

Biologisches Institut der Universität Stuttgart

Einfluß von Zeatin auf den Kohlenhydrat- und Stickstoffhaushalt vegetativer Pflanzenteile

Von U. KULL und M. HÖLLWARTH

Mit 4 Abbildungen

Influence of Zeatin on the Storage of Carbohydrates and Nitrogen Compounds in Vegetative Parts of Plants

Key Term Index: zeatin, cytokinin, carbohydrate storage, nitrogen compound storage: *Coleus blumei*, *Impatiens sultani*.

Summary

The naturally occurring cytokinin zeatin was administered to intact plants of *Coleus blumei* and *Impatiens sultani* four times at weekly intervals. When treating only the young leaves near the apex in *Coleus* in September/October we find a decrease of the content of sugars and an increase of starch in the leaves. In Februar/March the reverse is true. In *Impatiens* in Feb/March the content of starch and sugars increases. The different effects in autumn and late winter perhaps result from the different quantity of light or from the different photoperiod at the time of application. The influence of zeatin on the storage of carbohydrates may be interpreted as a general enhancement of anabolic processes without a fundamental alteration of the metabolic situation.

In leaves of *Coleus* in Oct. zeatin causes an increase of total nitrogen, especially due to a strong rise of the soluble nitrogen. When zeatin (10 ppm) was administered by pencil to all green leaves of the plants the protein-N decreases, probably as a consequence of a high hormone supply. The amino acid composition of the TCA-precipitable proteins of the leaves is changed by zeatin.

The effects of zeatin are very similar to those of kinetin. The experiments described here, and some other investigations concerned with the influence of zeatin on the composition of lipid fatty acids and on the respiration of leaves, show that too high concentrations of the hormone have a negative influence on metabolism. These disturbances are naturally more obvious regarding N-compounds than in respect to the storage of carbohydrates.

Einleitung

Die Wirkungen künstlicher Cytokinine, vor allem von Kinetin, auf den Kohlenhydrat- und Stickstoffhaushalt vegetativer Organe sind aus zahlreichen Untersuchungen bekannt (vgl. Übersichten bei MOTHES 1966; LETHAM 1967; SKOOG und ARMSTRONG 1970; KULL 1972). Die meisten Arbeiten wurden mit isolierten Blättern ausgeführt, aber auch von intakten Pflanzen liegen verschiedene Befunde vor (ENGELBRECHT 1964, weitere Lit. vgl. KULL 1972). Entsprechende Untersuchungen unter Anwendung natürlicher Cytokinine sind bisher nicht bekannt geworden. Diese können aber im Einzelfall zumindest quantitativ durchaus unterschiedliche Effekte gegenüber den künstlichen Cytokinin hervorrufen. Auf diese Möglichkeit hat bereits MOTHES 1966 hingewiesen,

experimentelle Befunde liegen z. B. von THORPE und MEIER (1972) und VARGA und BRUINSMA (1973) vor. Daher haben wir einige unserer früheren Untersuchungen zum Einfluß von Kinetin auf die Kohlenhydratspeicherung (KULL 1972) unter Anwendung von Zeatin wiederholt. Um festzustellen, inwieweit die Effekte von Zeatin auf den Stickstoffhaushalt denjenigen von Kinetin entsprechen, wurden bei einer Versuchsreihe mit *Coleus* Daten gesammelt. Da ferner ein Einfluß der Temperatur auf verschiedene Wirkungen von Cytokinin bekannt ist (ADAMSON 1962; FEIERABEND 1970; PALMER und SMITH 1970, weitere Lit. vgl. KULL 1972), haben wir eine Versuchsreihe bei höherer Temperatur durchgeführt. Sie sollte besonders zur Klärung der Frage beitragen, ob die jahreszeitlich unterschiedlichen Effekte auf den Kohlenhydrathaushalt (KULL 1972) in erster Linie von der Temperatur oder von der Lichtmenge bzw. Photoperiode abhängig sind. Vom Blattmaterial der hier beschriebenen Versuchsserien ist auch die Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide untersucht worden (KULL und BÜXENSTEIN 1974).

Material und Methoden

Versuchspflanzen: Als Versuchspflanzen dienten geklonte *Coleus blumei* Benth. und *Impatiens sultani* Hook. Zu Beginn der Zeatin-Applikation waren sie 5–7 cm groß.

Applikation von Zeatin: Sie erfolgte 4mal in wöchentlichem Abstand. Eine Woche nach der letzten Hormonapplikation wurde das Material geerntet und gefriergetrocknet. Die Erntezeitpunkte lagen Anfang Oktober und Mitte März. Bei den mit „Zea P“ bezeichneten Versuchen wurden Lösungen von 10 ppm (45,6 $\mu\text{M/l}$) Zeatin auf alle grünen Blätter aufgespritzt. In den anderen Versuchsreihen wurden nur die jungen Blätter nahe dem Apex mit jeweils 0,01 ml der Lösungen behandelt; bei „Zea 10“ mit 10 ppm, bei „Zea 100“ mit 100 ppm (456 $\mu\text{M/l}$) Zeatin. Jede Versuchsreihe umfaßte 7–10 Pflanzen. Beim Februar/März-Versuch mit *Coleus* betrug die Temperatur 23–25 °C, bei den anderen Serien 15 \pm 3 °C.

Kohlenhydratbestimmungen: Die quantitative papierchromatographische Bestimmung der Zucker erfolgte nach bekannten Verfahren (JEREMIAS 1958; KULL 1965). Für die quantitative Stärkebestimmung wurde die enzymatische Methode von DEKKER und RICHARDS (1971) verwendet. Die Messung der mit Amyloglucosidase freigesetzten Glucose erfolgte nach dem Glucoseoxidase-Verfahren von FLEMING und PEGLER (1963).

Gesamtstickstoff und Proteinstickstoff: Die Bestimmungen erfolgten nach KJEHLDAHL. Die Fällung der Proteine wurde mit Trichloressigsäure (TCA) durchgeführt (WOLLGIEHN und PARTHIER 1964, vgl. BELL 1963). Wird daher von Protein-N oder proteinogenen Aminosäuren gesprochen, so ist stets der TCA-fällbare Anteil des Gesamtstickstoffs gemeint.

Aminosäuren: Die Bestimmung erfolgte mit einem Aminosäure-Analysator der Fa. Bender und Hobein (vgl. HANNIG 1959). Bei der durchgeführten sauren Hydrolyse werden Tryptophan und Cystein vollständig, Methionin teilweise abgebaut. Glutamin und Asparagin liefern Glutamin- bzw. Asparaginsäure. Der abgespaltene Amid-N erscheint beim Wert für Amino-N (WENZEL und MICHAEL 1966).

Da sich die TCA-haltige Lösung des Überstandes der Proteinfällung schlecht weiterverarbeiten ließ, wurden die freien Aminosäuren mit 70% igem Äthanol extrahiert (GROBBELAAR und STEWARD 1969). Der alkoholische Extrakt wird gereinigt durch Schütteln mit Aktivkohle, die mit Aceton durchfeuchtet worden war (HÖLLWARTH 1973). Eine anschließende Hydrolyse mit 6 n HCl ist erforderlich, um Glutamin und Asparagin zu spalten, da die Peaks der Säureamide mit Threonin und Serin zusammenfallen (DRAPER 1972).

Zur Bestimmung der proteinogenen Aminosäuren wird der TCA-Niederschlag durch Waschen mit Äthanol-Petroläther von lipophilen Bestandteilen gereinigt (PARTHIER 1961) und dann im zugeschmolzenen Reagenzglas mit 6 n HCl bei 105 °C hydrolysiert (WENZEL und MICHAEL 1966). Alle Aminosäure-Meßwerte sind Mittel 3facher Messungen.

Fehlerabschätzung: Für die KJELDAHL-Untersuchungen ergaben sich Standardabweichungen $s = \pm 0,03$ (% des Trockengewichts). Für die Aminosäuren des Proteinhydrolysats lagen die Standardabweichungen meist zwischen $s = \pm 0,3$ und $\pm 0,7$ (% Protein-Anteil; für Arginin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und Prolin allerdings bis zu $s = \pm 1,2$).

Ergebnisse

Eine Hemmung des Längenwachstums war bei den „P“-Serien von *Coleus* festzustellen (im Oktober: 35% Hemmung mit Signifikanz $\alpha = 0,5\%$; im März bei höherer Temperatur: 25% Hemmung mit $\alpha = 2,5\%$). Im Oktober ist eine schwache Hemmung auch bei den Serien Zea 10 und Zea 100 zu erkennen, jedoch ebenfalls nur mit $\alpha = 2,5\%$.

Die Auswirkungen der Zeatin-Applikation auf die Zucker- und Stärkegehalte in Blättern und Stengeln der Versuchspflanzen zeigen die Abb. 1 und 2. Bei Zufuhr des Hormons über den Apex nehmen in den Blättern der *Coleus*-Pflanzen (Abb. 1) im Oktober die Zucker ab und die Stärkemengen zu, während im März (bei 25 °C) das Umgekehrte zutrifft. Dabei ist die Zuckernahme durch das Verhalten der Monosaccharide bedingt. In den Stengeln nehmen beim Oktober-Versuch alle Reservekohlenhydrate ab. Im März verhalten sich die Stengel wie die Blätter. Bei *Impatiens* (Abb. 2) nehmen im März alle Zucker und die Stärke — diese besonders in den Blättern — zu.

Bei der Hormon-Applikation über alle Blätter (P-Serien von *Coleus*) finden wir im Oktober einen geringen Anstieg der Reservekohlenhydratmengen in den Blättern. In den Stengeln nehmen zwar die freien Zucker ebenfalls zu, die Stärkemengen aber ab. Im März erfolgt bei 25 °C eine starke Abnahme des Stärkegehalts; die Zuckermengen bleiben unverändert.

Der Stickstoff-Haushalt wurde bei den Serien Zea 100 und Zea P der Oktober-Ernten von *Coleus* untersucht. Der Gesamtstickstoff (Abb. 3) ist bei Zea 100 stark vermehrt. Hierbei steigt der lösliche Stickstoff auf das Dreifache, der Protein-N verändert sich nur wenig. Eine ergänzende Überprüfung ergab, daß auch bei der Serie Zea 10 der Protein-N gleich bleibt, die Zunahme des löslichen Stickstoffs ist hier sogar etwas stärker. Bei Zea P hingegen nimmt der Gesamt-N, bedingt durch das Verhalten des Protein-N, ab. Der lösliche Stickstoff nimmt (bezogen auf das Trockengewicht) schwach zu.

Die freien Aminosäuren bilden nur einen relativ geringen Anteil der Fraktion des löslichen Stickstoffs. Bei den Kontrollen und den Zea P-Proben sind es etwa 30%, bei Zea 100 hingegen nur wenig mehr als 10%. Im letzteren Fall müssen also andere lösliche N-Verbindungen einen starken Mengenanstieg zeigen. Da uns der Anteil von 10% klein erschien, wurde ergänzend die Zea 10-Serie überprüft; hier lag der Wert aber ähnlich. Bezogen auf das Trockengewicht nehmen die freien Aminosäuren bei der Zea P-Serie stark zu (Abb. 4). Bei Zea 100 beträgt die Zunahme insgesamt nur etwa 10%, ist aber bei den meisten Aminosäuren zu erkennen. Welcher Art die Verbindungen sind, die den

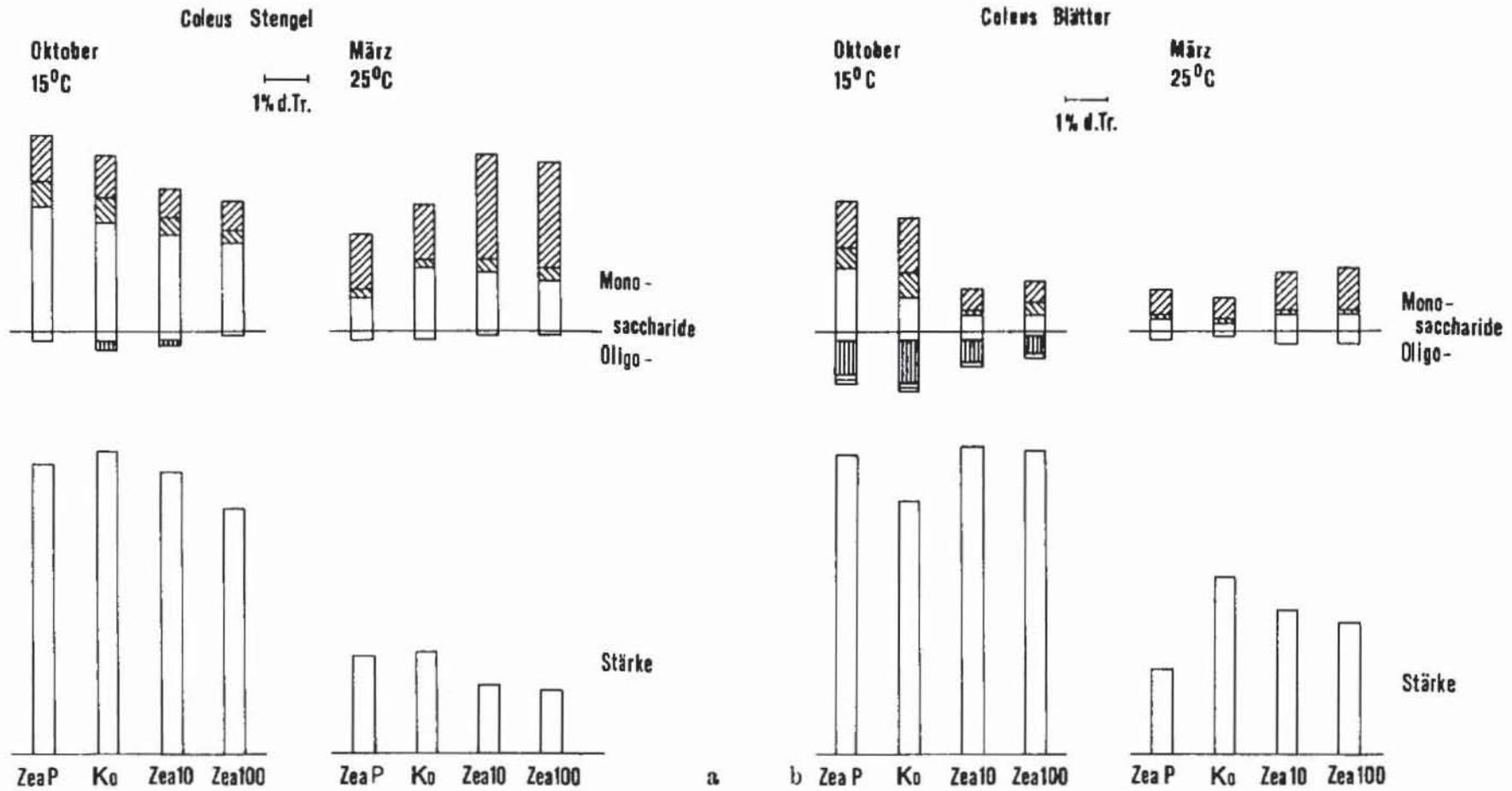


Abb. 1. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern und Stengeln von *Coleus blumei* bei Behandlung der Pflanzen mit Zeatin. Zea 10 - 10 ppm Zeatinlösung, Zea 100 = 100 ppm Zeatinlösung über den Apex appliziert, Zea P = alle Blätter mit 10 ppm Lösung bepinselt. Bei den Monosacchariden sind von oben nach unten dargestellt: Glucose, Fructose und Sedoheptulose; bei den Oligosacchariden folgen von oben nach unten: Saccharose, Raffinose und Stachyose.

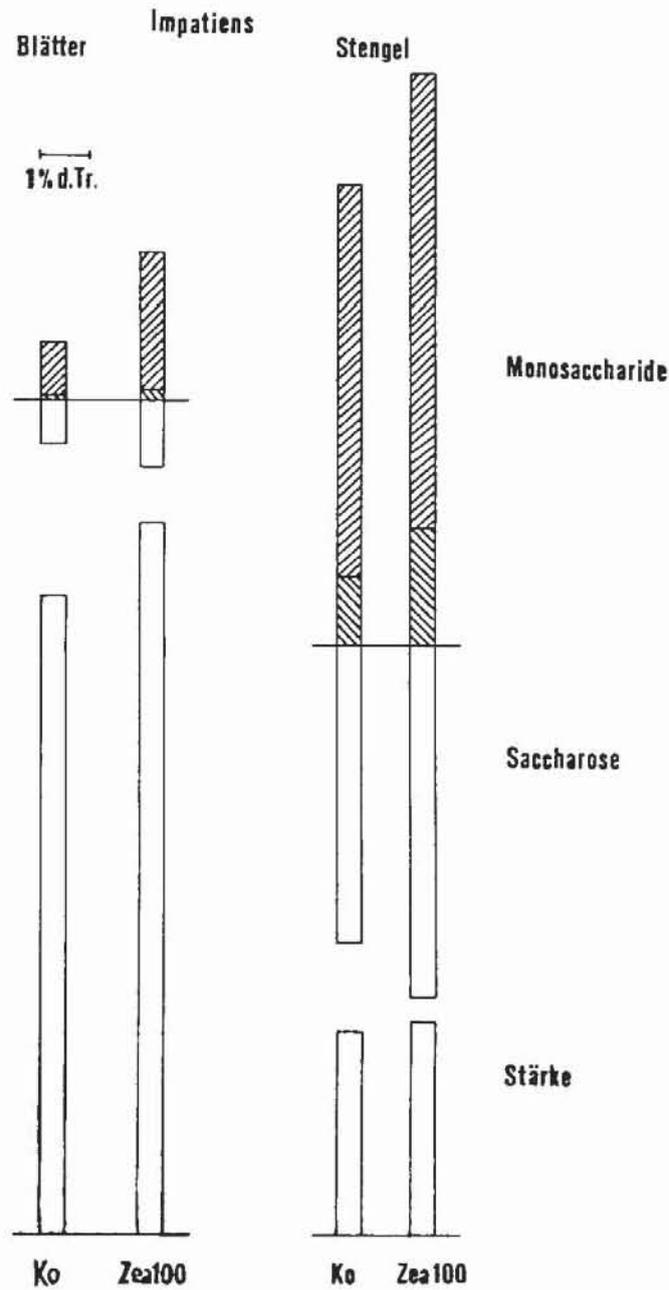


Abb. 2. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern und Stengeln von *Impatiens sultani* bei Behandlung der Pflanzen mit Zeatin. — Erläuterungen vgl. Abb. 1.

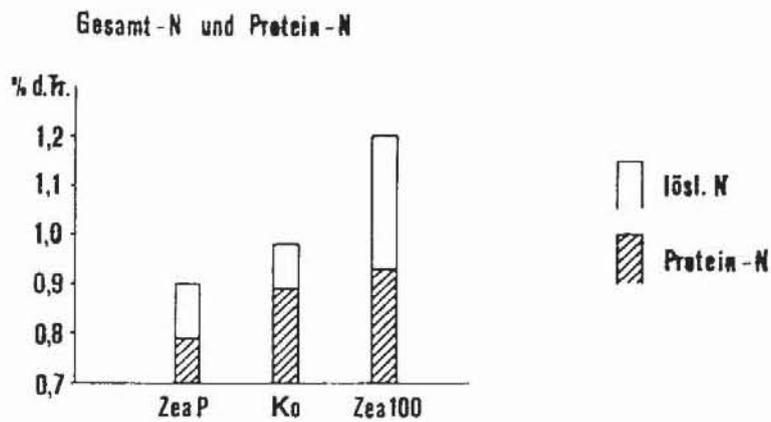


Abb. 3. Verhalten der Stickstoff-Fractionen in Blättern von *Coleus blumei* bei Behandlung der Pflanzen mit Zeatin.

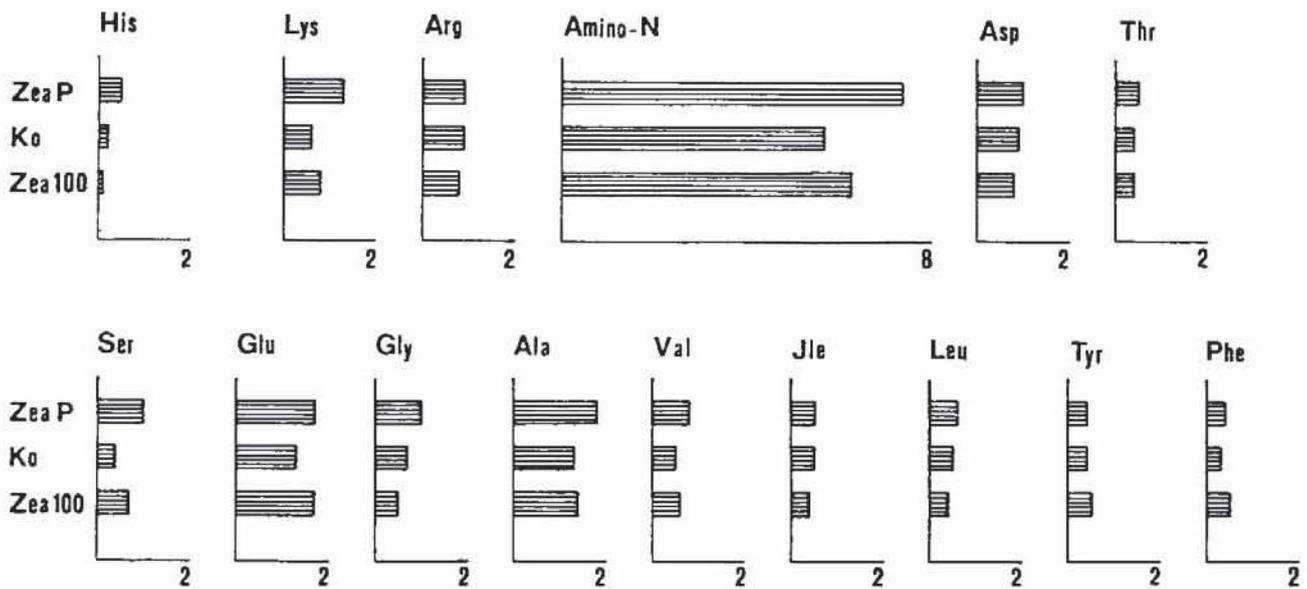


Abb. 4. Verhalten der freien Aminosäuren in Blättern von *Coleus blumei* bei Behandlung der Pflanzen mit Zeatin. — Angaben in $\mu\text{Mol/g}$ Trockengewicht.

außerordentlichen Mengenanstieg des löslichen Stickstoffs bei Zea 100 verursachen, bleibt offen. Einige nachgewiesene lösliche (Oligo-) Peptide können nicht die Ursache sein.

Das Verhalten der Aminosäuren des Proteinhydrolysats zeigt Tabelle 1. Bezogen auf das Trockengewicht nimmt bei Zea 100 das Lysin zu, hingegen nehmen Serin und Amino-N ab. Wichtiger ist aber der prozentuale Anteil der einzelnen Aminosäuren am

Tabelle 1. Aminosäure-Zusammensetzung des Protein-Hydrolysats der Blätter von *Coleus blumei*

Aminosäure	Anteil am Protein-N (%)			$\mu\text{Mol/g}$ Trockengewicht		
	Ko	Zea 100	Zea P	Ko	Zea 100	Zea P
Alanin	5,8	5,6	4,3	37,0	37,4	24,5
Amino-N	6,6	4,1	4,2	39,8	27,2	24,0
Arginin	9,1	10,4	8,0	14,4	17,2	11,3
Asparaginsäure	6,1	4,9	3,7	38,7	32,1	20,8
Glutaminsäure	7,0	5,3	4,4	44,5	35,4	25,0
Glycin	6,3	6,6	5,3	39,9	44,0	29,8
Histidin	6,8	5,9	6,2	14,5	13,0	11,6
Isoleucin	2,9	2,6	2,7	18,6	17,4	15,0
Leucin	6,9	5,6	5,4	44,2	37,5	30,4
Lysin	5,4	7,7	4,0	17,0	25,6	11,2
Methionin	1,2	1,4	1,0	7,7	8,9	5,8
Phenylalanin	3,2	3,2	2,7	20,5	21,0	15,0
Prolin	5,3	3,6	3,8	33,3	23,8	21,4
Serin	5,2	3,8	3,5	33,3	25,0	20,0
Threonin	3,6	3,4	2,8	23,0	22,4	16,0
Tyrosin	1,6	1,6	1,2	10,4	10,5	7,0
Valin	3,8	3,7	3,8	24,0	24,5	21,5
	86,8	79,4	67,0			

Protein-N. Bei den Kontrollen wurden 87%, bei Zea 100 dagegen 79% des Stickstoffs wiedergefunden. Dieser Unterschied liegt noch im Bereich der Fehlerbreite. Die prozentualen Anteile der einzelnen Aminosäuren verhalten sich ähnlich den Absolutmengen. Da bei Zea P der Proteingehalt abnimmt, verringern sich bezogen auf das Trockengewicht auch die Mengen der einzelnen Aminosäuren. Der wiedergefundene Anteil macht hier aber nur 67% des Protein-N aus. Man findet infolgedessen auch für die prozentualen Anteile der Aminosäuren zumeist Abnahmen. Die Unterschiede in den gefundenen Anteilen an Protein-N können kaum allein auf Veränderungen der nicht erfaßten Aminosäuren Tryptophan und Cystein zurückzuführen sein. Wodurch sie verursacht sind, ist unklar. Versucht man den hier vorhandenen Fehler auszuschalten, indem man die Prozentanteile der einzelnen Aminosäuren am Protein-N auf einen Gesamtgehalt von 100% umrechnet (wobei man den durch Mengenveränderungen von Tryptophan, Cystein und evtl. Methionin verursachten Fehler in Kauf nimmt), so erhält man bei beiden mit Zeatin behandelten Serien Zunahmen für Arginin und Glycin, Abnahmen für Serin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und Amino-N.

Diskussion

Ein Vergleich kann zunächst mit unseren früheren analogen Versuchen mit Kinetin (KULL 1972) durchgeführt werden. Die Wachstumshemmungen waren bei Kinetin auch bei geringerer molarer Konzentration deutlicher ausgeprägt. Die Wirkungen von Zeatin auf die Kohlenhydratspeicherung entsprechen denjenigen von Kinetin weitgehend. Der Oktober-Versuch bei *Coleus* ergab Veränderungen ähnlich dem Sommer-Versuch mit Kinetin, obwohl während der Versuchszeit im September die Photoperiode nicht mehr ausgesprochen lang war. Daher erhob sich die Frage, inwieweit die verschiedenen Effekte der Cytokinine im Sommer und Winter mit unter unseren Versuchsmöglichkeiten nicht völlig auszuschließenden Temperaturveränderungen zu tun haben. Jedoch ergab die Durchführung des Winter-Versuchs mit *Coleus* bei erhöhter Temperatur mit Ausnahme des Verhaltens der Oligosaccharide Übereinstimmung mit den früheren Kinetin-Versuchen. Die Oligosaccharid-Anhäufung aber dürfte in stärkerem Maß als die anderer Zucker von der Temperatur abhängen (JEREMIAS 1964, vgl. KULL 1974). Möglicherweise ist allerdings nicht die Photoperiode für die verschiedenen Effekte entscheidend, sondern die unterschiedliche Lichtmenge, die den Pflanzen zu den jeweiligen Versuchszeiten zur Verfügung steht. Hinweise hierauf hatte ENGELBRECHT schon 1964 erhalten.

Beim *Impatiens*-Versuch hat Zeatin eine quantitativ stärkere Wirkung als Kinetin, obwohl dieses in höheren molaren Konzentrationen angewandt worden war.

Die bei Applikation des Hormons über alle Blätter zu beobachtende Attraktions- bzw. Retentionswirkung ist für die Kohlenhydrate im Oktober nachzuweisen, allerdings bei der angewandten geringeren molaren Konzentration des Zeatins weniger deutlich als mit Kinetin (KULL 1972). Im März ist bei der höheren Temperatur der Effekt nicht eindeutig. Möglicherweise hat hier eine überoptimale Zeatinkonzentration bereits negative Auswirkungen gehabt. Für das Vorliegen einer überoptimalen Konzentration sprechen vor allem unsere Fettsäure-Untersuchungen (KULL und BÜXENSTEIN 1974). Bei

beiden Zea P-Serien kam es zu einer Abnahme der Menge mehrfach ungesättigter Fettsäuren (v. a. Linol- und Linolensäure), wogegen bei einer entsprechenden Versuchsreihe mit Kinetin eine Zunahme gefunden wurde. Das Verhalten der mehrfach ungesättigten Fettsäuren scheint ein ziemlich empfindlicher Zeiger dafür zu sein, ob die applizierte Hormonmenge noch physiologisch verträglich oder bereits störend hoch war. Insbesondere weitere Versuche mit nur kurzzeitiger Fütterung von 100 ppm-Zeatin-Lösung an isolierte Blätter ließen erkennen, daß zunächst eine Zunahme, bei längerer Einwirkungsdauer aber eine Abnahme der mehrfach ungesättigten Fettsäuren erfolgt (KULL, unveröffentlicht). Bei Kinetin scheint die Gefahr einer Überdosierung weniger groß zu sein. Dies könnte mit unterschiedlichem Transport in der Pflanze zusammenhängen.

Auf die Wirkungen einer zu hohen Zeatin-Konzentration möchten wir auch die Abnahme des Protein-Stickstoffs bei der Zea P-Serie (Oktober) zurückführen. In *Acer*-Zellkulturen wurde bei hohen Kinetin-Dosen Entsprechendes beobachtet (SIMPKINS und STREET 1970). Die Zunahme des löslichen Stickstoffs blieb bei Zea P ebenfalls viel geringer als bei Zea 100. Der starke Anstieg des Gesamtstickstoffs bei der letztgenannten Serie steht in Einklang mit zahlreichen früheren Untersuchungen mit künstlichen Cytokinen. Auch ein Anstieg des Proteingehaltes ist aus derartigen Arbeiten bekannt (z. B. EL-MANSY et al. 1967). Vermutlich ist die Ursache vor allem eine Hemmung des Proteinabbaus (z. B. KURAISHI 1968; TREWAVAS 1972). Diese könnte durch verringerte Proteasenbildung zustande kommen; für Kinetin wurde ein derartiger Effekt durch MARTIN und THIMANN (1972) nachgewiesen (ältere Lit. vgl. KULL 1972). Die Untersuchung der Aminosäurezusammensetzung der Proteine zeigt, daß sich diese im Verlauf einer längeren Einwirkung des Phytohormons ändert. Genauere Aussagen sind auf Grund unserer Daten nicht möglich.

Eine zusammenfassende Betrachtung aller Ergebnisse (einschließlich KULL und BÜXENSTEIN 1974) läßt erkennen, daß die Wirkungen von Zeatin weitgehend denjenigen von Kinetin entsprechen. Bei der Kohlenhydratspeicherung in vegetativen Geweben kommt es bei günstigen Konzentrationen von Kinetin (KULL 1972) oder Zeatin offenbar zu einer generellen Stimulierung anabolischer Vorgänge ohne eine grundsätzliche Veränderung der gegebenen Stoffwechsellage. Bei zu hohen Konzentrationen treten Störungen ein, die sich im Stickstoffhaushalt naturgemäß deutlicher bemerkbar machen. Die Atmung von Blättern wird durch hohe Zeatinkonzentrationen ebenfalls gehemmt (MAILÄNDER und KULL 1973). Daß Störungen des Stoffwechsels bei höherer Temperatur (März-Versuch) stärker zum Ausdruck kommen, ist nicht verwunderlich.

Zusammenfassung

Das natürliche Cytokinin Zeatin wurde intakten Pflanzen von *Coleus blumei* und *Impatiens sultani* 4mal in wöchentlichen Abständen appliziert. Bei *Coleus* kommt es bei Zufuhr über die jungen Blätter im Apexbereich im September/Oktober zu einer Abnahme der Zucker- und Zunahme der Stärkegehalte in den Blättern. Im Februar/März hingegen nehmen die Zucker zu und die Stärkemenge wird verringert. Bei *Impatiens* nehmen im Februar/März alle Reservekohlenhydrate zu. Der unterschiedliche Effekt im Herbst und im Spätwinter wird vermutlich entweder durch die unterschiedliche Lichtmenge oder durch die Photoperiode verursacht. Der Einfluß von Zeatin auf den Kohlenhydrat-

haushalt kann durch eine generelle Förderung anabolischer Vorgänge, ohne grundsätzliche Veränderung der Stoffwechselsituation, beschrieben werden.

Bei *Coleus* führt Zeatin (im Oktober) zu einer Zunahme des Gesamtstickstoffgehaltes der Blätter vor allem durch einen starken Anstieg der Menge löslicher Stickstoffverbindungen. Wird Zeatin durch Bepinseln aller Blätter (10 ppm-Lösung) appliziert, so nimmt der Proteinstickstoff, vermutlich infolge zu hoher Hormonzufuhr, ab. Die Menge löslicher N-Verbindungen steigt hier nur wenig an, die freien Aminosäuren nehmen aber, bezogen auf das Trockengewicht, ebenfalls stark zu. Die Aminosäurezusammensetzung der TCA-fällbaren Proteine ist nach der Zeatin-Zufuhr verändert.

Die Wirkungen von Zeatin entsprechen weitgehend denjenigen von Kinetin. Wie die hier beschriebenen Versuchsreihen sowie weitere Untersuchungen zur Fettsäurezusammensetzung der Blattlipide und zur Atmung zeigen, können zu hohe Konzentrationen des Phytohormons den Stoffwechsel negativ beeinflussen. Diese Störungen machen sich naturgemäß im N-Haushalt deutlicher bemerkbar als bei der Kohlenhydratspeicherung.

Der DFG danken wir für eine Sachbeihilfe (an U. K.), Fräulein Barbara KUNN für die sorgfältige Mitarbeit.

Literatur

- ADAMSON, D., Expansion and division in auxin-treated plant cells. *Canad. J. Bot.* **40**, 719–744 (1962).
- BELL, P. M., A critical study of methods for determination of nonprotein nitrogen. *Analyt. Biochem.* **5**, 443–451 (1963).
- DEKKER, R. F. M., and RICHARDS, G. N., Determination of starch in plant material. *J. Sci. Food Agric.* **22**, 441–444 (1971).
- DRAPER, S. R., Amino acid change associated with low temperature treatment of *Lolium perenne*. *Phytochemistry* **11**, 639–641 (1972).
- EL-MANSY, H. I., SALUNKHE, D. K., HURST, R. L., and WALKER, D. R., Effects of pre- and post-harvest applications of 6-furfurylamino-purine and N⁶-benzyladenine on physiological and chemical changes in lettuce (*Lactuca sativa*). *Hort. Res.* **7**, 81–89 (1967).
- ENGELBRECHT, L., Über Kinetinwirkungen bei intakten Blättern von *Nicotiana rustica*. *Flora* **154**, 57–69 (1964).
- FEIERABEND, J., Proteinsynthese und Enzymbildung in Keimlingen bei niedrigen Wachstumstemperaturen und ihre Beziehungen zum Cytokininhaushalt. *Z. Pflanzenphysiol.* **62**, 70–82 (1970).
- FLEMING, J. D., and PEGLER, M. F., The determination of glucose in the presence of maltose and isomaltose by a stable specific enzymic reagent. *Analyst (London)* **88**, 967–968 (1963).
- GROBBELAAR, N., and STEWARD, F. C., The isolation of amino acids from *Pisum sativum*. Identification of L-homoserine and L-acetyl-homoserine and certain effects of environment upon their formation. *Phytochemistry* **8**, 553–561 (1969).
- HANNIG, K., Erfahrungen mit der quantitativen Aminosäure-Bestimmung an Ionenaustauschssäulen und automatischer Registrierung der Ergebnisse. *Clin. chim. Acta* **4**, 51–57 (1959).
- HOLLWARTH, M., Über den Stickstoffhaushalt der Rinde von *Populus × balsamifera* L. und seine Beziehungen zur Temperatur. *Diss. Stuttgart* 1973.
- JEREMIAS, K., Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera helix* L. *Planta (Berl.)* **52**, 195–205 (1958).
- Über die jahresperiodisch bedingten Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen unter besonderer Berücksichtigung der Zucker der Raffinose-Gruppe. *Botan. Studien (Jena)* **15**, 1–96 (1964).
- KULL, U., Über das Vorkommen und das physiologische Verhalten der Sedoheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushaltes vegetativer Pflanzenteile. *Beitr. Biol. Pflanzen* **41**, 231–300 (1965).

- KULL, U., Wirkungen von Wuchsstoffen auf Speicherung und Stoffwechsel in vegetativen Pflanzenteilen. *Botan. Studien (Jena)* **19**, 1–163 (1972).
- Temperaturunabhängige Akkumulation von Raffinosezuckern in Pappelrinden. *Ber. deutsch. bot. Ges. (im Druck)* (1974).
- and BUXENSTEIN, R., Effect of cytokinins on the lipid fatty acids of leaves. *Phytochemistry* **13**, 39–44 (1974).
- KUBAISHI, S., The effect of kinetin on protein level of *Brassica* leaf discs. *Physiol. plantarum* **21**, 78–83 (1968).
- LETHAM, D. S., Chemistry and physiology of kinetin-like compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **18**, 349–364 (1967).
- MALANDER, CHR., und KULL, U., Einfluß von Zeatin auf die Atmung grüner Blätter. *Naturwissenschaften* **60**, 479 (1973).
- MARTIN, C., and THIMANN, K. V., The role of protein synthesis in the senescence of leaves. I The formation of protease. *Plant Physiol.* **49**, 64–71 (1972).
- MOCHES, K., Zur Problematik der Phytokinine-Wirkung. *Biol. Rundsch.* **4**, 211–224 (1966).
- PALMER, C. E., and SMITH, O. E., Effect of kinetin on tuber formation on isolated stolons of *Solanum tuberosum* cultured in vitro. *Plant Cell Physiol.* **11**, 303–314 (1970).
- PARTHIER, B., Untersuchungen über den Aminosäureeinbau in die Blatteiweiße des Tabaks. *Flora* **151**, 368–397 (1961).
- SIMPKINS, I., and STREET, H. E., Studies on the growth in culture of plant cells. *J. exp. Bot.* **21**, 170–185 (1970).
- SKOOG, F., and ARMSTRONG, D. J., Cytokinins. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **21**, 359–384 (1970).
- THORPE, T. A., and MEIER, D. D., Starch metabolism, respiration, and shoot formation in tobacco callus cultures. *Physiol. plantarum* **27**, 365–369 (1972).
- TREWAVAS, A., Control of the protein turnover rates in *Lemna minor*. *Plant Physiol.* **49**, 47–51 (1972).
- VARGA, A., and BRUNSMAN, J., Effects of different cytokinins on the senescence of detached oat leaves. *Planta (Berl.)* **111**, 91–93 (1973).
- WENZEL, G., und MICHAEL, G., Einfluß einer unterschiedlichen N-Düngung auf den Aminosäuregehalt von Spinatblättern. *Z. Pflanzenernährg., Düng., Bodenkde.* **115**, 89–99 (1966).
- WOLLGHEHN, R., und PARTHIER, B., Ein Beitrag zur quantitativen Bestimmung von RNS und Protein aus Blättern. *Flora* **154**, 325–348 (1964).

Manuskripteingang: 25. Februar 1974.

Anschrift des Verfassers: Doz. Dr. U. KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart, 7000 Stuttgart 60, Ulmer Str. 227, und Dr. M. HOLLWARTH, Institut für Naturschutz, Abt. Ökologie 61 Darmstadt, Havelstraße 7.