

Phyton (Austria)	Vol. 14	Fasc. 1—2	69—78	16. XII. 1970
------------------	---------	-----------	-------	---------------

## Der Einfluß von Huminsäure auf die Aktivität einiger Enzyme in Tomatenstecklingen

Von

Manfred GAILHOFER \*)

Aus dem Institut für Anatomie und Physiologie der Pflanzen der Universität  
Graz

Mit 4 Tabellen

Eingelangt am 13. Mai 1970

### Einleitung

Huminsäuren bilden einen wichtigen Bestandteil der organischen Substanz des Bodens und können das Pflanzenwachstum beeinflussen. Über den Wirkungsmechanismus der Huminsäure (im folgenden kurz Hs genannt) werden verschiedene Ansichten geäußert (Literaturzusammenstellung bis 1960 bei PRÁT 1961). Nach CHAMINADE & BLANCHET 1953, KOCK 1955, D'YAKONOVA 1962, GUMIŃSKI, GUMIŃSKA & SULEJ 1965, BADUROWA, GUMIŃSKI & SUDER-MORAW 1967 u. a. wirkt sie im Zusammenhang mit der Nährsalzversorgung der Pflanzen. Einen unmittelbaren wachstumsstimulierenden Einfluß von Hs auf das Pflanzenwachstum nehmen HILITZER 1932, CHRISTEWA 1953, FLAIG 1955, SLADKÝ 1959, SLADKÝ & TICHÝ 1959 u. a. an. PRÁT 1962 konnte, abgesehen von einer guten Adventivwurzelbildung, in Gegenwart von Hs keinen weiteren regenerationsfördernden Einfluß feststellen.

Die einander oft widersprechenden Ergebnisse bezüglich der Wirkung von Hs könnten durch die Wahl der Kontrollen bedingt sein. Ein günstiger Einfluß von Hs auf die Pflanzen kann durch destilliertes oder entsalztes Wasser als Kontrollmedium vorgetäuscht werden, denn dieses wirkt ungünstig auf die Pflanzenentwicklung (KERSTING 1939, LIBBERT 1953).

In der vorliegenden Arbeit wird der Einfluß von Hs auf den Stoffwechsel von Tomatenstecklingen untersucht.

Nach BIBER & MAGASINER 1951 und CHRISTEWA 1953 wird die Atmung der Pflanzen durch Hs-gaben erhöht. FLAIG 1955 stellt ein vereinfachtes

\*) Dr. Manfred GAILHOFER, Institut für Anatomie und Physiologie der Pflanzen, Schubertstraße 51, A-8010 Graz.

Atmungsschema mit Beteiligung der Enzyme Phenoloxydase und Peroxydase auf, in dem Hs die Rolle eines Redoxsystems spielen könnte. ŠMÍDOVÁ 1962 findet in Wurzeln von Winterweizen eine erhöhte Aktivität der Polyphenoloxydase; demgegenüber gibt KAUL 1962 an, daß Hs die Aktivität der Cu-Oxydasen in *Stellaria media* nicht erhöhe. Nach SAALBACH 1956 erhöht Hs die Aktivität von Phosphatasen in Pflanzen, während SCHEFFER, ZIEHMANN & ROCHUS 1962 zeigen, daß die Aktivität der sauren Phosphatase schon bei einer Huminstoffkonzentration von  $5 \cdot 10^{-8}$  Prozent gehemmt wird. Nach SLADKÝ 1959 wird der Chlorophyllgehalt von Tomaten, die in Nährlösung mit Huminsäurezusatz wuchsen, gegenüber huminsäurefreien Kontrollen beträchtlich erhöht; HOFFMANN 1964 hingegen gibt an, daß Hs die Chlorophyllsynthese in Weizenkeimlingen unter Normalbedingungen nicht erhöhe.

Es schien daher interessant, den Chlorophyllgehalt und die Aktivität der Enzyme saure Phosphatase, Phenoloxydase und Peroxydase an derselben Spezies zu untersuchen.

### Material und Methoden

Es wurden Sproßstecklinge von *Solanum lycopersicum* L. „Haubners Vollendung“ verwendet, die zu Versuchsbeginn vier beziehungsweise sechs Blätter trugen. Die Blätter wurden vom ältesten bis zum jüngsten mit fortlaufenden Nummern versehen.

Die Versuchsdauer betrug 30 Tage (23. 3. — 22. 4.), 22 Tage (29. 6. — 21. 7.), 28 Tage (15. 2. — 18. 3.).

Das Huminsäurepräparat (Fluka) wurde in  $n/10$  NaOH aufgelöst (1 g Hs/500 ml NaOH) und die Lösung mit einem Ionenaustauscher (Ionenaustauscher I, Merck) auf den pH-Wert 7,0 gebracht.

Je 8 Stecklinge wurden kultiviert in entsalztem Wasser (Ionenaustauscher Christ) = ents. W., Huminsäure 100 mg/l = Hs, Nährlösung nach HAMPE 1938 = Ha, Nährlösung nach HAMPE 1938 mit Huminsäurezusatz 100 mg/l = HaHs. Jeder Steckling wuchs in einem Glasgefäß von 0,5 l Inhalt; die Kulturen wurden nicht belüftet und auf den Zusatz von Spurenelementen wurde verzichtet. Als Kontrollen wurden Pflanzen in Blumentöpfen kultiviert.

Die Aktivität der sauren Phosphatase wurde nach HUGGINS & TALALAY 1945 mit der Änderung nach KLOFF 1960 bestimmt. Die angegebenen Meßwerte stellen die Extinktion des bei der Reaktion freigesetzten Phenolphthaleins dar. Eine Eichkurve ergab bei standardisierten Versuchsbedingungen eine lineare Abhängigkeit der gemessenen Extinktion von vorgegebenen Phenolphthaleinkonzentrationen im Pflanzenextrakt. Für die Herstellung des Substrates Na-Phenolphthalein-Phosphat bin ich Herrn Univ.-Prof. Dr. G. ZIGFENER, Vorstand des Institutes für Pharmazeutische Chemie an der Universität Graz zu Dank verpflichtet.

Die Aktivität von Phenoloxydase und Peroxydase wurde nach den Methoden von SMITH & STOTZ 1949 sowie SMITH, ROBINSON & STOTZ 1949 ermittelt, die auf der Oxydation des Farbstoffes 2, 3', 6-Trichloroindophenol (Eastman-Kodak) beruhen. Die Oxydationsgeschwindigkeit der Leucobase in das blaue Oxydationsprodukt des Farbstoffes wurde kolorimetrisch verfolgt, so daß die Änderung der Extinktion in der Zeiteinheit als Maß der Enzymaktivität gelten kann.

Für vergleichende Messungen, wie sie im folgenden beschrieben werden, genügen die so erhaltenen Werte; es wurde daher unterlassen, absolute Zahlen für die Aktivität der Enzyme anzugeben.

Die Menge des Rohchlorophylls der Blätter wurde nach GODNEW (in: BELOSERSKI & PROSKURJAKOW 1956) festgestellt.

Die pH-Werte von Lösungen wurden mit einem Beckman H 2 pH-Meter mit Glaselektrode eingestellt. Die Lichtabsorption von Lösungen wurde mit einem Beckman B Spektrophotometer (Küvetten 1 cm Schichtdicke) oder einem Lange Kolorimeter (Filter OG 2, runde Küvetten 12 mm Durchmesser) bestimmt.

### Ergebnisse und Besprechung

Die Stecklinge entwickelten im entsalzten Wasser weder neue Blätter noch Adventivwurzeln und waren nach kurzer Zeit verwelkt. In Hs bildeten sich sowohl Adventivwurzeln als auch Blätter, doch hatte der Zuwachs eines Blattes meist den Abfall des jeweils ältesten Blattes zur Folge. Dies ist zweifellos auf Nährsalzmangel zurückzuführen. Auch KONONOWA & PANKOWA 1950 erzielten an *Panicum*, dem die Wurzeln entfernt worden waren, im destillierten Wasser keine Adventivwurzelbildung, wohl aber in Huminsäure.

An den Stecklingen des Versuchsansatzes Ha entwickelten sich neue Blätter offensichtlich in Abhängigkeit von der gebildeten Adventivwurzelmenge; trugen die Stecklinge zu Versuchsbeginn vier Blätter, so blieb die Adventivwurzelbildung fast oder ganz aus, bei sechs Blättern war sie hingegen ausreichend.

Im Nährlösungsansatz HaHs entwickelten sich an den Stecklingen immer Adventivwurzeln und Blätter, doch gediehen auch hier die Stecklinge mit sechs Blättern zu Versuchsbeginn besser als jene mit vier.

Da eine durch Hs verursachte unterschiedliche Adventivwurzelbildung (vgl. hierzu GAILHOFER 1969) die Vergleichbarkeit der Resultate stören könnte, werden im folgenden nur bewurzelte Stecklinge, also solche mit sechs Blättern zu Versuchsbeginn, berücksichtigt.

### Enzymaktivitäten in Adventivwurzeln

Saure Phosphatase (Tabelle 1). Die Aktivität dieses Enzymkomplexes erreichte in den Adventivwurzeln der Stecklinge aus dem

Versuchsansatz Hs am 12. Tag einen Wert, der in den Adventivwurzeln aus Ha und HaHs erst am 19. Tag des Versuchs erreicht wurde. Die Adventivwurzeln aus Ha und HaHs wiesen sowohl am 13. wie auch am 19. Tag die gleichen Enzymaktivitäten auf, so daß zumindest in diesem Fall kein Einfluß von Huminsäure auf die Aktivität der sauren Phosphatase feststellbar war.

Tabelle 1

Aktivität der sauren Phosphatase (Extinktionen bei 550 nm)

Versuchsansatz	Kontrolle	ents. W.		Kontrolle			Kontrolle			
		Hs	Hs	HaHs	Ha	HaHs	Ha	Ha		
Versuchsdauer in Tagen	1	12	12	14	13	13	19	19	19	
aufsteigende Blattfolge 1-11 a = Blatt abgefallen	11							0,73		
	10							0,76	0,70	
	9						0,83	0,78	0,71	
	8			0,75	0,69	0,76	0,89	0,82	0,77	
	7			0,81	0,70	0,72	0,95	0,85	0,79	
	6	0,44	0,80	0,76	0,92	0,79	0,78	0,98	0,89	0,87
	5	0,47	0,95	0,74	0,96	0,83	0,82	0,97	0,95	0,98
	4	0,65	0,99	0,80	1,12	0,86	0,90	1,04	0,96	0,93
	3	0,74	1,03	0,76	0,98	0,88	0,83	1,03	0,98	0,91
	2	0,78	a	0,94	0,96	0,97	0,96	a	1,00	0,88
	1	0,91	a	a	0,93	0,95	0,95	a	a	a
Adventivwurzeln			1,40		1,24	1,27		1,39	1,40	

Nach SAALBACH 1956 wird in Pflanzen die Phosphataseaktivität durch Huminsäure gefördert. FLAIG, SCHARRER & SCHOLL 1957 untersuchten den Aktivitätsverlauf der sauren Phosphatase an 14 Tage alten Roggenkeimpflanzen, die zwei und 48 Stunden in einer Nährlösung mit Zusatz von Thymohydrochinon, als Modellsubstanz für Huminsäure kultiviert worden waren. Sie stellten schon nach zwei Stunden einen leichten Abfall der Phosphataseaktivität in den Keimpflanzen aus Thymohydrochinon gegenüber der Kontrolle fest.

Phenoloxydase (Tabelle 2). Ebenso wie bei der sauren Phosphatase stiegen die Aktivitätswerte der Phenoloxydase mit fortschreitender Entwicklung der Adventivwurzeln an. Sie waren am 17. Versuchstag in den Versuchsansätzen Hs und Ha gleich hoch, während sie in den Adventivwurzeln der Stecklinge aus HaHs nur den halben Aktivitätswert von Ha

bzw. Hs erreichten; sie waren nach 21 Tagen in Ha mehr als doppelt so hoch wie in HaHs.

Nach ŠMÍDOVÁ 1962 wird die Aktivität der Polyphenoloxydase in Wurzelhomogenaten von *Triticum vulgare* nach 10tägiger Behandlung der Pflanzen mit Na-Humat (100 mg/l) gegenüber Kontrollpflanzen bei Kultur in destilliertem Wasser um 20 Prozent erhöht. Es ist jedoch angesichts der Giftigkeit des destillierten Wassers möglich, daß dieses Ergebnis dadurch stärker beeinflußt wurde als durch Huminsäure.

Tabelle 2  
Relative Aktivität der Phenoloxydase (Filter OG 2)

Versuchsansatz		Kontrolle	Kontrolle				Kontrolle	
		Hs	HaHs	Ha	HaHs	Ha		
Versuchsdauer in Tagen		7	17	16	16	17	21	21
aufsteigende Blattfolge I-11	11							x
	10						0,36	0,95
	9				0,48	0,65	0,40	0,83
	8		x	0,39	0,33	0,60	0,37	0,67
	7		0,35	0,47	0,27	0,41	0,33	0,60
	6	0,72	x	0,20	x	0,35	0,21	0,41
	5	0,55	0,27	0,18	0,27	0,25	x	x
	4	0,59	x	0,19	0,17	0,15	x	0,30
	3	0,45	0,22	0,13	0,20	0,22	x	0,24
	2	0,51	a	0,12	0,14	0,12	x	0,17
	1	0,19	a	a	a	a	x	a
Adventivwurzeln			0,30		0,15	0,28	0,20	0,53

Peroxydase (Tabelle 3). Die relative Aktivität der Peroxydase wies in den Adventivwurzeln aus Hs viermal so hohe Werte auf wie in denen aus HaHs und doppelt so hohe wie in Ha (16., 17. Tag). Auch am 21. Tag war die Peroxydaseaktivität in den Adventivwurzeln aus Ha höher als in denen aus HaHs. Ein fördernder Einfluß der Hs auf die Peroxydaseaktivität kann daraus nicht abgelesen werden.

Nach GASPAR & XHAUFFLAIRE 1967 steigt die Peroxydaseaktivität in abgeschnittenen Wurzelspitzen von *Lens culinaris* innerhalb von 12 Stunden aufs Doppelte an und nimmt innerhalb weiterer 12 Stunden wieder ab. Die Autoren bringen dieses Ansteigen der Enzymaktivität mit einem verstärkten Abbau von Indolyl-(3)-essigsäure in Zusammenhang.

Tabelle 3  
Relative Aktivität der Peroxydase (Filter OG 2)

Versuchsansatz		Kontrolle	Hs	Kontrolle	HaHs	Ha	HaHs	Ha	
Versuchsdauer in Tagen		7	17	16	16	17	21	21	
aufsteigende Blattfolge 1-11	a = Blatt abgefallen	11						x	
	x = Blatt nicht abgefallen, keine Messung	10					0,97	1,32	
		9			0,69	0,77	1,32	x	
		8		x	1,21	0,67	0,82	1,45	1,58
		7		1,65	1,56	0,63	0,65	1,45	1,60
		6	1,59	x	1,95	x	0,94	1,43	1,35
		5	1,81	1,61	x	0,81	1,21	x	1,17
		4	1,81	x	2,10	0,95	1,36	x	1,11
		3	1,46	1,76	1,88	1,16	1,02	x	0,99
		2	1,58	a	1,56	0,56	0,99	x	0,88
		1	0,79	a	a	a	a	x	a
Adventivwurzeln			3,82		0,86	1,66	1,76	2,66	

### Enzymaktivitäten und Rohchlorophyllgehalt der Blätter

Es wurden jeweils alle Blätter eines Stecklings untersucht. Dadurch war es möglich, entwicklungsbedingte Unterschiede innerhalb einer Blattabfolge zu erfassen.

Rohchlorophyllgehalt (Tabelle 4). Wie zu erwarten war, sinkt der Chlorophyllgehalt in ungestörter Folge mit abnehmender Insertionshöhe der Blätter. Auch in gleich inserierten Blättern der Versuchsansätze ents. W., Hs und der Kontrolle (14. Tag) nahm er gegenüber der Kontrolle vom 2. Versuchstag ab, wobei die Abnahme in den Blättern des Ansatzes ents. W. stärker war als in Hs (z. B. 3. Blatt, Kontrolle 0,46, ents. W. 0,08, Hs 0,34). Die Blätter der Stecklinge aus Ha und HaHs wiesen denselben Gehalt an Rohchlorophyll auf.

Zwar gibt SLADKÝ 1959 für Tomatenblätter einen höheren Chlorophyllgehalt nach Huminsäuregaben zur Nährlösung an, doch kann dieser allein auf eine bessere Eisenversorgung zurückgeführt werden, wie KAUL 1962 annimmt. Nach HOFFMANN 1964 beeinflusst Huminsäure nur dann die Chlorophyllmenge in Keimpflanzen von *Triticum aestivum*, wenn diese etioliert herangezogen und vor dem Belichten in Huminsäurelösung (100 mg/l) gesetzt wurden, während bei normaler Anzucht Huminsäure ohne Wirkung blieb.

Saure Phosphatase (Tabelle 1). Die Aktivität der sauren Phosphatase nimmt mit abnehmender Insertionshöhe der Blätter mit guter Regelmäßigkeit zu, vor dem Blattfall jedoch wieder ab; analog dazu steigt die Aktivität dieses Enzyms beim Altern der Blätter, wie es ein Vergleich einander entsprechender Blätter verschiedenen Alters zeigt.

In den Blättern der Stecklinge aus ents.W. ist die Phosphataseaktivität höher als in denen aus Hs, während zwischen den Versuchsansätzen Ha und HaHs ähnlich wie bei den Adventivwurzeln kein eindeutiger Unterschied feststellbar ist.

Tabelle 4  
Rohchlorophyllgehalt der Blätter (Extinktionen bei 660 nm)

Versuchsansatz	Kontrolle	ents. W.	Hs	Kontrolle	HaHs	Ha	HaHs	Ha	
Versuchsdauer in Tagen	2	10	12	14	15	15	20	20	
aufsteigende Blattfolge 1-10 a = Blatt abgefallen	10						0,83	0,81	
	9						0,82	0,79	
	8			0,67	0,77	0,76	0,78	0,72	
	7			0,68	0,72	0,67	0,71	0,68	
	6	0,64	0,55	0,58	0,54	0,71	0,61	0,66	0,62
	5	0,61	0,47	0,55	0,52	0,57	0,52	0,63	0,55
	4	0,49	0,20	0,56	0,48	0,57	0,50	0,58	0,51
	3	0,46	0,08	0,34	0,42	0,51	0,47	0,45	0,45
	2	0,37	a	0,19	0,24	0,47	0,41	0,32	0,38
	1	0,30	a	a	0,23	0,36	0,34	a	a

Nach HASKINS 1955 steigt die Aktivität der sauren Phosphatase in Sämlingen von *Zea mays* im Laufe ihrer Entwicklung an, wobei der Anstieg in etioliert gezogenen Pflanzen intensiver verläuft als in normal belichteten.

Phenoloxydase und Peroxydase (Tabelle 2, 3). In den Blattfolgen aller Stecklinge war die Aktivität der Phenoloxydase in den tiefer inserierten Blättern geringer als in den höher inserierten. Beim Altern der Blätter sank die Aktivität dieses Enzyms ebenfalls, wie ein Vergleich von Blättern aller Versuchsansätze (16., 17. Tag) einschließlich der Kontrolle (16. Tag) mit den entsprechenden Blättern der Kontrolle vom 7. Tag zeigt. Die unteren 6 Blätter der Stecklinge aus HaHs und Ha weisen am 16. bzw. 17. Versuchstag etwa gleich hohe Aktivitäten der Phenoloxydase auf, während in den während des Versuchs, also unter dem Einfluß des Nährmediums gebildeten Blättern die Enzymaktivitäten deutlich verschieden

sind. Ebenso wie schon in den Adventivwurzeln ist die Aktivität der Phenoloxydase bei den Blättern im huminsäurehaltigen Nährmedium geringer als in huminsäurefreien. Das gleiche gilt auch für den 21. Tag.

Die Aktivität der Peroxydase nimmt innerhalb der Blattfolge eines Stecklings erst zu und fällt in den tiefer inserierten Blättern wieder ab. Auffallend ist der Aktivitätsabfall in den Stecklingen aus HaHs und Ha (16., 17. Tag) gegenüber der Kontrolle vom 7. Tag. Weiters ist die Aktivität der Peroxydase in den während des Versuchs gebildeten Blättern des Versuchsansatzes Ha höher als in HaHs.

Nach NASON, OLDEWURTEL & PROPST 1952 führt Zn-, Fe-, Mn-, Mo- und B-Mangel zu einer Erhöhung der Phenoloxydaseaktivität in Tomatenblättern; das Fehlen dieser Spurenelemente (mit Ausnahme des Eisens) erhöht auch die Aktivität der Peroxydase; durch Eisenmangel wird die Peroxydaseaktivität erniedrigt. Nach PRICE 1968 soll sich die Aktivität der Peroxydase bei Eisenmangel nur geringfügig verändern. Von den genannten Spurenelementen könnten in den hier vorgelegten Versuchen nur Eisen und Zink (als Verunreinigung des Eisenpräparates) die Enzymaktivitäten in den Stecklingen der Versuchsansätze Ha und HaHs beeinflussen, da die anderen Elemente in der Nährlösung nicht geboten worden sind. Da aber der Gehalt an Rohchlorophyll in den Blättern der Stecklinge beider Versuchsansätze gleich hoch war, kann die unterschiedliche Enzymaktivität von Peroxydase und Phenoloxydase zumindest in den Blättern nicht auf den Einfluß von Fe- oder Zn-Ionen zurückgeführt werden. Aus demselben Grund muß Magnesiummangel, der nach SCHWARZE 1954 bei *Phaseolus vulgaris* neben einer Hemmung der Chlorophyllsynthese einen Anstieg der Peroxydaseaktivität bewirkt, für den vorliegenden Fall ausgeschlossen werden.

Die geringen Aktivitäten von Phenoloxydase und Peroxydase in den Blättern und Adventivwurzeln können auf eine Wirkung des Huminsäurepräparates zurückgeführt werden, umsomehr als sie in den neugebildeten Organen auftreten. Dieses Ergebnis spricht aber gegen eine Teilnahme von Huminsäure an der Atmung über den von FLAIG 1955 vorgeschlagenen Weg. Ansonsten wäre zu erwarten, daß gerade diese Enzyme bei Huminsäuregaben zur Nährlösung aktiver sind als bei Darbietung huminsäurefreier Nährlösung.

### Zusammenfassung

1. An Tomatenstecklingen wurde der Einfluß von Huminsäure (100 mg/Liter) auf den Rohchlorophyllgehalt der Blätter sowie auf die Aktivität der Enzyme saure Phosphatase, Phenoloxydase und Peroxydase in Blättern und Adventivwurzeln untersucht.

2. Der Rohchlorophyllgehalt und die Aktivität der sauren Phosphatase wurde durch Huminsäuregaben zur Nährlösung nicht verändert.

3. Hingegen war die Aktivität von Phenoloxydase und Peroxydase in den neugebildeten Blättern und den Adventivwurzeln der Stecklinge aus huminsäurehaltigem Nährmedium geringer als aus huminsäurefreiem.

4. In nährlösungsfreier Huminsäure entwickelten sich die Stecklinge besser als im entsalzten Wasser. Sie bildeten neue Blätter und Adventivwurzeln aus, der Chlorophyllabbau war verzögert und die Aktivität der sauren Phosphatase in allen vergleichbaren Blättern geringer.

#### Schrifttum

- BADUROWA M., GUMIŃSKI S. & SUDER-MORAW A. 1967. Die Wirkung steigender Konzentrationen von Natriumhydrogenkarbonat in Wasserkulturen und die Gegenwirkung des Na-Humats. — Biol. Plant. 9: 92—101.
- BELOSERSKI A. N. & PROSKURJAKOW N. I. 1956. Praktikum der Biochemie der Pflanzen. — Hochschulbücher für Biologie 2. — Berlin.
- BIBER W. & MAGASINER K. 1951. Über die Wirkung von Humin- und Fulvosäuren auf die Atmung von isoliertem Pflanzengewebe. — Ber. Akad. Wiss. UdSSR 76, Nr. 4: 609 (zit. n. KONONOWA M. M. 1958. Die Humusstoffe des Bodens. — Berlin).
- CHAMINADE R. & BLANCHET R. 1953. Action stimulante de l'humus sur le développement et la nutrition minérale des végétaux dans le sol. — C. r. Acad. Sci. Paris 236: 119—121.
- CHRISTEWA L. A. 1953. Pedology 10: 46 (zit. n. FLAIG 1955).
- D'YAKONOVA K. V. 1962. Eisen-Humus Komplexe und deren Bedeutung in der Pflanzenernährung. — Pochvovedenie 1962, H. 7: 19—25. (Nach Ref.: Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde 108: 258 (1965)).
- FLAIG W. 1955. Über den Einfluß von Spuren von Humusstoffen bzw. deren Modellsubstanzen auf das Pflanzenwachstum. — Landwirtsch. Forsch. 8: 133—139.
- FLAIG W., SCHARRER K. & SCHOLL G. 1957. Zur Kenntnis der Huminsäuren. 16. Über den Einfluß von Thymohydrochinon als Modellsubstanz von Humusstoffen auf die Aktivität verschiedener Enzyme des Roggens. — Z. Pflanzenernähr. Düng. Bodenkunde 76: 201—209.
- GAILHOFER M. 1969. Wirkungen von Huminsäure auf *Solanum lycopersicum* L. — Diss. Graz.
- GASPAR T. & XHAUFFLAIRE A. 1967. Effect of kinetin on growth, auxin catabolism, peroxidase and catalase activities. — Planta 72: 252—257.
- GUMIŃSKI S., GUMIŃSKA Z. & SULEJ J. 1965. Effects of humate, agar-agar, and EDTA on the development of tomato seedlings in aerated and non-aerated water cultures. — J. exper. Bot. 16: 151—162.
- HAMPE P. 1938. Les solutions nutritives pour cultures dans l'eau. — Jardinage 26: 23 (zit. n. GUMIŃSKI, GUMIŃSKA & SULEJ 1965).
- HASKINS F. A. 1955. Changes in the activities of several enzymes during germination and seedling development in corn (*Zea Mays* L.). — Plant Physiol. 30: 74—78.
- HILITZER A. 1932. Über den Einfluß der Humusstoffe auf das Wurzelwachstum. — Beih. Bot. Cbl. 49 (I): 467—495.

- HOFFMANN P. 1964. Die Chlorophyllbildung in Weizenkeimpflanzen unter dem Einfluß von Gibberellin- und Huminsäure. — Ber. dt. bot. Ges. 77: 124—133.
- HUGGINS Ch. & TALALAY P. 1945. Sodium phenolphthaleinphosphate as a substrate for phosphatase tests. — J. biol. Chem. 159: 399—410.
- KAUL R. 1962. Über die Ursachen der Wachsförderung von *Stellaria media* durch Rottesubstanz im Boden. — Beitr. Biol. Pfl. 37: 165—181.
- KERSTING F. 1939. Zur Frage der Kationenwirkung auf die lebende Pflanzenzelle. — Jb. wiss. Bot. 87: 706—749.
- KLOFT W. 1960. Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengewebe. 1. — Z. angew. Ent. 45: 337—381.
- KOCK P. C. de 1955. Influence of humic acids on plant growth. — Science 121: 473—474.
- KONONOWA M. M. & PANKOWA N. A. 1950. Die Wirkung der Humusstoffe auf das Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen. — Ber. Akad. Wiss. UdSSR 73, Nr. 5 (zit. n. KONONOWA M. M. 1958. Die Humusstoffe des Bodens. — Berlin).
- LIBBERT E. 1953. Die Wirkung der Alkali- und Erdalkalitionen auf das Wurzelwachstum unter besonderer Berücksichtigung des Ionenantagonismus und seiner Abhängigkeit von Milieufaktoren. — Planta 41: 396—435.
- NASON A., OLDEWURTEL H. A. & PROPST L. M. 1952. Role of micronutrient elements in the metabolism of higher plants. — Arch. Biochem. Biophys. 38: 1—13.
- PRÁT S. 1961. Literatura o humusu. — Praha.  
— 1962. The effect of humus substances on regeneration of plants. — In: PRÁT S. & RYPÁČEK V. Studies about humus, 223—234. — Prague.
- PRICE C. A. 1968. Iron compounds and plant nutrition. — Ann. Rev. Plant Physiol. 19: 239—248.
- SAALBACH E. 1956. Der Einfluß von Huminsäuren auf die Nährstoffaufnahme der Pflanzen. — Kali-Briefe, Fachgebiet 2, Pflanzenernähr., 3. Folge: 1—6.
- SCHAEFFER F., ZIECHMANN W. & ROCHUS W. 1962. Die Beeinflussung von Phosphatase-Aktivitäten durch Huminstoffe. — Naturwiss. 49: 157—158.
- SCHWARZE P. 1954. Beziehungen zwischen Peroxydasereaktion, Eiweiß-Spiegel und Chlorophyllbildung. — Planta 44: 491—502.
- SLADKÝ Z. 1959. The effect of extracted humus substances on growth of tomato plants. — Biol. Plant. 1: 142—150.  
— & TICHÝ V. 1959. Application of humus substances to overground organs of plants. — Biol. Plant. 1: 9—15.
- ŠMÍDOVÁ M. 1962. Über den Einfluß von Na-Humat auf die Oxydations-Reduktions-Prozesse in den Wurzeln von Winterweizenpflanzen. — In: PRÁT S. & RYPÁČEK V. Studies about humus, 291—304. — Prague.
- SMITH F. G. & STOTZ E. 1949. A colorimetric method for the determination of phenol oxidase in plant material. — J. biol. Chem. 179: 865—880.  
— ROBINSON W. B. & STOTZ E. 1949. A colorimetric method for the determination of peroxidase in plant material. — J. biol. Chem. 179: 881—889.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: [14\\_1\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Gailhofer Manfred Karl

Artikel/Article: [Der Einfluss von Huminsäure auf die Aktivität einiger Enzyme in Tomatenstecklingen. 69-78](#)