

Hormonale regulatie van de bladveroudering

H. VEEN

Centrum voor Plantenfysiologisch Onderzoek (CPO), Wageningen

Hormonale regulatie van de bladveroudering

H. VEEN

Centrum voor Plantenfysiologisch Onderzoek (CPO), Wageningen*

Hormonal regulation of leaf senescence

A survey is given of how leaves senesce and how growth regulators can interfere with the process of ageing. Attention has been paid to changes in biochemical pathways in attached and detached leaves. The practical use of growth regulators in delaying or promoting senescence is shortly discussed.

Zoals alle meercellige organismen zijn ook de hogere planten onderworpen aan veroudering, wat kan leiden tot een afsterven van het organisme. De levensduur van verschillende planten kan zeer uiteenlopen, terwijl ook de levensduur van organen aan één plant zeer verschillend kan zijn.

De eenmaal-bloeiende planten ('monocarpae') sterven af nadat ze in bloei zijn gekomen en vrucht hebben gezet. Men spreekt hier wel van een geprogrammeerde dood. De subtropische *Agave* is hiervan een zeer duidelijk voorbeeld. De doodsoorzaak van de overblijvende planten ('polycarpae') wordt vooral bepaald door externe factoren. De levensduur van een boom is in principe onbepaald, ware het niet dat een hoge ouderdom de boom kwetsbaar maakt voor ziekten, beschadigingen e.d. (de ouderdom van de *Sequoia gigantea* aan de westkust van de Verenigde Staten wordt op meer dan 3000 jaar geschat). Tijdens de ontwikkeling van planten behorende tot beide groepen treden echter wel veelvuldig verouderingen op van individuele organen, zoals van de bladeren.

Verscheidene typen van bladveroudering kunnen worden onderscheiden:

(a) Een opeenvolgende veroudering. Bij verschillende planten kan men waarnemen dat de eerst aangelegde bladeren ook het eerst verouderen. Indien de aanleg van nieuwe bladeren en de veroudering in de tijd parallel verlopen, bezitten deze planten steeds een constant aantal groene bladeren.

(b) Een gelijktijdige veroudering. Als gevolg van externe factoren (zoals korte daglengtes en/of lage temperaturen) kan massaal bladveroudering en daarop volgend bladval optreden. Bij onze loofbomen is dit een jaarlijks terugkerend indrukwekkend verschijnsel.

(c) Een geheel ander type veroudering nemen wij waar, indien een blad wordt afgesneden en de fysiologische veranderingen worden bestudeerd, die in dit geïsoleerde orgaan optreden.

A. Bladveroudering aan de intacte plant

Hoewel de latere stadia van de veroudering duidelijk waarneembaar zijn, is het niet mogelijk het begin van het verouderingsproces in het organisme precies vast te leggen.

Wij kunnen slechts een aantal algemene criteria noemen, die kunnen worden gebruikt om de veroudering van de plant nader te omschrijven. Het eerst zichtbare teken van veroudering is de verkleuring van het blad, veroorzaakt door een afbraak van chlorofyl, waardoor andere pigmenten als xanthofyl en carotenoïden meer op de voorgrond treden. Elektronenmicroscopisch onderzoek laat zien, dat reeds in een vroeg stadium een degeneratie van het endoplasmatisch reticulum optreedt. De ribosomen verdwijnen geleidelijk, mitochondriën blijven langer intact, maar verdwijnen eveneens aan het einde van het verouderingsproces. Cellen van volledig verouderde bonebladeren bezitten nog wel een intact plasmalemma, hoewel de tonoplast gedegeneerd is.

Deze veranderingen in structuur zijn nauw verbonden met veranderingen in metabolische activiteit. Zo kan een teruggang in het eiwit- en RNA-gehalte worden geconstateerd. De vermindering van het eiwitgehalte zet in het blad reeds in voordat het chlorofyl-gehalte afneemt (fig. 1).

Een vergelijking tussen fotosynthese- en ademhalingsintensiteit geeft aan, dat reeds in een vroeg stadium de fotosynthese vermindert, terwijl de ademhaling min of meer op een constant niveau blijft. Soms wordt zelfs aan het einde van het verouderingsproces een kleine stijging geconstateerd in analogie met het climacterium bij vruchten (fig. 2).

Uitvoerig onderzoek is verricht naar de oorzaken van de vermindering van het eiwitgehalte in het blad. Deze eiwitten vertonen een hoge turn-over, d.w.z. ze worden voortdurend gesynthetiseerd en afgebroken. De verlaging van het eiwitgehalte tijdens veroudering kan dus worden verklaard door een verminderde synthese dan wel een verhoogde afbraak of beide.

In het onderzoek naar de veranderingen in eiwit-

* CPO-publikatie no. 120

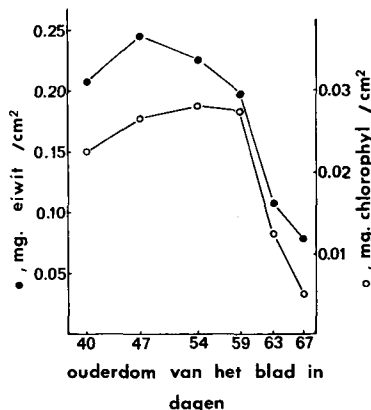


Fig. 1 Relatie tussen leeftijd en gehalte aan eiwit en chlorofyl per eenheid van bladoppervlak. Onderzoek verricht met bladeren van *Perilla frutescens*, welke na 40 dagen hun maximale grootte bereiken en na 67 dagen afvallen (12)

gehalte in bladeren dient nadrukkelijk onderscheid te worden gemaakt tussen bladeren die nog aan de plant zitten en bladeren die losgesneden zijn en waarbij de veroudering van dit geïsoleerde orgaan wordt bestudeerd. In het eerste geval namelijk moet de bladveroudering als een correlatieverschijnsel worden gezien. In de gehele plant wordt geconcurrerd om de aanwezige organische en anorganische voedingsstoffen. Jonge, groeiende bladeren oefenen een sterke zuigkracht uit ('sink'), waarbij de volgroeide bladeren als bron ('source') kunnen functioneren voor de assimilatorische bouwstenen en de wortel als 'source' voor de anorganische.

Indien wij bij planten waarbij de onderste bladeren reeds vergelen, de jonge groeiende stengeltop verwijderen, kunnen deze onderste bladeren weer groen worden, waarbij ook het eiwit- en RNA-metabolisme zich volledig herstellen. Dit wijst er

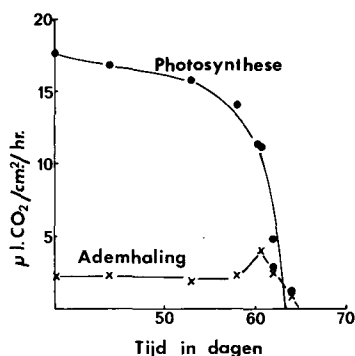


Fig. 2 Veranderingen in snelheid van fotosynthese en ademhaling in relatie tot de leeftijd. Ouderdom van bladeren gelijk aan die beschreven in fig. 1 (12)

op, dat het verouderingsproces in het blad in zekere mate reversibel is.

De vermindering aan eiwit in het blad kan nu in dit verband als volgt worden verklaard. Bij een jong of volgroeid blad worden de aminozuren die door de activiteit van proteinasen vrijkomen, weer opnieuw voor de eiwitsynthese gebruikt. In een verouderend blad daarentegen worden deze bouwstenen afgevoerd naar andere delen van de plant, waardoor een verminderde eiwitsynthese in het verouderende blad optreedt. Men kan dan ook stellen dat veroudering van bladeren gereguleerd wordt vanuit de gehele plant en niet door de intrinsieke eigenschappen van het weefsel van het betreffende orgaan. Hierin lijkt de veroudering bij planten wezenlijk te verschillen van die bij de hogere dieren.

Fytohormonen

Zoals andere correlatieverschijnselen (bijv. apicale dominantie) wordt ook de bladveroudering hormonaal gereguleerd. Eerder werd reeds genoemd dat een terugdringen van de veroudering mogelijk is door het afsnijden van jonge actief groeiende delen. Hetzelfde bereikt men, indien men een verouderend blad een behandeling met een fytohormoon geeft. In dit verband zijn de cytokininen bijzonder werkzaam op kruidachtige gewassen, terwijl auxinen ditzelfde effect hebben op bladeren van houtige.

Brengt men een druppel kinetine op het vergelend blad van een tabaksplant, dan wordt deze plek weer groen. In experimenten met radioactieve stoffen is aangetoond dat cytokininen plaatselijk een 'sink' creëren, met als gevolg dat naar de plaats van toediening allerlei bouwstenen worden getransporteerd. Ook auxinen kunnen een belangrijke rol spelen in de regulatie van het transport van voedingsstoffen in de intacte plant. Jonge, groeiende delen hebben een hoog gehalte aan auxinen en oefenen een sterke aantrekkingskracht uit op de stroom met voedingsstoffen vanuit de volgroeide bladeren en de wortel. Dit auxine-effect kan een rol spelen bij de veroudering die optreedt na de vruchtzetting. Zaden produceren grote hoeveelheden auxine; dit auxine zou nu als het ware de stroom van assimilaten in de richting van de vrucht sturen. Molisch (8) gebruikt hier het woord 'Erschöpfungstod', een toestand die ontstaat doordat de groeiende vrucht zoveel bouwstenen aan de overige vegetatieve delen onttrekt, dat deze afsterven. Leopold c.s. (6) toonden echter bij spinazie aan, dat ook de ontwikkeling van mannelijke bloemen veroudering kan induceren, terwijl verwijdering van deze bloemen veroudering tegenging (mannelijke bloemen

produceren geen auxine). De aanwezigheid van een zich ontwikkelende vrucht, en dus van een hoog auxinegehalte, is dus niet noodzakelijk voor het optreden van veroudering.

De massale bladval (voorafgegaan door een bladveroudering) in de herfst wordt waarschijnlijk eveneens hormonaal geregeld. Vele houtige gewassen vertonen lage gehalten aan auxinen en gibberellinen en hoge gehalten aan abscisinezuur, indien ze onder kortedag-condities opgroeien.

Abscisinezuur kan de veroudering versnellen indien het op geïsoleerde bladeren wordt toegepast; het is echter vaak inactief indien het op intacte planten wordt gebracht. Bij de laatste proefopzet spelen de eerdergenoemde correlatieve verschijnselen een grote rol en bemoeilijken ze een juiste interpretatie van het hormoneffect. Wellicht mede door deze gecompliceerdheid is veel meer onderzoek verricht over de veroudering van afgesneden organen dan van delen van de intacte plant. Ongetwijfeld speelt daarbij ook de problematiek van de bewaarbaarheid van land- en tuinbouwproducten een grote rol.

B. Veroudering in afgesneden bladeren

Evenals bij bladeren die zich nog aan de plant bevinden, treft men ook bij afgesneden bladeren een daling van het eiwit- en RNA-gehalte aan. Bij

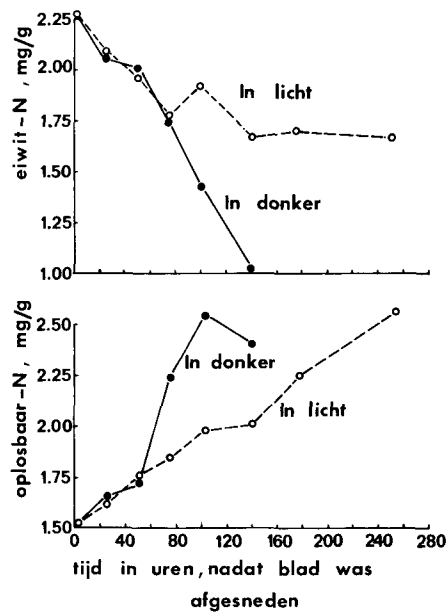


Fig. 3 Relatie tussen de leeftijd van afgesneden tabaksbladeren en het gehalte aan eiwit en oplosbare stikstofverbindingen. Bladeren in het donker bewaard zijn na 100 uur vergeeld (Naar Vickery, 1935; in: Wareing en Phillips, 1971)

geïsoleerde bladeren heeft belichting een remmend effect op de afbraak van eiwit (fig. 3). Dit komt vooral tot uiting in de latere stadia van de veroudering; het is mogelijk dat in die stadia de energievoorziening beperkend is. In de eerste tijdsperiode heeft licht geen effect, hetgeen erop wijst dat er dan geen gebrek aan koolhydraten bestaat. Eerder werd erop gewezen, dat in verouderende bladeren van de intacte plant vrijkomende aminozuren naar andere delen worden weggevoerd. Bij veroudering van afgesneden bladeren hopen deze aminozuren zich in het weefsel op (fig. 3), zodat in dit systeem het substraat voor de eiwitsynthetiserende enzymen niet beperkend is. De vermindering van het eiwitgehalte in geïsoleerde bladeren moet dan ook worden verklaard uit een daling van deze synthese-activiteit en/of door een verhoogde afbraak.

Cytokinenen

Reeds in 1939 (2) was gevonden dat indien men een afgesneden blad laat bewortelen, de veroudering wordt vertraagd. Zelfs kan de eiwitafbraak worden omgezet in een eiwitsynthese. Sindsdien zijn er duidelijk aanwijzingen gevonden, dat de eiwitsynthese wordt gereguleerd via de synthese van RNA. Vergelijkbare resultaten verkrijgt men, indien men het afgesneden blad met een cytokinine behandelt (overeenkomstig de gegevens van Wollgiehn (11) toonde aan dat onder invloed van kinetine (een synthetisch cytokinine) het RNA- en eiwit-gehalte wordt verhoogd (fig. 4).

De werking van cytokinenen kan dus enerzijds worden verklaard doordat ze een 'sink' creëert (in de intacte plant), anderzijds door een stimulering van de RNA-synthese en mede daardoor van het eiwitmetabolisme. Daarbij stelt men zich voor, dat deze hormonen de veroudering tegengaan, omdat ze in de cel zorg dragen voor een continuering

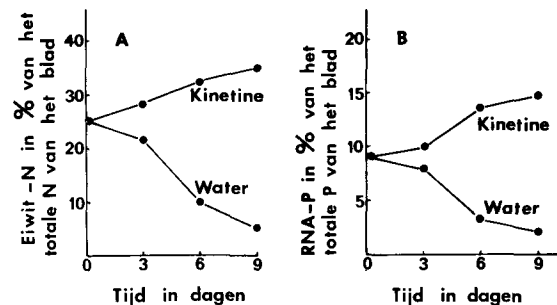


Fig. 4 Veranderingen in eiwit (A) en RNA-gehalte (B) in tabaksbladeren, welke met kinetine en water behandeld zijn (11)

van de informatie uitgaande van de kern. Bij dit regulatiesysteem wordt boodschapper-RNA gevormd door het DNA in de celkern (transcriptie), waarna dit m-RNA op ribosomaal niveau de eiwitsynthese reguleert (translatie).

Bij deze gedachtengang wordt veroudering veroorzaakt door een defect in de synthese van DNA-afhankelijk RNA. Een andere verklaring van het cytokinine-effect is zeer recent gegeven door Mizrahi e.a. (7); deze auteurs menen dat cytokininen de eiwitafbraak, dus de activiteit van de proteinasen remmen. Een afgerond beeld over de werking van cytokininen kan nog niet gegeven worden.

Abcisinezuur

Zoals reeds werd vermeld, stimuleert abcisinezuur (ABA) de veroudering. Een duidelijk antagonistische werking ten opzichte van cytokininen is bij *Lemma minor* vastgesteld. Ook op moleculair niveau lijkt abcisinezuur het cytokinine-effect te antagoniseren. De RNA-synthese in bladschijfjes van de radijs wordt door ABA sterk geremd. Ook in planten waar een opeenvolgende bladveroudering plaatsvindt, wordt een verhoogde productie van ABA geconstateerd. Zo kon Böttger (1) aantonen dat uit vergelend blad van *Coleus* veel ABA en weinig auxine diffundeert. In jonge bladeren was in het diffusaat geen ABA maar wel veel auxine aanwezig. Verscheidene auteurs wijzen erop, dat belangrijker dan het absolute gehalte aan een bepaald type hormoon de relatieve verhouding is tussen de verouderingsbevorderende hormonen (zoals ABA) en de verouderingsvertragende hormonen (zoals cytokininen). In een aantal gevallen (3) is aangetoond dat een verhoogd abcisinezuurgehalte leidt tot een verhoging of een versnelling van het optreden van de ethyleenproductie.

Ethyleen

In hoeverre ethyleen als een groeihormoon moet worden beschouwd, wordt hier niet besproken. Wel is zeker dat ethyleen een ingrijpend effect heeft op de groei en ontwikkeling van de hogere plant. Met name wordt de bladveroudering door ethyleen onder bepaalde omstandigheden bijzonder sterk gestimuleerd. Bij het afrijpen van fruit speelt ethyleen een zeer grote rol; het vervroegt het optreden van het climacterium alsmede dat van het gehele afrijpingsproces. Ook de bladval kan door ethyleen worden gereguleerd; niettemin menen sommige auteurs dat ethyleen niet direct ingrijpt in het verouderingsproces in het blad —

een verschuiving in het abcisinezuurgehalte zou in die gevallen de aanleiding zijn tot de verhoogde productie van ethyleen.

Over het werkingsmechanisme van ethyleen bestaan thans twee theorieën:

- (1) Ethyleen zou veranderingen veroorzaken in de celmembranen, waardoor de compartimentalisatie in de cel (dus de scheiding bijv. tussen substraat en enzym) wordt verminderd.
- (2) Ethyleen zou direct op de eiwitsynthese inwerken. Daarbij zou het ethyleen fungeren als een 'trigger' voor de synthese van een specifiek boodschapper-RNA, wat uiteindelijk tot de synthese van hydrolytische enzymen, zoals proteasen, kan leiden.

Auxinen

Reeds eerder werd gesteld dat auxinen op houtige gewassen de veroudering kunnen terugdringen. Dit is op zekere hoogte waar. Daar waar de auxine is toegediend, treedt lokaal een remming op van de veroudering; andere delen van het blad kunnen sneller verouderen. Dit wordt veroorzaakt door ethyleen, dat onder invloed van hoge auxineconcentraties in het weefsel ontstaat en de veroudering stimuleert. Op dit ethyleeneffect berust waarschijnlijk de werking van auxinen als 2,4-D en 2,4,5-T, bijv. wanneer ze voor militaire doeleinden als ontbladeringsmiddel worden gebruikt.

Deze versnelling van de veroudering geldt echter alleen voor bladeren van de zgn. evergreens, waartoe o.a. *Euonymus japonica* behoort. Bij onze loofbomen heeft 2,4-D een remmend effect op de veroudering. Osborne (9) kon bij *Prunus* aantonen, dat dit verschil in respons wordt veroorzaakt doordat hier na een auxinebehandeling geen ethyleen vrijkomt.

Gibberellinen

Als laatste groep hormonen dienen de gibberellinen te worden behandeld. In een aantal incidentele gevallen is gevonden dat gibberellinen de veroudering van bladschijfjes kan remmen (*Tropaeolum*, *Xanthium*). Fletcher en Osborne (4) vonden dat toediening van gibberellinezuur (GA₃) aan ponsstukjes van bladeren van *Taraxacum* zowel de afbraak van chlorophyl als van eiwit en RNA sterk vertraagde, indien men deze ponsstukjes kunstmatig liet verouderen. Door incubatie-experimenten met radioactief leucine toonden zij aan, dat gibberellinezuur de synthese van nieuw eiwit stimuleert. Ook in proeven met radioactief adenine werd gevonden dat toediening van het hormoon de incorporatie van deze base in het

RNA verhoogt. Deze proeven tonen aan dat evenals cytokininen en auxinen ook de gibberellinen veroudering kunnen tegengaan.

Gezien de duidelijke effecten van deze hormonen op het eiwit- en RNA-niveau in de cel, lijkt een effect van deze hormonen op het celregulatiemechanisme voor de hand te liggen.

Conclusie

De veroudering van bladeren moet als een correlatieverschijnsel worden gezien. Hoge metabolische activiteit elders in de plant (bijv. in de vruchten) kan het afsterven van de overige organen tot gevolg hebben. Dit is echter geen wet van Meden en Perzen. Reeds eerder werd vermeld dat ook de ontwikkeling van mannelijke bloeiwijze bij spinazie bladveroudering tot gevolg heeft (6). Verder zij genoemd dat bij *Xanthium*-planten die tot bloei zijn geïnduceerd, bladveroudering op een zeker moment optreedt, ongeacht of men de bloemknoppen in een vroeg stadium heeft verwijderd (5). De vorming van een 'sink' en vooral het in stand houden van een dergelijk attractiecentrum voor anorganische en organische bouwstenen lijkt te worden beïnvloed door hormonen. Cytokininen en auxinen hebben een duidelijk bevorderend effect op dit verschijnsel. Een vermindering van een of beide typen hormonen in het blad zou tot veroudering kunnen leiden. Een verhoging van het gehalte aan abscisinezuur kan echter eveneens leiden tot het inzetten van de veroudering. Overigens hoeven deze wijzigingen in hormoonniveaus niet de oorzaak te zijn van het verouderingsproces, maar kunnen ze zeer wel het resultaat zijn van veroudering die door geheel andere oorzaken is ingezet.

Op moleculair niveau zijn wij door het onderzoek met afgesneden bladeren beter omtrent de verouderingsverschijnselen ingelicht. Het snelle verlies aan eiwitten en RNA bij kunstmatige veroudering en de mogelijkheid om met hormonen als cytokininen, auxinen en gibberellinen deze afname van zowel eiwit als RNA volledig te compenseren, geeft ons een ideaal object in handen om celregulatiemechanismen te bestuderen. Celveroudering moet in deze gedachtingang worden gezien als een verandering in de informatie afkomstig uit het DNA (veranderingen veroorzaakt door repressie of derepressie), waardoor geen of ander boodschapper-RNA wordt gevormd. Het verlies aan voldoende m-RNA kan een vermindering van de structurele integriteit van de cel veroorzaken, waardoor een decompartmentalisatie zou kunnen ontstaan. Dit intern structuurverlies brengt met zich mee, dat bepaalde ruimtelijke scheidingen tussen substraat en enzym worden opgeheven,

waardoor een bepaalde reactie kan aflopen. Met name wordt hier gedacht aan de activiteit van proteolytische enzymen. Voor zover onze kennis thans toereikend is, mogen wij stellen dat cytokininen de veroudering van geïsoleerde bladeren reguleren doordat ze direct ingrijpen in de synthese van DNA-afhankelijk RNA. Tot nu toe is er echter geen specificiteit gevonden in de synthese van de RNA-fracties onder invloed van cytokinine. Alle fracties (r-RNA, m-RNA en t-RNA) nemen in hoeveelheid toe. Ook voor auxinen, ethyleen, abscisinezuur en gibberellinen zijn voorbeelden bekend, waarbij een wisselwerking tussen hormoon en RNA-synthese waarschijnlijk is.

Ook al zou bij veroudering van geïsoleerde organen inderdaad de hormoonwerking op een directe wisselwerking met het celregulatiemechanisme zijn gebaseerd, dan is het zeker nog niet zonder meer toelaatbaar deze werking ook voor de hormoonactiviteit in de intacte plant geldig te verklaren.

Toepassingen en perspectieven van groei-regulators in de landbouw

Reeds eerder werd in dit artikel gewezen op de problematiek van de bewaarbaarheid van land- en tuinbouwproducten. Met name kan met behulp van cytokininen de bewaarperiode van bepaalde groenten aanzienlijk worden verlengd. Onderzoek in de Verenigde Staten heeft aangetoond dat in het bijzonder benzyladenine bijzonder actief is op asperge, broccoli en knolselderie. De cytokininen zijn echter (nog) niet vrijgegeven voor gebruik op consumptiegewassen.

Meer perspectief biedt de toepassing van cytokininen op sierplanten. De levensduur van snijbloemen, bijv. van anjers, kan aanzienlijk worden verlengd. De kwaliteit van de snijbloemen wordt verhoogd, terwijl een verlenging van de levensduur met 3 à 5 dagen kan worden bereikt.

Ook kan in de praktijk een versnelling van de veroudering gewenst zijn. Hier liggen in de nabije toekomst waarschijnlijk grote mogelijkheden in het gebruik van stoffen als abscisinezuur (ABA) en ethyleen. ABA kan de abscissie van vruchten en bladeren versnellen en kan op deze wijze het mechanisch oogsten aanzienlijk vergemakkelijken. De nog beperkte beschikbaarheid van deze stof, de snelle omzetting in de plant, en het tot nu toe ontbreken van synthetische derivaten beperken echter het onderzoek naar de praktijkmogelijkheden van dit hormoon.

Veelbelovend is het praktisch gebruik van de fysiologische werking van ethyleen, vooral omdat sedert enkele jaren het 'Ethrel' (2-chloorethylfosfonzuur) op de markt is, een stof waaruit het

ethyleen wordt vrijgemaakt. Voor een overzicht van de mogelijkheden van 'Ethrel' mag hier verwezen worden naar een recent artikel van Wittwer (10).

De bevorderende werking van auxinen (zoals 2,4-D) op de veroudering en daarop volgende abscisie van bladeren werd reeds eerder genoemd. Het zeer sterk werkzame 2,4-D kan echter, indien het in lage concentratie wordt toegediend, opbrengstverhogend werken bij aardappelen, erwten, bonen, suikerbiet, suikerriet en maïs. Dit voorbeeld laat overigens zien hoe verschillend de werking van groeiregulatoren kan zijn, indien met verschillende concentraties wordt gewerkt.

Tenslotte mag worden gesteld dat uit een innige samenwerking tussen fundamenteel en praktijkonderzoek grote successen zijn geboekt bij de chemische regulatie van de plantengroei. Ook bij de veroudering liggen er goede perspectieven om het proces van buiten af te reguleren. In de nabije toekomst lijken er vooral mogelijkheden te zijn in de bevordering van de veroudering. Maar ook bij de vertraging van de veroudering worden in de praktijk hormonen toegepast. Andere ingrepen, zoals lage temperaturen of begassing, kunnen in het kader van dit artikel hier niet verder worden besproken.

Samenvatting

In dit artikel kon slechts aandacht gegeven worden aan de laatste schakel in de keten van gebeurtenissen, die begint met de aanleg van een bladprimordium en eindigt met het afsterven. De biochemische veranderingen die zich in de bladeren tijdens veroudering voltrekken, en de wijze waarop fytohormonen op deze processen ingrijpen, werden besproken. Op het praktisch gebruik van groeiregulatoren teneinde de veroudering te stimuleren of te remmen, werd kort ingegaan.

Literatuur

Bij de samenstelling van dit overzicht werd in de eerste plaats gebruik gemaakt van de volgende werken:

- (1) Symp. Soc. Exp. Biology, No XXI. Aspects of the biology of ageing. 1967. Cambridge University Press.
- (2) P. F. Wareing & I. D. J. Phillips: The control of growth and differentiation in plants. 1970. Pergamon Press.
- (3) A. W. Galston & P. J. Davies: Control mechanism in plant development. 1970. Prentice-Hall.

Verdere literatuur:

- 1 Böttger, M.: Die hormonale Regulation des Blattfalls bei *Coleus rehneltianus* Berger. Die natürliche Rolle von Abscisinsäure im Blattfallprozess. *Planta* 93 (1970) 205—213.
- 2 Chibnall, A. C.: Protein metabolism in plants. New Haven, Conn., 1939.
- 3 Dörffling, K.: Das Phytohormon Abscisinsäure. *Biol. Rundschau* 9 (1971) 129—143.
- 4 Fletcher, R. A. & Osborne, D. J.: Gibberellin as a regulator of protein and ribonucleic acid synthesis during senescence in leaf cells of *Faraxacum officinale*. *Canad. J. Bot.* 44 (1965) 739—745.
- 5 Krizek, D. I. & McIlrath, W. J.: Photocontrol of senescence in certain short-day plants. *Proc. XVII Int. Hort. Congr.* 1 (1966) 298—299.
- 6 Leopold, A. C., Niedergang-Kamien, E. & Janick, J.: Experimental modification of plant senescence. *Plant Physiol.* 34 (1959) 570—573.
- 7 Mizrahi, Y., Amir, J. & Richmond, A. E.: The mode of action of kinetin in maintaining the protein content of detached *Tropaeolum majus* leaves. *New Phytol.* 69 (1970) 355—361.
- 8 Molisch, H.: Die Lebensdauer der Pflanzen. Jena, 1929.
- 9 Osborne, D. J.: Hormonal regulation of leaf senescence. S.E.B. Symp. XXI. Aspects of the biology of ageing (1967) 305—321.
- 10 S. H. Wittwer: Growth regulants in agriculture. *Outlook on agriculture* 6 (1971) 205—217.
- 11 Wollgiehn, R.: Untersuchungen über den Einfluss des Kinetins auf den Nucleinsäure- und Proteinstoffwechsel isolierter Blätter. *Flora (Jena)* 151 (1961) 411—437.
- 12 Woolhouse, H. W. The nature of senescence in plants. S.E.B. Symp. XXI. Aspects of the biology of ageing (1967) 179—214.