteilung von Wasser und Inhaltsstoffen im Kallus, also der Bezug der Werte auf das Frischgewicht (Tab. 8B, 9), dürfte physiologisch aussagekräftiger sein als die absoluten Werte, da manche Reben einen sehr großen Kallus produzieren können, der aber in der gleichen Bildungszeit prozentual mehr Wasser enthalten mag als ein kleinerer, aber kompakter Kallus und infolgedessen in seiner Entwicklung noch weiter zurückliegen kann.

Auch der Bezug der Analysenwerte auf das Trockengewicht (Tab. 8A, 10) hat eine größere Bedeutung, da daraus noch klarer der prozentuale Anteil der einzelnen Stoffe und Reaktionssysteme an der Gesamtmasse und so deren Beziehungen zueinander und zum Organisationsstadium besser hervorgehen.

Die von uns untersuchten Kalli bestanden Ende Mai, 42 Tage nach dem Stecken bzw. der Veredlung, aus 83–91 % Wasser und 9–17 % Gesamtmenge an verschiedenen nichtflüchti-

Tabelle 8: Kallusanalysen von Stecklingen 42 Tagen nach der Veredlung.
Analyses of callus of grafted cuttings 42 days after grafting.

Sorte	Kallus	Wassergehalt	lösliches Protein %	Peroxidase	saure Phosphatase
	A. Bezug Trockengewicht		on dry weight basis		
Riesling/5 BB	1-3	88,2	0,41	724	495
	4-6	87,6	0,39	240	474
Kerner/5 BB	4-6	82,8	0,70	453	573
	7-9	86,7	0,51	363	379
	B. Bezug Frischgewicht Trockenmasse		on fresh weight basis		
Riesling/5 BB	1-3	11,8	0,05	85	58
	4-6	12,4	0,05	30	59
Kerner/5 BB	4-6	17,2	0,12	78	98
	7-9	13,3	0,07	48	50

Tabelle 9: Kallusanalysen: Werte bezogen auf das Frischgewicht in %.
Analyses of callus: concentrations on a fresh weight basis.

Sorte	Kallus	Trocken-masse	lösl. Zucker	Stärke	Gesamt-KH	lösl. N	unlösl. N	Gesamt-N	lösl. Protein	Peroxi-dase	s.Phos-phatase	n
5 BB (A)	4-6	11,0							0,11	69	65	44
	7-9	10,0	0,24	0,69	0,93	0,12	0,12	0,24	0,10	66	58	89
5 BB (B)	7-9	9,3	0,25	0,62	0,87	0,07	0,22	0,29	0,20	80	112	
5 C (A)	4-6	12,4	1,09	0,96	2,05	0,05	0,28	0,33	0,10			71
	7-9	10,7	0,91	0,72	1,63	0,06	0,26	0,32	0,08			109
5 C (B)	4-6	11,5	0,40	0,87	1,27	0,06	0,26	0,32	0,24	132	147	52
	7-9	9,7	0,37	0,56	0,93	0,06	0,19	0,25	0,19	84	119	142
26 G	4-6	14,0							0,25	77	127	33
	7-9	10,5	0,39	0,62	1,01	0,13	0,18	0,31	0,16	45	115	131
SO 4	4-6	12,4							0,15	117	95	100
	7-9	11,6	0,28	0,62	0,90	0,13	0,25	0,38	0,15	102	101	80
125 AA	4-6	15,1							0,41	109	48	18
	7-9	11,6	0,35	0,86	1,21	0,06	0,27	0,33	0,24	109	72	180

gen Inhaltsstoffen. Letztere setzten sich zusammen aus 8–17 % Kohlenhydraten (Stärke und Zucker), 12–18 % N-haltigen Substanzen (annähernd errechnet aus dem Gesamt-N), davon 0,4–2,2 % lösliche Proteine (Abb. 8A, 10). Die übrigen Inhaltsstoffe konnten außer den Phenolen noch nicht analysiert werden.

Tabelle 10: Kallusanalysen: Werte bezogen auf das Trockengewicht in %.
Analyses of callus: concentrations on a dry weight basis.

Sorte	Kallus	Wasser-gehalt	lösl. Zucker	Stärke	Gesamt-KH	lösl. N	unlösl. N	Gesamt-N	lösl. Protein	Peroxi-dase	s. Phos-phatase
5 BB (A)	4-6	89,0							0,99	622	586
	7-9	90,0	2,44	6,84	9,28	1,23	0,99	2,22	1,04	659	580
5 BB (B)	7-9	90,7	2,70	6,70	9,40	0,73	2,34	3,07	2,18	864	1208
5 C (A)	4-6	88,6	8,78	7,78	16,56	0,41	2,25	2,66	0,83		
	7-9	89,3	8,46	6,70	15,16	0,57	2,40	2,97	0,91		
5 C (B)	4-6	88,5	3,43	7,56	10,99	0,56	2,23	2,79	2,11	1144	1276
	7-9	90,3	3,79	5,80	9,59	0,61	1,99	2,60	1,96	862	1228
26 G	4-6	86,0							1,77	547	905
	7-9	89,5	3,76	5,90	9,66	1,23	1,76	2,99	1,56	430	1098
SO 4	4-6	87,6							1,22	906	769
	7-9	88,4	2,48	5,76	8,24	1,13	2,15	3,28	1,27	880	866
125 AA	4-6	84,9							2,71	720	320
	7-9	88,4	3,05	7,42	10,47	0,55	2,37	2,92	2,07	943	626

Die Trockenmasse der Kalli enthielt also prozentual etwa so viel Kohlenhydrat sowie mehr als dreimal so viel N-haltige Substanzen als die zugehörigen Wurzelstangen. Die relative Aktivität der Peroxidase und der sauren Phosphatase, bezogen auf die Gesamtmenge der Inhaltsstoffe, war ebenfalls weit höher als im Holz. Bezieht man die Konzentrationen der untersuchten Substanzen auf das Frischgewicht, dann enthielten die Kalli aufgrund des hohen Wassergehaltes etwa ⅓ bis ¼ Kohlenhydrate und etwas mehr N-haltige Metaboliten als dieselbe Gewichtsmenge von Unterlagenstangen sowie etwa ebenso viele Einheiten der Peroxidase, aber mehr Einheiten der sauren Phosphatase (Tab. 9).

In der Untersuchungszeit sind also erhebliche Mengen an Metaboliten an die Kalli abgegeben worden, nach 42 Tagen tritt dort schon ein sehr lebhafter Stoffwechsel auf. Es ist dabei auffällig, daß 54–74 % der Kohlenhydrate als Stärke angelegt wurden. Ob diese durch die Phosphorylase oder durch die Amylasen abgebaut wird, entzieht sich noch unserer Kenntnis. Die Aktivität der Phosphorylase, die orientierungsweise nur bei Kerner/5 BB untersucht wurde, war aber bei beiden Kallusgüten relativ schwach und – im Gegensatz zum Edelreis – nur mit einem Isoenzym vertreten (Abb. 2C).

Ferner wurde relativ viel in 80 % Äthanol unlösliche N-haltige Substanz (vermutlich unlösliches Protein) wohl zum Aufbau der Zellen synthetisiert. Das Verhältnis des löslichen bzw. unlöslichen N zum Gesamt-N war aber im Kallus und im Holz durchschnittlich gleich groß, woraus geschlossen werden kann, daß der N-Umsatz im Kallus qualitativ so verläuft wie im Holz. Allerdings enthielten die Kalli mehr lösliches Protein, was auch elektrophoretisch nachgewiesen werden konnte.

Das Verhältnis der löslichen Zucker zur Gesamtmenge der Kohlenhydrate war bei den Wurzelstangen im Durchschnitt 1:11,4, im Kallus 1:2,5. Das zeigt, daß der Umsatz der Kohlenhydrate im Kallus weitaus stärker ist. Darauf deutet auch die erheblich stärkere Aktivität der sauren Phosphatase hin, was auch durch die elektrophoretische Analyse bestätigt wurde: Die Anfärbung einiger Isoenzyme war in den Kalli wesentlich stärker als in den dazu gehörigen Wurzelstangen und Edelreisern (Abb. 6,7). Je nach Sorte enthielten die Kalli mehr oder weniger Isoenzyme. Diese Unterschiede zwischen Holz und Kallus weisen daraufhin, daß Ende Mai im Kallus einige mit diesem Enzym zusammenhängende Prozesse stärker bzw. schwächer verlaufen als im Holz, je nach Entwicklungszustand, und daß wohl auch sortenbedingte Unterschiede (das gilt auch für die übrigen Enzyme) in der Reifung des Kallus auftreten, die sich im Verteilungsmuster der Isoenzyme manifestieren. Welche speziellen Stoffwechselprozesse durch die einzelnen Isoenzyme gesteuert werden, entzieht sich aber noch unserer Kenntnis.

Die Kalli enthielten, bezogen auf die Trockenmasse, wesentlich mehr lösliches Protein als die entsprechenden Wurzelstangen. Dies steht im Einklang mit ihrem jungen Entwicklungszustand.

4.2. Vergleich von gutem, mittlerem und schlechtem Kallus

Die Untersuchung von schlechtem Kallus konnte nur bei einer Pfropfkombination durchgeführt werden und auch nur bei einigen Parametern (Tab. 8). Im Vergleich zum mittleren enthielt der schlechte Kallus eine etwas geringere Gesamtmenge an Inhaltsstoffen (Trockenmasse). Die Konzentration der löslichen Proteine sowie die Aktivität der sauren Phosphatase waren nahezu gleich, aber die Aktivität der Peroxidase war wesentlich höher, woraus auf eine stärkere Inaktivierung der Wuchsstoffe im schlechten Kallus geschlossen werden kann.

Die guten Kalli hatten ein größeres absolutes Gewicht. Bei Bezug der Werte auf das Frischgewicht (Tab. 8B) besaß der mittlere Kallus relativ höhere Konzentrationen an Kohlenhydraten und N-haltigen Verbindungen, meist eine höhere Aktivität der sauren Phosphatase und einen höheren Gehalt an Trockensubstanz. Hier liegt also eine Stauung dieser Metaboliten wegen der geringeren Passierbarkeit vor (vergl. auch FORCHE 1972).

Die elektrophoretischen Analysen ergaben, daß im guten Kallus von Kerner/5 BB (Abb. 6) die Isoenzyme der sauren Phosphatase stärker angefärbt waren, bei 5 C waren sie gleich

Tabelle 11: Gehalt an phenolischen Substanzen in Stecklingen mit unterschiedlicher Kallusbildung und im Kallus.
Content of phenolic substances in cuttings with different callus formation and in callus.

Sorte	Organ	Kallus	Phenolische Substanzen in % Trockengewicht	Frischgewicht
Kerner/5 BB	Unterlage	1-3	3,24	1,32
		4-6	4,01	1,59
		7-9	4,29	1,69
	Edelreis	1-3	4,38	1,80
		4-6	5,17	2,11
		7-9	5,84	2,52
Riesling/ 8B	Unterlage	1-3	4,17	2,54
		4-6	6,04	3,77
		7-9	4,45	2,88
	Edelreis	1-3	4,11	2,39
		4-6	5,91	3,52
		7-9	5,05	2,95
5 BB (A)	Unterlage	7-9	3,80	1,49
	Kallus	7-9	12,56	1,26
5 BB (B)	Unterlage	1-3	4,63	1,85
		7-9	4,01	1,54
	Kallus	7-9	6,83	0,66
5 C (A)	Unterlage	1-3	3,58	1,33
		4-6	4,22	1,56
		7-9	4,12	1,42
	Kallus	7-9	12,37	1,33
5 C (B)	Unterlage	4-6	3,98	1,57
		7-9	5,28	1,94
	Kallus	7-9	11,00	1,07
SO 4	Unterlage	1-3	3,79	1,47
		4-6	3,73	1,44
		7-9	4,44	1,69
	Kallus	7-9	17,56	2,04
26 G	Unterlage	4-6	4,88	1,86
		7-9	5,01	1,84
	Kallus	7-9	13,10	1,37
125 AA	Unterlage	4-6	4,57	1,84
		7-9	3,91	1,58
	Kallus	7-9	9,95	1,15

Unterlage = rootstock, Edelreis = scion
Trockengewicht = dry weight, Frischgewicht = fresh weight

stark und bei 5 BB sogar etwas schwächer (Abb. 7). Vermutlich sind diese Unterschiede auf den verschiedenen Entwicklungsgrad der Kalli bei den einzelnen Rebensorten, der am Untersuchungstermin vorlag, zurückzuführen.

Die mittleren Kalli enthielten meist höhere Konzentrationen an löslichem Protein, während im guten Kallus mehr äthanol- und pufferunlöslicher N mobilisiert wurde. Das war auch bei der elektrophoretischen Untersuchung des Kallus von Kerner/5 BB erkennbar: Hier enthielt guter Kallus eine höhere Konzentration eines der Isoenzyme der Leucinaminopeptidase (Abb. 2A) (allerdings traten bei K 4–6 zwei zusätzliche, schwache Isoenzyme auf). Bei den Stecklingen von 5 BB waren die Unterschiede im Gehalt an löslichem Protein in beiden Kalluskategorien sehr gering. Daß aber auch hier eine gewisse Hydrolyse von unlöslichem N wie bei 5 C aufgetreten sein muß, geht aus dem Erscheinen eines zusätzlichen Isoenzyms bei K 7–9 hervor, das bei K 4–6 wohl unter der Nachweisbarkeitsgrenze lag.

Die Aktivität der Peroxidase war in den Kalli 4–6 meist höher als in den guten. Das war besonders auffällig bei den schlechten Kalli von Riesling/5 BB. Lediglich bei 125 AA und 5 BB wiesen beide Kategorien dieselbe Aktivität auf. Die vermehrte Aktivität hängt vermutlich mit der stärkeren Wuchsstoffinaktivierung zusammen.

Das Isoenzymmuster der Peroxidase war in den Kalli 4–6 und 7–9 der meisten Sorten gleich (Abb. 8), zeigte jedoch zwei zusätzliche Isoenzyme bei K 4–6 von Kerner/5 BB. Dieses Muster war aber nicht immer identisch mit dem des zugehörigen Holzes, indem, je nach Rebensorte, die Zahl der Isoenzyme in beiden Geweben qualitativ und quantitativ variierte. Interessant ist auch der Befund, daß im Kallus eine wesentlich stärkere Aktivität der Peroxidase als im Holz vorlag, wenn man die Werte auf die Gesamtmenge der Inhaltsstoffe (Trokkengewicht) bezieht. Es ist zur Zeit nicht möglich, die Gründe für das abweichende Verhalten der Peroxidase in Kalli und Holz zu diskutieren. Die Untersuchungen zeigen aber, daß die oxidativen Prozesse im Kallus stärker verlaufen als im Holz, und daß einige dieser Vorgänge in den Kalli, wie es aus den elektrophoretischen Analysen hervorgeht, auch andersartig sind. Hierbei ist auch an die beginnende Lignifizierung im Kallus zu denken, bei der die Peroxidase eine Rolle spielen kann (FREUDENBERG et al. 1952). Auf die mögliche Andersartigkeit obiger Prozesse weisen auch die Befunde bei der Polyphenoloxidase (Abb. 2B) hin, die zunächst orientierender Natur sind. Auch hier wurde bei 5 C ein unterschiedliches Verteilungsmuster der Isoenzyme in Kallus und Holz nachgewiesen.

5. Untersuchungen über phenolische Substanzen

Ein Zusammenhang zwischen dem Gesamtgehalt an löslichen phenolischen Substanzen und dem Grad der Kallusausbildung ist sowohl bei Bezug der Analysenwerte auf das Frisch- als auch auf das Trockengewicht gegen Ende Mai nicht erkennbar (Tab. 11). Hier sind Analysen in kürzeren Intervallen zwischen Stecklingsanfertigung bzw. Veredlung und der Bildung eines gut sichtbaren Kallus vonnöten. Jedoch ist es bemerkenswert, daß diesen Substanzen im Kallus ein weit höherer Anteil an der Gesamtmenge der Inhaltsstoffe (Bezug auf das Trockengewicht) zukommt als im zugehörigen Holz. Das ist besonders auffällig beim guten Kallus von SO 4. Bei Bezug auf das Frischgewicht kann dies wegen des sehr hohen Wassergehalts der Kalli nicht in Erscheinung treten.

Dünnschicht-chromatographische Untersuchungen ließen erkennen, daß das Muster der phenolischen Substanzen in Kallus und Holz weitgehend identisch war, allerdings wurden bei einigen Substanzen quantitative Unterschiede zwischen Holz und Kallus beobachtet.

Wegen des orientierenden Charakters dieser Analysen wird von einer Veröffentlichung der Chromatogramme noch abgesehen.

Diskussion

1. Eine Beziehung zwischen den zu Beginn der Untersuchungen bzw. den nach 42 Tagen vorhandenen durchschnittlichen Mengen an Kohlenhydraten und Gesamtinhaltsstoffen einerseits und der Ausbildung des Kallus andererseits ist nicht erkennbar. Darauf hat auch BOUARD (1967) schon hingewiesen. Dreijährige Versuche von EIFERT (1962) haben ebenfalls ergeben, daß unterschiedliche Anwuchsprozente auftreten können, auch wenn die Reben im Januar etwa die gleichen Gesamtkohlenhydratmengen besitzen. Da wir bisher nur Durchschnittsanalysen an einer größeren Zahl von Stecklingen durchgeführt haben, aber keine Bestimmungen und Bonitierungen von Einzelproben, könnte eine solche Beziehung doch dann für möglich gehalten werden, wenn ein Minimum an diesen Stoffen, das noch unter unseren Niedrigstwerten liegt, auftritt. Ähnliches gilt für die N-haltigen Substanzen. Aus den Untersuchungen geht ja hervor, daß man damit rechnen muß, daß ein Teil der Reben in der Entwicklung verzögert ist und daher einen schlechten Kallus produziert.

2. Eine sehr wichtige Frage ist, ob aus den vorliegenden Befunden der eigentliche Grund für eine gute oder schlechte Kallusbildung abgeleitet werden kann. Es sei vorausgeschickt, daß dabei mehrere Prozesse berücksichtigt werden müssen. Wird ein Gewebe angeschnitten, dann beginnen unterhalb der Wundfläche Zellteilungen und -differenzierungen (KAHL 1969; vergl. auch SCHENK 1975). Diese können aber nur dann erfolgen, wenn günstige Bedingungen für die notwendigen Proteinumlagerungen und für die Synthese von Nukleinsäuren und Enzymen gegeben sind. So kann die Kallusbildung auch durch gewisse Wirkstoffe gefördert werden (CERLETTI 1960; EIFERT 1966; SCHENK 1967, 1969; ALLEWELDT 1969; FEUCHT 1970; ALTMAN und GOREN 1971; HARTMANN 1973), wovon man bei der Rebenveredlung schon öfters Gebrauch gemacht hat.

Es ist auch bekannt, daß die Temperatur von großem Einfluß auf die Kallusbildung ist (SCHENK 1966, 1969, 1976; ALLEWELDT 1968), wodurch die Stoffwechselprozesse beschleunigt und die Anpassung der Partner harmonisiert werden. Ausschlaggebend aber dürfte der physiologische Zustand der Pflanzen zur Zeit der Verwundung sein. So kann unter ungünstigen Bedingungen an der Wundfläche durch Enzyme wie Peroxidase und Polyphenoloxidase eine starke Oxydation von phenolischen Substanzen auftreten und eine Seneszenz und Verkrustung der Zellen bzw. eine Inaktivierung der für das Kalluswachstum notwendigen Proteine und Enzyme verursachen (FEUCHT 1973).

In früheren Untersuchungen (SCHAEFER 1978b, 1981) wurde festgestellt, daß der Frühjahrsaustrieb zunächst u. a. durch einen schon längere Zeit vorher stattfindenden Abbau von löslichen Proteinen eingeleitet wird. Es werden dann in der Folge N-haltige Substanzen an die neugebildeten Organe abgegeben, wobei eine weitere Hydrolyse der alkohol- und pufferunlöslichen N-Verbindungen erfolgt. Aus den jetzigen Analysen geht hervor, daß bei schlechter Kallusbildung bei der spätwüchsigen Unterlage SO 4 etwa 42 Tage nach der Stecklingsherstellung noch sehr viel lösliches und unlösliches Protein im Vergleich zu den guten Kallusbildnern dieser Sorte vorlag. Desgleichen wurde bei Note 1–3 noch sehr wenig N abgeführt. Die N-Mobilisierung war also stark gehemmt. Eine ähnliche Verzögerung wurde früher in den Wurzelstangen bei Rotberger beobachtet (SCHAEFER 1981), einer Sorte, die auch nicht frühwüchsig ist.

Ferner wurde bei den SO 4-Reben Ende Mai noch eine relativ hohe Aktivität der Peroxidase beobachtet, die hier möglicherweise auch die Funktion einer IES-Oxidase besitzt, was bekanntlich bei anderen Pflanzen meist der Fall ist, und daher die Wuchsstoffe noch inaktiviert. Überstarke Aktivität und folglich Hemmung der IES könnte also eine der Ursachen von schlechter Kallusbildung sein. Im übrigen wurde auch früher eine Verringerung der Aktivität der Peroxidase bei Jungreben nach dem Abhärten, also in der Zeit der ersten Triebbildung (SCHAEFER 1978b) sowie auch während des Wachstums von Rebenstecklingen (IANNINI et al. 1976) beobachtet. Nach PLAKIDA und EREMEYEVA (1971) liegt eine stärkere Aktivität dieses Enzyms und der Polyphenoloxidase im Holz von Reben mit geringer Affinität vor. Auch EIFERT und EIFERT (1962) rechnen mit einer starken IES-Oxidase-Aktivität gegen Ende der Winterruhe, wenn die Intensität der spontanen Kallusbildung zurückgeht.
Aus den obigen Befunden kann daher geschlossen werden, daß die schlechten Kallusbildner von SO 4 zur Zeit der Anfertigung der Stecklinge in der Frühjahrsentwicklung noch weiter zurücklagen als andere Sorten und zur Zeit der normalerweise einsetzenden Kallusproduktion noch nicht in der Lage waren, die notwendigen Nukleinsäuren und Enzyme zu synthetisieren. Die im Gegensatz zu den guten Kallusbildnern lange Zeit andauernde starke Aktivität der Peroxidase, die ja Ende Mai noch beobachtet wurde, könnte ferner frühzeitig zur Oxydation von Phenolen an der Wundfläche geführt und somit die Zellteilungen gehemmt haben.

Ohne Zweifel sind die Reben einer Sorte, auch von derselben Herkunft, nicht alle physiologisch identisch. Darauf wiest auch die Tatsache hin, daß es bei den Stecklingen und Veredlungen größere Ausfälle gibt, die nicht allein mechanisch erklärbar sind. So gab es auch bei unseren SO 4 einen – im Vergleich zu den übrigen Rebensorten – zwar relativ niedrigen Prozentsatz an Reben, die in der Frühjahrsentwicklung schon etwas weiter fortgeschritten waren als die K 1–3. Diese Reben bildeten zwar einen guten Kallus, der aber in der Masse weit geringer war als bei anderen Sorten. Das deutet daraufhin, daß bei diesen Reben die Vorgänge der Proteinhydrolyse und der Abnahme der Aktivität der Peroxidase zwar für die Kallusbildung noch rechtzeitig, aber im Vergleich zu den anderen Sorten doch verzögert aufgetreten sind. So konnte Ende Mai auch hier schon das Minimum an Proteinen und Peroxidase-Aktivität festgestellt werden. Das ist keinesfalls eine Gleichsetzung mit den übrigen Rebensorten, da das frühsommerliche Minimum nicht auf eine kurze Zeitspanne beschränkt ist, sondern, wie aus den zitierten früheren Untersuchungen hervorgeht, etliche Wochen lang andauert. Es spricht im Augenblick nichts gegen die Annahme, daß dieses Minimum bei SO 4 dennoch später als bei den anderen Sorten erschienen ist.

Die einen Kallus mit der Note 4–6 bildenden SO 4-Reben lagen naturgemäß zwischen den beiden Extremen. Ende Mai wurde zwar schon eine Mobilisierung der löslichen Proteine, nicht aber der unlöslichen festgestellt. Als Folge dieser Störung konnte in der Versuchszeit nur sehr wenig N abgeführt werden, und die Synthese der für den Kallus wichtigen Stoffe war noch stark gehemmt. Vermutlich hatte auch hier die Aktivität der Peroxidase erst später abgenommen. Es wurde also weniger Kallus gebildet, der nur etwa 38 % der Masse des guten Kallus enthielt.

Die gutwüchsigen Sorten 5 BB, 125 AA, 26 G und z. T. 5 C waren sicherlich schon frühzeitiger austriebsbereit, d. h. Proteinolyse und Abnahme der Aktivität der Peroxidase haben rechtzeitig eingesetzt, so daß allgemein eine günstige Wundheilung mit bester Kallussynthese möglich war. Bei den schlechten Kallusproduzenten dieser Sorten ist aber eine Verzöge-

rung dieser Prozesse nicht auszuschließen, welche zur Zeit der Stecklingsanfertigung bzw. der Veredlung noch in Erscheinung trat und zur Kallushemmung führte. Abbau der Proteine und Verringerung der Aktivität der Peroxidase erfolgten also erst *nach* dieser entscheidenden Phase. Diese Vorgänge konnten aber nun auf Grund der besseren Wüchsigkeit dieser Sorten schneller als bei SO 4 verlaufen und traten daher bei der Analyse Ende Mai nicht mehr in Erscheinung. Da das frühsommerliche Minimum der Proteine und der Peroxidase längere Zeit anhält, waren Ende Mai kaum noch Unterschiede in den Reben mit differierender Kallusqualität erkennbar.

Für die obige Hypothese sprechen auch die Befunde bei der 5 C Charge A: Diese Reben, die in der Praxis eine etwas geringere Wüchsigkeit als z. B. 5 BB oder 26 G besitzen (vergl. auch EIFERT 1966), ergaben ähnlich wie die SO 4 auch nur einen relativ geringen Prozentsatz an gutem Kallus. Bei den schlechten und mittleren Kallusbildnern war die Hydrolyse der löslichen und unlöslichen Proteine und damit die Abgabe von N Ende Mai ebenfalls noch gehemmt, wodurch die geringe Kallusbildung erklärbar wäre. Ergebnisse über die Aktivität der Peroxidase liegen hier nicht vor. Jedoch zeigte die elektrophoretische Untersuchung, daß bei schlechter Kallusbildung ein weiteres Isoenzym der Polyphenoloxidase auftrat. Auch diese ist an der Oxydation der Phenole und an der Regulierung der Wuchsstoffe beteiligt (PILET et al. 1970).

Daß die Peroxidase bei der Kallusbildung offenbar eine große Rolle spielt, geht ferner aus den Analysen der Kalli selbst hervor. Bei Bezug auf das Frischgewicht war ihre Aktivität in den Kalli 4–6 immer höher als in den guten. Desgleichen war die Hydrolyse der löslichen und unlöslichen Proteine im mittleren Kallus stärker. Diese wie auch die Befunde bei der sauren Phosphatase deuten auf Wachstumsstörungen in den nicht voll entwickelten Kalli hin.

Die Ursache der unterschiedlichen Kallusbildung bei den gepfropften Stecklingen, bei denen der Kallus auch die Funktion eines Intermediärgewebes hat, dürfte prinzipiell dieselbe sein wie bei den einfachen Stecklingen, wenngleich hier durch die gegenseitige Einwirkung von zwei Partnern eine kompliziertere Situation entstehen muß. Offenbar sind hier die wichtigen Vorgänge wie Proteinolyse und Minderung der Peroxidaseaktivität zwischenzeitlich wie bei den frühwüchsigen Stecklingen abgelaufen, so daß sie Ende Mai nicht mehr nachweisbar waren. Leider fehlt bei diesen Versuchen das Äquivalent zu SO 4, da auch die normalerweise als ungünstig erachtete Kombination Riesling/8 B eine gute Kallusbildung erbrachte. Die Ende Mai erkennbaren Unterschiede zwischen den einzelnen Kallusgüten stellen somit hier eine Folge der Verwachsung und nicht ihre Ursache dar, da sie mit der Passierbarkeit der jeweiligen Kalli zusammenhängen. Darüber wurde bereits weiter oben (2.2.) diskutiert. Es ist aber noch unerklärlich, warum die Wurzelstangen der veredelten Stecklinge bei schlechter Kallusbildung viel N-haltige Substanzen (vermutlich an die Wurzeln) abgegeben hatten, die unveredelten Stecklinge aber nicht. Es dürfte sich hier um eine Stoffwechselaktivierung durch die Pfropfung handeln, denn die schlechten Kallus bildenden Stecklinge enthielten auch eine höhere Aktivität der Peroxidase. Auch dies ist zur Zeit nicht erklärbar. Es scheint jedenfalls auch eine enge Beziehung dieses Enzyms zum N-Stoffwechsel zu bestehen.

Bei der vorgetragenen Vermutung über die Hemmung der Kallusbildung handelt es sich um eine Arbeitshypothese. Für eine weitere Klärung dieser auch für die Praxis wichtigen Frage ist es erforderlich, weitere Analysen in kürzeren Intervallen durchzuführen. Dadurch ließe sich feststellen, ob die vermuteten zeitlichen Unterschiede im Ablauf der Proteinolyse und

8. Die Polarität der Unterlagen übt einen Einfluß auf den Stoffwechsel aus, erkennbar besonders an dem unterschiedlichen Verhalten der Peroxidase und sauren Phosphatase.

9. Verzögert Kallus entwickelnde Unterlagen sollten vor der Veredlung bei höheren Temperaturen gelagert oder länger vorgetrieben werden. Die Verwendung von fördernden Wirkstoffen dürfte hier angebracht sein.

Summary

1. A connection between the content of carbohydrates and nitrogenous substances at the time of grafting and the later in the nursery very differing yield of well-grafted vines in four combinations with varying affinity could not be observed. The differences in the concentrations of soluble nitrogenous compounds and proteins as found in december were, too, not related to the yield, but were presumably caused by physiological responses to wintry influence.

2. A relationship between the quality of callus formation and the content of water and carbohydrates as occurring at the beginning of the investigations resp. after 42 days in grafted cuttings and in simple cuttings of further varieties could not be stated.

3. The divergencies in the content of nitrogenous compounds in scions and rootstocks of grafted cuttings producing different callus qualities after 42 days cohere with the permeability of the graft union and thus with the respective „sink" effect of the newly formed roots and shoots. It is to be assumed that the causal processes appeared between the two dates of analysis. With good or medium formation of callus, an enhanced activity of acid phosphatase was found.

4. Simple cuttings of the late growing variety SO 4 showed the lowest percentage of vines yielding a well-closed callus. In contrast to the fast growing varieties, the wood of SO 4 vines forming poor callus contained still relatively much soluble and insoluble proteins and total N as well as a high activity of peroxidase after 42 days. It is assumed that peroxidase does function here as IAA oxidase. The hydrolysis of proteins as generally observed in late winter, and the concomitant mobilization of N was still somewhat inhibited in the cuttings of a certain delivery of 5 C.

5. It is to be concluded that vines with poor callus formation are retarded in spring development at the time of being cut and of wound healing, that is, the activity of peroxidase and the mobilization of proteins and thus the necessary reactivation of growth substances and the synthesis of nucleic acids and enzymes needed for the formation of callus are still inhibited in this critical phase. Presumably, the high activity of peroxidase caused, too, an oxidation of phenolic substances and consequently a crusting of the wound surface and inhibition of cell divisions. In the fast growing vine varieties, the important processes such as proteinolysis and decrease of activity of peroxidase proceeded more rapidly and were, therefore, no longer detectable after 42 days even with poor formation of callus by these vines though there had probably occurred a retardation of these processes.

6. A relationship between the total content of phenolics after 42 days and the degree of callus development was not evident.

7. The callus had an absolute weight of 280 to 600 mg. 8–17 % of the total amount of constituents consisted of carbohydrates, 12–18 % of nitrogenous compounds (0,4–2,2 % of which being soluble proteins), and 6,8–17 % of phenolic substances, an astonishing high

concentration in comparison to that of wood. With reference to dry weight, callus contained relatively nearly as much carbohydrates as the corresponding cuttings, but three times or more N and by far a higher activity of peroxidase and acid phosphatase. The quantitative and electrophoretic analyses revealed that the turnover of proteins and carbohydrates was higher in callus than in wood. Furthermore, differences between callus and wood were found in the isoenzyme patterns of leucine aminopeptidase, acid phosphatase, phosphorylase, polyphenol oxidase, and peroxidase. Poor and not entirely closed callus contained mostly higher activities of peroxidase than the well-formed ones.

8. The polarity of rootstocks exerts an influence on metabolism which is striking especially in the different behaviour of peroxidase and acid phosphatase.

9. Rootstocks with retarded callus formation should be stored before grafting at higher temperatures or forced at a longer time. The application of callus promoting substances might be suggested.

Literatur

ALLEWELDT, G.: Ein frühdiagnostisches Prinzip zur Ermittlung der Kallusbildung in der Unterlagenzüchtung. – Vitis *7*, 185–200, 1968.

ALLEWELDT, G.: Die Wirkung von CHLORFLURENOL-Methylester auf das Kalluswachstum. – Dtsch. Bot. Ges. Neue Folge, Nr. 3, 121–129, 1969.

ALTMAN, A. u. R. GOREN: Promotion of callus formation by abscisic acid in citrus bud cultures. – Plant Physiol. *47*, 844–846, 1971.

BAJAJ, Y. P. S. u. M. BOPP: Gewebekulturen in der Angewandten Botanik. – Angew. Bot. *45*, 115–151, 1971.

BOUARD, J.: Influence des réserves glucidiques sur la rhizogénèse et la caulogénèse dans le cas des boutures de vigne. – C. R. Acad. Sci. *265*, 489–492, 1967.

BREIDER, H.: Über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe. – Weinberg u. Keller *1*, 428–434, 1954.

BUCHLOH, G.: Zur Physiologie der Unverträglichkeit von Birnen/Quitten-Veredlungen. – Adv. Hort. Sci. and their Appl. *2*, 28–32, 1962. Pergamon Press.

CERLETTI, P.: Aspetti biochimici dell'innesto e della incompatibilità nelle piante. – Ric. Scient. *30*, 921–954, 1960.

CERLETTI, P. u. R. CHIRONNA: Ricerche biochimiche sull'innesto e l'incompatibilità nelle piante. – II. Chetoacidi in combinazioni di innesto di pesco. – Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. *38*, 1895–1898, 1962.

CERLETTI, P., R. CHIRONNA u. C. RAINIERI: Ricerche biochimiche sull'innesto e l'incompatibilità nelle piante. Nota IV: Aminoacidi e peptidi in pomacee e drupacee. – Ric. Scient. *34*, 281–298, 1964.

EIFERT, J.: Die Änderungen der Reservekohlenhydrate des Rebholzes und die Bedeutung des Kohlenhydratstoffwechsels für die Verwachsungsvorgänge bei der Pfropfrebe. – Weinberg u. Keller *9*, 403–415, 1962.

EIFERT, J.: Physiologische Erkenntnisse und agrotechnische Verfahren bei der Pfropfrebenherstellung in Großbetrieben. – Weinberg u. Keller *13*, 107–120, 1966.

EIFERT, J. u. A. EIFERT: Wirkung einiger IES-Vorstufen auf die Kallusbildung der Weinrebe während der Winterruhe. – Naturwiss. *49*, 522, 1962.

FEUCHT, W.: Zur Kallusbildung aus Kambiumgewebe der Sauerkirsche. – Mitt. Klosterneuburg *20*, 314–318, 1970.

FEUCHT, W.: Oxydativer Phenolstoffwechsel bei Kallus-Kulturen von *Prunus*. – Mitt. Klosterneuburg *23*, 131–136, 1973.

FEUCHT, W. u. M. NACHIT: Phenole und Indolderivate als Selektionsmerkmale für die Wüchsigkeit von *Prunus*-Gehölzen. – Z. Pflanzenphysiol. *78*, 387–395, 1976.

FEUCHT, W. u. M. NACHIT: Flavonol glycosides of different species and hybrids from the *Prunus* section *Eucerasus* and the growth-promoting activity of quercetin derivatives. – Sci. Hort. *8*, 51–56, 1978.

FORCHE, E.: Untersuchungen über den Kohlenhydrathaushalt und Transport in Veredlungskombinationen von Malusunterlagen bekannter Wuchsstärke unter Anwendung von ^{14}C und ^{32}P. – Diss. Univ. Gießen 1972.

FREUDENBERG, K., H. REZNIK, H. BOESENBERG u. D. RASENACK: Das an der Verholzung beteiligte Fermentsystem. – Chem. Ber. *85*, 641–647, 1952.

HARTMANN, W.: Zum Problem der Walnußveredlung. Untersuchungen aus veredlungstechnischer, histologischer und physiologischer Sicht. – Diss. Hohenheim 1973.

IANNINI, B., A. RIDOMI u. R. POL: Evoluzione di alcuni parametri durante il radicamento di talee di vite. – Riv. Vitic. Enol. *29*, 65–75, 91–103, 1976.

KAHL, G., H. LANGE u. G. ROSENSTOCK: Substratspiegel, Enzymaktivitäten und genetische Regulation nach Derepression in pflanzlichen Speichergeweben. – Z. Naturforschg. *24b*, 911–918, 1969.

KATZFUSS, M.: Über den Kohlenhydrathaushalt verträglicher und unverträglicher Veredlungen zwischen Pfirsich und Pflaume. – Flora, Abt. A, *156*, 207–230, 1965.

KLIEWER, W. M.: Annual cyclic changes in the concentration of free amino acids in grapevines. – Am. J. Enol. Vitic. *18*, 126–137, 1967.

KOZMA, P.: Aspect scientifique des rapports mutuels entre sujet et greffon. – Bull. O.I.V. *36*, 1406–1425, 1963.

MARIGO, G. u. A. M. BOUDET: Rôle des polyphénols dans la croissance. Définition d'un modèle expérimental chez *Lycopersicum esculentum*. – Physiol. Plant. *34*, 51–55, 1975.

NEU, R.: Ein neues Reagenz zum Nachweis und zur Unterscheidung von Flavonen im Papierchromatogramm. – Naturwiss. *43*, 82, 1956.

PÁNCZEL, MÁRTA u. J. EIFERT: Die Bestimmung des Zucker- und Stärkegehaltes der Weinrebe mittels Anthronreagens. – Mitt. Klosterneuburg *10*, 102–110, 1960.

PILET, P. E.: Auxin content and auxin catabolism in relation to the growth polarity. – Physiol. Plant. *20*, 285–290, 1967.

PILET, P. E., P. LAVANCHY u. S. SEVHONKIAN: Interactions between peroxidases, polyphenoloxidases and auxin-oxidases. – Physiol. Plant. *23*, 800–804, 1970.

PLAKIDA, E. K. u. N. E. EREMEYEVA: The study of histochemical compatibility of tissues in grape rootstocks and scions. – Sel'skokhoz. Biol. *6*, 854–857, 1971.

SCANDALIOS, J. G.: Tissue-specific isozyme variations in maize. – J. Hered. *55*, 281–285, 1964.

SCHAEFER, H.: Untersuchungen zur Methodik der Extraktion und Disk-Elektrophorese der Blatteiweiße der Gattung *Vitis*. – Wein-Wiss. *24*, 205–232, 1969.

SCHAEFER, H.: Über die Extraktion von Proteinen und Ezymen aus verholzten Rebenorganen. I. Extraktion für die elektrophoretische Auftrennung. – Wein-Wiss. *32*, 269–288, 1977.

SCHAEFER, H.: Über die Extraktion von Proteinen und Ezymen aus verholzten Rebenorganen. II. Extraktion für die quantitative Proteinbestimmung. – Wein-Wiss. *33*, 81–102, 1978a.

SCHAEFER, H.: Der Proteinstoffwechsel der Jungreben in der Rebschule. – Weinberg u. Keller *25*, 331–352, 1978b.

SCHAEFER, H.: Vergleichende Untersuchungen des Stoffwechsels verschiedener Internodien von 3 Rebsorten. – Wein-Wiss. *35*, 259–280, 1980.

SCHAEFER, H.: Der jahreszeitliche Verlauf des Stoffwechsels der löslichen und unlöslichen Proteine in den verholzten Rebenorganen. – Wein-Wiss. *36*, 3–20, 1981.

SCHAEFER, H.: Physiologische Untersuchungen zur Veredlungsaffinität und Kallusbildung der Reben. I. Untersuchungen an einfachen und veredelten Stecklingen. – Wein-Wiss. *37*, 147–160, 1982.

SCHAEFER, H. u. F. SCHUMANN: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen über den Einfluß der Unterlage auf den Anwuchs. – Wein-Wiss. *36*, 320–329, 1981.

SCHENK, W.: Kann die Ausbeute an pflanzfähigen Pfropfreben gesteigert werden? – Weinberg u. Keller *13*, 53–64, 1966.

SCHENK, W.: Untersuchungen zur Anwendung von Wuchsstoffen in der Rebenveredlung. – Wein-Wiss. *22*, 1–16, 1967.

SCHENK, W.: Stimulation der Veredlungspartner als Maßnahme zur Erhöhung der Ausbeute an pflanzfähigen Pfropfreben. – Weinberg u. Keller *16*, 13–30, 1969.

SCHENK, W.: Untersuchungen über die Verwachsungsvorgänge bei Pfropfreben. – Weinberg u. Keller *22*, 55–70, 1975.

SCHENK, W.: Einfluß der Dorsiventralität und Polarität auf die Kallusbildung und Verwachsung der Pfropfreben, insbesondere im Hinblick auf die Maschinenveredlung. – Weinberg u. Keller *23*, 89–112, 1976.

SCHMID, P. P. S. u. W. FEUCHT: Isoelektrische Fokussierung von Proteinen und Enzymen aus Trieben und Phloem von potentiellen *Prunus avium* L.- und *Prunus cerasus* L.-Veredlungspartnern. – Gartenbauwiss. *44*, 33–38, 1979.

SCHMID, P. P. S. u. W. FEUCHT: Isoelectric focusing of proteins and some enzymes from secondary phloem of cherry grafting -combinations. I. Proteins in winter. – Scientia Hortic. *12*, 55–61, 1980a.

SCHMID, P. P. S. u. W. FEUCHT: Isoelectric focusing of proteins and some enzymes from secondary phloem of cherry grafting-combinations. II. Proteins in spring. – Scientia Hortic. *12*, 63–67, 1980b.

SCHMID, P. P. S. u. W. FEUCHT: Isoelectric focusing of proteins and some enzymes from secondary phloem of cherry grafting-combinations. III. Enzymes, especially peroxidases. – Scientia Hortic. *12*, 69–75, 1980c.

SCHMID, P. P. S. u. R. LINK: Isoelektrische Fokussierung der Kallus-Proteine von *Prunus*-Arten als Hilfsmittel zur Erforschung der Verträglichkeit bei der Veredlung. – Angew. Bot. *52*, 355–361, 1978.

SCHUMANN, F.: Über den Einfluß der Unterlage auf den Anwuchs. – Wein-Wiss. *34*, 239–248, 1979.

SILBERSCHMIDT, K.: Beiträge zur Kenntnis der Stoffwechselgemeinschaft zwischen Pfropfpartnern. – Planta *19*, 729–780, 1933.

SINGLETON, V. L. u. J. A. ROSSI, Jr.: Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. – Am. J. Enol. Vitic. *16*, 144–158, 1965.

YEREMYEVA, N. E.: Immunological differences of proteins in scions and rootstocks in grape graftings. – Sel'skokhoz. Biol. *4*, 727–730, 1969.

Anschrift des Autors: Dr. Heinz Schaefer, Breitenweg 71, D-6730 Neustadt 16