

Phyton (Austria)	Vol. 18	Fasc. 1-2	85-94	10. 6. 1977
------------------	---------	-----------	-------	-------------

Physiologische und biochemische Wirkungen von SO₂ auf Pflanzen

Von

Hans-Jürgen JÄGER *)

Eingegangen am 17. November 1976

Zusammenfassung

Der Einfluß von SO₂ auf den Gehalt freier Aminosäuren in Fichtennadeln und Erbsenpflanzen wurde untersucht. Es wird bei Einwirkung von SO₂ verstärkt Glutaminsäure gebildet, welche nicht nur für die vermehrte Glutaminbildung herangezogen wird, sondern auch verstärkt zur Synthese anderer Aminosäuren der Glutamatfamilie dient. Die vermehrte Bildung von Säureamiden bei gleichzeitig abnehmendem Proteingehalt wird als N-Detoxifikationsprozeß gewertet. Bei Fichtennadeln ist der Anstieg der phenolischen Aminosäure Tyrosin auffallend. SO₂-Belastung führt bei beiden Testobjekten zu einer Erhöhung im Gesamtgehalt der untersuchten Aminosäuren.

Durch SO₂-Einwirkung wird die Glutamatdehydrogenase (reduktive Aminierung) und die Glutaminsynthetase aktiviert, während die Glutamat-Oxalacetat- und Glutamat-Pyruvat-Transaminase gehemmt werden. Der Aktivierungsmechanismus der Glutamatdehydrogenase durch SO₂ wird beschrieben. Die physiologische Bedeutung der Veränderung der Aminosäurezusammensetzung wird diskutiert.

Summary

Needles of spruce and pea plants, exposed to SO₂, were investigated for their amount of free amino acids. Under the influence of SO₂, the plants tested synthesize increased amounts of glutamate which stimulates the formation of glutamine and other amino acids of the glutamate family. The enhanced formation of acidic amides may be a N-detoxification process.

*) Dr. Hans-Jürgen JÄGER, Botanisches Institut, Lehrstuhl II (Pflanzenökologie) der Justus Liebig-Universität Gießen, Heinrich-Buff-Ring 38, D-6300 Gießen.

In spruce needles there is an obvious increase of the amount of the phenolic amino acid tyrosine. The total contents of the free amino acids investigated increased in both the SO₂-polluted plants.

The activities of glutamate dehydrogenase (reductive amination) and glutamine synthetase are stimulated in SO₂-polluted plants, whereas the glutamic-oxaloacetic- and the glutamic-pyruvate-transaminase are inactivated. The mode of the stimulation of the glutamate dehydrogenase in SO₂-polluted plants is described. The physiological consequences of the alteration of the composition of the free amino acids are discussed.

1. Einleitung

Mit zunehmender Ausdehnung der Industrie und steigendem Energiebedarf hat SO₂ eine große Bedeutung als phytotoxische Luftverunreinigung erlangt. Das hat zur Folge, daß SO₂ in weiten Gebieten Schäden oder Schädigungen an der Vegetation hervorruft, die es rechtfertigen, das Gas in zunehmendem Maße in den Mittelpunkt ökophysiologischer und biochemischer Untersuchungen zu stellen.

Für den Ökophysiologen ist der Nachweis von Interesse, daß eine Aufnahme und Metabolisierung des SO₂ durch die höhere Pflanze möglich ist. (WEIGL & ZIEGLER 1962, FALLER & HÖFNER 1968, JÄGER & STEUBING 1970, GUDERIAN 1970). Dagegen ist die Frage der Auswirkung auf physiologisch und ernährungsphysiologisch wichtige Inhaltsstoffe sowie die Klärung des Wirkmechanismus noch in Diskussion.

Über die Wirkung von SO₂ auf die Konzentration freier Aminosäuren lagen bisher nur wenige widersprüchliche Aussagen vor (VOGL, BÖRTITZ & POLSTER 1964, ARNDT 1970, KOSTIR *et al.* 1970). Die freien Aminosäuren stellen aber wichtige Verbindungsglieder zwischen dem Stoffwechsel der stickstoffhaltigen und stickstofffreien Verbindungen (z. B. Ketoglutar-säure/Glutaminsäure) dar. Dies führt dazu, daß sich Veränderungen im pflanzlichen Stoffwechsel relativ schnell und nachdrücklich in den Gehalten der freien Aminosäuren widerspiegeln. Diese Eigenschaft läßt sie geeignet erscheinen, eine Beeinflussung des Stoffwechsels (z. B. durch SO₂) rasch zu erfassen.

Der Hauptanteil des Aminostickstoffs (80%) gelangt über die Reaktion der Glutamatdehydrogenase (α -Ketoglutar-säure + NH₄⁺ + NADH \xrightleftharpoons{SDH} Glu + H₂O + NAD⁺), also über die Glutaminsäure in den Aminosäurestoffwechsel. Die Glutaminsäure stellt die Ausgangsverbindung für eine Vielzahl von weiteren Aminosäuren (Prolin, Arginin etc.) dar, darüber hinaus wird die NH₂-Gruppe der Glutaminsäure zur Synthese weiterer Aminosäuren auf andere Ketosäuren transaminiert. So war es von großem Interesse, den Einfluß von SO₂ auf diese wichtigen Syntheseschritte näher zu untersuchen.

2. Material und Methoden

Als Versuchsobjekte dienten uns junge Erbsenpflanzen, die unter definierten Bedingungen in einer Klimakammer mit SO_2 begast wurden (JÄGER & STEUBING 1970), sowie Fichtennadeln aus einem Rauchschadensgebiet in der Nähe von Graz/Österreich (JÄGER & GRILL 1975). Die Aufarbeitung und Analyse des Pflanzenmaterials erfolgte wie an anderer Stelle beschrieben (JÄGER, PAHLICH & STEUBING 1972, PAHLICH, JÄGER & STEUBING 1972, JÄGER & PAHLICH 1972).

3. Ergebnisse

In Tabelle 1 sind die Ergebnisse zusammengestellt, die bei der Analyse von Freilandmaterial ermittelt wurden. Es handelte sich um einjährige Fichtennadeln, die von etwa 20 Jahren alten Bäumen stammten. Die Proben wurden an folgenden Probestellen entnommen: Grenze des Stadtgebietes im NW von Graz, $\pm \text{SO}_2$ -frei (K); im Stadtgebiet von Graz, Botanischer Garten (BG); obersteirisches Industriegebiet, durch SO_2 -Immissionen belastet (IM). Signifikante und charakteristische Veränderungen zeigen die zur Glutamatfamilie zählenden Aminosäuren. Die Glutaminsäurekonzentration steigt bei geringer SO_2 -Einwirkung zunächst an, fällt dagegen bei der Probe aus dem Rauchschadensgebiet stark ab. Demgegenüber ist eine vermehrte Konzentration an Prolin und besonders an

Tabelle 1

Konzentration ($\mu\text{Mol}/10 \text{ g TS}$) freier Aminosäuren in Fichtennadeln bei zunehmender SO_2 -Belastung

Probenstelle	K	BG	IM
Asparaginsäure	0,95	1,58	0,87
Threonin	1,03	0,79	1,11
Serin	2,55	2,14	2,78
Glutamin/Asparagin	1,30	2,36	4,16
Prolin	0,53	1,05	0,97
Glutaminsäure	4,26	7,61	2,61
Glycin	1,68	1,19	1,07
Alanin	5,24	3,56	4,45
Valin	0,58	0,39	0,58
Isoleucin	0,85	0,73	0,83
Leucin	0,84	0,66	0,78
Tyrosin	0,58	0,82	1,06
Phenylalanin	0,71	0,73	0,97
Summe	21,10	23,61	22,54

Glutamin zu beobachten. Auffallend ist der Anstieg der phenolischen Aminosäure Tyrosin sowie der Konzentrationsabfall von Alanin und Glycin. Alanin wird in photosynthetisch aktiven Zellen vorwiegend über Transaminierung gebildet, und der Konzentrationsabfall dürfte mit der beobachteten Inhibierung der Glutamat-Pyruvat-Transaminase in Zusammenhang stehen (Tab. 3). Glycin ist Bestandteil des Tripeptides Glutathion (Glutaminsäure-Cystein-Glycin), das nach SO_2 -Begasung verstärkt auftritt (GRILL & ESTERBAUER 1973).

Tabelle 2

Freie Aminosäuren in 7 bzw. 14 Tage begasten (B) und in unbegasten Erbsenpflanzen ($\mu\text{Mol/Sproß}$)

Begasungsdauer (Tage)	K (7d)	B (7d)	K (14d)	B (14d)
Asp	0,76	0,62	1,54	0,73
Thr	0,78	0,52	0,66	0,49
Ser	1,50	0,82	1,94	1,90
Gln/Asn	7,98	8,50	10,20	23,80
Pro	0,08	0,09	0,06	0,11
Glu	0,62	0,66	1,23	0,51
Gly	0,18	0,17	0,33	0,20
Ala	0,52	0,48	0,66	0,84
Val	0,50	0,50	0,40	0,54
Ileu	0,20	0,24	0,19	0,22
Leu	0,12	0,14	0,20	0,23
Tyr	0,06	0,06	0,10	0,14
Phe	0,28	0,34	0,20	0,26
Summe	19,84	20,63	21,51	34,32

Werden junge Erbsenpflanzen auf Nährlösung unter definierten Bedingungen 7 bzw. 14 Tage mit $0,9 \text{ mg SO}_2/\text{m}^3$ Luft begast, so erhält man die in Tabelle 2 wiedergegebenen Ergebnisse. Die Resultate stimmen im wesentlichen mit denen in Tab. 1 (Freilandmaterial, Fichten) überein. Keine eindeutigen Befunde ergeben sich für diejenigen Aminosäuren, die in starkem Maße Transaminierungsreaktionen unterliegen. Hier muß man berücksichtigen, daß die Aminosäuren, die über eine Transaminierung, entstehen, zugleich wieder NH_2 -Donatoren für andere Ketosäuren darstellen. So daß einmal die betreffenden Aminosäuren weniger synthetisiert, zum anderen aber auch vermindert metabolisiert werden. Somit dürfte der gesicherte Befund der Inhibierung von Transaminasen durch SO_2

(Tab. 3) sich nicht eindeutig in den Gehalten der freien Aminosäuren widerspiegeln.

Tabelle 3 zeigt, daß die NADH-Aktivität der Glutamatdehydrogenase (GDH, reduktive Aminierung, synthetische Reaktion) in den begasten Pflanzen höher ist, während die NAD⁺-Aktivität (oxydative Desaminierung, Rückreaktion) eine deutliche Abnahme erfährt. Eine forcierte Synthese von Aminosäuren die zur Glutamatfamilie zählen, wäre von diesen enzymatischen Befunden sowie der gesteigerten Glutaminsynthetaseaktivität her zu erwarten. Die Glutamat-Pyruvat- und die Glutamat-Oxalacetat-Transaminase werden dagegen durch SO₂-Einwirkung in ihrer Aktivität gehemmt.

Tabelle 3

Proteingehalt, Aktivität der Glutamatdehydrogenase, der Glutaminsynthetase sowie der Glutamat-Oxalacetat- und der Glutamat-Pyruvat-Transaminase in 7 und 14 Tage begasten Erbsenpflanzen (Relativwerte, Kontrolle = 100)

	B (7d)	B (14d)
Protein	100	82
GDH-NADH	130	152
GDH-NAD ⁺	66	80
Gln-Synth.	137	107
GOT	70	64
GPT	68	65

4. Diskussion

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß die Konzentration freier Aminosäuren sowie die Glutamatdehydrogenase-Aktivität in typischer Weise durch SO₂ beeinflußt werden. SO₂-Immissionen führen zu einer Aktivierung der NADH-Reaktion der GDH, während gleichzeitig die Umsatzgeschwindigkeit der NAD⁺-Reaktion abnimmt, woraus ein verminderter Glu-Abbau resultiert. Eine beschleunigte Synthese der L-Glutaminsäure ist somit von der Aktivität der GDH her zu erwarten, was auch aus den Aminosäureanalysen hervorgeht. Trotzdem zeigen die AS-Analysen aber auch, daß in Abhängigkeit von Schadstoffkonzentration und Einwirkungszeit eine Abnahme im Gehalt freier Glutaminsäure zu beobachten ist. Dieser Befund lenkt zwangsläufig das Augenmerk auf Synthesewege, die von der L-Glu ausgehen. Einige Möglichkeiten haben wir bisher etwas näher untersucht, und zwar die Bildung von Glutamin, γ -Aminobuttersäure und Prolin. Die Gehalte dieser Aminosäuren steigen nach SO₂-Einwirkung stark an. Ob der Prolinanstieg u. a. auf einem durch

SO₂ gestörten Wasserhaushalt der Pflanzen (BARNETT & NAYLOR 1966, THOMPSON, STEWART & MORRIS 1966) beruht, kann derzeit nicht beantwortet werden, muß aber in Betracht gezogen werden. Glutaminsäure wird außerdem wie Glycin noch für die Synthese von Glutathion benötigt, das nach GRILL & ESTERBAUER (1973) in rauchgeschädigten Nadeln erheblich zunimmt. In SO₂-begasten Erbsenpflanzen konnten wir auch eine Zunahme von Putrescin beobachten (Ergebnisse nicht dargestellt), dessen Biosynthese ebenfalls eng mit der Glutaminsäure (über Ornithin, Arginin) verknüpft ist. Besonders auffallend ist der starke Anstieg des Glutamins nach Begasung mit SO₂. Das zugehörige Enzym, die Glutaminsynthetase, erfährt aber nur eine geringfügige Aktivitätssteigerung, so daß auch in diesem Fall zu vermuten ist, daß weiterführende Syntheseketten inhibiert werden. Um welche Sequenzen es sich handelt, wird zu untersuchen sein. Nach FOREST & WIGHTMAN (1971) nimmt bei langsam verlaufender oder gestörter Proteinsynthese (vgl. Tab. 3) der Säureamidgehalt zu, und ist als N-Detoxifikationsprozeß anzusehen. Eine Störung des Proteinstoffwechsels durch Veränderung von SH- und SS-Gruppen durch die schwefelige Säure muß in Betracht gezogen werden. In jüngster Zeit wurde auch über den mutagenen Effekt von HSO₃⁻ und dessen Reaktion mit Nucleinsäuren berichtet (SHAPIRO & WEISGRAS 1970, SHAPIRO, COHEN & SERVIS 1970, MUKAI, HAWRYLUK & SHAPIRO 1970, SINGHAL 1971).

Ähnlich wie die Säureamide Glutamin und Asparagin kann auch Arginin — dessen Metabolismus in SO₂-begasten Pflanzen von uns gerade untersucht wird — einerseits als N-Quelle für Syntheseprozesse dienen und andererseits als Akzeptor für die Festlegung von überschüssigem Stickstoff, der nicht unmittelbar für den Aufbau von Aminosäuren und Protein herangezogen wird, fungieren. MÖTHES (1958) u. a. sehen in den Säureamiden sowie im Arginin die Hauptkomponenten zur Bindung von überschüssigem Stickstoff.

Ein offenes Problem ist die Frage nach dem Inhibierungsmechanismus der Transaminasen (GOT, GPT) durch SO₂. Hier wäre an eine gestörte Co-Enzym (Pyridoxalphosphat)-Biosynthese zu denken, indem HSO₃⁻ mit der Aldehydgruppe des PP reagiert, zum anderen an eine Reaktion von HSO₃⁻/SO₃²⁻ mit dem Proteinmolekül und an einer damit verbundenen Konformationsänderung. Entsprechende Untersuchungen sind im Gange.

Ein weiteres interessantes Problem ist die Frage nach dem Aktivierungsmechanismus der GDH, der von uns näher untersucht wurde. Zunächst wäre an eine Induktion, also an eine vermehrte Synthese des Enzymproteins zu denken. Dies erscheint aber ausgeschlossen, da der Proteingehalt nach SO₂-Begasung abnimmt (Tab. 3). Es ist schwer einzusehen, daß durch SO₂ bzw. seine Folgeprodukte ein spezieller Proteinsyntheseweg aktiviert wird. An einer GDH-Präparation konnten wir zeigen, daß Sulfat die NADH-Reaktion (die Synthese von Glutaminsäure) aktiviert, wenn

man es dem Testansatz zusetzt (PAHLICH, JÄGER & STEUBING 1972). Die kinetische Untersuchung zeigt, daß die allosterische Regulierbarkeit der GDH durch ihr Substrat α -Ketoglutar säure durch Sulfat unterbunden wird (PAHLICH 1971). Dieser Befund bedeutet: die allosterische Aktivitätsregulation des Enzyms wird direkt durch das Substrat vollzogen, ohne vorherige Modifikation des Proteins durch Effektoren. Sulfat ist danach als Aktivator zu betrachten, der den kooperativen Effekt der α -KG und die Bindung von zelleigenen Effektoren unterdrückt (PAHLICH 1971). Damit verliert die Zelle die Möglichkeit der Feinregulation eines wichtigen Stoffwechselweges (ATKINSON 1969) und es kommt zu einer unkontrollierten Glu-Synthese. SO_2 -Einwirkung führt bekanntlich zu einer beträchtlichen Sulfatanreicherung in der Pflanze. Somit ist die Auswirkung des Sulfats auf die regulatorischen Eigenschaften des Enzyms wohl einschneidender als die gleichzeitig auftretende Aktivierung, die ohnehin nicht ausreicht, um die im in-vivo Experiment beobachtete Aktivitätssteigerung zu erklären. Es müssen also noch andere Aktivierungsmechanismen wirksam sein.

Weitere Erklärungsmöglichkeiten für die Aktivierung der GDH nach SO_2 -Einwirkung lieferte das untersuchte Isoenzymmuster des Enzyms (PAHLICH, JÄGER & STEUBING 1972). Das Isoenzymmuster der begasten Pflanzen zeigte neue Banden auf der kathodischen Seite. Die spezifische Aktivität der NADH-Reaktion der Isoenzyme ist auf der Kathodenseite größer als auf der Anodenseite, u. U. um den Faktor 8. Die neu hinzukommenden Banden nach SO_2 -Einwirkung sind somit für den beobachteten Aktivierungseffekt mitverantwortlich zu machen. PAHLICH (1972) konnte zeigen, daß das Auftreten neuer Banden durch einen H^+ -Effekt des SO_2 hervorgerufen wird. Da SO_2 -Einwirkung nur zu geringfügigen pH-Änderungen von Preßsäften führt (FISCHER 1967), andererseits niedrige H^+ -Ionenkonzentrationen (pH 6 und 5) nicht den zitierten Effekt (pH 3) verursachen, muß für die SO_2 -Wirkung eine lokale Übersäuerung in der Pflanzenzelle postuliert werden.

Eine zusätzliche Erklärungsmöglichkeit für die Zunahme der NADH-Aktivität ergibt sich aus der beobachteten Störung der intrazellulären Verteilung des Enzyms nach SO_2 -Begasung. Die mitochondriale GDH nimmt ab, die cytoplasmatische zu. In den Mitochondrien ist mit einer hohen Proteinkonzentration zu rechnen. Da nachgewiesen ist, daß das Molekulargewicht der GDH mit der Proteinkonzentration steigt (SUND & BUCHARD 1968), ist für die mitochondriale Form des Enzyms ein hochmolekularer Zustand zu erwarten. Indirekte Beweise (PAHLICH & JOY 1970) sprechen dafür, daß eine assoziierte Form des Proteins eine relativ niedrige NADH-Aktivität bei gleichzeitig hoher NAD^+ -Aktivität aufweist. Abspaltung von der Mitochondrienmembran durch SO_2 bei gleichzeitiger Dissoziation muß nach den bisherigen Beobachtungen ebenfalls zu einer

Steigerung der NADH-Aktivität führen, wobei gleichzeitig die Abnahme der NAD⁺-Reaktion erklärt wäre. Eine ähnliche Störung der Kompartimentierung der Aminosäuren sowie ihrer Intermediärprodukte, mit den sich daraus ergebenden regulatorischen Konsequenzen muß in Betracht gezogen werden. Entsprechende Versuche werden von uns z. Z. durchgeführt.

Die beobachteten Konzentrationsveränderungen einzelner Aminosäuren sowie die Erhöhung der Gesamtkonzentration der freien AS sind auch von Interesse für die Ernährungsphysiologie. Die Biologische Wertigkeit von Nahrungsprotein ist in erster Linie eine Funktion der essentiellen Aminosäuren. Daneben besitzen aber auch die nichtessentiellen AS eine ernährungsphysiologische Bedeutung. Aus Untersuchungen von BRAHAM & BRESSANI (1969) geht hervor, daß bei Ratten eine Zulage von nichtessentiellen AS zu einem proteinhaltigen Grundfutter, die Stickstoffverwertung ungünstig beeinflusst, wenn die Proteine nicht von sehr hoher Biologischer Wertigkeit, wie etwa Eiweiß, sind. Auf die Verhältnisse bei der Pflanze bezogen würde dies bedeuten, daß ein Anstieg der freien AS, die ja hauptsächlich nichtessentiellen Stickstoff bereitstellen, die Biologische Wertigkeit von Nahrungspflanzen vermindert.

Die freien AS haben außerdem als Resistenzfaktoren eine gewisse Bedeutung. Eine Pflanze muß entscheidende Voraussetzungen erfüllen, um für ein Schadinsekt attraktiv zu sein. Für viele Schädlinge ist die hohe Artspezifität bei der Futterwahl charakteristisch. Aber auch innerhalb der gleichen Art kann der Schädlingsbefall unterschiedlich sein. Einer der hier verantwortlichen Faktoren ist die qualitative und quantitative Zusammensetzung der freien Aminosäuren. Die Untersuchungen einiger Autoren (SCHOONHAVEN 1969) zeigen folgendes: die Rezeptorstellen im Mundbereich von Insekten reagieren empfindlich auf Aminosäuren, die offensichtlich den Anreiz zur Nahrungsaufnahme bieten. Eine Zunahme der löslichen AS bei Reispflanzen erhöhte deren Eignung als Futterquelle für Schädlinge (HIRANO 1964). Bei anderen Pflanzen sollen enge Beziehungen zwischen dem Gehalt der freien AS und der Neigung zum Blattlausbefall bestehen (VAN EMDEN 1969). So verdienen auch die von SIERPINSKI (1972) an rauchgeschädigten Bäumen erzielten Ergebnisse in diesem Zusammenhang besondere Aufmerksamkeit.

Interessante Beziehungen zwischen den freien Aminosäuren und der Frostresistenz von Pflanzen fanden SANTARIUS (1971) u. a., so daß die Ergebnisse die wir bei rauchgeschädigten Fichten erzielten, auch unter diesem Aspekt von besonderem Interesse sind ¹⁾.

¹⁾ Vortrag, gehalten anlässlich der VIII. Internat. Arbeitstagung forstl. Rauchschadenssachverständiger, IUFRO-Symposium „Luftverunreinigung und Forstpflanzen“, Sopron (Ungarn), 9.–13. 10. 1972.

Schrifttum

- ARNDT U. 1970. Konzentrationsveränderungen bei freien Aminosäuren in Pflanzen unter dem Einfluß von Fluorwasserstoff und Schwefeldioxid. — Staub 30: 256—259.
- ATKINSON D. E. 1969. Limitation of metabolite concentrations and the conservation of solvent capacity in the living cell. In: Current topics in cellular regulation (Ed. B. L. HOREKER and E. R. STADTMAN), Vol. 1: 29—43. — London.
- BARNETT N. M. & NAYLOR A. W. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. — Plant Physiol. 41: 1222—1230.
- BRAHAM J. E. & BRESSANI R. 1969. Dilution of proteins with nonessential amino acids and inorganic nitrogen. — Arch. Latinoamer. Nutr. 19: 421—432.
- FALLER N. & HÖFNER W. 1968. Schwefelassimilation durch zerkleinertes Pflanzenmaterial nach $^{35}\text{SO}_2$ -Begasung. — Z. Pflanzenernähr., Düngg., Bodenkde. 121: 111—116.
- FISCHER K. 1967. Cytologische und physiologische Wirkungen von SO_2 auf höhere Pflanzen. — Dissertation TH Darmstadt.
- FOREST J. C. & WIGHTMAN F. 1971. Metabolism of amino acids in plants. Canad. J. Biochem. 49: 709—720.
- GUDERIAN R. 1970. Untersuchungen über quantitative Beziehungen zwischen Schwefelgehalt von Pflanzen und dem Schwefeldioxidgehalt der Luft. — Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz 77: 201—220.
- GRILL D. & ESTERBAUER H. 1972. Cystein und Glutathion in gesunden und SO_2 -geschädigten Fichtennadeln. — Europ. J. Forest Path. 3: 65—71.
- HIRANO C. 1964. Studies on the nutritional relationships between larvae of *Chilo suppressalis* W. and the rice plant, with special reference to role of nitrogen in nutrition of larvae. — Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (Japan) Ser. C. 17: 103—190.
- JÄGER H.-J. & STEUBING L. 1970. Fraktionierte Schwefelbestimmung in Pflanzenmaterial zur Beurteilung einer SO_2 -Einwirkung. — Angew. Bot. 44: 209—221.
- PAHLICH E. & STEUBING L. 1972. Die Wirkung von SO_2 auf den Aminosäure- und Proteingehalt von Erbsenkeimlingen. — Angew. Bot. 46: 199—211.
- — 1972. Einfluß von SO_2 auf den Aminosäurestoffwechsel von Erbsenkeimlingen. — Oecologia 9: 135—140.
- 1975. Zur säulenchromatographischen Bestimmung freier Aminosäuren und Diamine in Pflanzenmaterial. — Angew. Bot. 49: 25—30.
- & GRILL D. 1975. Einfluß von SO_2 und HF auf freie Aminosäuren der Fichte (*Picea abies* L. KARSTEN). — Europ. J. Forest Path. 5: 279—286.
- KOSTIR J., MACHACKOVA J., JIRACEK V. & BUCAR E. 1970. Einfluß von Schwefeldioxid auf den Gehalt freier Saccharide und Aminosäuren in Erbsenkeimlingen. — Experientia 26: 604—605.
- MOTHES K. 1958. Ammoniakentgiftung und Aminogruppenvorrat. — In: RUHLAND W. (Hg.), Handb. Pflanzenphysiol. 8: 716—732. Berlin—Göttingen—Heidelberg.

- MUKAI F., HAWRYLUK I. & SHAPIRO R. 1970. The mutagenic specificity of sodium bisulfite. — *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 39: 983—989.
- PAHLICH E. & JOY K. W. 1971. Glutamate dehydrogenase from pea roots: Purification and properties of the enzyme. — *Canad. J. Biochem.* 49: 127—138.
- 1971. Allosterische Regulation der Aktivität der Glutamatdehydrogenase aus Erbsenkeimlingen durch das Substrat α -Ketoglutar säure. — *Planta* 100: 222—227.
- JÄGER H.-J. & STEUBING L. 1972. Beeinflussung der Aktivität von Glutamatdehydrogenase und Glutaminsynthetase aus Erbsenkeimlingen durch SO_2 . — *Angew. Bot.* 46: 183—197.
- 1972. Sind die multiplen Formen der Glutamatdehydrogenase aus Erbsenkeimlingen Conformer? — *Planta* 104: 78—88.
- SANTARIUS K. A. 1971. Ursachen der Frostschäden und Frostadaptation bei Pflanzen. — *Ber. dtsh. bot. Ges.* 84: 425—436.
- SCHOONHAVEN L. M. 1969. Amino acid receptor in larvae of *Pieris brassicae* (*Lepidoptera*). — *Nature* 221: 1268.
- SHAPIRO R. & WEISGRAS J. M. 1970. Bisulfite-catalyzed transamination of cytosine and cytidine. — *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 40: 839—844.
- COHEN B. I. & SERVIS R. E. 1970. Specific deamination of RNA by sodium bisulfite. — *Nature* 227: 1047—1048.
- SINGHAL R. P. 1971. Modification of *Escherichia coli* glutamate transfer ribonucleic acid with bisulfite. — *J. Biol. Chem.* 246: 5848—5851.
- SUND H. & BUCHARD W. 1968. Sedimentation coefficient and molecular weight of beef liver glutamate dehydrogenase at the microgram and milligram level. — *Europ. J. Biochem.* 6: 202.
- THOMPSON J. F., STEWART C. R. & MORRIS C. J. 1966. Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. I. The effect of water content of leaves and atmospheric oxygen level. — *Plant Physiol.* 41: 1578—1584.
- VAN EMDEN H. F. 1969. Plant resistance to aphids induced by chemicals. — *J. Sci. Food Agric.* 20: 385—387.
- VOGL M., BÖRTITZ S. & POLSTER H. 1964. Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadensforschung III. — *Arch. Forstwes.* 13: 1031—1043.
- WEIGL J. & ZIEGLER H. 1962. Die räumliche Verteilung von ^{35}S und die Art der markierten Verbindungen in Spinatblättern nach der Begasung mit $^{35}SO_2$. — *Planta* 58: 435—447.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1977

Band/Volume: [18_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Jäger Hans-Jürgen

Artikel/Article: [Physiologische und biochemische Wirkungen von SO₂-auf Pflanzen. 85-94](#)