

Foto: Eaton

Abb. 1: Hefezelle (links) und Hefenährstoff (rechts)

Nur Stickstoff in Form von Ammonium?

Hefenährstoffe Gut versorgte Moste machen eine erfolgreiche und vollständige alkoholische Gärung ohne Gärstockungen wahrscheinlicher. Dr. Ilona Schneider, Eaton Technologies Langenlonsheim, zeigt hier die Mechanismen der Aufnahme von Hefenährstoffen und Ergebnisse aus Gärversuchen.

Der im Most enthaltene Stickstoff kommt zum Teil im Eiweiß, zum Teil in dessen Abbauprodukten, beispielsweise als Peptide, Aminosäuren oder in Form von Ammonium, vor. Während der Reifung der Traubenbeere steigt der Gehalt an Stickstoff kontinuierlich an, sodass Konzentrationen von 1 g/l im Most erreicht werden können. In seltenen Fällen sinkt die Konzentration nach Erreichen eines Maximalwertes wieder leicht. Von großer Bedeutung ist die Aminosäure Prolin, da es von der Hefe in der alkoholischen Gärung nicht verstoffwechselt werden kann. Die quantitative Zunahme von Prolin ist rebsortenabhängig. Dies trifft besonders bei der Traubenreife in wärmeren Jahrgängen und Klimaten zu. Interessanterweise nimmt in der Reifephase der Ammoniumgehalt kontinuierlich ab, während zeitgleich jener an Aminosäuren (Peptiden und Proteinen) steigt (Unterfrauner M., et. al., 2008).

Stickstoffverbindungen im Most und deren Einfluss auf die alkoholische Gärung

Zu Beginn der alkoholischen Gärung nimmt die Hefe bevorzugt Ammonium auf. Dadurch wird die Aufnahme der Aminosäuren gehemmt (Unterfrauner M., et. al., 2008; Hecker,

R., 2002; Rødkær, St. V., Færgeman, N. J., 2014). Wenn das Ammonium nach rund 20 bis 30 Stunden Gärdauer verbraucht ist, nehmen die Hefezellen alpha-Aminosäuren auf und verstoffwechseln diese im weiteren Verlauf der alkoholischen Gärung. Da Prolin zu den sekundären Aminosäuren zählt, kann es von den Hefezellen weder aufgenommen noch genutzt werden.

Deshalb ist für die Hefeentwicklung und Gärung nicht der Gesamtgehalt an Stickstoff, sondern der für die Hefezellen verwertbare Anteil von Bedeutung. Für die hefeverfügbaren Anteile an Stickstoff gibt es in der Literatur (Unterfrauner M., et. al., 2008; Hecker, R., 2002) verschiedene Bezeichnungen und Abkürzungen. Hierbei sind besonders die Begriffe YAN (yeast assimilable nitrogen), APA (azeto prontalmente assimilablile) oder HVS (hefeverfügbarer Stickstoff) zu nennen. Einfach zusammengefasst: Dies ist die Summe aus Ammonium und alpha-Aminosäuren minus Prolin und Hydroxyprolin.

Nicht verwertbar sind außerdem Peptide mit hohem Molekulargewicht, Proteine und biogene Amine. Das Verhältnis zwischen verwertbarem und nicht verwertbarem Stickstoff ist vom Verhältnis der in der Beere am häu-

figsten vorkommenden Aminosäuren Arginin und Prolin abhängig. Bei gleichem Gesamtgehalt der beiden Aminosäuren kann das Mengenverhältnis so verschieden sein, dass ein Most ausreichend (höhere Arginin- als Prolinkonzentration), ein anderer unzureichend (höhere Prolin- als Argininkonzentration) mit HVS versorgt ist (Amman, R., Zimmermann, B., 2009). Damit die Gärung problemlos ablaufen kann, ist im Most ein HVS-Anteil von 120 bis 140 mg/l nötig (Unterfrauner M., et. al., 2008). Um einer Fehlentwicklung unterversorgter Moste in der Gärung vorzubeugen, hat der Gesetzgeber einige Hefenährstoffe zugelassen. Dazu zählen Thiamin (Vitamin B₁), Hefezellwände und Ammonium in Form von Diammoniumhydrogenphosphat (DAP) oder Ammoniumdisulfat (DAS).

Vor allem die Zugabe von Ammonium erhöht die Hefezellzahl und Gärgeschwindigkeit. Dadurch verkürzt sich die Gärzeit und eine erfolgreiche und vollständige alkoholische Gärung ohne Gärstockungen ist wahrscheinlicher.

Wie gelangen die Hefenährstoffe in die Hefezellen?

Drei Transportvorgänge sind für die Aufnahme von Stoffen in die Hefezelle bekannt: die Diffusion, die einfache Diffusion und der aktive Transport. Bei der Diffusion erfolgt der Stofftransport ohne Energieaufwand über ein Konzentrationsgefälle. Dabei diffundiert der Stoff von höherer Konzentration solange zu der geringeren Konzentration, bis ein vollständiger Ausgleich erreicht ist. Wahrscheinlich erfolgt der CO₂-Transport aus der Zelle durch Diffusion.

Die einfache Diffusion funktioniert nach demselben Prinzip und wird zusätzlich durch eine Proteinstruktur unterstützt. Der Mostzucker Saccharose wird über diesen Transportweg in die Hefezelle transportiert. Hierbei wird Saccharose zuerst durch die zelleigene Proteinstruktur Invertase in der äußeren Zellwand hydrolysiert und anschließend in Form der Monosaccharide Glucose und Fructose in die Zelle transportiert. Da bei der Diffusion wie auch der einfachen Diffusion die Stoffaufnahme ausschließlich mit dem Konzentrationsgefälle erfolgen kann, nimmt die Hefezelle keine Stoffe entgegen diesem Prinzip auf. Am Beispiel der Zuckeraufnahme bedeutet dies, dass die Saccharose gespalten und in die Hefezelle transportiert wird (Hecker, R., 2002; Mendes-Ferreira, A. et al., 2004).

Der aktive Transport stützt sich auf das Transportprotein Permease (P) in der Hefezellmembran und benötigt Energie, die er aus dem zelleigenen Energieträger Adenosin-triphosphat (ATP) bezieht. Über den aktiven Transport kann ein Stoff gegen das Konzentrationsgefälle in der Hefezelle angereichert werden. Die meisten Stickstoffverbindungen kommen über den aktiven Transport in die Hefezelle. Das hat zur Folge, dass der Stick-

stoffgehalt im Inneren der Hefezelle höher ist als außerhalb.

GAP als Beispiel für aktiven Transport

Das allgemeine Aminosäure-Transportsystem GAP (general amino acid permease) ist ein Beispiel für den aktiven Transport einer Vielzahl von Aminosäuren. Die Hefezelle besitzt weitere aminosäurespezifische Transportsysteme, die an die Aufnahme von Protonen gekoppelt sind. Das heißt, ein Aminosäuremolekül tritt gleichzeitig mit einem Proton (H⁺) in die Hefezelle ein. Die Aufnahme des Protons verursacht nun ein innerzelluläres Problem, da es das Gleichgewicht zwischen dem Most- und Zell-pH-Wert stört.

Die Differenz zwischen Most- und Zell-pH-Wert ist ungefähr drei Einheiten. Oder anders ausgedrückt, die H⁺-Konzentration im Most ist 1 000-mal höher als im Zytoplasma, im Zellinneren (Mendes-Ferreira, A. et al., 2004). Wenn nun ein H⁺-Ion importiert wird, reduziert es den pH-Wert im Zellinneren. Um eine Versäuerung zu vermeiden, muss die Zelle das Proton wieder abgeben. Dieser Protonen-Export wird durch das zellwandgebundene Enzym Adenosintriphosphatase (ATPase), das als Hydrogenionenpumpe fungiert und dabei Energie freisetzt, durchgeführt (s. Abb. 2).

Je weiter die alkoholische Gärung voranschreitet, das heißt je mehr Alkohol gebildet wird, desto weniger kann die Hefezelle Ammonium und Aminosäuren aufnehmen. Mit dem steigenden Alkoholgehalt wird die Zellmembran immer durchlässiger und erlaubt eine starke Aufnahme an H⁺-Ionen in die Zelle. Um den H⁺-Ionenaustausch nicht zu überlasten, schützt sich die Hefezelle, indem sie den H⁺-Ionenimport und damit auch die Aufnahme von Ammonium und Aminosäuren schließt. Dieser Mechanismus erklärt, warum die Alkoholbildung die Stickstoffaufnahme begrenzt. Gleichzeitig liefert er die Erklärung dafür, dass die Stickstoffzugabe zu Beginn der alkoholischen Gärung effektiver ist als die spätere Zugabe. Weiterhin beweist er, dass beim aktiven Transport die Aufnahme von

Aminosäuren zu Beginn der alkoholischen Gärung am höchsten ist. So können sie in der Hefezelle angereichert und zu einem späteren Zeitpunkt verstoffwechselt werden (Schure, E. G. et al., 2000; Rødkær, St. V., Færgeman, N. J., 2014).

Hemmung der Aminosäureaufnahme durch Ammonium

Die Hefezelle nimmt Aminosäuren durch verschiedene Membranproteine (Transportsysteme) auf, wobei hauptsächlich zwei Wege unterschieden werden. Ein Weg ist der Transport durch die allgemeine Permease (GAP), die Aminosäuren unspezifisch aufnimmt (Mendes-Ferreira, A. et al., 2004; Schure, E. G. et al., 2000). Sie wird jedoch durch Ammonium gehemmt. Somit ist der GAP erst nach einem Drittel der alkoholischen Gärung aktiv, wenn der Most kein freies Ammonium mehr enthält.

Der anderer Weg der Aminosäureaufnahme erfolgt über zahlreiche spezifische Permeasen (Mendes-Ferreira, A. et al., 2004; Schure, E. G. et al., 2000). Jede einzelne Permease ist in der Lage, eine ganz bestimmte Aminosäure oder eine ganz bestimmte Gruppe von Aminosäuren zu transportieren. Diese spezifischen Permeasen können nicht durch Ammonium gehemmt werden. Sie ermöglichen es der Hefezelle, während der latenten Phase und zu Beginn der Gärung Aminosäuren aus dem Most aufzunehmen. Da Arginin den höchsten prozentualen Anteil aller Aminosäuren im Most hat (Brice, C., et al., 2014; Crépin, L. et al., 2012), wird diese Aminosäure am stärksten aufgenommen. Die Aufnahme des größten Teils aller Aminosäuren ist bereits beendet, wenn die ersten 30 g/l Mostzucker während der alkoholischen Gärung verstoffwechselt wurden. Innerhalb dieses engen Zeitfensters nimmt die Hefezelle Aminosäuren auf, wenn Energie vorhanden, der Alkoholgehalt aber noch gering ist. Dazu speichert sie sie in der Vakuole und verstoffwechselt sie erst, wenn sie gebraucht werden (Deed, N. K., et al., 2011). Insgesamt werden von der Hefe 1 bis 2

g/l Aminosäuren metabolisiert (Brice, C., et al., 2014; Crépin, L. et al., 2012).

Warum ist die Stickstoffaufnahme für die Hefezelle von Bedeutung?

Für ihre Vermehrung und Stoffwechselprozesse kann die Hefe Ammonium und freie Aminosäuren verwerten. Aber nicht jede Aminosäure nützt der Hefezelle gleich viel. Die mit Abstand wichtigste ist Arginin. Arginin liefert bis zu zwei Drittel des von den Aminosäuren stammenden HVS. Ein Arginin-Molekül enthält gleich vier verwertbare Stickstoffatome, die meisten anderen Aminosäuren nur eines.

Welche Hefenährstoffe sind zugelassen?

Details zu den in der EU zugelassenen oenologischen Verfahren und Behandlungstoffen sind in der seit 1. August 2009 gültigen Verordnung (EG) Nr. 606/2009 geregelt, die unter <http://eur-lex.europa.eu> frei zugänglich ist.

Erlaubt sind folgende Hefenährstoffe: Diammoniumphosphat (DAP), Ammoniumdisulfat (DAS) oder eine Kombination beider Salze bis zu einem Grenzwert von 1 g/l (100 g/hl). In der Sektbereitung dürfen für die zweite Gärung bis zu 0,3 g/l (30 g/hl) DAP oder DAS zugegeben werden, auch wenn bereits ein Zusatz zum Most erfolgte. Ebenfalls erlaubt sind Ammoniumbisulfit bis zu einem Grenzwert von 0,2 g/l (20 g/hl), Thiamin (Vitamin B₁) bis maximal 0,6 mg/l (60 mg/hl) sowie Heferindenzubereitungen bis zu 0,4 g/l (40 g/hl). Die neue Einteilung für hefebasierte Nährstoffe gibt weiter Aufschluss über ihre Zusammensetzung, siehe Tabelle 1.

Was wird in der Praxis durchgeführt?

Eingesetzt werden alle Hefenährstoffe, wobei am häufigsten Ammoniumverbindungen in Form von DAP als Einzelnährstoff verwendet werden. Zusätzlich gibt es Mischungen aus DAP und DAS und/oder Vitamin B₁ (Thiamin) als Kombipräparate sowie Mischung aus den vorhergenannten Nährstoffen und hefebasierten Nährstoffen (s. Tab. 1).

Die Höchstmenge von 1 g/l DAP liefert 212 mg/l Ammonium. Bei Mischpräparaten aus DAP, DAS und Thiamin muss das Mischungsverhältnis beachtet werden. Sie sind teilweise so zusammengesetzt, dass mit einer Gabe von 0,5 g/l des Mischpräparates die zulässige Menge von 0,6 mg/l (60 mg/hl) Thiamin bereits erreicht ist. Um den Most bis zur Höchstgrenze (100 g/hl) anzureichern, muss weiteres Ammonium als Einzelnährstoff (DAP, DAS) zugegeben werden.

Die Zugabe von Thiamin ist vor allem bei Mosten aus botrytisbelastetem Lesegut sinnvoll, da der Botrytis-Pilz das in den Trauben enthaltene Vitamin B₁ für seinen Stoffwechsel bereits größtenteils verbraucht hat.

Eine weitere Möglichkeit ist die Verwendung von Ammoniumbisulfit. Hierbei wird der Most mit Ammonium angereichert und geschwefelt. Unabhängig davon, ob die

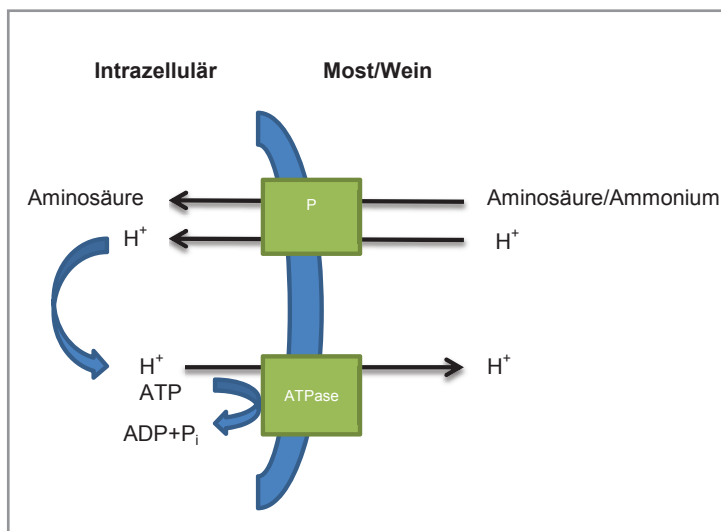


Abb. 2: Aufnahme von Aminosäuren/Ammonium in die Hefezelle bei geringer Alkoholkonzentration (niedrige H⁺-Konzentration)

Schwefelung mit flüssigem Schwefeldioxid (SO₂), Kaliumdisulfit (K₂S₂O₅) oder Ammoniumbisulfit (NH₄)HSO₃ erfolgt, enthält der Most aufgrund seines veränderten pH-Werts anschließend überwiegend Hydrogensulfit oder Bisulfit. Die laut EU-Verordnung maximal zulässige Verwendung von 0,2 g/l Ammoniumbisulfit entspricht einer Zugabe von 129 mg/l SO₂. Darin enthalten sind 28 mg/l Ammonium. Dies entspricht einer äquivalenten DAP-Gabe von zirka 13 g/hl, was Ammoniumbisulfit als alleinigen Hefenährstoff nicht effektiv zeigt. Zu beachten ist auch, dass die Zugabe von 0,2 g/l Ammoniumbisulfit und 100 mg/l SO₂ die alkoholische Gärung hemmen.

Der Zusatz von hefebasierten Nährstoffen, wie inaktives Hefeprodukt, Hefezellwand oder Hefautolysat, bedeutet, dass eine Komplexernährung den HVS-Bereich aus Aminosäuren, Mineralstoffen, Lipiden und Sterolen abdeckt. Die Hefezelle wird, abhängig vom gewählten Produkt, komplex auf einer breiten Nährstoffbasis versorgt. Im Gegensatz zu DAP-/DAS-Nährstoffen ist durch die hefebasierten Nährstoffe eine bessere Aromabildung (Aminosäuren zu höheren Alkoholen), aber auch eine verstärkte Ausbildung von Fruchtestern zu erwarten.

Wie viel Stickstoff benötigt die Hefezelle tatsächlich für die alkoholische Gärung?

Auf einer Berechnungsgrundlage, dass eine Hefezelle etwa 10⁻¹⁰ g wiegt und bei der Gärung rund 25 Prozent Trockensubstanz mit circa 8 Prozent Stickstoff (N) vorhanden sind, bedeutet dies, dass eine Hefezelle 2*10⁻⁹ mg N/Zelle enthält. Bei einer optimalen und gut versorgten alkoholischen Gärung können bis zu 60 Mio. Zellen/ml gebildet werden. Dies entspricht 60 000 000 Zellen*(2*10⁻⁹ mg/l N), also 120 mg/l N. Damit sind für die optimale Versorgung von 60 Mio. Zellen/ml 120 mg/l Stickstoff erforderlich (12 g/hl N).

In die Berechnung sollte zusätzlich miteinbezogen werden, dass Traubenmost 1 g/l Stickstoffverbindungen enthält. Das entspricht durchschnittlich 80 bis 150 mg/l Ammonium. Werden nun DAP-/DAS-Nährstoffe zugegeben, zum Beispiel 100 g/hl DAP (zu-

sammengesetzt aus rund 50 % P₂O₅, also 460 mg/l P₂O₅, und etwa 20 % N, also 212 mg/l Ammonium), erhält man weitere 212 mg/l Ammonium und in Summe eine Ammoniumkonzentration von 280 bis 350 mg/l im Most. Die Konsequenz ist, dass der Hefezelle mehr als die doppelte Menge Ammonium zur Verfügung steht, als sie tatsächlich benötigt.

Diese Überdosierung hemmt die Aufnahme der Aminosäuren, speziell das GAP-Transportersystem, und die Hefezelle wird in den ersten Gärtagen hauptsächlich Ammonium verstoffwechseln. Die für die Aromabildung erforderlichen Aminosäuren werden nur sehr schleppend über die Permeasen in die Hefezelle importiert. Ein weiterer Aspekt ist, dass durch die Zugabe von DAP-Nährstoffen der Phosphatgehalt im Most und im fertigen Wein steigt. Eine Dosage von 1 g/l DAP erhöht den Gesamtphosphatgehalt im Wein um 460 mg/l. Der Phosphatanstieg erhöht gleichzeitig den pH-Wert und kann in Verbindung mit Eisen zu Eisen-Phosphat-Trübungen auf der Flasche führen. Eine Dosage von 1 g/l DAS erhöht den Sulfatgehalt im Wein, was, abhängig vom jeweiligen Hefestamm, zu Fehltonen führen kann.

Ergebnisse aus der Praxis

100 g/hl DAP werden in der Praxis selten in einer Gabe zu Beginn der alkoholischen Gärung dem Most zugeführt. Meist erfolgt eine gestaffelte Gabe. Eine Variante ist es, die Menge zu halbieren und am ersten und dritten Gärtag jeweils 50 g/hl DAP dem Most zuzugeben. Eine andere Variante ist die Staffelung in drei Gaben. Dabei werden am ersten, dritten und fünften Gärtag jeweils 33 g/hl DAP zudosiert (s. Abb. 3). Die Ammoniumabnahme in Abbildung 3 zeigt, dass besonders bei der mehrmaligen gestaffelten Gabe von DAP-Nährstoffen, die spätere Zugabe von Ammonium nicht mehr verstoffwechselt wird. Restkonzentrationen von 120 mg/l Ammonium im vergorenen Wein der Variante 50 g/hl DAP zu Beginn und nach zwei Gärtagen wurden nachgewiesen. 160 mg/l Ammonium bei der Variante 33 g/hl DAP zu Beginn, nach zwei und nach fünf Gärtagen zeigt, dass das Ammonium weder aufgenommen noch verstoff-

wechselt wurde. Die höchste Konzentration von 220 mg/l nicht verstoffwechseltem Ammonium wurde in der Variante 100 g/hl DAP nach zwei Gärtagen nachgewiesen.

Die Ergebnisse der Abnahme des Mostgewichts (s. Abb. 4) der einzelnen Varianten korrelieren mit den Ergebnissen der Abnahme der Ammoniumkonzentrationen. Die Variante mit dem höchsten Ammoniumüberschuss (220 mg/l) wies am Ende der alkoholischen Gärung die höchste Restzuckerkonzentration mit 21 °Oe auf. Dies entspricht etwa 52 g/l Restzucker. Die Variante mit 160 mg/l Ammonium enthielt eine Restzuckerkonzentration von 7 °Oe, und damit rund 24 g/l Restzucker. Auffallend ist, dass die Variante mit 100 g/hl DAP zu Beginn der alkoholischen Gärung den Mostzucker komplett vergoren hat.

Abbildung 5 zeigt die Abnahme der Summe der alpha-Aminosäuren (ohne Prolin) während der alkoholischen Gärung. Deutlich ist, dass die späteren DAP-Gaben eine Verzögerung der Aufnahme von Aminosäuren zur Folge hat. Besonders erkennbar bei der Variante 100 g/hl DAP nach zwei Gärtagen.

Fazit

Die dargestellten Ergebnisse aus den Gärversuchen mit Weißburgundermosten bestätigen, dass die Hefezellen das Ammonium in den ersten 72 Stunden der alkoholischen Gärung verstoffwechseln (Unterfrauner M., et al., 2008; Amman, R., Zimmermann, B., 2009). Eine späte gestaffelte Zugabe von Ammonium wird, abhängig vom Hefestamm und den Gärbedingungen, nur begrenzt aufgenommen und verwertet. Das von der Hefezelle nicht aufgenommene Ammonium bleibt am Ende der alkoholischen Gärung im Wein zurück. Die späten gestaffelten Ammoniumgaben können demnach nicht effektiv verstoffwechselt werden und ein Steckenbleiben der Weine verursachen.

Die Aufnahme von Aminosäuren bei hohem Ammoniumgehalt (gestaffelte Zugabe) ist für die Hefezelle kaum möglich, da die Transportersysteme für Ammonium und Aminosäuren nicht ergänzend arbeiten, sondern sich kompetitiv hemmen. Das bedeutet, wie in Abbildung 3 und 5 gezeigt, dass mit einer

Tab. 1: Einteilung der hefebasierten Nährstoffe laut OIV-Resolutionen				
	Inaktive Hefen (OIV/Oeno 459/2013)	Hefezellwände/Heferindenzubereitung (OIV/Oeno 497/2013)	Hefautolysate (OIV/Oeno 496/2013)	Mannoproteine aus Hefextrakten (OIV/Oeno 26/2004)
Zusammensetzung	Gesamt-N-Gehalt < 10 % Trockenmasse	Trockenmasse ≥ 94 % m/m	Gesamt-N-Gehalt < 12 % Trockenmasse	Gesamt-N-Gehalt 5 – 75 g/kg
	Ammonium-N-Gehalt < 0,5 % Trockenmasse	Kohlenhydrate > 40 % m/m	Ammonium-N-Gehalt < 0,5 % Trockenmasse	Drehvermögen [α] _D ^{20°C} der Mannoproteine 80 ° und 150 °
	Aminosäuren + kleine Peptide < 10 % Trockenmasse	Gesamtgehalt Glucane und Mannane: > 60 % Gesamtkohlenhydrate Löslichkeit: < 10 % m/v	Aminosäuren 1,9 – 3,7 % Trockenmasse	
Produktbeispiele	<ul style="list-style-type: none"> • Siha Proferm Fit • Siha Proferm Red • Go-Ferm* • Optimum White* 	<ul style="list-style-type: none"> • Siha Proferm Bio • Siha Proferm Plus • Yeast Cell Walls Bio* 	<ul style="list-style-type: none"> • Siha Proferm Plus • Go-Ferm Protect Evolution* • Optimum Red* 	<ul style="list-style-type: none"> • Mannolees*

* eingetragene Handelsmarken und Produkte von Lallemand Inc.

DAP-Gabe am zweiten Gärtag oder später, alpha-Aminosäuren nur noch verzögert aufgenommen werden können. Die Hemmung des aktiven Aminosäuretransports bewirkt eine verminderte Aufnahme und Akkumulation der Aminosäuren in der Hefezelle. Darüberhinaus hemmt der steigende Alkoholgehalt im Verlauf der alkoholischen Gärung den Aminosäureimport, da die Alkoholbildung die Stickstoffaufnahme begrenzt. Da die Hefezelle Aminosäuren für die Bildung fruchtiger Aromen und deren dazugehörigen Ester benötigt, ist es essenziell, dass sie diese Stickstoffverbindungen in ausreichendem Maß aufnimmt, um die erforderlichen Stoffwechselprozesse für die Aromabildung durchführen zu können.

Die Frage „Nur Stickstoff in Form von Ammonium?“ kann eindeutig mit nein beantwortet werden. Eine ausgewogene Komplexe Ernährung unterstützt die Hefe optimal in der Vergärung der Moste zu reintonigen und aromatischen Weinen. Dies wird durch den Einsatz von ammonium- und hefebasierten Nährstoffen, wie Aminosäuren, Vitaminen, Mineralstoffen und Sterolen, erreicht. Im Verhältnis beider Komponenten sollten die hefebasierten Nährstoffe doppelt so hoch dosiert werden. ■

Literatur

Unterfrauer Martin, Hütter Markus, Kobler Armin, Doris Rauhut, Einfluss unterschiedlich hoher Gärtsalzdosierungen auf Südtiroler Weißweine; Auswirkungen auf Gärleistung, Zellzahl und HVS-Gehalt, 2008, Mitteilungen Klosterneuburg 58, 82-91

Hecker Rolf, Untersuchung subzellulärer Metabolitverteilungen in der Hefe *Saccharomyces cerevisiae*, 2002, Doktorarbeit, Universität Köln, 11-14

Deed Nathan K., van Vuuren Henie J. J., Gardner Richard C., Effects of nitrogen catabolite repression and di-ammonium phosphate addition during wine fermentation by commercial strain of *S. cerevisiae*, 2011, Applied Microbiology Biotechnology 89, 1537-1549

Mendes-Ferreira A., Mendes-Faia A., Leão C., Growth and fermentation patterns of *Saccharomyces cerevisiae* under different ammonium concentrations and its impact in winemaking industry, 2004, Journal of Applied Microbiology 97, 540-545

Schure Elke G., van Riel Natal A.W., Verrips C. Theo, The role of ammonia metabolism in nitrogen catabolite repression in *Saccharomyces cerevisiae*, 2000, FEMS Microbiology Reviews 24, 67-83

Rødskær Steven V., Færgeman Nils J., Glucose- und nitrogen sensing and regulatory mechanisms in *Saccharomyces cerevisiae*, 2014, FEMS Yeast Research 14,683-696

Brice Claire, Sanchez Isabelle, Tesnière Catherine, Blondin Bruno, Assessing the Mechanisms Responsible for Differences between Nitrogen Requirements of *Saccharomyces cerevisiae* Wine Yeasts in Alcoholic Fermentation, 2014, Applied and Environmental Microbiology 80, 1330-1339

Crépin Lucie, Nidelet Thibault, Sanchez Isabelle, Dequin Sylvie, Camarasa Carole, Sequential Use of Nitrogen Compounds by *Saccharomyces cerevisiae* during Wine Fermentation: A Model Based on Kinetic and Regulation Characteristics of Nitrogen Permeases, 2012, Applied and Environmental Microbiology 78, 8102-8111

Amman Rainer, Zimmermann Bettina, Welche Nahrung braucht die Hefe?, 2009, Das Deutsche Weinmagazin, 16/17, 50-53

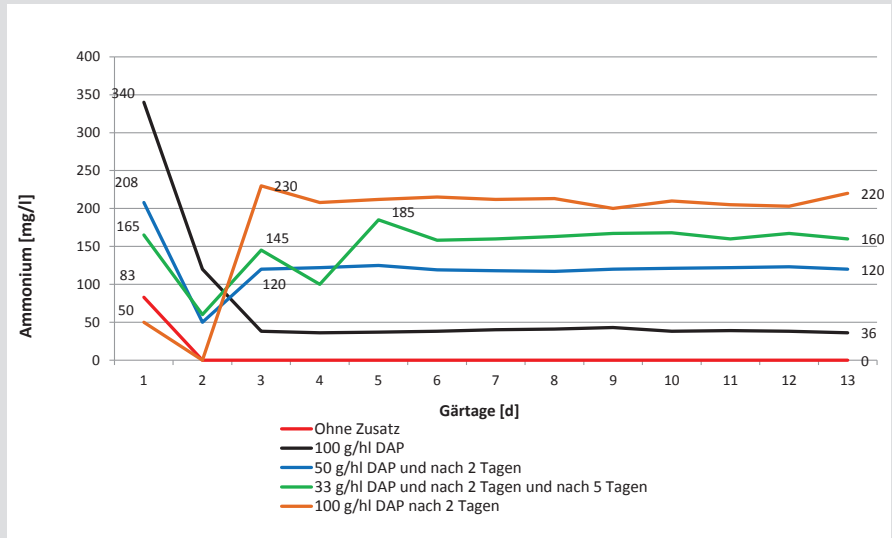


Abb. 3: Abnahme von Ammonium während der alkoholischen Gärung bei der Rebsorte Weißburgunder

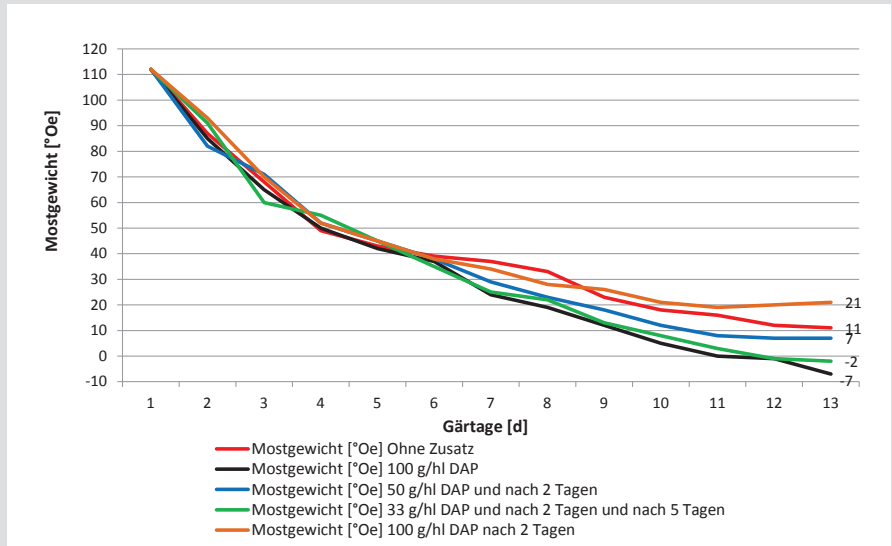


Abb. 4: Abnahme des Mostgewichts während der alkoholischen Gärung bei der Rebsorte Weißburgunder

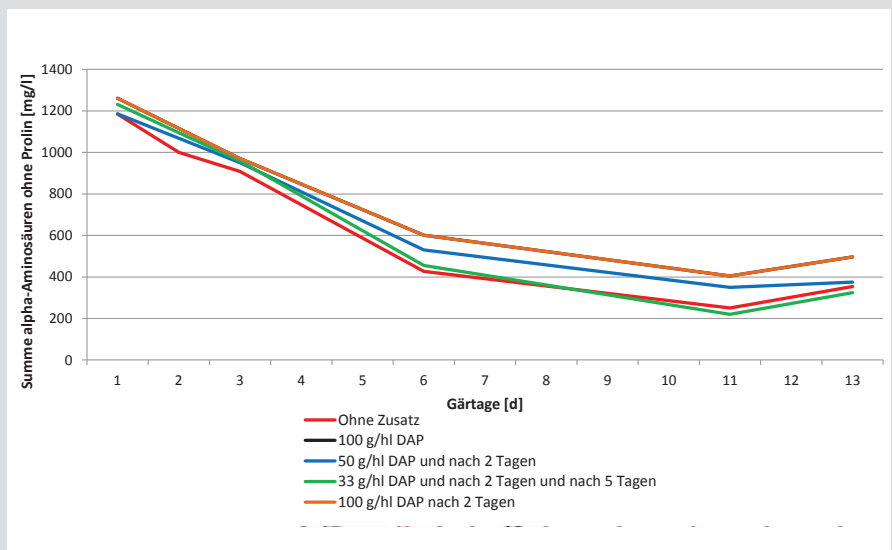


Abb. 5: Abnahme der Summe aller alpha-Aminosäuren (ohne Prolin) während der alkoholischen Gärung bei der Rebsorte Weißburgunder