©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 18	Fasc. 3—4	173—197	18. 5. 1978

Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Blättern streusalzgeschädigter Linden in Wien

I. Salzgehalt und Ionenbilanz

Von

Roland ALBERT und Johann FALTER *)

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 2. Juni 1977

Zusammenfassung

1. In Blättern gesunder und — als Folge winterlicher Salzstreuung — geschädigter Linden (*Tilia cordata*) aus dem Stadtgebiet von Wien wurden die Konzentrationen der anorganischen Ionen Na^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Cl^-, $SO^2{}_4{}^-$, $NO_3{}^-$ und Phosphat sowie die organischen Säureionen Chinat, Shikimat, Malat, Citrat, Aconitat und Malonat quantitativ erfaßt.

2. Von den Salzionen wird nur Cl^- in beträchtlichem Umfang aufgenommen. Es erreicht in stark geschädigten Blättern die Größenordnung von Werten in halophilen Pflanzen. Natrium gelangt dagegen kaum in die Blätter, die gemessenen Konzentrationen bleiben größenordnungsmäßig im Durchschnittsbereich glykischer Arten. Höchstwahrscheinlich wird Na^+ in den Wurzeln und im Stamm festgehalten bzw. gegen andere Kationen ausgetauscht.

3. Offenbar als Mittel zur Aufrechterhaltung der Ionenbalance und als osmoregulatorische Maßnahme zur Verbesserung des Wasserhaushaltes nehmen die geschädigten Bäume reichlich K^+, Ca^{2+} und Mg^{2+} auf. Die Gesamtsumme der Kationen ist in stark geschädigten Blättern ca. doppelt so hoch wie in ungeschädigten Blättern von Alleebäumen und sogar dreimal so hoch wie in den Blättern eines vergleichsweise mituntersuchten Parkbaumes.

4. Die Phosphatkonzentration nimmt mit steigender Schädigung ab, Sulfat hingegen etwas zu. Nitrat läßt keine Besonderheiten erkennen.

---

*) Dr. Roland ALBERT und Dr. Johann FALTER, Institut für Pflanzenphysiologie an der Universität Wien, Dr. Karl Lueger-Ring 1, A-1010 Wien.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Insgesamt läßt sich aus der Verteilung der essentiellen Nährstoffanionen nicht auf Vorliegen einer relativen Mineralstoffmangelsituation schließen.

5. Die organischen Säuren nehmen im Frühjahr in schwach bis mittel geschädigten Blättern parallel zu den Kationen zunächst zu, während in stark geschädigten Blättern, deren Cl^--Gehalt schon im Mai sehr hoch ist, die Synthese der organischen Säuren stark eingeschränkt ist. Ende Juni, wenn bereits in gering geschädigten Blättern die Cl^--Spiegel hoch liegen, ist ein Depression der organischen Säuren bei allen Schädigungsstufen zu beobachten. Die Veränderungen der organischen Säuren werden als Ausdruck einer Regulationsmöglichkeit des Ionenhaushaltes bei unausgeglichener Ionenernährung gedeutet.

6. Die negativen Wirkungen der hohen zellulären Elektrolytkonzentrationen auf physiologische und biochemische Prozesse werden als eine Hauptursache der Blattschädigung und des frühzeitigen Einsetzens von Vergilbung und Alterung erörtert. Mögliche Auswirkungen der auf diese Weise verkürzten Vegetationszeit und der stimulierten Ionenaufnahme auf den Energiehaushalt der Bäume sowie Querverbindungen zum physiologischen Verhalten salzgestreßter krautiger Kulturpflanzen werden diskutiert.

Summary

1. The concentrations of inorganic ions Na^+, K^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, Cl^-, $SO^2{}_4{}^-$, $NO_3{}^-$, and phosphate as well as of organic anions quinate, shikimate, citrate, malate, aconitate, and malonate were measured in leaves of healthy and — by application of de-icing salts — injured lime-trees (*Tilia cordata*) in the urban environment.

2. From salt ions, only Cl is taken up in large amounts. In strongly salt injured leaves its concentrations lie in the same range as in halophytes on their natural habitats. On the other hand, sodium reaches the leaves only in negligible quantities, comparably to sodium levels in nonhalophilous species. Probably, sodium is retained and/or subjected to ion exchange processes in roots and stems.

3. To maintain the ionic balance, K^+, Ca^{2+}, and Mg^{2+} are taken up substantially in salt injured leaves with high Cl-levels. Simultaneously, enhanced uptake of ions as mean of osmotic adjustment improves the water balance of trees growing on salt affected soils with low water potential.

4. Phosphate declines with increasing salt injury whereas sulfate uptake is slightly stimulated. No significant variations of NO_3-levels at varying degrees of salt injury can be observed. Obviously, relative mineral deficiency seems to be of minor importance with respect to salt injury.

5. In slightly salt affected leaves from may 5th with relatively low Cl^--concentrations, the stimulated cation uptake is paralleled by enhanced organic acid synthesis. On the other hand, severely salt injured leaves by this time show drastically diminished levels of organic acids. A similar

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

decrease of organic anions could be observed in salt injured samples collected on june 29th, when Cl^--concentrations in the leaves are generally higher as in the spring. These variations of organic acids may be further evidence for the general importance of organic anions for ionic regulation at unbalanced mineral nutrition.

6. The unfavourable effects of high internal electrolyte concentrations on the leaf cell metabolism may be considered as one essential reason for premature leaf ageing and defoliation. The possible significance of the shortened vegetation period and of stimulated ion uptake processes in regard to the energy metabolism of salt affected trees as well as analogies to the physiological behavior of salt stressed crops are discussed.

1. Einleitung

Seit ca. 20 Jahren wird zur Eisfreihaltung der Verkehrsfläche im Stadtgebiet und auf Überlandstraßen Streusalz, in der Hauptsache NaCl, in großem Umfang aufgebracht. Bereits ab der Mitte der 60-er Jahre traten als unmittelbare Folge dieser Maßnahme sehr auffällige Schadsymptome am Straßenbegleitgrün, vor allem an der Baumvegetation auf. Die typische Salzschädigung äußert sich in rotbraun bis braun gefärbten Rand- und Spitzennekrosen, in vorzeitigem Blattwurf und Neuaustrieb von kleinen, gelbgrünen Blättern und schließlich, bei übermäßiger Salzbelastung, im Absterben ganzer Kronenbereiche. Die Kausalbeziehung dieses Krankheitsbildes zur winterlichen Salzstreuung, insbesondere die direkte Korrelation mit dem Chloridgehalt der geschädigten Blätter konnte eindeutig bestätigt werden, sie ist in der Literatur vielfach dokumentiert (Zulauf 1966, Wester & Cohen 1968, Westing 1969, Walton 1969, Fenn *et al.* 1970, Leh 1971, 1973, Blum 1974, Ruge 1974a, b, Krapfenbauer *et al* 1974, Glatzel & Krapfenbauer 1975 u. a.). Worin letztlich allerdings die unmittelbare Ursache dieser auffälligen Schädigung zu sehen ist, entzieht sich noch unserer Kenntnis, da der Mechanismus der Salzschädigung bei Nichthalophyten ganz allgemein sehr komplex ist (Westing 1969, Kreeb 1960, Ruge 1974a, Glatzel & Krapfenbauer 1975, Jennings 1976). Mehrere ineinandergreifende Faktoren sind zu berücksichtigen:

1.1. Biochemischer Aspekt. Zahlreiche Befunde über den negativen Einfluß von NaCl auf Teilreaktionen sowie auf komplexe Bereiche des Stoffwechsels (Atmung, Photosynthese, Proteinbiosynthese u. a.) legen den zwingenden Schluß nahe, daß der Intermediärstoffwechsel ganz allgemein aus dem Gleichgewicht gerät. Primäre Ursache hiefür sind salzbedingte Hemmungen von Enzymaktivitäten. Wenn nun gewisse enzymatische Reaktionen mehr, andere jedoch bei Anwesenheit hoher Ionenstärken weniger stark beeinflußt werden, könnte es zu Verschiebungen innerhalb der eingespielten Stoffwechselbahnen kommen. Zu diesem

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Problem sei auf die zusammenfassenden Darstellungen von GALE 1975, KYLIN & QUATRANO 1975 und JENNINGS 1976 verwiesen.

1.2. Osmotischer Aspekt. Die mit der Bodenversalzung verbundene Verschlechterung der physikalischen und chemischen Eigenschaften setzt wahrscheinlich die Verfügbarkeit von Wasser für die Pflanzenwurzeln — zumindest während sommerlicher Trockenperioden — herab (KREEB 1960, WESTING 1969, KRAPFENBAUER *et al.* 1974, KREUTZER 1974, GALE 1975). Ob dieser Faktor für salzbeeinflußte Alleebäume von entscheidender Bedeutung ist, muß allerdings noch offen bleiben, solange experimentelle Befunde dazu fehlen (GLATZEL, pers. Mitteilung). Zum Zeitpunkt des Blattaustriebes ist Cl^- zu einem großen Teil bereits ausgewaschen, seine Konzentration in der Bodenlösung ist relativ gering (GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Direkte osmotische Belastung der Wurzeln durch die Bodenlösung spielt somit wohl kaum eine Rolle. Störungen des Wasserhaushaltes krautiger Kulturpflanzen bei steigender Salzbelastung des Wurzelmilieus sind hingegen vielfach beschrieben worden (BERNSTEIN & HAYWARD 1958, KREEB 1960, MEIRI & POLJAKOFF-MAYBER 1969, LÖTSCHERT 1970 u. a.) Im Zusammenhang mit der unmittelbaren Blattschädigung sind auch osmotische Effekte, vor allem die durch Salzanreicherung veränderten Hydraturbedingungen in den Blattzellen diskutiert worden (KREEB 1960).

1.3. Ernährungsphysiologischer Aspekt. Durch Eintausch von Na^+ gegen andere Kationen an den zum Ionenaustausch befähigten Kolloiden des Bodens kann es zur Freisetzung und somit zur Auswaschung essentieller Nährstoffe kommen. Auch der mit steigender Versalzung verbundene Strukturverfall und die einsetzende Alkalisierung des Bodens trägt zur Verschärfung der Mineralstoffsituation bei (BERNSTEIN 1964, WESTING 1969, KREUTZER 1974, KRAPFENBAUER *et al.* 1974, GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Zusätzlich könnte die relative hohe NaCl-Konzentration in der Bodenlösung eine kompetitive Hemmung der Aufnahme essentieller Ionen verursachen.

1.4. Störung der Ionenbilanz. Als auffallendes physiologisches Merkmal der Salzschädigung an Ziergehölzen ist wiederholt ein sehr starkes Ungleichgewicht der Ionenaufnahme festgestellt worden: Cl^- gelangt in weitaus höherem Maß in die Blätter als Na^+, das offensichtlich in den Wurzeln und Stämmen festgehalten wird (WALTON 1969, LEH 1973, KRAPFENBAUER *et al.* 1974, RUGE 1974a, BLUM 1974, GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Ähnliche Phänomene sind auch bei krautigen Kulturpflanzen nach Salzbehandlung nachgewiesen worden (MEIRI & POLJAKOFF-MAYBER 1969, EPSTEIN 1972). Zur Balancierung der Elektroneutralität stehen der Pflanze zwei Wege offen: erhöhte Aufnahme von K^+, Mg^{2+} und Ca^{2+} einerseits, Verminderung der organischen Säureanionen andererseits. Vermutlich sind beide Wege nicht ganz unbedenklich: verstärkte Kationenaufnahme kostet zusätzlich Energie und führt zu einer u. U. gefährlichen Erhöhung

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der Elektrolytkonzentration in den Blättern. Rückgang der organischen Säuren andererseits bringt den Säurestoffwechsel aus dem Gleichgewicht, wodurch es zu Wachstumsdepressionen kommen könnte (DE WIT *et al.*, zit. in RAINS 1972).

1.5. Schließlich muß in der Frage der Schädigung von Alleebäumen auch die Wirkung anderer Schadstoffe berücksichtigt werden. Es ließen sich nämlich in Versuchen mit kombinierter Applikation der drei wichtigsten Umweltgifte des urbanen Ökosystems auf Pflanzen, NaCl, Pb und SO_2, vielerlei Synergismen, aber auch unerwartete Antagonismen, Überdeckungen und Wirkungsumkehrungen beobachten (vgl. dazu BURIAN 1976).

2. Material und Methodik

Die Blattproben entstammten Linden (*Tilia cordata*) vom Heumarkt (3. Wiener Gemeindebezirk) und von der Wiedner Hauptstraße (5. Bezirk). Eine Kontrollprobe wurde im Schwarzenbergpark (17. Bezirk) geerntet. Mittels Baumschere wurde jeweils ein kleinerer Ast aus vergleichbarer Höhe und Exposition abgeschnitten, die Blätter wurden abgetrennt und allenfalls von ihrem nekrotischen Rand befreit. Die lebenden Blattanteile wurden abgewogen und an Ort und Stelle in einer mit Trockeneis gefüllten Kühlbox eingefroren. Das gefriergetrocknete Material wurde wiederum gewogen, mittels Schlagmühle pulverisiert und 30 min mit kochendem aqua dest. extrahiert. An den klarzentrifugierten Extrakten wurden folgende analytische Prozeduren durchgeführt: Die Kationen wurden nach gängigen atomabsorptionsspektralphotometrischen Methoden bebestimmt. Chlorid wurde elektrochemisch, Sulfat durch kolorimetrische Titration (ALBERT & KINZEL 1973) erfaßt. Nitrat wurde in Anlehnung an Angaben von HART & FISCHER 1971 nach Reduktion über eine Cadmiumsäule als Nitrit kolorimetrisch bestimmt. Zur Erfassung der Gesamtsäure (Gesamtanionensumme) wurde ein Teil des Heißwasserextraktes kationenausgetauscht (H-Form) und mit 0,05 N CO_2-freier NaOH titriert. Für die Bestimmung der organischen Säuren wurde eine gaschromatographische Methode mit SE 52 als stationärer Phase und BSA als Silylierungsmittel gewählt (Details siehe POPP 1975). Alle Werte sind in Milligrammäquivalenten pro Liter Frischwasser ($mVal.l^{-1}$) berechnet, wodurch der beste Bezug zur tatsächlichen Konzentration der Ionen im Zellsaft hergestellt ist.

Es wurden zwei Aufsammlungen vorgenommen (7. 5. 1976 bzw. 29. 6. 1976), beiden Tagen ging jeweils eine längere Schönwetterperiode voraus. Ferner wurden am 5. 9. 1976 Blätter einer stark geschädigten Linde an der Wiedner Hauptstraße in vergilbten, jedoch noch lebenden Randteil und in grünen Mittelteil fraktioniert und getrennt analysiert. Auch in diesem Falle wurde der nekrotische Blattrand entfernt, um eine Verfälschung der Ergebnisse durch Auswaschung von Ionen zu vermeiden.

Tabelle 1
Herkunft der Proben, Zeitpunkt der Aufsammlung und Bewertung des Schädigungsgrades

Probe Nr.	Herkunft	Datum	Schädigungsgrad	Schadsymptome
0	Schwarzenbergpark	7. 5.	0	gesunder Parkbaum
1	Heumarkt	7. 5.	1	gesund, keine sichtbare Schädigung
2	Heumarkt	7. 5.	4	deutliche braune Randnekrose mit gelber Übergangszone zum grünen Mittelteil; insgesamt heller grün als Pr. 1
3	Heumarkt, derselbe Baum wie Pr. 1	29. 6.	2	erste Anzeichen der Blattrandvergilbung
4	Heumarkt, derselbe Baum wie Pr. 2	29. 6.	5	breiter nekrotischer Rand, besonders im Spitzenbereich. Erhebliche Chlorosen, v. a. in den randnahen Intercostalfeldern
5	Wiedner Hauptstraße	7. 5.	1	gesund, keine sichtbare Schädigung
6	Wiedner Hauptstraße	7. 5.	2	erste Anzeichen der Blattrandvergilbung
7	Wiedner Hauptstraße	7. 5.	3	deutlicher gelber Blattrand, fallweise schon nekrotisch; erste Anzeichen von Chlorosen in den randnahen Intercostalfeldern
8	Wiedner Hauptstraße	29. 6.	1	gesund, keine sichtbare Schädigung
9	Wiedner Hauptstraße, derselbe Baum wie Pr. 6	29. 6.	3	deutlicher gelber Blattrand, Beginn der Randnekrosen und Chlorosen in den Intercostalfeldern
10	Wiedner Hauptstraße, derselbe Baum wie Pr. 7	29. 6.	4	deutliche Randnekrose mit gelber Übergangszone zum grünen Mittelteil; vereinzelte Chlorosen in den randnahen Intercostalfeldern

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

3. Ergebnisse

Zur Orientierung sind in Tabelle 1 alle untersuchten Proben, ihre Herkunft und die daran beobachteten visuellen Schadsymptome zusammengestellt. Die Bewertung des Schädigungsgrades erfolgte in Anlehnung an GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Da zum Zeitpunkt der zweiten Aufsammlung (29. 6.) die ungeschädigte Kontrolle aus der Wiedner Haupt-

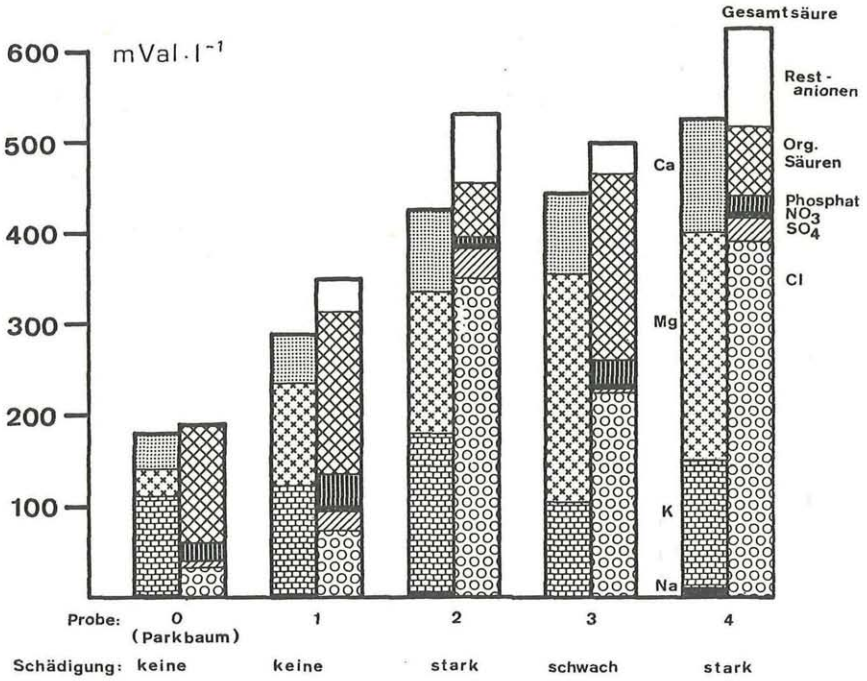

Abb. 1. Ionenkonzentrationen in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden aus dem Schwarzenbergpark und vom Heumarkt. Proben 0, 1 und 2: Aufsammlung vom 7. Mai; Proben 3 und 4: Aufsammlung vom 29. Juni

straße (Probe 5) bereits erhebliche Schadsymptome aufwies, wurde als Kontrolle ein anderer Baum gewählt (Probe 8).

Die Abbildungen 1 und 2 geben einen Gesamtüberblick über die Ionenzusammensetzung in den Blättern bei unterschiedlicher Salzschädigung. Die Konzentrationen der Kationen bzw. Anionen sind jeweils zu einem Doppelblockdiagramm zusammengefaßt. Die Gesamthöhe des Anionenblocks (rechts) entspricht der Gesamtsäure, also der Gesamtanionensumme, die durch Titration des kationenausgetauschten Heißwasserextraktes mit NaOH erhalten wurde. Der Wert ist zumeist höher

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

als die Summe der analytisch erfaßten Anionen, einerseits, weil die vielen, in geringer Konzentration vorliegenden anionischen Zellsaftbestandteile nicht erfaßt wurden, andererseits, weil doch Ungenauigkeiten der unterschiedlichen analytischen Methoden zu berücksichtigen sind. Die Differenz zwischen Gesamtsäure und Kationensumme (links) kann z. T. durch das Vorliegen freier Säure erklärt werden. Der Übersichtlichkeit halber sind die organischen Säureanionen nur summarisch dargestellt, ihre jeweiligen Konzentrationen gehen aus der Abb. 4 hervor.

3.1. Kationen

Die Gesamtkationenkonzentrationen in den Blättern der Alleebäume aus dem Stadtbereich liegen in jedem Falle, auch bei Fehlen einer sicht-

Tabelle 2

Veränderung des Gesamt-Kationengehaltes in den Blättern geschädigter Bäume bezogen auf ungeschädigte Blätter = 100. Zum Vergleich sind Na^+- und Cl^--Konzentrationen in mVal. l^{-1} angegeben (*kursiv*).

	Heumarkt		Wiedner Hauptstraße			
Probe Nr.	2 (7. 5.)	4 (29. 6.)	6 (7. 5.)	7 (7. 5.)	9 (29. 6.)	10 (29. 6.)
Schädigung	stark	stark	schwach	mittel	mittel	stark
K^+.	148	133	177	155	155	77
Mg^{2+}	139	101	115	135	97	143
Ca^{2+}	170	143	92	99	111	152
Na^+	*3,8*	*11,3*	*3,9*	*7,5*	*1,4*	*1,3*
Cl^-	*350*	*391*	*142*	*233*	*333*	*348*

baren Schädigung, deutlich über den Werten der ungeschädigten Kontrolle aus dem Schwarzenbergpark. Mit steigender Schädigung nimmt die Kationensumme noch weiter zu (Abb. 1 und 2). Ganz offensichtlich ist als Gegenmaßnahme zum Ausgleich der Ionenbilanz bei starker Chlorideinschwemmung die Aufnahme aller Kationen (außer Natrium) stimuliert. Na^+ gelangt dagegen in erstaunlich geringen Mengen in die Blätter, selbst bei sehr starker Schädigung (vgl. dazu Abb. 1 und 2, Proben-Nr. 2, 4, 7, 9 und 10). In Tabelle 2 ist die prozentuelle Zunahme der Kationen in geschädigten Bäumen dargestellt (die ungeschädigten Proben sind jeweils 100 gesetzt). Die ungleichmäßige Förderung der einzelnen Kationen (einmal wird hauptsächlich K^+, einmal mehr Ca^{2+} und Mg^{2+}, oder beide, aufgenommen) könnte mit unterschiedlichen Kationenverhältnissen im Wurzelmilieu zusammenhängen, da die Stadtböden sicherlich sehr heterogen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

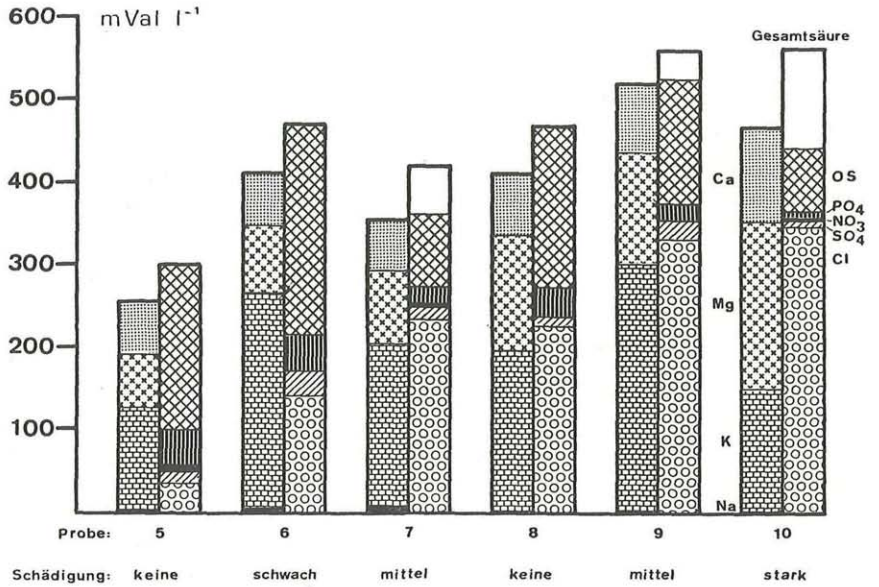

Abb. 2. Ionenkonzentrationen in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden von der Wiedner Hauptstraße. Proben 5, 6 und 7: Aufsammlung vom 7. Mai; Proben 8, 9 und 10: Aufsammlung vom 29. Juni.

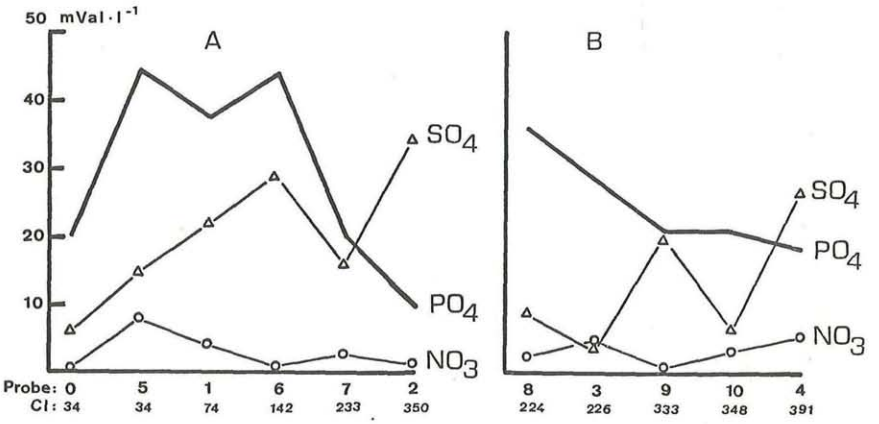

Abb. 3. Phosphat-, Nitrat- und Sulfat-Konzentrationen in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden. Die Proben sind nach steigendem Schädigungsgrad angeordnet. Zum Vergleich ist jeweils die Cl^--Konzentration (in $mVal.l^{-1}$) angeführt. A: Aufsammlung vom 7. Mai; B: Aufsammlung vom 29. Juni.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sind (Glatzel & Krapfenbauer 1975). Daneben sind die Schwankungen möglicherweise auch Ausdruck einer ungleichmäßigen Verteilung der Mineralstoffe in den Blättern eines Baumes, die je nach Exposition und morphologischen Gegebenheiten einer ungleichmäßigen Mineralstoffzufuhr unterliegen. Ausschlaggebend hiefür könnte vor allem die Versorgung durch unterschiedliche Wurzelbereiche sein, die jeweils voneinander abweichenden chemischen Umgebung ausgesetzt sein könnten. Auch unterschiedliche Transpiration könnte die Verschiedenartigkeit der Mineralstoffverhältnisse mitbestimmen.

Tabelle 3 zeigt die Veränderungen aller vier Kationen mit zunehmendem Blattalter. Die ungeschädigten Proben aus der Wiedner Hauptstraße (5 und 8) können nur mit Vorbehalt miteinander verglichen werden, da sie zwei verschiedenen Bäumen entnommen wurden. Zum Vergleich sind wiederum die Cl^--Konzentrationen mit angeführt. Der Natriumgehalt verändert sich kaum, es scheint so gut wie gar nicht in die Blätter eingeschwemmt zu werden. Die in fast allen Proben — besonders bei den etwas stärker geschädigten — deutlich zu verfolgende Kaliumabnahme könnte bereits Folge der mit einsetzender Alterung bedingten aktiven Rückverlagerung sein (vgl. dazu Fischer 1967, Albert 1975). Für Ca^{2+} und Mg^{2+} ist dagegen eine starke Zunahme festzuhalten. Grund hiefür ist einerseits sicherlich die passive, transpirationsabhängige Einschwemmung dieser Ionen, andererseits könnten auch zusätzliche aktive Aufnahmevorgänge zur Kompensation des ständig ansteigenden Cl^--Spiegels mit im Spiele sein. Mit Werten um 250 mVal. l^{-1} erreicht die Mg^{2+}-Konzentration bereits bedenklich hohe, eventuell schon toxische Werte.

3.2. Anionen

3.2.1. Chlorid

Chlorid reichert sich in den Blättern salzgeschädigter Bäume in viel stärkerem Ausmaß an als Natrium.

Darauf ist in der Literatur wiederholt hingewiesen worden (siehe Einleitung, Pkt. 4). Interessant ist, daß auch in den Blättern des gesunden Parkbaumes in nicht unbeträchtlichem Maße Chlorid gespeichert wird. Anscheinend spielt Chlorid schon im „normalen" Ionenhaushalt von Linden (wie ja auch in vielen anderen nichtalophilen Arten, vgl. dazu Schnurbein 1967 und Lew 1974) eine gewisse Rolle. Bereits bei schwachem bis mittlerem Schädigungsgrad (Probe 7 und 9), sowie in Blättern, die aufgrund ihres gesunden Aussehens als „ungeschädigte" Kontrolle gewählt wurden, liegen am 29. 6. die Cl^--Konzentrationen, und parallel dazu auch die Gesamtsalzkonzentrationen (Gesamtsäure) im Bereich vieler Halophyten an ihrem natürlichen Salzstandort (Albert & Kinzel 1973, Albert & Popp 1977). Mit zunehmendem Schädigungsgrad steigt der Cl^--Gehalt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

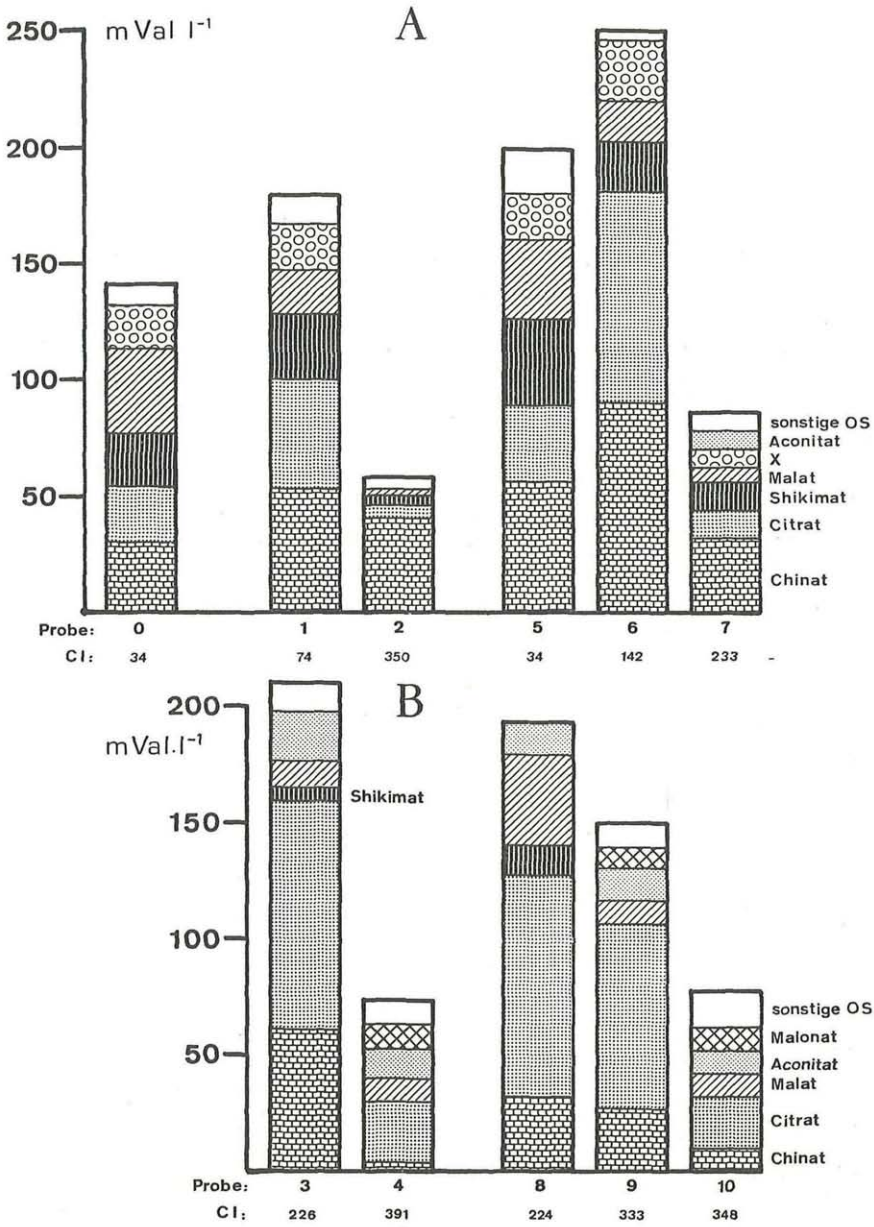

Abb. 4. Verteilung der organischen Säuren in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden. Probe 0: Schwarzenbergpark, Proben 1 bis 4: Heumarkt, Proben 5 bis 10: Wiedner Hauptstraße. Zum Vergleich ist jeweils die Cl-Konzentration (in mVal.1^{-1}) angeführt. A: Aufsammlung vom 7. Mai; B: Aufsammlung vom 29. Juni.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

noch weiter an und erreicht in Extremfällen mit über 350 mVal. l^{-1} Werte, die diejenigen in halophilen Pflanzen sogar übersteigen, wenn man von typischen Cl^--Halophyten (etwa den Gänsefußgewächsen) absieht. Die Bäume können also dem Cl^- im Gegensatz zu Na^+ kaum Barrieren entgegensetzen.

3.2.2. Nitrat, Phosphat und Sulfat

Aus Abb. 3 gehen die Veränderungen hervor, die die Konzentrationen aller übrigen anorganischen Anionen bei steigender Salzbelastung (also steigendem Cl^--Gehalt) erfahren. Absolut sind die Konzentrationen aller drei essentiellen Anionen sehr viel niedriger als die des Cl^-. Phosphat nimmt mit steigender Schädigung etwas ab. Die erhöhten Sulfatwerte der geschädigten Blätter könnten damit zusammenhängen, daß dem üblichen Streusalz 0,2—0,3% Ca- und $MgSO_4$ beigemengt ist. Aus dem Verhalten von Nitrat läßt sich kaum etwas herauslesen. Interessant ist, daß die völlig ungeschädigte Linde (Probe 0), die im Schwarzenbergpark sicherlich guten Lebensbedingungen ausgesetzt ist, bezüglich der Konzentrationen aller drei Anionen sehr niedrig liegt. Das scheint darauf hinzudeuten, daß die Nährstoffsituation der Alleebäume im Stadtgebiet an und für sich gut ist.

3.2.3. Organische Säureanionen

Das Säuremuster der Linden umfaßt in der Hauptsache Chinat und Shikimat als vom Phenylpropanstoffwechsel abgeleitete Vertreter, weiters Malat, Citrat und Aconitat als Vertreter von Säuren des Krebszyklus, sowie eine weiter nicht identifizierte X-Komponente, die am Gaschromatogramm zwischen Malat und Tartrat aufscheint, also vermutlich eine Säure mit 4 Kohlenstoffatomen ist. Neben diesen Hauptkomponenten ließen sich in geringen Mengen noch Fumarat, Succinat, Tartrat und — allerdings nur in geschädigten Blättern — Malonat beobachten. In Abbildung 4 sind die Hauptkomponenten graphisch dargestellt. Unter den Probenummern ist zur Information die jeweilige Chloridkonzentration vermerkt. Im jugendlichen Stadium der Blätter (Aufsammlung vom 7. 5., Abb. 4a) sind die Konzentrationen der organischen Säureanionen (besonders der Hauptkomponenten Chinat und Citrat) in den ungeschädigten bzw. nur gering geschädigten Proben gegenüber dem völlig gesunden Baum aus dem Schwarzenbergpark erhöht. Vermutlich werden zur Kompensierung der im Vergleich zur salzunbeeinflußten Kontrolle intensivierten Kationenaufnahme (Tab. 2) vermehrt organische Säuren synthetisiert. Diese Art der Ionenregulation funktioniert jedoch offensichtlich nur in Fällen geringer Salzbelastung, solange sich die Cl^--Einschwemmung in Grenzen hält. Dagegen zeigen die Bäume, die bereits am 7. 5. starke Schadsymptome (bzw. hohe Cl^--Konzentrationen) aufwiesen, einen deutlich verminderten

Tabelle 3

Konzentrationen der Kationen und organischen Säureanionen in Blättern unterschiedlich salzgeschädigter Linden. Angaben in mVal. l^{-1}; Proben Nr. 1, 2, 5, 6 und 7: Aufsammlung vom 7. 5. Proben Nr. 3, 4, 8, 9 und 10: Aufsammlung vom 29. 6. Zum Vergleich sind die Chlorid-Konzentrationen (mVal. l^{-1}) angegeben

Probe Nr.	1	3	2	4	5	8	6	9	7	10
Schädigung	ungeschädigt		stark		ungeschädigt		schwach	mittel	mittel	stark
K^+	120	104	177	138	127	194	225	300	197	149
Mg^{2+}	112	249	156	251	66	141	76	137	89	202
Ca^{2+}	54	88	92	126	65	75	60	83	64	114
Na^+	2,2	1,0	3,8	11,3	1,4	0,5	3,9	1,4	7,5	1,3
Cl^-	74	226	350	391	34	224	142	333	233	348
Chinat	53	61	41	5	56	31	91	27	32	10
Shikimat	28	5	4	1,5	38	13	22	5	12	2
Citrat	47	98	6	26	33	95	92	79	12	22
Malat	19	12	3	9	34	39	18	10	6	9
Aconitat	—	21	—	13	—	14	—	14	8	10
X (vgl. Text)	20	—	2	—	20	—	26	—	8	—
Malonat	—	—	—	10	—	—	—	9	—	9
Σ org. Säureanionen	179	209	58	74	200	193	250	151	86	78

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Spiegel an organischen Säureanionen. Die Vermutung liegt nahe, daß in diesen Fällen Chlorid die Synthese der organischen Säuren antagonistisch hemmt.

Bei der zweiten Aufsammlung (29. 6., Abb. 4b) wiederholt sich das Ergebnis vom Mai: starker Rückgang der organischen Säureanionen mit zunehmender Schädigung. Ein Unterschied besteht lediglich darin, daß die vermehrte Bildung von organischen Säuren bei mittlerer Schädigung wegfällt. Dies ist vermutlich die Folge der starken antagonistischen Beeinflussung der Säuresynthese durch die zu diesem Zeitpunkt schon viel ausgeprägtere Cl^--Akkumulation.

Interessant ist auch ein Blick auf die Veränderungen, denen die einzelnen Säurekomponenten mit zunehmendem Blattalter unterliegen. Grundsätzlich sind diese Veränderungen in ungeschädigten und geschädigten Bäumen gleich, nur ist im zweiten Fall aufgrund der höheren Absolutkonzentrationen das Ausmaß der Veränderungen viel deutlicher zu beobachten. Tabelle 3 gibt einen Überblick über den zeitlichen Verlauf dieser Veränderungen. Chinat und Shikimat gehen in allen Fällen zurück. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß zum Zeitpunkt der zweiten Aufsammlung (Ende Juni) die intensive frühsommerliche Ligninsynthese bereits im Abklingen begriffen ist und beide Säuren ja als Abkömmlinge des Phenylpropanstoffwechsels mit der Bildung von Ligninvorstufen zusammenhängen. Die Veränderungen des Malats, dem an und für sich geringe quantitative Bedeutung zukommt, sind uneinheitlich, dagegen nimmt Citrat relativ stark zu, auch in den Fällen ausgeprägter Salzschädigung. Als Besonderheit ist dann noch festzuhalten, daß eine X-Komponente nur zum Zeitpunkt der Mai-Aufsammlung, Aconitat dagegen nur in den Proben der zweiten Aufsammlung (Ende Juni) aufscheint. Beide Komponenten werden jeweils in ungeschädigten Blättern vermehrt gebildet. Malonat schließlich taucht nur bei starker Salzschädigung auf, vermutlich als Folge fehlgeleiteter Stoffwechselwege. Insgesamt gesehen nimmt mit fortschreitendem Alter die Gesamtsumme der organischen Säuren nur schwach zu bzw. sie bleibt gleich. Nur im Fall der im Mai schwach, im Juni schon mittelstark geschädigten Linde aus der Wiedner Hauptstraße (Proben 6 und 9) ließ sich ein drastischer Abfall beobachten.

3.2.4. Ionenkonzentrationen im vergilbten Blattrand und im grünen Mittelteil stark geschädigter Blätter

Am 5. 9. 1976 wurden Blätter mit starken Schadsymptomen nach Entfernung des toten Blattrandes in einen vergilbten und einen grünen Anteil getrennt und gesondert aufgearbeitet. Die auch an unterschiedlich stark geschädigten Blättern verschiedener Bäume gefundenen typischen Unterschiede in der Ionenzusammensetzung ließen sich auch beim Vergleich der beiden Blattfraktionen aufdecken. In Tabelle 4 sind die Ergebnisse

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

zusammengestellt. Die Chlorid-Konzentration im vergilbten Blattrand ist wesentlich höher als im grünen Mittelteil. Wahrscheinlich steht also die ungleichmäßige Verteilung der mit dem Transpirationsstrom in das Blatt eingeschwemmten Cl^--Ionen (und der entsprechenden Begleitkationen) in ursächlichem Zusammenhang mit der vom Rand her einsetzenden Chlorosen- bzw. Nekrosenbildung. Zu ähnlichen Feststellungen gelangten auch FENN *et al.* (1970) in ihren Experimenten mit *Persea americana* (der

Tabelle 4

Ionenkonzentrationen im grünen und vergilbten Teil stark geschädigter Lindenblätter (in mVal. l^{-1}); der nekrotische Blattrand wurde vorher entfernt

	grün	vergilbt
Chlorid	230	420
Nitrat	2,5	4,0
Sulfat	16	19
Phosphat	39	19
Σ anorg. Anionen	287,5	462,0
Chinat	5	6
Shikimat	3	2
Citrat	57	24
Malat	28	8
Aconitat	17	13
Tartrat	7	13
X (vgl. Text)	9	9
Malonat	9	15
Σ org. Anionen	135	90
Na^+	1,5	4,4
K^+	128	194
Mg^{2+}	174	212
Ca^{2+}	117	160
Σ Kationen	420,5	570,4
Σ Anionen	423,5	552,4

Avocadobirne). Erhöhung der Kationen, Depression der organischen Säuren sowie der Phosphatkonzentration als Reaktion auf die vermehrte Cl^--Einschwemmung in die randnahen Blattbereiche stehen in Einklang mit den oben angeführten Ergebnissen an unterschiedlich stark geschädigten Blättern verschiedener Bäume. Auch Stimulierung des Malonats als Anzeichen eines gestörten Säurestoffwechsels ließ sich beobachten. Die Nitratkonzentration ist insgesamt sehr niedrig, höchstwahrscheinlich setzt zu diesem Zeitpunkt (Anfang September) bereits die Rückverlagerung der essentiellen Mineralstoffe ein. Der verminderte Gehalt an organischen

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Säuren im gelben Blattrand könnte eventuell darauf hindeuten, daß mit fortschreitender Cl^--Akkumulation bereits in der Vakuole deponierte Säureanionen wieder abgebaut werden. Dafür sprechen auch die Befunde über den drastischen Säureabbau, der sich an Proben aus der Wiedner Hauptstraße beobachten ließ (Tab. 3, Proben Nr. 6 bzw. 9). Dies wäre bemerkenswert in Hinblick auf die Funktion der organischen Säuren als „Puffer" ungünstiger einseitiger Ionenversorgung.

4. Diskussion

Stimulierte Kationenaufnahme in Verbindung mit Cl^--Akkumulation bei salzbeeinflußten Wild- und Kulturpflanzen ist vielfach beobachtet worden und ist als eine Möglichkeit der osmotischen Anpassung (engl. osmotic adjustment) in die Literatur eingegangen (Bernstein 1961, 1963, Gale *et al.* 1967, Meiri & Poljakoff-Mayber 1969). Demgegenüber spielt — zumindest bei höheren Pflanzen — die Anhäufung organischer Substanzen, in erster Linie löslicher Kohlenhydrate, als osmoregulatorische Maßnahme eine wesentlich bescheidenere Rolle (vgl. dazu Bernstein 1963, Levitt 1972). Der mit steigender Elektrolytkonzentration in den Blättern verbundene Abfall des osmotischen Potentials erleichtert die Wasseraufnahme der Bäume bei einer infolge Bodenversalzung möglicherweise erhöhten Bodensaugkraft.

Für Salzpflanzen, deren Wurzeln ständig niedrigem Wasserpotential ausgesetzt sind, ist massive Salzaufnahme und die damit verbundene Anpassung an hohe zelluläre Ionenkonzentrationen geradezu eine ökophysiologische Notwendigkeit. Kulturexperimente haben gezeigt, daß auch bei Halophyten die Salzaufnahme bei Erhöhung der Salzkonzentration im Wurzelmilieu intensiviert wird. Es ist daraus abgeleitet worden, daß das Phänomen der Osmoregulation, des „osmotic adjustment", bei Halophyten und Nichthalophyten prinzipiell gleich ist (Levitt 1972, Waisel 1972, Caldwell 1974), Auch Rozema (1976) findet beim Vergleich glykischer und halischer *Juncus*-Arten nur graduelle, jedoch keine grundsätzlichen Unterschiede bezüglich ihrer Osmoregulation. Vermutlich ist auch die an salzbeeinflußten Alleebäumen mit steigender Salzbelastung beobachtbare Mehraufnahme von Kationen (eigene Werte und Leh 1973) als Ausdruck dieses osmoregulatorischen Phänomens zu verstehen.

Angesichts der beobachteten sehr hohen Cl^--Konzentrationen darf angenommen werden, daß Chlorid wohl einer passiven Einschwemmung unterliegen könnte, zu einem nicht unbeträchtlichen Anteil jedoch auch aktiv aufgenommen wird. Diese Vermutung wird durch die Tatsache gestützt, daß auch der völlig salzunbeeinflußte Parkbaum nennenswerten Cl^--Gehalt aufweist, daß also ein Cl^--spezifisches Ionenaufnahmesystem vorhanden ist, das Cl^- auch aus sehr verdünnten Bodenlösungen metabolisch aufzunehmen imstande ist. Liegt dann die Cl^--Konzentration in

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

der Bodenlösung bei Salzbelastung entsprechend höher, so wird dieses gut eingespielte Cl^--Aufnahmesystem den Pflanzen sogar zum Verhängnis und es kommt zu starker Cl^--Akkumulation in den Blättern. Auch wenn man annimmt, daß ein mehr oder weniger großer Anteil der Kationen passiv mit aufgenommen wird, so ist die mit steigender Salzschädigung intensivierte Ionenaufnahme sicherlich mit einem erheblichen Mehraufwand an Stoffwechselenergie verbunden, was zu einer Verschlechterung der Energiebilanz und somit auf lange Sicht zu einer Wachstums- und Produktionsverminderung beitragen könnte, da zusätzlich Assimilationsprodukte als Atmungssubstrat in die Wurzeln abgeleitet werden müssen. Es gibt Indizien dafür, daß die Atmung, oder zumindest wichtige Teilschritte, in den Wurzeln bzw. Keimlingen salzbeeinflußter Pflanzen nicht oder nur wenig beeinträchtigt ist, ja u. U. sogar stimuliert wird (Miller & Evans 1956, Nieman 1962, von Willert 1974). Auch Regulationsprozesse, welche eine Zunahme der Mitochondrienzahl mit steigender Salinität steuern (Hecht-Buchholz *et al.* 1971) unterstreichen die Notwendigkeit einer Aufrechterhaltung der Energieproduktion in den Wurzeln bei Salzstreß, in erster Linie wohl deshalb, damit osmoregulatorische Ionenaufnahme-Prozesse weiterlaufen können. Auf die vermutlich nicht unbeträchtliche energetische Mehrbelastung als Preis der für die Wasserbilanz günstigen Osmoregulation hat vor allem Caldwell (1974) hingewiesen. Wieviel Energie, die sonst für Wachstumsprozesse genutzt werden könnte, diese zusätzliche Ionenaufnahme allerdings verbraucht, ist noch völlig unklar, zumal auch die Diskussion über den Anteil der passiven, auf Diffusion durch das Plasmalemma der Rindenzellen beruhenden, bzw. den Anteil der energiebedürftigen aktiven Ionenaufnahme noch nicht abgeschlossen ist. Die experimentelle Prüfung des quantitativen Verhältnisses diese beiden Prozesse ist sicherlich mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden.

Vermutlich wird auch Natrium neben den übrigen Kationen in die Wurzeln mit aufgenommen, es wird dann jedoch entlang des Transportweges im Xylem der Wurzel und des Stammes offensichtlich festgehalten und wahrscheinlich gegen andere Kationen ausgetauscht. Die im Vergleich zum Chlorid wesentlich geringere Natrium-Aufnahme in die Blätter salzgeschädigter Ziergehölze ist vielfach dokumentiert worden (Walton 1969, Leh 1973, Blum 1974, Ruge 1974, Krapfenbauer *et al.* 1974, Glatzel & Krapfenbauer 1975). Fixierung von Natrium in den Wurzeln und unteren Stengelpartien von salzempfindlichen Kulturpflanzen ist wiederholt beobachtet worden (Zusammenfassung bei Epstein 1972). Yeo *et al.* 1977 diskutierten aufgrund ihrer Untersuchungen mittels Röntgen-Mikroanalyse über Na^+-, K^+-Kompartimentierung die Möglichkeit, daß bei Na^+-ausschließenden Arten (etwa Mais) Natrium im älteren Wurzelbereich aktiv aus den Gefäßen in die umgebenden Zellen des Zentralzylinders aufge-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nommen und gegen Kalium ausgetauscht wird, welches dann als Gegenion zu Chlorid in die Blätter gelangt. So kann die Ionenbilanz gewahrt und das Blatt vor schädlicher Na^+-Überschwemmung geschützt werden, zumindest solange die Austauschkapazität für Kalium nicht erschöpft ist. Wir dürfen vermuten, daß ähnliche Regelationsmechanismen auch bei vielen Bäumen, darunter Linden, am Werke sind. Diese Schutzmaßnahme der Pflanzen gegenüber dem Natrium kann eventuell als Indiz dafür gewertet werden, daß Anpassung an hohe Na^+-Konzentrationen in den Blättern ein schwerwiegenderes physiologisches Problem darstellt als die Anpassung an hohe Cl^--Spiegel, das von nur relativ wenigen halophilen Arten, darunter vor allem von ausgesprochen natrophilen Pflanzenfamilien, wie etwa den Chenopodiaceen, gelöst wurde. Dazu sei bemerkt, daß das Natrium im Ionenhaushalt nichthalophiler Arten unter Normalumständen so gut wie keine Rolle spielt. Die K : Na-Äquivalenzverhältnisse dieser Arten bewegen sich im Durchschnitt zwischen 50 und 500 (Horak & Kinzel 1970). Demgegenüber liegt auch in Pflanzen salzunbeeinflußter Standorte der Cl-Gehalt wesentlich höher. Der Anteil des Chlorids an der Gesamtanionenkonzentration beträgt im Durchschnitt 15—20%, in Extremfällen über 50% (Schnurbein 1967, Lew 1974). Andererseits sind nicht alle glykischen Pflanzenarten, soferne sie an ihrem natürlichen Standort auf salzbeeinflußte Substrate verschlagen werden, in der Lage, Natrium auszuschließen. Wie eigene Befunde (Albert 1971) und Angaben von Iljin 1932 und Önal 1965 zeigen, gelangt in vielen Nichthalophyten neben Chlorid auch Natrium in nahezu äquivalenten Mengen in die Blätter. Gleichzeitig ist der Gehalt an den übrigen Kationen, vor allem an Kalium, wahrscheinlich infolge antagonistischer Beeinflussung ihrer Aufnahme vermindert, ohne daß es zu sichtbaren Schadsymptomen kommt.

In der Diskussion um die vermehrte Kationenaufnahme muß neben der günstigen Wirkung auf die Wasserversorgung auch die Bedeutung zur Aufrechterhaltung der Ionenbilanz herausgestrichen werden. Die Cl^--Akkumulation kann zunächst durch vermehrte Kationenaufnahme ausgeglichen werden. Die bei steigender Salzbelastung zu beobachtende sehr starke Zunahme der Gesamtsalzkonzentration bleibt aber wahrscheinlich nicht ohne negative Auswirkungen auf den Stoffwechsel. Hohe Elektrolytkonzentrationen hemmen ganz allgemein enzymatische Reaktionen und komplexe Prozesse des Stoffwechsels (vgl. dazu Levitt 1972, Kylin & Quatrano 1974, Jennings 1976). Erreicht die Chloridkonzentration in stark geschädigten Blättern sehr hohe Werte, dann ist neben der Kationenakkumulation auch ein Rückgang der Konzentration der organischen Säureanionen zu beobachten (siehe Abb. 4 und Tab. 3). Der Rückgang der organischen Säureanionen erscheint als Regulationsmechanismus des Ionengleichgewichtes insoferne zunächst günstig, als dadurch allzustarke, eventuell schon toxische Kationenakkumulation etwas abgefangen werden

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

kann. Die Möglichkeit einer Ionenregulation auf der Ebene der organischen Säuren ist vor allem für Salzpflanzen dokumentiert: so hängt die Synthese von Oxalat bei halophilen Vertretern der Chenopodiaceen stark von der Cl^--Versorgung, bzw. von einem Überangebot an Kationen ab. Cl^- drängt die Oxalsäuresynthese zurück, Kationenüberschuß stimuliert sie (WAISEL 1972). Auch AUSTENFELD (1974) findet experimentelle Hinweise für die Bedeutung des Oxalats für die Ionenbilanz bei *Salicornia europaea*. Bei *Juncus*-Arten beobachtet ROZEMA (1976) einen Abfall der Hauptkomponenten Citrat und Malat mit steigender Salinität. Depression der organischen Säuren (sowie Cl-Akkumulation) ist dabei bei nichthalophilen Arten drastischer. Auch für die Rolle der organischen Säuren als Regelglieder einer unausgeglichenen Kationen-Anionenernährung bei Nichthalophyten gibt es Literaturhinweise (BERNSTEIN 1961, 1963, MEIRI & POLJAKOFF-MAYBER 1969, RAINS 1972). DE WIT (zit. in RAINS 1972) bringt reduziertes Wachstum bei Getreidepflanzen mit dem Abfall des Spiegels der organischen Säuren als Folge unausgeglichener Nährstoffgabe in Verbindung. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß die Citrat-Synthetase offensichtlich ein gut über Ionenkonzentrationen regulierbares Enzym ist (POULSEN & SARKISSIAN 1971). Schon bei relativ geringen KCl-Konzentrationen (ca. 50 bis 80 $mMol.l^{-1}$) fällt bei *in vitro* Versuchen die Aktivität gegenüber der Cl^--freien Kontrolle stark ab.

Angesichts der drastischen Depression, welche die organischen Säureanionen in sehr stark geschädigten Lindenblättern erleiden (Tabelle 3), könnte diese Störung des organischen Säure-Haushaltes bei übermäßiger Cl^--Akkumulation zumindest als ein Teilaspekt der Salzschädigung in Erwägung gezogen werden. Ob die verminderte Synthese kausal mit der schließlich zu beobachtenden Vergilbung zusammenhängt oder nur als Begleiterscheinung derselben anzusehen ist, muß einstweilen offen bleiben. Immerhin ist interessant festzuhalten, daß die besonders auffälligen breiten Rand- und Spitzennekrosen erst dann auftreten, wenn das Verhältnis anorganischer zu organischen Anionen sehr stark zu Gunsten ersterer verschoben ist.

Da osmotische Anpassung durch gesteigerte Ionenaufnahme nicht beliebig schnell und vor allem nicht in unbegrenzte Höhe einer eventuell schon toxischen Ionenstärke innerhalb des Blattes stattfinden kann, wird dadurch vermutlich der osmotische Streß bei Vorliegen hoher Bodenversalzung im Wurzelbereich nicht völlig auskompensiert. Auch scheinen nicht alle Pflanzen in gleicher Weise zur osmotischen Adaption befähigt zu sein. Die mit steigender Substratsalinität verbundenen Wachstums- und Ertragsdepressionen, die an vielen Kulturpflanzen beobachtet wurden, sind daher — wohl zu Recht — auch mit den negativen Auswirkungen des osmotischen Stresses auf den Wasserhaushalt in Zusammenhang gebracht worden oder sie wurden zumindest als Überlagerung von osmotischem

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Streß und unmittelbar toxischen Wirkungen der Salzionen gedeutet (BERNSTEIN & HAYWARD 1958, BERNSTEIN 1964, KREEB 1960 u. v. a.). Inwieweit die Wachstumsverminderungen auch als Folge der durch vermehrte Ionenaufnahme gestörten Energiebilanz mit anzusehen sind, muß noch offen bleiben. Auch bei den streusalzgeschädigten Alleebäumen spielt wahrscheinlich als Schädigungsfaktor ein osmotisch bedingter Engpaß in der Wasserversorgung eine gewisse Rolle. Die Ähnlichkeit der Schadsymptome streusalzgeschädigter Blätter mit Dürreschäden ist in der Tat auffällig und legt eine enge Verflechtung beider Faktoren nahe (WESTING 1969, KRAPFENBAUER *et al.* 1974; vgl. dazu auch JENNINGS 1976).

Die Konzentrationen der essentiellen Mineralstoffionen liegen im großen und ganzen in einem „normalen" Bereich, wenn man Werte von Freilandpflanzen zum Vergleich heranzieht. Vor allem Phosphat erreicht mit 10 bis 40 mVal.l^{-1} Konzentrationen, die denen in Wildpflanzen, darunter Halophyten, durchaus vergleichbar sind (LEW 1974, ALBERT & POPP 1977). Die mit zunehmender Salzschädigung zu beobachtende Abnahme des Phosphatspiegels (siehe Abb. 3) könnte mit der Alkalisierung des Bodens und somit mit stärkerer Festlegung dieses Nährstoffes (bei gleichzeitig reichlichem Vorhandensein von Ca^{2+} und Mg^{2+}) zusammenhängen (GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Auch Konkurrenzhemmung der Phosphataufnahme durch erhöhte Konzentration von Cl^- in der Bodenlösung könnte sich auswirken (vgl. dazu CHABRA *et al.* 1976). Natürlich kann aus den Zellsaftkonzentrationen der essentiellen Anionen alleine keineswegs auf den Ernährungszustand der Pflanzen bezüglich dieser Hauptnährstoffe geschlossen werden, da ja der überwiegende Teil hievon metabolisiert wird bzw. hauptsächlich in reduzierter Form in der Pflanze vorliegt. Immerhin läßt sich aus den in ungeschädigten und geschädigten Proben eher gleichmäßigen Gehalten ableiten, daß relativer Mineralstoffmangel sicher nicht der entscheidende Faktor der Salzschädigung ist. [1]) Auch die statistische Auswertung einer großen Zahl von Proben (GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975) ließen keine signifikanten Abweichungen des Nährstoffgehaltes in geschädigten bzw. ungeschädigten Alleebäumen (Linde und Ahorn) erkennen. Dagegen findet LEH 1973 an den gleichen Arten in Berlin einen mit zunehmendem Grad der Salzschädigung abnehmenden Gehalt der Hauptnährstoffe N, P und K und führt dies auf das vorzeitige Einsetzen von Alterungsprozessen zurück. Möglicherweise ist auch eine im Vergleich zu den Wiener Stadtböden ungünstigere Mineralstoffsituation im Boden dafür verantwortlich. Ganz allgemein ist ja anzunehmen, daß mangelnde Versorgung mit Mineralstoffen die Salztoleranz senkt, bzw. umgekehrt,

---

[1]) Gewisse Veränderungen im N-Stoffwechsel geschädigter Bäume, u. a. gelegentlich starke Verminderung des Gesamtstickstoffgehaltes sowie Störungen des Aminosäurehaushaltes ließen sich jedoch feststellen (ALBERT & FALTER, in Vorbereitung).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

daß sich bei Salzbelastung eine potentielle Mineralstoffmangelsituation früher manifestiert (vgl. dazu LANGDALE & THOMAS 1971). Man kann sehr oft beobachten, daß visuell stark geschädigte und nahezu ungeschädigte Bäume in Straßenzügen unmittelbar benachbart stehen. Bei an sich gleicher absoluter externer Salzbelastung könnte dafür die Heterogenität des Stadtbodens mit sicherlich stark schwankenden Mineralstoffgehalten und physikalischen Eigenschaften verantwortlich sein.

Eine Vielzahl von Literaturbefunden deutet darauf hin, daß sich zumindest bei ausreichender Versorgung mit Nährstoffen die Mineralstoffgehalte in den Blättern salzgestreßter Pflanzen nur geringfügig von den Gehalten in salzfrei gezogenen Kontrollpflanzen unterscheiden (GAUCH & WADLEIGH 1945, BERNSTEIN & HAYWARD 1958, BERNSTEIN 1964, LANGDALE & THOMAS 1971 u. a.). Allenfalls kommt es dabei zu Auslenkungen des Kationenhaushaltes, jedoch sind ausgesprochene Mangelsituationen bezüglich der K-, Mg- bzw. Ca-Ernährung nur in Ausnahmefällen beschrieben worden (LEVITT 1972, MATAR *et al.* 1975, RUSH & EPSTEIN 1976). Offensichtlich arbeiten die selektiven Ionenaufnahmemechanismen auch bei Salzbelastung optimal (vgl. EPSTEIN 1972), besonders diejenigen, welche für die Aufnahme der essentiellen Anionen verantwortlich sind, da N, P und S fast überhaupt nicht beeinflußt werden. BERNSTEIN (1964) führt einen gelegentlich sogar zu beobachtenden Anstieg der Konzentrationen dieser Nährstoffe in den Blättern salzbehandelter Pflanzen auf die osmotisch bedingte Wachstumsverzögerung zurück, durch die die Mineralstoffe in relativ geringerem Maße ausgenutzt werden und sich anhäufen, wenn der Nachschub einigermaßen aufrechterhalten bleibt.

5. Schlußbemerkungen

So günstig gewisse Maßnahmen (vermehrte Ionenaufnahme, Rückgang der organischen Anionen) für die Aufrechterhaltung der Wasserversorgung und des Ionengleichgewichtes sind, so scheinen sie doch infolge der damit verbundenen physiologischen und biochemischen Veränderungen sicherlich mit eine Ursache des frühzeitigen Einsetzens von Vergilbung und Alterung zu sein (vgl. dazu LEH 1973). Versuche von WILLERT & KRAMER (1972) sowie von PRISCO & O'LEARY (1972) haben eindeutig gezeigt, daß NaCl den natürlichen Ablauf der Alterung beschleunigt. Die verkürzte Lebenszeit der salzgeschädigten Blätter unserer Alleebäume muß zwangsläufig negative Auswirkungen auf die Energiebilanz des Baumes haben, weil es auf lange Sicht zu einer Assimilatverknappung kommen muß. Eine weitere Verschärfung dieser Situation ist dadurch gegeben, daß zusätzlich Energie für die Mehraufnahme von Ionen (osmotic adjustment) investiert werden muß und weil sich die hohen intrazellulären Elektrolyt-, vor allem Cl^--Konzentrationen in den geschädigten Blättern höchstwahr-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

scheinlich auch negativ auf die Photosyntheseleistung auswirken (vgl. GALE 1975).

Im Zusammenhang mit dem vorzeitigen Einsetzen von Alterungsprozessen bei Salzstreß dürften Störungen des Hormonhaushaltes, insbesondere mangelnde Nachlieferung von Cytokininen aus den Wurzeln, eine Schlüsselstellung einnehmen (BEN-ZIONI *et al.* 1967, O'LEARY & PRISCO 1970). Darüberhinaus scheint auch der Abscisinsäurehaushalt bei Salzbelastung gestört zu werden (MIZRAHI *et al.* 1971, HUBER *et al.* 1977), wobei allgemein biologisch höchst interessant ist, daß alle diese hormonellen Veränderungen auch bei osmotischem Streß und Trockenstreß auftreten (vgl. dazu HSIAO 1973, JENNINGS 1976). Diese gemeinsame Basis könnte eine Erklärung für die bei diesen Streßbedingungen ähnlichen Auslenkungen des Stoffwechsels (vor allem auf der Ebene der Proteine, Aminosäuren und Kohlenhydrate) liefern (vgl. dazu HUBER 1974). Damit ist man einen wesentlichen Schritt in der Aufklärung allgemeiner Kausalbedingungen des Streß-Metabolismus weitergekommen.

Danksagung

Herrn Doz. Dr. G. GLATZEL vom Institut für forstliche Standortsforschung der Universität für Bodenkultur sind wir für seine wertvolle Hilfe bei der Auswahl der geschädigten Linden sowie für fruchtbare Diskussionen zu Dank verpflichtet. Frau Dr. M. POPP danken wir für die Durchsicht des Manuskripts.

6. Literatur

ALBERT R. 1971. Vergleichende Untersuchungen über den Mineralstoffwechsel der Halophyten des Neusiedlerseegebietes. — Diss. Univ. Wien.

— 1975. Salt regulation in halophytes. — Oecologia 21: 57—71.

— & KINZEL H. 1973. Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). — Z. Pflanzenphysiol. 70: 138—157.

— & POPP M. 1977. Chemical composition of halophytes from the Neusiedler lake region in Austria. — Oecologia 27: 157—170.

AUSTENFELD F.-A. 1974. Untersuchungen zum Ionenhaushalt von *Salicornia europaea* L. unter besonderer Berücksichtigung des Oxalats in Abhängigkeit von der Substratsalinität. — Biochem. Physiol. Pflanzen 165: 303—316.

BEN-ZIONI A., ITAI C. & VAADIA Y. 1967. Water and salt stresses kinetin and protein synthesis in tobacco leaves. — Plant Physiol. 42: 361—365.

BERNSTEIN L. 1961. Osmotic adjustment of plants to saline media. I. Steady state. — Amer. J. Bot. 48: 909—916.

— 1963. Osmotic adjustment of plants to saline media. II. Dynamic phase. — Amer. J. Bot. 50: 360—370.

— 1964. Effects of salinity on mineral composition and growth of plants. In „Plant analysis and fertilizer problems" (ed. BOULD) 4: 25—35. — Ed. by Am. Soc. Hort. Sci.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BERNRTEIN L. & HAYWARD H. E. 1958. Physiology of salt tolerance. — Ann. Rev. Plant Physiol. 9: 25—46.

BLUM W. E. 1974. Salzaufnahme durch die Wurzeln und ihre Auswirkungen. — Eur. J. For. Path. 4: 41—44.

BURIAN K. 1976. Kombinationswirkung von Umweltgiften auf pflanzliche Organismen. — Umschau 76 (11): 351—352.

CALDWELL M. M. 1974. Physiology of desert halophytes. In „Ecology of halophytes" (ed. R. REIMOLD & W. QUEEN), pp. 355—378. — New York—London., Academic Press.

CHABRA R., RINGOET A. & LAMBERTS D. 1976. Kinetics and interaction of chloride and phosphate absorption by intact tomato plants (*Lycopersicon esculentum* MILL) from a dilute nutrient solution. — Z. Pflanzenphysiol. 78: 253—261.

EPSTEIN E. 1972. Mineral nutrition of plants. Principles and perspectives. — New York etc.: John Wiley & sons.

FENN L. B., OERTLI J. J. & BINGHAM F. T. 1970. Specific chloride injury in *Persea americana*. — Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34: 617—620.

FISCHER H. 1967. Der Mineralstofftransport. In: Handb. d. Pflanzenphysiologie (ed. RUHLAND W.) 13: 200—268. — Berlin—Göttingen—Heidelberg: Springer.

GALE J. 1975. Water balance and gas exchange of plants under saline conditions. In: Plants in saline environments (ed. POLJAKOFF A. & GALE J.). — Ecological Studies 15: 168—185. — Berlin—Heidelberg—New York: Springer.

— KOHL H. C. & HAGAN R. M. 1967. Changes in the water balance and photosynthesis of onion, bean and cotton plants under saline conditions.— Physiol. Plantarum 20: 408—420.

GAUCH H. G. & WADLEIGH C. H. 1945. Effects of high concentrations of sodium, calcium, chloride, and sulfate on ionic absorption by bean plants. — Soil Sci. 59: 139—153.

GLATZEL G. & KRAPFENBAUER A. 1975. Streusalzschäden am Baumbestand der Straßen in Wien. — Institut für forstliche Standortsforschung der Universität für Bodenkultur Wien.

HART F. L. & FISCHER H. J. 1971. Modern food analysis. — Berlin—Heidelberg—New York, Springer.

HECHT-BUCHHOLZ Ch., PFLÜGER R. & MARSCHNER H. 1971. Einfluß von Natriumchlorid auf Mitochondrienzahl und Atmung von Maiswurzelspitzen. — Z. Pflanzenphysiol. 65: 410—417.

HORAK O. & KINZEL H. 1971: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. — Österr. Bot. Z. 119: 475—495.

HSIAO T. C. 1973. Plant responses to water stress. — Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 519—570.

HUBER W. 1974. Über den Einfluß von NaCl- oder Abscisinsäurebehandlung auf den Proteinmetabolismus und einige weitere Enzyme des Aminosäurestoffwechsels in Keimlingen von *Pennisetum typhoides*. — Planta 121: 225—235.

— KREUTMEIER F. & SANKHLA N. 1977. Eco-physiological studies on Indian arid zone plants. IV. Effect of sodium chloride and abscisic

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

acid on amino acid and protein metabolism in leaves of *Phaseolus aconitifolius*. — Z. Pflanzenphysiol. 81: 234—247.

ILJIN W. S. 1932. Anpassung der Halophyten an konzentrierte Salzlösungen. — Planta 16: 352—366.

JENNINGS D. H. 1976. The effects of sodium chloride on higher plants. — Biol. Rev. 51: 453—486.

KRAPFENBAUER A., GLATZEL G. & WU Z. H. 1974. Die Schädigung von Bäumen durch Auftausalze. — Die Bodenkultur 25: 54—62.

KREEB K. 1960. Salzschädigungen bei Kulturpflanzen. — Pflanzenkr., Pflanzenpathologie u. Pflanzenschutz 67: 385—399.

KREUTZER K. 1974. Bodenkundliche Aspekte der Streusalzanwendung. — Eur. J. For. Path. 4: 39—41.

KYLIN A. & QUATRANO R. S. 1975. Metabolic and biochemical aspects of salt tolerance. In: Plants in saline environments (ed. POLJAKOFF-MAYBER A. & GALE J.). — Ecological Studies 15: 147—167. Berlin—Heidelberg—New York: Springer.

LANGDALE G. W. & THOMAS J. R. 1971. Soil salinity effect on absorption of nitrogen, phosphorus, and protein synthesis by coastal Bermudagrass. — Agron. J. 63: 708—711.

LEH H.-O. 1971. Schäden an Straßenbäumen durch Auftausalze. — Gesunde Pflanzen 23 (11): 217—220.

— 1973. Untersuchungen über die Auswirkungen der Anwendung von Natriumchlorid als Auftaumittel auf die Straßenbäume in Berlin. — Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzb. (Braunschweig) 25: 163—170.

LEVITT J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. — New York—London: Academic Press.

LEW H. 1974. Vergleichende physiologische Untersuchungen an oxalathältigen Pflanzen. „Dissertationen der Universität Wien", Band 109. Hg. Verband der wissenschaftlichen Gesellschaften Österreichs.

LÖTSCHERT W. 1970. Keimung, Transpiration, Wasser- und Ionenaufnahme bei Glykophyten und Halophyten. — Oecol. Plant. 5: 287—300.

MATAR Y., DÖRING H. W. & MARSCHNER H. 1975. Auswirkungen von NaCl und Na_2SO_4 auf Substanzbildung, Mineralstoffgehalt und Inhaltstoffe bei Spinat und Salat. — Z. Pflanzenern. Bodenk. 1975, Heft 3: 295—307.

MEIRI A. & POLJAKOFF-MAYBER A. 1969. Effect of variations in substrate salinity on the water balance and ionic composition of bean leaves. — Israel J. Botany 18: 99—112.

MILLER G. W. & EVANS H. J. 1956. The influence of salts on the activity of particulate cytochrome oxidase from roots of higher plants. — Plant Physiol. 31: 357—364.

MIZRAHI Y., BLUMENFELD A., BITTNER S. & RICHMOND A. E. 1971. Abscisic acid and cytokinin content of leaves in relation to salinity and relative humidity. — Plant Physiol. 48: 752—755.

NIEMAN R. H. 1962. Some effects of sodium chloride on growth, photosynthesis, and respiration of twelve crop plants. — Bot. Gaz. 123: 279—285.

O'LEARY J. W. & PRISCO J. T. 1970. Response of osmotically stressed plants to growth regulators. — Advancing Frontiers of Plant Sciences 25: 129—139.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

ÖNAL M. 1965. Beiträge zum Halophytenproblem. — Ber. dtsch. bot. Ges. 78: 68—72.

POPP M. 1975. Mineral- und Säurestoffwechsel einiger Kulturpflanzen bei unterschiedlicher mineralischer Ernährung. — Diss. Univ. Wien.

POULSEN L. L. & SARKISSIAN I. V. 1971. On the regulation of the regulatory enzyme, citrate synthase, by salt. — Life Sciences 10/2: 91—97.

PRISCO J. T. & O'LEARY J. W. 1972. Enhancement of intact bean leaf senescence by NaCl salinity. — Physiol. Plantarum 27: 95—100.

RAINS D. W. 1972. Salt transport by plants in relation to salinity. — Ann. Rev. Plant Physiol. 23: 367—388.

ROZEMA J. 1976. An ecophysiological study on the response to salt of four halophytic and glycophytic *Juncus* species. — Flora 165: 197—209.

RUGE U. 1974a. Verteilung des osmotischen Wertes und des Chlorids in streusalzgeschädigten Roßkastanienblättern. — Angew. Bot. 48: 257—265.

— 1974b. Ursachen der Schädigung des Straßenbegleitgrüns in Städten und an Autobahnen. — Eur. J. For. Path. 4: 48—50.

RUSH D. W. & EPSTEIN E. 1976. Genotypic responses to salinity. Differences between salt-sensitive and salt-tolerant genotypes of the tomato. — Plant Physiol. 57: 162—166.

SCHNURBEIN C. VON 1967. Über den Anteil von Nitrat und Chlorid an der Zusammensetzung des Zellsaftes von Blütenpflanzen. — Flora A 158: 577—593.

WAISEL Y. 1972. Biology of halophytes. — New York—London: Academic Press.

WALTON G. S. 1969, Phytotoxicity of NaCl and $CaCl_2$ to Norway maples. — Phytopathology 59: 1412—1415.

WESTER H. V. & COHEN E. E. 1968. Salt damage to vegetation in the Washington, D.C. area during the 1966—67 winter. — Plant Disease Reporter 52: 350—354.

WESTING A. H. 1969. Plants and salt in the roadside environment. — Phytopathology 59: 1174—1181.

WILLERT D. J. VON 1974. Der Einfluß von NaCl auf die Atmung und Aktivität der Malatdehydrogenase bei einigen Halophyten und Glykophyten. — Oecologia 14: 127—137.

— & KRAMER D. 1972. Feinstruktur und Crassulaceen-Säurestoffwechsel in Blättern von *Mesembryanthemum crystallinum* während natürlicher und NaCl-induzierter Alterung. — Planta 107: 239—246.

YEO A. R., LÄUCHLI A. & KRAMER D. 1977. Ion measurements by X-ray microanalysis in unfixed, frozen, hydrated plant cells of species differing in salt tolerance. — Planta 134: 35—38.

ZULAUF R. 1966. Pflanzenschäden durch Streusalzverwendung im Winterdienst. — Straße und Verkehr 52: 519—526.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: 18_3_4

Autor(en)/Author(s): Albert Roland, Falter Johann

Artikel/Article: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Blättern streusalzgeschädigter Linden in Wien. I. 173-197