

## Veränderungen des Aminosäuregehaltes von Rebenorganen bei Befall durch die Reblaus (*Dactylosphaera vitifolii* Shimer)

von

G. RILLING, A. RAPP und K.-H. REUTHER

### Changes in the content of amino acids in grapevine organs infested by phylloxera (*Dactylosphaera vitifolii* Shimer)

**S u m m a r y.** — In a number of species, hybrids and cultivars of the genus *Vitis*, the amino acids of fully developed phylloxera galls in roots and leaves were determined in comparison with those of non-infested organs.

In the root galls, the total amount of insoluble amino acids is frequently raised. The total free amino acids may be increased or decreased. The proportions of the single constituents of the insoluble fraction are similar in root galls and in normal roots. Among the free compounds of the root galls, the percentage of glutamine in particular, which is at a very high level in normal roots, shows a decrease, although it is still dominant.

In the leaf galls, the insoluble-amino-acid fraction is reduced nearly in all cases, compared to normal leaves, while the total amount of free amino acids is usually augmented. As with root material, there is no marked difference in the proportion of insoluble amino acids in galled and normal leaf tissues. In the free-amino-acid fraction of the leaf galls, glutamine is extremely accumulated; asparagine, histidine, and arginine are also increased, the proportions of glutamic acid,  $\gamma$ -amino butyric acid, aspartic acid, serine, threonine, and alanine being decreased.

Differences in the amino acid composition of the various grapevines investigated are not related to their resistance against phylloxera or to their galling reaction. The results are discussed as to nutrition of phylloxera and to apparent metabolic changes of the host plants due to cecidogenesis.

### Einleitung

Wachstum und Vermehrung pflanzensaugender Insekten oder Milben bzw. das sortenspezifische Resistenzverhalten von Kulturpflanzen gegen solche Parasiten sind aufgrund zahlreicher Untersuchungen mit der Verfügbarkeit von Stickstoffverbindungen, vor allem von Aminosäuren, im Pflanzensaft korreliert. Eine derartige Beziehung besteht z. B. nach AUCLAIR *et al.* (1957) sowie MALTAIS und AUCLAIR (1962) zwischen der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* und Erbsenvarietäten. Auch bei zwei Rebenparasiten, der Pentatomide *Edessa meditabunda* (ALMELA PONS und TRIONE 1972) und der Tetranychide *Eotetranychus carpini* (CHABOUSSOU *et al.* 1973) wird eine ähnliche Abhängigkeit vom Aminosäurenangebot der jeweiligen Wirtsrebe angenommen. Eine Pflanze gilt in diesen Fällen dann als resistent, wenn an ihr die Entwicklung des Parasiten unterbunden oder eingeschränkt ist (Antibiose). Im Verhältnis Rebe:Reblaus beurteilen wir hingegen aus züchterischen und weinbaulichen Gründen eine andere Form der Resistenz als positiv: Das Insekt kann sich zwar an der Pflanze normal entwickeln; diese wird jedoch durch den Befall nicht nachhaltig geschädigt (Eusymbiose, Toleranz). Es kann vermutet werden, daß mit Gallenbildungen, wie sie hierbei durch die Reblaus ausgelöst werden, auch eine Verbesserung ihrer Ernährungsbedingungen verbunden ist; denn die Reblaus ist ja normalerweise nicht in der Lage, an unveränderten Rebenorganen zu leben. In diesem Zusammenhang stellen sich Fragen wie diese:

- Inwiefern weichen Reblausgallen in ihrer Aminosäurezusammensetzung von entsprechenden Normalgeweben ab?
- Spiegelt sich das unterschiedliche Resistenzverhalten verschiedener Rebenarten, -artbastarde oder -sorten bzw. ihre abgestufte Vergallungsreaktion, die von Lokalläsionen bis zu wohlausgebildeten Gallen an Wurzeln und Blättern reicht, in der jeweiligen Aminosäurezusammensetzung dieser Pflanzen wider?
- Können Beziehungen zwischen dem Aminosäuregehalt der Gallenbildungen und dem Wachstumszustand der Reblaus, charakterisiert z. B. durch ihr Gewicht, abgeleitet werden?
- Entsprechen eventuelle biochemische Veränderungen in den Cecidien dem auf indirektem Wege (RILLING *et al.* 1974) ermittelten Aminosäurebedarf der Reblaus?
- Wie sind vorkommende Abweichungen von der normalen Aminosäurezusammensetzung aus pflanzenphysiologischer Sicht zu interpretieren?

Schon MOLLARD (1913) stellte in Insektengallen eine Zunahme löslicher Stickstoffverbindungen im Vergleich zu komplexeren Bindungsformen fest (vgl. auch MARESQUELLE und MEYER 1965, DERZHAVINA und SOBETSKII 1971). Auch die Gallenbildungen der Reblaus wurden verschiedentlich auf ihren Gehalt an Stickstoffsubstanzen untersucht. Die frühesten Stickstoffanalysen an reblausvergallten Rebenblättern hat wohl PANTANELLI (1909) vorgenommen. Nachdem PRINZ (1940, zit. bei BLAGO-WEWESTSCHENSKII 1955) in seiner Theorie der Reblausresistenz, die auf dem unterschiedlichen Wirkungsgrad proteolytischer Speichelenzyme bei verschiedenen Rebenformen basiert, die Bedeutung löslicher Proteinbestandteile in der Reblausnahrung herausgestellt hatte, wurde das Problem der Stickstoffverbindungen in den Rebenorganen unter dem Aspekt der Reblausresistenz bzw. der Vergallung in der neueren Zeit wiederholt bearbeitet. Die Untersuchungen folgender Autoren seien genannt:

- HENKE (1961): Aminosäurezusammensetzung der Hydrolysate unbefallener Blätter von Rebentypen unterschiedlicher Vergallungspotenz.
- ZOTOV und SOKOLOVSKAYA (1961), SOKOLOVSKAYA (1966), ZOTOV *et al.* (1966), ZOTOV und GADIEV (1970): Proteingebundene Aminosäuren in Nodositäten sowie Blattgallen bzw. Lokalläsionen einer reblausresistenten Wildrebenkreuzung und einer *V. vinifera*-Sorte im Vergleich zu Normalorganen.
- WARICK und HILDEBRANDT (1966): Freie Aminosäuren in Rebenblättern und Reblausblattgallen sowie Protein- und Gesamtstickstoff im Zusammenhang mit Analysen von Gewebekulturen aus Rebensprossen und Reblausgallen.
- BESSE und GÖTZ (1969): Aminosäuren im Hydrolysat von Reblaus- und Pockenmilbengallen im Vergleich zu Blatthydrolysaten.
- SCHAEFER (1971, 1972, 1974): Lösliche und unlösliche Stickstoffverbindungen sowie Proteilmuster von Blattmaterial verschiedener Rebenarten, -bastarde und -sorten unter Berücksichtigung des Gallenstadiums sowie des Gallennachbargewebes.
- Während unserer Untersuchungen erschienen ferner drei Beiträge von GINKU (1971 a, b und c), in denen ebenfalls die löslichen und proteingebundenen Aminosäuren sowie die Proteinfractionen von Reblausblattgallen und Rebenblättern verschieden resistenter Rebenformen behandelt werden.

Zahlreiche Untersuchungen befassen sich mit der Aminosäurezusammensetzung gesunder Reben, wobei Beeren und Traubensaft besondere Aufmerksamkeit fanden. Hier sei auf Arbeiten an vegetativen Rebenorganen verwiesen:

- DURMISHIDZE und KHACHIDZE (1959, 1960), BIBLINA und BIBLINA (1963), KLIEWER und NASSAR (1966), KLIEWER *et al.* (1966), NASSAR und KLIEWER (1966), STOEVE *et al.* (1966),

KLIEWER (1967), KHACHIDZE und MATIKASHVILI (1971), MELKONYAN und DAVTYAN (1971), DUDNIK und KHRENOVSKOV (1972), KHACHIDZE (1973), KHACHIDZE und MATIKASHVILI (1973), KHACHIDZE *et al.* (1973), MILOSAVLJEVIĆ und NIKOLIĆ (1974). Während hierbei u. a. auch die alters- bzw. jahreszeitlich bedingten Veränderungen berücksichtigt werden, weisen ISODA (1961), BESSE und GÖTZ (1963), auch STOEV *et al.* (1966), sowie KLIEWER und COOK (1971) vor allem auf die Bedeutung der Mineralstoffversorgung der Pflanze hin. Solche Faktoren, aber auch unterschiedliche Extraktions- und Nachweisverfahren, dürften mitverantwortlich dafür sein, daß die Befunde der verschiedenen Autoren im einzelnen nur sehr schwer miteinander verglichen werden können. Soweit sie in Beziehung zu unseren Daten zu setzen sind, wird auf sie noch bei der Besprechung der Versuchsergebnisse einzugehen sein.

### Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden an einer Reihe von *Vitis*-Arten, -Artbastarden und -Sorten unterschiedlichen Resistenzgrades — im folgenden als Rebenformen bezeichnet — durchgeführt:

- V. labrusca*
- V. aestivalis*
- V. berlandieri*
- V. cordifolia*
- V. cinerea* ARNOLD
- V. rupestris* DU LOT
- V. rupestris* ST. GEORGES
- V. rupestris* 187 G.
- V. riparia* 1 G. ENGERS
- V. longii*
- V. berlandieri* × *V. riparia* KOBER 5 BB
- V. berlandieri* × *V. riparia* KOBER 125 AA
- V. berlandieri* × *V. riparia* Selektion Oppenheim 4
- V. riparia* × *V. vinifera* „Gamay“ 595 OBERLIN
- Aris: (*V. riparia* × *V. vinifera* „Gamay“ 7160 OBERLIN) × *V. vinifera* „Riesling“ Geisenheim 26; *V. vinifera* „Trollinger“ × *V. riparia* 26 G.
- Siegfriedrebe: *V. vinifera* „Riesling“ × (*V. riparia* × *V. vinifera* „Gamay“ 595 OBERLIN)
- V. vinifera* „Blauer Spätburgunder“
- V. vinifera* „Blauer Trollinger“
- V. vinifera* „Müller-Thurgau“
- V. vinifera* „Grüner Silvaner“
- V. vinifera* „Morio-Muskat“
- V. vinifera* „Blauer Portugieser“
- V. vinifera* „Weißer Gutedel“

Bei den Versuchspflanzen handelte es sich um frisch herangezogene Stecklinge, die im Gewächshaus bei Langtag auf einem standardisierten Bodengemisch gehalten und einige Wochen nach dem Austrieb sowohl am Sproß als auch an den Wurzeln mit Rebläusen infiziert wurden. (Unter Gewächshausbedingungen entwickeln sich auch an *V. vinifera*-Sorten Blattgallen.) In der vorliegenden Untersuchung wurden nur vollausgebildete — „reife“ — Cecidien analysiert; diese sind durch vitale Adulttiere gekennzeichnet, die sich auf dem Höhepunkt ihrer Legetätigkeit befinden. An den Sprossen der Gewächshauspflanzen lag dieses Gallenstadium am 3./4. voll-

entfalteten Blatt, von apikal her gezählt, vor. Kontrollmaterial wurde von entsprechend inserierten Blättern nichtinfizierter Reben entnommen. Bei den Nodositäten wurde darauf geachtet, daß keine Faulstellen vorhanden waren. Die Entnahme des zugehörigen Vergleichsmaterials erfolgte im distalen Wurzelbereich reblausfreier Pflanzen, wobei wir uns an der Färbung und Stärke der nodositätentragenden Saugwurzeln orientierten.

Auch vom Nachbargewebe der Blatt- und Wurzelgallen wurden Proben gesammelt, die sich in ihrer Aminosäurenausstattung sowohl von Normalorganen wie von Gallenbildungen unterschieden (vgl. SCHAEFER 1974). Da die Analyseergebnisse jedoch, wahrscheinlich als Folge der schwer festzulegenden Abgrenzung dieser Nachbarbezirke, nicht einheitlich sind, werden sie hier nicht wiedergegeben.

Da die infizierten Pflanzen normalerweise an Sproß und Wurzeln vergallt waren, stellt sich die Frage, ob Wechselwirkungen zwischen ober- und unterirdischen Organen die lokal im Zuge der Cecidogenese entstandenen Veränderungen überlagern können. Diese Möglichkeit glauben wir ausschließen zu können, da bei partiellem Ausbleiben der Vergallung, an der Wurzel z. B. bei *V. berlandieri*, am Blatt bei *V. rupestris* St. GEORGES, dieselben biochemischen Veränderungen wie bei total vergallten Rebenformen zu beobachten waren.

Die Proben wurden, nach Entfernung der Rebläuse und ihrer Eier von den Cecidien, eingefroren und gefriergetrocknet. Zur Aufarbeitung wurde das Material pulverisiert, mit einem Überschuß von 80%igem Äthanol 2 Std. lang extrahiert und 3 min lang bei 3000 U/min zentrifugiert. Der mit Äthanol nachgewaschene Rückstand wurde erneut zentrifugiert. Die vereinigten Überstände wurden am Rotationsverdampfer bei einer Wasserbadtemperatur von ca. 40 °C getrocknet. Die unlöslichen Rückstände wurden mit 6 n HCl bei 105 °C 20 Std. lang hydrolysiert. Die quantitative Bestimmung der Aminosäuren wurde mit einem automatischen Aminosäureanalysator (BC 200, Bio Cal), anfänglich nach dem Verfahren von SPACKMAN *et al.* (1958), später nach KEDENBURG (1971) vorgenommen.

### Ergebnisse und Diskussion

#### Wassergehalt und unlöslicher Rückstand des Pflanzenmaterials

Schon durch die Untersuchungen MOLLIARDS (1913) ist bekannt, daß Gallenbildungen allgemein einen niedrigeren Gehalt an Trockensubstanz aufweisen als die entsprechenden Normalgewebe (vgl. auch MARESQUELLE und MEYER 1965). Auch die Blattgallen der Reblaus folgen dieser Regel, wie frühere Untersuchungen (NEWCOMB 1951, ANDERS *et al.* 1963, SCHAEFER 1972, 1974) und unsere eigenen Befunde zeigen. Bei den reifen Blattgallen bestimmten wir ein durchschnittliches Trockengewicht — Jahrgänge und Rebenformen gemittelt — von 17,4% (14,8—24,8%) des Frischgewichtes gegenüber 21,9% (18,9—26,2%) bei unvergallten Blättern. Während die unbefallenen Wurzelspitzen nur ein mittleres Trockengewicht von 7,5% (5,2—10,0%) aufweisen, steigt dieses bei den ausgewachsenen Nodositäten auf 13,1% (9,2—17,9%) an (Werte des Jahres 1970 s. Tabelle 1). Ähnliche Verhältnisse stellte ZOTOV (1965) fest, wobei das Trockengewicht der Nodositäten bei einem reblautoleranten Artbastard stärker erhöht war als bei der untersuchten *V. vinifera*-Sorte. Dieses den Blattgallen gegenläufige Verhalten dürfte in erster Linie auf die oft sehr beträchtliche Ablagerung von Stärke in den Nodositäten zurückzuführen sein, die zwar lokal auch in den Blattgallen, aber doch weit weniger intensiv, zu beobachten ist (vgl. NIKLOWITZ 1955, HOFMANN 1957).

Tabelle 1

Trockengewicht (T.G.) und unlöslicher Rückstand (R.) von Reblauscecidien und Normalgeweben, bezogen auf das Frischgewicht (= 100%). Jahrgang 1970  
 Dry weight (T.G.) and insoluble residue (R.) of phylloxera galls and normal tissues related to fresh weight (= 100%).  
 Samples from 1970

Rebenform	T.G. %				R. %			
	Wurzel		Blatt		Wurzel		Blatt	
	normal	vergallt	normal	vergallt	normal	vergallt	normal	vergallt
Wildarten/Inter-								
spezifische Kreuzungen								
<i>V. cinerea</i>	9,2	—	26,2	—	4,6	—	17,6	—
Kober 5 BB	8,3	15,8	22,8	17,1	4,4	9,9	14,4	10,4
Oberlin 595	6,7	11,3	24,0	16,1	3,7	6,8	14,6	10,8
Aris	7,7	11,5	23,2	16,8	4,6	7,5	15,3	11,1
Siegfried	6,8	9,7	20,7	16,2	4,1	5,8	13,5	10,7
<i>V.-vinifera</i> -Sorten								
Trollinger	6,6	9,4	21,7	15,4	3,8	5,3	13,4	10,3
Müller-Thurgau	9,4	12,2	24,0	17,1	5,0	6,2	16,3	11,8
Silvaner	6,8	9,2	19,3	14,8	3,9	5,5	12,7	10,5

Die Menge des nach Alkoholextraktion verbleibenden Rückstandes der einzelnen Probenkategorien geht den Trockengewichtswerten parallel. So beläuft sich der äthanolunlösliche Rückstand von Blattgallen auf durchschnittlich 11,4% (8,9—15,8%) und von nichtbefallenen Blättern auf 14,2% (11,8—17,6%) des Frischgewichtes, während Nodositäten 6,7% (5,3—9,9%) und reblausfreie Wurzeln 3,9% (3,0—5,0%) ungelöste Substanz besitzen. Entsprechende Tendenzen teilt SCHAEFER (l. cit.) für Blattmaterial mit.

#### Unlösliche Aminosäuren

**Gesamtgehalt.** — Die Aminosäuren des Hydrolysates — in erster Linie handelt es sich hierbei um Proteinbausteine — erreichen in den nichtbefallenen distalen Wurzelteilen der acht untersuchten Rebenformen (Tabelle 2) Maximalkonzentrationen von ca. 10.000  $\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$  bzw. um 15.000  $\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$  In den frischen Nodositäten ist, mit Ausnahme von Trollinger, der Gehalt an unlöslichen Aminosäuren bis auf mehr als 250% der Kontrollwerte erhöht. Wegen des geringeren Sukkulenzgrades der Nodositäten ist diese Tendenz bei Trockenmaterial durchbrochen. Zorov und Mitarbeitern zufolge (s. Einleitung) ist die Konzentration der proteingebundenen Aminosäuren in Nodositäten von *V. riparia*  $\times$  *V. rupestris* 101–14 MG bleibend gesteigert, in befallenen Faserwurzeln von *V. vinifera* „Chasselas“ dagegen nach einem anfänglichen Anstieg unter das Normalniveau abgesunken. Für Müller-Thurgau und Silvaner konnten wir diesen Befund nicht bestätigen. Möglicherweise würden aber gealterte Nodositäten der beiden *V. vinifera*-Sorten ebenfalls abnehmende Tendenzen aufweisen.

Im nichtinfizierten Blattmaterial ist die Gesamtmenge der ungelösten Aminosäuren wesentlich höher als in den reblausfreien Wurzeln (maximal ca. 55.000  $\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$  oder über 28.000  $\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$ ). Umgekehrt ist ihr Gehalt in den Blattgallen mit einer untypisch erscheinenden Ausnahme (Kober 5 BB) gegenüber den Normalblättern drastisch abgesenkt (bei Silvaner auf 26% des Normalwertes, bezogen auf das Frischgewicht; s. Tabelle 3). Auch nach Besse und Götz (1969) sind in den Blattgallen von *V. berlandieri*  $\times$  *V. riparia* KOBER 125 AA alle (löslichen + unlöslichen) Aminosäuren bis auf eine Komponente (s. u.) vermindert. In dieselbe Richtung weist die von WARICK und HILDEBRANDT (1966), GINKU (1971 b) sowie SCHAEFER (1972, 1974) festgestellte Verringerung des Protein-, unlöslichen bzw. Gesamtstickstoffes in reifen Blattgallen. Die von Zorov *et al.* (1966) mitgeteilte starke Zunahme der (proteinogenen) Aminosäuren in Blattgallen konnten wir dagegen nicht beobachten.

**Die einzelnen Aminosäuren.** In den höchsten Konzentrationen sind nach unseren Analysendaten in den Wurzeln und Blättern aller untersuchten *Vitis*-Formen (Tabellen 4 und 5) Glutaminsäure, Asparaginsäure — diese machen meist jeweils mehr als 10% aus —, ferner Leucin und Lysin vorhanden. Glutaminsäure, Asparaginsäure und Leucin werden auch von KHACHIDZE und MATIKASHVILI (1971) für Wurzeln und von MILOSAVLJEVIĆ (1974) für Blätter von Reben als wichtige Vertreter der proteingebundenen bzw. der Gesamtaminosäuren genannt. Hinsichtlich der prozentualen Verteilung der einzelnen Aminosäuren sind nur relativ geringfügige Abweichungen sowohl zwischen den einzelnen Rebenformen als auch zwischen nichtbefallenen und vergallten Organen festzustellen. So sind in den Nodositäten der drei *V. vinifera*-Sorten die Glutaminsäure und Asparaginsäure jeweils prozentual erhöht, während sie bei den Kreuzungen mit amerikanischen Wildarten relativ verringert oder nicht verändert sind. Dieselben Tendenzen werden in den Blattgallen der *V. vinifera*-Sorten und der interspezifischen Kreuzungen bei



Tabelle 2

Gesamte unlösliche Aminosäuren in Wurzelmaterial verschiedener Rebenformen. Einklammerung: Prozentuale Veränderung bei den Nodositäten im Vergleich zu unbefallenen Wurzeln (= 100%). Jahrgang 1970

Total amount of insoluble amino acids in root tissues of some grapevines. Brackets indicate changes in the root galls as percentages of the total amounts in normal roots (= 100%). Samples from 1970

Rebenform	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$		$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	
	normal	vergallt	normal	vergallt
Wildarten/Inter-spezifische Kreuzungen				
<i>V. cinerea</i>	415	— —	451	— —
Kober 5 BB	606	915 (151)	730	579 ( 79)
Oberlin 595	361	918 (254)	602	813 (135)
Aris	1.042	1.620 (156)	1.353	1.409 (104)
Siegfried	461	1.183 (257)	678	1.220 (180)
<i>V. vinifera</i> -Sorten				
Trollinger	991	845 ( 85)	1.502	898 ( 60)
Müller-Thurgau	901	1.093 (121)	958	896 ( 94)
Silvaner	702	1.172 (167)	1.032	1.274 (123)

Prolin beobachtet. BESSE und GÖTZ (1969) stellten bei den Gesamtaminosäuren der Blattgallen eine starke Steigerung der Glutaminsäure gegenüber normalem Blattmaterial fest, die in unseren Analysen nicht auftritt. Sehr wahrscheinlich ist dieser hohe Glutaminsäureanteil auf freies Glutamin zurückzuführen, das bei der Hydrolyse desaminiert wird und das wir in der Tat bei den freien Aminoverbindungen der Blattgallen in einer überaus hohen Konzentration vorfanden (s. S. 207).

Verschiedene Autoren befaßten sich mit der Frage, ob Reben unterschiedlicher Reblausresistenz hinsichtlich der Aminosäurezusammensetzung ihrer Proteine voneinander abweichen und inwieweit darüber hinaus solche Rebenformen in der Proteinausstattung ihrer Gallenbildungen variieren können. Nach HENKE (1961), ebenso nach GINKU (1971 b, c) gleichen sich befallene und unanfällige Reben im Aminosäurenbestand bzw. der Fraktionszusammensetzung ihres Blatteiweißes. SOKOLOVSKAYA (1966) folgert hingegen aus veränderten Aminosäurenkonzentrationen auf eine gestörte Proteinsynthese in reblausbefallenen *V. vinifera*-Wurzeln und auf die Bildung abnormer Proteine bei der reblausresistenten Artkreuzung. Nach den diskoelektrophoretischen Untersuchungen von SCHAEFER (1971, 1972, 1974) ist die Blattvergallung mit Veränderungen der Proteinzusammensetzung verbunden, und auch die Proteinmuster der einzelnen Rebenformen variieren untereinander, ohne daß indessen bestimmte Beziehungen zum Resistenzverhalten aufgezeigt werden konnten. Die bei unseren Analysen zu beobachtenden prozentualen Differenzen sind zu wenig ausgeprägt, um hieraus auf mögliche Sortenunterschiede oder auf eine geänderte Proteinzusammensetzung schließen zu können, ganz abgesehen davon, daß eine lediglich pauschale Erfassung der gebundenen Aminosäuren für die Beurteilung dieses Problems nicht genügt.

#### Freie Aminosäuren

Gesamtgehalt. — Wie aus Tabelle 6 hervorgeht, kann im Wurzelmaterial die Menge der insgesamt vorhandenen freien Aminosäuren innerhalb einer

Tabelle 3

Gesamte unlösliche Aminosäuren in Blattmaterial verschiedener Rebenformen. Einklammert: Prozentuale Veränderung bei den Blattgallen im Vergleich zu unbefallenen Blättern (= 100%). Jahrgang 1970

Total amount of insoluble amino acids in leaf material of some grapevines. Brackets indicate changes in the leaf galls as percentages of the total amounts in normal leaves (= 100%). Samples from 1970

Rebenform	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$		$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	
	normal	vergallt	normal	vergallt
Wildarten/Inter-				
spezifische Kreuzungen				
<i>V. cinerea</i>	3.419	— —	1.305	— —
Kober 5 BB	2.210	2.339 (106)	969	1.368 (141)
Oberlin 595	4.951	2.336 (47)	2.063	1.451 (70)
Aris	4.093	1.950 (48)	1.764	1.161 (66)
Siegfried	3.688	2.576 (70)	1.782	1.590 (89)
<i>V. vinifera</i> -Sorten				
Trollinger	4.399	1.198 (27)	2.027	778 (38)
Müller-Thurgau	3.398	1.435 (42)	1.416	839 (59)
Silvaner	5.540	1.464 (26)	2.871	989 (34)

Probenkategorie beträchtlich variieren, wobei nicht nur Unterschiede zwischen den einzelnen Rebenformen, sondern auch bei derselben Form Differenzen zwischen den zu verschiedenen Zeiten genommenen Proben zu beobachten sind (s. z. B. die Wiederholungen von Kober 5 BB, 26 G oder Siegfriedrebe). Dies gilt sowohl bei Zugrundelegung des Frischgewichtes als auch für das Trockengewicht als Bezugsbasis. Auch zwischen den Gesamtkonzentrationen von reblausbefallenen und normalen Wurzeln besteht keine einheitliche Relation im Sinne einer Zu- oder Abnahme der freien Aminosäuren. Allerdings überwiegen, insbesondere wenn das gegenüber unbefallenen Wurzeln prozentual erhöhte Trockengewicht zugrunde gelegt wird, die Nodositätenproben mit erniedrigtem Aminosäuregehalt (18 von 21 Proben; stärkste Abnahme bei einer 26-G-Probe auf 11% der Kontrollkonzentration).

Die oben genannte Variabilität zwischen verschiedenen Rebenformen oder bei wiederholter Probenahme trifft auch für das Blattmaterial zu (Tabelle 7). Es kann jedoch nicht übersehen werden, daß bei fast allen Proben die Aminosäurenkonzentration der Gallen gegenüber den Kontrollen angestiegen, teilweise sogar vervielfacht ist. Diese Diskrepanz ist am ausgeprägtesten, bedingt durch den höheren Wassergehalt der Gallen, bei Bezug auf das Trockengewicht. In diesem Falle ist nur bei den Portugieser-Gallen keine Zunahme der freien Aminosäuren erfolgt; *V. rupestris* 187 G. liegt mit einem Wert von 723% der Normalkonzentration an der Spitze. Schon PANTANELLI (1909) fand in reblausvergallten Blättern, allerdings ohne die Gallen oder die Insekten mit ihren Gelegen zu isolieren, einen gesteigerten Anteil löslicher Stickstoffverbindungen. Eine Konzentrationssteigerung der freien Aminosäuren in Reblausblattgallen stellten auch WARICK und HILDEBRANDT (1966) sowie GINKU (1971 a) fest. In dieselbe Richtung weisen die Ergebnisse SCHAEFFERS (1972, 1974), wonach die löslichen Stickstoffverbindungen in den Blattgallen gegenüber dem reblausfreien Blattgewebe vor Beginn der Eiablage ansteigen.

Die einzelnen Aminoverbindungen. — Die Schwankungen im Absolutgehalt der freien Aminosäuren, die bei wiederholter Probenahme auftreten,



Tabelle 4

Unlösliche Aminosäuren in unbefallenen Wurzeln und in Nodositäten der Siegfriedrebe  
 Insoluble amino acids in non-infested roots and in root galls of the cultivar 'Siegfried'

Aminosäure	normal			vergallt		
	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$	$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	%	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$	$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	%
Histidin	14,3	21,0	3,1	16,3	16,8	1,4
Lysin	47,3	69,6	10,3	102,4	105,6	8,6
Oxylysin	—	—	—	—	—	—
Arginin	22,2	32,7	4,8	81,8	84,3	6,9
Ammoniak	7,8	11,4	1,7	21,2	21,9	1,8
Asparaginsäure	47,3	69,6	10,3	119,6	123,3	10,1
Threonin	24,7	36,3	5,4	59,4	61,2	5,0
Serin	41,2	60,6	8,9	89,3	92,1	7,5
Glutaminsäure	81,6	120,0	17,7	160,6	165,6	13,6
Prolin	34,3	50,4	7,4	55,6	57,3	4,7
Glycin	18,8	27,6	4,1	45,1	46,5	3,8
Alanin	21,8	32,1	4,7	56,2	57,9	4,7
Valin	14,1	20,7	3,0	63,7	65,7	5,4
Methionin	+	+	+	7,0	7,2	0,6
Isoleucin	15,7	23,1	3,4	63,4	65,4	5,4
Leucin	30,0	44,1	6,5	125,7	129,6	10,6
Tyrosin	9,2	13,5	2,0	44,2	45,6	3,7
Phenylalanin	30,8	45,3	6,7	71,9	74,1	6,1
insgesamt	461,1	678,0	100	1.183,4	1.220,1	100

lassen modifikatorische Einflüsse vermuten, welche die Verallgemeinerung der Analysenergebnisse einschränken. Weitaus beständiger sind jedoch die als Folge der Vergallung zu beobachtenden relativen Konzentrationsänderungen der einzelnen freien Komponenten. In den nichtbefallenen distalen Wurzelteilen überwiegt Glutamin dermaßen, teilweise mit über 65% der gesamten freien Aminoverbindungen, daß der relative Anteil der übrigen freien Komponenten stark abfällt (Tabelle 8, Abb.). Hiervon heben sich regelmäßig noch stärker hervor: Asparaginsäure, Asparagin, Glutaminsäure, Alanin und  $\gamma$ -Aminobuttersäure. Auch in dem untersuchten Nodositätenstadium dominiert Glutamin noch entschieden, es ist jedoch prozentual verringert. Asparaginsäure, Asparagin und Alanin verhalten sich uneinheitlich. Eine mehr oder weniger deutliche, zumindest prozentuale Zunahme ist jedoch bei Glutaminsäure,  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Tyrosin, Phenylalanin und Arginin zu beobachten. Auch nach DURMISHIDZE und KHACHIDZE (1959) ist Glutamin in Rebenwurzeln (und im Blutungssaft) mengenmäßig am stärksten vertreten; bezüglich anderer Aminoverbindungen, insbesondere des Methionin — nach den genannten Autoren ebenfalls hochkonzentriert — zeigen unsere Analysen jedoch abweichende Werte. STOEV *et al.* (1966) weisen ebenfalls auf die hohen Mengen von Glutamin und Glutaminsäure im Blutungssaft und deren Bedeutung für Synthese und Umsatz der

Tabelle 5

Unlösliche Aminosäuren in unbefallenen Blättern und in Blattgallen der Siegfriedrebe  
 Insoluble amino acids in non-infested leaves and in leaf galls of the cultivar 'Siegfried'

Aminosäure	normal			vergallt		
	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$	$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	%	$\mu\text{g}/100 \text{ mg F.G.}$	$\mu\text{g}/10 \text{ mg T.G.}$	%
Histidin	130,5	63,0	3,5	81,8	50,5	3,2
Lysin	270,4	130,6	7,3	207,4	128,0	8,0
Oxylysin	—	—	—	—	—	—
Arginin	209,2	101,1	5,7	164,6	101,6	6,4
Ammoniak	51,1	24,7	1,4	38,0	23,4	1,5
Asparaginsäure	357,9	172,9	9,7	260,9	161,0	10,1
Threonin	174,9	84,5	4,7	159,3	98,3	6,2
Serin	186,4	90,0	5,0	144,9	89,4	5,6
Glutaminsäure	401,6	194,0	10,9	325,0	200,6	12,6
Prolin	273,1	132,0	7,4	115,5	71,3	4,5
Glycin	162,8	78,6	4,4	106,9	66,0	4,2
Alanin	172,9	83,5	4,7	109,0	67,3	4,2
Cystin	37,7	18,2	1,0	—	—	—
Valin	207,2	100,1	5,6	160,9	99,3	6,2
Methionin	16,1	7,8	0,4	33,1	20,5	1,3
Isoleucin	205,9	99,4	5,6	134,2	82,8	5,2
Leucin	376,7	182,0	10,2	226,1	139,6	8,8
Tyrosin	213,3	103,0	5,8	145,4	89,8	5,6
Phenylalanin	240,2	116,0	6,5	162,5	100,3	6,3
insgesamt	3.687,9	1.781,4	100	2.575,5	1.589,7	100

Aminosäuren im Wurzelsystem der Rebe hin. NASSAR und KLIEWER (1966), KLIEWER (1967), deren Aufarbeitungsverfahren von unserer Methode abweicht, stellten andererseits nur wenig Amide in Rebenwurzeln (und anderen Teilen der Rebe) bei sehr hohen Arginingehalten fest.

Zu den am stärksten konzentrierten freien Aminoverbindungen im nichtinfizierten Blattmaterial (Tabelle 9, Abb.) zählen meist Glutaminsäure und Glutamin, Alanin, Serin und Threonin,  $\gamma$ -Aminobuttersäure und Asparaginsäure; der Asparaginanteil liegt dagegen niedriger. In den Blättern von *V. cinerea* ARNOLD dominiert hingegen Valin mit ca. 24%. In den Blattgallen wird die quantitative Zusammensetzung der freien Aminosäurenfraktion durch den gewaltigen Anstieg der Glutaminsäurekonzentration beherrscht (bei *V. rupestris* 187 G. über 75% der freien Aminosäuren bzw. mehr als 2.000  $\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$ ). Asparagin erfährt, absolut gemessen, ebenfalls eine Zunahme, die sich prozentual allerdings nicht immer abzuzeichnen braucht. Ferner ist, jedoch schwächer, der Histidin- und Argininanteil in den Gallen regelmäßig erhöht. Glutaminsäure, desgleichen  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Asparaginsäure, Serin, Threonin und Alanin sind in den Gallen zumindest prozentual, meist auch, in bezug auf das Frischgewicht, absolut verringert. Auch von

Tabelle 6

Gesamtmenge der freien Aminosäuren in Wurzelmaterial verschiedener Rebenformen. In Klammern: Prozentuale Veränderung bei den Nodositäten gegenüber unbefallenen Wurzeln (= 100%)

Total amount of free amino acids in root material of various grapevines. Brackets indicate changes in the root galls as percentages of the total amounts in normal roots (= 100%)

Rebenform	$\mu\text{g/l g F.G.}$		$\mu\text{g/100 mg T.G.}$	
	normal	vergallt	normal	vergallt
Wildarten/Inter-spezifische Kreuzungen				
<i>V. aestivalis</i> <sup>2)</sup>	1.198	1.011 ( 84)	1.554	678 ( 44)
<i>V. aestivalis</i> <sup>2)</sup>	967	1.124 (116)	1.104	595 ( 54)
<i>V. cordifolia</i> <sup>2)</sup>	1.500	1.151 ( 77)	2.119	813 ( 38)
<i>V. cinerea</i> <sup>1)</sup>	904	— —	982	— —
<i>V. rupestris</i> ST. GEORGES <sup>2)</sup>	2.281	990 ( 43)	3.172	631 ( 20)
<i>V. rupestris</i> 187 G <sup>1)</sup>	426	1.657 (389)	507	774 (153)
Kober 5 BB <sup>1)</sup>	1.061	911 ( 86)	1.278	576 ( 45)
Kober 5 BB <sup>2)</sup>	1.830	834 ( 46)	2.412	467 ( 19)
Kober 5 BB <sup>2)</sup>	2.654	3.258 (123)	4.110	2.163 ( 53)
Kober 5 BB <sup>3)</sup>	1.914	834 ( 44)	2.792	467 ( 17)
Kober 125 AA <sup>2)</sup>	1.715	1.580 ( 92)	2.483	1.209 ( 49)
SO 4 <sup>2)</sup>	2.520	900 ( 36)	3.499	576 ( 16)
Oberlin 595 <sup>1)</sup>	857	1.267 (148)	1.429	1.121 ( 78)
Oberlin 595 <sup>3)</sup>	1.196	1.265 (106)	2.032	930 ( 46)
Aris <sup>1)</sup>	798	734 ( 92)	1.036	638 ( 62)
26 G <sup>2)</sup>	1.863	722 ( 39)	2.563	287 ( 11)
26 G <sup>2)</sup>	1.280	2.071 (162)	1.751	1.206 ( 69)
Siegfried <sup>1)</sup>	872	1.010 (116)	1.282	1.041 ( 81)
Siegfried <sup>2)</sup>	3.087	2.458 ( 80)	4.085	1.933 ( 47)
Siegfried <sup>3)</sup>	2.616	1.021 ( 39)	3.823	931 ( 24)
V.- <i>Vinifera</i> -Sorten				
Trollinger <sup>1)</sup>	898	1.652 (184)	1.360	1.757 (129)
Müller-Thurgau <sup>1)</sup>	1.415	1.094 ( 77)	1.506	896 ( 60)
Silvaner <sup>1)</sup>	1.116	1.700 (152)	1.642	1.848 (113)

<sup>1)</sup> Probenahme 1970

<sup>2)</sup> Probenahme 1971

<sup>3)</sup> Probenahme 1972

<sup>4)</sup> Probenahme 1973

KLIEWER und NASSAR (1966), KLIEWER *et al.* (1966), NASSAR und KLIEWER (1966) werden Glutaminsäure, Asparaginsäure, Alanin und  $\gamma$ -Aminobuttersäure als wichtigste freie Aminosäuren in den reifen Rebenblättern genannt, während der Amidgehalt gering ist. Starke artspezifische Schwankungen sind KLIEWER *et al.* zufolge bei Pipecolinsäure, Homoserin, Asparagin, Lysin und Tryptophan, sowie bei Arginin und Prolin festzustellen; die Verteilung dieser Verbindungen zeigte aber zu wenig Konstanz für eine taxonomische Klassifizierung. WARICK und HILDEBRANDT (1966) betonen die herausragende Stellung von  $\gamma$ -Aminobuttersäure und Arginin sowohl in nichtinfizierten Blattpartien wie in den Blattgallen, wobei die erstere Aminosäure

Tabelle 7

Gesamtmenge der freien Aminosäuren in Blattmaterial verschiedener Rebenformen. Zahlen in Klammern: Prozentuale Veränderung bei den Blattgallen bezogen auf nicht-infizierte Blätter (= 100%)

Total amount of free amino acids in leaf material of various grapevines. Brackets indicate changes in the leaf galls as percentages of the total amounts in non-infested leaves (= 100%)

Rebenform	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$		$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	
	normal	vergallt	normal	vergallt
Wildarten/Inter-				
spezifische Kreuzungen				
<i>V. labrusca</i> <sup>2)</sup>	1.337	1.187 ( 89)	576	751 (130)
<i>V. aestivalis</i> <sup>2)</sup>	708	1.412 (200)	319	941 (295)
<i>V. berlandieri</i> <sup>2)</sup>	638	732 (115)	334	394 (118)
<i>V. cinerea</i> <sup>1)</sup>	1.015	— —	388	— —
<i>V. rupestris</i> DU LOT <sup>2)</sup>	668	811 (121)	336	494 (147)
<i>V. rupestris</i> 187 G <sup>1)</sup>	622	2.807 (451)	331	2.391 (723)
<i>V. rupestris</i> St. GEORGES <sup>2)</sup>	635	— —	438	— —
<i>V. riparia</i> 1 G <sup>2)</sup>	1.332	2.111 (158)	582	1.249 (215)
<i>V. longii</i> <sup>2)</sup>	929	2.217 (239)	397	1.160 (292)
Kober 5 BB <sup>1)</sup>	950	1.019 (107)	416	596 (143)
Kober 5 BB <sup>2)</sup>	518	2.681 (517)	231	1.157 (502)
Kober 125 AA <sup>2)</sup>	1.161	1.301 (112)	476	715 (150)
SO 4 <sup>2)</sup>	1.012	1.326 (131)	431	535 (124)
Oberlin 595 <sup>1)</sup>	1.153	1.758 (152)	480	1.092 (227)
Oberlin 595 <sup>2)</sup>	1.258	2.930 (233)	503	1.871 (372)
Oberlin 595 <sup>2)</sup>	614	1.451 (236)	258	793 (308)
26 G <sup>2)</sup>	358	1.229 (344)	158	647 (409)
Siegfried <sup>1)</sup>	1.118	1.489 (133)	540	919 (170)
<i>V.-vinifera</i> -Sorten				
Burgunder <sup>2)</sup>	992	929 ( 94)	415	489 (118)
Trollinger <sup>1)</sup>	1.308	1.500 (115)	603	974 (162)
Müller-Thurgau <sup>1)</sup>	905	1.111 (123)	377	650 (172)
Silvaner <sup>1)</sup>	1.154	1.680 (146)	598	1.136 (190)
Morio-Muskat <sup>2)</sup>	613	949 (155)	306	536 (175)
Portugieser <sup>2)</sup>	758	533 ( 70)	351	341 ( 97)
Gutedel <sup>2)</sup>	624	1.629 (261)	289	776 (268)

<sup>1)</sup> Material von 1970

<sup>2)</sup> Material von 1971

<sup>3)</sup> Material von 1972

<sup>4)</sup> Material von 1973

in den Gallen verringert, Arginin hingegen erhöht ist. Andererseits spielen die beiden gemeinsam erfaßten Amide mengenmäßig keine Rolle und sind in den Gallen im Gegensatz zu unseren Werten sogar rückläufig. Unsere Befunde bestätigen die Angaben GINKUS (1971 a) über die Zunahme von Glutamin, Asparagin, Arginin und Histidin in den Blattgallen. Während diesem Autor zufolge Lysin in den Gallen vermehrt und Tryptophan völlig zu IES umgewandelt ist, die das Gallenwachstum

Tabelle 8

Freie Aminosäuren in unbefallenen Wurzeln und in Nodositäten der Siegfriedrebe  
 Free amino acids in non-infested roots and in root galls of the cultivar 'Siegfried'

Aminosäure	vergallt			normal		
	$\mu\text{E/l}$ F.C.	$\mu\text{E}/100$ mg T.C.	%	$\mu\text{E/l}$ F.C.	$\mu\text{E}/100$ mg T.C.	%
Taurin	6,0	8,8	0,2	6,5	6,0	0,6
Phosphoäthanolamin	2,4	3,5	0,1	+	+	+
Asparaginsäure	109,2	159,6	4,2	96,1	87,7	9,4
Hydroxyprolin	—	—	—	+	+	+
Threonin	40,2	58,8	1,5	21,8	19,9	2,1
Serin	56,5	82,6	2,2	29,0	26,5	2,8
Asparagin	133,9	195,7	5,1	42,2	38,5	4,1
Glutaminsäure	161,2	235,7	6,2	93,2	85,0	9,1
Glutamin	1.696,7	2.480,1	64,9	393,8	359,2	38,6
Sarkosin	1,9	2,7	0,1	3,1	2,8	0,3
$\alpha$ -Aminoadipinsäure	+	+	+	3,4	3,1	0,3
Prolin	13,0	18,9	0,5	4,7	4,3	0,5
Glycin	8,5	12,4	0,3	6,5	6,0	0,6
Alanin	91,0	133,0	3,5	63,7	58,1	6,2
Citrullin	+	+	+	+	+	+
$\alpha$ -Aminobuttersäure	18,6	27,2	0,7	13,4	12,2	1,3
Valin	29,2	42,7	1,1	27,9	25,5	2,7
Cystin	+	+	+	+	+	+
Methionin	+	+	+	+	+	+
Isoleucin	11,8	17,3	0,4	10,7	9,7	1,0
Leucin	22,6	33,1	0,9	17,4	15,8	1,7
$\beta$ -Alanin	2,1	3,0	0,1	3,4	3,1	0,3
Tyrosin	2,8	4,1	0,1	7,7	7,0	0,8
Phenylalanin	31,9	46,6	1,2	40,2	36,7	3,9
$\gamma$ -Aminobuttersäure	66,6	97,3	2,5	87,9	80,2	8,6
Ammoniak	10,3	15,1	0,4	3,6	3,3	0,4
Ornithin	4,7	6,9	0,2	3,8	3,5	0,4
Lysin	4,0	5,8	0,2	5,3	4,9	0,5
Tryptophan	27,6	40,3	1,1	9,9	9,1	1,0
Histidin	29,4	42,9	1,1	14,8	13,5	1,4
Arginin	33,6	49,2	1,3	10,6	9,7	1,0
insgesamt	2.615,7	3.823,3	100	1.020,6	931,3	100

stimulieren könnte, zeigen unsere Analysendaten jedoch eine sehr niedrige oder unterhalb der Nachweisgrenze liegende Konzentration dieser beiden Aminosäuren sowohl im Normal- als auch im Gallengewebe der Blätter.

Tabelle 9

Freie Aminosäuren in unbefallenen Blättern und in Blattgallen der Siegfriedrebe  
Free amino acids in non-infested leaves and in leaf galls of the cultivar 'Siegfried'

Aminosäure	normal			vergallt		
	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.C.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	%	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.C.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	%
Taurin	13,4	6,0	1,2	8,3	4,4	0,4
Phosphoäthanolamin	15,9	7,0	1,4	54,9	29,2	2,3
Asparaginsäure	93,0	41,2	8,4	102,1	54,4	4,3
Hydroxyprolin	+	+	+	7,3	3,9	0,3
Threonin	96,8	42,9	8,7	41,0	21,8	1,7
Serin	121,0	53,6	10,9	39,3	20,9	1,7
Asparagin	33,5	14,8	3,0	146,8	78,2	6,2
Glutaminsäure	184,5	81,7	16,6	159,8	85,1	6,7
Glutamin	185,5	82,2	16,7	1.445,8	769,9	61,3
Sarkosin	+	+	+	7,7	4,1	0,3
$\alpha$ -Aminoadipinsäure	+	+	+	2,6	1,4	0,1
Prolin	36,1	16,0	3,3	24,9	13,2	1,1
Glycin	6,0	2,7	0,6	10,9	5,8	0,5
Alanin	129,6	57,4	11,7	71,5	38,1	3,0
Citrullin	8,8	3,9	0,8	+	+	+
$\alpha$ -Aminobuttersäure	2,6	1,2	0,2	12,7	6,8	0,5
Valin	5,8	2,6	0,5	14,2	7,5	0,6
Cystin	3,9	1,7	0,4	3,8	2,0	0,2
Methionin	13,3	5,9	1,2	10,9	5,8	0,5
Isoleucin	6,6	2,9	0,6	11,3	6,0	0,5
Leucin	9,5	4,2	0,9	10,8	5,8	0,5
$\beta$ -Alanin	+	+	+	3,4	1,8	0,1
Tyrosin	9,5	4,2	0,9	11,7	6,2	0,5
Phenylalanin	13,3	5,9	1,2	39,3	20,9	1,7
$\gamma$ -Aminobuttersäure	95,7	42,4	8,6	50,9	27,1	2,2
Ammoniak	14,9	6,6	1,3	22,4	12,0	1,0
Ornithin	+	+	+	+	+	+
Lysin	+	+	+	+	+	+
Tryptophan	—	—	—	+	+	+
Histidin	+	+	+	6,9	3,7	0,3
Arginin	9,4	4,2	0,9	36,9	19,6	1,6
insgesamt	1.108,6	491,2	100	2.358,1	1.255,6	100

## Gesamtaminosäuren

Wie aus den Tabellen 10 und 11 zu ersehen ist, wird der Gehalt der insgesamt nachgewiesenen Aminosäuren durch die Menge der unlöslichen Aminosäuren bestimmt. Die bei dieser Fraktion festgestellten Tendenzen wiederholen sich deshalb auch bei der Gesamtheit der unlöslichen und freien Aminosäuren.



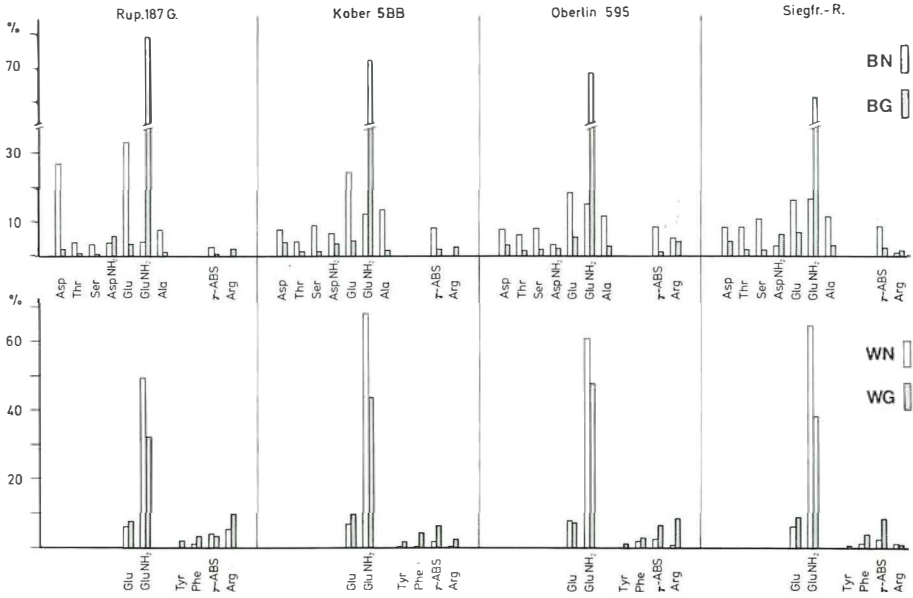


Abb.: Prozentualer Anteil löslicher Aminosäuren in Reblauscecidien und Normalorganen  
 BN = Normalblatt, BG = Blattgalle, WN = Normalwurzel, WG = Nodosität  
 Percentages of some soluble amino acids in phylloxera galls and in normal tissues  
 BN = normal leaf, BG = leaf gall, WN = normal root, WG = root gall

### Schlußbetrachtung

- Den vorliegenden Analysenergebnissen können einige für die untersuchten Rebenformen allgemein zutreffende Tendenzen entnommen werden:
- In den Blattgallen Verringerung der ungelösten Aminosäurefraktion, verbunden mit einer Vermehrung der gesamten freien Aminosäuren. Bezüglich des relativen Anteils der einzelnen Komponenten an den Fraktionen keine stärkeren Abweichungen zwischen Gallen- und Normalgeweben bei den unlöslichen Aminosäuren, wohl aber prozentuale Zu- oder Abnahme bestimmter freier Verbindungen im Zuge der Vergallung.
  - In den Nodositäten häufig Zunahme der ungelösten Aminosäuren, jedoch uneinheitliches Verhalten der freien Fraktion. Wie beim Blattmaterial kein Unterschied in der prozentualen Zusammensetzung der unlöslichen Aminosäurefraktionen von Normalwurzeln und Nodositäten; bei den freien Aminosäuren der Nodositäten weniger ausgeprägte prozentuale Verschiebungen als in den Blattgallen.

Differenzen zwischen vergleichbaren Proben verschiedener Rebenarten, -bastarde oder -sorten können nicht in Beziehung zum Grad ihrer Reblausresistenz gebracht werden. Das heißt, die unterschiedliche Vergallungspotenz spiegelt sich nicht in der Aminosäurezusammensetzung der nichtbefallenen Organe wider, und auch die reifen Gallenbildungen der einzelnen Formen zeigen keine solchen Beziehungen. Allerdings üben die Gewächshausbedingungen, unter denen die Versuchsreben aufwuchsen, einen nivellierenden Einfluß auf die Befallsreaktion aus. Möglicherweise wären von Freilandmaterial, dem aber der Nachteil schwer kon-

trollierbarer Milieufaktoren, z. B. der Nährstoffversorgung des Bodens, anhaftet, klarere Differenzen zu erwarten.

Das Gewicht von Rebläusen — als Ausdruck ihres Ernährungszustandes bzw. der Eignung des besogenen Substrates — kann je nach der Art des befallenen Organs (Blatt oder Wurzel) wie auch in Beziehung zum Wirtstyp beträchtlich variieren. Die Reblaus kann bis zur 10fachen Menge der in den Gallengewebe vorhandenen freien Aminosäuren in ihrem Körper akkumulieren (RILLING *et al.* 1974). Ein Vergleich der Analysendaten zeigte indessen, daß hohe Gesamtgehalte an freien Nahrungsamino-säuren nicht mit schweren Rebläusen korreliert sein müssen, und umgekehrt. Die nutritive Bedeutung der einzelnen Aminoverbindungen für die Reblaus ließ sich durch Verfütterung radioaktiver Saccharose an Gallicole aufhellen (RILLING *et al.* 1974). Demzufolge sind die Parasiten in der Lage, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Asparagin, Glutamin, Alanin, Prolin, Serin und Glycin in größerem Umfang zu synthetisieren. Von diesen Substanzen ist jedoch gerade das Glutamin in den Blattgallen am stärksten vermehrt. Die Vermutung liegt nahe, daß die für die Reblaus essentiellen Aminosäuren, u. a. Threonin, Isoleucin, Tyrosin, Phenylalanin, Lysin, Histidin, Arginin sowie wahrscheinlich Valin und Leucin im unveränderten Rebengewebe in unzureichender Menge vorliegen könnten und in den Cecidien ihre Konzentration vielleicht angehoben wäre. In der Tat ist eine Reihe von Aminosäuren wie Histidin, Lysin, Methionin, Isoleucin, Leucin, Tyrosin in den unveränderten Blättern häufig nur in geringen Konzentrationen enthalten. Andererseits führt die Vergallungsreaktion nicht unbedingt zu einer Steigerung solcher essentieller Aminosäuren (nicht berücksichtigt ist die Entnahme von Aminosäuren durch die Reblaus). Ähnliche Überlegungen gelten für Wurzelmaterial, wo Cystein und Methionin, häufig auch Tryptophan nicht nur in den unbefallenen Wurzeln, sondern auch in den Nodositäten nur in Spuren gefunden wurden. Übrigens ist eine dieser essentiellen Aminosäuren, nämlich Valin, in den Blättern von *V. cinerea* ARNOLD sogar im Maximum (24% der freien Aminosäuren) vorhanden. Wenn sich demnach zwischen dem Angebot der Gallen an freien Aminosäuren und den Nahrungsansprüchen der Reblaus auch kein einfacher Zusammenhang feststellen läßt, so brauchen die beobachteten Veränderungen in den Reblauscecidien doch keineswegs gleichgültig für den Stickstoffhaushalt des Parasiten zu sein. Man könnte vielmehr mit HOUSE (1969) vermuten, daß nicht nur ausreichende Mengen bestimmter Aminosäuren, sondern auch ein ausgewogenes Mengenverhältnis der einzelnen Komponenten ernährungsphysiologisch wesentlich sind. Ein Überschuß einzelner Substanzen in der Nahrung kann sich sogar ausgesprochen nachteilig für das Insekt auswirken, da für ihre Eliminierung unverhältnismäßig viel Energie verbraucht wird.

Nach den Analysen von ANDERS (z. B. 1957, 1961) und SCHÄLLER (1960, 1963 a, b) enthält der Reblaus-speichel eine Reihe von Aminosäuren als cecidogene Agenzien. Die naheliegende Vermutung, daß der Anstieg bestimmter Aminosäuren in den Blattgallen eine unmittelbare Folge der Speichelinjektion sei, kann jedoch nicht zutreffen, da die im Reblaus-speichel nachgewiesenen Aminosäuren nicht durchweg auch im Gallengewebe erhöht sind — eine Überlegung, die auch BESSE und GÖTZ (1969) anstellen. Wahrscheinlicher ist, daß die beobachteten Veränderungen im Aminosäurenbestand der Ausdruck einschneidender Umstellungen des pflanzlichen Stoffwechsels im Verlauf der Cecidogenese sind. (Zum Stickstoffumsatz der Pflanze s. auch die zusammenfassenden Darstellungen von LOOMIS und STUMPF 1958 a und b, MOTHES 1958, STREET 1958, YEMM 1958, REINBOHE 1962, STEWARD und DURZAN 1965, GOODWIN und MERCER 1972.)

Tabelle 10

Gesamtaminosäuren in Wurzelmaterial einiger Rebenformen und relativer Anteil der unlöslichen und freien Fraktion

Total amount of amino acids in root material of some grapevines and percentages of insoluble and free fractions

Rebenform	normal				vergallt			
	Gesamt-AS		%		Gesamt-AS		%	
	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	unlös.	frei	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	unlös.	frei
Wildarten/Inter- spezifische Kreuzgn.								
<i>V. cinerea</i>	5.054	5.492	82	18	—	—	—	—
Kober 5 BB	7.124	8.581	85	15	10.065	6.369	91	9
Oberlin 595	4.466	7.448	81	19	10.452	9.251	88	12
Aris	11.218	14.569	93	7	16.936	14.727	96	4
Siegfried	5.483	8.062	84	16	12.844	13.242	92	8
<i>V. vinifera</i> -Sorten								
Trollinger	10.809	16.379	92	8	10.099	10.742	84	16
Müller-Thurgau	10.425	11.091	86	14	12.027	9.857	91	9
Silvaner	8.132	11.962	86	14	13.417	14.583	87	13

Am zwanglosesten lassen sich die pauschalen Veränderungen der Aminosäurenkonzentration von Blattgallen — Abnahme der gebundenen, Zunahme der freien Aminosäuren — durch Hydrolyse von Proteinen im Verlauf der Cecidogenese erklären. Der Hauptanteil der Blattproteine entfällt auf die Chloroplasten, die in den Gallen tatsächlich verringert sind (s. u.). Der Proteinabbau ist durch die Anreicherung von Säureamiden — Speicher- und Transportformen von Aminogruppen — gekennzeichnet, und die außerordentliche Steigerung des Glutamingehaltes in den Blattgallen (Glutamin spielt im pflanzlichen Stoffwechselgeschehen eine wesentlich aktivere Rolle als Asparagin) könnte somit als Ausdruck eines erhöhten Proteinabbaues oder auch einer gestörten Eiweißsynthese aufgefaßt werden.

Glutamin ist (neben Asparagin) ebenso wie Arginin, dessen Konzentration in den Blattgallen gleichfalls erhöht ist, auch bei der Ammoniakentgiftung von Bedeutung. Ammoniak kann in Pflanzen anfallen, wenn Aminosäuren oxidativ desaminiert werden. Eine solche Situation ist bei unzureichender Kohlenhydratversorgung der Gewebe gegeben, sei es durch verringerte Assimilation oder durch verstärkte Respiration. In der Tat ist die Photosyntheseleistung von Blattgallen (Trockengewichts- und Frischgewichtsbasis) geschwächt (unveröffentlichte Ergebnisse), und auch die Chloroplastenzahl (NEWCOMB 1951, NIKLOWITZ 1955) bzw. der absolute Chlorophyllgehalt (unveröffentlicht) sind in den Reblausblattgallen verringert. Ferner ist nach unseren Untersuchungen die Respiration des untersuchten Gallenstadiums gesteigert, sofern der unlösliche Stickstoff als Bezugsbasis verwendet wird, nicht dagegen allerdings, in Übereinstimmung mit NEWCOMB (1951), bei Zugrundelegung des Frischgewichtes. Auch aus den Analysen SCHAEFERS (1972, 1974) ist ein

Tabelle 11

Gesamtaminosäuren in Blattmaterial einiger Rebenformen und relativer Anteil der unlöslichen und freien Fraktion

Total amount of amino acids in leaf material of some grapevines and percentages of insoluble and free fractions

Rebenform	normal				vergallt			
	Gesamt-AS		%		Gesamt-AS		%	
	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	unlös.	frei	$\mu\text{g}/1 \text{ g F.G.}$	$\mu\text{g}/100 \text{ mg T.G.}$	unlös.	frei
<b>Wildarten/Inter-</b>								
spezifische Kreuzgn.								
<i>V. cinerea</i>	35.208	13.440	97	3	—	—	—	—
Kober 5 BB	23.049	10.109	96	4	24.410	14.275	96	4
Oberlin 595	50.659	21.107	98	2	25.118	15.601	93	7
Aris	42.182	18.183	97	3	—	—	—	—
Siegfried	37.997	18.356	97	3	27.244	16.818	94	6
<b><i>V. vinifera</i>-Sorten</b>								
Trollinger	45.296	20.874	97	3	13.480	8.753	89	11
Müller-Thurgau	34.883	14.535	97	3	15.459	9.040	93	7
Silvaner	56.557	29.305	98	2	16.318	11.026	90	10

Kohlenhydratdefizit in den Blattgallen gegenüber dem Normalblatt ersichtlich. Für die Veratmung von Aminosäuren könnte auch der Konzentrationsrückgang von Verbindungen sprechen, die dem Citronensäure-Cyklus nahestehen, wie Glutaminsäure,  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Asparaginsäure, Alanin und Threonin, während der verringerte Seringehalt mit der Abschwächung der Photosynthese und dem nachlassenden Angebot von 3-Phosphoglycerinsäure in Verbindung gebracht werden könnte. Auf die Möglichkeit, daß Aminosäuren in den Atmungsstoffwechsel der Rebe einbezogen werden könnten, macht übrigens auch HENKE (1961, 1963) aufmerksam, allerdings im Zusammenhang mit einer als Arbeitshypothese angenommenen Inaktivierung von Aminosäuren des Reblauspeichels.

Eine Absicherung dieser Vorstellungen könnte durch die Bestimmung der enzymatischen Aktivität in den Gallengewebe erzielt werden (Proteasen, L-Aminosäureoxidasen, Polyphenoloxidasen; s. hierzu auch HENKE 1961, 1963, SCHAEFER 1972, 1974). Nicht in Einklang mit der Veratmung von Aminosäuren steht indessen der von NEWCOMB (1951) für intakte reife Gallen festgestellte hohe R.Q. von 1,4, während Schnitte von Gallen einen R.Q. von fast genau 1 aufwiesen. Bei reiner Proteinveratmung wäre ein R.Q. von etwa 0,8 zu erwarten. Im Falle gemischter Atmungssubstrate sind R.Q.-Bestimmungen allerdings wenig aussagekräftig.

Die Wurzelbefunde, die zu den Veränderungen bei den Blattgallen einen mehr oder weniger ausgeprägten Gegensatz bilden, können vielleicht am ehesten in Parallele zu der bekannten Akkumulation von Stärke in den Wurzelcecidien gesetzt werden. Man könnte somit vermuten, daß in reblausvergallten Wurzeln verstärkt auch unlösliche Aminoverbindungen eingelagert werden bzw. die

Ableitung löslicher Verbindungen gedrosselt ist. In diesem Sinne ließe sich auch die Verringerung des Glutamingehaltes in den Nodositäten deuten. Glutamin ist ja nicht nur ein Produkt der primären Ammoniakassimilation, was seinen hohen Anteil in den normalen jungen Wurzeln erklärt, sondern auch eine wichtige Transportsubstanz von Aminogruppen. Der immer noch recht hohe Anteil des Amids würde andererseits der Aminogruppenübertragung bei der Synthese neuer Aminosäuren in den Nodositäten — Kohlenhydrate stehen ja in Form der Stärke reichlich zur Verfügung — gerecht werden.

Die in den reifen Gallenbildungen beobachteten biochemischen Veränderungen erinnern an den stofflichen Zustand, wie er bei nichtbefallenen Pflanzen erst im Herbst vorliegt (in der Tat stehen nichtgallenbildenden Aphiden in seneszenten Blättern mehr Stickstoffverbindungen für ihre Ernährung zur Verfügung als in funktionstüchtigen grünen Blättern). Man könnte demnach die Galleninduktion an Blättern und Wurzeln als ein Mittel auffassen, um diesen normalerweise nur gegen Ende der Vegetationsperiode auftretenden günstigen Ernährungszustand auch schon bei jüngeren Organen künstlich herbeizuführen. In diesem Zusammenhang ist eine Beobachtung BÖRNER'S (1913) von Interesse, wonach sich im Herbst auf den letzten, schwächlichen Blättern eines ausgereiften Rebentriebes Gallenläuse entwickeln konnten, ohne daß sich Gallenwucherungen bildeten.

### Zusammenfassung

Bei einer größeren Anzahl von *Vitis*-Arten, -Artbastarden und -Sorten wurden die Aminosäuren vollentwickelter Gallenbildungen der Reblaus im Vergleich zu unbefallenem Wurzel- und Blattmaterial quantitativ bestimmt.

In den Nodositäten ist die Gesamtmenge der unlöslichen Aminosäuren häufig erhöht; die gesamten freien Aminosäuren können zu- oder abnehmen. Die unlöslichen Fraktionen von Wurzelcecidien und Kontrollmaterial ähneln sich in ihrer prozentualen Zusammensetzung. Bei den freien Aminoverbindungen der Nodositäten ist vor allem das Glutamin, das in den nichtbefallenen distalen Wurzeln einen sehr hohen Anteil ausmacht, relativ zurückgegangen, ohne jedoch seine dominierende Stellung zu verlieren.

In den Blattgallen ist die unlösliche Aminosäurenfraktion gegenüber den Normalblättern fast immer verringert, während die Gesamtkonzentration der freien Aminosäuren in der Regel erhöht ist. Ähnlich wie bei Wurzelmaterial unterscheiden sich vergalltes und normales Blattgewebe in der prozentualen Verteilung der einzelnen unlöslichen Aminosäuren nicht auffällig. In der freien Fraktion der Blattgallen ist das Glutamin überaus stark angereichert; auch Asparagin, Histidin und Arginin sind angestiegen, während Glutaminsäure,  $\gamma$ -Aminobuttersäure, Asparaginsäure, Serin, Threonin und Alanin relativ abgenommen haben.

Vorkommende Abweichungen zwischen den einzelnen Rebenformen können nicht in Beziehung zu ihrer Reblausresistenz bzw. Vergallungspotenz gesetzt werden. Die Analysenbefunde werden im Hinblick auf den Nährstoffbedarf der Reblaus und auf mutmaßliche Veränderungen des pflanzlichen Stoffwechsels durch die Cecidogenese diskutiert.

Für ihre sorgfältige technische Mitarbeit danken wir Fräulein E. MÜLLER und Frau I. MANGELSDORF.

### Literaturverzeichnis

- ALMELA PONS, G. R. and TRIGONE, S. O., 1972: Interaction, at amino acid level, between *Edessa mediotabunda* (F) and cultivars of *Vitis vinifera* resistant and sensible to their attack (span.). Rev. Fac. Cienc. Agrar., Univ. Nac. Cuyo 18, 1—12.



- ANDERS, F., 1957: Über die gallenerregenden Agenzien der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* SHIMER). *Vitis* 1, 121—124.
- — —, 1961: Untersuchungen über das cecidogene Prinzip der Reblaus. III. Biochemische Untersuchungen über das galleninduzierende Agens. *Biol. Zbl.* 80, 199—233.
- — —, DRAWERT, F., KLINKE, K. und REUTHER, K.-H., 1963: Genetische und biochemische Untersuchungen über die Bedeutung der Amino- und Nucleinsäuren im Ursachengefüge von Neoplasmen (Tumoren und Gallen). Ein Dauermodifikations- bzw. Prädeterminationsphänomen. *Experientia* 19, 219—224.
- AUCLAIR, J. L., MALTAIS, J. B. and CARTIER, J. J., 1957: Factors in resistance of peas to the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (HARR.) (Homoptera: Aphididae). II. Amino acids. *Canad. Entomol.* 89, 457—464.
- BESSE, D. und GÖTZ, B., 1963: Chemische und histologische Analysen von Blättern der Rebe *Vitis vinifera* L. aus Kulturen mit verschiedenem Nährstoffgehalt des Bodens. *Wein-Wiss.* 18, 533—548.
- — — und — — —, 1969: Über den Aminosäuregehalt in Gallengewebe der Rebe. *Wein-Wiss.* 24, 422—427.
- BIBLINA, B. I. and BIBLINA, L. I., 1963: Composition of free amino acids and sugars in the organs of grape vine varieties differing in productivity (russ.). *Vopr. Obmena Veshchestv Plod. i Ovoshchn. Rast. Sb.* 31—36. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 61, 1964, 9778 f.
- BLAGOWESTSCHENSKII, A. W., 1955: Die biochemischen Grundlagen des Evolutionsprozesses der Pflanzen. Akademie Verlag, Berlin.
- BÖRNER, C., 1913: Aphidoiden. Aphididen, Blattläuse. In: SORAUER, P. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, 1. Aufl., 3, 654—683. Parey Verlag, Berlin.
- CHABOUSSOU, F., CARLES, J. P., HARRY, P. et LE TORCH, J. M., 1973: Dynamique des populations de l'Araignée Rouge (*Panonychus ulmi* KOCH) et de l'Araignée Jaune (*Eotetranychus carpini vitis* BOISD.) sur cépage Merlot rouge en fonction de la nature du porte-greffe. *Conn. Vigne Vin* 7, 341—357.
- DERZHAVINA, M. A. and SOBETSKII, L. A., 1971: Chemical composition of leaf galls caused by aphids (russ.). In: SPASSKII, A. A. (Ed.): *Immunitet Vinograda Filloksere Bor'ba Nei*, 64—74. Akad. Nauk Mold. SSR, Kishinev. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 76, 1972, 11041 m.
- DUDNIK, N. A. and KHRENOVSKOV, E. I., 1972: Free amino acid composition in one-year grafts of grapevines in relation to their physiological compatibility (russ.). In: DUDNIK, N. A. (Ed.): *Vinogradarstvo*, 136—140. Odess. Sel'skokhoz. Inst., Odessa. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 80, 1974, 130653 c.
- DURMISHIDZE, S. V. and KHACHIDZE, O. T., 1959: Free amino acids in the grapevine. *Congr. Internat. Bot.* 9th, 2, 100.
- — — und — — —, 1960: Biosynthese der Aminosäuren in den Wurzeln der Weinrebe (russ.). *Soobshch. Akad. Nauk Gruz. SSR* 24, 533—540.
- GINKU, A. I., 1971 a: Free amino acid level in leaves and galls of different varieties of grape (russ.). In: SPASSKII, A. A. (Ed.): *Immunitet Vinograda Filloksere Bor'ba Nei*, 74—79. Akad. Nauk Mold. SSR, Kishinev. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 76, 1972, 110410 k.
- — —, 1971 b: Quantitative changes in protein fractions in grape leaves and galls in connection with phylloxera nutrition (russ.). In: SPASSKII, A. A. (Ed.): *Immunitet Vinograda Filloksere Bor'ba Nei*, 79—82. Akad. Nauk Mold. SSR, Kishinev. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 76, 1972, 110413 p.
- — —, 1971 c: Amino acid composition of soluble protein and a compact residue of grape leaves and phylloxera galls (russ.). In: SPASSKII, A. A. (Ed.): *Immunitet Vinograda Filloksere Bor'ba Nei*, 82—85. Akad. Nauk Mold. SSR, Kishinev. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 76, 1972, 110412 n.
- GOODWIN, T. W. and MERCER, E. J., 1972: *Introduction to plant biochemistry*. Pergamon Press, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig.
- HENKE, O., 1961: Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die stoffwechselphysiologischen Beziehungen zwischen Parasit und Wirt am Beispiel Reblaus — Rebe. *Phytopathol. Z.* 41, 387—426.
- — —, 1963: Über den Stoffwechsel reblausanfälliger und -unanfälliger Reben. *Phytopathol. Z.* 47, 314—326.
- HOFMANN, E. L., 1957: Die Histologie der Nodositäten verschiedener Rebensorten bei Reblausbefall. *Vitis* 1, 125—141.
- HOUSE, H. L., 1969: Effects of different proportions of nutrients on insects. *Ent. exp. & appl.* 12, 651—669.
- ISODA, R., 1961: Judging nitrogen requirements of grape vines by determining constituents of amino acids and amines in leaves. *Bull. Hiroshima Agr. Coll.* 1, 10—14. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 61, 1964, 9994 h.



- KEDENBURG, C.-P., 1971: A lithium buffer system for accelerated single-column amino acid analysis in physiological fluids. *Anal. Biochem.* 40, 35—42.
- KHACHIDZE, O. T., 1973: Peptides in various parts of grape vines (russ.). *Biokhim. Rast.* 1, 157—170. Referiert in: *Chem. Abstr. Biochem. Sect.* 81, 1974, 132844 k.
- — and MATIKASHVILI, I. A., 1971: Fractional and amino acidic composition of grapevine root proteins (russ.). *Soobshch. Akad. Nauk Gruzinsk. SSR (Tbilisi)* 64, 695—698. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 76, 1972, 110337 s; *Vitis* 11, 1972, 234.
- — and — —, 1973: Changes in the content of free amino acids in the underground organs of grape vines (russ.). *Biokhim. Rast.* 1, 109—123. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 81, 1974, 132846 n.
- —, SHRAIBMAN, K. O. and MATIKASHVILI, I. A., 1973: Amino acid composition of the proteins of the leaves of grape vines (russ.). *Biokhim. Rast.* 1, 171—177. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 81, 1974, 132845 m.
- KLIEWER, W. M., 1967: Annual cyclic changes in the concentration of free amino acids in grapevines. *Amer. J. Enol. Viticult.* 18, 126—137.
- — and COOK, J. A., 1971: Arginine and total free amino acids as indicators of the nitrogen status of grapevines. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 96, 581—587.
- — and NASSAR, A. R., 1966: Changes in concentration of organic acids, sugars and amino acids in grape leaves. *Amer. J. Enol. Viticult.* 17, 48—57.
- —, — — and OLMO, H. P., 1966: A general survey of the free amino acids in the genus *Vitis*. *Amer. J. Enol. Viticult.* 17, 112—117.
- LOOMIS, W. D. and STUMPF, P. K., 1958 a: Transamination and transamidation. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 8, 249—261. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- — and — —, 1958 b: The special role of individual amino acids in plant metabolism. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 8, 262—276. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- MALTAIS, J. B. and AUCLAIR, J. L., 1962: Free amino acid and amide composition of pea leaf juice, pea aphid haemolymph, and honeydew, following the rearing of aphids on single pea leaves treated with amino compounds. *J. Insect Physiol.* 8, 391—399.
- MARESQUELLE, H. J. et MEYER, J., 1965: Physiologie et morphogenèse des galles d'origine animale (zoocécidies). In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 15, Teil 2, 280—329. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- MELKONYAN, A. S. and DAVTYAN, V. A., 1971: Variation in the levels of carbohydrates and amino acids in grapevine shoots and roots in the vegetation period (armen.). *Izv. Sel'skokhoz. Nauk* 14, 63—69. Referiert in: *Chem. Abstr., Biochem. Sect.* 75, 1971, 148607 x.
- MILOSAVLJEVIĆ, M. und NIKOLIĆ, D., 1974: Photosynthese, Aminosäuregehalt und Feinstruktur des Blattparenchyms bei der Weinrebe. *Vitis* 12, 306—315.
- MOLLIARD, M., 1913: Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gén. Bot.* 25, 225—252, 285—307, 341—370.
- MOTHES, R., 1958: Ammoniakentgiftung und Aminogruppenvorrat. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 8, 716—762. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- NASSAR, A. R. and KLIEWER, W. M., 1966: Free amino acids in various parts of *Vitis vinifera* at different stages of development. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 89, 281—294.
- NEWCOMB, E. H., 1951: Comparative studies of metabolism in insect galls and normal tissues. In: SKOOG, F. (Ed.): *Plant growth substances*, 417—427. Univ. Wisconsin Press.
- NIKLOWITZ, W., 1955: Histologische Studien an Reblausgallen und Reblausabwehrnekrosen (*Viteus vulpinae* CB. auf *Vitis vinifera* und *Vitis riparia*). *Phytopathol. Z.* 24, 299—340.
- PANTANELLI, E., 1909: Ricerche fisiologiche su le viti americane oppresse da galle fillosseriche. *Staz. sper. agr. ital.* 42, 305—336.
- REINBOTHE, H., 1962: Vergleichende Physiologie löslicher Stickstoff-Speicherstoffe. *Ergebn. Biol.* 25, 33—78.
- RILLING, G., RAPP, A., STEFFAN, H. und REUTHER, K.-H., 1974: Freie und gebundene Aminosäuren der Reblaus (*Dactylophera vitifoliae* SHIMER) und Möglichkeiten ihrer Biosynthese aus Saccharose-<sup>14</sup>C (U). *Z. angew. Entomol.* 77, 195—210.
- SCHAEFER, H., 1971: Vergleichende disk-elektrophoretische Untersuchungen über die Eiweiße der Blätter und Triebspitzen der Gattung *Vitis*. *Wein-Wiss.* 26, 57—74.
- —, 1972: Über Unterschiede im Stoffwechsel von reblausvergalten und gesunden Rebenblättern. *Phytopathol. Z.* 75, 285—314.
- —, 1974: Weitere Untersuchungen über den Stoffwechsel der Reblausblattgallen unter besonderer Berücksichtigung des an die Galle angrenzenden Gewebes. *Wein-Wiss.* 29, 133—164.

- SCHÄLLER, G., 1960: Untersuchungen über den Aminosäuregehalt des Speicheldrüsensekretes der Reblaus (*Viteus [Phylloxera] vitifolii* SHIMER). Ent. exp. & appl. 3, 128—136.
- —, 1963 a: Biochemische Rassentrennung bei der Reblaus (*Viteus vitifolii* SHIMER) durch Speichelanalysen. Zool. Jb. Physiol. 70, 278—283.
- —, 1963 b: Papierchromatographische Analyse der Aminosäuren und Amide des Speichels und Honigtaues von 10 Aphidenarten mit unterschiedlicher Phytopathogenität. Zool. Jb. Physiol. 70, 399—406.
- SOKOLOVSKAYA, T. I., 1966: Amino acid composition of protein in healthy and phylloxera-infected grape roots (russ.). Biokhim. Osn. Zashch. Rast., Akad. Nauk SSSR, Inst. Biokhim. 113—118. Referiert in: Chem. Abstr., Biochem. Sect. 66, 1967, 83164 t.
- SPACKMAN, D. H., STEIN, W. H. and MOORE, S., 1958: Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino acids. Analyt. Chem. 30, 1190—1206.
- STEWART, F. C. and DURZAN, D. J., 1965: Metabolism of nitrogenous compounds. In: STEWARD, F. C. (Ed.): Plant physiology, a treatise 4 A, 379—386. Academic Press, New York, London.
- STOEV, K. D., DOBREVA, S. I. und WOSTENINEZ, G., 1966: Über die Synthese von Aminosäuren im Wurzelsystem der Rebe. Vitis 5, 265—287.
- STREET, H. E., 1958: The degradation of amino-acids. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie 8, 674—715. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- WARICK, R. P. and HILDEBRANDT, A. C., 1966: Free amino acid contents of stem and phylloxera gall tissue cultures of grape. Plant Physiol. 41, 573—578.
- YEMM, E. W., 1958: The plant proteins and peptides and their localization in cells and tissues. In: RUHLAND, W. (Hrsg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie 8, 315—332. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- ZOTOV, V. V., 1965: Die Erhöhung des energetischen Stoffwechsels in befallenem Gewebe als Faktor der Phylloxera-Resistenz der Weinrebe. Biochemische Probleme der kranken Pflanze. Vorträge eines Symposiums im Institut für Phytopathologie Aschersleben der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin vom 19.—21. 8. 1964. Tagungsber. Nr. 74, 259—264.
- — and GADIEV, R. SH., 1970: Resistance of grapevines to pests and diseases (russ.). In: RUBIN, B. A. (Ed.): Fiziol. Sel'skokhoz. Rast. 9, 413—449. Izd. Mosk. Univ., Moscow. Referiert in: Chem. Abstr., Biochem. Sect. 74, 1971, 28747 a.
- — und SOKOLOVSKAJA, T. I., 1961: Quantitative Veränderungen der Eiweißfraktionen in phylloxerabefallenen Rebwurzeln. Biochemie der Früchte und Gemüse, Sammelband 6, Verl. d. Akad. d. Wiss. d. UdSSR, Moskau.
- —, SVETLYAKOVA, R. I., SOKOLOVSKAYA, T. I., STOROZHUK, E. M. and KUCHER, A. A., 1966: Physiology of the resistance of grape to phylloxera (russ.). Sel'skokhoz. Biol. 1, 410—420. Referiert in: Chem. Abstr., Biochem. Sect. 66, 1966, 551 n.

Eingegangen am 20. 6. 1975

Dr. G. RILLING  
 Dr. A. RAPP  
 BFA für Rebenzüchtung  
 Geilweilerhof  
 6741 Siebeldingen