

# Untersuchungen zum Immissionsstreß klonierter Pappeln

Hans-Joachim Ballach

## Synopsis

In earlier fumigation experiments we regularly found differences in resistance of the poplar clones *Populus nigra* L. cv. Loenen and *P. maximowiczii* Henry x *P. nigra* L. cv. Rochester to immission stress. In this paper possible reasons for this circumstance are given. Differences in resistance are substantially caused by factors of stress avoidance. In the more sensitive Loenen clone, lower stomatal resistances compared to cv. Rochester occur, both in the control plants and in those exposed to ozone. Related to this is a greater perforation of the upper epidermis of the Loenen clone, which shows larger and more numerous stomata.

Additional investigations will have to demonstrate to what extent a different stress tolerance in accordance with the stress concept of LEVITT (1972) is additionally present.

The poplars used are very reliable indicators of immission stress. It is shown that stress reactions can be interpreted (with reservations) by using the combined stress concepts of SELYE (1936) and STOCKER (1947). Since the standardization of the poplar cuttings is possible (use of cloned plants of the same age, growth under defined conditions, investigation of defined stages of leaf age and consideration of the varying growth times of leaves from different species) the plant material is suitable for basic considerations to get a better understanding of the stress syndrome. Additionally, for this purpose it is important that a good chronological reproducibility of immission-related stress phases was found and that the deviations from the functional norm (for instance degree of premature leaf loss, which is linked to changes in the metabolism) occur proportionally to the different doses of air pollutants.

*Poplar cuttings, air pollutants, stress concepts, stress avoidance.*

*Pappelstecklinge, Luftverunreinigungen, Streßmodelle, Streßvermeidung.*

## 1. Einleitung

Untersuchungen zum Streß bei Pflanzen haben in den vergangenen Jahren einen breiten Raum innerhalb der Ökologie, Physiologie und Molekularbiologie eingenommen, so daß immer häufiger der Begriff 'Streßforschung' auftaucht. Dennoch sind in der Literatur z.T. sehr widersprüchliche Ansätze zur Erklärung des Streßphänomens zu finden, was sich u.a. in einer sehr unterschiedlichen Terminologie niederschlägt. Im folgenden beziehe ich mich bei den Ausführungen über die Ursachen unterschiedlicher Immissionsresistenz auf das komponentenanalytische Resistenzkonzept von LEVITT (1972). Danach wird allgemein die Streßresistenz durch Faktoren der Streßverträglichkeit (Beanspruchungsminderung, Beanspruchungsfähigkeit) und der Streßvermeidung bewirkt. Auf die unterschiedlichen Faktoren der Streßverträglichkeit wird hier nicht näher eingegangen, weil die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Im Zusammenhang mit der Streßvermeidung spielen die Stomata eine Schlüsselrolle (TAYLOR 1978; MANSFIELD & FREER-SMITH 1984; DARRALL 1989; BUTLER & TIBITS 1979; WOLFENDEN et al. 1992), so daß diesbezüglich Untersuchungen durchgeführt wurden.

Weiterhin wird der Frage nachgegangen, inwieweit die bislang gefundenen Streßreaktionen durch die Ausführungen LARCHERS (1987) zum dynamischen Streßmodell nach STOCKER (1947) und SELYE (1936) beschrieben werden können. Anders als im komponentenanalytischen Resistenzkonzept wird im dynamischen Streßmodell der zeitliche Verlauf des Streßgeschehens berücksichtigt. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß Streß nicht ausschließlich negative Folgen für eine Pflanze haben muß. Folgende Phasen werden unterschieden: Die Alarmreaktion ist eine durch einen Stressor bewirkte Abweichung von der Funktionsnorm unter Vitalitätsverlust. Die anschließende Widerstandsphase ist gekennzeichnet durch das Erreichen der Normalfunktion und danach durch Steigerung der Widerstandskraft. Hält der Streß weiter an, kommt es zur Erschöpfungsphase, wenn das Anpassungsvermögen einer Pflanze überfordert ist, Stiechtum und Tod sind nun die Folge.

Streßindizien sind nach LARCHER (1987) ein zusätzlicher Energieaufwand zur Aufrechterhaltung normaler Lebensfunktionen und das Auftreten vorzeitiger Abbauvorgänge, die wiederholt auch an unseren immissionsbelasteten Pappeln festgestellt wurden.

## 2. Material und Methoden

Die Anzucht des Pflanzenmaterials in einem Gewächshaus mit über Aktivkohle gefilterte Luft erfolgte gemäß der Beschreibung von BALLACH & al. (1988). Zur Darstellung der Expositionsbedingungen, einzelner Meßverfahren und der gefundenen Streßsymptome s. MOOI & BALLACH (1989), BALLACH & al. (1992a), BALLACH & al. (1992b) sowie BÜCKER & BALLACH (1992).

Die Gaswechsellmessungen an intakten Pflanzen verliefen in Blattkuvetten im Instituut voor Plantenziektenkundig Onderzoek (IPO) in Wageningen. Alle 5 Minuten wurden Messungen durchgeführt und mit einem Computer ausgewertet; zur Methode s. KROPFF (1989).

Die Stomatauntersuchungen an Kollodiumabzügen erfolgten mit Hilfe eines Lichtmikroskops bei

160-facher Vergrößerung. Von den Blättern unterschiedlichen Alters wurden von der Ober- und Unterseite jeweils 6 Abdruckserien angefertigt, die von der Blattspitze bis zum Blattstiel reichten. Von jeder Blattober- und -unterseite wurden jeweils 150 Auszählungen durchgeführt (25 pro Abdruck mit einer Fläche von je 1 mm<sup>2</sup>). Die Messungen der Stomatalängen mit Hilfe eines Okularmikrometers fanden an denselben Präparaten statt.

## 3. Ergebnisse und Diskussion

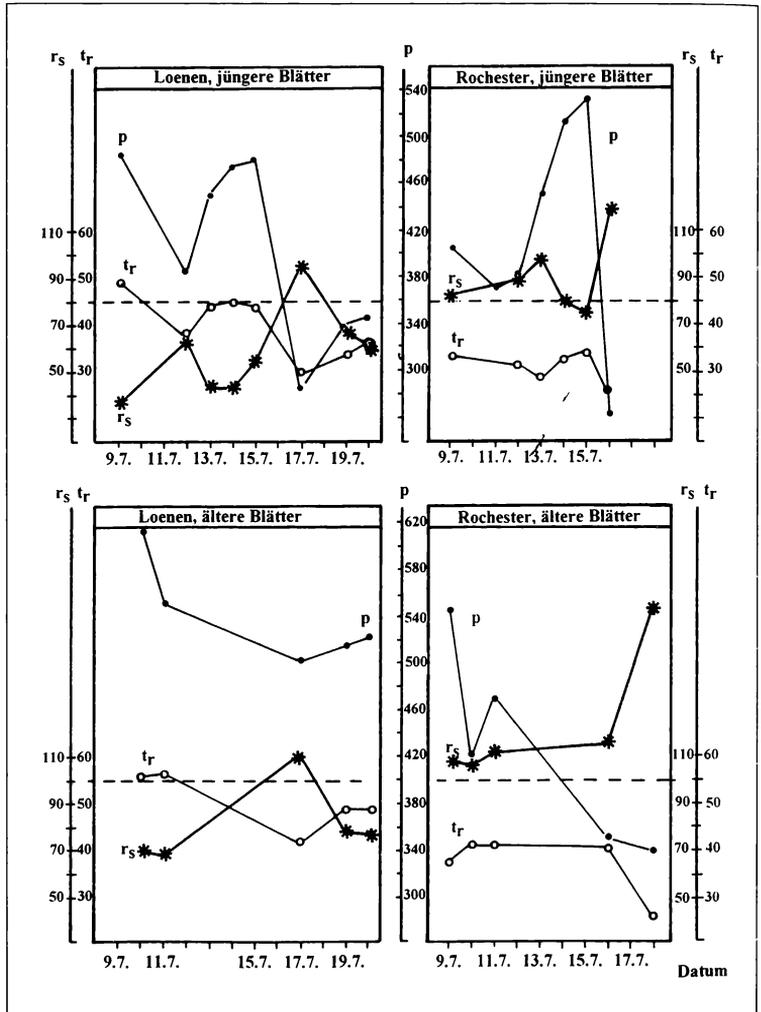
Bei den bisherigen Belastungsversuchen mit *Populus nigra* L. cv. Loenen und *P. maximowiczii* Henry x *P. nigra* L. cv. Rochester unter realistischen Konzentrationen von O<sub>3</sub>, (Klimakammern), O<sub>3</sub> + NO<sub>x</sub> (Open Tops) sowie von O<sub>3</sub>+SO<sub>2</sub>+NO<sub>x</sub> (Open Tops) war fest-

Abb. 1

Stomatäre Widerstände und Gaswechsellmessungen bei Pappelblättern (cv. Loenen and cv. Rochester) mit unterschiedlicher Resistenz gegenüber Luftverunreinigungen. Dargestellt sind Mittelwerte von Meßpunkten, die alle 5 Minuten während der Hellphase in Blattkuvetten an intakten Pflanzen ermittelt wurden. Stomatärer Widerstand für CO<sub>2</sub> = r<sub>s</sub> (s cm<sup>-1</sup>); Transpirationsrate = t<sub>t</sub> (mg H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>); Nettophotosynthese = p (µg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).

Fig. 1

Stomatal resistances and gas exchange measurements on poplar leaves (cv. Loenen and cv. Rochester) with varying resistance to air pollutants. The mean values of the measurements, which were performed every 5 minutes during the light phase in leaf cuvettes on intact plants, are shown. Stomatal resistance for CO<sub>2</sub> = r<sub>s</sub> (s cm<sup>-1</sup>), transpiration rate = t<sub>t</sub> (mg H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>), net photosynthesis = p (µg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>).



zustellen, daß cv. Loenen empfindlicher auf die Immissionsbelastungen reagiert als der Rochester-Klon. Damit verbunden sind u.a. ein größeres Ausmaß vorzeitiger Blattverluste und stärkere katabolische Veränderungen in den älteren Blättern des Loenen-Klons.

**3.1 Untersuchungen zur Streßvermeidung**

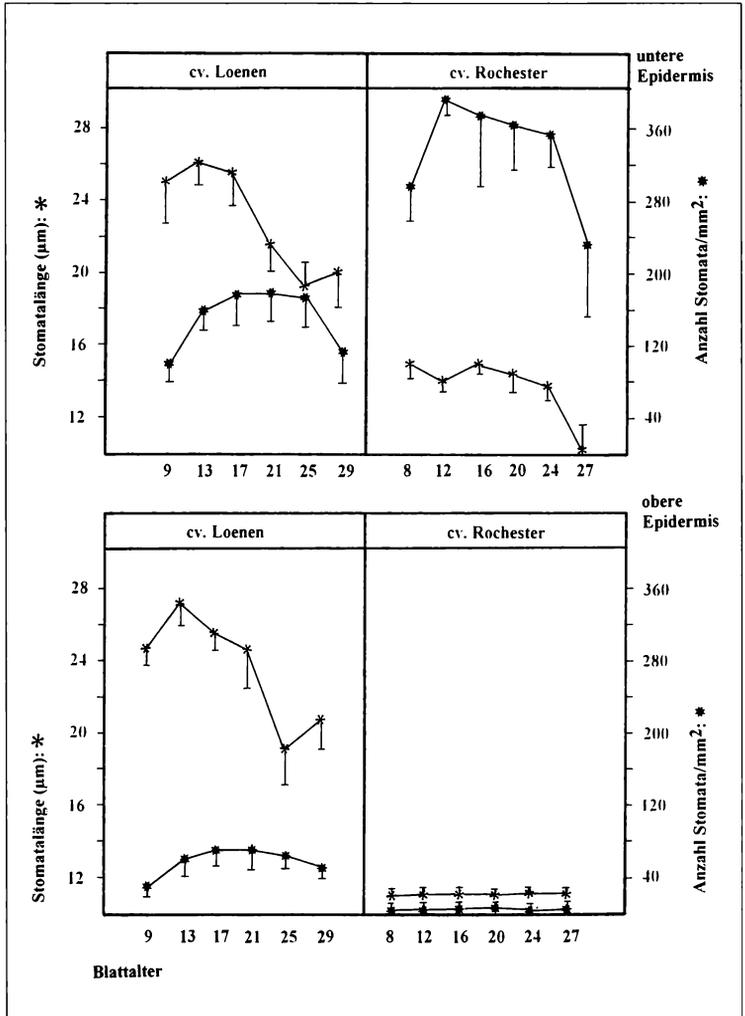
Dr. Populus tremuloides wiesen KIMMERER & KOZLOWSKY (1981) nach, daß SO<sub>2</sub>-tolerantere Klone eine geringere stomatäre Leitfähigkeit haben. Allgemein geht man heute davon aus, daß Pflanzen mit geringerem stomatären Widerstand weniger resistent sind gegenüber SO<sub>2</sub> und O<sub>3</sub> einzeln und in Kombination. Meine Untersuchungsergebnisse stimmen hiermit überein, denn Kontrollpflanzen des resistenten

Klons, cv. Rochester, haben durchgehend höhere stomatäre Widerstände als die des Loenen-Klons. Die Angaben zu den stomatären Widerständen (r<sub>s</sub>) sind zusammen mit Meßwerten der Nettofotosynthese (p) und zur Transpiration (t<sub>r</sub>) in **Abb. 1** dargestellt. Die stomatären Widerstände verhalten sich gegenläufig zu den t<sub>r</sub>- und p-Werten. Weiterhin fällt auf, daß in den älteren Blättern des Rochester-Klons mit den höheren r<sub>s</sub>-Werten eine geringere Nettofotosynthese verbunden ist als bei cv. Loenen.

Während einer 10-tägigen Belastung bei 70-iger Luftfeuchte mit 37 ppb Ozon für 11 h täglich ergab sich zwar bei den älteren Blättern von cv. Loenen mit 122% gegenüber 104% eine relativ stärkere Zunahme der stomatären Widerstände im Vergleich zum Rochester-Klon, die absoluten Werte lagen aber im Mittel mit 1,17 s cm<sup>-1</sup> immer noch deutlich unter den Werten von cv. Rochester (1,43 s cm<sup>-1</sup>).

Abb. 2  
Stomatahäufigkeit und -größe auf der oberen und unteren Epidermis von Pappelblättern (Loenen- und Rochester-Klon).  
Das Blattalter wurde durch Abzählen der Sproßnodien zugeordnet (mit zunehmender Ziffer nimmt das Blattalter ab). Dargestellt sind die Mittelwerte der Stomataauszählungen und Längenmessungen sowie die Standardabweichungen.

Fig. 2  
Frequency and size of stomata on the upper and lower epidermis of poplar leaves (Loenen and Rochester clone). The leaf age was assigned by counting the shoot nodes (as the number increases the leaf age decreases). The mean values of stomata counts and of length measurements as well as the standard deviations are plotted.



Die stomatären Widerstände einer Pflanze dürfen aber keinesfalls als konstante Größen betrachtet werden, sondern ändern sich z.B. mit der Wasserversorgung und der relativen Luftfeuchtigkeit. Auch ist die Zusammensetzung der Luftverunreinigungen von Bedeutung, wobei der Einfluß komplexer Schadstoffgemische noch vergleichsweise wenig erforscht ist. BECKERSON & HOFSTRA (1979) weisen auf Grenzen hin für die Aufstellung von Resistenzklassen allein auf der Basis unterschiedlicher stomatärer Leitfähigkeiten.

Die Untersuchungen der Stomatagröße und -anzahl auf der oberen und unteren Epidermis der Pappelblätter erwiesen sich zur Interpretation der stomatären Widerstände als sehr aufschlußreich (**Abb.2**).

Auf der Blattunterseite hat cv. Loenen relativ wenige, dafür aber große Stomata, während der Rochester-Klon umgekehrt zahlreiche kleine Spaltöffnungen hat (**Abb. 2**). Damit liegt bzgl. der Perforationsfläche der Blattunterseiten eine vergleichbare Situation vor.

Auf den Blattoberseiten hingegen ist eine unterschiedlich starke Reduzierung der Perforationsflächen zu beobachten. Bei cv. Loenen nimmt nur die Stomatanzahl unter weitgehender Beibehaltung der auf der Unterseite gemessenen Längen (die eine deutliche Abhängigkeit vom Blattalter zeigen) ab. Bei cv. Rochester treten viel weniger und kleinere Spaltöffnungen auf, so daß hier der Blattwiderstand gegenüber den Luftverunreinigungen erhöht ist. Den Zusammenhang zwischen der mittleren Stomataresistenz eines Blattes und der Spaltöffnungsichte beschreiben u.a. CEULEMANS & al. (1978).

Bei Betrachtung der Blattquerschnitte zeigt sich, daß beim Rochester-Klon eine vergleichsweise lockere Anordnung des Schwammparenchyms mit großen Interzellularen vorliegt und bei cv. Loenen ein dünnes Blatt mit kleinen Interzellularräumen. Damit ist verbunden, daß die Blattunterseiten eine unterschiedliche Färbung aufweisen.

Bei großen Interzellularräumen liegt eine nahezu weiße Blattunterseite, wie beim Rochester-Klon vor. CEULEMANS (1990) berichtet ebenfalls über Untersuchungen an verschiedenen Pappelklonen, die den Zusammenhang zwischen Interzellulargröße und Farbe der Blattunterseite belegen. Weiterführende Untersuchungen müssen zeigen, inwieweit Pappelblätter mit weißer Unterseite während des Sommer-smogs (Immissionsbelastung und gleichzeitiger Starklichtstreß) aufgrund der höheren Lichtreflexion eine bessere Anpassung an diese Bedingungen aufweisen.

### 3.2 Möglichkeiten und Grenzen des dynamischen Streßmodells zur Beschreibung von Streßreaktionen immissionsbelasteter Pappeln

Bei getrennter Untersuchung älterer und jüngerer Pappelblätter können die bisherigen Untersuchungsergebnisse gemäß **Abb. 3** mit dem dynamischen Streßmodell beschrieben werden.

Einschränkend ist jedoch darauf hinzuweisen, daß die Streßreaktionen u.a. von der Schadstoffdosis und -zusammensetzung abhängen, so daß unterschiedliche Symptome den einzelnen Phasen zuzuordnen sind. Eine getrennte Zuordnung der Blattalterstadien zu den unterschiedlichen Streßphasen ist zudem nicht immer gewährleistet, weil z. B.

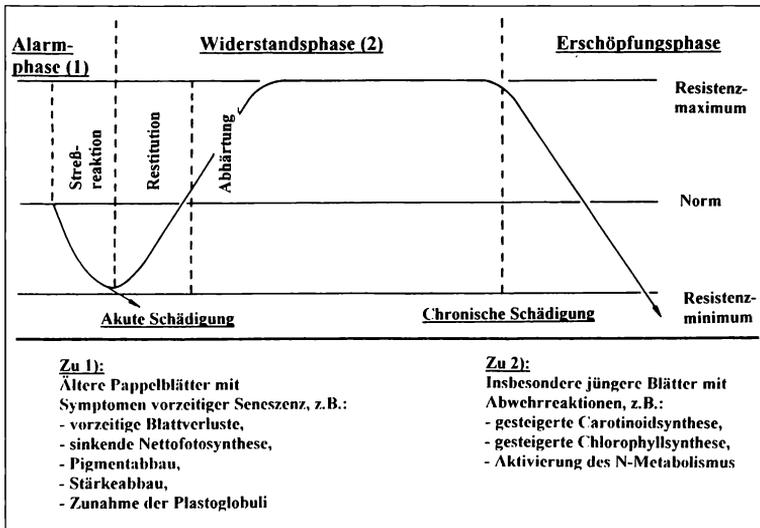


Abb. 3  
Interpretation einzelner Phasen des Immissionsstresses von cv. Loenen und cv. Rochester mit Hilfe des dynamischen Streßmodells (nach LARCHER 1987).

Fig. 3  
Interpretation of the individual phases of immission stress in the Loenen and Rochester clone using the dynamic stress model (after LARCHER 1987).

sowohl bei jüngeren als auch bei älteren Blättern die Freisetzung von Streßethylen nach Ozonbelastung einsetzt (BALLACH & al. 1992 b). Weiterhin sind die Streßreaktionen unter Immissionsbelastung in ihrer Konsequenz nicht zwingend nur mit einer Streßphase in Verbindung zu bringen. Beispielsweise ist der mit Einsetzen einer Ozonbelastung auftretende erhöhte stomatare Widerstand (s.o.) als Bestandteil der Widerstandsphase zu bewerten. Die gleichzeitig einsetzende Abnahme in der Nettofotosynthese kann jedoch nicht zum Erreichen der Normalfunktion beitragen, wie es für die Widerstandsphase charakteristisch ist.

Andererseits begründet das dynamische Streßmodell jedoch eine wichtige Forderung, die Beachtung der Zeitabhängigkeit von Streßreaktionen.

Die bisherigen Ergebnisse zeigen, daß Pappelstecklinge für die Untersuchungen immissionsbedingter Streßreaktionen ein geeignetes Versuchsmaterial darstellen, weil neben einer Reihe von günstigen praktischen Voraussetzungen (schnelles Wachstum mit großer Biomasse und einfache Anzuchtverfahren) ein hohes Maß an Standardisierbarkeit erzielt werden kann. Eine gute zeitliche Reproduzierbarkeit von Streßsymptomen nach Immissionsbeginn ist gewährleistet. Beispielsweise wurde wiederholt gefunden, daß in Expositionskammern bei täglich 11-stündiger Belastung mit 37 ppb Ozon und bei 70%-iger Luftfeuchte nach 6 Tagen die Nettofotosynthese abnimmt, nach 8 Tagen erste Blattvergilbungen auftreten und nach 13 Tagen die ersten vorzeitigen Blattverluste einsetzen. Darüber hinaus ist die Auslenkung von der Funktionsnorm proportional zur Schadstoffdosis, denn das Ausmaß der vorzeitigen Blattverluste erhöhte sich mit steigenden Konzentrationen von Luftverunreinigungen (BALLACH & MOOI 1989).

## Literatur

- BALLACH, H.-J., J. MOOI, and J. BÜCKER, 1988: Injury of *Populus nigra* 'Loenen' caused by flue-gas from an atmospheric fluidised bed-boiler (AFBB). – Acta Biol. Benrodis 1: 69–79.
- BALLACH, H.-J. & J. MOOI, 1989: Klonierte Pappeln als Reaktionsindikatoren in Begasungsexperimenten. – Internat. Kongreß Waldschadensforschung: Wissensstand und Perspektiven, Friedrichshafen, 2.–6. 10., I: 158.
- BALLACH, H.-J., S. OPPENHEIMER, and J. MOOI, 1992a: Reactions of cloned poplars to air pollution: Premature leaf loss and investigations of the nitrogen metabolism. – Z. Naturforsch. 47c: 109–119.
- BALLACH, H.-J., J. MOOI, and R. WITTIG, 1992b: Premature aging in *Populus nigra* L. after exposure to air pollutants. – Angew. Bot. 66: 14–20.
- BECKERSON, D.W. & G. HOFSTRA, 1979: Response of leaf diffusive resistance of radish, cucumber and soybean to O<sub>3</sub> and SO<sub>2</sub> singly or in combination. – Atmos. Environ. 13: 1263–1268.
- BÜCKER, J. & H.-J. BALLACH, 1992: Alterations in carbohydrate levels in leaves of *Populus* due to ambient air pollution. – Physiol. Plant. 86: 512–517.
- CEULEMANS, R., I. IMPENS, R. LEMEURE, R. MOERMANS, and Z. SAMSUDDIN, 1978: Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. – Ecol. Plant 13: 1–12.
- CEULEMANS, R., 1990: Genetic variation in functional and structural productivity determinants in poplar. – Thesis Publishers Amsterdam: 99 S.
- DARRALL, N.M., 1989: The effect of air pollutants on physiological processes in plants. – Plant Cell Environ. 12: 1–30.
- KIMMERER, T.W. & T.T. KOZLOWSKI, 1981: Stomatal conductance and sulfur uptake of five clones of *Populus tremuloides* exposed to sulfur dioxide. – Plant Physiol. 67: 990–995.
- KROPFF, M., 1989: Quantification of SO<sub>2</sub> effects on physiological processes, plant growth and crop production. – Dissertation Landwirtschaftliche Universität Wageningen, Niederlande: 201 S.
- LARCHER, W., 1987: Streß bei Pflanzen. – Naturwissenschaften 74: 158–167.
- LEVITT, J., 1972: Responses of plants to environmental stresses. – Academic Press, New York: 697 S.
- MANSFIELD, T.A. & P.H. FREER-SMITH, 1984: The role of stomata in resistance mechanisms. – In: KOZIOL, M.L. & F.R. WHATLEY (eds.): Gaseous pollutants and plant metabolism. – Butterworth, London: 131–146.
- MOOI, J. & H.-J. BALLACH, 1989: Studies on poplar clones after exposure in open-top chambers to

- flue-gas from an atmospheric fluidised bed-boiler (AFBB). In: GEORGII, H.W. (ed.): Mechanisms and effects of pollutant-transfer into forests. – Kluwer Academic Publisher: 323–331.
- SELYE, H., 1936: A syndrome produced by diverse nocuous agent. – Nature 138: 32.
- STOCKER, O., 1947: Probleme der pflanzlichen Dürre-resistenz. – Naturwissenschaften 34: 362–371.
- TAYLOR, G.E., Jr., 1978: Plant and leaf resistance to gaseous pollution stress. – New Phytol. 80: 523–534.
- WOLFENDEN, J., P.A. WOOKEY, P.W. LUCAS, and T.A. MANSFIELD, 1992: Action of pollutants individually and in combination. – In: BARKER, J.R. & D.T. TINGEY (eds.): Air pollution effects on biodiversity. – van Nostrand Reinhold, New York: 322 S.

### Adresse

Dr. Hans-Joachim Ballach  
Botanisches Institut  
Johann Wolfgang Goethe-Universität  
D-60054 Frankfurt/Main

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [24\\_1995](#)

Autor(en)/Author(s): Ballach Hans-Joachim

Artikel/Article: [Untersuchungen zum Immissionsstreß klonierter Pappeln 249-254](#)