Natürliche Frostschutzmechanismen bei Obstgehölzen – von Supercooling bis Anti-Freeze Proteinen

Laura Hillmann^{1,2} · Todd Einhorn² · Michael Blanke¹

Eingegangen: 10. August 2018 / Angenommen: 25. März 2020 / Online publiziert: 22. April 2020
© Der/die Autor(en) 2020

Zusammenfassung

Aus Anlass des starken Spätfrostes am 20. April 2017 in Europa wurden im Rahmen einer Masterarbeit der Prozess des Erfrierens und die Mechanismen der Frosttoleranz von Obstgehölzen untersucht. Bakterien, Staub, Schmutz, kleine Sandkörner u.a. auf dem Blatt können als Eiskeimbildner fungieren. Die an diesen Eiskeimen gebildeten Eiskristalle können in die Pflanze bzw. Zelle eindringen und als intra-zelluläre Eiskristalle das Erfrieren verursachen.

Kleine, unregelmäßige intra-zelluläre Eiskristalle sind für die Zelle vergleichsweise harmlos, solange sie schmelzen, bevor sie die Zellwand beschädigen. Schnelle Gefriereschwindigkeit führt dabei zu einer hohen Anzahl kleiner, langsames Gefrieren zu einer geringen Anzahl großer Eiskristalle; schnelles Gefrieren hindert das Wasser daran, zu bevorzugten extra-zellulären Stellen zu diffundieren. Dies führt zur intra-zellulären Eiskristallbildung, wodurch die Pflanzenzellen mechanisch belastet und geschädigt werden können, so dass intra-zelluläre Eisbildung zum Erfrieren führt. Folgende natürliche Frosttoleranz-Mechanismen, die diese intrazelluläre Eiskristallbildung z. T. verhindern können, wurden für (Obst-)Gehölze ermittelt

- 1) Reduzierung des Wassergehaltes in der Zelle einschl. der Reduzierung des „freien Wassers“ und **Bindung von freiem Wasser an Dehydrine** (Proteine) über Winter
- 2.) **Anreicherung von osmotisch wirksamen Substanzen** wie Zucker (Glukose, Fruktose, Saccharose, Sorbitol), Mineralstoffen wie K und Mg und Aminosäuren wie z. B. Prolin;
- 3.) **Anti-Freeze Proteine (AFP)** haften an den Oberflächen der Eiskristalle; ihre Struktur und Wachstum beeinflussen und verhindern ihr Eindringen in die Pflanzenzelle;
- 4) **‘supercooling’**, d. h. einem Prozess, bei dem die Eiskeimbildung und die intrazelluläre Eiskristallbildung (Frostschäden) vermieden wird;
- 5) Strukturelle **Eiskristallbarriere – keine Verbindung zum (wasserführenden) Xylem**
- 6) Nachblüte bzw. zeitliche Verzögerung zwischen Blüten am ein- und zweijährigen Holz

Die Entstehung der Eiskristalle an den Eiskeimen hängt ab von der Verfügbarkeit von Anti-Freeze Proteinen (AFP) und Eiskeim fördernden Proteinen, die an der Membran von Eiskeim fördernden Bakterien wie *Pseudomonas syringae* und *Erwinia amylovora* (Feuerbrand) Bakterien verankert sind. Ohne heterogene Eiskeime besitzt Wasser die Fähigkeit zum ‘supercooling’. Im Temperaturbereich von 0 bis ca. –5 °C wird ‘supercooling’ vorwiegend durch das Vorhandensein von Eiskeim fördernden Bakterien beschränkt; sie gelten daher als verantwortlich für die Eiskristallbildung und damit für die Gewebeschädigung.

Voraussetzung für die effektive Wirkung dieser natürlichen pflanzenphysiologischen Schutzmechanismen im Winter ist ein vorhergehendes langsames Abhärten (Kälte-Akklimation) im Herbst. Besonderes Interesse gilt ihrem Erhalt bei steigenden Temperaturen im Frühling während der Enthärtung (De-Akklimation), wobei der Verlust an Frost- bzw. Kältetoleranz mit dem Aufbrechen der Knospenschuppen der sich entwickelnden Blüten einhergeht. Insgesamt verfügen die Pflanzen/-zellen über eine Reihe von Anpassungsmechanismen an Frosttemperaturen, die bisher zu wenig genutzt wurden.

Schlüsselwörter Apfel · Obst · Blütenfrost · Süßkirsche (*Prunus avium* L.) · Sauerkirsche (*Prunus cerasus*) · Anti-freeze Proteine (AFP) · Dehydrine · Eiskeime · Eis-Nukleotide · Frost · Frostschutz · Kälteschutz · Supercooling · Winterruhe

✉ Michael Blanke
mmblanke@uni-bonn.de

¹ INRES-Gartenbauwissenschaft, Universität Bonn, Bonn, Deutschland

² Dept of Horticulture, Michigan State University, MI, USA

Endogenous Physiological Mechanisms of Frost Hardiness in Flower Buds of Fruit Trees

Abstract

The devastating spring frost on 19–20 April 2017 throughout Europe sparked off the present study. The objective of this work, as part of a master thesis, was to investigate and review current knowledge on the process of ice crystallization and endogenous plant protection mechanisms. The process of ice formation or crystallization depends on the availability of antifreeze proteins (AFP) and ice nucleation active substances (INAS), which anchor on the membrane of INAS bacteria. INAS such as small sand and dirt particles, tiny mineral crystals and INAS bacteria such as *Pseudomonas* and *Erwinia* can serve as nucleotides for ice nucleation and crystallization. *Without* ice nucleotides, water exhibits the capacity of supercooling; in the 0 to -5°C temperature range, supercooling is prevented by the presence of INAS bacteria, which become ultimately responsible for the tissue damage. Flowers of fruit trees *with* bacteria have been reported to freeze at -2°C compared with -5°C *without Pseudomonas* as INAS bacteria. When the ice crystals penetrate the plant via the cells, *intra*-cellular ice formation causes the freezing or frost damage. Small, irregularly shaped *intra*-cellular ice crystals are supposedly harmless to the cell, particularly if they melt before reaching (and damaging) the cell wall. Rapid freezing prevents the water to diffuse out of the cells to *extra*-cellular sites, results in a large number of small harmless ice crystals, whereas slow freezing ends up in a small number of large harmful ice crystals. Cold tolerance can include the following physiological mechanisms for frost hardiness, which can prevent or reduce *intra*-cellular ice formation (freezing)

- 1) **Reduction of (free and unbound) water content** including free water bound to dedicated proteins (dehydrins) in the cold period
- 2) **Accumulation of osmotically active substances** such as sugar (glucose, fructose, sucrose, sorbitol), minerals (potassium etc.) and amino acids (proline etc.).
- 3) **Availability of antifreeze proteins (AFP)**, which bind to the surface of the ice crystals and positively influence their size, shape and growth, thereby preventing them from penetrating the plant cell
- 4) **Supercooling**, a process, which prevents *intra*-cellular ice formation (frost damage) by preventing the formation of ice nucleotides
- 5) **Structural ice barrier**—no connection to the xylem tissues
- 6) Delayed flowering and time difference between flowering on one or two-year-old wood

Effective functioning of these natural endogenous plant protection mechanisms in winter requires slow cold acclimation in autumn and their maintenance in spring. Overall, the challenge for future fruit breeding, selection and growing in a situation with late spring frosts due to climate change is a) to encourage these above endogenous physiological cold hardiness mechanisms in the orchard and b) to maintain them, as they are otherwise lost with increasing temperatures and concomitant bud break and bud scale unfolding during de-acclimation in spring.

Keywords Apple · Fruits · Spring frosts · Sweet cherry (*Prunus avium* L.) · Sour cherry (*Prunus cerasus*) · Antifreeze proteins (AFP) · Bud break · Dehydrins · Dormancy · Flower bud · Frost · Frost protection · Ice nucleotides · Ice nucleation active substances (INAS) · Supercooling

Einleitung

Anlass für die vorliegende Arbeit war der verheerende Spätfrost am 20. April 2017, der die Obsternte europaweit um über 60 % reduziert hat (Schwartau 2018; Tab. 1).

Solche Spätfüröste können zum Erfrieren von Knospen, Blüten (Abb. 1) sowie junger Früchte (Abb. 2) (Rodrigo 2000; Stepulaitiene et al. 2013) und zu hohen wirtschaftlichen Schäden führen (Mathers 2004; Dalhaus et al. 2020), wobei die Blühstadien vom Knospenschwellen (BBCH 52) bis Fruchtansatz (BBCH 70) am frostempfindlichsten sind (Rodrigo 2000; Wenden et al. 2017). In einer Zeit des rezenten Klimawandels bleibt die Zahl der Spätfüröste in den hiesigen Obstbaugebieten gleich oder kann sogar zunehmen (Blanke und Kunz 2009). Daher ist das Verständnis,

wie sich die Gehölze auf natürliche Weise vor Kälte bzw. Frost schützen können, von zunehmendem Interesse (Wenden et al. 2017). Dabei ist die Eisbildung bzw. -kristallisation in den Blütengeweben von besonderer Bedeutung für das Überleben einer Pflanzenart und bestimmt die Grenzen seiner geographischen Ausbreitung (Wisniewski et al. 2014).

Die meisten Forschungsarbeiten beschäftigen sich mit der chemischen oder physikalischen Frostabwehr, während es kaum Untersuchungen zu natürlichen Frost- bzw. Kältetoleranzmechanismen der Pflanzen gibt, die neue, bisher kaum genutzte Möglichkeiten z.B. in der Züchtung oder bei Kulturmaßnahmen in der Obstanlage bieten könnten. Vor allem der Verlust der Kältetoleranz von laubabwerfenden Obstgehölzen im Frühling der gemäßigten Klimazonen

Tab. 1 Geschätzte Frostschäden in 2017. (Schwartau 2018; Walther 2017)

Gruppierung	Frostschäden (%)	Region
Äpfel	65	Deutschland
Süßkirschen	90	Deutschland, Hessen
Pflaumen	60	Frankreich

(Rodrigo 2000) kann während der Enthärtung (Kälte-De-Akklimation) zu erhöhtem Frostrisiko führen. Die langsame, entwicklungsbedingte Enthärtung ermöglicht der Pflanze eine gewisse Kältetoleranz zu bewahren, obwohl die Temperaturen das Wachstum bereits begünstigen (Proebsting 1970).

Ziel dieses Übersichtsreferates ist es, die natürlichen pflanzenphysiologischen Schutzmechanismen der Obstgehölze am Beispiel der früh und einzeln blühenden, und daher besonders Frost gefährdeten Kirsche herauszuarbeiten, um sie ggf. mit geeigneten Maßnahmen zu fördern und oder bei der Züchtung stärker mit zu berücksichtigen.

Ergebnisse

Frostempfindlichkeit der verschiedenen Blütengewebe – anatomische Grundlagen

Die sichtbaren unspezifischen Symptome des Erfrierens sind Verbräunen der Blüte und vermindertes Fruchtwachstum bei Apfel und Kirsche (Abb. 1), Verbräunen der Frucht bei Kirsche (Abb. 2) oder Frostzungen oder Missbildungen der Früchte beim Apfel. Bei den *Prunus*-Arten sind die Fruchtknoten die frostempfindlichsten Teile der Blüten und ihr Verbräunen ist symptomatisch, ohne dass Schäden an den Blütenblättern auftreten (Rodrigo 2000); durch starken Wind oder Sonneneinstrahlung können Schäden wie Frostbrand entstehen (Pearce 2001).

Anpassungsmechanismen

Die Frosttoleranz einer Obstart beschreibt die Fähigkeit eines Gewebes, sich an eine Umgebung mit kalten (Frost-)Temperaturen bis zu einem gewissen Grad anzupassen, schwankt von Obstart zu Obstart und ist genetisch vorgegeben (Szabó et al. 1996), d.h. ihre Fähigkeit zum sog. 'supercooling' (Tab. 2). *Prunus*-Arten weisen eine

Abb. 1 Frostschaden an *Blütenknospen* bei Kirsche: Aufgeschnittene 'Montmorency' Sauerkirschblüte nach stufenweiser Abkühlung um je ca. 1 °C pro Stunde auf -4 °C; Frostschaden erkennbar am braunen Fruchtknoten (*roter Pfeil*) (a), ohne dass von außen starke Schäden/ Erfrieren erkennbar sind (b). (Aufnahmen: L. Hillmann)

Abb. 2 Frostschaden an einer erfrorenen Kirsch-Frucht: a von außen sichtbarer Frostschaden einer 'Regina' Süßkirsche (*rechte Frucht*); b nach Aufschneiden sichtbares, erfrorenes Endosperm einer 'Montmorency' Sauerkirsche. (Aufnahmen a M. Blanke und b L. Hillmann)

Tab. 2 Übersicht über Anpassungsstrategien bei *Prunus* und anderen Obstarten

Strategie	Charakterisierung
Vermeidung	Die Entstehung von intrazellulären Eiskristallen wird verhindert durch ‘supercooling’ , Frostschutzproteine und Anreicherung von osmotischen Substanzen
Toleranz	Eiskristalle werden – aber nur extrazellulär – in ihrem Gewebe toleriert, d. h. kein ‘supercooling’

Reihe von Anpassungsstrategien auf (Abb. 3); in einem Extremfall überlebten geschlossene Knospen in der Winterruhe bis -47°C an der Pazifikküste in Nordamerika (Quamme 1985; Kadir und Proebsting 1994). Die Obstarten der gemäßigten Breiten haben sich über Jahrzehnte an einen Standort und kalte Temperaturen angepasst und Überlebensstrategien entwickelt, um kalte (Frost-)temperaturen bis zu einem gewissen Grad zu überstehen. Bei diesen kann man zwei Anpassungsstrategien unterscheiden, die erste, die die Entstehung von Eiskernen in ihrem Gewebe durch ‘supercooling’, Frostschutzproteinen und Anreicherung von osmotisch wirksamen Substanzen vermeiden und eine zweite, die nur extrazelluläre Eiskristalle in ihrem Gewebe tolerieren (Tab. 2). Die Temperatur, bei der sich Eiskristalle in einer Zelle oder Pflanze bilden, hängt vom Wassergehalt und Gehalt osmotisch wirksamer Substanzen ab (Modlibowska 1962). Zu den osmotisch wirksamen Substanzen gehören Zucker (Glukose etc.), Mineralstoffe (Kalium, Magnesium) und die Aminosäure Prolin (Marquat et al. 1999; Bonhomme et al. 2005) (Tab. 3).

Bildung von Eiskristallen als Voraussetzung für Erfrieren und Frostschäden

Eiskristalle auf der Zelloberfläche oder zwischen Protoplast und Zellwand (‘extrazellulär’) entziehen der Zelle oder dem Protoplasten (Frost-Plasmolyse) Wasser in flüssiger Form entlang dem Gradienten freier Energie (Sakai und Larcher 1987). Damit ist diese Form der Frost- oder Kältetoleranz mit Wasserentzug eine Art Trockenstress (Burke et al. 1976). Dabei bestimmt die Konzentration an osmotisch wirksamen Substanzen in der Zelle (Tab. 3), wann und wieviel Wasser durch die Zellmembran (Plasmalemma) diffundiert. Dieser Wasserverlust der Zelle führt zur Dehydrierung und Zellkontraktion (Sakai und Larcher 1987; Rodrigo 2000) und kann zu gleichzeitigen Zellveränderungen wie Faltenbildung der Membran, Eiweiß-Denaturierung und Anreicherung an toxischen Stoffwechselprodukten führen (Wisniewski et al. 2003) – der eigentliche Frostschaden entsteht und wird erst beim Auftauen sichtbar. Dabei entscheidet die Form und Größe der Eiskristalle darüber, ob sie die Zellmembran durchdringen können (Ashworth und Abeles 1984). Kälte- bzw. frosttolerante Zellen können das Eindringen der Eiskristalle verhindern (Sakai und Lar-

Tab. 3 Osmotisch wirksame Substanzen

Zucker	Mineralstoffe	Aminosäure
Glukose, Fruktose, Saccharose, Sorbitol	Kalium, Magnesium	Prolin

cher 1987), weil ihre Membran elastischer ist (Levitt 1972; Quamme 1995).

Intrazelluläre Eiskristallbildung = Erfrieren

Die intrazelluläre Eiskristallbildung entsteht beim plötzlichen Erfrieren der Zelle, setzt sich wie eine Kettenreaktion von Zelle zu Zelle fort, wobei sich Eiskristalle im Protoplasten und in der Vakuole bilden (Burke et al. 1976). Die hohe Geschwindigkeit dieses Vorganges erlaubt keine vorherige Absenkung des Wassergehaltes in der Zelle und führt damit häufig zu größeren Frostschäden an den Blütenknospen (Wenden et al. 2017). Intrazelluläre Eiskristallbildung wird bei der extrazellulären Kristallbildung durch rechtzeitigen Wasserentzug verhindert (Rodrigo 2000; Wisniewski et al. 2003; Wenden et al. 2017). Ob eine Zelle extra- oder intrazellulär erfriert oder nicht, hängt ab von der Flexibilität der Zellwand (Protoplasma) (Chambers und Hale 1932). Daher erfrieren kälte- bzw. frostempfindlichere Gewebe meistens intrazellulär, wobei die Zellmembranen und damit die Zellen durch die Bildung der Eiskristalle erst physikalisch zerstört werden und die freigesetzten Enzyme und Stoffwechselprodukte dann das Gewebe schädigen (Burke et al. 1976). Früher ging man dagegen davon aus, dass Erfrieren bzw. die Eiskristallisation in der Vakuole beginnt; heute weiß man, dass die Vakuole zum Schluss gefriert (Friedrich und Fischer 2000).

Wirkungsmechanismus und Verbreitung des ‘supercooling’

Unter ‘supercooling’ versteht man generell die Fähigkeit eines Gewebes oder von Pflanzenzellen, die Bildung von Eiskristallen und damit Frostschäden zu verhindern (Wisniewski et al. 2014) (Tab. 4). Ein geringer Wassergehalt und Anreicherung osmotisch wirksamer Substanzen ermöglichen ‘supercooling’ und erhöhen damit die Kältetoleranz (Quamme 1985). Sinkt der Wassergehalt einer Pflanzenzelle um 40–70 %, erhöht sich die Frosttoleranz des Knospenmeristems um 10°C (Dereuddre 1979 in Sakai und Larcher 1987).

Während des ‘supercooling’-Prozesses werden generell weniger Eiskeime gebildet und die Eiskristallbildung unterbunden (Burke et al. 1976). Das Phänomen des ‘supercooling’ ist unter laubabwerfenden Obstgehölzen weit verbreitet und tritt im Xylem des Baumstammes und in Blütenknospen auf (Burke et al. 1976; Palonen und Bus-

Tab. 4 Arten des ‘supercooling’, Temperaturen und Verbreitung unter Gehölzen

Arten des Supercooling	Niedr. Temp (°C)	Art	Mechanismen der Kältetoleranz
Supercooling (generell)	n.a.	n.a.	Verhindert die Fortsetzung von Eiskristallisation in der Pflanzenzelle Abgrenzung/Ablagerung von Eis an bevorzugten Stellen Geringe Anzahl von Eiskeimen (Quamme 1985, 1995)
Persistent supercooling	–80	Birke	‘supercooling’ während der ganzen Kältephase (Modlibowska und Rogers 1955)
Deep supercooling	–47	Prunus	‘supercooling’ spezieller Pflanzengewebe, z. B. geschlossene Knospe mit Knospenschuppen im Winter oder Parenchymzellen der Xylem-Gefäßbündel (Quamme et al. 1982; Quamme 1985)
Transitory supercooling	–5	Prunus	‘supercooling’ der verholzten Teile des Baumes nach Blattabwurf (Burke et al. 1976; Quamme 1985)

n.a. nicht angegeben

zard 1997). ‘Deep supercooling’ kann bei Temperaturen von –15 bis –60 °C vorkommen, wobei die tiefsten Werte im Xylem des Baumstammes im Winter und mittlere Werte in den Knospen gemessen wurden (Wisniewski et al. 2014). ‘Deep supercooling’ ist damit eine der effektivsten Überlebensstrategien für pflanzliches Gewebe auch bei tiefen Frosttemperaturen und setzt eine vorangegangene Abhärtung (Kälte-Akklimation) voraus. Effektives ‘supercooling’ beruht auf einer Kombination von geringem Wassergehalt der Zelle, kleiner Zellgröße ohne Eiskristallisationskerne (Ishikawa 1984; Quamme 1985; Sakai und Larcher 1987). Bestimmte Pflanzenorgane, wie geschlossene Knospen in Winterruhe, können Temperaturen bis –80 °C ohne größere Schädigung überstehen; diese Art des ‘supercooling’ wird als ‘persistent supercooling’ bezeichnet (Modlibowska und Rogers 1955).

Reduzierung des Wassergehaltes in der Ruhephase und Dehydrine

In der Winterruhe schützen hydrophile Proteine, sog. Dehydrine, die Zellen der Bäume vor kalten Temperaturen, indem sie das Wasser in den Zellen der Knospen binden (Erez et al. 1998; Hillmann et al. 2016). Die Bildung dieser hydrophilen Proteine wird von kalten Temperaturen und kurzen Tagen im Herbst aktiviert. Die Dehydrine schützen die Knospen vor Frost und werden während der Winterruhe langsam abgebaut. Gebundenes Wasser kann außerdem das Wachstum der Knospen verhindern, da jeglicher Nährstofffluss unterbunden ist. Erst im Frühling, wenn warme Temperaturen den Abbau der hydrophilen Proteine bewirken, wird ein deutliches Anschwellen der Knospen sichtbar und kennzeichnet somit die Wiederaufnahme des Wachstums (Faust et al. 1997).

Magnetresonanztomographie (MRT) ermöglicht eine zerstörungsfreie Untersuchung der Pflanzenorgane hinsichtlich ihres Wasserstatus. Freies Wasser erholt sich

auf Grund der schnellen Protonenbewegung im MRT nur langsam (lange T2 Relaxationszeiten) und erzeugt somit kontrastierende Bilder (Faust et al. 1991). Knospen von Apfelbäumen in der Winterruhe enthielten viel gebundenes Wasser, während Knospen im Frühling vor allem freies Wasser aufwiesen. Unter gebundenem Wasser versteht man das Wasser, das beim Erfrieren der Zelle nicht kristallisiert bzw. nicht zu Eis erstarrt. Basierend auf den Ergebnissen der MRT-Analysen konnte man keine Unterschiede im Wassergehalt von Knospen im Herbst und Frühling ausmachen, da beide freies Wasser in den Zellen enthielten. Nur während der Winterruhe ist gebundenes Wasser in den Zellen zu finden.

Gebundenes Wasser in den Knospen wird graduell in freies Wasser umgewandelt, wenn kalte Temperaturen herrschen und die Pflanze sich in der Phase der echten Winter-

Abb. 3 Mechanismen der physiologischen Frosttoleranz in der Pflanzenzelle

Abb. 4 T_2 Relaxationszeit in Blütenknospen von Pfirsich (*Prunus persica*) (oben ‘Coral’ mit geringem Kältebedürfnis, unten ‘Kansuke Hakuto’ mit hohem Kältebedürfnis), in Japan. Die Farbskala kennzeichnet T_2 Werte für jeweils 2 ms. (Yoo-yongwech et al. 2008)

ruhe befindet. Diese Phase ist in den MRT-Analysen durch die kurzen T_2 Relaxationszeiten (0–ca. 12 ms) gekennzeichnet (Abb. 4). Eine Umwandlung von gebundenem zu freiem Wasser scheint nur möglich, wenn die Knospen eine ausreichende Anzahl Stunden kalten Temperaturen ausgesetzt sind; im Frühling steigt der Anteil freien Wassers stark an, besonders bei Knospen, die zuvor das Kältebedürfnis erfüllt haben (Faust et al. 1991, 1997).

Anatomische und saisonale Entwicklung des ‘supercooling’ bei *Prunus*

Die Kältetoleranz nimmt im Laufe der kühleren Herbsttemperaturen zu und nimmt im Frühling mit steigenden Temperaturen wieder ab. Die Überlebensrate der Zellen nach einem Frost hängt davon ab, ob und wo sich Eiskeime und -kristalle bilden (Rodrigo 2000). So unterliegt auch die Fähigkeit zum ‘Deep supercooling’ saisonalen Schwankungen, nimmt im Herbst zu, erreicht im Winter sein Maximum und nimmt zum Frühling wieder ab (Wisniewski et al. 2003; Wisniewski et al. 2014). Bei *Prunus*-Arten nimmt die Fähigkeit zum ‘Deep supercooling’ im Frühling mit steigenden Temperaturen ab, wenn die Blüten-Primordien Wasser aufnehmen, so dass der Wassergehalt der Blüten-Primordien zu einem Bioindikator für schädigende Temperaturen der Süßkirschen-Knospen wird (Quamme 1995; Andrews und Proebsting 1987). Bei den *Prunus*-Arten hängt ‘Deep supercooling’ von der Entwicklung von Leitbündeln ab und damit der Fähigkeit, den Wassergehalt in den Blütenknospen zu regulieren (Andrews und Proebsting 1987; Wisniewski et al. 2014). Blütenknospen mit der Fähigkeit

zum ‘Deep supercooling’ bestehen aus undifferenziertem Gewebe mit procambialen Zellen ohne Xylemgefäße. Das Fehlen einer Verbindung zwischen Primordium und umgebendem Gewebe (Abb. 5) ist die strukturelle Voraussetzung, die ‘Deep supercooling’ ermöglicht, und wirkt als strukturelle Eisbarriere und Schutz der reproduktiven Knospengewebe vor Frostschäden (Ashworth et al. 1992; Wisniewski et al. 2014). Diese strukturellen Barrieren verhindern die fortschreitende Eisbildung von den Trieben zu den Blüten oder Früchten und kann ihre Ausbreitung aufhalten (Pearce 2001); bei Apfel mit seinen Blütenbüscheln verbreitet sich der Frostscha den von Blüte zu Blüte (Wisniewski et al. 1997).

Abb. 5 Längsschnitt durch eine Kirschblüte mit Fruchtknoten Narbe, Griffel, Kelch- und Blütenblätter. (ILA, LehrplanPlus 2016)

Sobald die Verbindung mit dem Xylem während des Enthärtens bzw. der Kälte-Deakklimatisierung im Frühling etabliert ist, und die Knospen anfangen zu schwellen, verlieren sie die Fähigkeit zum ‘Deep supercooling’ (Ashworth und Rowse 1982; Palonen und Buszard 1997). Dies stützt die Hypothese von Andrews und Proebsting (1987), dass die Fähigkeit der *Prunus* Blütenknospen zum ‘supercooling’ ein physikalischer Prozess ist, der umso höher ist, je geringer der Wassergehalt der Blüten-Primordien.

Frostversuche mit Blüten an abgeschnittenen Ästen zeigen häufig eine größere Frostempfindlichkeit, weil sich die Eiskristallisation über das Xylem fortsetzt, und können so zu Fehlinterpretationen (Überschätzung) der Frosttoleranz führen.

Faktoren, die Kältetoleranz beeinflussen

Wenn Blüten- und Blattknospen im Frühling anschwellen, hängt der Grad der Kältetoleranz zudem auch von der Entwicklungsstufe des Baumes bzw. der Blüte ab (Burke et al. 1976; Proebsting und Mills 1972). Der Verlust an Frost- bzw. Kältetoleranz geht dabei mit dem Aufbrechen der Knospenschuppen der sich entwickelnden Blüten einher (Roberts 1917). Andrews et al. (1983) unterscheiden für Kirschen die vier in Abb. 6 dargestellten Stadien während des Enthärtens bzw. der Kälte-De-Akklimation im Frühling.

In der Ruhephase besitzen noch geschlossene Blütenknospen die Fähigkeit zum ‘Deep supercooling’. In der Übergangsphase beginnen die Knospen zu schwellen und erreichen schließlich das Stadium des Knospenaufbruchs. Sie verlieren dann langsam die Fähigkeit zum ‘supercooling’ (Abb. 6). In der dritten Phase, vor der Vollblüte – Kelchblätter geöffnet – liegt die Frosttoleranz bei $-4,6^{\circ}\text{C}$. In der letzten, vierten frostempfindlichen Phase – Kelchblätter geöffnet bis Blütenfall –, sind Blüten und junge Früchte am frostempfindlichsten und erfrieren bei $-2,7^{\circ}\text{C}$ (Andrews et al. 1983).

Abb. 6 Saisonale Entwicklung der Frosttoleranz im Laufe der Knospenentwicklung

Prozess der Eiskristallbildung

Voraussetzung für die Eiskristallisation in einer Pflanzenzelle ist, dass Wassermoleküle einen ersten Kristallansatz vorfinden. Das Verständnis dieses Prozesses könnte dazu beitragen, den Prozess so zu beeinflussen, dass Frostschäden an einer ganzen Reihe landwirtschaftlicher Kulturen vermindert oder verhindert werden (Wisniewski et al. 2003). Die osmotisch wirksamen Substanzen in den Pflanzenzellen (Tab. 3) reduzieren den Gefrierpunkt und damit die Eiskristallbildung unter 0°C , wobei die Zahl der freien Wassermoleküle eine Rolle spielt und mit sinkenden Temperaturen abnimmt (Franks und Jones 1987; Pearce 2001). Wenn sich die Eiskristalle *homogen* bilden, geschieht dies autonom, d.h. von einem Eiskeim aus. Dagegen ist die *Eiskristallbildung durch Eiskeim fördernde Substanzen heterogen* (Wisniewski et al. 2014) und kann durch Eiskeim fördernde Bakterien, Schmutzteilchen, kleinste Sandkörner und Staub über einen breiten negativen Temperaturbereich von 0 bis -38°C hervorgerufen werden (Friedrich und Fischer 2000; Pearce 2001). Eiskeim fördernde Substanzen auf (oder in) der Pflanzenzelle müssen mit freien Wassermolekülen in Kontakt kommen, um Eiskeimbildung auf der Pflanze oder Zelle auszulösen. Die Eiskristalle dringen dann entweder durch die Pflanzenoberfläche durch Kutikularrisse oder Stomata und bewirken Eis-(keim-) und Kristallbildung in

Abb. 7 Eiskristallbildung: extrazellulär (in den Interzellularen, links) und intrazellulär in der Zelle (rechts)

der Pflanzenzelle (Pearce 2001; Gusta und Wisniewski 2013).

Die Entstehung der Eiskristalle an den Eiskeimen hängt ab von der Verfügbarkeit von Anti-Freeze Proteinen (AFP) und Eiskeim fördernden Proteinen, die an der Membran von Eiskeim fördernden Bakterien wie *Pseudomonas syringae* (Hirano und Upper 2000) und *Erwinia amylovora* (Feuerbrand) Bakterien verankert sind. Ohne heterogene Eiskeime besitzt Wasser die Fähigkeit zum ‘supercooling’. Im Temperaturbereich von 0 bis ca. -5°C wird ‘supercooling’ vorwiegend durch das Vorhandensein von Eiskeim fördernden Bakterien beschränkt; sie gelten daher als verantwortlich für die Eiskristallbildung und damit Gewebeschädigung (Hirano und Upper 2000). Birnen erfrieren ohne solche Bakterien bei -5°C , aber mit ihnen bereits bei -2°C . Der Grad der Frostschädigung ist damit eine Funktion der vorhandenen Bakterien-Population. Sie können den Prozess der Eiskeim- bzw. Kristallbildung beeinflussen und möglicherweise die Fähigkeit des Wassers in den Xylemgefäßen des Baumstammes zum ‘supercooling’ verringern (Lee et al. 1995; Wisniewski et al. 2014).

Regulierung der Eiskristallbildung – Anti-Freeze Proteine (AFP)

Wenn die Pflanzen beginnen zu erfrieren, bewegt sich das Wasser aus der Pflanzenzelle und gefriert extrazellulär, d. h. auf der Oberfläche von Pflanzenzellen bzw. deren Interzellularräumen (Abb. 7) (Burke et al. 1976). Bei langsamen extrazellulären Gefriervorgängen können große Mengen Eiskristalle entstehen, die die Pflanzenzellen in der Rinde, in Knospenschuppen und am Blütenboden (Blütenknospen als auch vegetative Knospen) von Bäumen in gemäßigten Klimaten aber nicht schädigen (Ashworth et al. 1992; Pearce 2001; Wisniewski et al. 2014).

Gefrier-Kinetikstudien von Olien (1965) deuten auf ein Zusammenspiel der Polymere der Zellmembran mit der Eis-Flüssigkeitsphase. Anti-Freeze Proteine (AFP) adsorbieren an der Eiskristalloberfläche. Auch wenn ihr Einfluss für die Gefrierpunktniedrigung unter 1°C liegt und sie nicht das Erfrieren verhindern können, beeinflussen sie aber die Größe und Form der Eiskristalle (Griffith et al. 2005) derart, dass sich kleine und unregelmäßige, für die Zelle vergleichsweise harmlose intrazelluläre Eiskristalle bilden, die schmelzen, bevor sie die Zellwand erreichen (Olien 1965; Burke et al. 1976). Die Größe der Eiskristalle spielt eine große Rolle bei extrazellulärem Erfrieren (Abb. 6) von Blütenorganen mit der Fähigkeit zum ‘supercooling’ (bis zum Knospenschwellen; Tab. 4). Da Wasser im Zustand des ‘supercooling’ als flache, runde Kristalle gefriert, sind diese Eiskristalle zu groß, um die Membran oder Zellwand zu durchdringen (Sakai und Larcher 1987).

Muster der Eiskristallbildung

Der Gefrierverlauf in der Pflanzenzelle hängt ab von der Zell-Anatomie, dem Grad der Kältehärtung des Baumes (in Abhängigkeit des Entwicklungsstadiums), des Wassergehaltes und von der Geschwindigkeit des Abkühlens/ Gefrierprozesses (Sakai und Larcher 1987). Die Eiskristallbildung kann dann in drei verschiedenen Mustern erfolgen:

1. **Kontinuierliches Gefrieren:** In homogenen Pflanzenorganen wie den Parenchymzellen oder den uniform aufgebauten Blättern mit kohärenten Interzellularräumen, verläuft das Gefrieren kontinuierlich sobald Eiskristallbildung stattfindet (Sakai und Larcher 1987).
2. **Sequenzielles Gefrieren:** Ein mit Wasser gefülltes Pflanzenorgan gefriert als erstes, was charakteristisch für die Wurzeln und Sprossachsen krautartiger Pflanzen ist. In Blättern gefrieren normalerweise nur die Interzellularräume, sodass das Blatt auch nach dem Frost noch (partiell) funktionsfähig ist (Sakai und Larcher 1987).
3. **Diskontinuierliches Gefrieren:** Knospen und Samen von Bäumen, die ‘supercoolen’, gefrieren diskontinuierlich. Während Zellteile, die ‘supercoolen’ (z. B.: Blüten-Primordien), bei tiefen Temperaturen gefrieren, werden Zellteile, die nicht ‘supercoolen’ können (z. B.: Knospenschuppen), bei höheren Temperaturen gefrieren (Sakai und Larcher 1987).

Mit der Entwicklung der Knospen (Tab. 5) werden die Gewebestrukturen zunehmend komplex. Die Gewebemasen erhöhen sich um ein Vielfaches, der Wassergehalt steigt und die Farbe der Knospen verändert sich von braun zu rosa und weiß (Proebsting 1982). Bei einem Frostereignis können nun, anstatt der ganzen Blüte, einzelne Blütenorgane durch unterschiedliche Temperaturen verbräunen und sterben (Proebsting 1982). Dies bedeutet, dass sich die verschiedenen Organe des Blüten-Primordiums in ihrer Frosthärte unterscheiden sobald das Knospenschwellen beginnt. Dabei scheint der Griffel am empfindlichsten zu sein, gefolgt von den Antheren, der Blütenkrone, des Blütenkelches und des Blütenstiels (Quamme 1974).

Gefriergeschwindigkeit

Die Gefriergeschwindigkeit beeinflusst das Muster der Eiskristallbildung und die Größe der Eiskristalle (Burke et al. 1976). Während eine schnelle Gefriergeschwindigkeit zu einer hohen Anzahl kleiner Eiskristalle führt, resultiert eine langsame Gefriergeschwindigkeit in weniger, dafür aber großen Eiskristallen. Schnelles Gefrieren hindert das Wasser außerdem daran, zu bevorzugten extra-zellulären Stellen zu diffundieren (Abb. 8). Dies führt zur intrazellulären Eiskristallbildung, wodurch die Pflanzenzellen mechanisch belastet und geschädigt werden (Olien 1967). Um den Zell-

Tab. 5 Phänologiestadien der 'Montmorency' Sauerkirsche und BBCH-Skala nach Meier et al. (1994) als internationale Referenz mit kritischen Erfrier-Temperaturen

Entwicklungsstadium	BBCH (Meier et al. 1994)	Entwicklung	Kritische Erfrier-Temperaturen
Winterruhe	00		-28 °C
Knospenschwellen	51		-9 °C
Knospenaufbruch	53		-5 °C
Kelchblätter geöffnet	57		-5 °C
Ballonstadium	59		-2 °C
Vollblüte	65		-2 °C
Abgehende Blüte	67		-2 °C
Fruchtwachstum	75		-2 °C

Abb. 8 Verlauf der Eiskristallisation bei langsamer (a) und schneller (b) Unterkühlung

tod durch mechanische Überlastung der Zellwand durch Eiskristallbildung zu verhindern, sind niedrige Gefriereschwindigkeiten wichtig. Freies Wasser in den Pflanzenzellen kristallisiert bzw. gefriert zwischen 0 °C und –10 °C (Burke et al. 1976); bei langsamen Gefriereschwindigkeiten bilden sich extra-zelluläre Eiskristalle an bevorzugten Orten (Wiegand 1906).

Nachblüte und Blüte am einjährigen Holz

Viele Obstbäume reagieren auf einen Spätfrost mit einer Nachblüte zusätzlich zur zeitlichen Blühfolge, z. B. beim Apfel mit bis zu 10 Tagen späterer Blüte am einjährigen Holz.

Maßnahmen in der Obstanlage

Einfache Maßnahmen in der Obstanlage könnten bei verfrühtem Temperaturanstieg im Winter/Frühling die Nutzung vorhandener Unterkronenberegnung (Abb. 9a) oder Überdachungen zur Kühlung sein, sofern kein Schneerisiko vorliegt. So werden im Nordwesten Chiles bei unzureichendem

Kältereiz (Chilling) in warmen Wintern (Yuri und Blanke 2020) die Hagelnetze aufgespannt (Abb. 9b). Der Verlust der Frosttoleranz-Mechanismen während der De-Akklimation kann so möglicherweise verzögert werden.

Danksagung Wir danken dem DAAD für das Promos-Stipendium für die Abschlussarbeiten für den ersten Autor zur Durchführung der Versuche an der Michigan State University und Abschluss ihrer Masterarbeit, Rodríguez Ferreyra für Abb. 9b und Daniel Zinsmeister für kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Funding Open Access funding provided by Projekt DEAL.

Interessenkonflikt L. Hillmann, T. Einhorn und M. Blanke geben an, dass kein Interessenkonflikt besteht.

Open Access Dieser Artikel wird unter der Creative Commons Namensnennung 4.0 International Lizenz veröffentlicht, welche die Nutzung, Vervielfältigung, Bearbeitung, Verbreitung und Wiedergabe in jeglichem Medium und Format erlaubt, sofern Sie den/die ursprünglichen Autor(en) und die Quelle ordnungsgemäß nennen, einen Link zur Creative Commons Lizenz beifügen und angeben, ob Änderungen vorgenommen wurden.

Die in diesem Artikel enthaltenen Bilder und sonstiges Drittmaterial unterliegen ebenfalls der genannten Creative Commons Lizenz, sofern sich aus der Abbildungslegende nichts anderes ergibt. Sofern das be-

Abb. 9 (a) Unterkronenberegnung und (b) Aufspannen von Hagelnetzen über Süßkirschen im Winter in Valparaiso, im Nordwesten Chiles – damit verdoppelt sich hier in warmen Wintern der Kältereiz bzw. die Chilling hours. (Foto: R. Ferreyra)

treffende Material nicht unter der genannten Creative Commons Lizenz steht und die betreffende Handlung nicht nach gesetzlichen Vorschriften erlaubt ist, ist für die oben aufgeführten Weiterverwendungen des Materials die Einwilligung des jeweiligen Rechteinhabers einzuholen.

Weitere Details zur Lizenz entnehmen Sie bitte der Lizenzinformation auf <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.de>.

Literatur

- Andrews PK, Proebsting EL (1987) Effects of temperature on the deep supercooling characteristics of dormant and deacclimating sweet cherry flower buds. *J Am Soc Hort Sci* 112(2):334–340
- Andrews PK, Proebsting EL, Gross DC (1983) Differential thermal analysis and freezing injury of deacclimating peach and sweet cherry reproductive organs. *J Am Soc Hort Sci* 108:755–759
- Ashworth EN, Abeles FB (1984) Freezing behavior of water in small pores and the possible role in the freezing of plant tissues. *Plant Physiol* 76(1):201–204
- Ashworth EN, Rowse DJ (1982) Vascular development in dormant *Prunus* flower buds and its relationship to supercooling. *HortScience* 17:790–791
- Ashworth EN, Willard TJ, Malone SR (1992) The relationship between vascular differentiation and the distribution of ice within *Forsythia* flower buds. *Plant Cell Environ* 15(5):607–612
- Blanke MM, Kunz A (2009) Auswirkungen rezenter Klimaveränderungen auf die Phänologie von Kernobst am Standort Klein-Altendorf. *Erwerbs-Obstbau* 51(3):101–114. <https://doi.org/10.1007/s10341-009-0086-3>. (Schwerpunkthema Klimawandel im Obstbau)
- Bonhomme M, Rageau R, Lacombe A, Gendraud M (2005) Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrate contents of vegetative and floral primordial and nearby structures of peach buds (*Prunus persica* L. Batsch). *Sci Hort* 105:223–240
- Burke MJ, Gusta LV, Quamme HA, Weiser CJ, Li PH (1976) Freezing and injury in plants. *Annu Rev Plant Physiol* 27(1):507–528
- Chambers R, Hale HP (1932) The formation of ice in protoplasm. *Proc Roy Soc Ser B Lond* 110(767):336–352
- Dalhaus T, Schlenker W, Blanke M, Bravin E, Finger R (2020) The apple does not fall far from the weather. *Scientific Reports* 10 (im Druck)
- Erez A, Faust M, Line MJ (1998) Changes in water status in peach buds on induction, development and release from dormancy. *Sci Hort* 73:111–123
- Faust M, Liu D, Millard MM, Stutte GW (1991) Bound versus free water in dormant apple buds—a theory for endodormancy. *HortScience* 26(7):887–890
- Faust M, Erez A, Rowland LJ, Wang SY, Norman HA (1997) Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release. *HortScience* 32(4):623–628
- Franks F, Jones M (1987) Biophysics and biochemistry at low temperatures. *FEBS Lett* 220(2):391–391
- Friedrich G, Fischer M (2000) Physiologie der Obstgehölze, 3. Aufl. Ulmer, Stuttgart
- Griffith MC, Lumb C, Wiseman SB, Wisniewski M, Johnson RW, Marangoni AG (2005) Antifreeze proteins modify the freezing process in planta. *Plant Physiol* 138(1):330–340
- Gusta LV, Wisniewski M (2013) Understanding plant cold hardiness: an opinion. *Physiol Plantarum* 147(1):4–14
- Hillmann L, Kaufmann H, Blanke MM (2016) Bioindikatoren für den Dormanzstatus bei Obstgehölzen – ein Review. *Erwerbs-Obstbau* 58:141–157. <https://doi.org/10.1007/s10341-016-0284-8>
- Hirano SS, Upper CD (2000) Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudo-monas syringae*—a pathogen, ice nucleus, and epiphyte. *Microbiol Mol Biol Rev* 64(3):624–653
- ILA (2016) Illustrierende Aufgaben zum LehrplanPlus, Realschule, Fach Biologie, Jahrgangsstufe 5, „Die Vielfalt der Blütenpflanzen – Verschiedene Pflanzenfamilien an ausgewählten Beispielen“ (Stand: 10.12.2016). https://www.lehrplanplus.bayern.de/sixcms/media.php/72/B5_LB_4_Pflanzenfamilien.pdf. Zugriffen: 19. Juli 2018
- Ishikawa M (1984) Deep supercooling in most tissues of wintering *Sassa senanensis* and its mechanism in leaf blade tissues. *Plant Physiol* 75(1):196–202
- Kadir SA, Proebsting EL (1994) Various freezing strategies of flower-bud hardiness in *Prunus*. *J Am Soc Hort Sci* 119(3):584–588
- Lee RE, Warren GJ, Gusta LV (1995) Biological ice nucleation and its applications. APS Press, Minneapolis
- Levitt J (1972) Response of plants to environmental stresses. No. 581.24 L4
- Marquat C, Vandamme M, Gendraud M, Petel G (1999) Dormancy in vegetative buds of peach: relation between carbohydrate absorption potentials and carbohydrate concentration in the bud during dormancy and its release. *Sci Hort* 79:151–162
- Mathers HM (2004). Supercooling and cold hardiness in sour cherry germplasm: flower buds. *J Am Soc Hort Sci* 129(5):675–681
- Meier U et al (1994) Phänologische Entwicklungsstadien des Kernobstes (*Malus domestica* Borkh. und *Pyrus communis* L.), des Steinobstes (*Prunus*-Arten), der Johannisbeere (*Ribes*-Arten) und der Erdbeere (*Fragaria* × *ananassa* Duch.). *Nachrichtenbl Dtsch Pflanzenschutzdienst* 46:141–153
- Modlibowska I (1962) Some factors affecting supercooling of fruit blossoms. *J Hort Sci* 37(4):249–261
- Modlibowska I, Rogers WS (1955) Freezing of plant tissues 3. *J Expt Bot* 6(3):384–391
- Olien CR (1965) Interference of cereal polymers and related compounds with freezing. *Cryobiology* 2(2):47–54
- Olien CR (1967) Freezing stresses and survival. *Ann Rev Plant Phys* 18(1):387–408
- Palonen P, Buszard D (1997) Current state of cold hardiness research on fruit crops. *Can J Plant Sci* 77(3):399–420
- Pearce RS (2001) Plant freezing and damage. *Ann Bot* 87(4):417–424
- Proebsting EL (1970) Relation of fall and winter temperatures to flower bud behavior and wood hardiness of deciduous fruit trees. *HortScience* 5:422–424
- Proebsting EL (1982) Cold resistance of stone fruit flower buds. State University Cooperative Extension, Washington
- Proebsting EL, Mills HH (1972) Comparison of hardiness responses in fruit buds of ‘Bing’ cherry and ‘Elberta’ peach. *J Am Soc Hort Sci* 97(6):802
- Quamme HA (1974) An exothermic process involved in the freezing injury to flower buds of several *Prunus* species. *J Am Soc Hort Sci* 99(4):315–318
- Quamme HA (1985) Avoidance of freezing injury in woody plants by deep supercooling. *Acta Hort* 168:11–30
- Quamme HA (1995) Deep supercooling in buds of woody plants. In: Biological ice nucleation and its applications. APS Press, St. Paul
- Quamme HA, Layne REC, Ronald WG (1982) Relationship of supercooling to cold hardiness and northern distribution of several cultivated and native *Prunus* species and hybrids. *Can J Plant Sci* 62:137–148
- Roberts RH (1917) Winter injury to cherry blossom buds. *Proc Am Soc Hort Sci* :105–110
- Rodrigo J (2000) Spring frosts in deciduous fruit trees-morphological damage and flower hardiness. *Sci Hort* 85(3):155–173
- Sakai A, Larcher W (1987) Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress Bd. 62. Springer, Berlin Heidelberg
- Schwartau H (2018) 65 % weniger deutsche Äpfel. *Fruchthandel Mag* 20:10–11
- Stepulaitiene I, Zebrauskiene A, Stanys V (2013) Frost resistance is associated with development of sour cherry (*Prunus cerasus* L.) generative buds. *Zemdirbyste Agric* 100(2):175–178
- Szabó Z, Nyéki J, Soltész M (1996) Frost injury to flower buds and flowers of cherry varieties. In: Hampson (Hrsg) II International Cherry Symposium *Acta Hort*, Bd. 410, S 315–322

- Walther E (2017) Landesbetrieb Hessen: In: Süddeutsche Zeitung Ausgabe 28. Juni 2017
- Wenden B, Campoy JA, Jensen M, Lopez-Ortega G (2017) Climatic limiting factors: temperature. In: Quero-Garcia J, Iezzoni A, Pulawska J, Lang G (Hrsg) Cherries: botany, production and uses. COST and CAB international, Wallingford, S 166–188
- Wiegand KM (1906) Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. *Bot Gazette* 41(6):373–424
- Wisniewski M, Bassett C, Gusta LV (2003) An overview of cold hardiness in woody plants: seeing the forest through the trees. *HortScience* 38(5):952–959
- Wisniewski M, Gusta LV, Neuner G (2014) Adaptive mechanisms of freeze avoidance in plants: a brief update. *Env Expt Bot* 99:133–140
- Wisniewski M, Lindow SE, Ashworth EN (1997) Observations of ice nucleation and propagation in plants using infrared video thermography. *Plant Physiol* 113(2):327–334
- Yooyongwech S, Horigane AK, Yoshida M, Yamaguchi M, Sekozawa Y, Sugaya S, Gemma H (2008) Changes in aquaporin gene expression and magnetic resonance imaging of water status in peach tree flower buds during dormancy. *Physiol Plant* 134:522–533
- Blanke MM, Yuri A (2020) Chile – Exportrekorde im Obstbau im Schatten der Anden. *Erwerbs-Obstbau*. <https://doi.org/10.1007/s10341-020-00474-1>

Laura Hillmann studiert seit dem WS 2012/13 an der Universität Bonn Agrarwissenschaften und macht ihren Master mit dem Schwerpunkt Nutzpflanzenwissenschaften. Im Rahmen ihrer Bachelorarbeit bearbeitete sie als Literaturarbeit mögliche Bioindikatoren zur Bestimmung des Dormanzstatus der Obstgehölze, die 2016 im *Erwerbs-Obstbau* veröffentlicht wurde. Mit Unterstützung eines Promos-Stipendiums des DAAD untersuchte sie im Rahmen ihrer Masterarbeit die Frostanfälligkeit von Sauerkirschen an der Michigan State University in den USA. Nach dem Masterabschluss in Nutzpflanzenwissenschaften strebt sie eine Promotion/Post-Graduate an; ihr besonderes Interesse liegt in der Gartenbauwissenschaft.