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

PHYTON
ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 19. FASC. 3—4 PAG. 141—297 10. .IX 1979

Phyton (Austria)	Vol. 19	Fasc. 3—4	141—162	10. 9. 1979

Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Blättern streusalzgeschädigter Linden in Wien

II. Stickstoff- und Kohlenhydratstoffwechsel

Von

Roland ALBERT und Johann FALTER *)

Mit 4 Abbildungen

Eingegangen am 16. März 1978

Summary

Investigations on metabolism of lime-tree leaves injured by de-icing salts
II. Nitrogen- and carbohydrate-metabolism

1. Supplementary to a previous paper**), in leaves of healthy and — by application of de-icing salts — injured lime-trees (*Tilia cordata*) in the urban environment, the contents of starch, soluble carbohydrates, nitrate, soluble organic nitrogen, free amino acids, and protein nitrogen have been quantitatively estimated.

2. The total amounts of soluble carbohydrates in salt damaged leaves exceed the corresponding values in healthy leaves, especially due to enhanced sucrose content. However, osmotic sugar potentials remain low even in case of strong stimulation of their synthesis (lowest value: —3,3 bars) indicating only an insignificant role of sugar accumulation as compared with high electrolyte uptake for osmotic adjustment during salt stress.

3. Total nitrogen as well as protein nitrogen content decreases markedly only in leaves of salt injured lime-trees from the "Heumarkt", whereas corresponding values in salt damaged leaves from an other habitat (Wiedner Haupt-

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

**) Part I. Salt content and ionic balance; Phyton 18: 173—197.

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

straße) are only slighty diminuished. As nitrate and soluble organic nitrogen compounds are not substantially eleveted in severely salt affected leaves and therefore no marked disturbances of NO_3 reduction or protein metabolism might occur, restricted nitrogen uptake from highly salt damaged urban soils is considered to be the main reason of the unbalanced nitrogen metabolism.

4. Proline increases markedly in salt injured leaves. Salinity induced variations of the main amino acid constituents glutamic acid and asparagine are less clear, and additionally might depend on other factors, as actual nitrogen supply or leaf ageing. Aspartic acid, glutamine, serine, as well as some minor amino acid constituents exhibit no obvious alterations with increasing salt stress.

5. Variations of nitrogen and carbohydrate metabolism as one possible reason of salt injury are discussed in connection with data on changing ionic composition in leaves of salt affected lime-trees.

Zusammenfassung

1. Als Ergänzung zu einer früheren Arbeit *) wurden in den Blättern gesunder und streusalzgeschädigter Linden (*Tilia cordata*) aus dem Stadtgebiet von Wien folgende Inhaltsstoffe quantitativ bestimmt: Stärke, lösliche Kohlenhydrate, NO_3-löslicher organisch gebundener Stickstoff, Protein-Stickstoff und freie Aminosäuren.

2. Die Gesamtkonzentration der löslichen Kohlenhydrate erfährt mit steigender Salzschädigung v. a. auf Grund des Anstieges von Saccharose eine deutliche Förderung, während sich für die Stärke kein eindeutiger Trend feststellen läßt. Trotz des Konzentrationsanstieges der löslichen Kohlenhydrate ist mit maximal $-3{,}3$ bar deren Beitrag am osmotischen Gesamtpotential sehr viel geringer als der Beitrag der Chloride, sodaß Zuckerakkumulation als osmotische Anpassung nur eine geringe Rolle spielt.

3. Die Gesamtmenge an organisch gebundenem Stickstoff, also in der Hauptsache Protein-Stickstoff, nimmt in den Blättern geschädigter Linden nur an einem der beiden untersuchten Standorte stark ab (Heumarkt). Die Blätter der geschädigten Exemplare eines zweiten Standorts (Wiedner Hauptstraße) wiesen nur geringfügig erniedrigte Stickstoffgehalte auf. Da die Gehalte an NO_3^- und löslichem organischen Stickstoff bei Vorliegen starker Salzschädigung kaum gegenüber den Werten in ungeschädigten Kontrollen verändert sind, wird als Ursache der starken Stickstoff-Depression v. a. eine gehemmte Stickstoff-Aufnahme aus den durch die Anwendung von Streusalz stark degradierten Stadtböden angenommen und weniger eine unmittelbare Wirkung der Salzbelastung in den Blättern.

4. In den salzgeschädigten Blättern ist eine starke Zunahme von Prolin zu beobachten, während die Veränderungen der Hauptkomponenten Glutaminsäure und Asparagin weniger eindeutig sind und offenbar sehr stark auch von anderen Faktoren, etwa vom aktuellen Zustand der Stickstoffernährung oder vom Blattalter, abhängen. Asparaginsäure, Glutamin, Serin sowie die übrigen Nebenkomponenten reagieren kaum auf steigende Salzbelastung.

5. Die Veränderungen innerhalb des Stickstoff- und Kohlenhydrat-Stoffwechsels in Blättern streusalzbeeinflußter Alleebäume werden im Zusammen-

*) Teil I. Salzgehalt und Ionenbilanz; Phyton 18: 173—197.

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

hang mit den Daten über veränderte Ionenzusammensetzung als mögliche Teilursache der Salzschädigung diskutiert.

1. Einleitung

Eine Reihe von Untersuchungen an infolge winterlicher Salzstreuung geschädigten Alleebäumen aus dem Großstadtbereich haben eindeutig gezeigt, daß der starke Anstieg der Chlorid-Konzentration in den Blättern und das dadurch aus dem Gleichgewicht geratene Ionenmuster eine Hauptursache der Salzschädigung ist (KRAPFENBAUER *et al.* 1974, GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975, ALBERT & FALTER 1977 u. v. a.). Auch die Synthese der organischen Säuren geht bei Anwesenheit hoher Cl^--Konzentrationen stark zurück, sodaß in geschädigten Blättern das Verhältnis der anorganischen zu den organischen Anionen sehr einseitig zugunsten ersterer verschoben ist. Bei gleichzeitig stark erhöhter absoluter Kationenkonzentration (K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}) wirken sich diese unausgeglichenen Ionenverhältnisse höchstwahrscheinlich negativ auf Struktur und Funktion der Zellen aus. So erreicht in geschädigten Lindenblättern die Gesamtelektrolytkonzentration Größenordnungen, die durchaus im Bereich vieler halophiler Pflanzen liegen (ALBERT & FALTER 1977). Aus den wenigen Untersuchungen über den Stickstoff- und Phosphor-Ernährungszustand salzgeschädigter Alleebäume geht ferner hervor, daß ausgesprochene Mangelsituationen nicht vorliegen dürften (LEH 1973, KRAPFENBAUER *et al.* 1974, GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975). Detailiertere Untersuchungen über mögliche Störungen des Stickstoff-Stoffwechsels salzgeschädigter Alleebäume fehlen jedoch. Sehr zahlreich hingegen sind diesbezügliche Untersuchungen an zumeist krautigen Kultur- oder Wildpflanzen. Ein sehr auffälliges Merkmal als Reaktion auf steigende Salzbelastung im Medium ist eine starke Verschiebung innerhalb des pools der freien Aminosäuren (GOLLEK 1973, HUBER 1974, TREICHEL 1975, FLOWERS *et al.* 1977, HUBER *et al.* 1977). Begleitet werden diese Veränderungen von einem Abfall des Proteingehaltes infolge gebremster Synthese bzw. geförderter Proteolyse (STROGONOV 1964, GOLLEK 1973, HUBER *et al.* 1977). Weniger eindeutig sind die Befunde über Störungen des Kohlenhydratstoffwechsels bei Salzapplikation: zum einen sind die beobachtbaren Veränderungen weniger auffällig als diejenigen des Stickstoff-Stoffwechsels, zum anderen scheinen Ausmaß und Richtung der Auslenkungen stark von der Salztoleranz der jeweiligen untersuchten Arten abzuhängen. So stehen Berichten über Konzentrationsverminderung der löslichen Kohlenhydrate (BASLAVSKAJA 1936, MATAR *et al.* 1975, RUSH & EPSTEIN 1976) auch Beobachtungen über einen Anstieg der Zuckerkonzentrationen gegenüber, wobei v. a. die Synthese der Saccharose begünstigt ist (GAUCH & EATON 1942, GOLLEK 1973, HUBER *et al.* 1974, EL-SHOURBAGY & KISHK 1975, MATAR *et al.* 1975). Auch bezüglich des Stärkehaushaltes verhalten sich die Pflanzen unter Salzstreß unterschiedlich. Stärkeabfall (WADLEIGH *et al.* 1943, HAWKER *et al.* 1974) und Zunahme bzw. überhaupt keine Reaktion auf

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

Salinität des Mediums (BASLAVSKAJA 1936, GAUCH & EATON 1942, MATAR *et al.* 1975) sind beobachtet worden. In vorliegender Arbeit sollte an einigen markanten Fällen geprüft werden, ob auch bei streusalzgeschädigten Bäumen namhafte Verschiebungen innerhalb des Stickstoff- und Kohlenhydratstoffwechsels auftreten, die als Faktoren der Salzschädigung von Bedeutung sein könnten.

2. Material und Methoden

Zur Untersuchung gelangten Blattproben ungeschädigter bzw. verschieden stark streusalzgeschädigter Linden (*Tilia cordata*) vom Heumarkt (3. Wiener Gemeindebezirk) und von der Wiedner Hauptstraße (5. Wiener Gemeindebezirk). An den ausgewählten Bäumen wurden zwei Aufsammlungen vorgenommen, am 7. 5. 1976 (Proben Nr. 1, 2, 5, 6 und 7) und am 29. 6. 1976 (Proben Nr. 3, 4, 8, 9 und 10). Die im Frühling noch ungeschädigte Linde aus der Wiedner Hauptstraße (Probe 5) wies Ende Juni bereits merkliche Schadsymptome auf, sodaß als ungeschädigte Kontrolle für die zweite Aufsammlung ein anderer Baum gewählt werden mußte (Probe 8). Am Heumarkt wies der Kontrollbaum im Juni dagegen nur erste Anzeichen einer Salzschädigung auf und wurde als schwach geschädigte Kontrolle beibehalten. Außerdem wurde zum Vergleich natürlicher Verhältnisse eine Linde aus dem Schwarzenbergpark (17. Wiener Gemeindebezirk) gewählt (7. 5. 1976, Probe 0). Um den Vergleich mit den Ergebnissen über Salzgehalt und Ionenzusammensetzung (vgl. ALBERT & FALTER 1977) in den identischen Proben zu erleichtern, ist die dort vorgenommene Probennumerierung beibehalten worden. In der eben zitierten Arbeit, Tabelle 1, sind auch alle Schadsymptome der entnommenen Blattproben detailliert zusammengefaßt. Als Ergänzung wurden ferner am 5. 9. 1976 die Blätter einer sehr stark geschädigten Linde aus der Wiedner Hauptstraße in ihren vergilbten, jedoch noch lebenden Randteil und in ihren grünen Mittelteil getrennt und gesondert aufgearbeitet. Bei den Probennahmen wurde darauf geachtet, daß die Blattproben aus etwa vergleichbarer Höhe und Exposition stammten. Randnekrosen wurden in allen Fällen entfernt, die lebenden Blattanteile wurden abgewogen und unmittelbar am Standort in einer mit Trockeneis gefüllten Kühlbox eingefroren. Nach Gefriertrocknung wurden die Proben wiederum gewogen, pulverisiert und 30 min mit kochendem Aqua dest. extrahiert. Vom klarzentrifugierten Heißwasserextrakt wurden aliquote Teile im „two step"-Verfahren über ein miteinander verbundenes Kationen-(H^+, Dowex 50 W X2 50—100 mesh)-Anionen-($HCOO^-$, Dowex 1 X4 50—100 mesh) Austauscher-Paar geschickt. Der Durchlauf (grob gereinigte Zuckerfraktion) wurde am Rotationsverdampfer abrotiert und in wenig Aqua dest. aufgenommen. Aliquote Teile hievon wurden einer gaschromatographischen Analyse unterzogen, deren Details an anderer Stelle publiziert sind (ALBERT & POPP 1978). Die Aminosäurefraktion wurde mit 3 N NH_3 vom Kationenaustauscher eluiert, zur Trockne abrotiert

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

und für die säulenchromatographische Bestimmung in einem Beckman Multichrom Aminosäureanalysator in wenig Probenverdünnungspuffer aufgenommen. Als Methode wurde ein Lithiumcitratpuffer-System gewählt, das die Auftrennung der wichtigen Aminosäuren Asparagin, Glutaminsäure und Glutamin gestattet (KEDENBURG 1971). Allerdings sind die basischen Aminosäuren nach dieser Methode nicht bestimmbar. Da diese Komponenten jedoch, wie Vorversuche mittels Dünnschichtchromatographie gezeigt haben, bei unserem Objekt nur eine untergeordnete Rolle spielen, wurden sie weiters nicht berücksichtigt.

Zur Erfassung des gesamten organisch gebundenen Stickstoffs (Gesamt-N) wurden ca. 10 mg Pulver mittels Selen-H_2SO_4-Aufschlußgemisch verascht und anschließend einer Kjeldahl-Wasserdampfdestillation unterzogen. Für die Trennung in Eiweiß-N und löslichen N wurden ca. 25 mg Pulver mit gekühlter 5% Trichloressigsäure versetzt und bei 4° über Nacht im Kühlschrank belassen. Der naß veraschte Rückstand nach der Zentrifugierung ergab die Fraktion des Protein-N, *) der veraschte Überstand die des löslichen N. Nitrat wurde in Anlehnung an Angaben von HART & FISCHER (1971) nach Reduktion über eine Cd-Säule als Nitrit kolorimetrisch bestimmt.

Stärke wurde enzymatisch bestimmt: 50 bis 100 mg Pulver wurden zunächst mehrere Male mit kochendem 80% Äthanol zur Entfernung freier Zucker behandelt, anschließend mit 1,1% HCl versetzt und 15 min am kochenden Wasserbad belassen. Das pH wurde sodann mit 1 N NaOH auf ca. 4—5 eingestellt. Die enzymatische Glucose-Bestimmung im Hydrolysat erfolgte nach BERGMEYER (1970).

3. Ergebnisse

In den Abb. 1 und 2 sind die Gehalte an Stärke und löslichen Kohlenhydraten in Form von Blockdiagrammen dargestellt. Zur Orientierung sind auch die jeweilige Cl^--Konzentration (vgl. ALBERT & FALTER 1977) und der Schädigungsgrad angegeben. Bei geringer Schädigung sind erste Anzeichen von Blattrandvergilbung festzustellen, mittlere Schädigung manifestiert sich in einem deutlichen gelben Rand, der gelegentlich schon nekrotisch wird. Auch erste Chlorosen in den randnahen Intercostalfeldern treten auf. Als „stark geschädigt" schließlich sind Blätter eingestuft, deren Randnekrose ca. 20 bis 30% der gesamten Blattfläche beträgt, bereits deutliche Chlorosen in den randnahen Intercostalfeldern sowie eine breite vergilbende Zone gegen den toten Blattrand erkennen ließen.

---

*) Auch Nukleinsäuren werden mit Trichloressigsäure mitgefällt, doch fällt ihr Anteil gegenüber dem sehr viel größeren Proteingehalt wenig ins Gewicht (SCHLEEWEISS, Diss. Uni Wien, in Vorbereitung). Der Einfachheit halber wird im folgenden (nicht ganz korrekt) diese Fraktion nur als „Protein-N" bezeichnet.

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

Als Hauptkomponenten der löslichen Kohlenhydrate tritt neben Glukose, Fruktose und Saccharose noch ein Cyklit auf, aller Wahrscheinlichkeit nach scyllo-Inositol, dessen Vorkommen für viele Lindenarten bestätigt wurde (HEGNAUER 1973). myo-Inositol ist ebenfalls regelmäßig, jedoch nur in geringen Konzentrationen nachweisbar. Die zwischen 5,5 und 10% TS im Frühjahr (Abb. 1) bzw. 3 und 8% TS im Sommer (Abb. 2)

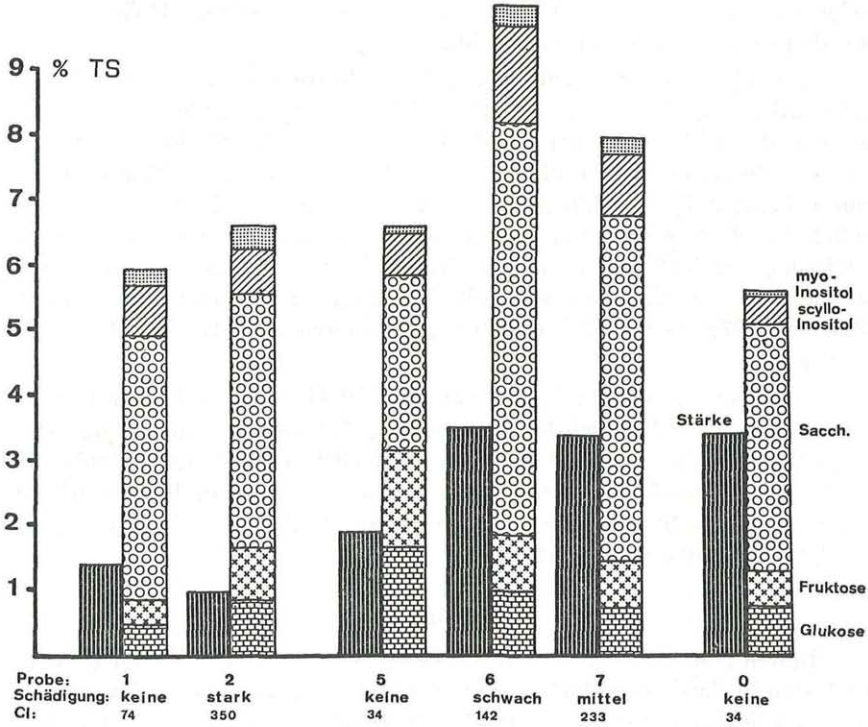

Abb. 1. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden. Aufsammlung vom 7. Mai. Proben 1 und 2: Heumarkt; Proben 5, 6 und 7: Wiedner Hauptstraße; Probe 0: Schwarzenbergpark. Zum Vergleich ist jeweils die Cl^--Konzentration (in mVal. l^{-1} Frischwasser) angeführt.

liegenden Gesamtgehalte an löslichen Kohlenhydraten liegen im oberen Durchschnittsbereich, der für mesophytische Bäume angegeben ist (ILJIN 1957). Die Heumarkt-Proben wurden jeweils vormittag zwischen 9 und 10 Uhr geerntet. Ihr Zucker- und Stärkegehalt ist dementsprechend geringer als in den um die Mittagszeit geernteten Proben von der Wiedner Hauptstraße. Die Kontrollprobe aus dem Schwarzenbergpark stammte von Nachmittag. Die Kohlenhydratgehalte sind also nicht unmittelbar miteinander vergleichbar. Es lassen sich jedoch sehr wohl an beiden Stand-

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

orten klare Tendenzen eines Anstieges der löslichen Kohlenhydrate mit steigender Cl^--Konzentration in den Blättern beobachten, besonders deutlich bei mittlerer Schädigung (Probe 6 und 9). Die Stimulation betrifft v. a. die Saccharose, die quantitativ auch viel stärker ins Gewicht fällt als die Monosaccharide.

Die Reaktion der Stärke auf steigende Cl^--Belastung läßt keine Regelmäßigkeit erkennen. Salzgeschädigte Blätter vom Heumarkt sind

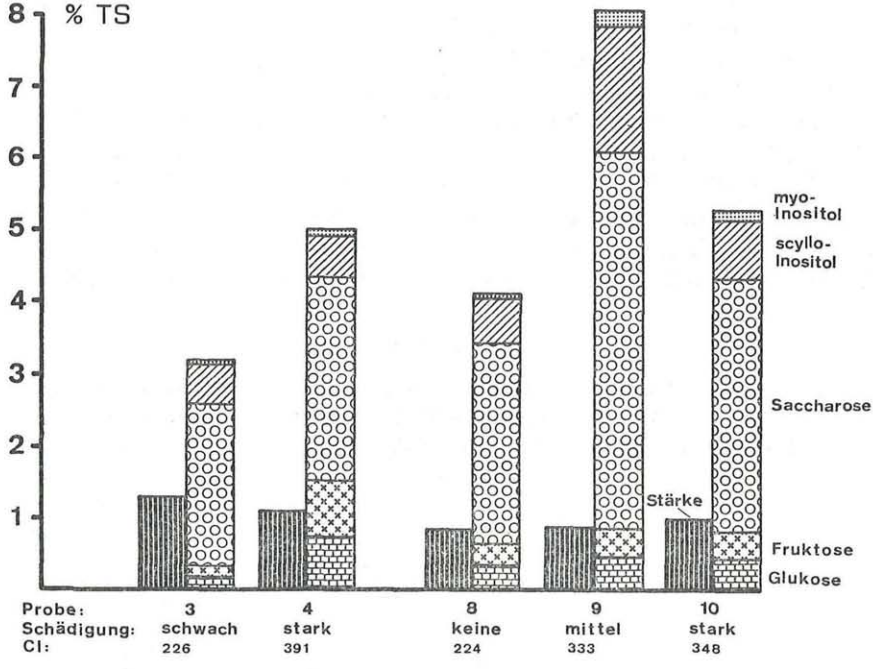

Abb. 2. Gehalt an löslichen Kohlenhydraten und Stärke in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden. Aufsammlung vom 29. Juni. Proben 3 und 4: Heumarkt; Proben 8, 9 und 10: Wiedner Hauptstraße. Zum Vergleich ist jeweils die Cl^--Konzentration (in $mVal.l^{-1}$ Frischwasser) angeführt

etwas Stärke-ärmer, solche von der Wiedner Hauptstraße dagegen Stärke-reicher als die jeweiligen ungeschädigten Kontrollen. Ihr Stärkespiegel entspricht etwa demjenigen des gesunden Baumes aus dem Schwarzenbergpark. Die unterschiedlichen Gehalte an den drei Standorten sind offensichtlich auch Folge der unterschiedlichen Erntezeit. Insgesamt deuten die Ergebnisse darauf hin, daß auch sehr hohe Cl^--Konzentrationen in den Blättern streusalzgeschädigter Bäume einen relativ geringfügigen Einfluß auf den Stärkehaushalt ausüben.

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

In Tab. 1 sind die Gesamtkonzentrationen der löslichen Kohlenhydrate im Zellsaft (berechnet als mMol. 1^{-1} Frischwasser) sowie die diesen Konzentrationen entsprechenden osmotischen Teilpotentiale (Ψ_π) im Vergleich zu den entsprechenden Werten für Cl^- (aus ALBERT & FALTER 1977 entnommen) dargestellt. Die Monosaccharide und Cyklite sind als Glukose, die Chloride als NaCl nach den Tabellen in WALTER (1936) berechnet. In den ungeschädigten Kontrollbäumen haben lösliche Kohlenhydrate und Chloride etwa dieselbe (relativ geringe) osmotische Wirksamkeit. Angesichts des sehr starken Beitrages der Chloride am osmotischen Potential in geschädigten Blättern (—16,4 bar als Extremwert) kommt jedoch den vergleichsweise geringfügigen Zucker-Teilpotentialen (Maximum: —3,3 bar) als Faktor einer osmotischen Anpassung nur eine bescheidene Bedeutung zu.

In Tab. 2 sind u. a. Zucker- und Stärkegehalte von grünem und vergilbtem Teil der im Herbst geernteten stark geschädigten Blätter dargestellt. Die Werte liegen ca. in der selben Größenordnung wie in den Proben vom 29. Juni (siehe Abb. 2). Im gelben Blatteil sind Saccharose und Stärke deutlich niedriger, während die Monosaccharide und die Cyklite höher liegen als im noch grünen Blattbereich, möglicherweise als Folge der mit

Tabelle 1

Konzentrationen der löslichen Kohlenhydrate und von Cl^- in Blättern unterschiedlich salzgeschädigter Linden in mMol. 1^{-1} Frischwasser und deren osmotische Teilpotentiale ($\Psi\pi$) in bar. Die Cl^--Werte sind aus ALBERT & FALTER (1977) entnommen

Herkunft	Probe Nr.	Datum	Schädigung	lösl. Kohlenhydrate (gesamt), mMol. 1^{-1} Frischwasser	Ψ_π lösl. Kohlenhydrate	Cl^-, mMol. 1^{-1} Chloride	Ψ_π Frischwasser
Schwarzenbergpark	0	7. 5.	keine	71	*1,6*	34	*1,5*
Heumarkt	1	7. 5.	keine	86	*1,9*	74	*3,1*
	2	7. 5.	stark	91	*2,1*	350	*14,5*
	3	29. 6.	schwach	66	*1,5*	226	*9,4*
	4	29. 6.	stark	127	*2,9*	391	*16,2*
Wiedner Hauptstraße	5	7. 5.	keine	116	*2,6*	34	*1,5*
	6	7. 5.	schwach	138	*3,1*	142	*5,9*
	7	7. 5.	mittel	110	*2,5*	293	*12,1*
	8	29. 6.	keine	77	*1,7*	224	*9,3*
	9	29. 6.	mittel	144	*3,3*	333	*13,8*
	10	29. 6.	stark	116	*2,6*	348	*14,4*

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

dem Altersstoffwechsel einsetzenden hydrolytischen Abbauvorgänge. Die Gesamtmenge der löslichen Kohlenhydrate liegt im vergilbten Blattrand nur unwesentlich niedriger als im grünen Teil der Blätter. Da jedoch die Nachlieferung im vergilbenden Blatteil von der Photosynthese her zum Erliegen kommt, sollte man einen sehr drastischen Abfall aller Kohlenhydratreserven infolge Ableitung und Veratmung erwarten. Entweder sind also die löslichen Kohlenhydrate überwiegend in der Vakuole gespeichert und stoffwechselphysiologisch sehr inaktiv, oder der hohe Salzgehalt hemmt deren Ableitung, wofür sich in der Literatur auch tatsächlich Belege finden lassen (PITMAN *et al.* 1971). Lediglich die Stärkedepots werden in den photosynthetisch inaktiven gelben Blattzonen rasch abgebaut, wodurch wahrscheinlich auch die Aufrechterhaltung der ralativ hohen Zuckergehalte in den Blatträndern ermöglicht wird.

Tabelle 2

Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalt des grünen Mittelteiles und des vergilbten Blattrandes von stark geschädigten Lindenblättern (aufgesammelt am 5. 9.) in % Trockensubstanz

	grün	vergilbt
Glukose	0,29	0,62
Fruktose	0,33	0,63
Saccharose	3,7	2,4
scyllo-Inositol	0,43	0,81
myo-Inositol	0,07	0,18
Stärke	2,0	0,80
Protein-N	1,91	1,20
lösl. N	0,5	0,5
NO_3^--N	0,005	0,008

Abbildung 3 gibt Aufschluß über die Stickstoff-Verteilung bei unterschiedlicher Streusalzbelastung. Die Linden aus der Wiedner Hauptstraße kommen in ihren Werten für Gesamt- bzw. Protein-N der Probe aus dem Schwarzenbergpark nahe, wobei (allerdings nur im Frühjahr) eine leichte Abnahme bei steigender Salzbelastung zu beobachten ist. An den stark geschädigten Bäumen vom Heumarkt ist dagegen der Abfall des organisch gebundenen Stickstoffs noch deutlicher zu verfolgen. An beiden Standorten ist jedoch der verminderte Proteingehalt der salzgeschädigten Blätter nicht von einem entsprechenden Anstieg der löslichen Stickstoff-Fraktion oder des NO_3^--N begleitet. Dies kann als Indiz dafür gewertet werden, daß sich in den vorliegenden Fällen die Salzbelastung weniger auf die Nitrat-Reduktion bzw. Nutzung des reduzierten Stickstoffs in den Blättern, sondern bereits auf die N-Aufnahme ungünstig auswirkt. Der NO_3^--N-Gehalt (rechter Block der Diagramme in Abb. 3) liegt in allen Fällen um

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

ca. zwei Zehnerpotenzen niedriger als der Gehalt an organisch gebundenem Stickstoff. Die beobachtbaren Schwankungen folgen keiner Regelmäßigkeit, der extrem niedrige Wert in den Blättern des Parkbaumes, die gleichzeitig den höchsten Gehalt an organisch gebundenem N aufweisen, unterstreicht allenfalls die — fast selbstverständliche — Tatsache, daß wohl nur im völlig ungestörten Baum die Nutzung des aufgenommenen Nitrats optimal verläuft.

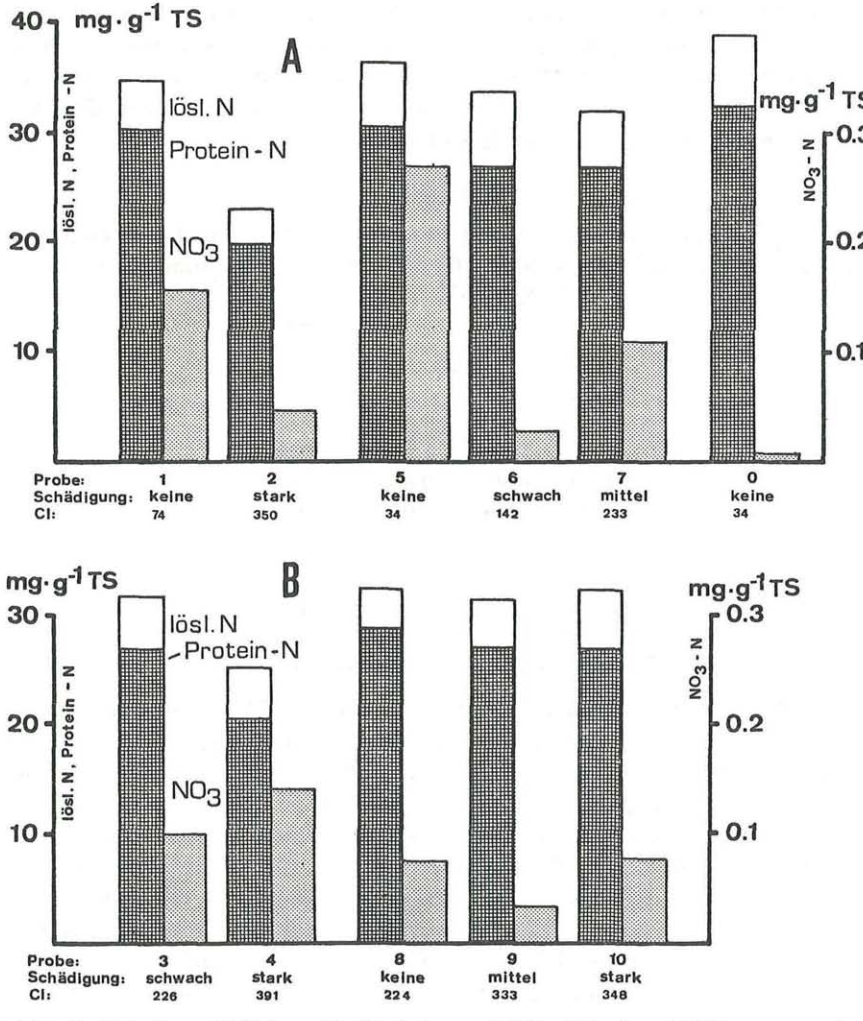

Abb. 3. Gehalt an löslichem N, Protein- und NO_3-N in den Blättern gesunder und salzgeschädigter Linden. Zum Vergleich ist jeweils die Cl^--Konzentration (in mVal. l^{-1} Frischwasser) angeführt. A: Aufsammlung vom 7. Mai; B: Aufsammlung vom 29. Juni

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

Die Gehalte an NO_3^-- und löslichem organischen Stickstoff in grünen bzw. vergilbten Anteilen der zu Beginn September geernteten Blattproben liegen etwa in der gleichen Größenordnung wie in allen übrigen Proben (vgl. Tab. 2). Der Protein-N ist allerdings schon sehr stark abgesunken (bes. im vergilbenden Blattrand), zweifellos als Folge von N-Rückverlagerungsvorgängen.

Eine Übersicht über die Verteilung der freien Aminosäuren in einigen ausgewählten Proben (ausschließlich der basischen Komponenten, vgl.

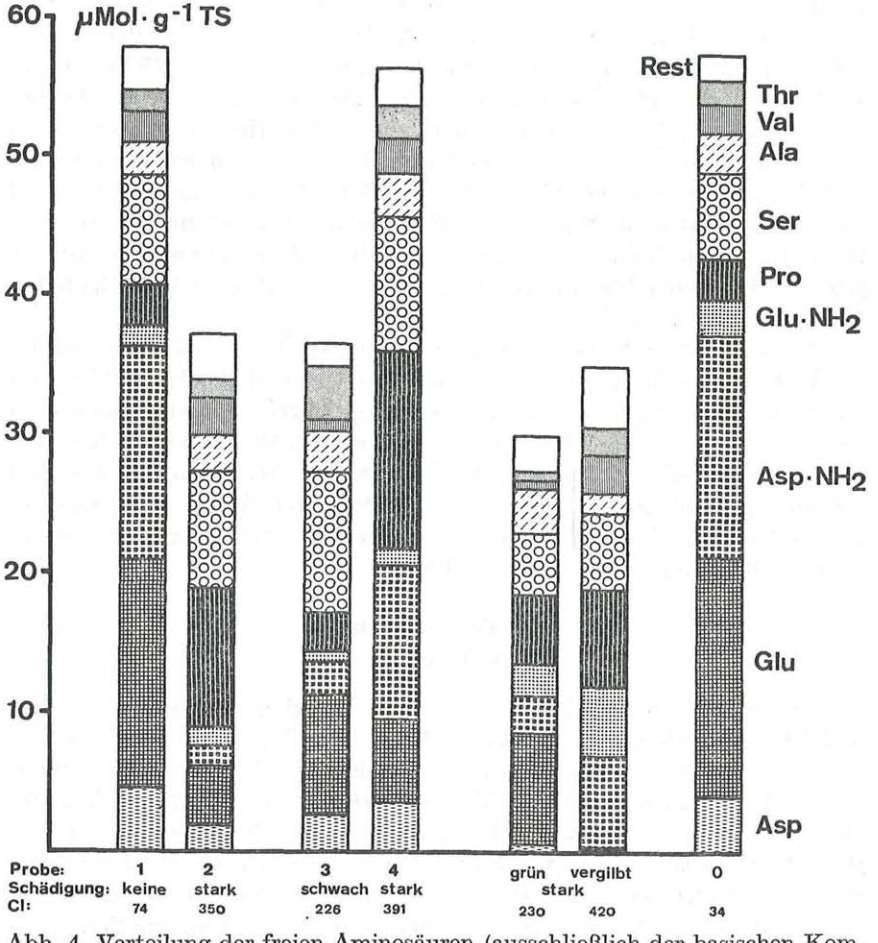

Abb. 4. Verteilung der freien Aminosäuren (ausschließlich der basischen Komponenten) in den Blättern gesunder und unterschiedlich salzgeschädigter Linden. Probe 0: Schwarzenbergpark, 7. Mai; Proben 1 und 2: Heumarkt, 7. Mai; Proben 3 und 4: Heumarkt, 29. Juni; grüner und vergilbter Blattanteil: Wiedner Hauptstraße, 5. September. Zum Vergleich ist jeweils die Cl^--Konzentration (in mVal. l^{-1} Frischwasser) angeführt

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

Methodik) gibt Abb. 4. Glutaminsäure und Asparagin sind in den ungeschädigten Blättern die hauptsächlich gebildeten Aminosäuren und umfassen mehr als die Hälfte der Aminosäure-Fraktion. In stark geschädigten Blättern tritt Glutaminsäure zu beiden Aufsammlungszeiten deutlich zurück, während gebremste Asparaginbildung nur in jugendlichen salzgeschädigten Blättern (Probe 2) zu beobachten ist. Im Sommer liegt dann der Asparagingehalt in den stark geschädigten Blättern markant höher als in den nur sehr gering geschädigten des Kontrollbaumes. Als weitere sehr einschneidende Reaktion auf Salzstreß ist noch der regelmäßige starke Anstieg von Prolin in den (Cl^--reichen) geschädigten Blättern festzuhalten. Diese Aminosäure, die konstitutiv nur ca. 5% der Gesamtfraktion der Aminosäuren in Linden einnimmt (vgl. Proben 0 und 1), ist mit ca. 25 bis 30% in stark salzgeschädigten Blättern jeweils die Hauptkomponente des Aminosäurespektrums. Asparaginsäure, Glutamin sowie Serin, Alanin, Valin und Threonin, die neben den eben genannten Komponenten noch namhaften Anteil am Aminosäuremuster der Lindenblätter haben, reagieren sehr viel schwächer auf den Anstieg des Cl^--Gehaltes in den Blättern. Die Absolutmenge der freien Aminosäuren nimmt in Blättern des gesunden Alleebaumes gegen den Sommer hin um ca. 30% ab, in denen des stark geschädigten dagegen deutlich zu.

Die Unterschiede zwischen grünen und gelben Anteilen stark geschädigter Blätter vom 5. 9. sind v. a. durch das fast vollständige Fehlen von Glutaminsäure und Asparaginsäure und das gleichzeitige starke Überwiegen deren Amide im gelben Blattrand gekennzeichnet. Der Prolingehalt in den (Cl^--reicheren) gelben Blattzonen liegt etwas höher als in den (Cl^--ärmeren) grünen Spreitenteilen. Die verstärkte Bildung der Amide steht wohl in Zusammenhang mit dem Protein-Abbau und der damit verbundenen Stickstoff-Mobilisierung im vergilbenden Blattrand.

4. Diskussion

4.1. Kohlenhydrate

Der Stärkehaushalt der Blätter salzgeschädigter Linden ist nur wenig in Mitleidenschaft gezogen. Eine ähnliche geringfügige Beeinflussung des Stärkegehaltes von Kulturpflanzen bei steigender Salinität des Mediums ist aus der Literatur bekannt (Wadleigh *et al.* 1943, Matar *et al.* 1975), ja sogar ein Anstieg des Stärkespiegels wurde gelegentlich beobachtet (Baslavskaja 1936, Gauch & Eaton 1942). Hawker *et al.* (1974) zeigten an einigen Kulturpflanzen, daß der normale Stärkehaushalt allerdings nur dann aufrechterhalten werden kann, wenn mit der Salzapplikation keine K-Mangelsituation verbunden ist, da K^+-Ionen eine überaus günstige Wirkung auf die ADP-Glucose-Stärke-Synthetase ausüben. Wurde K^+ zur Gänze durch Na^+ ersetzt, so fiel selbst bei der als sehr salztolerant geltenden *Beta* der Stärkegehalt der Blätter auf ca. $^1/_9$ des Gehaltes in der salzfrei gezogenen Kontrolle ab. Da die Gefahr eines K^+-Mangels bei unseren streu-

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

salzgeschädigten Bäumen nicht gegeben ist (vgl. ALBERT & FALTER 1977), so ist das Fehlen einer Störung des Stärkehaushaltes — zumindest aus dieser Sicht — verständlich. Der Einfluß der Substratsalinität auf die Stärkespaltenden Enzyme scheint von Fall zu Fall unterschiedlich zu sein: HUBER *et al.* (1974) beobachteten bei dem Gras *Pennisetum typhoides* eine Hemmung, während EL-FOULY & JUNG (1972) für einige hydrolytische Enzyme des Kohlenhydratstoffwechsels aus Weizenkeimlingen durch NaCl bedingte Aktivitätssteigerungen angeben. Die entsprechenden Enzymsysteme in Linden scheinen dagegen eher Cl^--indifferent zu sein. Allerdings lassen geringe Probenzahl und die ungleichsinnigen Reaktionen des Stärkegehaltes doch nur relativ unsichere Vermutungen darüber zu, ob sich die salzbedingten Auslenkungen des Stärkehaushaltes etwa nachteilig auf den Energie-Haushalt der Bäume auswirken könnten.

Die Gesamtmenge an löslichen Kohlenhydraten erfährt bei steigender Salzbelastung eine Zunahme. Die Stimulation manifestiert sich besonders deutlich bei mittlerem Schädigungsgrad. Bei zu starkem Anstieg der Cl^--Konzentration in den Blättern gehen die löslichen Kohlenhydrate wiederum zurück, bleiben jedoch über den Werten in den ungeschädigten Kontrollen. Der regelmäßige Anstieg der Saccharose ist in der Literatur sehr gut dokumentiert. Die Monosaccharide machen dagegen diese salzbedingte Förderung kaum mit und fallen in salzempfindlicheren Arten sogar gegenüber den Kontrollwerten aus salzfrei gezogenen Pflanzen ab (vgl. dazu BASLAVSKAJA 1936, GAUCH & EATON 1942, HAWKER *et al.* 1974, EL-SHOURBAGY & KISHK 1975, MATAR *et al.* 1975, RUSH & EPSTEIN 1976). Beim besonders salzempfindlichen Salat fällt neben den Monosacchariden sogar der Spiegel der Saccharose ab, u. zw. schon bei sehr geringen Salzkonzentrationen im Medium (MATAR *et al.* 1975). Andererseits zeigen besonders salzresistente Arten (Gerste, versch. Halophyten) neben einem deutlichen Saccharoseanstieg auch eine Steigerung der Monosaccharide (GAUCH & EATON 1942, BRIENS 1972, EL-SHOURBAGY & KISHK 1975). Auch unsere Linden zeigen bezüglich der Monosaccharide ein weniger eindeutiges Verhalten. Ob es klare Trends bei Salzschädigung gibt, läßt sich aus den wenigen, z. T. ungleichsinnigen Werten (vgl. Heumarkt und Wiedner Hauptstraße, Abb. 1 & 2) nicht mit Sicherheit ablesen. HUBER *et al.* (1974) deckten in einer NaCl-bedingten Förderung der Saccharose-Synthetase und der Saccharose-6-Phosphat-Synthetase eine mögliche Ursache dieser auffälligen Saccharose-Akkumulation bei Salzstreß auf. Eine andere Ursache könnte darin liegen, daß die Ableitung von Saccharose aus den salzgeschädigten Blättern gestört ist (PITMAN *et al.* 1971, MATAR *et al.* 1975). Dieser Umstand, der ja zunächst auf Grund der ansteigenden Zuckerkonzentrationen in den Blättern eine positive Beeinflussung des Kohlenhydratstoffwechsels bei Salzbelastung vortäuscht, wäre dann natürlich auf lange Sicht als Begleiterscheinung einer Verarmung der Speicherorgane für Kohlenhydrate für die Pflanze verhängnisvoll. Beide Möglichkeiten,

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

stimulierte Synthese bzw. gehemmte Ableitung, verschärfen jedenfalls die durch Ionen-Mehraufnahme und verkürzte Vegetationszeit ohnedies angespannte energetische Situation der streusalzgeschädigten Bäume (vgl. dazu ALBERT & FALTER 1977). Im vergilbten, Cl^--reicheren Blattrand ist die Saccharose gegenüber den noch grünen Blattbereichen beträchtlich vermindert, die Monosaccharide sind dagegen im Blattrand angestiegen (vgl. Tab. 2). In diesem Falle scheinen Vorgänge des Altersstoffwechsels, also etwa Stimulation hydrolytischer Enzyme, die Salzwirkung zu überdecken.

Da sich die Salz-Schadsymptome optisch kaum von Dürreschäden unterscheiden, ist auch ein Seitenblick auf die Veränderungen des Kohlenhydratstoffwechsels bei Trockenstreß angebracht. Anstieg der Konzentration der löslichen Kohlenhydrate, wiederum mit Bevorzugung der Saccharose, ist auch in diesem Falle beobachtet worden (ILJIN 1957, JEREMIAS 1966, HSIAO 1973). Interessant sind Befunde von BRECKLE & KULL (1973), wonach der Zuckergehalt in Therophyten aus ariden Gebieten Afghanistans bei steigender Dürrebelastung zunächst stark erhöht wird, bei einsetzender Schädigung jedoch wieder absinkt. Ein grundsätzlich ähnlicher Verlauf ließ sich ja mit steigender Salzschädigung an unseren Linden aufdecken. Andererseits ist für die Stärke und höher molekulare Zucker ein regelmäßiger Abfall als Folge der Dürrebelastung festgestellt worden (VAADIA *et al.* 1961, JEREMIAS 1966, HSIAO 1973), während — wie oben ausgeführt wurde — Salzstreß alleine den Stärkespiegel kaum beeinflußt. Möglicherweise kann die an den Heumarktproben festgestellte leichte Stärke-Abnahme in geschädigten Blättern als Folge einer Überlagerung von Salz- und Trockenstreß gesehen werden, die wir a priori für unsere geschädigten Alleebäume annehmen müssen (GLATZEL & KRAPFENBAUER 1975).

Sieht man in der Saccharose-Akkumulation eine regulatorische Maßnahme zur osmotischen Anpassung, die bei Vorliegen von Salz- bzw. Trockenstreß zweifellos nützlich wäre, dann ist allerdings zu bedenken, daß — zumindest im vorliegenden Fall der Linden — die vermehrte Speicherung von löslichen Kohlenhydraten nur einen sehr bescheidenen Beitrag zum osmotischen Potential leistet, der weit unter dem Beitrag der Chloride liegt (vgl. Tab. 1). Zudem funktioniert diese Art der Osmoregulation nur innerhalb enger Grenzen, da der stimulierende Effekt wieder wegfällt, wenn der Gesamt-Elektrolytgehalt eine gewisse obere Grenze erreicht. Bei einem angenommenen osmotischen Gesamtpotential von ca. −15 bis −20 bar beträgt der Anteil der löslichen Kohlenhydrate mit −1,5 bis −3,3 bar nur etwa 10 bis 20%. Interessant ist, daß der Anteil der Zucker am osmotischen Potential auch für Bäume und einjährige Arten arider Gebiete etwa in demselben Bereich liegt (BRECKLE & KULL 1971, 1973, KULL & BRECKLE 1973). Ähnlich wie bei unseren salzgeschädigten Linden wird der notwendige starke Abfall des osmotischen Potentials bei einsetzender Dürre eher durch Mehraufnahme von Ionen erreicht (BRECKLE & KULL, 1973). Auch bei den Zucker-reichsten Salzpflanzen (*Poaceen*) überschreitet der prozentuelle

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

Anteil der Zucker am osmotischen Gesamtpotential 30% kaum (ALBERT & POPP 1978). Die osmoregulatorische Bedeutung rückt allerdings in eine andere Dimension, wenn man annimmt, daß die vermehrt gebildete Saccharose vorwiegend im Cytoplasma abgelagert wird und dort den osmotischen Ausgleich zu den bei Salz- bzw. Dürrestreß vermehrt aufgenommenen und zur Vermeidung hoher toxischer cytoplasmatischer Konzentrationen hauptsächlich (?) in der Vakuole deponierten Ionen schafft. In diesem Falle würde die gebildete Saccharose sehr wohl ausreichen, um einen Großteil der Ionen zu kompensieren, da sich dann die in Tab. 1 angegebenen Zuckerkonzentrationen — die ja auf die ganze Zelle berechnet wurden — sehr stark erhöhen würden.

4.2. Stickstoff

LEH (1973) gibt für Blätter streusalzgeschädigter Linden und anderer Alleebäume in Berlin eine starke Abnahme des Gehaltes an organisch gebundenem Stickstoff gegenüber gesunden Blattproben an. Die von uns untersuchten Lindenproben vom Heumarkt verhalten sich ähnlich. Parallel zum Gesamt-N-Gehalt fällt bei diesen Proben auch der Protein-N-Gehalt ab. Man könnte daraus zunächst auf eine sehr starke Hemmung der Protein-Biosynthese als Folge der Salzbelastung schließen, wofür es auch in der Literatur mehrfach Belege gibt (ÖNAL 1973, GOLLEK 1973, JENNINGS 1976, HUBER *et al.* 1977). Die Tatsache, daß das Verhältnis Protein-N : löslichem N in geschädigten und ungeschädigten Proben etwa gleich ist, daß sich also lösliche N-Verbindungen im geschädigten Blatt nicht stark anhäufen, spricht allerdings gegen eine substantielle Beeinflussung des Protein-Haushaltes. Auch NO_3^- ist in den geschädigten Proben nicht drastisch erhöht, sodaß auch die Nitrat-Reduktion im wesentlichen ungestört verlaufen dürfte. Als Erklärung bietet sich somit in erster Linie eine mangelhafte Stickstoff-Aufnahme an, deren Ursache in einer durch die Aufbringung von Streusalz bedingten besonders starken Degradation der entsprechenden Böden liegen könnte. Bodenversalzung führt im allgemeinen zur Verschlechterung der Nährstoffsituation im Boden (KREUTZER 1974, KRAPFENBAUER *et al.* 1974). Auch eine direkte gegenseitige Beeinflussung von Nitrat- und Chlorid-Aufnahme wäre denkbar: So konnte SMITH (1973) an Gerstenwurzeln zeigen, daß sehr komplexe Zusammenhänge zwischen der Aufnahme dieser beiden Anionen bestehen und daß insbesondere hohe interne Cl^--Konzentration die NO_3^--Aufnahme hemmt.

Geschädigte Bäume aus der Wiedner Hauptstraße zeigen allerdings nur einen bescheidenen Abfall, bzw. im Sommer überhaupt keine Beeinträchtigung ihres Gesamtgehaltes an organisch gebundenem Stickstoff gegenüber den ungeschädigten Kontrollbäumen. Die N-Versorgung scheint also hier etwas besser zu sein. Da Cl^--Gehalt und Schadsymptome der stark geschädigten Blätter an diesem Standort etwa den stark geschädigten Heu-

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

markt-Linden entsprechen, darf auch daraus geschlossen werden, daß die N-Verarmung der Heumarkt-Linden tatsächlich in erster Linie auf Grund einer unzulänglichen NO_3^--Aufnahme zustande kam und in zweiter Linie eine unmittelbare Folge der Salzbelastung in den Blättern sein dürfte. Die geringfügige Abnahme des Protein-N in den salzgeschädigten Blättern aus der Wiedner Hauptstraße könnte immerhin die Folge einer Cl^--bedingten Schwächung der Proteinsynthese sein (vgl. GOLLEK 1973, JENNINGS 1976, HUBER *et al.* 1977). GLATZEL & KRAPFENBAUER (1975) sowie KRAPFENBAUER *et al.* (1974) können nach statistischer Auswertung einer Vielzahl von Blattproben salzgeschädigter Alleebäume (darunter auch Linden) aus dem Wiener Stadtgebiet keine generelle N-Verarmung geschädigter Blätter feststellen. Offenbar reicht also in der Mehrzahl der Fälle streusalzbeeinträchtigter Standorte die N-Versorgung vom Boden her (gerade) noch aus, um den normalen N-Bedarf der Bäume zu decken. Allerdings ist durchaus denkbar, daß sich bei fortschreitender Bodenverschlechterung im Zuge weiterer Streusalzapplikation die Nährstoff-, speziell N-Situation für die jetzt noch ausreichend versorgten Bäume an vielen Straßenrändern in den nächsten Jahren verschlechtern könnte, wie der Präzedenzfall am Heumarkt zeigt. Der von LEH (1973) beschriebene starke Abfall des Gesamt-N-Gehaltes in Blättern von streusalzgeschädigten Alleebäumen in Berlin könnte vielleicht auch in einer ungünstigen N-Versorgung dieser Bäume liegen.

Eine ähnlich geringfügige Beeinflussung des Stickstoff-Haushaltes wie wir an den Proben aus der Wiedner Hauptstraße beobachten konnten, ist auch von zahlreichen Kulturpflanzen bei Salzbelastung beschrieben worden (BERNSTEIN 1964, LANGDALE & THOMAS 1971, MATAR *et al.* 1975, RUSH & EPSTEIN 1976, KURIAN 1977). Ein gelegentlicher Anstieg des N-Gehaltes ist dadurch erklärbar, daß der aufgenommene N infolge der allgemeinen Wachstumsdepression nicht weiter verwertet werden kann und sich somit anhäuft (BERNSTEIN 1964). Jedenfalls deuten alle diese Befunde darauf hin, daß zumindest bei ausreichender N-Versorgung dessen Aufnahme bei Salzbelastung nicht gestört ist, da offensichtlich die Nitrat-Aufnahmesysteme auch bei relativ hohen Cl^--Konzentrationen im Medium höchst selektiv weiterarbeiten.

Die Nitrat-Gehalte selbst sind in allen Proben sehr niedrig, mit 0,01 bis 0,3 $mg.g^{-1}$ Trockensubstanz liegen die Werte um ca. zwei bis drei Zehnerpotenzen unter den Werten für den organisch gebundenen Stickstoff, aber durchaus im Bereich, der für Wildpflanzen angegeben ist (VON SCHNURBEIN 1967, LEW 1974, ALBERT & POPP 1977). Die zu beobachtenden Schwankungen des NO_3^--Gehaltes fallen also nicht sehr stark ins Gewicht und können v. a. nicht mit den Schwankungen des organisch gebundenen N in Korrelation gebracht werden. Vor allem scheint die Nitrat-Reduktion in salzgeschädigten Blättern nicht gehemmt zu werden, sonst müßte sich in diesen Proben ein wesentlich stärkerer NO_3^--Anstieg beobachten lassen.

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

4.3. Aminosäuren

Stimulierte Prolinbildung als Folge von Salzbelastung ist bei salztoleranten Arten (darunter Halophyten) und salzempfindlichen Arten mit großer Regelmäßigkeit gefunden worden (HUBER 1974, TREICHEL 1975, JENNINGS 1976, RUSH & EPSTEIN 1976, HUBER *et al.* 1977, FLOWERS *et al.* 1977). Unsere salzbeeinflußten Linden stellen in dieser Hinsicht keine Ausnahme dar. HUBER (1974) sowie HUBER *et al.* (1977) verfolgten bei *Pennisetum typhoides* und *Phaseolus aconitifolius* die auf enzymatischer Ebene ablaufenden Veränderungen und wiesen nach, daß bei Salzstreß Transaminasen aktiviert werden, wodurch Aminosäuren zu Glutaminsäure umgewandelt werden. Von hier aus werden, wiederum durch Stimulation der entsprechenden Enzyme, Prolin und — bei ihren Versuchsobjekten — auch Glutamin in erhöhtem Maße gebildet. Die Autoren sehen darin Regulationsmechanismen zur Konservierung von Stickstoff während der Zeit ungünstiger Wachstumsbedingungen. Die im Frühjahr und Sommer ungleichsinnigen Verschiebungen der übrigen Aminosäure-Hauptkomponenten zwischen gesunden und salzgeschädigten Blättern deuten wohl darauf hin, daß sich die Wirkungen mehrerer Faktoren überlagern. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, daß der niedrige Gesamtstickstoff-Gehalt in den Blättern des stark geschädigten Baumes vom Heumarkt (Probe 2; 7.5.) auf eine gehemmte N-Aufnahme an diesem Standort schließen läßt. So ist wahrscheinlich der sehr niedrige Gehalt an den Hauptkomponenten Glutaminsäure und Asparagin (und damit auch der Gesamtgehalt an freien Aminosäuren) in dieser Probe (2) zur Zeit der intensiven frühsommerlichen Wachstumsperiode eher ein Anzeichen dieses N-Mangels als eine unmittelbare Folge der Salzwirkung. Die Tatsache, daß Prolin in den geschädigten Frühjahrsproben gegenüber den gesunden Blättern trotzdem angereichert wird, unterstreicht, wie gut eingespielt dieser Streß-Regulationsmechanismus ist. Gegen den Sommer scheint sich in den nun voll ausgewachsenen und daher weniger N-bedürftigen Blättern der stark geschädigten Heumarkt-Linde (Probe 4) die N-Bilanz wieder etwas normalisiert zu haben: die Gesamtsumme der freien Aminosäuren ist nun v. a. auf Grund des hohen Prolin- bzw. Asparaginspiegels in den stark geschädigten Blättern sogar größer als in den nur sehr gering geschädigten (vgl. Abb. 4). Ob der Asparagingehalt als Folge der Salzwirkung oder lediglich auf Grund der verbesserten N-Bilanz erhöht ist, läßt sich nicht entscheiden. Asparaginsynthese als Mittel zur N-Konservierung unter Streßbedingungen ist gelegentlich jedoch auch beschrieben worden (Zitate in HUBER 1974). Glutaminbildung (vgl. HUBER 1974) ist dagegen bei unseren Linden von untergeordneter Bedeutung. Manche Kulturpflanzen häufen auch Glutaminsäure und Asparaginsäure als Reaktion auf die Erhöhung des Salzgehaltes im Medium an (GOLLEK 1973, RUSH & EPSTEIN 1976). Je nach Konstitutionstypus und sicherlich auch je nach dem Zustand der jeweiligen N-Ernährung schlagen also Pflanzen offensichtlich unterschiedliche Maßnahmen zur Konservierung

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

ihrer N-Vorräte bei Vorliegen von Streßsituationen ein, wobei jedoch zweifellos der Bildung von Prolin besondere Bedeutung zufällt.

Die Dominanz von Asparagin und Glutamin in den vergilbenden Blattteilen ist wohl Ausdruck der N-Mobilisierung im Zuge der mit dem Einsetzen der Vergilbung stark nachlassenden Proteinsynthese (BEEVERS 1976, vgl. auch Tab. 2). Der sehr hohe Cl^--Gehalt im gelben Blattrand (420 mMol. l^{-1} Frischwasser; zur ungleichmäßigen Ionenverteilung in salzgeschädigten Blättern vgl. FENN *et al.* 1970) bzw. die damit verbundenen Verschiebungen des Ionengleichgewichtes (vgl. ALBERT & FALTER 1977) scheinen also vorzeitiges physiologisches Altern (Anfang September!) zu begünstigen. Auf eine salzbedingte Beschleunigung des Altersstoffwechsels als einen wesentlichen Faktor der Salzschädigung von Alleebäumen hat besonders LEH (1973) hingewiesen. Prolingehalt und Gesamtsumme der Aminosäuren liegen in beiden Blattfraktionen — wohl auch als Folge verfrüht einsetzender herbstlicher N-Rückverlagerungsprozesse — unter den Frühjahrs- und Sommer-Werten. Im gelben Blattrand repräsentiert Prolin mit 20,1% immerhin noch die Hauptkomponente der freien Aminosäuren. Solange also die Streßsituation anhält, wird Prolin kaum mobilisiert, was zum Zeitpunkt der herbstlichen Blattvergilbung für die N-Bilanz des Baumes zweifellos ungünstig ist.

Die Regelmäßigkeit, mit der gesteigerte Prolinbildung als Mittel zur N-Konservierung bei Applikation verschiedenartiger Streßbedingungen beobachtet wurde (wie Salzstreß wirken auch Dürrestreß, vgl. HSIAO 1973 und osmotischer Streß, vgl. SINGH *et al.*, 1973), gab Anlaß für Vermutungen über weitere physiologische Funktionen des Prolins: so etwa wurde über eine mögliche Bedeutung als Osmotikum im Cytoplasma v. a. bei Halophyten spekuliert, unter der Annahme, daß die aufgenommenen Salze vorwiegend in der Vakuole deponiert werden (TREICHEL 1975, FLOWERS *et al.* 1977). Auch eine allgemeine Schutzfunktion für Makromoleküle ist wiederholt angenommen worden (JENNINGS 1976). Neuerdings konnte SCHOBERT (1977) diesen Schutzmechanismus konkretisieren: Infolge sterisch günstiger Bindung des Prolins an Makromoleküle könnte deren volle Hydratation und somit deren uneingeschränkte biologische Wirksamkeit auch bei fallendem Wasserpotential der Umgebung aufrechterhalten werden. Dieses Konzept paßt sehr gut zur Beständigkeit, mit der alle dehydratisierenden Streßbedingungen durch vermehrte Prolinbildung beantwortet werden. Die gemeinsame Basis dieser gleichsinnigen Auslenkungen liegt dabei vermutlich in einer veränderten Hormonbalance in den Blättern, v. a. in einer angeregten Abscisinsäure-Bildung (vgl. dazu HSIAO 1973, HUBER 1974).

5. Schlußbemerkungen

An streusalzgeschädigten Linden lassen sich Veränderungen in fast allen Bereichen des Stoffwechsels verfolgen: Die Kationenaufnahme ist forciert, die Synthese organischer Anionen ist zunächst auch erhöht, bei

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

fortschreitender Salzbelastung jedoch eingeschränkt (vgl. ALBERT & FALTER 1977). Der Kohlenhydrat-Haushalt ist beeinflußt, die Stickstoff-Versorgung und damit der Aufbau organischer N-Verbindungen sind gestört, wenn auch nur bei Vorliegen besonders ungünstiger Bodenbedingungen. Der Aminosäure-Haushalt ist ebenso in charakteristischer Weise verändert. Ferner dürfen wir vermuten, daß auch Photosynthese, Atmung und Wasserbilanz gestört sind, wie an salzbeeinflußten Pflanzen vielfach dokumentiert wurde (LEVITT 1972, GALE 1975). Die Ursache der Salzschädigung darf also wohl nicht auf die Wirkung nur eines einzigen Faktors — etwa des angehobenen Cl^--Gehaltes — zurückgeführt werden, sondern liegt in dem sich mehr und mehr verschiebenden Gleichgewicht des Stoffwechsels. Bei mäßiger Streßwirkung sind einige dieser Auslenkungen als für die Pflanze durchaus sinnvolle Regulationsmechanismen deutbar: z. B. Verschiebung der organischen Anionen und vermehrte Kationen-Aufnahme als Ausgleich zur starken Cl^--Aufnahme sowie als osmoregulatorische Maßnahme; oder Verschiebung des Aminosäurestoffwechsels in Richtung Prolin als Mittel zur Konservierung des reduzierten Stickstoffs; Anhäufung löslicher Kohlenhydrate zum Teil auch als osmoregulatorische Maßnahme zur Verbesserung der Wasserbilanz. Alle diese Veränderungen, die zunächst die Lebensdauer der Blätter zu verlängern helfen, bleiben aber wohl nur innerhalb gewisser Grenzen in einem Bereich, der von den Pflanzen selbst ohne bleibenden Schaden ertragen wird. Überschreitet die Streßsituation an Dauer und Intensität die obere Toleranzgrenze, ist eine irreversible Blattschädigung unvermeidlich, die sich dann in frühzeitiger Vergilbung, Nekrosenbildung und schließlich im vorzeitigen Abwurf äußert. Fast alle der eben aufgezählten stoffwechselphysiologischen Veränderungen wirken sich auf die Energiebilanz der Bäume negativ aus: die stimulierte Ionenaufnahme bedarf zusätzlicher Energie, ebenso angeregte Säure- und Zuckersynthesen. Besonders verhängnisvolle Folgen hat jedoch wohl die zwangsweise Verkürzung der Vegetationsperiode durch vorzeitiges Einsetzen von Vergilbung und Laubfall. Die Reservestoff-Speicher des Baumes können unter diesen Umständen wohl kaum mehr regelmäßig aufgefüllt werden, und salzgeschädigte Bäume geraten vermutlich von Jahr zu Jahr in größere Energie-Defizite, die schließlich deren Vitalität mehr und mehr schwächen und zu deren vorzeitigem Tode führen.

Danksagung

Herrn Dozent Dr. G. GLATZEL vom Institut für forstliche Standortsforschung der Universität für Bodenkultur sind wir für seine wertvolle Hilfe bei der Auswahl der Proben sowie für anregende Diskussionen zu Dank verpflichtet. Unvergeßlich wird uns aber die Hilfe bleiben, welche uns unser lieber, allzu früh verstorbener Kollege und Freund Hannes SPÖRL bei der Stickstoff-Bestimmung und bei der Analyse der Aminosäuren noch wenige Monate vor

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

seinem tragischen Tod zuteil werden ließ. Frau Dr. Marianne Popp danken wir für die kritische Durchsicht des Manuskripts, dem „Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" für die Sachbeihilfe.

6. Literatur

Albert R. & Falter J. 1977. Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Blättern streusalzgeschädigter Linden in Wien. I. Salzgehalt und Ionenbilanz. — Phyton (Austria) 18: 173—197.

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

— & — 1978. Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). — Oecol. Plant. 13, Nr. 1.

Baslavskaja S. S. 1936. Influence of the chloride ion on the content of carbohydrates in potato leaves. — Plant Physiol. 11: 863—872.

Beevers L. 1976. Nitrogen metabolism in plants. — London: Edward Arnolds Ltd.

Bergmeyer H. U. 1970. Methoden der enzymatischen Analyse, 2. Auflage, Bd. II. — Weinheim/Bergstraße: Verlag Chemie.

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

Breckle S.-W. & Kull U. 1971. Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. I. *Quercus balout* Griffith. — Flora 160: 43—59.

— & — 1973. Ist *Diarthron vesiculosum* (*Thymelaeaceae*) ein ökologisches Rätsel? Studien an Therophyten in der Steppe Kabul/Afghanistan. II. Die Wirkung der Dürre auf Mineralstoffverhältnisse und Kohlenhydrathaushalt. — Bot. Jahrb. Syst. 93: 539—561.

Briens M. 1972. Influence du chlorure de sodium sur les glucides solubles et de l'amidon de *Suaeda macrocarpa* Moq. — Comptes Rendus, D — Sciences naturelles 274: 3549—3551.

El-Fouly M. M. & Jung J. 1972. Enzyme activity in wheat seedlings grown under different NaCl salinity levels and their interaction with growth regulators. — Biochem. Physiol. Pflanzen 163: 492—498.

El-Shourbagy M. N. & Kishk H. T. 1975. Sodium chloride effects on the sugar metabolism of several plants. — Phyton (Austria) 17: 101—108.

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

Flowers T. J., Troke P. F. & Yeo A. R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. — Ann. Rev. Plant Physiol. 28: 89—121.

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.

Gauch H. G. & Eaton F. M. 1942. Effect of saline substrate on hourly levels of carbohydrates and inorganic constituents of barley plants. — Plant Physiol. 17: 347—365.

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

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

GOLLEK B. (Hg.) 1973. Structure and function of plant cells in saline habitats. — New York—Toronto: John Wiley & Sons.

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

HAWKER J. S., MARSCHNER H. & DOWNTON W. J. S. 1974. Effects of sodium and potassium on starch synthesis in leaves. — Aust. J. Plant Physiol. 1: 491—502.

HEGNAUER R. 1973. Chemotaxonomie der Pflanzen, Bd. 6. — Basel und Stuttgart: Birkhäuser.

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

— , RUSTAGI P. N. & SANKHLA N. 1974. Eco-physiological studies on Indian arid zone plants. III. Effect of sodium chloride and gibberellin on the activity of the enzymes of carbohydrate metabolism in leaves of *Pennisetum typhoides*. — Oecologia 15: 77—86.

— & SANKHLA N. 1973. Eco- physiological studies on Indian arid zone plants. II. Effects of salinity and gibberellin on the activity of the enzymes of amino acid metabolism in leaves of *Pennisetum typhoides*. — Oecologia 13: 271—277.

ILJIN W. S. 1957. Drought resistance in plants and physiological processes. — Ann. Rev. Plant Physiol. 8: 257—274.

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

JEREMIAS K. 1966. Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den Zuckergehalt vegetativer Pflanzenteile. — Z. Pflanzenphysiol. 54: 237—239.

KEDENBURG C.-P. 1971. A lithium buffer system for accelerated single-column amino acid analysis in physiological fluids. — Anal. Biochem. 40: 35.

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

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

KULL U. & BRECKLE S.-W. 1972. Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. II. *Cercis griffithii* und *Pistacia cabulina*. — Flora 161: 586—603.

KURIAN T. 1976. Effect of supplemental irrigation with sea water on growth and chemical composition of Pearl Millet (*Pennisetum typhoides* S. et H.). — Z. Pflanzenphysiol. 79: 377—383.

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

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. 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", Bd. 109. — Hg. Verband der wissenschaftlichen Gesellschaften Österreichs.

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.

ÖNAL M. 1973. Die Wirkung der Natriumchloridkonzentration auf den Protein- und Chlorophyllgehalt von *Spergularia salina* und *Suaeda maritima*. — Revue de la Faculté des Sciences de l'Université d'Istambul, Série B, tome 38, Fasc. 1—4: 53—65.

PITMAN M. G., MOWAT J. & NAIR H. 1971. Interactions of processes for accumulation of salt and sugar in barley plants. — Aust. J. biol. Sci. 24: 619—631.

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.

SCHOBERT B. 1977. Is there an osmotic regulatory mechanism in Algae and higher plants? — J. theor. Biol. 68: 17—26.

SINGH T. N., ASPINALL D., PALEG L. G. & BOGGESS S. T. 1973. Stress metabolism II. Changes in proline concentration in excised plant tissues. — Aust. J. biol. Sci. 26: 57—63.

SMITH F. A. 1973. The internal control of nitrate uptake into excised barley roots with differing salt contents. — New Phytol. 72: 769—782.

STROGONOV B. P. 1964. Physiological basis of salt tolerance of plants (as affected by various types of salinity). Translated from Russian. — Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations.

TREICHEL S. 1975. Der Einfluß von NaCl auf die Prolinkonzentration verschiedener Halophyten. — Z. Pflanzenphysiol. 76: 56—68.

VAADIA Y., RANEY F. & HAGAN R. 1961. Plant water deficits and physiological processes. — Ann. Rev. Plant Physiol. 12: 265—292.

WADLEIGH C. H., GAUCH H. G. & DAVIS V. 1943. The trend of starch reserves in bean plant before and after irrigation of a saline soil. — Proc. Amer. Soc. Sci. 43: 201—209.

WALTER H. 1936. Tabellen zur Berechnung des osmotischen Wertes von Pflanzenpreßsäften, Zuckerlösungen und einigen Salzlösungen. — Ber. dtsch. bot. Ges. 54: 328—337.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1979

Band/Volume: 19_3_4

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

Artikel/Article: Stoffwechselphysiologische Untersuchungen an Blättern streusalzgeschädigter Linden in Wien. II. 141-162