© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 125 (1988): 041–064

Beiträge zur Ökologie binnenländischer Halophyten 1. Das Schicksal der Stickstoff-Verbindungen

Wolfgang R. MÜLLER-STOLL*) und Dietrich BENKERT*)

Müller-Stoll W. R. und Benkert D., 1987: Es wurden Kulturversuche mit *Aster tripolium* und *Salicornia brachystachya* in Sandkultur mit abgestufter NaCl-Konzentrationen bis zur Grenze der Salztoleranz durchgeführt. Im getrocknetem und feinpulverisiertem Pflanzenmaterial wurden Analysen von N-Verbindungen durchgeführt. Steigende NaCl-Konzentration führt zu einem erheblichen Anstieg des Gehaltes an Gesamtstickstoff. Dabei nimmt der lösliche N stärker zu als der Protein-N. Das Verhältnis von Protein-N zu löslichem N nimmt mit steigender NaCl-Konzentration ab. Nur in der höchsten Konzentrationsstufe konnte bisweilen wieder ein Absinken des N-Gehaltes festgestellt werden, was aber nur den Proteinstickstoff betraf. Trotz Kohlenhydratmangels werden bei steigender NaCl-Konzentration wachsende Kohlenstoffmengen in N-Verbindungen eingebaut. Gleichzeitig nimmt das C-N-Verhältnis ab. Nitrat wurde in den Blättern von *Aster tripolium* nicht gefunden; in den Sprossen von *Salicornia* nahm die Nitratmenge mit steigender NaCl-Konzentration zu. In der Fraktion des löslichen N wurde bei Aminosäuren und Amiden papierchromatographisch eine bedeutende Mengenzunahme mit steigender NaCl-Konzentration festgestellt. Insgesamt wurden 17-20 ninhydrinpositive Substanzen unterschieden, die größtenteils eine deutliche Mengenzunahme aufwiesen. Das Asparagin fand sich bei *Aster tripolium* nicht in den Blättern, während der Asparagingehalt in den Wurzeln stark anstieg. Besonders stark war die Zunahme der Iminosäure Prolin. In den Blättern und Wurzeln von *Aster tripolium* ist die Prolinmenge der salzreichsten Stufe gegenüber der salzärmsten mehr als verhundertfacht. Die Trockensubstanz kann dann trotz des hohen Aschengehalts zu nahezu 1% aus Prolin bestehen. Bei *Salicornia* ist die Zunahme der Prolinmenge nicht ganz so stark. Hier findet sich auch ein Minimum der Prolinmenge, ebenso wie bei den übrigen Aminosäuren, beim Wachstumsoptimum.

MÜLLER-STOLL W. R. and BENKART D., 1987: Contributions to the Ecology of Inland Halophytes. 1. The Fate of Nitrogen Compounds. It was culture experiments with *Aster tripolium* and *Salicornia brachystachya* in sand culture with gradated amounts of NaCl-concentration until border of salttolerance was carried through. In the dried and fine powdered plant material analysis of N-compounds was brought about. Ascending NaCl-concentrations carried to a considerable ascent of total nitrogen content. Hereby the soluble N do increase stronger as protein-N. The

*) Zentralinstitut für Genetik und Kulturpflanzenforschung Gatersleben der Akademie der Wissenschaften der DDR, ehem. Außenstelle Potsdam und Bereich Botanik und Arboretum des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

relation of protein to N-soluble N do decrease in this manner with rising NaCl-concentration. Only in the highest concentration steps sometimes anew a delve of N-content could be established, with indeed only the protein-N could dealt with. In spite of carbonhydrate deficiency with increasing NaCl-concentration improved carbon abundance could built up in N-connections. Simultaneously the C-N-relation does conduted. Nitrate in the leaves of *Aster tripolium* was not found; in the shouts of *Salicornia* the Nitrate-amount with rising NaCl-concentrations do increased. In fraction of soluble N-amino acids and amids in paperchromatic way in such quantily of increase with increasing NaCl-concentration would be statement. Alltogether it could be 17 -20 ninhydydrin posiliv substances would be distinguished which by greatpart a cleare showed a mingle augment. The asparagin by *Aster tripolium* himself found in the leaves, during the asparagincontent in roots are strongly rising. Particularly strong was the increase of iminoacid proline. In leaves and roots of *Aster tripolium* the amount of proline of the saltrich steps against the saltarm asparagine content in roots strongly are getting up are more as multiplying by hundreds. The dried substance could be exist then in split of the ash contents by near 1% of proline. By *Salicornia* the increase of proline amount is not also entive so strong. Here a minimum of proline amount also hough the remaining amino acidity is not whole so strong. Here a minimum of proline amount himself finds also a minimum of proline amount just so as the rest of amino acids by optimum of growth.

Keywords: halophytes, nitrogen compounds, proline; *Aster tripolium*, *Salicornia brachystachya*.

Einleitung

Das Angebot von organischen N-Verbindungen und von Kohlenhydraten bestimmt wesentlich den Grad der Synthese von Aminosäuren und Proteinen. Da für die Halophyten bei hohen NaCl-Konzentrationen ein beträchtlicher Kohlenhydrat-Mangel besteht, ist ein erheblicher Einfluß der NaCl- Konzentration auch auf den Gehalt an organischen Verbindungen zu erwarten. Außerdem kann mit einem Einfluß der Chlorid-Ionen auf die Nitrataufnahme gerechnet werden. Klärung dieser Einflüsse ist Gegenstand des vorliegenden Beitrages.

Versuchspflanzen waren *Aster tripolium* und *Salicornia brachystachya*, die in Sandkultur bei abgestuften NaCl-Konzentrationen gezogen wurden. Die Konzentrationsstufen waren bei *Aster* 0,0, 0,5, 1,0, 1,5, 2,0, 2,5, und 3,0 % bzw. 0,0, 0,8, 1,6, 2,4, und 3,2 % NaCl, bei *Salicornia* 0,0, 1,0, 2,0, 4,0, und 6.0 % bzw. 0,0, 1,2, 2,4, 3,6 und 4,8 % NaCl in der Bodenlösung, jeweils zusätzlich zur Cl-freien Grundnährlösung. Die Pflanzen wurden zu gleicher Zeit geerntet und im Trockenschrank bei etwa 70°C getrocknet.

Methode

Mit der Apparatur nach PARNAS-WAGNER (100 ml Destillationskolben) wurde der Anteil von Protein, löslichem und Gesamt-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stickstoff bestimmt. Die Trennung von Protein- und löslichem N erfolgte im Prinzip nach den Angaben von MOTHES (1926) und ENGEL (1929). Eine quantitative Abtrennung der löslichen N-Verbindungen war allerdings schwer zu erreichen. Es muß damit gerechnet werden, daß in der Fraktion des Protein-N noch ein Rest löslicher N-Verbindungen enthalten ist. Durch Summierung der Werte der beiden Fraktionen wurde der Gesamtstickstoff-Gehalt bestimmt. Die Rücktitration wurde mit n/20 NaOH gegen Indikator M durchgeführt (MÖLLER 1954, S. 297).

Die Bestimmung der Nitrate bietet größere Schwierigkeiten. Es gibt zwar einige empfindliche kolorimetrische Verfahren, doch sind diese für Extrakte, die organische Stoffe enthalten, nur bedingt anwendbar, da die Reaktionen in stark schwefelsaurem Medium ablaufen. Man kann daher nur mit stark verdünnten Pflanzenextrakten arbeiten. In den Blättern von *Aster tripolium* konnte weder in der Trockensubstanz noch im wässrigen Extrakt Nitrat nachgewiesen werden. In den Sprossen von *Salicornia* konnten dagegen in einigen Serien Nitrat-Bestimmungen durchgeführt werden, da hier der Nitratgehalt höher, der Gehalt an C-Verbindungen aber geringer war. Es wurden für jede Analyse 0,03 ml Preßsaft auf 5 ml verdünnt. Die Bestimmung wurde mit der Brucin-Methode durchgeführt. Das Reagenz enthielt 2,0 g Brucin in 250 ml Eisessig. 2 ml der Brucinlösung wurden 5 ml der Probelösung unter Schütteln mit 10 ml conc. H_2SO_4 versetzt. Nach etwa einer halben Stunde wurde die Extinction im Pulfrichphotometer gegen Filter 542 gemessen.

Die wesentlich empfindlichere Methode mit Diphenylamin (RIEHM 1930a, b, PFEILSTICKER 1932) scheiterte daran, daß die Reagenzlösung nicht haltbar war und sich alsbald blau verfärbte. Die Reagenzlösung blieb haltbar, wenn das für die Reaktion erforderliche Chlorid erst den Analysenproben zugefügt wurde. Bei Einhaltung sehr genau standardisierter Bedingungen hinsichtlich Temperatur und Zeit müßte die Methode zur Bestimmung kleiner Nitratmengen anwendbar sein. Die Reaktion ist außerordentlich temperaturempfindlich; die Farbtiefe verstärkt sich nach einigen Stunden und nimmt langsam wieder ab. Arbeiten zur Nitratbestimmung in biologischem Material finden sich u.a. bei DANILOVA (1963) und DAVIDEK et al. (1963).

Die Aminosäuren und Amide wurden papierchromatographisch untersucht. Die Auswertung erfolgte halbquantitativ durch Vergleich der Fleckengröße der einzelnen Proben untereinander bzw. mit Standardlösungen authentischer Aminosäuren. Ektrakte wurden folgendermaßen hergestellt: *Aster tripolium* aus Blättern 0,0 - 3,2 % , aus Wurzeln 0,0 - 2,4 % und *Salicornia brachystachya* aus Sprossen 0,0 -4,8 % NaCl-Konzentration. Bei den Wurzeln von *Aster tripolium* mußte wegen zu geringer Materialmenge auf die höchste Konzentrationsstufe verzichtet werden. Die Blätter von *Aster* und die Sprosse von *Salicornia* wurden zur Entfernung möglichst vieler lipophiler Substanzen und vor allem der Blattfarbstoffe längere Zeit mit Äther vorextrahiert. Die Aminosäuren sind zum überwiegenden Teil in Äther unlöslich bzw. ganz wenig löslich (vgl. RAUEN 1956). Die Extraktion der Aminosäuren

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erfolgte mit 70 %igem Äthanol. Der alkoholische Ektrakt wurde bei möglichst geringer Temperatur eingedampft und der Rückstand erneut mit etwa 1,5 m warmem 70 %igen Äthanol zur Lösung gebracht. Für jede Probe wurden 5 g frisches oder 0,5 g feinpulverisiertes Trockenmaterial eingewogen.

Zur Herstellung der Chromatogramme wurden verschiedene Laufmittelsysteme benutzt. Am besten eignete sich n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:1), das daher ausschließlich verwendet wurde. Gut eignete sich auch Isopropanol-Eisessig-Wasser (7:2:1). Es wurde auf- und absteigend gearbeitet; außerdem wurden Keilstreifen- und Rundfilterchromatogramme und schließlich auch zweidimensionale Chromatogramme angefertigt. In Durchlaufchromatogrammen mit 40 cm langer Laufstrecke gelang eine eindimensionale Trennung fast aller Aminosäuren. Bei Durchlauf aller Aminosäuren mit Rf > 0,30 gelang auch eine recht gute Trennung der basischen Aminosäuren. Solche Aminosäuren, die dann noch schlecht getrennt waren, konnten zumeist an ihrer unterschiedlichen Färbung mit dem Ninhydrin-Reagens erkannt werden. Verzichtet wurde auf eine Trennung von Cystein und Cystin, von Glycin und Serin und von Leucin und Isoleucin.

Die zweidimensionalen Diagramme wurden mit folgenden Systemen angefertigt: 1) n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:1) 24 Std. aufsteigend, 2) Pyridin-Wasser (65:35) 16 Std. aufsteigend, nach TURBA (1954), 3) n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5), 4) α -Pikolin-Eisessig-Wasser (75:2:23), nach PFENNIG (1954). Die Bogen waren 44 x 44 cm groß und in der ersten Dimension wurde zweimal chromatographiert.

Die Aminosäuren wurden fast ausschließlich durch mitgelaufene authentische Aminosäuren identifiziert. Lediglich Histidin und γ-Aminobuttersäure standen nicht zur Verfügung. Gute Hilfe leistete auch die unterschiedliche Färbung mit dem Ninhydrin-Reagenz, die neben Prolin und Asparagin mit stärker abweichenden Farbtönen auch Lysin, Arginin, Histidin und Glutamin gut unterscheidbar machte. Sie verriet auch die Anwesenheit von Threonin, das eindimensional vom α -Alanin nicht zu trennen war. Die Bestimmung der γ-Aminobuttersäure wurde vor allem im zweidimensionalen Chromatogramm gesichert. Mit spezifischen Farbreaktionen konnten Prolin (Isatin-Reagenz) und Arginin (Sakaguchi-Reagenz) nachgewiesen werden. Die Anwendungsmöglichkeit der meisten spezifischen Farbreaktionen wird jedoch durch deren geringe Empfindlichkeit eingeschränkt. Die Halb-Amide Glutamin und Asparagin konnten weiter durch ihre Hydrolysierbarkeit erkannt werden. Vom Glutamin findet man in der wichtigsten Literatur über die Papierchromatographie (TURBA 1954, LINSKENS 1959, HAIS und PLAZEK 1958) eigenartigerweise kaum Rf-Werte. Es liegt in Butanol-Eisessig-Wasser dicht unterhalb der Asparaginsäure. Unsicher bleibt die Bestimmung des Histidins. Das vermutliche Histidin tauchte als schmales blaßblaues Band zwischen Asparaginsäure und Arginin auf. Rf-Wert und Farbe (vgl. TURBA l.c., S.178) deuten auf Histidin hin. Letzte Sicherheit fehlt auch bei der Bestimmung des Tyrosins. Das vermeintliche Tyrosin fand sich stets dicht über dem Prolin und zwar oft durch dieses verdeckt.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Im zweidimensionalen Chromatogramm mit Pyridin-Wasser entsprach seiner Lage dem Rf-Wert des Tyrosins in beiden Systemen; in demjenigen von PFENNIG (1954) entsprach es in der 2. Dimension nicht dem Tyrosin, aber auch keiner anderen bekannten Aminosäure.

Von Prolin und Glutaminsäure wurden halbquantitative Bestimmungen durchgeführt. Für Prolin wurde eine Eichkurve zwischen 2,5 und 100 µg aufgestellt. Für die quantitative Auswertung eignet sich besonders gut das Isatin-Reagens (LINSKENS 1959, S.165), das sehr empfindlich ist und scharf umgrenzte Flecken gibt. Die überschüssige Reagensmenge, die das Papier gelb färbte, wurde unter fließendem Wasser ausgewaschen. Für Glutaminsäure wurde eine Eichkurve zwischen 1 und 6 µg aufgestellt. Die Farbentwicklung erfolgte mit dem Ninhydrin-Reagenz. Neuerdings beschrieb BATES et.al. (1973) eine Schnellbestimmung von Prolin.

Ergebnisse

Die Resultate der quantitativen Analysen sind aus den Abbildungen 1 - 6 zu ersehen. Es kommt unter dem Einfluß erhöhter NaCl-Konzentrationen zu einem beträchtlichen Anstieg des Gesamtstickstoff-Gehaltes. Dieses Verhalten wurde in allen Versuchsreihen in verschiedenen Jahren unter unterschiedlichen Witterungsbedingungen bestätigt gefunden. Da dieser N-Anstieg sowohl bei *Salicornia brachystachya* als auch bei *Aster tripolium* gefunden wurde und auch einzelne Analysen bei *Obione pedunculata* und bei *Beta vulgaris* var. *cicla* ein ähnliches Verhalten andeuteten, scheint es sich um eine allgemeine Reaktion, zumindest der Halophyten, auf erhöhte Salzkonzentrationen zu handeln. Die Mengenzunahme betrifft sowohl die Fraktion der Protein- als auch des löslichen Stickstoffs, wenn auch letzteres in stärkerem Maße. Daher nimmt der relative Anteil des löslichen N am Gesamt-N mit steigender NaCl-Konzentration zu. In Abb. 1 haben wir den N-Gehalt in % der Blatt-Trockensubstanz von *Aster tripolium* und zwar für Gesamt-N, Eiweiß-N und löslichen N dargestellt; in Abb 2 ist der prozentuelle Anteil von löslichem N und Eiweiß-N am Gesamt-N angegeben und zwar für die in Abb. 1 dargestellten Versuchsserien von *Aster tripolium*.

Abb. 3 gibt den Gehalt an Eiweiß-N und löslichem N in der Blatt-Trockensubstanz einer Versuchsserie von *Aster tripolium* wieder.

Abb. 4 zeigt ebenfalls für *Aster tripolium* den Gesamt-N, Eiweiß-N und löslichen N sowohl für die Blatt-Trockensubstanz wie auch für das Blattfrischgewicht. In Abb. 5 ist der Gesamt-N für die Sproßachse von *Aster tripolium* wiedergegeben. Schließlich wurden auch für *Salicornia brachystachya* in Abb. 6 Gesamt-N, Eiweiß-N und löslicher N sowohl für die Trockensubstanz wie auch für das Frischgewicht wiedergegeben.

Tabelle 1 zeigt der Nitratgehalt im Preßsaft von *Salicornia brachystachya*. In mehreren Proben von *Salicornia* von der Salzstelle Artern konnte gegen Ende der Vegetationsperiode kein

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nitrat gefunden werden.

Tabelle 1: Nitrat-Gehalt im Preßsaft von *Salicornia brachystachya* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration der Bodenlösung.

NaCl-Konzentration im Boden	1. Serie Nitrat im Preßsaft in %	2. Serie Nitrat im Preßsaft in %
0,0	0,27	0,08
1,2	0,24	0,08
2,4	0,43	0,21
3,6	0,58	0,37
4,8	0,53	0,36

Tabelle 2: Aminosäuren und Amide in *Aster tripolium* (zweijährige Pflanzen) und *Salicornia brachystachya*, geordnet nach steigendem Rf-Wert in n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:1).

Aminosäuren und Amide	*Aster tripolium* Blätter	*Aster tripolium* Wurzeln	*Salicornia brachystachya*
1. Cystein-Cystin	+	+	+
2. Lysin	+	+	+
3. Asparagin	-	+	-
4. Arginin	+	+	+
5. Histidin (?)	+	+	+
6. Glutamin	+	+	+
7. Asparaginsäure	+	+	+
8. Glycin-Serin	-	-	+
9. Glutaminsäure	+	+	+
10. Threonin	+	+	-
11. -Alanin	+	+	+
12. Prolin	+	+	+
13. Tyrosin	+	+	?
14. -Aminobuttersäure	+	+	+
15. Valin	+	+	+
16. Phenylalanin	+	-	-
17. Leucin-Isoleucin	+	+	+

Die in Tabelle 2 angegebenen Aminosäuren und Amide konnten in *Aster tripolium* und *Salicornia brachystachya* unterschieden werden, geordnet nach steigendem Rf-Wert in Butanol-Eisessig-Wasser. Da die Nummern 1,8 und 17 nicht getrennt wurden, könnte sich die Zahl der Aminosäuren auf 20 erhöhen. Außerdem darf angenommen werden, daß auch die allgemein verbreiteten Aminosäuren Methionin und Tryptophan, vielleicht auch α-Aminobuttersäure und β-Alanin, zumindest in geringer Menge in den Versuchspflanzen vorkommen. Diese Anzahl steht im Einklang mit dem durch Papierchromatographie ermöglichten Befund, daß in den verschiedensten Pflanzenarten einheitlich 17-24 freie Aminosäuren gefunden werden (vgl. KESER 1955), und mit der Angabe bei SYNGE (1955), daß die 20 als Proteinbausteine im Organismenreich allgemein verbreiteten Aminosäuren auch frei vorkommen, freilich oft in so geringen Mengen, daß sie sich den gewöhnlichen Nachweismethoden entziehen. Hinzu kommen noch einige Aminosäuren, die nicht als Protein-Bausteine auftreten, wie die Aminobuttersäure und zahlreiche seltener aufgefundene Aminosäuren, von denen ständig weitere aufgefunden werden und wobei es sich

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

häufig um Abkömmlinge, z.B. Methylderivate, der schon bekannten Aminosäuren handelt.

In den Blättern von *Aster tripolium* verwundert das Fehlen von Glycin und Serin. Diese beiden sonst allgemein verbreiteten Aminosäuren könnten allenfalls in der sehr geringen Menge vorkommen. Auch in stark konzentriertem Preßsaft waren sie nicht nachweisbar. Weniger unerwartet ist das Fehlen von Asparagin, dessen vorzugsweises Auftreten in Wurzeln bekannt ist. Bei einem quantitativen Vergleich der Pflanzen von den Konzentrationsstufen 0,0, 0,8, 1,6, 2,4 und 3,2 % NaCl fiel sofort die starke Zunahme des Aminosäure-Gehalts zu den höheren Konzentrationsstufen auf. Allerdings waren nicht alle Aminosäuren gleichermaßen an diesem Anstieg beteiligt. Sehr schwach waren die Flecken von Tyrosin und Phenylalanin und daher quantitativ schwer auswertbar. Deutliche Mengenzunahmen zeigten Glutaminsäure, Cystein-Cystin, Valin, Leucin-Isoleucin und γ-Aminobuttersäure. Die basischen Aminosäuren unterhalb der Glutaminsäure sind vor allem wegen der großen Glutaminmenge schwer zu trennen, erfahren in ihrer Gesamtheit jedoch einen deutlichen Konzentrationsanstieg. Besonders stark war die Konzentrationserhöhung beim Prolin. Während in den beiden untersten NaCl-Konzentrationsstufen das Prolin einen kaum wahrnehmbaren Fleck bildete, war der Prolinfleck bei 1,6 % NaCl schon stark und nahm über 2,4 zu 3,2 % noch weiter stark zu (Tabelle 3).

Die Wurzeln von *Aster tripolium* stellen wegen des Fehlens der Blattfarbstoffe ein günstiges Untersuchungsobjekt dar; es fehlen aber ebenfalls Glycin und Serin, außerdem Phenylalanin. Nach POPP und ALBERT (1980) sind jedoch in *Aster tripolium* ssp. *pannonicum* ausreichende Mengen an Glycin und Serin nachweisbar. Die Mengenzunahme der Aminosäuren mit steigender NaCl-Konzentration war auch hier sehr deutlich; besonders auffällig war der Anstig wieder beim Prolin. Sehr stark war auch die Mengenzunahme des Asparagins. Keine merkliche Veränderung zeigte der Fleck des Tyrosins. Alle übrigen Aminosäuren zeigten Mengenzunahmen in etwa gleicher Größenordnung.

In den Sprossen von *Salicornia brachystachya* fehlten Asparagin, das in den nicht untersuchten Wurzeln wahrscheinlich ebenfalls vorhanden ist, sowie Threonin und Phenylalanin. Das Vorkommen von Tyrosin blieb unsicher. Auffällig war die große Glutaminmenge; auch γ-Aminobuttersäure war in bedeutend größerer Menge vorhanden als in *Aster tripolium*. Die Anhäufung freier Aminosäuren einschließlich der Sonderstellung des Prolins in den höheren Konzentrationsstufen war ebenso deutlich wie bei *Aster tripolium*. Im Unterschied zur Salzaster schien aber bei 2,4 % NaCl ein Minimum zu liegen, von dem aus die Menge der freien Aminosäuren auch zu den niedrigeren Konzentrationsstufen anstieg. Einige Aminosäuren, wie γ-Aminobuttersäure, Valin und Leucin - Isoleucin erreichen ihre Höchstwerte im Unterschied zum Prolin sogar in der untersten Konzentrationsstufe. Bei den Aminosäuren unterhalb des Prolins ist die Abstufung, vor allem wegen der großen Glutaminmenge, schwer erkennbar, scheint aber ähnlich zu sein wie bei den genannten Aminosäuren (Tabelle 3).

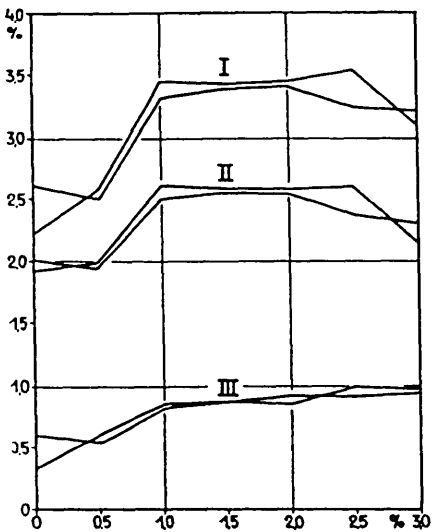


Abb. 1:
N-Gehalt (%) in der Blatt-Trockensubstanz bei zwei Versuchsreihen mit *Aster tripolium* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration der Bodenlösung; I = Gesamt-N, II = Eiweiß-N, III = löslicher N.

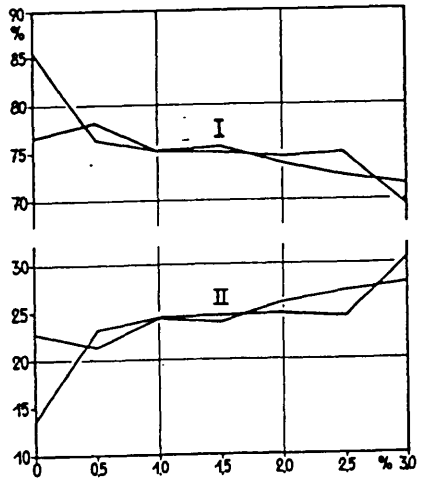


Abb. 2:
Prozentualer Anteil von löslichem N (I) und Eiweiß-N (II) am Gesamt-N, berechnet für die in Abb. 1 dargestellten beiden Versuchsserien mit *Aster tripolium*.

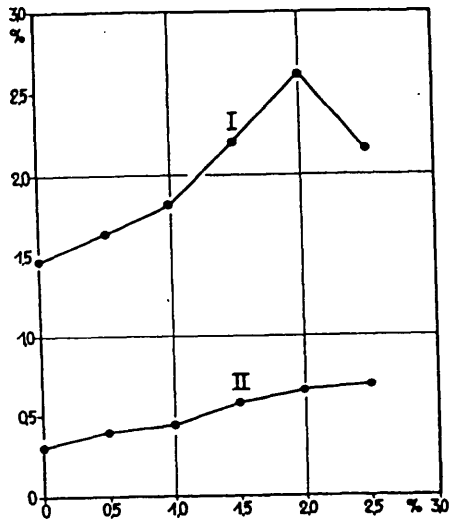


Abb. 3:
Gehalt an Eiweiß-N (I) und löslichem N (II) in % bezogen auf Blatt-Trockensubstanz bei einer Versuchsserie mit *Aster tripolium* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration in der Bodenlösung.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

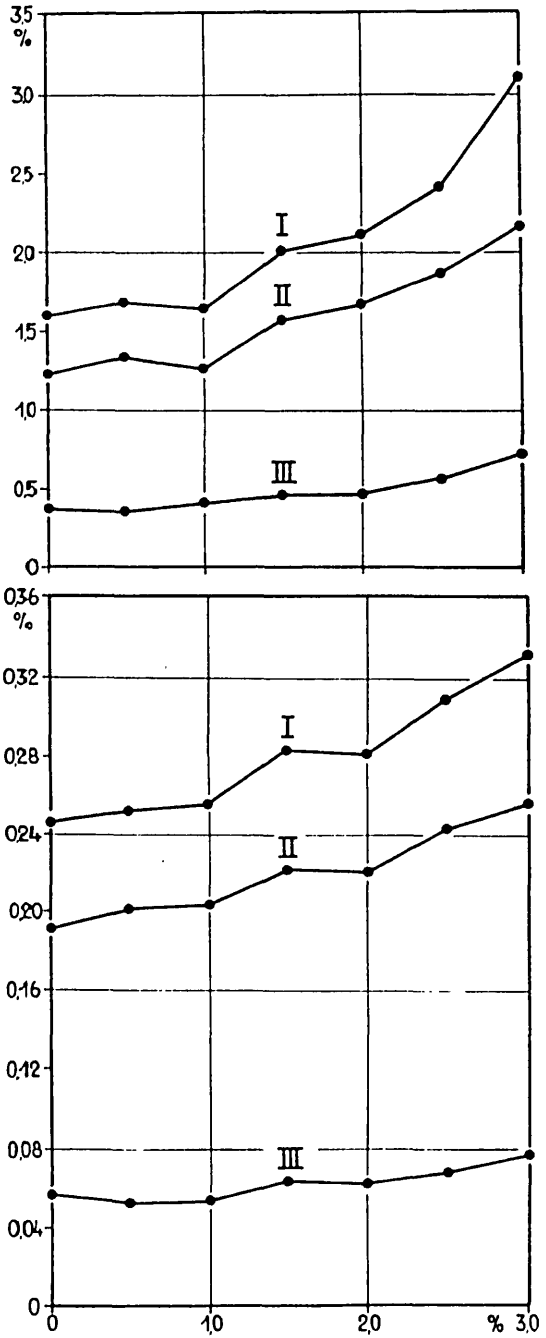


Abb. 4:
Gesamt-N (I), Eiweiß-N (II) und löslicher N (III) in der Blatt-Trockensubstanz von *Aster tripolium* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration der Bodenlösung; Mittelwerte aus fünf Versuchsserien. Unten: Das Gleiche, jedoch auf das Blattfrischgewicht bezogen (I,II,III).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

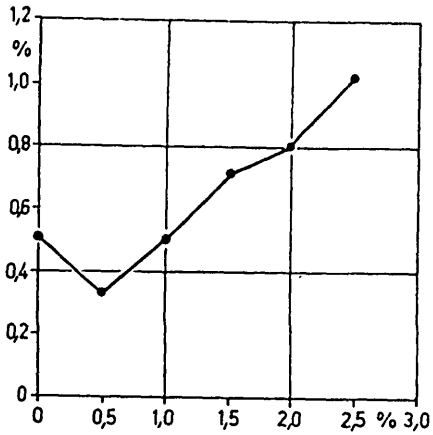


Abb. 5:
Gesamt-N in % der Trockensubstanz der Stengel einer Versuchsserie mit *Aster tripolium* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration der Bodenlösung.

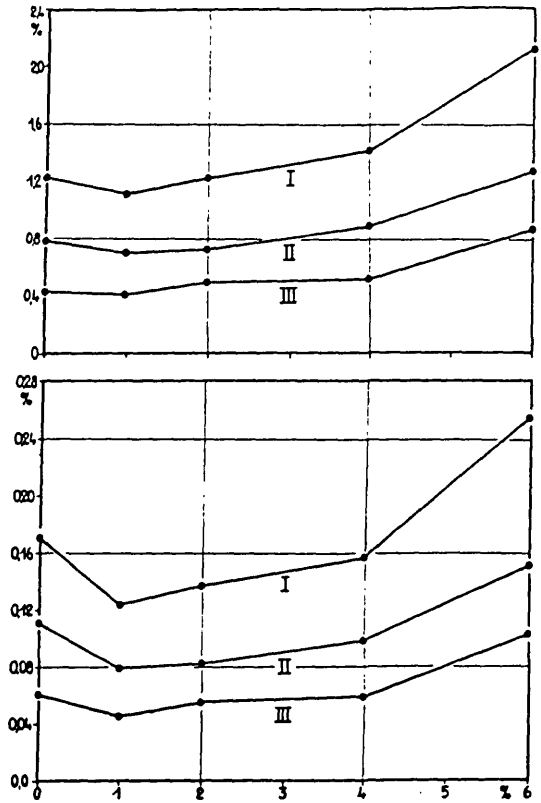


Abb. 6:
Gesamt-N (I), Eiweiß-N (II) und löslicher N (III) in der Trockensubstanz von *Salicornia brachystachya* in Abhängigkeit von der NaCl-Konzentration der Bodenlösung; Mittelwerte aus zwei Versuchsserien. -Unten: Das Gleiche, jedoch auf das Frischgewicht bezogen (I,II, III).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 3: Prolin- und Glutaminsäuregehalt bei *Aster tripolium* und *Salicornia brachystachya* in verschieden NaCl-Konzentrations-Stufen.

NaCl-Konzentrationsstufe	Prolin in % der Trockensubstanz
Aster tripolium, Blätter	
0,0 %	0,006
0,8 %	0,006
1,6 %	0,150 - 0,170
2,4 %	0,450 - 0,520
3,2 %	0,750
Aster tripolium, Wurzeln	
0,0 %	0,003
0,8 %	0,003
1,6 %	0,150
2,4 %	0,450
Salicornia brachystachya, Sprosse	
0,0 %	0,012
1,2 %	0,006
2,4 %	0,006
3,6 %	0,060
4,8 %	0,120 - 0,150
NaCl-Konzentrationsstufe	**Glutaminsäure in % im FG**
Aster tripolium, Wurzeln	
0,0 %	<0,0013
0,8 %	<0,0013
1,6 %	0,0013
2,4 %	0,0026 - 0,0038

Diskussion

Die Beobachtung, daß mit steigender NaCl-Konzentration im Boden der Gehalt an organischen N-Verbindungen ansteigt, war zunächst überraschend, da andere Analysenergebnisse gleichzeitig einen zunehmend deutlicher werdenden Mangel an Kohlenstoffgerüsten anzeigten. Dabei kann der Anstieg des Proteingehaltes recht erheblich sein. In einigen Fällen lag in den höchsten, von der Pflanze gerade noch ertragenen Konzentrationsstufen im Vergleich mit den chloridfrei gezogenen Pflanzen etwa die doppelte Eiweißmenge, bezogen auf Trockensubstanz, vor. In einigen Serien war zu beobachten, daß bei den höchsten NaCl-Stufen wieder eine gewisse Abnahme des Eiweißgehaltes eintrat. Die Kurve des löslichen Stickstoffs steigt jedoch stetig bis zu den höchsten Konzentrationsstufen an, was auch die Analysen der Aminosäuren deutlich machen. Meist ist die Zunahme des löslichen N ohnehin stärker, so daß es mit wachsender NaCl-Konzentration zu einer Verminderung des Quotienten Protein N zu löslichem N kommt. In

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

diesem Zusammenhang sind Versuche von SCHNEIDER (1935) von Interesse. Er fand in Kulturversuchen mit *Pelargonium zonale* bei $CaCl_2$- bzw. NaCl-Überschuß im Boden innerhalb des Gesamt-N eine Verschiebung zugunsten der löslichen Fraktionen.

Von Kulturpflanzen wie Tomaten, Gerste und Bohnen liegen vor allem Angaben amerikanischer Autoren vor, wonach ein höherer Gesamtstickstoffgehalt unter Salzeinfluß beobachtet wurde. Es soll hier nicht im enzelnen darauf eingegangen werden; eine Zusammenstellung findet sich bei MAGISTAD (1945) und BERNSTEIN und HAYWARD (1958). KRETSCHMER et. al. (1953) fanden dagegen weniger Gesamtstickstoff bei höheren NaCl- oder $CaCl_2$-Konzentrationen bei 6 - 11 Versuchspflanzen unter Cl-Einfluß. Dennoch scheint es so zu sein, daß das beobachtete Verhalten im Stickstoffhaushalt eine allgemeine Reaktion der Pflanzen auf erhöhte Salzkonzentrationen ist und nicht nur bei Halophyten auftritt, wenn es auch bei diesen besonders deutlich ist.

Die Erklärung dieser Beobachtung ist schwierig. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß WADLEIGH und AYERS (1945) bei Bohnen durch Wassermangel die gleiche Erhöhung des Nitrat- und Proteingehaltes erzielten wie unter Salzeinfluß. Das könnte nach MAGISTAD (1945) auf eine Bedeutung des osmotischen Wertes hinweisen. SCHMALFUSS (1950), der bei Kulturversuchen, in denen K_2SO_4 durch KCl ersetzt wurde, einen gewissen Anstieg des N-Gehaltes fand, vermutet, daß das Chlorid-Ion das Nitrat in dessen kolloidchemischen Funktionen gewissermaßen ersetzen kann, sodaß letzeres in stärkerem Maße für die Eiweißsynthese zur Verfügung steht. Diese Ansicht hat auch MENGEL (1961) übernommen.

Wir wollen jedoch zunächst nach der Herkunft des hohen N-Gehaltes fragen. Am naheliegendsten ist, an eine unter Salzeinfluß verstärkte N-Aufnahme durch die Wurzel zu denken. Im Falle unserer Versuche handelt es sich dann um eine erhöhte Nitrataufnahme, da Nitrat als einzige N-Quelle gegeben wurde. Unbekannt aber ist noch, auf welche Weise die Salzkonzentration die Nitrataufnahme beeinflußt. Es ist zunächst an eine direkte Beeinflussung der Nitrataufnahme zu denken. In diesem Zusammenhang sei auf eine Arbeit von SCHRATZ (1935) verwiesen, wonach der Transpirationsstrom durch Anwesenheit von NaCl produktiver wird, da mäßige Mengen von NaCl genau so wirkten, als wäre die Nährstoffmenge erhöht worden. Auch ARNOLD (1955) kommt unter Auswertung von Versuchen verschiedener Autoren zu der Ansicht, daß eine Anwesenheit von Chloriden im Substrat nicht nur eine verstärkte Chloridaufnahme, sondern allgemein eine erhöhte Mineralsalzresorption bewirkt. Vielleicht ist in diesem Zusammenhang auch die Feststellung von FERGUSON und HEDLIN (1963) interessant, daß bei Gerste durch geringe NaCl-Gaben eine Steigerung der Phosphat-Aufnahme beobachtet wurde. Andererseits zitieren STREET und SHEAT (1958) mehrere Arbeiten, nach denen hohe Chloridkonzentrationen die Nitrat-Aufnahme verringern. Es ließe sich denken, daß eine Stimulierung der Enzyme der Nitratreduktion, der Aminosäure-, bzw. Proteinsynthese bewirkt wird. Eine dadurch hervorgerufene Erhöhung des Konzentrationsgefälles zwischen dem

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Nitrat-Gehalt der Außenlösung und dem der Pflanze könnte dann vielleicht sekundär die stärkere Nitrat-Aufnahme verursachen. Die Erhöhung des Gesamt-N auf diesem Wege wäre auch dadurch zu erklären, daß sekundär verstärkt Nitrat aufgenommen wird. Gegen diese Annahme könnten aber die Ergbnisse unserer Nitrat-Analysen beim Queller sprechen. Die erhöhte Nitratmenge spricht nicht dafür, daß die verstärkte Nitratreduktion das Primäre ist.

In den Blättern der Salzaster war Nitrat nicht nachweisbar, doch wies schon SCHIMPER (1890) darauf hin, daß Nitrate im Mesophyll nur unter besonderen Vorausetzungen nachweisbar sind; die Pflanzen benötigen nitratreiches Substrat oder ungünstige Bedingungen der Nitrat-Reduktion. Nach MOTHES (1963) ist die N-Aufnahme bei einjährigen Pflanzen häufig auf die Jugendperiode beschränkt. Träfe dies auch für *Aster tripolium* zu, könnte die N-Anreicherung durch das wesentlich verringerte Wachstum der stärker salzbeeinflußten Pflanzen erklärt werden. Das Fehlen des Nitrats im Queller gegen Ende der Vegetationsperiode könnte dafür sprechen. Bei der Salzaster könnte die Nitrataufnahme dann in allen Konzentrationsstufen fast gleich sein, jedenfalls bei Bezug auf die z. Zt. der Aufnahme vorhandene Pflanzenmasse, nicht dagegen bei Bezug auf die später gebildete Pflanzenmasse. GAUCH und EATON (1942) erklärten einen relativ geringen Anstieg des Gesamt-N in chlorid- bzw. sulfatbehandelten Gerstenpflanzen gegenüber der Kontrolle durch Nitratspeicherung infolge verringerten Wachstums. Doch es ist fraglich, ob es allein unter dem Einfluß erhöhter Nitratmengen zu einer so stark geförderten Synthese organischer N-Verbindungen kommen kann, wie im Falle unserer Versuche, noch dazu bei gleichzeitigem Kohlenhydratmangel. Die Tatsache wäre besser zu verstehen bei der Annahme, daß die Salze in der Zelle außerdem eines oder mehrere Enzymsysteme des N-Stoffwechsels beeinflussen.

An dieser Stelle sei noch auf eine Arbeit von WADLEIGH und AYERS (1945) verwiesen. Die Autoren fanden in *Phaseolus* bei NaCl-Gaben eine Erhöhung von Nitrat- und Protein-N. Bei der Diskussion über die Diskrepanz zwischen vermindertem Wachstum und erhöhtem N-Gehalt äußerten sie die Vermutung, daß die Ursache eine veränderte Qualität der Proteine sei. Sie dachten an eine durch den Salzgehalt verminderte Hydratation der Eiweiße.

Aus dem bisher Gesagten könnte man schlußfolgern, daß die starke Anhäufung von Aminosäuren und Amiden nicht auf eine verstärkte Eiweißhydrolyse zurückzuführen ist, sondern auf eine aus einem der oben diskutierten Gründen geförderte Synthese, da gleichzeitig auch Protein- und Gesamt-N erhöht sind. Selbst in den Fällen, wo der Protein-Stickstoff in den höchsten Konzentrations-Stufen wieder abnahm, liegt er noch weit höher als in den Konzentrationsstufen, die optimales Wachstum ermöglichen. Der synthetischen Herkunft dieser löslichen N-Verbindungen widerspricht jedoch die neuere, durch zahlreiche Isotopenversuche gestützte Ansicht, daß die freien Aminosäuren nicht die unmittelbaren Vorstufen der Protein-Synthese sind, sondern daß frühe Produkte der CO2-Assimilation viel leichter als C-Quelle für die Eiweiße genutzt werden können (vgl. STEWARD und BIDWELL 1962).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die in der Zelle gespeicherten freien Aminosäuren sollen größtenteils aus dem Eiweißabbau stammen. Daher besteht auch keine einfache Massenrelation zwischen dem Grad der Proteinsynthese und der Größe des Gesamt-"pools" freier Aminosäuren. SMITH et al. (1961) unterschieden einen größeren "inaktiven pool" und einen kleineren "aktiven pool", die in der Zelle räumlich getrennt sind und von denen nur der letztere für den Grad der Proteinsynthese bedeutsam sei. Dagegen gibt es einige Aminosäuren, die direkt im Protein eingebaut werden können, z. B. das Prolin (STEWARD und BIDWELL 1962). Wir müssen also annehmen, daß der größte Teil der gespeicherten Aminosäuren und Amide aus dem Eiweißabbau stammt. Die Proteolyse nimmt also mit steigender NaCl-Konzentration zu. Bereits PETRIE (1943) zeigte, daß mit abnehmender Hydratur die Proteolyse zunimmt. In noch stärkerem Maße aber muß durch die erhöhte Salzkonzentration die Eiweißsynthese gefördert werden, da trotz verstärkter Hydrolyse der Protein-N zunimmt.

Die Aminosäureanhäufung ist besonders bei *Aster tripolium* sehr ausgeprägt. Während die meisten Aminosäuren größenordnungsmäßig in gleichem Maße zunehmen, fallen einige durch besonders starke Mengenzunahmen auf. Das gilt für das Asparagin in den Wurzeln von *Aster tripolium*, in wohl stärkerem Maße aber für das Prolin in Blättern und Wurzeln von der Salzaster und auch in den Sprossen des Quellers. Die Rolle des Asparagins im pflanzlichen Stoffwechsel als NH3-Entgiftungssubstanz ist seit langem bekannt. In jüngster Zeit hatte sich die Auffassung durchgesetzt, daß nicht nur die Halbamide Glutamin und Asparagin, sondern zahlreiche weitere Amino- und Imino-Verbindungen diese Funktion ausüben können, wobei oft eine Bindung an bestimmte Pflanzengruppen deutlich wird (vgl. STEWARD et.al. 1955, REUTER 1957/58, MOTHES 1958). Da in diesen Substanzen, entsprechend der strengen N-Ökonomie der Pflanze, im Unterschied zum tierischen Stoffwechsel der Stickstoff nicht irreversibel festgelegt wird, sondern in den Stoffwechsel wieder einbezogen werden kann, werden solche Substanzen nach MOTHES (l.c.) als Ammoniak-Entgiftungs- und Aminogruppen-Vorratssubstanzen bezeichnet. Nach REUTER (1957/58) und MOTHES (1957) kann das Prolin diese Funktion in holzigen Fabaceaen erfüllen. In Wurzeln und Blättern von *Aster tripolium* tritt von der NaCl-freien zu den NaCl-reichen Konzentrastionsstufen mehr als eine Verhundertfachung des Prolingehaltes ein. Sicher kann die Differenz zwischen den Extremen noch größer sein. Die Trockensubstanz kann dann trotz des hohen Ascheanteils zu fast 1% aus Prolin bestehen. Besonders auffällig ist der Unterschied zwischen der 2. und 3. Konzentrationsstufe; bei den Wurzeln erfolgt allein hier eine 50fache Zunahme des Prolins. Bei den Proben geringerer Salzkonzentration ist die Prolinmenge nur wenig unterschiedlich. Beim Queller ist, zumindest im Konzentrationsbereich bis 4,8 % NaCl, die Prolinanreicherung nicht ganz so stark. Von der 3. zur 5. Konzentrationsstufe erfolgt aber immerhin eine 20-fache Zunahme. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß das Prolin auch unter den Bedingungen starker Salzeinwirkung als Ammoniak-Entgiftungs- und Aminogruppen-Vorratssubstanz im Sinne der Defination von MOTHES wirksam wird.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Im Unterschied zu *Aster tripolium* zeigte die Prolinmenge im Queller ein Minimum bei mittlerer NaCl-Konzentration und zwar in der Stufe der optimalen Entwicklung der Pflanze bei 2,4 % NaCl. Auch zu den niedrigeren Konzentrationen hin erfolgte eine Zunahme der Prolinmenge; doch war die Zunahme wesentlich schwächer als zu den höheren Konzentrationen hin und nicht stärker als die der übrigen Aminosäuren. Das Prolin nimmt hier also keine Sonderstellung ein. Interessant ist aber, daß die Menge freier Aminosäuren beim Entwicklungsoptimum im Minimum ist und auch bei überoptimalen NaCl-Gaben vermehrt ist. Ob hier auch stets eine Erhöhung des Protein-N und Gesamt-N eintritt, kann aus den wenigen Analysen beim Queller nicht mit ausreichender Sicherheit geschlossen werden. Theoretisch müßte dieses nicht angenommen werden, denn offensichtlich verlaufen die Stoffwechselvorgänge beim Queller bei einer gewissen höheren NaCl-Konzentration optimal, worauf auch das geförderte Wachstum in diesem Konzentrationsbereich hindeutet. Geringe NaCl-Konzentrationen fördern offensichtlich ebenso wie zu hohe die proteolytischen Vorgänge. Das könnte sogar eine der Ursachen des verminderten Wachstums sein. Mit diesen Ergebnissen beim Queller steht auch die Feststellung bei der Salzaster im Einklang, daß bei den Pflanzen der beiden ersten Konzentrationsstufen, die sich im Wuchs kaum unterscheiden, die Mengen an Prolin und Glutaminsäure sich kaum verändern. Erst mit der Wachstumshemmung in der 3. Konzentrationsstufe erfolgte ein sprunghafter Anstieg der freien Aminosäuren. Es ist nicht ausgeschlossen, daß bei einer feineren Konzentrationsabstufung in diesem Bereich, die das Wachstumsoptimum der Salzaster zum Ausdruck gebracht hätte, auch hier ein Minimum der Menge freier Aminosäuren festgestellt worden wäre; Prolin ist ein feiner Indikator für überoptimale Salzkonzentrationen.

An dieser Stelle wäre wichtig gewesen, zu untersuchen, was über die Rolle des Prolins im Stoffwechsel bekannt ist. Die Biosynthese führt über Glutaminsäure, Glutamin-γ-Semialdehyd und Δ^1-Pyrrolin-5-Karbonsäure (TATUM 1946, VOGEL und DAVIS 1952). Nach FLASCHENTRÄGER und LEHNARTZ (1951) kommt Prolin in wechselnder Menge in ziemlich allen Eiweißstoffen, besonders reichlich in den pflanzlichen Prolaminen (S.701 ff.) vor. Auch als freie Iminosäure wird Prolin oft gefunden, nur selten jedoch in größerer Menge. Das geht auch aus der umfangreichen papierchromatographischen Literatur hervor, worin nur selten über größere Prolinmengen berichtet wird. VIRTANEN (1955) fand größere Mengen von freiem Prolin im Pollen windblütiger Gehölze. Im Blütenstaub waren auch andere Piperidin- und Pyrrolidincarbonsäuren wie Oxyprolin und Pipecolsäure vorhanden, während sie in den übrigen Pflanzenteilen fehlten. Auch andere Autoren berichten übereinstimmend, daß Prolin die häufigste freie Aminosäure in Pollen ist, so bei *Pinus*, verschiedenen Poaceae, Solanaceae und bei *Malus* (vgl. TUPY 1963). Von Interesse könnte in diesem Zusammenhang sein, daß der Prolingehalt mit der Fertilität der Pollen abnahm. Das fanden z.B. FUKASAWA (1957) bei Mais und bei Hybriden von *Triticum x Aegilops*, wo die Prolinabnahme mit einer Asparaginzunahme verbunden war; TUPY (l.c.) fand dasselbe bei *Malus*, wo die Prolinabnahme mit einer Histidinzunahme parallel

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ging.

Bei *Malus* betrug der Prolingehalt des Pollens bis 2,2 % vom Frischgewicht. BRITIKOV und MUSATOVA (1964) fanden die Prolinanreicherung bei zweihundert verschiedenen Pflanzenarten aus vierundsechzig Familien; bei vielen Arten betrug der Gehalt über 1,5 % vom Frischgewicht. Hohe Prolinmengen im Pollen wiesen bereits AUCLAIR und JAMISON (1948) in von Bienen gesammelten Pollen von *Taraxacum* und *Salix* sowie BATHURST (1954) bei verschiedenen Gräsern nach. Es wurde bisher keine Ausnahme von der Prolinanreicherung im Pollen gefunden. Nach einer mündl. Mitt. von TELTSCHEROVA (Praha) wurde Prolin auch mehrfach in größerer Menge unter Frosteinfluß nachgewiesen.

KEMBLE und MACPHERSON (1954) berichten über Prolinanreicherung in welkendem *Lolium perenne*, die viel stärker war als dem Prolinanteil der hydrolysierten Eiweißmenge entsprach. Es fand also eine Umwandlung der hydrolytisch freigesetzten Aminosäuren statt, wobei die Aminogruppen vor allem in Amiden festgelegt wurden. In einem Parallelversuch, in welchem das abgeschnittene Gras an der Wasserabgabe gehindert wurde, fand keine Prolinanreicherung statt. Damit war der Zusammenhang mit dem Wasserentzug erwiesen. ROUTLEY (1966) berichtet über eine Prolinakkumulation in gewelkten Kleeblättern. Interessant ist ein Vergleich mit den Ergebnissen von VIRTANEN (1955) über den Blütenstaub, wo eine Anhäufung des Prolins (nach VIRTANEN l.c.) mit BRITIKOV und MUSATOWA (1964) im Zusammenhang mit einer Prolinanreicherung im Pollen und in welkenden Pflanzenteilen bezweifelt wird. Im Falle des Pollens vermuten sie eine Beteiligung des Prolins an grundlegenden Reaktionen, welche mit dem Pollenschlauch-Wachstum und vielleicht auch mit den ersten Stadien der Embryogenese verbunden sind. Im Falle der welkenden Pflanzenteile soll die Prolinakkumulation dagegen eine rein passive Folge der Dehydratation sein. BRITIKOV und MUSATOVA (l.c.) verweisen auf Pollen mit niedrigem Wassergehalt, die geringere Prolinmengen besitzen als andere Pollen mit höherem Wassergehalt. Außerdem führen sie die Samenreifung als einen Vorgang an, bei dem die Abnahme des Wassergehaltes nicht mit einer Prolinanreicherung verbunden ist.

Wenn auch die Stoffwechselvorgänge beim Welken und der Mikrosporogenese zweifellos unterschiedlich sein werden, braucht man nicht auszuschließen, daß der Prolinanreicherung in den genannten Fällen doch ähnliche Bedingungen zugrundeliegen. Bei Betrachtung der verschiedenen Verwandtschaftsbereiche, in welchen die Prolinanreicherung beobachtet wurde, z.B Pollen gymnospermer und angiospermer Pflanzen aus verschiedenen Familien, *Lolium*, *Salicornia*, *Aster tripolium*, gewinnt man den Eindruck, daß dieser durch herabgesetzte Hydratur bzw. höhere Ionenkonzentrationen bedingten Prolinspeicherung im Unterschied zu der bei den Fabaceae beobachteten allgemeine Bedeutung für die Spermatophyta zukommt. Wenn auch anzunehmen ist, daß die Prolinsynthese auch in diesen Fällen über die Glutaminsäure verläuft, so handelt es sich doch nicht um eine einfache Umwandlung der Glutaminsäure, da deren Menge gleichzeitig ansteigt. Darauf weisen auch KEMBLE

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

und MACPHERSON (1954) im Zusammenhang mit ihren Versuchen hin. Möglicherweise werden die enzymatischen Reduktionsschritte bei der Prolinsynthese unter dem Einfluß höherer Ionen-Konzentrationen bzw. verminderter Hydratur gefördert. Auch MARIE GOAS (1965, 1966, 1967) fand in *Sueda macrocarpe* und *Aster tripolium* Prolin als vorherrschende Aminosäure. GOAS erwähnt auch, daß auf salzreicheren Böden die Menge freier Aminosäuren größer ist als auf salzärmeren; so enthielten in den Botanischen Garten versetzte Pflanzen von *Aster tripolium* viel weniger freie Aminosäuren. Im Unterschied zu unseren Ergebnissen soll aber auf salzreichen Böden das Überwiegen des Prolins geringer gewesen sein im Verhältnis zur Glutaminsäure. GOAS fand außerdem bei *Sueda* ein allmähliches Verschwinden der freien Aminosäuren mit zunehmender Entwicklungsdauer, wobei Prolin, Alanin und γ-Aminobuttersäure eine Ausnahme bildeten. Auch TREICHEL (1975, 1979) fand bei *Aster tripolium* und *Mesembryanthemum nodiflorum* nach erhöhtem Salzstreß auch einen höheren Prolin-Gehalt. STEWART und LEE (1974) beschreiben ebenfalls die Prolin-Anreicherung bei Halophyten.

HUBER und SCHMIDT (1978) berichten für *Pennisetum typhoides* über die Wirkung einiger Salze und gewisse organische Verbindungen auf den Stoffwechsel von Prolin und anderer freier Aminosäuren; HUBER und EDER (1982) beobachteten, daß in Blättern und Sproßachsen der Erbse und bei *Euphorbia trigona* sowohl Prolin als auch Glycinbetain bei Wassermangel merklich angereichert wird. Über Prolin-Anreicherung und Anpassung an Dürre berichten AHMAD et.al. (1979) bei Gerstenkeimlingen; sie fanden, daß Prolin, Glycinbetain und gewisse anorganische Substanzen ihren Spiegel merklich erhöhen. Ebenso erklären RAJAGOPAL und MADSON (1981), daß in eingerollten Gerstenblättern unter Wassermangel ein höherer Prolinwert vorliegt. Nach BAR-NUN und POLJAKOFF-MAYBER (1977) ist in den Wurzeln von *Tamarix tetragona* und der Erbse bei Salzstreß der Prolingehalt wesentlich erhöht. STEWART und BOGGESS (1977a) beschrieben die Überführung von Arginin, Ornithin und Glutamat in Prolin in welkenden Bohnenblättern; diese Forscher erläutern auch die Hemmung der Prolin-Oxydation durch Wassermangel (STEWART et.al. 1977b). BOGGESS et.al. (1976a) erläutern die Hemmung der Prolin-Biosynthese in Beziehung zur Prolin-Anreicherung unter Streßbedingungen; die gleichen Forscher beschrieben auch die Prolinsynthese aus radioaktiven Vorläufern unter Wasserstreß (BOGGESS et.al. 1976b). GÖRING et.al. (1978) und GÖRING und HUY THIEN (1978, 1979) beschrieben die Abhängigkeit der Prolinanreicherung in Sprossen und Wurzeln von Mais-Keimlingen in deren Beziehung zu den osmotischen Verhältnissen, dem Grad des Wassermangels und den Ernährungsbedingungen. SINGH et.al. (1972) betrachten die Prolinanreicherung in *Hordeum* als Maß für die Trockenresistenz der Sorten. HANSON und EVERSON (1977) zeigen ebenfalls, daß in verschiedenen Gerstensorten eine Prolinanreicherung ein gutes Maß für die Züchtung auf Trockenresistenz ist. Gleichfalls bei Gerstenblättern unter Wasserstreß wird die Betain-Assimilation gefördert (HANSON und NELSEN 1978). Eine Prolin-Anreicherung in einer Gersten-Mutante, die resistent gegen Trans-4-hydroxy-L-Prolin ist, haben KUEH und BRIGHT (1981) nachgewiesen. SCHOBERT und ZSCHESCHE (1978) be-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

richten über ungewöhnliche Löslichkeitseigenschaften von Prolin und seine Wechselwirkung mit Proteinen. Bei der Roten Bete (*Beta vulgaris*) haben LEIGH et.al. (1981) in isolierten Vakuolen Prolin und Glycinbetain nachgewiesen. Schließlich beschrieb HAGLUND (1980) eine Prolin-Valin-Verbindung, die während eines Dürrestresses der Pflanzen Heuschrecken stimulieren sollen. Von einer Erhöhung des Prolin-Gehaltes nach Salzstreß berichten LIU und HELLEBUST (1967 a-c) und SCHOBERT (1974, 1977, 1979) bei *Cyclotella cryptica, Phaeodactylon tricornutum* und anderen Diatomeen.

AUSTENFELD (1974) verfolgte den Einfluß von NaCl-Konzentrationen auf die Aktivität der Nitratreduktase bei *Salicornia*. HUBER (1982) konnte zeigen, daß bei *Lemna minor* mit steigendem NaCl-Gehalt im Medium die Aktivität der Glutamat-Dehydrogenase ansteigt, diejenige der Glutamat-Synthase jedoch deutlich abnimmt; auch BILLARD und BOUCAUD (1980) wiesen nach, daß bei Bohnenpflanzen und bei *Sueda maritima* bei stärkerer Einwirkung von NaCl die Aktivität der Glutamat- Synthetase ebenfalls verringert wird. Nach SENKPIEL et.al. (1974) wird bei *Euglena viridis* aus Proliniminopeptidase L-Prolin und L-Hydroxyprolin abgespalten. Nach TREICHEL (1979) hat in den Blättern von *Mesembryanthemum nodiflorum* die Pyrrolin-5-carboxylat-Reduktase bei 200 mM NaCl ihren höchsten Wert.

Die "compatible osmotic solutes"-Theorie besagt, daß lösliche N-Verbindungen wie Pipecolin-Säure, einige quarternäre Ammoniumverbindungen und vor allem Prolin (GOAS et al. 1870, STEWART und LEE 1974, TREICHEL 1975, STOREY und WYN JONES 1975, 1977) hauptsächlich im Protoplasma lokalisiert sind und für den osmotischen Ausgleich zwischen dem Cytoplasma und dem Vakuom sorgen (FLOWERS et al. 1977, POPP und ALBERT 1981, ALBERT 1982). Welche dieser Substanzen gespeichert werden und in welchem Ausmaß hängt von der systematischen Stellung des jeweiligen Halophyten ab (STOREY et al. 1977, STOREY und WYN JONES 1979, CAVALIERI und HUANG 1979).

Zusammenfassend kann man vielleicht folgende Hypothese formulieren: Kommt es in der Pflanze zu einer Anreicherung löslicher N-Verbindungen bei gleichzeitig höherer Ionen-Konzentration bzw. verminderter Hydratur, tritt vorwiegend Prolin als Ammoniak-Entgiftungs- und Aminogruppen-Vorratssubstanz in Erscheinung. Das wird auch dadurch gestützt, daß die verstärkte Proteolyse bei den Quellerpflanzen niedriger NaCl-Konzentrationsstufen, die bei geringerer Ionenkonzentration bzw. erhöhter Hydratur auftrat, zu keiner Prolinanreicherung führte. Die Prolinzunahme dürfte hier etwa dem Prolingehalt des Proteins entsprechen.

Die auffällige Tatsache, daß unter Salzeinfluß so bedeutende Mengen an Kohlenstoffgerüsten in organischen N-Verbindungen festgelegt werden, könnte zu der Annahme verleiten, daß hierbei ein Zusammenhang mit der plasmatischen Salzresistenz besteht, indem solche Arten, die befähigt sind, in dieser Weise auf hohe Salzkonzentrationen zu reagieren, auch höheren Salzkonzentrationen gewachsen sind. Über die Natur der plasmatischen Salzresistenz läßt sich noch kaum etwas aussagen. Einige Angaben in

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

älterer Literatur weisen jedoch ebenfalls auf eine Bedeutung der N-Verbindungen für die Salzresistenz hin. MOTHES (1932) untersuchte bei Studien über die Xeromorphosen den Einfluß erhöhter Nährsalzkonzentration auf verschiedene Pflanzen, vor allem auf *Nicotiana rustica*. Dabei stellte er fest, daß Stickstoffmangel die beobachteten Erscheinungen, wie stärkere Sukkulenz, mit Vermehrung der Palisaden- und Schwammparenchymzellen, Verringerung des Interzellularraumes usw. verstärkt. Nach MOTHES (l.c.) gedeihen salzempfindliche Pflanzen auf Salz umso besser, je stärker die Stickstoffgabe ist. Er weist darauf hin, daß eiweißreichere Blätter über größere Transpirationswiderstände verfügen. Wie weit hier wirklich ein Zusammenhang zwischen Salzresistenz, Proteingehalt und Wasserhaushalt besteht, bliebe noch zu klären.

MAGISTAD (1945) stellt bei der Diskussion der Beziehungen der Pflanzen auf Salzböden unter Auswertung der Arbeiten mehrerer Autoren fest, daß normales Wachstum und Sukkulenz an Gewebe gebunden sind, die auf einen hohen Kolloid- und Feuchtigkeitsgehalt und reichlich Stickstoff verfügen. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß SUTCLIFFE (1960) einen Zusammenhang von Proteinsynthese und Ionen-Aufnahme für wahrscheinlich hält. Chloramphenicol als spezifischer Inhibitor der Proteinsynthese führte bei bestimmten Konzentrationen zu einer fast völligen Hemmung der Na- und Cl-Aufnahme aus einer NaCl-Lösung, während die Atmung unbeeinflußt blieb. Die Bindung großer C-Mengen in organische N-Verbindungen ist auch als eine der Ursachen des C-Mangels und der Wachstumshemmung bei höheren NaCl-Konzentrationen anzusehen.

Literatur

AHMAD, N., WYN JONES, R.G., 1979: Glycinebetaine, proline, and inorganic ion levels in barley seedlings. Plant Ser. Letters 15, 231-237.

ALBERT, R., 1982: Halophyten. In: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel, hrsg. von H. KINZEL, 32-204 (Eugen Ulmer) Stuttgart.

ARNOLD, J.L., 1955: Die Bedeutung der Chlorionen für die Pflanze. Botanische Studien 2, (VEB G. Fischer).

AUCLAIR, J.L., JAMISON, C.A., 1948: A quantitative analysis of amino acides in Pollen collected by bees. Science 108, 357-358.

AUSTENFELD, F.K., 1974: Der Einfluß von NaCl und anderen Alkalisalzen auf die Nitratreduktase-Aktivität von *Salicornia europaea* L. Z.f.Planzenphys. 71, 288-296.

BAR-NUN, N., POLJAKOFF-MAYBER, A., 1977: Salinity stress and the content of Proline in roots of *Pisum sativum* and *Tamarix* tetragona. Ann.Bot. 41, 173-179.

BATES, L.S., WALDEN, R.P., TEARE, I.D., 1973: Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil 39, 205- 207.

BATHURST, N.O., 1954: The amino-acids of grass-pollen. J.exp.Bot. 5, 253-256.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

BERNSTEIN, L., HAYWARD, H.E., 1958: Physiology of salt tolerance. Ann.Rev.Plant Physiol. 9, 25-46.

BILLARD, J.P., BOUCAUD, J., 1980: Effect of NaCl on the activities of glutamate synthetase from a halophyte *Sueda maritima* and from a glycophyte *Phaseolus vulgaris*. Phytochemistry 19, 1939-1942.

BOGGESS, S.F.D., ASPINALL, D., PALEG, L.G., 1976a: Stress metabolism. 9. The significance of endproduct inhibition of proline biosynthesis and conpartmentation in relation to stress- induced proline accumulation. Austral.J.Plant Physiol. 3, 513-526.

-"- , STEWART, C.R., ASPINALL, D., PALEG, L.G., 1976b: Effect of water stress on proline synthesis from radioactive precursors. Plant Physiol. 58, 398-401.

BRITIKO, K.A., MUSATOVA, N.A., 1964: Accumulation of free proline in pollen (Russisch mit engl. Zusf.). Fiziol.Rast. 11, 464-472.

CAVALIERI, A.J., HUANG, A.H.C., 1979: Evaluation of proline accumulation the adaption of diverse species of marsh halophytes to the saline environment. Amer. J. Bot. 66, 307-312.

DANIELOVA, N.S., 1963: Determination of nitrates in plant material (Russisch mit engl. Zusf.). Fiziol.Rast. 10, 497-498.

DAVIDEK, J., KLEIN, S., ZACKOVA, A., 1963: Colorimetrische Bestimmung von Nitrat und Nitrit in biologischem Material. Z.Lebensmittel-Untersuch. 119, 342-364.

ENGEL H., 1929: Beiträge zur Kenntnis des N-Umsatzes grüner Pflanzen. Planta (Berlin) 7, 133-164.

FERGUSON, W.S., HEDLIN, R.A., 1963: Effect of soluble salts on plant response to uptake and absorption of phosphorus. Canad.J.Soil Sci. 43, 210-218.

FLASCHENTRÄGER, B., LEHNARZT, E. (Hrsg.), 1951: Physiologische Chemie, Bd. 1, (J. Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.

FLOWERS, T.J., TROKE, P.F., YEO, A.R., 1977: The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant Physiol. 28, 89-121.

FUKASAWA, H., 1959: Nucleus substitution and restoration by means of successive backcrosses in weath and its related genus *Aegilops*. Japan.J.Bot. 17, 55-91.

GAUCH, H.G., EATON, F.M., 1942: Effect of saline substrate on hourly levels of carbohydrates and in organic constitutions of barley plants. Plant Physiol. 17, 347-365.

GOAS, MARIE, 1965: Contribution à l'étude du metabolisme azoté de halophytes. 1. Acides aminés et amides libres des jeunes plantes de *Suaeda macrocarpa* MOQ., récoltées dans leur station naturelle. C.r.Acad.Sci. (Paris), Sér.D 261, 27242726.

- " - , 1966: 2. Acides aminés et amides libres d'*Aster tripolium* L. C.r.Acad.Sci. (Paris), Sér.D 263, 260-263.

- " - , 1967: 3. Acides aminés et amides libres d'*Aster tripolium* L. en agriculture. C.r.Acad.Sci. (Paris), Sér.D 256, 1049-1052.

- " - , LARHER, F., GOAS, G., 1970: Mise en évidence des acides pipecolique: 5-hydroxy-pipecolique dans certains halophytes. C.R. Acad. Sci. Paris 27, 1368.

GÖRING, H., DREIER, W., HEINKE, F., 1978: Zytoplasmatische

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Osmoregulation durch Prolin bei Wurzeln von *Zea mays* L. Biol.Rundsch. 15, 377-380.
- " - , HUY THIEN, B., 1978: Die Abhängigkeit der Prolinakkumulation vom Grad des Wasserstresses bei Wurzeln und Sprossen von Maiskeimpflanzen. Bioch.Physiol.Pflanzen 172, 311-314.
- " - , - " - ,1979: Influence of nutrient deficiency on proline accumulation in the cytoplasm of *Zea mays* L. seedlings. Bioch. Physiol.Planzen 174, 9-16.
HAGLUND, B.M., 1980: Proline valine-cues which stimulate grasshopper herbivory during drought stress? Nature (London) 288, 697-698.
HAIS, J.M., MAZEK, K., 1958: Handbuch der Papierchromatographie, Bd. 1, (VEB G. Fischer) Jena.
HANSON, A.D., NELSEN, C.E., 1978: Betaine assimilation and (14C) formate metabolism in water-stressed barley leaves. Plant Physiol. 62, 305-312.
- " - , - " - , EVERSON, E.H., 1977: Evaluation of free proline accumulation as an index of drought resistence using two contrasting barley cultivars. Crop Sci. 17, 720-726.
- " - , - " - , PEDERSEN, A.R., EVERSON, E.H., 1979: Capacity for proline accumulation during water stress in barley and its implication for breeding for drought resistance. Crop Sci. 19, 489-493.
HUBER, W., 1982: Über die Wirkung eines Salzstresses auf die stickstoffassimilation von *Lemna minor*. Bioch.physiol.Pflanzen 177, 259-265.
- " - , EDER, A., 1982: Prolin- und Glycinbetain-Anhäufung in den Blättern und Sproßachsen von *Euphorbia trigona* und deren Bedeutung bei mangelnder Wasserversorgung. Bioch. Physiol. Pflanzen 177, 184-191.
- " - , SCHMIDT, F., 1978: Zur Wirkung verschieder Salze und von Polyäthylenglycol auf den Prolin- und Aminosäurestoffwechsel von *Pennisetum typhoides*. Z.Pflanzenphysiol. 89, 251-258.
KEMBLE, A.R., MACPHERSON, H.T., 1954: Liberation of amino acids in perennial rye grass during wilting. Biochem.J. 58, 46-49.
KESER, M., 1955: Papierchromatographische Untersuchungen über das Auftreten freier und gebundener Aminosäuren in höheren Pflanzen. Planta (Berlin) 45, 273-288.
KRETSCHMER, A.E., TOTH, S.J., BEAR, F.E., 1953: Effect of chloride versus sulfate ions on nutrient-ion absorption by plants. Soil Sci. 76, 193-199.
KUEH, J.S.H., BRIGHT, S.W.J., 1981: Proline accumulation in a barley mutant resistant to trans-4-hydroxy-L-proline. Planta (Berlin) 153, 166-171.
LEIGH, R.A., AHMAD, N., WYN JONES, R.G., 1981: Assessment of glycinebetaine and proline compartmentation by analysis of isolated beet vacuoles. Planta (Berlin) 135, 34-41.
LINKENS, H.F., 1959: Papierchromatographie in der Botanik. 2. Aufl., (J.Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.
LIU, M.S., HELLEBUST, J.A., 1976a: Effects of salinity changes on growth and metabolism of the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. Canad.J.Bot. 54, 930-937.
- " - , - " - , 1976b: Effects of salinity and osmolarity of the medium on amino acid metabolism in *Cyclotella cryptica*.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Canad. J.Bot. 54, 938-948.
- " - , - " - , 1976c: Regulation of proline metabolism in the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. Canad.J.Bot. 54, 949- 959.
MAGISTAD, O.C., 1954: Plant growth relation on saline and alkali soil. Bot.Rev. 11, 181-230.
MENGEL, K., 1961: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze. (VEB G. Fischer) Jena.
MOTHES, K., 1926: Die Bedeutung der Säureamide für den N-Stoffwechsel der höheren Pflanze. Planta (Berlin) 1, 317-320.
- " - , 1932: Ernährung, Struktur und Transpiration. Ein Beitrag zur kausalen Analyse der Xeromorphosen. Biol.Zbl. 52, 193-223.
- " - , 1957: Ammoniak-Entgiftung und Aminogruppenvorrat. Kulturpflanze (Berlin), Beih. 1, 103-115.
- " - , 1958: Ammoniak-Entgiftung und Aminogruppenvorrat. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, hrsg. von W. RUHLAND, 8, 716- 762 (J.Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.
- " - , 1963: Regulation bei der Eiweßsynthese in der höheren Pflanze. Mitteilungsblatt Ges.exp. Medizin DDR (Berlin) 1, 5-12.
PETRI, A.H.K., 1943: Protein synthesis in plants. Biol.Rev. 18, 105-118.
PFEILSTICKER, K., 1932: Die colorimetrische Nitratbestimmung mit Diphenylamin oder Diphenylbenzidin. Z.anal.Chemie 89, 1-8.
PFENNIG, W., 1954: Günstige Lösungsmittelkombination für zweidimensionale Papierchromatographie von Aminosäuren. Naturwissenschaften 41, 52-63.
POPP, MARIANNE; ALBERT, R., 1980: Freie Aminosäuren und Stickstoffgehalt in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes. Flora (Jena) 176, 229-239.
- " -, - " -, 1981: Jahreszeitliche und altersbedingte Variationen im Stickstoffhaushalt von Halophyten. Ber. dtsch. bot Ges. 94, 171-180.
RAJAGOPAL, R., MADSEN, A., 1981: Barley leaf unrolling. The proline connection. Physiol.Plant. 51, 7-12.
RAUEN, H.M., 1956: Biochemisches Taschenbuch, 1. Aufl., (J.Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.
REUTER, G., 1957/58: Hauptformen des löslichen Stickstoffs in vegetativen pflanzlichen Speicherorganen und ihre systematische Bewertbarkeit. Flora (Jena) 145, 326-338.
RIEHM, H., 1930a: Systematische Untersuchungen von Diphenylamin-Schwefelsäure mit Nitraten in Gegenwart von Chloriden unter besonderer Berücksichtigung ihrer Anwendung zur Bestimmung der Nitrate im Ackerboden. Z.anal.Chemie 81, 353-377.
- " - , 1930b: Systematische Untersuchungen der Reaktion des Diphenylbenzidins in schwefelsaurer Lösung mit Nitraten in Gegenwart von Chloriden. Vergleich mit der Diphenylaminreaktion. Z.anal.Chemie 81, 439-447.
ROUTLEY, D.G., 1966: Proline accumulation in ladino clover leaves. Crop Sci. 6, 358-361.
SCHIMPER, A.W.F., 1890: Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Planze. Flora (Jena) 73, 201-228.
SCHMALFUSS, K., 1950: Zur Bedeutung des Chlors als Planzennährstoff. Z.Pflanzenernähr. Düng. Bodenk. 49, 218-228.
SCHNEIDER, K., 1935: Beeinflussung von Stickstoffwechsel und

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stengelanatomie durch Ernährung. Z.Bot. 29, 543-569.
SCHOBERT, B., 1974: The influence of water stress in the metabolism of diatoms I. Z.Pflanzenphysiol. 74, 106-120.
- " - , 1977: The anomalous colligative properties of proline. Naturwissenschaftten 64, 386.
- " - , 1979: Die Akkumulation von Prolin in *Phaeodactylon tricornutum* und die Funktion des "compatible solutes" in Pflanzenzellen unter Wasserstreß. Ber.dtsch.bot.Ges. 92, 23-30.
- " - , TSCHESCHE, H., 1978: Unusual solution properties of proline and its interaction with proteins. Biochim. biophys. Acta (Amsterdam) 541, 270-277.
SCHRATZ, E., 1934: Beiträge zur Biologie der Halophyten. 2. Untersuchungen über den Wasserhaushalt. Jb.wiss.Bot. (Leipzig) 81, 59-93.
SENKPIEL, K., RICHTER, I., BARTH, A., 1974: Beschreibung einer Proliniminopeptidase aus *Euglena gracilis*. Biochem. Physiol. Pflanzen 166, 7-21.
SINGH, T.N., ASPINALL, D., PALEG, L.G., 1972: Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: A potential measure of drought resistance. Nature new Biol. 236, 188- 190.
SMITH, D.C., BASSHAM, J.A., KIRK, MARTHA, 1961: Dynamics of the photosynthesis of carbon compounds. 2. Amino acid synthesis. Biochim. biophys. Acta (Amsterdam) 48, 299-313.
STEWARD, F.C., BIDWELL, R.G.S., 1962: The free nitrogen compounds in relation to metabolism, growth and development. In: Amino pools, distribution, formation and function of free amino acids, 667-693, Amsterdam-London-New York.
- " - , ZACHARIAS, R.M., POLLARD, J.K., 1955: Nitrogen geneous compounds. Recent knowledge derived from paper partition chromatography. Ann. Akad Sci. fenn., Ser. A II, 60, 231-336.
STEWART, C.R., BOGGESS, S.F., 1977a: The effects of wilting on the conversion of arginine, ornithine, and glutamate to proline in bean leaves. Plant Sci. Letters 8, 147-153.
- " - , - " - , ASPINALL, D., PALEG, L.G., 1977b: Inhibition of proline oxidation by water stress. Plant Physiol. 59, 930-932.
STEWART, G.R., LEE, J.A., 1974: The role of proline accumulation in halophytes. Planta (Berlin) 120, 279-289.
STOREY, R., AHMAD, N., WYN JONES, R.G., 1977: Taxonomic and ecological aspects of the distribution of glycinbetaine and related compounds in plants. Oecologia 27, 319-332.
- " - , WYN JONES, R.G., 1975: Betaine and choline levels in plants and their relationship to NaCl stress. Plant Sci. Letters 4, 161-168.
- " -, - " -, 1977: Quarternary ammonium compounds in plants in relation to salt resistance. Phytochemistry 16, 447-453.
- " -, - " -, 1979: Responses of *Atriplex spongiosa* and *Suaeda monoica* to salinity. Plant Physiol. 63: 156-162.
STREET, H.E., SHEAT, D.E.G., 1958: The absorption and availability of nitrate and ammonia. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, hrsg. von W. RUHLAND, 8, 150-165 (J.Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.
SUTCLIFF, Y.F., 1960: New evidence for a relationship between ion absorption and protein turnover in plant cells. Nature 188,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

294- 297.
SYNGE, R.L.M., 1955: Peptides (bound amino acids) and free amino acids. In: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse, hrsg. von K. PAECH und V. TRACY, 4, 1-22 (J.Springer) Berlin-Göttingen Heidelberg.
TREICHEL, S., 1975: Der Einfluß von NaCl auf die Prolinkonzentrationen verschiedener Halophyten. Z. Planzenphysiol. 76, 56-86.
- " - , 1979: Der Einfluß von NaCl auf den Prolinstoffwechsel von Halophyten. Ber.dtsch.bot.Ges. 92 73-85.
TUPY, J.,1963: Free amino acids in apple pollen from the point of view of its fertility. Biol Plantarum (Praha) 5, 154-160.
TURBA, F., 1954: Chromatographische Methoden in der Proteinchemie. (J.Springer) Berlin-Göttingen-Heidelberg.
VIRTANEN, A.J., 1955: Neue Amino- und Ketosäuren in grünen Pflanzen und die Biosynthese der Aminosäuren. Angew. Chemie 67, 381-388.
VOGEL, H.J., DAVIS, B.D., 1952: Glutaminic-γ-semialdehyde and Δ¹-pyrroline-5-carboxylic acid, intermediates in the biosynthesis of proline. J.amer.chem.Soc. 74, 109-112.
WADLEIGH, C.H., AYERS, A.D., 1945: Growth and biochemical composition bean plants as conditioned by soil moisture tension and salt concentration. Plant Physiol. 20, 106-132.

Manuskript eingelangt: 1986 12 02

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Wolfgang R. MÜLLER-STOLL, Am Drachenberg 1, DDR-1570 Potsdam und Dr. Dietrich BENKERT, Egon-Schulz-Str. 9, DDR-1590 Potsdam-Babelsberg.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: 125

Autor(en)/Author(s): Müller-Stoll Wolfgang R., Benkert Dietrich

Artikel/Article: Beiträge zur Ökologie binnenländischer Halophyten 1. Das Schicksal der Stickstoff-Verbindungen 41-64