

Aus der Bundesforschungsanstalt für Rebenzüchtung Geilweilerhof

# **Untersuchungen über unterschiedliche Nodositätenbildung an der Wurzel verschiedener Reben- sorten bei Reblausbefall und deren Bedeutung für die Resistenzzüchtung**

von

E. L. HOFMANN

## **Einleitung**

Die Reblaus [*Viteus (Phylloxera) vitifolii* SHIMER.] wurde erstmalig in der Mitte des vorigen Jahrhunderts (1856 - 62) mit der Einfuhr *plasmopara*-resistenter Reben von Nordamerika nach Europa gebracht und bedroht seitdem den wurzelechten Anbau der Europäerreben. Sie befällt die Arten der Untergattung *Euvitis*, zu der außer unserer Kulturrebe, *Vitis vinifera*, alle anderen Arten gehören, die wirtschaftlich als Direkträger oder Unterlagsreben bedeutend geworden sind, während sie an den Arten der Untergattung *Muscadinia* nicht lebt.

Nach dem Einstich der Reblaus entstehen an den Blättern Beutelgallen, an den Wurzeln Krebsgallen, wie sie u. a. von E. KÜSTER (21, 23) beschrieben wurden. Im Gegensatz zu den Blattgallen beeinflussen die Wurzelgallen die Rebe erheblich in ihrer Entwicklung. Bei den Wurzelgallen lassen sich zwei verschiedene Typen unterscheiden, die man als Nodositäten bezeichnet, wenn die Zellen des Gallengewebes der primären Wurzelrinde angehören, also außen von der Exodermis umschlossen werden, und zum anderen als Tuberositäten, wenn die Gallen an verholzten Wurzeln in der sekundären Rindenschicht gebildet und nach außen vom Periderm abgeschlossen werden. Diese Gallbildungen unterscheiden sich schon durch ihre Gestalt voneinander, während die Nodositäten als schwach halbmondförmig gekrümmte Schwellungen in Erscheinung treten, stellen die Tuberositäten dagegen napfförmige Wucherungen dar.

Die Histogenese dieser Wurzelgallen wurde von mehreren Autoren untersucht. M. CORNU (12, 13, 14, 15) beschrieb die morphologische und histologische Entwicklung der Nodositäten, seine Mitteilungen ergänzte F. STELLWAAG (44). L. PETRI (35, 36) C. BÖRNER (4, 5, 6, 7, 8) sowie W. NIKLOWITZ (33) erforschten die Vorgänge, die sich bei der Ausbildung von Tuberositäten beobachten lassen. Auf diese Befunde wird im Zusammenhang mit den eigenen histologischen Untersuchungen \*) noch eingegangen werden.

---

\*) Die Ergebnisse der histologischen Untersuchungen bleiben einer späteren Veröffentlichung vorbehalten.

Die Bildung einer Nodosität kann verschieden lange dauern. M. CORNU (13) stellte in Frankreich vierzehn Tage als kürzeste Frist fest, dagegen beobachtete J. MORITZ (32) im Elsaß, daß die Entwicklung nach zehn Tagen beendet war, und F. STELLWAAG (43) gibt für Mitteleuropa vier Wochen an. Diese verschiedenen Angaben dürften sich auf die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen der Standorte sowie auf Sortenunterschiede zurückführen lassen. Diese wurden jedoch nicht näher untersucht, da die Beobachtungen mehr hinsichtlich der Entwicklung der Reblaus vorgenommen wurden.

Über die Ursachen der Wachstumsveränderungen (Gallbildung) an reblausbefallenen Wurzeln liegen verschiedene Anschauungen vor. M. CORNU (12) und H. R. ROSEN (42) nahmen an, daß die Gewebeveränderungen durch mechanische Reize verursacht werden. Nach M. CORNU (12) entstehen durch unterschiedliches Wachstum Gewebespannungen, die die Anschwellung bewirken, nach H. R. ROSEN (42) soll das Saugen der Tiere ein übermäßiges örtliches Wachstum hervorrufen. G. FOEX (17), E. KÜSTER (20), F. ZWEIFELT (47) und C. BÖRNER (4) führten die Gallbildung auf chemische Ursachen zurück. Sie vermuteten, daß vom Insekt Gallbildungsstoffe („Gallengifte“) in das Gewebe eingespritzt werden. In neuerer Zeit wurde die Anschauung vertreten, daß es sich bei diesen Stoffen um wuchsstoffähnliche Substanzen handelt (S. B. LOCKE, A. J. RIKER, B. M. DUGGAR (25), P. BOYSEN-JENSEN (9), F. NYSTERAKIS (34), W. KLOFT (24), W. NIKLOWITZ (33)). Dagegen versuchte F. ANDERS (2) die Gallbildung auf die Wirkung eines von der Reblaus ausgeschiedenen „Kerngiftes“ zurückzuführen, dessen chemische Zusammensetzung bisher noch nicht bekannt ist.

Die Ursachen der Fäulnisprozesse, an denen die Gallbildungen nach einiger Zeit zugrunde gehen, wurden von M. CORNU (12), A. MILLARDET (28), L. PETRI (35) und F. ZWEIFELT (48) untersucht. M. CORNU faßt das Absterben der Nodositäten als physiologischen Vorgang auf und vergleicht diese Erscheinung mit dem Herbstfall der Blätter. Infolge Mangels an Gefäßelementen soll zwar ein Welken, nie aber ein Verfaulen der Wurzeln eintreten. Die Beschädigungen sollen von den Gefäßelementen der kleineren Wurzeln auf die der größeren übergehen, die Stichstellen sich bräunen und immer den Ausgangspunkt der Zerstörung bilden. A. MILLARDET nimmt dagegen an, daß das Verfaulen der Gallbildungen durch die Tätigkeit parasitischer Pilze zu erklären sei. Nach seiner Ansicht können durch Risse, welche infolge der regen Parenchymbildung in der Exodermis entstehen, Pilzmycelien eindringen und das Gewebe angreifen. Falls diese Parasiten nicht durch die Endodermis bzw. von bereits vorhandenen Korkschichten aufgehalten werden, sollen sie auch den Holzkörper zerstören. Nach L. PETRI ist die hyperplastische Natur des vergallten Gewebes schon die Veranlassung zum schnellen Degenerieren und Absterben, Bakterien und Pilze wirken erst sekundär auf die Wurzel ein. Nach F. ZWEIFELT hängt das Abfaulen der Nodositäten mit der Feuchtigkeit des Bodens zusammen. Auf alle diese Autorenbefunde wird im Zusammenhang mit eigenen Untersuchungen noch eingegangen werden.

Die Reaktion der einzelnen Rebenarten und -sorten auf den Reblausbefall ist verschieden. Die amerikanischen reinen Arten der Rebe wie *Vitis riparia* L., *Vitis rupestris* L., *Vitis cordifolia* L., *Vitis aestivalis* L. sind gegen die Reblaus mehr oder weniger resistent, die europäischen und vorderasiatischen *Vitis*-Species wie *Vitis vinifera* L., *Vitis amurensis* L., *Vitis flexuosa* L. dagegen hoch-

anfällig. Dieses unterschiedliche Verhalten der einzelnen Rebenarten wurde schon bald erkannt [A. MILLARDET (29), M. C. R. RILEY (41)] und von den verschiedenen Autoren zu erklären versucht.

Die Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit gegen die Reblaus wurden bisher an Tuberositäten durchgeführt, da der Schaden, der durch diese verursacht wird, auffallender ist als die durch Nodositäten hervorgerufenen Ausfälle, weshalb über letztere keine Literatur bekannt ist. G. FOEX (16) nahm an, daß die besondere anatomische Struktur, nämlich zahlreiche und enge Markstrahlen, die Ursache für die Widerstandsfähigkeit der amerikanischen Rebenarten sei. L. RAVAZ (39) und A. MILLARDET (31) zeigten, daß bei diesen Arten die vergallten Teile der verholzten Wurzeln durch Korkschichten vom normalen Wurzelgewebe abgegrenzt waren. Außerdem stellten A. MILLARDET (31) und L. PETRI (35) fest, daß bei den amerikanischen Rebenarten die sekundäre Rindenschicht früher erneuert wird (meist gegen Ende des ersten Jahres) als bei den *Vitis vinifera*-Varietäten, und erstere deshalb die Tuberositäten leichter abzustoßen vermögen. L. MANZONI (26) und G. MANZONI (27) bestätigten diese Befunde der vorigen. K. J. ABESSADZE, A. E. MAKAREVSKAJA und K. E. ZSCHAKAJA (1) sahen ebenfalls die frühzeitige Ausbildung mehrerer Korkschichten als Resistenzmerkmal an.

L. PETRI (37) und R. AVERNA-SACCA (3) führten die Widerstandsfähigkeit der amerikanischen Rebenarten auf chemische Eigenschaften, wie Anwesenheit von Säuren und harzähnlichen Stoffen zurück.

Die „Selbstreinigung der Rebenwurzeln durch Nymphose“ (Abwanderung der Wurzelreblaus in Form des geflügelten Tieres) wurde ebenfalls zur Erklärung der Resistenzunterschiede zwischen den verschiedenen Rebenarten herangezogen [B. GRASSI (18), F. STELLWAAG-KITTLER (45)]. Im Gegensatz zu der europäischen Rebenart *Vitis vinifera* neigt die Wurzelreblaus bei amerikanischen Rebenarten unter bestimmten Umständen mehr zur Nymphose und damit zur Entwicklung des geflügelten Tieres (*Sexuparae*), so daß hier eine Reinigung des Wurzelsystems von Rebläusen stattfindet.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß sich die Widerstandsfähigkeit gegen die Reblaus nicht durch eine oder wenige Eigenschaften erklären läßt, sondern einen Komplex verschiedener Merkmale darstellt.

An Nodositäten wurde bisher nur die Entwicklung und das Absterben beschrieben, dagegen liegen vergleichende Untersuchungen dieser Wurzelgallen an verschiedenen Rebenarten noch nicht vor. Wie bei den Tuberositäten läßt sich auch bei den Nodositäten der einzelnen Rebenarten und -sorten eine verschieden starke Widerstandskraft beobachten. An den Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten sterben diese meist nach drei bis vier Wochen ab, wobei die entstehende Fäulnis auch auf die normalen Teile der Wurzeln übergreift und die Rebe erheblich in ihrer Lebensfähigkeit beeinträchtigt. Anders liegen die Verhältnisse bei den amerikanischen *Vitis*-Species wie *Vitis riparia*, *V. rupestris* und *V. aestivalis* an deren Wurzeln die Reblaus zwar auch die Ausbildung von Nodositäten verursacht, die jedoch nicht so schnell abfaulen wie die Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten sondern häufig ihr Wachstum fortsetzen und funktionstüchtig bleiben. Die gelblich-weiße Färbung und die Form ihrer Wurzelspitze deuten darauf hin, daß ihre Funktionsfähigkeit erhalten bleibt. Sie sind „durchgewachsen“.

Es galt nun experimentell zu prüfen, welche Unterschiede zwischen den Nodositäten der obengenannten amerikanischen *Vitis*-Species und der *Vitis vinifera*-Sorten bestehen, insbesondere in welchem Maße die Fähigkeit einer Wurzel, trotz Bildung von Nodositäten funktionstüchtig zu bleiben, auf modifikativ und genetisch bedingte faßbare Merkmale zurückgeführt werden kann. Aus diesen Untersuchungen würde sich dann ergeben, welche Bedeutung das „Durchwachsen“ der Nodositäten im Rahmen der Resistenzzüchtung hat.

### Material und Methodik

Die vorliegenden Untersuchungen wurden in den Jahren 1953 bis 1955 in der Bundesforschungsanstalt für Rebenzüchtung Geilweilerhof und im Gewächshaus des Langenscheiderhofs durchgeführt. Für die Versuche stand Rebenmaterial von 23 verschiedenen Sorten zur Verfügung, und zwar 8 *Vitis vinifera*-Sorten, 6 amerikanische *Vitis*-Species und 9 Kreuzungsnachkommen (Artkreuzungen). Unter den *Vitis vinifera*-Sorten befand sich die georgische Weißweinsorte Rkazitelli, die auf Grund der Angaben russischer Autoren (1) verwendet wurde. Die übrigen *Vitis vinifera*-Sorten, darunter die französische Rotweinsorte Gamay noir, sowie die amerikanischen *Vitis*-Species interessierten bei diesen Untersuchungen, da sie zum Teil als Ausgangsmaterial für die auf dem Wege der Kombinationszüchtung erhaltenen Unterlagsreben bzw. Direktträger dienten.

Die Versuchsreben wurden als 2-Augenstecklinge in Töpfen herangezogen, die einen oberen Durchmesser von 10 cm und eine ebensolche Tiefe aufwiesen und mit humoser Gartenerde gefüllt waren. Die Pflanzen standen im Warmhaus und wurden, nachdem sie sich genügend bewurzelt hatten, gleichmäßig mit Rebläusen verschiedener Herkünfte infiziert.

Zur Infektion wurden mit Gallen besetzte Rebenblätter zwischen Topfwand und Wurzelballen gelegt. Die aus den Gallen schlüpfenden Jungläuse verlassen dann die Blätter und besiedeln die Wurzeln. Etwa drei Wochen nach der Infektion kann die Bonitierung der Pflanze vorgenommen werden.

### Untersuchungen über unterschiedliche Nodositätenbildung an der Wurzel verschiedener Rebensorten bei Reblausbefall

#### 1. Morphologie der Nodosität

Die Entwicklung einer Nodosität beginnt nach dem Einstich der Reblaus, der im allgemeinen hinter der Wurzelspitze in der Streckungszone der Rebenwurzel erfolgt. Seltener wird die meristematische Zone der Wurzelspitze selbst besaugt. Nach etwa einem Tag bemerkt man eine Anschwellung des Gewebes in der Umgebung des Parasiten, der dann scheinbar in das Gewebe einsinkt. Es besteht nun ein Unterschied darin, ob die Reblaus direkt den Meristemkegel besaugt oder ob sie kurz hinter diesem einsticht. Im ersten Fall tritt dann ein Stillstand des Spitzenwachstums ein, und die Nodosität nimmt eine stumpfe, keulenförmige Gestalt an. Wird dagegen die meristematische Zone nicht angestochen, so kann die Wurzel ihr Wachstum fortsetzen und biegt sich hakenförmig nach der besaugten Seite zu um. In dieser Weise entwickelt sich eine Nodosität, wenn die Wurzel nur von einer Reblaus besaugt wurde.

An der Wurzelspitze können sich jedoch auch mehrere Rebläuse festsetzen. Saugen diese gleichzeitig nebeneinander, so entsteht eine stärkere Schwellung und Krümmung der Wurzel; stechen sie aber ungefähr gleichzeitig

an einander gegenüber liegenden Stellen der jungen Wurzel ein, so werden Verdickungen ohne Krümmungen gebildet. Auf der verlängerten Wurzelspitze können andere Rebläuse ebenfalls eine Nodosität erzeugen. Erfolgt der Einstich z. B. in der Absorptionszone, so beobachtet man die Ausbildung von Wurzelhaaren auf der entstehenden Nodosität, die also in diesem Falle die Funktion des betreffenden Wurzelabschnittes mit übernimmt.

Die Nodosität ist anfangs schwach durchscheinend mit deutlich gelber Spitze. Nach einiger Zeit nimmt sie eine goldgelbe Farbe an, die später in einen bräunlichen Ton übergeht. Auf der Oberfläche erscheinen dann abgegrenzte dunklere Flecke, die sich schollenähnlich vom helleren Gewebe abheben, wie

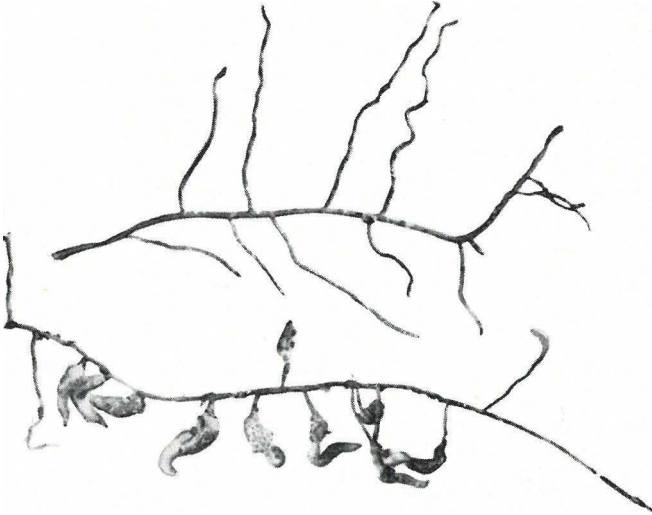


Abb. 1: Oben unbeeinfachte Rebenwurzel, darunter Wurzel von *Vitis vinifera* nach Reblausbefall. (1,9 ×)

auf Abb. 1 zu ersehen ist. Diese Abbildung 1 zeigt nebeneinander eine unbeeinfachte Rebenwurzel und eine reblausbefallene. Fast an sämtlichen Saugwurzeln entstanden Nodositäten. Die stärker verdickten und gekrümmten Wurzeln wurden von mehreren Rebläusen besaugt. An den Wurzelgallen sind die schollenartigen Erhebungen als dunkle Flecke zu erkennen.

Die Ausbildung einer Nodosität ist unter den Gewächshausbedingungen des Langenscheiderhofes nach ungefähr vierzehn Tagen beendet.

Die weitere Entwicklung der Wurzeln kann jedoch dann sehr verschieden vor sich gehen. Entweder setzen die vergallten Wurzeln ihr Längenwachstum fort ohne von den Nodositäten beeinträchtigt zu werden, (vgl. Abb. 2, S. 71) oder sie stellen ihr Wachstum ein und faulen ab (Abb. 3, S. 71). Erstere werden daher als tolerant, letztere als hochanfällig bezeichnet.

An einer „durchgewachsenen“ Wurzel läßt sich das durch den Einstich der Reblaus veränderte Gewebe ebenso wie die Rinde später leicht abstreifen, da es dann in Zersetzung übergeht und nur noch lose dem Wurzelkörper anliegt (vergl. Abb. 4, S. 71). Diese älteren „durchgewachsenen“ Wurzeln unterscheiden sich dadurch von absterbenden, daß bei ihnen nur das abnorme Gewebe

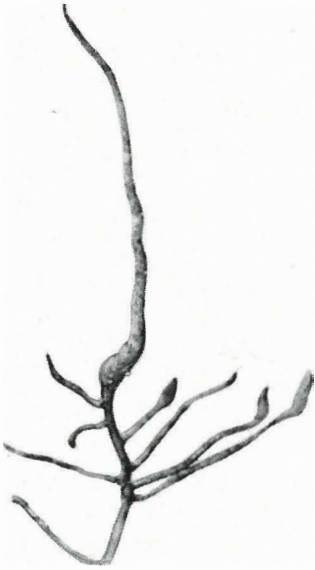


Abb. 2: Nodosität an der Wurzel der Sorte F.S. 4-201-39. Wurzelwachstum wird nach Reblausbefall fortgesetzt. (3,0 x)



Abb. 3: Nodosität an einer Wurzel der *Vitis vinifera*-Sorte Riesling 90. Wurzellängenwachstum wird nach Reblausbefall nicht fortgesetzt. (5,2 x)



Abb. 4: Seitenwurzelbildung an einer reblausbefallenen Wurzel der Sorte F.S. 4-195-39 [G 157 (*V. solonis* x Riesling) x Riesling 7860]. (5,2 x)



Abb. 5: Nodosität an einer älteren Wurzel der Sorte Oberlin 595. Rechts oben liegt ein Teil des abgestreiften Wurzelgewebes neben dem ungeschädigten Wurzelkörper. (6,5 x)

schrumpft und eine dunkelgraue bis dunkelbraune Farbe annimmt. Die Zersetzung dieses Gewebes greift jedoch nicht auf die normalen Teile der Wurzel über. Der Schädigungseffekt ist demnach an solchen Wurzeln gering.

Die durch die Saugwirkung der Reblaus verdickten Wurzelabschnitte sind unter Umständen in der Lage, selbst neue Seitenwurzeln zu bilden, und zwar entstehen diese meistens an der Stelle der stärksten Krümmung gegenüber der Einstichstelle (vgl. Abb. 4, S. 71).

Vermutlich genügt die Verwundung allein schon, um Zellteilungen auszulösen. Nach G. HABERLANDT (19) sollen durch die Verwundung Hormone frei gemacht werden bzw. entstehen können, die die Zellteilung bewirken. In diesem Falle ist jedoch nicht die Wirkung des Wundreizes, sondern der Einfluß des Vegetationskegels für die vermehrte Seitenwurzelbildung entscheidend. Dies zeigt folgender Versuch: Entfernt man z. B. die Wurzelspitze einer Rebenwurzel, so tritt ebenfalls vermehrte Seitenwurzelbildung ein. Der Vegetationskegel hemmt demnach die Zellteilungen, und durch Entfernen der Wurzelspitze wird diese die Zellteilung regulierende Wirkung aufgehoben. Diese Beobachtungen stimmen überein mit den Befunden von E. BÜNNING (11). Ähnliche Erscheinungen ruft anscheinend der Einstich der Reblaus hervor, wie aus Abb. 4, S. 71 hervorgeht.

Diese vermehrte Seitenwurzelbildung ist für die Rebe von besonderer Bedeutung, da durch die Neubildung von Saugwurzeln die durch den Reblausbefall zerstörten oder funktionsunfähig gemachten Wurzeln ersetzt werden. Sie treten jedoch nur an den trotz Nodositätenbildung weiter gewachsenen Wurzeln auf. Die Entwicklung dieser Seitenwurzeln geht auf normale Art und Weise vor sich.

## 2. Die Nodositätenbildung in Abhängigkeit von der Jahreszeit, der Sorte und dem Boden

### a) der Jahreszeit und Sorte

Zunächst wurde das weitere Wachstum der Wurzeln nach Nodositätenbildung (Anzahl der „durchgewachsenen“ Nodositäten) unter gleichartigen Außenbedingungen (gleiche Temperatur, gleicher Boden — die Pflanzen standen in einem Sand-Humus-Gemisch) untersucht.

Als Maß zur Bestimmung der Nodositätenzahl wurde die Anzahl der Nodositäten an der Oberfläche des Wurzelballens ermittelt und die Anzahl der „durchgewachsenen“ Nodositäten ausgezählt, d. h. der Wurzeln, die trotz Ausbildung einer Nodosität ihr Längenwachstum fortgesetzt hatten. Die Anzahl der Nodositäten im Inneren des Wurzelballens wurde nicht berücksichtigt, um das weitere Wachstum der Pflanzen nicht zu hemmen. Untersuchungen über die Anzahl der Nodositäten im Inneren des Wurzelballens erbrachten keine nennenswerten Unterschiede, da sich die Saugwurzeln auch meist an der Oberfläche des Wurzelballens befinden.

Ein 1954 durchgeführter Vorversuch wurde 1955 wiederholt, um größere Zufälligkeiten der letztjährigen Ergebnisse auszuschalten. Gleichzeitig sollten hierbei auch jahreszeitliche Einflüsse mit berücksichtigt werden. Während im ersten Jahr 1954 die Bonitierungen zweimal vorgenommen wurden, fanden diese im zweiten Jahr in vierwöchentlichen Abständen statt. Nur nach

dem Rückschnitt der Triebe im Juni erfolgte die Beurteilung nach acht Wochen (Anfang August).

In Tabelle 1 (S. 74) sind die Ergebnisse (Anzahl der „durchgewachsenen“ Nodositäten bezogen auf die Gesamtzahl der Nodositäten) für die untersuchten Arten und Sorten zusammengestellt.

Wie diese Untersuchungen zeigten, ist das Wurzelwachstum der Reben (Weiterwachsen der Wurzeln nach Nodositätenbildung) jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. Im Frühjahr und Sommer, also zu Beginn der Vegetationsperiode wachsen die Pflanzen stärker als im Herbst. Parallel damit verläuft die Reblausanfälligkeit. Die meisten *Vitis vinifera*-Sorten befinden sich im Mai im optimalen Entwicklungszustand. Infolgedessen zeichnen sie sich dann auch durch einen hohen Anteil „durchgewachsener“ Nodositäten aus, z. B. Rkazitelli, Gutedel und Gamay noir. Dagegen läßt sich bei den amerikanischen *Vitis*-Species und den Kreuzungsnachkommenschaften sowohl im Mai als auch im Juni ein stärkeres Wachstum feststellen.

Offenbar hängt das „Durchwachsen“ der Wurzeln nach Nodositätenbildung vom periodischen Wachstumsverlauf der Pflanzen ab, der für die einzelnen Sorten bzw. Arten verschieden ist.

Dies wird noch durch die Beobachtung unterstützt, daß in jedem Fall die wüchsigsten Pflanzen einer Sorte den höchsten Anteil an Wurzeln aufwiesen, die trotz Ausbildung einer Nodosität ihr Längenwachstum fortgesetzt hatten. Dagegen zeigten die schwächer wachsenden Pflanzen einer Sorte eine geringere Anzahl Wurzeln, die trotz Gallbildung funktionstüchtig geblieben waren. Kümmerlich wachsende Pflanzen bildeten in der Regel nur wenige und schwache Nodositäten, die schnell abfaulten.

Trotz der jahreszeitlich bedingten Unterschiede in der Anzahl der bei Nodositätenbildung funktionstüchtig gebliebenen Wurzeln, bestehen unverkennbar züchterisch bedeutungsvolle Unterschiede. So ließen sich unter gleichartigen Außenbedingungen an den Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten eine verhältnismäßig geringe Anzahl Nodositäten feststellen, von denen einige wenige weitergewachsen waren. Nur bei der georgischen Rebensorte Rkazitelli war dieser Prozentsatz etwas höher. Demgegenüber zeigten die amerikanischen *Vitis*-Species *V. riparia*, *V. rupestris*, *V. aestivalis* und *V. labrusca* sowie die Kreuzungsnachkommenschaften eine höhere Gesamtzahl der Nodositäten, von denen aber auch ein bedeutend größerer Anteil ihr Längenwachstum nicht unterbrochen hatten.

Die Varietäten der *Vitis*-Species (*V. riparia* und *V. rupestris*) verhalten sich untereinander nicht gleich. Es ist anzunehmen, daß diese Differenzen einerseits genetisch bedingt und andererseits umweltabhängige Ausnahmen sind. Die amerikanischen *Vitis*-Species gedeihen im Freiland oft anders, meist besser als in Töpfen. Dies hängt eng mit ihrem starken Wachstum zusammen [F. STELLWAG (43)]. Infolgedessen durchdringen die Wurzeln in kurzer Zeit die wenige Erde im Topf und stoßen bald an der Topfwand an. Dadurch werden sie im Wachstum gehemmt und sterben verfrüht ab. Dementsprechend weisen auch die Kreuzungsnachkommenschaften Unterschiede auf. Aus technischen Gründen mußten jedoch die Versuche in Töpfen durchgeführt werden, da sich die Pflanzen dann gleichmäßig infizieren ließen und auch leichter zu beurteilen waren.



Tabelle 1

Prozentualer Anteil „durchgewachsener“ Nodositäten an den Wurzeln verschiedener Rebenarten und -sorten (n = 20 Pflanzen).

Sorte	Bonitierungen am:			
	4. 4. 55 %	4. 5. 55 %	5. 6. 55 %	2. 8. 55 %
<i>Vitis vinifera</i> -Sorten				
Rkazitelli	56,8	35,5	32,1	17,5
Gutedel	19,1	46,3	23,5	4,7
Gamay noir	10,2	34,5	23,2	0,0
Portugieser	13,9	21,9	22,2	12,5
Traminer	10,5	26,3	14,3	2,4
Riesling 90	12,5	29,1	7,9	3,2
Trollinger	11,4	26,7	13,8	0,0
Sylvaner	20,0	16,6	25,0	0,0
Amerikanische <i>Vitis</i> -Species				
Riparia G 1	23,3	38,8	32,1	21,2
Riparia G 64	19,2	23,7	29,6	19,2
Rupestris H. G. 9	14,3	32,0	58,2	8,0
Rupestris St. George	36,3	29,6	25,6	3,5
Aestivalis	20,2	25,6	20,6	16,1
Labrusca	11,0	30,0	30,2	15,9
Kreuzungsnachkommenschaften				
Kober 5 BB	27,7	38,8	32,7	14,9
M. G. 101-14	15,8	30,5	31,6	13,0
Oberlin 595	13,6	30,2	32,7	17,3
Vi 5861	20,1	28,2	30,6	10,8
M. G. 143 A	29,9	31,7	31,6	10,1
G 157	19,1	40,0	34,0	12,7
G 26	19,8	26,2	21,8	16,1
F. S. 4-201-39	28,7	35,2	42,9	15,8
F. S. 4-195-39	28,8	35,1	39,4	18,4

Es ist nur bedingt möglich, die *Vitis vinifera*-Sorten mit den amerikanischen *Vitis*-Species bezüglich der Nodositätenzahl zu vergleichen, da die vergallten Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten sehr bald nach dem Reblausbefall absterben und dabei auch große Teile der angrenzenden normalen Wurzeln vernichtet werden.

Eher schon läßt sich ein Vergleich bei den Kreuzungsnachkommenschaften mit den Elternformen hinsichtlich der Gesamtzahl der Nodositäten und der Anzahl der Wurzeln, die trotz Nodositätenbildung ihr Längenwachstum fortgesetzt haben, durchführen. Aus Tabelle 1, S. 74 ersieht man, daß die Kreuzungsnachkommenschaften im Vergleich zu den *Vitis vinifera*-Sorten eine unverkennbar größere Tendenz zeigen, das Wurzelwachstum nach der Bildung von Gallen fortzusetzen. Sie verhalten sich also ähnlich wie die amerikanischen *Vitis*-Species, was auch mit den Erfahrungen der Praxis übereinstimmt.

Demnach bestehen bezüglich des Weiterwachsens der Wurzeln nach Nodositätenbildung sortentypische bzw. artspezifische Unterschiede.

Wird eine *Vitis vinifera*-Sorte von der Reblaus befallen, so wächst die Wurzel nach Ausbildung der Nodosität meist nicht mehr weiter, sondern wird funktionsuntüchtig und fault ab. Sie ist also anfällig (hochanfällig). Beobachtungen haben jedoch zeigen können, daß es durchaus möglich ist, daß stark anfällige (hochanfällige) *Vitis vinifera*-Sorten sich wie tolerante Rebensorten verhalten können, wenn sie unter günstigen Wachstumsbedingungen gehalten werden. Ein Beispiel hierfür sind die baumförmig gezogenen Reben Bulgariens, die durch keine Pflege- und Erziehungsarbeiten in ihrem Wachstum eingeschränkt werden [M. POPOFF u. D. JOAKIMOFF (38)] und bisher nicht durch die Reblaus geschädigt wurden. In die gleiche Richtung weisen Beobachtungen von H. BREIDER u. B. HUSFELD (10). Nach ihren Feststellungen bedingt optimales Wachstum eine gewisse potentielle Widerstandsfähigkeit gegen die Reblaus. Beispielsweise sind die Hausreben, deren Wachstum auch nur wenig eingeschränkt wird, in reblausverseuchten Gebieten bisher ungeschädigt geblieben.

Auch die amerikanischen *Vitis*-Species und ebenso die Kreuzungsnachkommenschaften werden von der Reblaus besiedelt und bilden ebenfalls Nodositäten aus. Im Gegensatz zu den *Vitis vinifera*-Sorten bleiben jedoch ihre Wurzeln häufig voll funktionsfähig. Sie können weiter wachsen, obwohl anfangs dieselben Anschwellungen nach dem Einstich der Reblaus beobachtet werden. Diese Sorten sind infolgedessen tolerant.

#### b. dem Boden

Die Sorten Riesling 90, sowie die Kreuzungsnachkommenschaften Kober 5 BB, F. S. 4-201-39 und F. S. 4-195-39 wurden in Kalkmergel Topferde, Sand-Lehm und Lehm geprüft, um den Einfluß der Bodenart auf die Nodositätenbildung zu untersuchen. Dieser Versuch wurde in 10-facher Wiederholung mit 10 Pflanzen/Variante in Töpfen (oberer Durchmesser 10 cm, Tiefe ebenfalls 10 cm) im Warmhaus mit zusätzlicher Beleuchtung durchgeführt. Hierdurch standen die Pflanzen im Dezember gut im Trieb, so daß sie dann beurteilt werden konnten. Die Ergebnisse sind in Tabelle 2 (S. 76) zusammengestellt.

Dieser Versuch zeigt das Bestehen von Sortenunterschieden im Weiterwachsen der Wurzeln nach Nodositätenbildung in Abhängigkeit von der Bodenart.

Die gute Entwicklung der Wurzeln von Kober 5 BB in Kalkmergel läßt sich z. B. durch die Kalkverträglichkeit dieser Sorte erklären, die auf die Einkreuzung der *Vitis berlandieri* (amerikanische *Vitis*-Species) zurückzuführen

ist. Die übrigen Sorten sind nicht so kalkverträglich und wachsen demzufolge weniger gut in Kalkmergel. Die Sorte F. S. 4-201-39 gedeiht am besten in gut durchlüfteten Böden und findet daher in Sand-Lehm und Topferde die günstigsten Wachstumsbedingungen, während die Sorte F. S. 4-195-39 auch in Lehm noch gut wächst.

Tabelle 2

Nodositätenbildung und Fähigkeit zum „Durchwachsen“ bei vier Sorten in vier verschiedenen Böden (n = 10 Pflanzen).

Sorte	Bodenart	Gesamtzahl der Nodositäten	Anzahl der durchgewachsenen Nodositäten	% <sup>1)</sup> durchgewachsene Nodositäten
Riesling 90	Topferde	158	17	10,7
	Kalkmergel	102	9	8,8
	Sand-Lehm	88	5	5,7
	Lehm	70	3	4,3
Kober 5 BB	Topferde	153	53	34,7
	Kalkmergel	145	77	53,1
	Sand-Lehm	78	21	26,9
	Lehm	108	33	30,6
F. S. 4-201-39	Topferde	130	66	50,9
	Kalkmergel	159	109	39,5
	Sand-Lehm	156	83	52,2
	Lehm	277	31	19,9
F. S. 4-195-39	Topferde	80	33	41,3
	Kalkmergel	152	32	21,1
	Sand-Lehm	146	83	56,8
	Lehm	53	21	39,6

<sup>1)</sup> Diesen Prozentzahlen kommt infolge des geringen Materials nur orientierende Bedeutung zu.

Bei den einzelnen Sorten wachsen die Wurzeln also unter für sie ungünstigen Bedingungen in geringerem Maße trotz Nodositätenbildung weiter, unter optimalen stärker. Wiederum können wir hier die Beziehung zwischen Wachstumsintensität und Stärke der Reblaustoleranz feststellen, die in diesem Falle durch die aus der Praxis bereits bekannten sortentypischen Bodenansprüche hervorgerufen wurde.

Eine Wiederholung des Versuchs im folgenden Jahr 1955 führte zum gleichen Ergebnis. Hierbei standen die Pflanzen in Töpfen, die einen oberen Durchmesser von 12 cm und eine ebensolche Tiefe aufwies, und deren eine Hälfte mit Topferde, die andere mit Kalkmergel gefüllt war. Infolgedessen wuchsen die Wurzeln einer Pflanze gleichzeitig in zwei Böden.

Es zeigte sich nun, daß der Einfluß des Bodens unmittelbar auf die einzelnen Wurzeln einwirkt und nicht auf dem Umweg über die ganze Pflanze. Die einzelnen Wurzeln scheinen demnach direkt auf Außenbedingungen reagieren zu können, so daß man an ein und derselben Pflanze nebeneinander hinfällige und tolerante Wurzeln findet.

Bisher wurde festgestellt, daß die Wurzeln der verschiedenen Rebenarten und -sorten nach Reblausbefall im gleichen Boden zu unterschiedlichen Anteilen weiter wachsen (siehe Seite 74). Nun hat sich darüber hinaus ergeben, daß die einzelne Rebensorte sich hierbei — je nach ihren Bodenansprüchen — verschieden verhält. Es genügt also nicht nur zur Charakterisierung des „Durchwachsens“ einer Sorte, sie in einem Standardboden zu prüfen, sondern sie muß zur Ermittlung ihrer ökologischen Streubreite in verschiedenen Böden untersucht werden. Da nun die Wurzeln einer Rebensorte bei Reblausbefall umso stärker weiterwachsen, je besser ihre Wachstumsbedingungen sind, kann der Grad des „Durchwachsens“ umgekehrt auch zur Feststellung der ökologischen Ansprüche der betreffenden Sorte dienen.

### 3. Untersuchungen über die Wachstumsgeschwindigkeit der Rebenwurzeln

Die Fähigkeit zur Fortsetzung des Wurzellängenwachstums nach Reblausbefall läßt auf eine unterschiedliche Wachstumsintensität der Wurzeln verschiedener Rebensorten und -arten schließen. Demzufolge wurden Wurzelbildung und täglicher Zuwachs der Wurzeln untersucht.

Als Material dienten die *Vitis vinifera*-Sorte Sylvaner (die Sorte Riesling wächst schlecht in Wasser und wurde daher nicht als Vergleichsmaterial verwendet), die *Vitis-Species Riparia* G 64 und die beiden Kreuzungsnachkommenschaften Kober 5 BB und Oberlin 595.

Je Sorte wurden fünf 2-Augenstecklinge in Wasser zur Bewurzelung gebracht, da sich hier die Entwicklung der Wurzeln am besten beobachten ließ, und Messungen leicht durchzuführen waren. Die Pflanzen befanden sich in verdunkelten 1 Litergläsern. Der Versuch wurde am 12. 3. 54 begonnen und am 5. 5. 54 abgeschlossen, da dann die Wurzeln ihr Längenwachstum einstellten und verkorkten. Sämtliche Wurzeln wurden vom Beginn der Wurzelbildung bis zum Abschluß des Versuchs täglich gemessen, um den Zuwachs festzustellen. Der Versuch wurde Mitte Mai mit den Sorten Oberlin 595 und Gutedel Bergthold wiederholt (von Sylvaner war um diese Zeit kein Material mehr vorhanden, da es bereits für andere Versuche verwendet wurde).

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tabelle 3, S. 78 zusammengestellt.

Es zeigte sich, daß zwischen den Sorten Unterschiede in der Bewurzelung, dem Wurzellängenwachstum und dem täglichen Zuwachs bestehen. Im Vergleich mit Sylvaner betrug der tägliche Zuwachs der Wurzeln bei Oberlin 595 das Dreifache, bei Riparia G 64 das Doppelte, während zwischen Sylvaner und Kober 5 BB eine nur schwach gesicherte höhere Zuwachsrates besteht.

Bei der Wiederholung des Versuchs Mitte Mai zeigte sich wiederum die wesentlich höhere Wachstumsgeschwindigkeit von Oberlin 595 gegenüber einer *Vitis vinifera*-Sorte.

Auffallend ist bei der Wiederholung des Versuches im Mai der bedeutend größere tägliche Zuwachs. Diese Unterschiede lassen sich durch die inzwischen günstiger gewordenen Wachstumsbedingungen (höhere Temperatur, längerer Tag) erklären.

Tabelle 3  
Wurzelbildung und Wurzellängenwachstum bei verschiedenen Rebensorten in Wasser (n = 5 Pflanzen).

Sorte	durchschnittl. Anzahl der Wurzeln je Steckling	durchschnittl. Gesamtlänge der Wurzeln je Steckling cm	mittlere Länge der Einzelwurzel cm $\pm$ 3 m	mittlerer täglicher Zuwachs je Wurzel cm $\pm$ 3 m
Sylvaner	3	3,4	1,2 $\pm$ 1,4	0,07 $\pm$ 0,02
Oberlin 595	5	18,2	3,5 $\pm$ 1,2	0,24 $\pm$ 0,02
Riparia G 64	5	14,2	3,2 $\pm$ 0,9	0,17 $\pm$ 0,02
Kober 5 BB	8	17,1	3,1 $\pm$ 0,5	0,13 $\pm$ 0,04
Gutedel	12	17,7	2,2 $\pm$ 0,5	0,30 $\pm$ 0,15
Oberlin 595	7	27,2	5,5 $\pm$ 1,9	0,84 $\pm$ 0,33

Die Wachstumsgeschwindigkeit, d. h. der Zuwachs der Länge in der Zeiteinheit, ist von besonderer Bedeutung für das weitere Wachstum der Wurzeln nach Nodositätenbildung. Da unter gleichen Bedingungen (Bewurzelungsversuch in Wasser) die untersuchte *Vitis riparia* und die Kreuzungsnachkommenschaft Oberlin 595 im Vergleich mit den *Vitis vinifera*-Sorten Sylvaner und Gutedel teilweise einen doppelt bis dreimal so großen täglichen Zuwachs aufweisen, vermögen die erstgenannten Sorten schneller die durch den Reblausstich hervorgerufene Schädigung zu überwinden. Aus diesem Grunde findet man bei den amerikanischen *Vitis*-Species und Kreuzungsnachkommenschaften mehr Wurzeln, die ungeachtet der Ausbildung einer Nodosität ihr Längenwachstum fortgesetzt haben, also „durchgewachsen“ sind.

### Diskussion

Die experimentellen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit schließen sich an die große Zahl von Versuchen an, (vgl. S. 68) Eigenschaften festzustellen, die den Charakter von Resistenzmerkmalen haben. Die morphologischen Untersuchungen ergaben, daß bezüglich des weiteren Wachstums der Wurzeln nach Nodositätenbildung deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Sorten bestehen. Die Wurzeln der *Vitis vinifera*-Sorten wachsen nach der Ausbildung von Nodositäten meist nicht mehr weiter, sondern werden funktionsuntüchtig und faulen ab. Sie sind demnach anfällig (hochanfällig), während die amerikanischen *Vitis*-Species und die Kreuzungsnachkommenschaften (Artkreuzungen mit und ohne *Vitis vinifera*) befähigt sind, mit der Reblaus zu leben ohne wesentlichen Schaden zu leiden, und daher als tolerant bezeichnet werden.

Resistenzunterschiede konnten in jedem Fall dadurch erklärt werden, daß die durch den Reblausstich hervorgerufenen Nodositäten entweder durch Zersetzungsprozesse zum Absterben gebracht werden, die auch die normalen Wurzeln ergreifen, oder daß die Wurzeln infolge bestimmter physiologischer Eigenschaften für die Zersetzung nicht zugänglich waren und daher „durchgewachsen“ sind. Dieses Verhalten läßt sich auf die unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeit der untersuchten Rebensorten und -arten zurückführen. Je wüchsiger eine Sorte ist, umso mehr Wurzeln wachsen nach Reblausbefall trotz Ausbildung einer Nodosität weiter, und umso höher ist die Toleranz der betreffenden Sorte.

Diese Feststellungen stimmen mit den praktischen Erfahrungen überein, nach denen sich die starkwüchsigen Rebensorten (z. B. *V. riparia*, Kober 5 BB) bisher als mehr oder weniger resistent = tolerant erwiesen haben. Es ist darum möglich, daß unter Bedingungen, die das Wachstum ungünstig beeinflussen tolerante Reben anfällig werden; umgekehrt wirken sich Außenfaktoren, die das Wurzelwachstum der Rebe fördern, in einer Erhöhung der Toleranz aus.

Die Wüchsigkeit kann als Maßstab für die Toleranz bzw. Anfälligkeit bei Reblausbefall angesehen werden. Eine Auslese unter besonderer Berücksichtigung des Wuchses läßt sich schon an jungen Pflanzen durchführen. Die Prüfung im Topf ist jedoch nur für eine begrenzte Zeit des Wachstums maßgebend, so daß eine gründliche Beurteilung im Feld vorgenommen werden muß. Außerdem darf bei diesen Versuchen nicht übersehen werden, daß das weitere Wachstum der Wurzeln stark durch Außenfaktoren beeinflussbar ist.

Für die Resistenzzüchtung ergibt sich somit die Möglichkeit, durch Auslese der wurzelwüchsigsten Sorten (da in den meisten Fällen Korrelation zwischen Wurzelwüchsigkeit und oberirdischer Wüchsigkeit besteht, kann auch von „allgemein wüchsigen“ Sorten gesprochen werden), und Prüfung derselben unter verschiedenen Bedingungen tolerante Sorten zu erhalten.

### Zusammenfassung

- 1.) Der Unterschied zwischen Nodositäten und Tuberositäten wird geschildert. Die vorliegenden Untersuchungen behandeln die Frage der Nodositätenbildung in Abhängigkeit von der Sorte, die bisher noch nicht Gegenstand eingehender Untersuchungen war.
- 2.) Unter gleichartigen Außenbedingungen wurden Unterschiede im weiteren Wachstum der Wurzeln nach Nodositätenbildung bei verschiedenen Sorten festgestellt. Die Wurzeln der amerikanischen *Vitis*-Species und der Kreuzungsnachkommenschaften wachsen nach Reblausbefall im Vergleich mit denjenigen der *Vitis vinifera*-Sorten i. a. in stärkerem Maße weiter. Da erstere befähigt sind, mit der Reblaus zu leben ohne wesentlichen Schaden zu leiden, werden sie als tolerant bezeichnet, während letztere bald nach dem Befall zugrunde gehen und daher hochanfällig sind.
- 3.) Das „Durchwachsen“ der Nodositäten ist durch Umweltbedingungen beeinflussbar, und zwar wirken sich Außenfaktoren (z. B. Jahreszeit, Boden), die den Wuchs (insbesondere des Wurzelsystems) fördern, in einer Erhöhung der Toleranz und umgekehrt aus.
- 4.) Das „Durchwachsen“ der Nodositäten hängt von der unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln bei den einzelnen Rebensorten ab.

Die Wurzeln der Sorten Kober 5 BB, Riparia G 64 und Oberlin 595 wachsen in Wasser doppelt so schnell (Längenzuwachs in der Zeiteinheit) wie die der *Vitis vinifera*-Sorten Gutedel und Sylvaner. Infolgedessen vermögen erstere schneller die durch den Reblausstich hervorgerufene Schädigung zu überwinden und diese kann nicht so stark um sich greifen wie es bei letzteren der Fall ist.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. v. BOGUSLAWSKI, danke ich für die Einwilligung zur Bearbeitung des von Herrn Prof. Dr. B. HUSFELD vorgeschlagenen Themas. Herrn Prof. Dr. B. HUSFELD bin ich für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und des Rebenmaterials sowie für wertvolle Ratschläge zu großem Dank verpflichtet. Außerdem gebührt mein Dank Herrn Prof. Dr. F. STELLWAAG-KITTLER und Herrn Dr. G. GEISLER für die stete Förderung der Arbeit.

### Literaturverzeichnis

1. ABESSADZE, K. J. - MAKAREVSKAJA, K. E. u. ZSCHAKAJA, K. E. Über die verschiedenen Grade der Widerstandsfähigkeit gegen Reblaus allgemein verbreiteter georgischer Rebensorten, bedingt durch die Unterschiede in der anatomischen Struktur ihrer Wurzeln. Scientific papers of the applied Sections of the Tiflis Botan. Garden, H. 7 (1930).
2. ANDERS, F. Zytologische Untersuchungen an der Reblaus-Blattgalle. *Experientia* Vol. **XI/8**, 322—323 (1955).
3. AVERNA-SACCA, R. L'acidità dei succhi delle piante in rapporto alla resistenza contro gli attacchi dei parassiti. *Le stazioni agrarie ital.* XLIII. (1910).
4. BÖRNER, C. Untersuchungen über die Reblaus. *Mitt. a. d. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstw.* Nr. 12 (1912).
5. BÖRNER, C. u. SCHILDER, A. F. Beiträge zur Züchtung reblaus- und mehltaufester Reben. II. Das Verhalten der Blattrauben zu den Reben des Naumburger Sortiments. *Mitt. a. d. B. R. A. H.* 49, 5 (1934).
6. BÖRNER, C. Anfälligkeit, Resistenz und Immunität der Reben gegen die Reblaus. *Zeitschr. f. hygien. Zoologie und Schädlingsbekämpfung* **31**, 274 (1939).
7. BÖRNER, C. Die Anfälligkeit der Unterlagsreben gegen die Reblaus. *Wein und Rebe* Nr. **8**, 145—164 (1942).
8. BÖRNER, C. Die erblichen Grundlagen von Befall und Nichtbefall der Pflanzen durch tierische Parasiten. *Nachrichtenblatt f. d. deutschen Pflanzenschutzdienst*, Jahrg. **3**, 121 (1949)
9. BOYSEN-JENSEN, P. Formation of Galls by *Mikiola fagi*. *Physiol. Plant.* **1**, 95 (1948)
10. BREIDER, H. u. HUSFELD, B. Die Schädigung der Rebe durch die radicolare Form der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*). *Gartenbauwissenschaft* **12**, 49—61 (1938)
11. BÜNNING, E. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl. Springer Verlag Heidelberg, Göttingen und Berlin (1953)
12. CORNU, M. Pour combattre le Phylloxera. *Mém. Acad. des Sc.* **25**, 1 (1873)
13. CORNU, M. Etudes sur la nouvelle maladie de la vigne. *Mém. Prés. Sav. Acad. Sci. Inst. Nat. France* **12**, Nr. 6 (1876)
14. CORNU, M. Etudes sur le Phylloxera vastatrix. *Mém. Prés. Div. Sav. Acad. Nat. France* T. XXVI, 1 (1878)
15. CORNU, M. Aucun mycelium n'intervient dans la destruction normale des renflements développés sous l'influence du Phylloxera C. R. Acad. Sci., T. **87**, 247—249 (1878)
16. FOEX, G. Notes relatives aux effets produits par le Phylloxera sur les racines de divers cépages et indigènes. C. R. Acad. Sci. T. **83**, 1218—1219 (1876)
17. FOEX, G. Les vignes Américaines et les Maladies de la vigne. Athenée-Genève (1887)
18. GRASSI, B. Contributo alla Conoscenza delle Fillosserine ed in particolare delle fillossera delle vite. Roma 1912.
19. HABERLANDT, G. Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beiträge zur allgemeinen Botanik **2**, 1 (1923)
20. KÜSTER, E. Die Gallen der Pflanzen. Leipzig (1911)
21. KÜSTER, E. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena (1925)

22. KÜSTER, E. Anatomie der Gallen. Handbuch der Pflanzenanatomie Bd. V/1 Berlin (1930)
23. KÜSTER, E. Über die Gallen der Pflanzen und ihre zytologische Erforschung. Forschungen und Fortschritte 21/23, 143 - 144 (1947)
24. KLOFT, W. Insekten steuern das Wachsen der Pflanzen. Die Umschau H. 2 (1951)
25. LOCKE, S. B. RIKER, A. J. DUGGAR, B. M. The nature of growth substance originating in crown gall tissue. J. Agr. Res. 59, 535 (1939)
26. MANZONI, L. Sulle cause della resistenza della viti alla fillossera. (Über die Ursachen der Resistenz der Reben gegen die Reblaus.) Riv. Viticolt. 3, 47 - 53 (1950)
27. MANZONI, G. Considerazioni su differenze anatomiche in radici di barbatelle di *Vitis vinifera V. riparia*, *V. rupestris*, *V. berlandieri*. Annali della Sperimentazione Agraria (nuova serie) Roma 1952.
28. MILLARDET, A. Théorie nouvelle des altérations que le Phylloxera détermine sur les racines de la vigne européenne. J. Agric. pratique, 186 - 187 (1878)
29. MILLARDET, A. Histoire des principaux variétés et espèces de vigne d'origine américaine que résistent aux Phylloxéra. Paris (1885)
30. MILLARDET, A. Américains ou franco-américains. Rev. de viticulture T. VIII, 606 - 612 (1897/1898)
31. MILLARDET, A. Altérations phylloxériques sur les racines. Rev. de viticulture, T. VIII (1898)
32. MORITZ, J. Beobachtungen und Versuche, betreffend die Reblaus, *Phylloxera vastatrix* Pl., und deren Bekämpfung. Arb. a. d. Kais. Biol. A. f. L. u. F. Bd. VI, H. 5 Berlin (1908)
33. NIKLOWITZ, W. Histologische Untersuchungen an Reblausgallen. Phytopathologische Zeitschr. 24, 299 - 340 (1955)
34. NYSTERAKIS, F. Phytohormones et inhibition de la croissance des organes végétaux attaqués par les Aphides. C. R. Acad. Sci. 226, 746 (1948)
35. PETRI, L. Studii sol marciume delle radici nelle viti fillocericate. Roma 1907
36. PETRI, L. Über die Wurzelfäule phylloxerierter Weinstöcke. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten 19, 18 - 48 (1909)
37. PETRI, L. Osservazione sopra il rapporto fra la composizione chimica delle radici della vite e il grado di resistenza alla fillossera. Atti d. Real. Accad. dei Lincei, Rendiconti Roma T. XIX Sem. I, 27 (1910)
38. POPOFF, M. u. JOAKIMOFF, D. Die Bekämpfung der Reblaus durch Umänderung der Rebenkultur. Zeitschr. f. angewandte Entomologie. S. 367 - 382 (1916)
39. RAVAZ, L. Contribution à l'études de la résistance phylloxérique. Revue de viticulture. Tom. 7 p. 109, 137, 193 (1897)
40. RAVAZ, L. Nouvelles recherches de la résistance au Phylloxera. Ann. de l'école d'agriculture de Montpellier. Bd. 1 u. 2 1909)
41. RILEY, M. C. V. Über dem Weinstock schädliche Insekten. Ann. d. Önologie. (1878)
42. ROSEN, H. R. The development of the *Phylloxera vastatrix* leaf Gall. Amer. J. Bot. 3, 337 - 360 (1916)
43. STELLWAAG, F. Die Grundlagen für den Anbau reblauswiderstandsfähiger Unterlagsreben zur Immunisierung verseuchter Gebiete. Berlin 1924.
44. STELLWAAG, F. Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin 1928.
45. STELLWAAG-KITTLER, F. Das Auftreten der geflügelten Reblaus. Der deutsche Weinbau H. 24 (1954)
46. TUNMANN, O. u. ROSENTHALER, L. Pflanzenmikrochemie. 2. vermehrte und verbesserte Auflage. Berlin 1931.
47. ZWEIGELT, F. Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse und der Reaktion der Pflanzenzellen. Zbl. Bakt. Abt. II, 42, 265 (1915)
48. ZWEIGELT, F. Blattlausgallen unter besonderer Berücksichtigung der Anatomie und Aetiologie Zbl. Bakt. u. Parasitenkunde Abt. II, 47, 408 - 535 (1917)