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

Phyton (Austria)	Vol. 16	Fasc. 1—4	81—99	16. 12. 1974

Über den Einfluß von SO_2 auf Pflanzenzellen

Von

Otto HÄRTEL und Sieglinde MIKLAU-GRASSL *)

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

Mit 4 Figuren

Einleitung

Wie die verschiedensten Agentien wichtige Eigenschaften des pflanzlichen Protoplasmas wie Permeabilität, Viskosität, Resistenz u. a. m. verändern, unterrichtet eine ausgedehnte Literatur (vgl. z. B. HÖBER 1947, BIEBL 1962, dort weiteres Schrifttum). Auffallenderweise liegen aber nur wenige derartige Arbeiten über zellphysiologische Wirkungen des SO_2, das heute als Schadstoff eine bedeutende Rolle spielt, vor (ANDRÉ 1934, THÜMMLER 1942). Vermögen auch Veränderungen der genannten Plasmaeigenschaften allein noch keinen unmittelbaren Aufschluß darüber zu geben, wie das betreffende Agens in der Zelle wirkt, so lassen doch Vergleiche mit anderen Agentien sowie verschiedener zellphysiologischer Kriterien untereinander Hinweise auf mögliche Angriffspunkte erwarten. Die vorliegende Untersuchung soll einige Daten beibringen, die mithelfen sollen, die oben bezeichnete Lücke zu schließen. Um Vergleiche mit den Angaben der Literatur zu ermöglichen, werden in den nachstehend angeführten Versuchen nicht wirtschaftlich wichtige Pflanzen benutzt, sondern altbewährte zellphysiologische „Versuchskaninchen" bevorzugt.

Methodik

In der Luft vorhandenes SO_2 wirkt nicht als solches auf die Protoplasten der Pflanzen, sondern in Wasser zu H_2SO_3 (schwefliger Säure) gelöst. Es werden daher keine Unterschiede zu erwarten sein, wenn statt

*) Prof. Dr. O. HÄRTEL, Schubertstraße 51, A-8010 Graz, Dr. S. MIKLAU-GRASSL, Schubertgasse 36, A-8055 Graz-Neuseiersberg.

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

gasförmigem SO_2 Lösungen von H_2SO_3 auf die Versuchsobjekte einwirken, die mit dem Partialdruck des SO_2 im Gleichgewicht stehen.

Die Lösungen verschiedenen SO_2-Gehaltes wurden nach der von uns entwickelten „Glockenmethode" hergestellt (HÄRTEL & MIKLAU 1971). Unter luftdicht abgeschlossenen Glasglocken werden Glasschälchen mit $NaHSO_3$-Lösungen verschiedener Konzentration aufgestellt. Über den Lösungen stellt sich eine von der jeweiligen Konzentration und der Temperatur abhängige SO_2-Spannung ein. Das Gas löst sich in aqua dest., das sich in einem zweiten Schälchen unter der Glocke befindet, bis sich ein von der SO_2-Spannung abhängiges Gleichgewicht $H_2SO_3 \rightleftharpoons SO_2$ einstellt. Man erhält so reine H_2SO_3-Lösungen reproduzierbarer Konzentration. In diesen Lösungen wurden die Versuchsobjekte, selbstverständlich unter der Glocke, der schwefligen Säure 24 oder 48 Stunden ausgesetzt; die Konzentration der Säure erwies sich über diesen Zeitraum als konstant, sie wurde, zweckmäßigerweise anhand eines zweiten, gleichfalls mit Wasser beschickten Schälchens, jodometrisch bestimmt. Die theoretisch zwar mögliche Angabe der Konzentration durch den pH-Wert erwies sich als nicht gangbar. Äußerlich den Objekten anhaftendes $CaCO_3$ kann in der Säure in Lösung gehen und dadurch ihren pH-Wert verfälschen; auch können sich während des Versuches geringe Mengen Schwefelsäure durch Oxyidation bilden. Auf die Konzentration der schwefligen Säure in den Versuchslösungen hat dies jedoch keinen Einfluß, weil solcherart verbrauchtes SO_3 durch Nachdiffundieren von SO_2 wieder ersetzt wird.

Obwohl Temperaturschwankungen wegen der gegenläufigen Temperaturabhängigkeit der SO_2-Spannung über der Sulfitlösung und der Löslichkeit von SO_2 in Wasser nur geringen Einfluß auf die H_2SO_3-Konzentrationen in den Versuchsschälchen haben, wurden die Versuche teils in einem annähernd temperaturkonstanten Kellerraum, teils im Thermostaten durchgeführt.

Weitere methodische Einzelheiten werden bei den einzelnen Versuchen angeführt.

Versuchsergebnisse

a) Das Eindringen von H_2SO_3 in Zellen im Vergleich zu anderen Säuren.

Schnitte anthozyanhaltiger Epidermen wurden nach kurzem Vorwässern in Lösungen von H_2SO_3 und einiger anderer Säuren gelegt, deren Konzentration so gewählt war, daß ihr pH-Wert und damit das Diffusionsgefälle freier H-Ionen zum Zellsaft bei allen gleich war. Die Zeit, die bis zum Eintreten des Farbumschlages verstreicht, stellt ein relatives Maß für die Eindringgeschwindigkeit der Säuren dar (BRENNER 1918). In der 4. Kolonne der Tabelle 1 sind die an *Zebrina pendula* beobachteten Umfärbezeiten für sieben, auf pH = 3,7 eingestellte Säuren angegeben (Versuche bei Zimmertemperatur).

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

Tabelle 1

Zebrina pendula: Umfärbe- und Absterbezeiten in Säurelösungen von pH 3,7. Zeit in Sekunden

Säure	Molekular-gewicht	1. Dissozia-tionskonstante	Umfärbe-zeit	Absterbe-
Essigsäure	60,05	$1{,}76.10^{-5}$	150	150
H_2SO_3	82,08	$1{,}74.10^{-2}$	168	230
H_2SO_4	98,08	$1{,}20.10^{-2}$	174	572
Ameisensäure	46,03	$1{,}77.10^{-4}$	210	630
Oxalsäure	126,07	$5{,}90.10^{-2}$	229	670
Weinsäure	150,09	$1{,}04.10^{-3}$	730	2510
Zitronensäure	210,14	$1{,}80.10^{-4}$	9 Std.	21 Std.

Die Umfärbezeiten folgen im wesentlichen dem Molekulargewicht, wenn auch mit erheblich steilerem Anstieg. Trotz des abweichenden Verhaltens der Ameisensäure besteht zwischen den beiden Größen eine sehr gute Korrelation von $r = 0{,}85$, während mit der Dissoziationskonstante nur ein geringer Zusammenhang besteht ($r = 0{,}31$). Auch die schweflige Säure fügt sich gut in die Reihe der untersuchten Säuren ein, sie nimmt hinsichtlich des am Anthozyanumschlag erkennbaren Eindringens in die Zelle offenbar keine Sonderstellung ein. Ähnliches läßt sich auch an anderen Versuchspflanzen feststellen. Obwohl die Umfärbezeiten bei anthozyanführenden Zellen von *Setcreasea purpurea* und besonders von *Allium cepa* allgemein wesentlich länger sind als bei *Zebrina pendula*, liegt auch bei diesen Objekten der Korrelationskoeffizient von Molekulargewicht und Umfärbezeit bei $r = 0{,}8-0{,}9$ und die in H_2SO_3 beobachteten Umfärbezeiten sind um höchstens 3% kürzer als in Schwefelsäure.

Auch bei anderen pH-Werten bleiben die Verhältnisse im wesentlichen gleich. In stärker sauren Lösungen (untersucht wurde bis pH 3,05) wird die Korrelation zwischen Umfärbezeit und Dissoziationskonstante noch weiter (bis auf $r = 0{,}1-0{,}2$) zurückgedrängt, während sie bei pH 5,7 bei wesentlich verlängerter Umfärbezeit auf $r =$ ca. 0,5 ansteigt. Mit zunehmendem pH bestimmt demnach die Dissoziation der Säure in stärkerem Maße deren Eindringen; die gute Übereinstimmung des Verhaltens der schwefligen Säure und der Schwefelsäure bleibt aber unabhängig vom pH erhalten.

Das Bild ändert sich jedoch, wenn wir die zum Absterben der Zellen erforderliche Zeit (Absterbezeit, Kolonne 5 in Tabelle 1) betrachten. In Essigsäure sterben die Zellen gleichzeitig mit dem Farbumschlag ab, aber auch in schwefliger Säure ist die Absterbezeit nur 1,36× so lang wie die Umfärbezeit. In den übrigen untersuchten Säuren überleben die Zellen

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

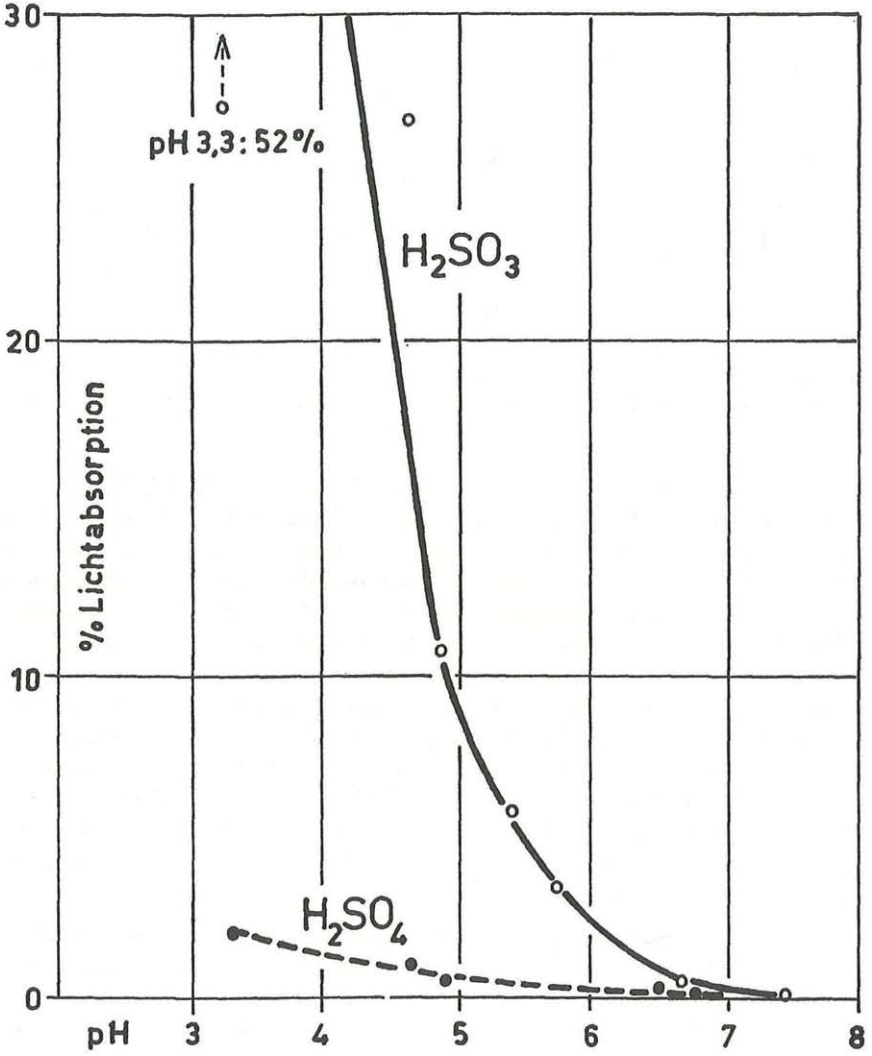

Fig. 1. Randentest. Erklärung im Text.

von *Zebrina pendula* die 2,9—3,5fache Umfärbezeit, die Schwefelsäure macht hiebei keine Ausnahme; Zellen von *Tradescantia albiflora* werden in H_2SO_3 bei pH 3,4 bereits nach 67 Sekunden abgetötet, in H_2SO_4 vom gleichen pH bleiben sie 1260 Sekunden, d. i. fast die 20fache Zeitdauer am Leben. Wie die Umfärbezeit korreliert auch die Absterbezeit gut mit dem Molekulargewicht der Säuren (r = 0,9), mit der Dissoziationskonstante hingegen bedeutend weniger (r = 0,11).

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

b) Der „Randentest"

GÄUMANN, JAAG & BRAUN 1947 und GÄUMANN & v. ARX 1947 testeten die Giftigkeit von Welketoxinen und Antibiotica anhand des Anthozyanaustrittes an roten Rüben (Randen, *Beta vulgaris*). Diejenige Konzentration des zu prüfenden Stoffes, bei der nach 24 Stunden Anthozyan aus dem Gewebe der Rüben auszutreten beginnt, stellt ein Maß für dessen Toxizität dar. Diese einfache Methode schien uns geeignet, vor allem die Wirkung von schwefliger und Schwefelsäure zu vergleichen.

Je 50 Rübenscheibchen von 7 mm ⌀ und 4 mm Dicke wurden gut ausgewaschen und in Schälchen mit jeweils 14 ml H_2SO_4 bzw. H_2SO_3 (unter der Glocke) wechselnder Konzentration 24 Stunden belassen. Die Intensität des Anthozyanaustrittes wurde gegen einen aus zerriebenen Rübenscheibchen hergestellten Standard, der die Gesamtmenge des in den Scheibchen vorhandenen Anthozyans gelöst enthielt, photometrisch bestimmt und auf diesen bezogen.

Fig. 1 zeigt den Farbaustritt in den beiden Säuren in Abhängigkeit vom pH. In Schwefelsäure ist innerhalb 24 Stunden auch bei pH 3,3 nur geringfügig Anthozyan ausgetreten, die Schädigung also minimal geblieben; in schwefliger Säure beginnt sich jedoch bereits bei pH 6 die Lösung zu röten, die Lichtabsorption steigt unter pH 5,5 steil an, ein eindeutiger Hinweis auf die bei gleicher H-Ionenkonzentration wesentlich größere Giftigkeit dieser Säure. Tabelle 2 gibt die mit steigender Konzentration von H_2SO_3 beobachteten Werte der Lichtabsorption wieder.

Tabelle 2

Randentest: Lichtabsorption in % der Vergleichslösung nach 24stündigem Verweilen in H_2SO_3-Lösungen

N H_2SO_3	Lichtabsorption
H_2O	1,8
$2{,}3.10^{-4}$	1,9
$4{,}5.10^{-4}$	2,1
$5{,}8.10^{-4}$	2,8
$6{,}6.10^{-4}$	3,9
$2{,}3.10^{-4}$	5,0
$3{,}2.10^{-3}$	12,—
$4{,}6.10^{-3}$	27,—

Das Anthozyan beginnt bei einer H_2SO_3-Konzentration von $5-6.10^{-4}$ N auszutreten, sodaß diese definitionsgemäß als der Schwellenwert für die Toxizität dieser Säure im Randentest anzusehen ist. Der pH-Wert dieser Lösung liegt mit rund pH 6 (vgl. Fig. 1) erheblich über dem theoretisch zu erwartenden Wert, da die im Vergleich zum Flüssigkeitsvolumen recht

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

große Menge der Rübenscheibchen stark puffernd wirkt, ein weiterer Hinweis dafür, daß für den Farbaustritt nicht das $H^{\cdot}$-Ion, sondern offenbar das SO_3-Ion verantwortlich ist.

c) Resistenzgradienten im *Elodea*-Blatt

WEBER 1932 sowie MODER 1932 und MEINDL 1934 konnten zeigen, daß die Zellen des Blattes von *Elodea canadensis* gegenüber verschiedenen schädigenden Agentien ungleich empfindlich sind. Nach WEBER 1932 sind gegenüber Essigsäure die Zellen der Blattspitze und die Blattzähnchen besonders empfindlich, weniger das Blattfeld, während die Zellen der Mittelrippe und der Blattbasis am längsten überleben. Gegenüber schwefliger Säure verhalten sich die *Elodea*-Blätter grundsätzlich ähnlich, doch ergeben sich, auch gegenüber Schwefelsäure, einige Unterschiede, wie Tabelle 3 und Fig. 2 zeigen.

Tabelle 3

Elodea canadensis: Absterbegradienten in 10^{-3} N H_2SO_3 und H_2SO_4

Verweildauer	H_2SO_3	H_2SO_4
5 Stunden	Spitze tot	Spitze lebend
	Basis lebend	Basis tot
24 Stunden	apikale Blatthälfte tot	Spitze lebend
	Basis lebend	Basis tot
48 Stunden	nur basales Drittel lebend	25% der Blattfläche apikal tot
72 Stunden	nur mehr Basis lebend	apikales Blattdrittel tot
96 Stunden	nur mehr Basis lebend	apikale Blatthälfte tot
144 Stunden	alle Zellen tot	nur basales Drittel lebend
240 Stunden	alle Zellen tot	nur basales Drittel lebend

In beiden Säuren stirbt das Blatt von der Spitze zur Basis fortschreitend ab, in H_2SO_3 jedoch wesentlich rascher als in H_2SO_4; die Randzellen sind in jener gleich empfindlich wie die auf gleicher Höhe liegenden Zellen des Blattfeldes, während sie in H_2SO_4 ähnlich wie in Essigsäure (WEBER 1932) länger überleben. Auch die in Essigsäure ausgeprägte resistente Zone entlang der Mittelrippe ist in beiden Säuren höchstens angedeutet. Auffallend ist, daß die Zellen der Basis in schwefliger Säure ähnlich wie in Essigsäure am resistentesten sind, während sie in Schwefelsäure als erste absterben.

Da die Eindringgeschwindigkeiten beider Säuren in die Zellen, wie oben gezeigt werden konnte, nahezu gleich sind, können diese nicht die Ursache für das ungleich raschere Absterben der *Elodea*-Zellen in H_2SO_3 sein, insbesondere aber nicht für das abweichende Verhalten der Zellen

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

des Blattrandes und der Mittelrippe; es wäre dann auch schwer erklärlich, warum die Basiszellen in schwefliger Säure relativ resistent sind, in Schwefelsäure dagegen nicht. Trotz aller Kritik, die derartige Gradienten gefunden haben, dürfte es heute wohl sicher sein, daß diese nicht in den Permeabilitätseigenschaften der Kutikula begründet sind, sondern in plasmatischen Gradienten (vgl. PERNER 1950, REUTER 1955). Das abweichende Verhalten der Helodea-Zellen in schwefliger Säure muß wohl als das Ergebnis des Zusammenwirkens solcher plasmatischer Gradienten mit einer, chemisch-physikalisch nicht näher definierbaren „spezifischen" Wirksamkeit dieser Säure auf das Plasma angesehen werden.

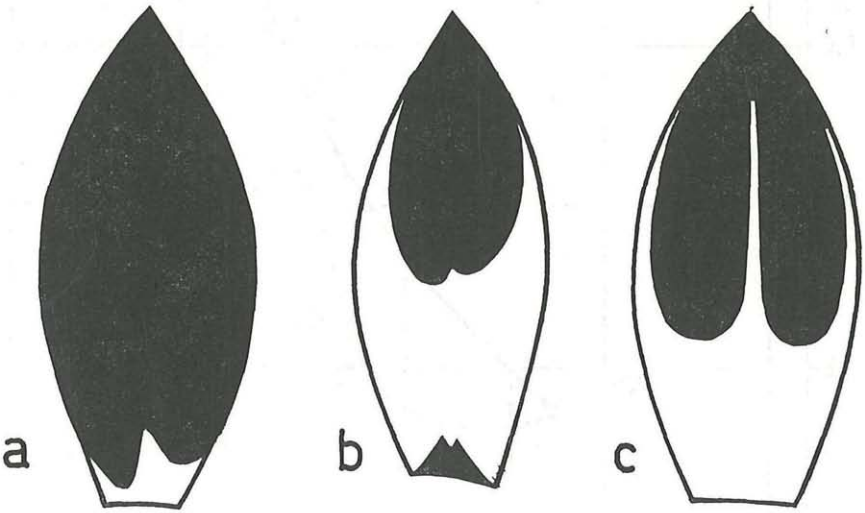

Fig. 2. Resistenzgradienten im *Elodea*-Blatt; a) nach 96 Stunden in 1.10^{-3} N H_2SO_3; b) dgl. in H_2SO_3; zum Vergleich: c) in Essigsäure (n. WEBER 1932, umgez.). Tote Blattpartien schwarz.

d) Wasserpermeabilität und H_2SO_3

Die Wasserpermeabilität pflanzlicher Zellen ist in hohem Maße von der jeweiligen cH der Lösung abhängig; sie wurde um den Neutralpunkt (SEEMANN 1950) bzw. im Bereich des IEP des Plasmas (BRAUNER & BRAUNER 1943) am höchsten gefunden und nimmt nach der sauren wie nach der alkalischen Seite hin ab. Es lag nahe zu prüfen, ob sich die Zellen in H_2SO_3-Lösungen ähnlich verhalten oder ob auch die Wasserpermeabilität durch das SO_3-Ion noch zusätzlich beeinflußt wird.

Mit Hilfe der plasmometrischen Methode (HÖFLER 1918) wurden die Eintritts- und Rückgangskonstanten (K_E und K_R) nach der von HUBER &

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

Höfler 1930 angegebenen Formel an Zellen, die mit H_2SO_3-Lösungen 48 Stunden vorbehandelt worden waren, bestimmt. Als Plasmolytikum diente Traubenzucker. Das Ergebnis ist in Fig. 3 wiedergegeben.

Schon in der schwächsten, mit der Glockenmethode erreichbaren H_2SO_3-Konzentration (2.10^{-5} N) ist die Permeabilität für den Wassereintritt (K_E) auf etwa ein Viertel der Wasserkontrolle erniedrigt. Mit

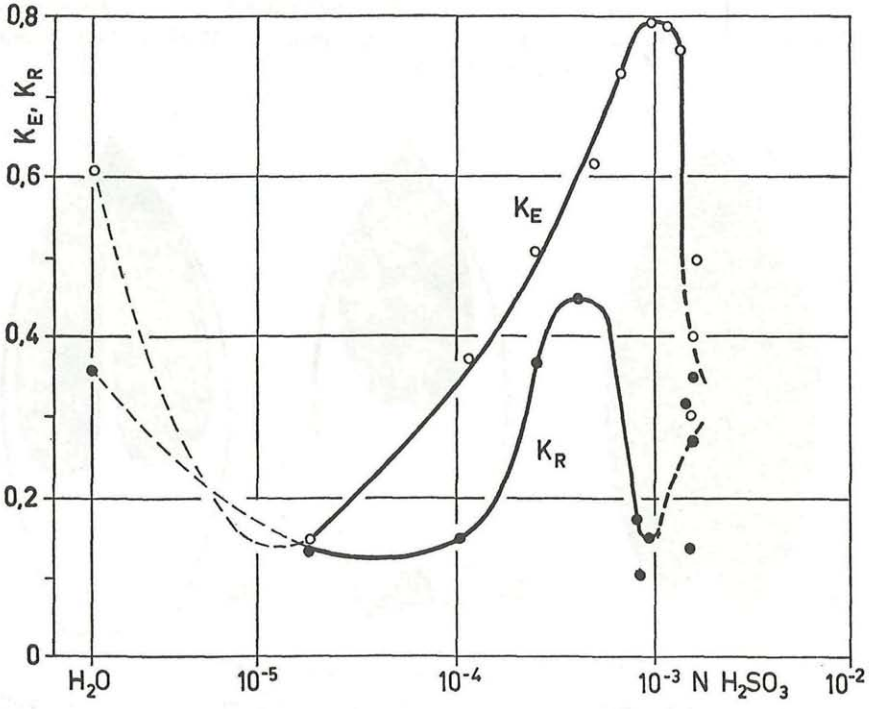

Fig. 3. *Allium cepa*: Plasmolyse-Eintritts- (K_E) und Rückgangskonstanten (K_R) in H_2SO_3.

zunehmender H_2SO_3-Konzentration steigt jedoch die Permeabilität wieder an und erreicht bei 1.10^{-3} N ein recht scharfes Maximum, das sogar über der Wasserkontrolle liegt. Nach Überschreiten dieser Konzentration fällt die Kurve steil ab, wobei sich stark streuende Werte ergeben; die Zelle befindet sich hier wohl bereits im prämortalen Zustand, der sich auch durch unregelmäßige bis krampfige Plasmolyseformen zu erkennen gibt.

Die Rückgangskonstante K_R ist in ähnlicher Weise von der Säurekonzentration abhängig. Im Bereich zwischen 10^{-5} und 10^{-4} N H_2SO_3 besteht ein breites Minimum, um $4{,}5.10^{-4}$ N erreicht sie ein deutliches Maximum. Wie die Eintrittskonstante fällt auch K_R nach dessen Über-

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

schreiten steil zu einem durch mehrere Meßpunkte gesicherten Minimum ab. In nur wenig höheren H_2SO_3-Konzentrationen beginnen die Werte stark streuend steil anzusteigen. Es fällt auf, daß die Kurven von K_E und K_R einander zwar weitgehend ähneln, aber doch so gegeneinander verschoben sind, daß der Höchstwert von K_E und die niedrigste K_R bei der gleichen H_2SO_3-Konzentration gefunden werden. SEEMANN 1950 hat für die pH-Abhängigkeit von K_E und K_R einen weitgehend kongruenten Verlauf feststellen können, der sich bis pH 3 erstreckt; für einen Anstieg, wie er in unseren Versuchen so deutlich auftritt, finden sich dort keinerlei Anhaltspunkte. Das Zusammenfallen des Maximums von K_E mit dem Minimum von K_R möchten wir daher weniger als die Bestätigung eines (mit kaum vergleichbarer Methode gewonnenen) Befundes KACZMAREKS 1929 ansehen, daß einem Maximum der Plasmolysierbarkeit einem Minimum der Deplasmolyse entsprechen soll, sondern eher als Folge des zusätzlichen plasmolytischen Eingriffes bzw. der bei der Deplasmolyse verlängerten Versuchsdauer.

Die freilich etwas gröbere Methode der Plasmolyse- und Deplasmolysezeit nach WEBER 1929 liefert Kurven, die denen von K_E und K_R im wesentlichen spiegelbildlich sind. Für beide Größen finden sich wieder scharf ausgeprägte Extremwerte bei 1.10^{-3} N H_2SO_3, die Maxima der Permeabilität anzeigen. Auf eine Wiedergabe detaillierter Werte darf daher verzichtet werden (vgl. MIKLAU 1965).

e) Plasmaviskosität und Plasmaströmung

Nach WEBER 1929 erlaubt die Plasmolysezeit, d. i. die Zeit, die vom Plasmolyseeintritt bis zum Endpunkt der Abrundung verstreicht, auch Rückschlüsse auf die Viskosität des Plasmas in vivo, ebenso die Plasmolyseform. In Übereinstimmung mit der pH-Abhängigkeit der Wasserpermeabilität zeigt sich, daß in Lösungen unter 1.10^{-3} N H_2SO_3 wohl Konkavplasmolyse eintritt, was auf eine Zunahme der Viskosität hindeutet; im Bereich um 10^{-3} N sieht man nicht selten wieder erleichtertes Abrunden der Protoplasten, ein Hinweis auf geringere Viskosität; nach Überschreiten dieser Konzentration findet sich hingegen Krampfplasmolyse und Zerfall in Teilprotoplasten, was auf hohe Viskosität hinweist. Solcherart erschwerte Plasmolyse bzw. Viskositätszunahme konnte bei *Allium cepa* oberhalb 2.10^{-3} N, bei *Elodea canadensis* bei $1{,}9.10^{-3}$ und bei Blattepidermen von *Hedera helix* oberhalb $1{,}8.10^{-3}$ N H_2SO_3 beobachtet werden; die Grenze liegt also bei den sehr verschiedenen Objekten im gleichen Konzentrationsbereich.

Auch die Geschwindigkeit der Plasmaströmung kann, wenn auch mit einigem Vorbehalt, als Kennzeichen für die Plasmaviskosität gelten (KAMIYA 1959). An *Elodea canadensis* haben wir folgende Strömungsgeschwindigkeiten nach 24stündiger Begasung gemessen (Tabelle 4):

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

Tabelle 4

Elodea canadensis: Geschwindigkeit der Plasmaströmung in H_2SO_3; Versuchsdauer 24 Stunden

N H_2SO_3	$\mu m.sec^{-1}$	Veränderung gegenüber der Wasserkontrolle %
H_2O	5,5	—
$5{,}1.10^{-4}$	6,3	+ 14
$8{,}0.10^{-4}$	6,4	+ 16
$9{,}7.10^{-4}$	8,4	+ 52
$1{,}0.10^{-3}$	9,5	+ 72
$1{,}2.10^{-3}$	8,9	+ 64
$1{,}4.10^{-3}$	8,1	+ 48
$1{,}5.10^{-3}$	5,6	+ 2
$2{,}8.10^{-3}$	1,8	— 68
$4{,}2.10^{-3}$	4,4	— 20
$4{,}7.10^{-3}$	7,3	+ 33

Die Rotation ist bereits in schwachen Konzentrationen erhöht, sie erreicht ihre Maximalgeschwindigkeit in $1{,}0.10^{-3}$ N H_2SO_3, also bei der gleichen Konzentration, bei der auch die Permeabilität für Wasser am größten ist. Auffallend ist der steile Abfall der Strömungsgeschwindigkeit nach Überschreiten des Maximums bis auf ein Drittel des Maximalwertes, aber auch STRUGGER 1928 hat erhebliche Änderungen der Strömungsgeschwindigkeit innerhalb enger pH-Bereiche gefunden. Im weiter sauren Bereich nimmt die Strömungsgeschwindigkeit wieder zu.

Zum Vergleich können nur Angaben über solche Versuche herangezogen werden, bei denen die Plasmaströmung gleichfalls in reinen Säuren und nicht in Puffern untersucht wurde; nach KAMIYA 1959 ist die Art des verwendeten Puffers von erheblichem Einfluß. LAKON 1914 erzielte mit 0,005%iger Schwefelsäure (d. i. rd. 10^{-3} N) bei *Elodea* in kürzester Zeit lebhafte Plasmaströmung; schweflige Säure war hingegen nicht imstande, eine solche hervorzurufen, jedoch blieb eine bestehende Rotation in 0,001—0,0017%iger Säure (entsprechend rd. $2{,}4$—$4{,}0.10^{-4}$ N) erhalten, wurde aber nicht beschleunigt. Nach DOI 1950 (zit. n. KAMIYA 1959) wird die Plasmaströmung in Schwefelsäure bis pH 4 kaum beeinflußt und erst bei pH 1,4 gestoppt. Auch Essigsäure bleibt nach THIMANN & SWEENEY 1937 bis zur Konzentration von 10^{-3} M ohne nennenswerten Einfluß, während sie nach RIETSEMA 1950 am gleichen Objekt (Hafer-Koleoptile) die Strömung bei pH 4 hemmt. Die Angaben über die Säurewirkung divergieren also außerordentlich. Eine mehrgipflige Abhängigkeit der Strömungsgeschwindigkeit beobachteten STRUGGER 1926, 1928 und COLLA 1929, doch wurde diese bei vergleichsweise wesentlich niedrigerer cH und in

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

Puffern gefunden. Hinweise auf ein so ausgesprochenes Maximum, wie wir es im stärker sauren Bereich gefunden haben, finden sich in der Literatur nicht. Wir halten es für unwahrscheinlich, daß das Maximum bei 1.10^{-3} N H_2SO_3 ausschließlich prämortaler Natur ist. Dies trifft eher für den nach Durchlaufen des Minimums bei $2{,}8.10^{-3}$ N auftretenden neuerlichen Anstieg zu.

f) Osmotischer Wert und Stärkegehalt

Auch die nach der plasmometrischen Methode HÖFLERS 1918 ermittelten osmotischen Werte verändern sich unter dem Einfluß der H_2SO_3-Lösungen, wie nachstehende Tabelle 5 zeigt.

Tabelle 5

Allium cepa: Osmotische Werte nach 48stündigem Einwirken schwefliger Säure (M Traubenzucker)

N H_2SO_3	Osmotischer Wert
H_2O	0,245
$1{,}97.10^{-4}$	0,255
$4{,}60.10^{-4}$	0,285
$1{,}00.10^{-3}$	0,364
$1{,}90.10^{-3}$	0,314
$1{,}35.10^{-3}$	0,203
$1{,}49.10^{-3}$	0,284
$1{,}52.10^{-3}$	0,301
$1{,}55.10^{-3}$	0,432
$1{,}60.10^{-3}$	0,370
$1{,}70.10^{-3}$	0,283

In niedrigen Konzentrationen von H_2SO_3 erhöht sich der osmotische Wert zunächst allmählich, bis er bei 1.10^{-3} N ein erstes Maximum erreicht, der gleichen Konzentration also, bei dem bereits für mehrere andere zellphysiologische Kriterien Extremwerte gefunden wurden. Nach einem Abfall bis unter den Kontrollwert steigt er steil zu einem zweiten Gipfel an, worauf er wiederum abnimmt. Einen ähnlichen Gang, erst Zunahme, dann Abnahme, konnte ANDRÉ 1934 für den zeitlichen Ablauf der H_2SO_3-Wirkung auf den osmotischen Wert bei gleichbleibender Konzentration feststellen. Der überaus steile zweite Anstieg könnte bereits mit einer prämortal erhöhten Permeabilität der Plasmagrenzschichten zusammenhängen, was auch die in diesem Bereich stark streuenden K_E- und K_R-Werte (vgl. Abschnitt d) nahelegen.

An chloroplastenhaltigen Zellen wurde auch der Gehalt an autochthoner Stärke nach Einwirken von H_2SO_3 verfolgt. Bei *Elodea canadensis, Tra-*

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

descantia albiflora und *Syringa vulgaris* ergab sich übereinstimmend, daß in 1.10^{-4} bis etwa 5.10^{-4} N H_2SO_3-Lösungen die Chloroplasten nach drei Tagen arm an Stärke und nach fünf Tagen stärkefrei waren; in höheren Konzentrationen, also über 5.10^{-4} N, war der Stärkeabbau deutlich gehemmt doch enthielten die Chloroplasten wesentlich weniger Stärke als in den Wasserkontrollen. Bei anschließender Belichtung konnten die Chloroplasten nur in den schwächsten Lösungen wieder etwas Stärke aufbauen, in den höheren Konzentrationen war die Resynthese weitgehend gehemmt. Diese Befunde stehen im Einklang mit den Angaben von ARENDS 1926, nach denen freie H·-Ionen bereits in kleinster Menge zum Stärkeabbau führen, wobei aber im Gegensatz zur Neutralsalzwirkung der osmotische Wert nicht erhöht wird. STEINHOFF 1930 ist allerdings der Ansicht, daß für den Stärkeabbau vor allem die Anionen verantwortlich sind. Zwar wurden an den chloroplastenhaltigen Geweben die osmotischen Werte nicht nachgeprüft; auf Grund der Angaben ARENDS' würde jedoch eine in niedrigen H_2SO_3-Konzentrationen auftretende nur geringe Zunahme des osmotischen Wertes, wie wir ihn an *Allium cepa* beobachtet haben (vgl. Tabelle 5), mit einem auf die gleiche Ursache zurückgehenden Stärkeabbau nicht unbedingt in Widerspruch stehen.

g) Die Gewebstreifenmethode nach GÄUMANN et al. 1952

GÄUMANN et al. 1952 bedienten sich der URSPRUNGschen Gewebstreifenmethode, um die Giftigkeit von Welketoxinen zu testen. Ungeschädigtes Gewebe dehnt sich in hypotonischen Lösungen durch Wasseraufnahme aus. Ist das Gewebe jedoch geschädigt, so unterbleibt die Längenzunahme, da die Plasmagrenzschichten den Wanddruck nicht mehr auffangen können und Wasser austritt; die Gewebstreifen verkürzen sich daher auch in hypotonischen Lösungen irreversibel. Aus der graphischen Extrapolation der prozentualen Längenänderungen (i. e. Verkürzung), die sich nach Behandlung mit verschiedenen Konzentrationen des zu prüfenden Agens einstellen, auf Null kann der Schwellenwert der Toxizität ermittelt werden.

Wir benutzten zum Testen der Giftigkeit der schwefligen Säure das gleiche Versuchsobjekt wie GÄUMANN et al., nämlich junge Tomatenblätter. Sie wurden in Streifen von 3,3 mm Länge und 1,3 mm Breite geschnitten und im Vakuum infiltriert. Je 60 Streifen wurden in H_2SO_3-Lösungen verschiedener Stärke unter der Glocke 24 Stunden behandelt und hierauf in Rohrzuckerlösungen übertragen. Die Längenänderungen, die die Streifen dabei erfahren, sind in Fig. 4 dargestellt. Sie ordnen sich mit nur geringen Abweichungen entlang einer Geraden an, sodaß auf jene Konzentration extrapoliert werden kann, bei der die Gerade die Nullinie schneidet. Für H_2SO_3 liegt diese Grenzkonzentration, die GÄUMANN et al. als „Schwellenwert für die Schädigung der osmotischen Eigenschaften

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

des Protoplasmas" bezeichnen, um $1{,}7.10^{-6}$ N bzw. $3{,}4.10^{-6}$ M, das ist in der gleichen Größenordnung, wie ihn die genannten Autoren für das Welkegift Patulin oder das Antibioticum Penicillsäure angeben. Auf diese auffällige Übereinstimmung wird in der Besprechung noch zurückzukommen sein.

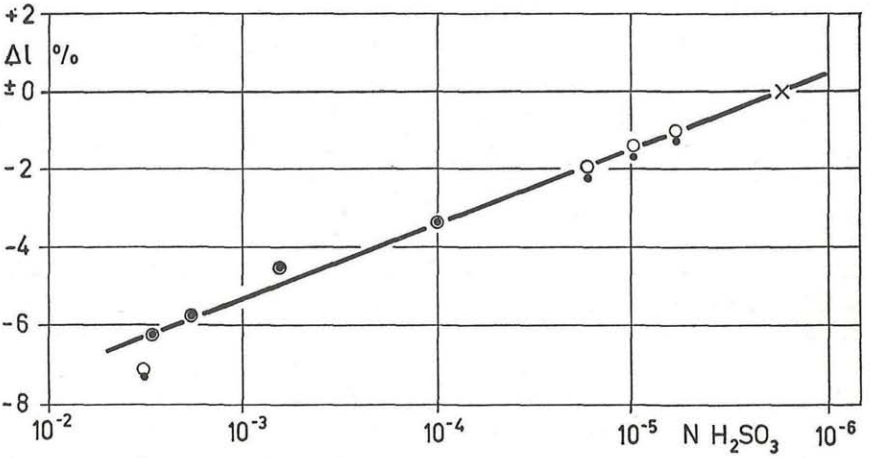

Fig. 4. Gewebstreifenmethode nach GÄUMANN et al. 1952. Ordinate: Längenänderung der mit H_2SO_3 vorbehandelten Blattstreifen von *Solanum lycopersicum* im hypotonischen Medium in % der Ausgangslänge. ○ = in 0,05 M, ● = in 0,1 M Rohrzuckerlösung; × = extrapolierter Schwellenwert der Toxizität bei $1{,}7.10^{-6}$ N H_2SO_3.

Besprechung der Ergebnisse

Aus den geschilderten, mit verschiedener Methodik und an verschiedenen Pflanzen ausgeführten Versuchen lassen sich einige wesentlich erscheinende gemeinsame Züge der Wirkung von SO_2 bzw. H_2SO_3 auf Pflanzenzellen herausschälen.

Zunächst hat sich gezeigt, daß das Absterben von Zellen in Säuren nicht primär von der Geschwindigkeit ihres Eindringens bestimmt wird. Nach dem Farbumschlag des Anthozyans in den Vakuolen zu urteilen dringt H_2SO_3 fast gleich rasch in die Zelle ein wie die hinsichtlich Molekulargewicht und Dissoziationsgrad ähnliche Schwefelsäure, sie fügt sich damit auch gut in die Reihe der anderen untersuchten Säuren ein. Innerhalb der Zelle jedoch wirkt schwefelige Säure wesentlich toxischer, worauf auch schon LAKON 1914 hinwies; er fand mittels der Plasmaströmung als Indikator H_2SO_3 etwa zehnmal so giftig wie H_2SO_4. Diese Relation darf jedoch nicht verallgemeinert werden. Gegenüber Epidermiszellen von *Zebrina pendula* ist H_2SO_3 etwa 2,5 mal so toxisch, bei der nahe verwandten

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

Tradescantia albiflora überlebten die Epidermiszellen das Zwanzigfache der Absterbezeit in H_2SO_4. Im Randentest begann Anthozyan in H_2SO_4 erst bei einer um etwa eineinhalb Zehnerpotenzen höheren cH auszutreten als in H_2SO_3. Wie die Resistenzgradienten an Elodea ergeben haben, sind sogar die Zellen ein und desselben Organs verschieden empfindlich.

Es muß also zwischen dem Eindringen der Säure und den Folgereaktionen unterschieden werden. Jenes folgt weitgehend den chemisch-physikalischen Gegebenheiten, bei den Folgereaktionen ergibt sich eindeutig eine Sonderstellung der schwefligen Säure.

Es ist auffällig, daß verschiedene zellphysiologische Kenngrößen durch schweflige Säure in ähnlichem Sinne beeinflußt werden und übereinstimmend einen Extremwert bei der gleichen Säurekonzentration erreichen. Die Permeabilität, dargetan durch die Plasmolyse- und die Deplasmolysezeit und exakter durch die Eintritts- und Rückgangskonstanten für Wasser, sowie die Geschwindigkeit der Plasmaströmung ändern sich mit steigender Konzentration von H_2SO_3 in einer zwar im einzelnen noch nicht befriedigend interpretierbaren Weise, sie erreichen aber, gleich dem osmotischen Wert und, wenn auch weniger deutlich ausgeprägt, dem Stärkegehalt der Chloroplasten ein meist scharf ausgeprägtes Maximum bei $1 . 10^{-3}$ N H_2SO_3. Es liegt natürlich der Verdacht nahe, daß dieses Maximum prämortal bedingt sein könnte. Alle Kurven zeigen aber übereinstimmend nach Überschreiten dieser Konzentration ein scharfes, durch mehrere Meßpunkte bei geringer Streuung gesichertes Minimum und weiterhin einen neuerlichen, jetzt überaus steilen Anstieg, allerdings mit sehr großer Streuung der Meßwerte. Erst dieser zweite Anstieg dürfte den prämortalen Zustand der Zelle anzeigen, den ersten Gipfel möchten wir noch eher für physiologisch halten.

Es erhebt sich die Frage, inwieweit die gleichsinnigen Veränderungen voneinander abhängig sind. Dies gilt insbesondere für den osmotischen Wert und die Permeabilitätskonstanten; ein höherer osmotischer Wert verringert die Konzentrationsdifferenz zwischen Zellsaft und Außenlösung, sodaß sich bei gleich rascher Volumsänderung des Protoplasten zu hohe Permeabilitätskonstanten ergeben. Nun beträgt aber bereits in H_2SO_3-Lösungen, in denen der osmotische Wert noch kaum verändert, eher sogar etwas erhöht ist, der K_E-Wert nur etwa ein Drittel der Wasserkontrolle, der K_R-Wert etwa deren Hälfte; der Höchstwert von K_E erreicht etwa das Vierfache, derjenige von K_E etwa das Dreifache der Mindestwerte, während sich die Zellsaftkonzentration unter dem Einfluß von H_2SO_3 nur auf etwa das 1,7fache erhöht. Die osmotischen Werte allein können daher keinesfalls als alleinige Ursache der geänderten Permeabilität angesehen werden, es müssen vielmehr Veränderungen in den Plasmagrenzschichten selbst vor sich gegangen sein.

Zweifellos wird auch der Enzymapparat in der Zelle durch H_2SO_3

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

erheblich beeinflußt, worauf die deutlich erhöhten osmotischen Werte, aber auch die unterschiedlichen Stärkegehalte in den Chloroplasten nach 3—5tägigem Einwirken hinweisen. In niedrigen Konzentrationen wird Stärke rascher abgebaut, im Bereich um 1.10^{-3} N werden offenbar die abbauenden Enzyme inaktiviert, sodaß die Stärke länger erhalten bleibt; dieser Bereich ist jedoch wesentlich breiter als die Maxima des osmotischen Wertes und der übrigen untersuchten Kriterien. Die Stärkesynthese wird aber bei allen Konzentrationsstufen gehemmt.

Während die Plasmaströmung erst bei höherer Konzentration von H_2SO_3 deutlich beeinflußt wird, ist die Wasserpermeabilität der Zellen schon in den niedrigsten, mit der Glockenmethode erreichbaren H_2SO_3-Konzentrationen drastisch vermindert. Dies bestätigt gleichfalls die oben ausgesprochene und bereits von THÜMMLER 1942 geäußerte Vermutung, daß die Plasmagrenzschichten der erste Angriffspunkt der Säure sein dürften, die erste Störung im Zellgeschehen also osmotischer Natur ist. Der Gewebstreifentest nach GÄUMANN et al. 1952 beweist, daß schon in sehr niedrigen Konzentrationen der Säure die wasserhaltende Kraft der Zellen derart vermindert ist, daß sich auch in hypotonischen Lösungen die Gewebsstreifen irreversibel verkürzen. Angesichts der Linearität der Längenänderungen (vgl. Fig. 4) kann mit ziemlicher Sicherheit auf den Schwellenwert, bei dem die osmotische Schädigung eben einsetzt, extrapoliert werden. Er wurde bei 1,7 N H_2SO_3 gefunden, was einer im Verhältnis 1 : 12,500.000 verdünnten Säure entspricht. ANDRÉ 1934 fand gleichfalls auf Grund osmotischer Untersuchungen den Grenzwert bei einer Verdünnung im Verhältnis 1 : 8,000.000; die beiden Schwellenwerte stimmen also recht gut überein. Um denjenigen SO_2-Gehalt der Luft zu erhalten, der mit einer $1,7.10^{-6}$ N H_2SO_3-Lösung im Gleichgewicht steht, kann man das bei HÄRTEL & MIKLAU 1971: 540 angegebene Diagramm in niedrigere Konzentrationen verlängern; man gelangt dann zu einem SO_2-Gehalt der Größenordnung 0,1 mg SO_2 pro Kubikmeter Luft. Nach den in der Literatur niedergelegten Erfahrungen zeigen landwirtschaftliche und gärtnerische Kulturpflanzen bei SO_2-Konzentrationen unter 0,2 mg/m³ Luft keine Schädigung oder Ertragseinbußen mehr (BERGE 1970, vgl. auch ZAHN 1961). Die von ANDRÉ und von uns ermittelten Schwellenwerte liegen also bereits unterhalb der Schädlichkeitsgrenze des SO_2, ein Hinweis, daß der erste Angriffspunkt dieses Gases das osmotische System der Zelle ist. Obige Extrapolation kann natürlich nur einen ungefähren Anhaltspunkt liefern; formal ist sie durch die exakte Linearität des Gleichgewichtszustandes $SO_2 \rightleftharpoons H_2SO_3$ über mehr als drei Zehnerpotenzen der H_2SO_3-Gehalte gerechtfertigt (vgl. HÄRTEL & MIKLAU 1971: 540), sachlich durch den Umstand, daß, SO_2 nicht als solches auf die Zellen einwirkt, sondern erst im Wasser der Zellwände zu H_2SO_3 gelöst, wobei ähnliche Gleichgewichte wie im Modellversuch zu erwarten sind.

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

Die 10^{-3} N H_2SO_3-Lösung, bei der die bereits mehrfach erwähnten Maxima auftreten, stellt sich bei einem SO_2-Gehalt der Luft von rd. 120 mg/m³ ein; solch hohen SO_2-Konzentrationen sind Pflanzen auch in stärkst mit SO_2 belasteter Luft niemals ausgesetzt. Die an Pflanzen in Industriegebieten zu erwartenden zellphysiologischen Veränderungen werden etwa denen entsprechen, die wir in den niedrigsten H_2SO_3-Konzentrationen beobachten konnten.

Es fällt auf, daß der nach der Gewebsstreifenmethode ermittelte Grenzwert der osmotischen Wirksamkeit der schwefligen Säure von $1{,}7.10^{-6}$ N bzw. rd. $0{,}9.10^{-6}$ M mit den von GÄUMANN et al. 1952 für die ungesättigten Laktone Penicillsäure ($7{,}5.10^{-6}$ M) und Patulin ($1{,}3.10^{-6}$ M) größenordnungsmäßig übereinstimmt. Diese beiden Stoffe zeigen auch im Randentest eine ähnliche Toxizitätsschwelle wie H_2SO_3; sie liegt für Penicillsäure bei 5.10^{-4} M, für Patulin bei 1.10^{-4}, für H_2SO_3 haben wir diese zwischen 5 und 6.10^{-4} N, d. s. $2{,}5-3.10^{-4}$ M gefunden. Dies legt den Gedanken nahe, daß trotz aller chemischen Verschiedenheit der Angriffspunkt der genannten, auch als Welketoxine wirksamen Stoffe und der schwefligen Säure identisch sein könnte. GÄUMANN et al. 1952 erklären die hohe toxische Wirksamkeit der beiden Welketoxine unter Bezugnahme auf REUSSER 1952 mit einer Blockierung der SH-Gruppen im Plasma bzw. an den Plasmagrenzflächen durch die ungesättigten Laktone; in weiterer Folge werden Struktur-S-S-Brücken aufgelöst und weitere SH-Gruppen frei. Nun ist aber, wie GRILL & ESTERBAUER 1972 nachweisen konnten, in durch SO_2 belasteten Gebieten der Gehalt der Fichtennadelzellen an freien -SH-Gruppen drastisch erhöht, ebenso das plasmagebundene -SH. Derartige Veränderungen erfordern, wie auch GÄUMANN et al. hervorheben, eine gewisse Zeit. Damit könnte auch erklärt werden, daß schweflige Säure beim ersten Eindringen in die Zelle keine Besonderheiten zeigt; die zum Farbumschlag erforderliche Zeit von 30—150 Sekunden ist zu kurz, um die Plasmamembranen merkbar verändern zu können. Die gegenüber anderen Säuren je nach Objekt und Zellart verschieden erhöhte Toxizität wird jedoch, wie die Resistenzgradienten gezeigt haben, im Verlaufe weniger Stunden gut faßbar.

Daraus sich ergebende Ansätze für eine Kausalanalyse der SO_2-Wirkungen auf Pflanzen werden am Institute weiter verfolgt.

Zusammenfassung

1. Mit der von uns 1971 publizierten „Glockenmethode, die es ermöglicht, auf einfache Weise definierte niedrige Konzentrationen von H_2SO_3 herzustellen, wird der Einfluß dieser Säure auf einige protoplasmatische Eigenschaften der Pflanzenzelle untersucht.

2. Auf Grund des Farbumschlages des Anthozyans ergeben sich für H_2SO_3 und H_2SO_4 fast die gleichen Eindringgeschwindigkeiten. Die Permea-

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

tion hängt, wie der Vergleich mit einigen anderen Säuren zeigt, in erster Linie vom Molekulargewicht ab, weit weniger von der Dissoziationskonstante.

3. Innerhalb der Zelle wirkt jedoch H_2SO_3 viel toxischer; die Protoplasten sterben in ihr je nach Objekt 2,5—20 mal so rasch ab wie in H_2SO_4 von gleichem pH, im Randentest tritt Anthozyan bei einer um etwa eineinhalb Zehnerpotenzen niedrigeren cH aus.

4. Die Wasserpermeabilität wird schon in den niedrigsten untersuchten Konzentrationen (um 10^{-5} N H_2SO_3) drastisch herabgesetzt. Osmotischer Wert und Plasmaströmung werden zunächst noch wenig verändert, der Stärkeabbau ist hingegen stark beschleunigt.

5. Permeabilität, Plasmaströmung und osmotische Werte erreichen übereinstimmend bei einer Konzentration 10^{-3} N H_2SO_3 ein scharfes Maximum, dem bei nur wenig höherer Konzentration ein ebensolches Minimum folgt. Erst ein weiterer steiler Anstieg mit stark streuenden Werten wird als prämortal angesehen. Der Stärkeabbau ist in diesem Konzentrationsbereich gehemmt.

6. Mit der Gewebstreifenmethode nach GÄUMANN et al. 1952 wird als Schwellenwert der osmotischen Schädigung der Gewebe des Tomatenblattes $1{,}7 . 10^{-6}$ N H_2SO_3 ermittelt. Der mit einer solchen Lösung im Gleichgewicht stehende SO_2-Gehalt der Luft in der Größenordnung 0,1 mg/m³ liegt niedriger als derjenige, der Schäden an Kulturpflanzen verursacht.

7. Aus den Versuchen wird geschlossen, daß der erste Angriff der schwefligen Säure das ormotische System der Zelle trifft. Auf Grund der Übereinstimmung der mit dem Gewebstreifen- und dem Randentest ermittelten Grenzwerte für SO_2 mit denen, die GÄUMANN et al. für die Welketoxine Penicillsäure und Patulin angegeben haben, wird vermutet, daß schweflige Säure wie die beiden genannten Stoffe die -SH-Gruppen im Plasma beeinflussen.

Schrifttum

ANDRÉ A. 1934. Untersuchungen über die Einwirkung von schwefliger Säure auf Blattzellen. — Diss. Bonn.

ARENDS J. 1926. Über den Einfluß chemischer Agenzien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschließzellen. — Planta 1: 84—115.

BERGE H. 1970. Immissionsschäden (Gas-, Rauch- und Staubschäden). — In: Handb. d. Pflanzenkrankheiten, begr. v. P. SORAUER, 7. Aufl., Bd. 1: Die nichtparasitären Krankheiten. — Berlin—Hamburg.

BIEBL R. 1962. Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen. Wasser und Temperatur. — Protoplasmatologia XII/1. — Wien.

BRAUNER L. & BRAUNER M. 1943. Studies in the relation between water permeability and electric charge in membrane models and in living plant cells. — Rev. Fac. sci. Univ. Istanbul, Ser. B VIII, 4.

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

BRENNER W. 1918. Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen. — Öfvern. finska vet. Soc. Förh. 60: 1—24.

COLLA S. 1929. Nota sull'azione della concentrazione degli idrogenioni sulle correnti protoplasmatiche. — Protoplasma 5: 197—190.

GÄUMANN E., JAAG O. & BRAUN R. 1947. Antibiotica als pflanzliche Plasmagifte I. — Experientia 3: 70—71.

— und v. ARX A. 1947. Antibiotica als pflanzliche Plasmagifte II. — Ber. Schweiz. Bot. Ges. 57: 174—183.

— NAEF-ROTH ST., REUSSER P. & AMMANN A. 1952. Über den Einfluß einiger Welketoxine und Antibiotica auf die osmotischen Eigenschaften pflanzlicher Zellen. Phytopath. Z. 19: 160—220.

GRILL D. & ESTERBAUER H. 1972. Quantitative Bestimmung wasserlöslicher Sulfhydrylverbindungen in gesunden und SO_2-geschädigten Nadeln von Picea abies. — Phyton 15: 87—101.

HÄRTEL O. & MIKLAU S. 1971. Eine Methode zur Herstellung definierter niedriger SO_2-Spannungen. — PflKrankh. 78: 538—543.

HÖBER R. 1947. Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe. — Bern.

HÖFLER K. 1918. Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode. — Ber. dt. bot. Ges. 36: 414—422.

HUBER B. & HÖFLER K. 1930. Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. — J. Bot. 73: 351—511.

KACZMAREK A. 1929. Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. — Protoplasma 6: 209—301.

KAMIYA N. 1959. Protoplasmic streaming. — Protoplasmatologia VIII, 3a. — Wien.

LAKON G. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Plasmaströmung. — Ber. dt. bot. Ges. 32: 421—429.

MEINDL T. 1934. Weitere Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. — Protoplasma 21: 362—393.

MIKLAU S. 1965. Über den Einfluß von SO_2 auf lebende Pflanzenzellen. — Diss. Graz.

MODER A. 1932. Beiträge zur protoplasmatischen Anatomie des *Helodea*-Blattes. — Protoplasma 16: 1—55.

PERNER E. S. 1950. Die intravitale Fluorochromierung junger Blätter von *Helodea densa*. — Protoplasma 39: 400—422.

REUSSER P. 1952. Über den Einfluß von Patulin auf den Gaswechsel der Hefezellen. — Phytopath. Z. 19: 221—265.

REUTER L. 1955. Protoplasmatische Pflanzenanatomie. — Protoplasmatologia XI, 2. — Wien.

RIETSEMA J. 1950. Action and penetration of growth substances with special reference to *Avena* coleoptile sections. — Diss. Utrecht.

SEEMANN F. 1950. Zur cH-Abhängigkeit der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. — Protoplasma 39: 147—175.

STEINHOFF E. 1930. Über den Einfluß von Salzen auf den Stärkeabbau in Blättern einiger Land- und Wasserpflanzen. — Planta 11: 207—242.

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

STRUGGER S. 1926. Untersuchung über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. I. — Sitz.-Ber. österr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, 135: 453—478.

— 1928. Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. II. — Sitz.-Ber. österr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I 137: 143—169.

THIMANN K. V. & SWEENEY B. M. 1937. Action of auxin on protoplasmic streaming. — Nature 140: 807—808.

THÜMMLER R. 1942. Einige Beiträge zur physiologischen Analyse der Rauchschäden. — Protoplasma 36: 254—315.

URSPRUNG A. & BLUM G. 1916. Zur Methode der Saugkraftmessung. — Ber. dt. bot. Ges. 34: 525—539.

WEBER F. 1929. Plasmolyse-Zeit-Methode. — Protoplasma 5: 622—624.

— 1932. Unterschiede in der Säureresistenz der *Helodea*-Blattzellen. — Protoplasma 16: 287—290.

ZAHN R. 1961. Wirkungen von Schwefeldioxid auf die Vegetation, Ergebnisse aus Begasungsversuchen. — Staub 21: 56—60.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 16_1_4

Autor(en)/Author(s): Härtel Otto, Miklau-Grassl Sieglinde

Artikel/Article: Über den Einfluss von SO2 auf Pflanzenzellen. 81-99