

Aktuelle Beiträge

Auswirkungen der Stickoxide als Luftschadstoffe auf die Vegetation

Von ULRICH KULL, Stuttgart

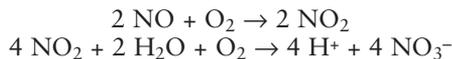
Mit 5 Abbildungen und 1 Tabelle

Zusammenfassung

Die als Luftschadstoffe wirksamen N-Verbindungen (Stickoxide, Ammoniak) treten in den Stickstoffkreislauf ein. Die Wirkungen der Stickoxid-Aufnahme auf Pflanzen und die Vorgänge im Boden werden beschrieben. Das Gleichgewicht von Spross- und Wurzelwachstum wird erheblich gestört, ebenso das Mykorrhiza-System. Die Folgen für naturnahe Ökosysteme sind infolge der drastischen Veränderung der Konkurrenz-Verhältnisse gravierend. So schreiten die Ruderalisierung der Wälder und die Schädigung der Hochmoore fort. Das Zusammenwirken von Stickoxiden mit anderen Luftverunreinigungen kann direkte Schäden verstärken. Nur eine erhebliche Verringerung der Emission von Stickoxiden könnte die Verringerung der Biodiversität und letztlich große Verluste für die Volkswirtschaft verhindern.

Stickstoffverbindungen als Luftschadstoffe

Einige flüchtige Stickstoffverbindungen sind als Luftschadstoffe von großer Bedeutung (vgl. HOCK u. ELSTNER 1995). Stickstoffmonoxid NO entsteht bei Verbrennungsvorgängen (vor allem in Motoren, aber auch in Kraftwerken und Hausbrand), es wird bei Gegenwart von Sauerstoff leicht zu NO₂ oxidiert. Aus diesen „Stickoxiden“, die häufig unter der Bezeichnung NO_x zusammengefaßt werden, können sich in der Troposphäre vorwiegend durch Photooxidation Salpetrige Säure HNO₂ und Salpetersäure HNO₃ bilden:



In der oberen Troposphäre entsteht in geringen Mengen auch Peroxosalpetersäure; dies kann aber vernachlässigt werden. Das Distickstoffmonoxid (N₂O, Lachgas) tritt in der Atmosphäre ebenfalls auf. Es entsteht durch bakterielle Denitrifikation. N₂O ist eine reaktionsträge Verbindung, aber als Treibhausgas hochwirksam (zu den Umsetzungen der Stoffe in der Troposphäre vgl. ZIMMERLING u. DÄMMGEN 2000).

Eine weitere N-Verbindung, die über die Atmosphäre verbreitet wird, ist Ammoniak NH₃ (bzw. das Ammonium-Ion NH₄⁺). Dieser Stoff entsteht ins-

besondere bei Massentierhaltung in Mengen, die gravierende Schäden in der Vegetation verursachen können. Ammoniak-Wirkungen werden in dieser Übersicht nur am Rande gestreift. Ob Stickstoff aus atmosphärischen Einträgen in Pflanzen aus NO_x oder aus NH_3 stammt, kann anhand der Isotopendiskriminierung ($\delta^{15}\text{N}$) ermittelt werden (PEARSON et al. 2000).

Stickstoff-Deposition erfolgt ausgehend von NO_x (und von NH_3) als Trockendeposition. Nitrat- und Ammonium-Ionen werden mit dem Niederschlag in den Boden transportiert (nasse Deposition). Die Beteiligung von Nitrit an der Deposition ist insgesamt gering. Nitrit bzw. Salpetrige Säure werden nachts und in den Wintermonaten vermehrt; Nitrat und Salpetersäure hingegen – infolge der Bedeutung der Photooxidation – tagsüber und in den Sommermonaten. Die HNO_3 -Konzentration (in $\mu\text{g}/\text{m}^3$) liegt in Reinluftgebieten erheblich unter 0,25. In ländlichen Gebieten werden bei uns Werte von 0,25–10, in mäßig belasteten Gebieten von 2,5–25 und in stark belasteten von 25–130 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ gefunden.

Stickstoff-Kreislauf

Stickstoff ist unter den Makronährstoffen der Pflanze bei natürlichen Verhältnissen (d. h. ohne Eingreifen des Menschen) meist der Minimum-Faktor (gelegentlich tritt Phosphor an seine Stelle). In fast allen Landökosystemen haben sich die Pflanzen in einem langen Evolutionsprozeß daran angepaßt, mit Stickstoff sehr sparsam umzugehen. Ein Stickstoff-Überschuß, der für das Wachstum zu einem bestimmten Zeitpunkt nicht erforderlich ist, wird in Pflanzen gespeichert und nicht – wie bei den Tieren – durch Exkretion ausgeschieden. Eine künstliche Stickstoff-Zufuhr (N-Düngung) führt bei Pflanzen häufig zur Wachstumssteigerung.

Einige Pflanzengruppen können durch besondere Mechanismen ihre N-Versorgung verbessern: die Hülsenfrüchtler (Leguminosen) und Arten einiger anderer Familien sind durch Symbiose mit Bakterien in der Lage, den Luftstickstoff N_2 zu nutzen. Landpflanzen selbst können dies nicht; sie nutzen ausschließlich die im Boden vorhandenen Ionen Nitrat NO_3^- und Ammonium NH_4^+ , wobei viele Arten Nitrat bei der Aufnahme bevorzugen. Dies gilt vor allem für krautige Arten und generell Pflanzen früher Sukzessionsstadien (PEREZ-SOBA et al. 1998). Die Arten später Sukzessionsstadien bevorzugen oft Ammonium. Ammonium wird auch von den Nitrat-bevorzugenden Arten oft effizienter aufgenommen und assimiliert als Nitrat; man erklärt dies mit dem geringeren Energieaufwand der Ammoniumassimilation. Auch Mykorrhiza verstärkt die Ammonium-Aufnahme. Aus den Pflanzen erhalten Tier und Mensch die von ihnen verwertbaren organischen Stickstoff-Verbindungen unmittelbar (bei pflanzlicher Nahrung) oder indirekt (bei Fleischnahrung). Der Luftstickstoff N_2 ist am Kreislauf des Stickstoffs fast ausschließlich durch die Tätigkeit von Bakterien beteiligt (Ausnahme: durch elektrische Entladungen in Gewittern wird eine geringe Menge an NO_x produziert). Infolgedessen besteht bei der Beteiligung von N_2 am Kreislauf ein Engpaß. Die Stickstoff-bindenden Bakterien (einschließlich Cyanobakterien = Blaualgen) setzen N_2 zu Ammonium um; denitrifizierende

Bakterien produzieren aus Nitrat wieder elementaren Stickstoff oder das Distickstoffmonoxid (Lachgas) N_2O . Durch die Tätigkeit von Mikroorganismen des Bodens wird auch NO_x in geringer Menge gebildet und in bodennahe Luftschichten abgegeben (weltweit ca. 5–10 Tg \times a⁻¹). In Reinluftgebieten ist dies die einzige NO_x -Quelle. Im Boden oder bodennahen Bereich erfolgt im Verlauf von Stunden bis Tagen eine Umsetzung zu Nitrat, sofern nicht vorher schon eine Aufnahme durch Pflanzen stattfindet. Da das NO_x auch in der Pflanze erst allmählich zu Nitrat umgesetzt wird und eine Rückreaktion in Zellwänden möglich erscheint, gibt es nach Ansicht verschiedener Autoren einen NO_x -Kompensationspunkt: das ist die Konzentration, bei der die Aufnahme ins Gewebe ebenso groß ist wie die Abgabe. Er liegt bei 0,5–2 nmol \times Mol⁻¹ (THOENE et al. 1996, GESSLER et al. 2000) und somit in der Größenordnung der NO_x -Konzentration in nicht verunreinigter Luft. Da diese geringen Konzentrationen bisher nicht sehr genau meßbar sind, bleiben die Zahlenwerte mit erheblichen Unsicherheiten behaftet. Auch ohne Eingreifen des Menschen ist also NO_x am N-Kreislauf beteiligt – allerdings in sehr geringen Konzentrationen.

Der Mensch hat in den natürlichen N-Kreislauf bereits mit der Herstellung von Kunstdünger in starkem Maße eingegriffen. Durch die Ammoniak-Synthese (HABER-BOSCH-Verfahren) werden mehr N-Verbindungen aus N_2 hergestellt, als die ganze Biosphäre der Erde aus Stickstoff bildet. Diese N-Versorgung hat überhaupt erst das Wachstum der Weltbevölkerung im 20. Jahrhundert im bekannten Ausmaß ermöglicht.

Neuerdings treten nun die Stickoxide NO_x zusätzlich in erheblichen Mengen in den Kreislauf ein. Sie wirken einerseits über den Boden und führen zu einer erhöhten Nitrat-Zufuhr; zum anderen werden sie direkt als Gas von der Pflanze aufgenommen. Beides verursacht eine Stickstoff-Übersorgung der natürlichen Vegetation; Stickstoff ist nun nicht mehr Minimum-Faktor. Vor etwas mehr als 40 Jahren konnte H. ULLRICH (der bis 1953 als Botaniker an der Universität Stuttgart wirkte), bei einer Tagung „Reinhaltung der Luft“ (in Bochum 1958) noch darauf hinweisen, dass die N-Zufuhr aus der Luft den N-Verlust durch Erntevorgänge nicht ausgleichen könne!

Auswirkungen der direkten Stickoxid-Aufnahme auf Pflanzen

Die Stickoxide wirken in den Konzentrationen, in denen sie in der Luft als Folge von Emissionen vorliegen und von Pflanzen aufgenommen werden, für diese nicht giftig, sondern als zusätzliche N-Düngung. Diese erfolgt somit erstmals, seit Landpflanzen existieren, über die Blätter. Die direkte Aufnahme der Stickoxide erfolgt vor allem durch die Spaltöffnungen (die NH_3 -Aufnahme erfolgt dabei besser als jene von NO_x) und nur in geringem Maße durch die Cuticula hindurch. In den Zellwänden der Blattgewebe findet in oxidierendem Milieu eine Reaktion mit Wasser statt, und es entsteht Nitrat, das in die Zellen aufgenommen wird. Dort erfolgt die Reduktion, so daß es bei Nitrat-Überschuß zu Störungen des Redoxzustandes der Zelle bzw. von Zellkompartimenten kommen kann. Außerdem wird die zelluläre pH-Regulation beeinflusst. In der Wurzel wird dies durch Exkretion von H^+ oder

OH^- (bzw. HCO_3^-) ausgeglichen. Bei einer Aufnahme durch das Blatt ist dieser Ausgleich nicht möglich.

Da die Diffusion ins Blatt hinein und in dessen Interzellulärsystem in der Gasphase vor sich geht, erfolgt eine nennenswerte Aufnahme auch noch bei Temperaturen, bei denen die Wurzel aus der Bodenlösung kaum noch Nitrat aufnimmt. Bei immergrünen Arten (vor allem Nadelbäumen) sind die Symptome einer N-Übersorgung oft besonders ausgeprägt, da diese ganzjährig der N-Zufuhr über die Blätter bzw. Nadeln ausgesetzt sind. Im Mittelmeergebiet sind die Effekte bei den charakteristischen Hartlaub-Bäumen oft geringer, da diese Arten während der trocken-heißen Sommerperiode ihre Spaltöffnungen nur vorübergehend oder in geringem Maße öffnen.

Hohe, für Pflanzen unmittelbar schädliche Konzentrationen von Stickoxiden kommen nur örtlich vor. Cytotoxisch wirkt vor allem Nitrit; es bildet mit sekundären Aminen mutagene (und bei Tieren cancerogene) Nitrosamine. Hohe Konzentrationen von NO_2 lösen eine Peroxidation ungesättigter Fettsäuren von Membranlipiden aus. Im Cytoplasma erfolgt aber rasch Reduktion zu Ammonium. Wird dessen Konzentration zu hoch, so kommt es zu Schädigung von Photosynthese-Vorgängen, da hohe Ammonium-Konzentrationen als Entkoppler wirken. Die Empfindlichkeit der Pflanzen gegenüber hohen NO_2 -Konzentrationen ist verschieden. Von unseren Waldbäumen gelten Lärche und Birke als besonders NO_x -empfindlich.

Die Stickstoff-Übersorgung der Pflanzen kann als Stress beschrieben werden. Zu erkennen ist dies an der Bildung charakteristischer Stress-Metabolite: die Mengen an Glutathion und an Ascorbat steigen an. Schon lange ist bekannt, daß Pflanzen bei hoher N-Zufuhr stärker wachsen und zugleich weniger Festigungsgewebe ausbilden. Dies erhöht die Anfälligkeit gegenüber Krankheitserregern und macht sie vielfach auch für Pflanzenfresser besser genießbar. Zugleich sinkt die Widerstandsfähigkeit gegenüber anderen Stress-Faktoren wie Hitze, Kälte und insbesondere Wassermangel („Verweichlichung“ der Pflanzen, vgl. KULL 1991).

Vorgänge im Boden

Wie bereits erwähnt, kommt es durch NO_x zur verstärkten Nitratzufuhr in den Boden. Bei der Bildung des Nitrats aus NO_2 entstehen gleichzeitig H^+ -Ionen, so daß ein Ansäuerungseffekt eintritt, der bei von Natur aus bereits sauren und kaum abgepufferten Böden Auswirkungen hat. (Allerdings ist dieser Effekt bei SO_2 -Eintrag und nachfolgender Oxidation zu Sulfat viel stärker!). Unter derartigen Verhältnissen kommt es zur Mobilisierung von Ionen. Lösliche Kationen werden dann verstärkt ausgewaschen und gelangen in den Vorfluter; Fe^{3+} und Al^{3+} , die in neutralen Böden fast vollständig gebunden sind, werden mobil. Vor allem die Beweglichkeit von Al^{3+} kann zu einer Schädigung von Wurzeln mancher Arten führen, da die Al-Entgiftung in den Pflanzen artabhängig sehr unterschiedlich gut reguliert ist (abhängig vom Säurestoffwechsel in der Wurzel).

Im Boden natürlicher und naturnaher Ökosysteme konkurrieren Mikroorganismen und Pflanzenwurzeln um die N-Verbindungen (Nitrat und Am-

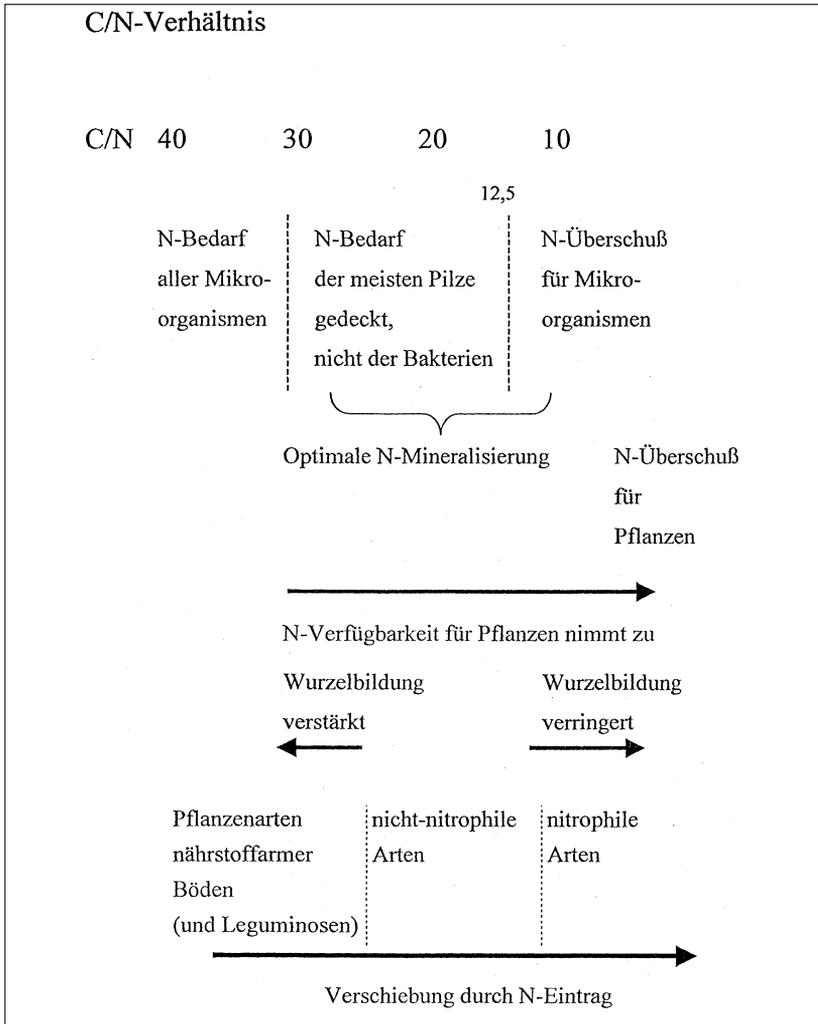


Abb. 1: C/N-Verhältnis im Boden, Mineralisierungsvorgänge und Stickstoff-Verfügbarkeit für Pflanzen

monium) (HODGE et al. 2000). Durch die N-Zufuhr aus NO_x wird diese natürliche Konkurrenz verringert oder sogar beseitigt. Für die Vorgänge von großer Bedeutung ist das C/N-Verhältnis im Boden (LARCHER 1994). Da die Umsätze von C- und N-Verbindungen im Boden wechselseitig voneinander abhängen, sind dadurch die Kreisläufe von Kohlenstoff und Stickstoff – wenn auch nur schwach – gekoppelt. Das C/N-Verhältnis im Boden bestimmt die Aktivität der Destruenten und damit die Geschwindigkeit der N-

Mineralisierung. Die Bodenpilze sind schon bei einem höheren C/N-Verhältnis N-gesättigt als die meisten Bodenbakterien (Abb. 1). Ein Anstieg des N-Gehaltes im Boden, der zum N-Überschuß führt, steigert die Denitrifikations-Rate: es wird mehr N_2 und N_2O gebildet; selten kommt es auch zu Ammoniak-Freisetzung. Während die N_2 -Produktion keine Probleme verursacht, ist die Bildung des Treibhausgases N_2O sehr negativ zu bewerten. Insbesondere für bodennahe Luftschichten von Wäldern ist eine erhebliche N_2O -Konzentration durch Messungen der letzten Jahre belegt.

Nimmt die Menge verfügbarer N-Verbindungen im Boden zu, so verringert die Pflanze die Bildung von Feinwurzeln (Nadelhoffer 2000) (siehe unten). Die N-Versorgung der Pflanze wird nicht beeinträchtigt, wohl aber kann die Versorgung mit anderen Ionen leiden, so daß Mineralstoffmangel eintritt.

Arten, die viel Stickstoffverbindungen aufnehmen und speichern können (oft als Nitrat), nennt man nitrophile Pflanzen. Diese Arten sind bei N-Überschuß im Konkurrenzsystem des jeweiligen Standortes begünstigt. Sie schränken vielfach das Wurzelwachstum nicht so stark ein und zeigen auch bei hoher N-Versorgung keine übermäßigen Wuchsleistungen. Nicht-nitrophile Arten sind stärker von der C/N-Regulation in der Pflanze abhängig und schon deshalb in der Konkurrenz unterlegen.

Wachstum von Sproß und Wurzel – ein labiles Gleichgewicht

Für das Wachstum der Pflanzen sind zwei Regulationsprinzipien von großer Bedeutung:

- das Verhältnis des Wachstums des Wurzelsystems zu dem der Sproßachse;
- das Verhältnis von Kohlenhydrat- und Stickstoff-Haushalt in den Zellen (C/N-Regulation), das bei gleichbleibender Photosynthese-Leistung nur von der N-Versorgung abhängt.

Die erstgenannte Regulation erfolgt vor allem über das Hormonsystem und die dadurch gesteuerte Assimilatverteilung; die Assimilatbildung aber wird durch das zweite Prinzip reguliert. Eine Zunahme der N-Verbindungen als Folge einer N-Düngung oder eines N-Eintrags verringert das Wurzelwachstum, so daß dann die Aufnahme anderer Ionen verschlechtert und bei längerer Trockenheit auch die Wasseraufnahme unzureichend wird, was zu Dürreschäden führen kann. Eine Zunahme der Kohlenhydratmenge bei weniger guter N-Versorgung oder erhöhter CO_2 -Konzentration führt (bei günstigen Lichtverhältnissen und guter Wasserversorgung) zu einer Verstärkung des Wurzelwachstums (jeweils im Verhältnis zum Sproßwachstum). Man könnte daraus schließen, daß die nachteilige Wirkung von NO_x durch den Anstieg des CO_2 -Gehalts der Atmosphäre infolge der starken Nutzung fossiler Brennstoffe kompensiert wird. Diese Annahme ist aber aus drei Gründen falsch:

- Stickstoff ist nicht mehr Minimum-Faktor; dadurch wird die Konkurrenz der Arten in den Ökosystemen verändert.
- Die Zunahme des Kohlendioxids verursacht als Treibhausgas regiona-

le und globale Klimaeffekte. Es kommt durch globale Erwärmung regional zu größerer Trockenheit; diese hinwiederum hat starke Auswirkungen auf den N-Umsatz.

– Nitrat greift in Regulationsvorgänge auf der Ebene der Zellen ein.

Nitrat ist ein wichtiges intrazelluläres Signal. Die Konzentrationen von Nitrat einerseits und Saccharose andererseits im Cytoplasma regulieren die Beziehungen zwischen Kohlenhydrathaushalt und Aminosäurestoffwechsel (C/N-Regulation) (CHAMPIGNY u. FOYER 1992). Diese Regulation verläuft über Signalketten und führt zur Aktivierung von Genen. Wenn aus Stickoxiden im Blattgewebe vermehrt Nitrat entsteht, wirkt dieses unmittelbar als Signal (WANG et al. 2000). Gegenüber der normalen Nitrat-Zufuhr über die Wurzel fehlt also deren Filter-System. Bei vielen Arten wird das Nitrat bereits in der Wurzel vollständig assimiliert, und es werden organische N-Verbindungen imSproß nach oben transportiert. Deshalb kann eine direkte Erhöhung der Nitratkonzentration im Blatt erhebliche Störungen in der C/N-Regulation auslösen. Viele nitrophile Arten können in Vakuolen des Blattgewebes Nitrat speichern und erfahren daher keine solche Störung. Die Wirksamkeit von Phytohormonen ist zumTeil von der N-Menge abhängig, so regulieren Cytokinine bei geringen N-Gehalten effektiver als bei hohen (YONG et al. 2000).

Moose und Flechten nehmen Stickstoffverbindungen mit dem ganzen Pflanzenkörper auf; dementsprechend gibt es hier keine Regulation, die an Korrelationen zwischen Sproß und Blatt einerseits und Wurzel andererseits angreift.

Die Effektivität der N-Nutzung durch die Pflanze wird als *nitrogen use efficiency* (NUE) angegeben. Der NUE-Wert ist definiert als die je Zeiteinheit erzeugte Biomasse bezogen auf die inkorporierte N-Menge:

$$\text{NUE} = \frac{\text{Biomasse}}{\text{N}_{\text{gesamt}} \cdot \text{Tage}}$$

Bei zunehmender N-Zufuhr sinkt der NUE-Wert abhängig von der Art der N-Applikation, wobei ein physiologischer Zusammenhang mit geringerer Leistung des CO₂-fixierenden Enzyms Ribulosebisphosphatcarboxylase (Rubisco) besteht (BOOT et al. 1992; CHENG u. FUCHIGAMI 2000). Für die meisten Pflanzenarten ist eine gemischte Zufuhr von Nitrat und Ammonium am günstigsten; dann ist die Wachstumsrate am höchsten. Einseitige Nitrat-Zufuhr führt bei nitrophilen Arten zur Nitrat-Speicherung, der NUE-Wert sinkt also stark ab (Tabelle 1). Leider liegen von einheimischen Arten nicht so viele NUE-Daten vor, daß sie für Überlegungen zur Veränderung der Konkurrenzsysteme in der Vegetation bei unterschiedlicher N-Zufuhr eingesetzt werden könnten.

Tabelle 1: Werte der Nitrogen Use Efficiency (NUE) bei *Impatiens glandulifera* (nitrophile Art, N-Zeigerwert nach Ellenberg: 7; Untersuchung bei pH 6 in Nährlösung; nach DIEHL-RÜCKERT u. KULL, unveröffentlicht).

N-Zufuhr als	mäßige N-Versorgung (7 m Molar N)	Hohe N-Versorgung (16 m Molar N) durch zusätzliches Nitrat
NH ₄ ⁺	0,53	0,39
NO ₃ ⁻	0,47	0,32
NH ₄ ⁺ + NO ₃ ⁻	0,36	0,34

Mykorrhiza

Über 80 % aller Blütenpflanzen leben in Symbiose mit Bodenpilzen. Diese treten mit den Wurzeln der Pflanzen in Verbindung; dadurch entsteht Mykorrhiza. Sie tritt in verschiedenen Formen auf; auch sind Pilze verschiedener systematischer Gruppen beteiligt.

Vereinfachend kann man die Symbiose als eine Vergrößerung des Wurzelsystems beschreiben. Offensichtlich ist sie früh in der Evolution, bei der Herausbildung der Landökosysteme zustande gekommen und ist daher für die Pflanzen essentiell (BLACKWELL 2000). Wichtig ist sie insbesondere für die Phosphat-Versorgung der Pflanzen; daneben sichert sie auch die N-Versorgung. Wird nun, wie dargelegt, durch N-Überschuß das Feinwurzelsystem reduziert, so muß sich auch der Umfang der Mykorrhiza verringern (je nach Form der Mykorrhiza in unterschiedlichem Maße). Dies ist in unseren Wäldern zu beobachten: viele der Mykorrhiza-Pilze sind im Verlauf der letzten 20–30 Jahre erheblich seltener geworden. Ursache dafür ist nicht in erster Linie ein verstärktes Sammeln von Pilzen – dieses kommt nur als zusätzlicher Faktor hinzu! Die Schädigung des Mykorrhiza-Systems führt bei den Pflanzen zur Störung der Aufnahme vieler Ionen und dadurch verschiedentlich zu Phosphatmangel sowie anderen physiologischen Störungen.

Folgen für naturnahe Ökosysteme

Die Ökosysteme der Intensivkulturen (Anbau von Getreide und anderen Nutzpflanzen; auch Fettwiesen) bedürfen bei der derzeitigen Umtriebsweise einer hohen N-Zufuhr durch Düngung. Sie werden durch den zusätzlichen N-Eintrag aus Stickoxiden daher nur wenig beeinflusst. In naturnahen Ökosystemen – dies sind bei uns Wälder, Moore, Trockenrasen, Felsstandorte – hingegen kommt es zu erheblichen Störungen. Alle diese erwählten Ökosysteme sind nicht nitrophil, Hochmoore und Trockenrasen sogar durch ausgesprochene Nährstoffarmut gekennzeichnet. Sie alle werden durch die Veränderung der Artenkonkurrenz gravierend geschädigt. Am besten bekannt und auch ins allgemeine Bewußtsein gelangt sind die Störungen in Wäldern, die als „neuartige Waldschäden“ bezeichnet werden (vgl. MOHR 1986). Sie wurden zuerst von der Forstwirtschaft an Waldbäumen erkannt, bei denen es zur Verringerung von Holzertrag und Holzqualität kommt. (Das ver-

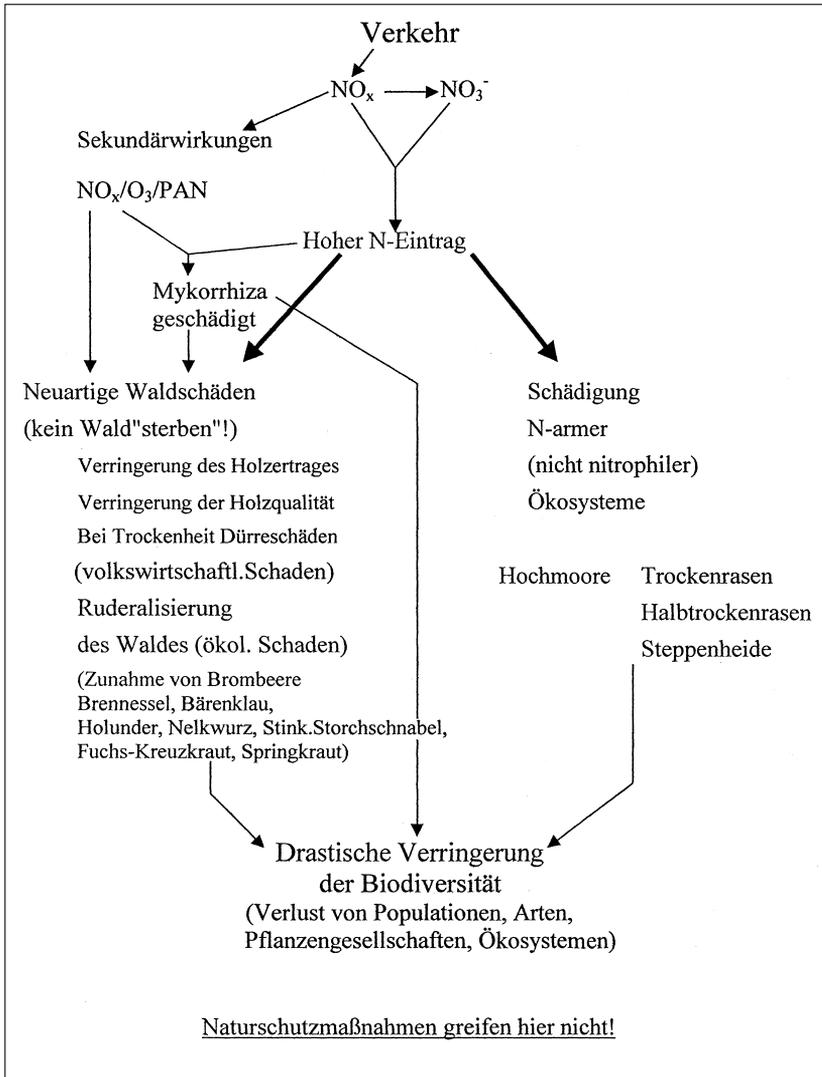


Abb. 2: Auswirkungen der Stickoxid-Zufuhr auf naturnahe Ökosysteme

stärkte Wachstum führt zu vermehrter Bildung von Frühholz, das eine geringere mechanische Stabilität hat als das Spätholz). Die Bäume wachsen in ihrer Jugend stärker; Schäden werden erst bei älteren Individuen deutlich. Auch bei diesen ist der Jahreszuwachs zunächst nicht verringert, aber infolge des Ionenungleichgewichts werden älteren Geweben Ionen entzogen, und



Abb. 3: Wegrand im Nordschwarzwald (auf nährstoffarmem Buntsandstein-Boden): große Bestände von Brennessel *Urtica dioica* und vom Stinkenden Storchschnabel *Geranium robertianum* zeigen die Ruderalisierung an – mittlerweile ein vertrautes Bild in unseren Wäldern!



Abb. 4: Wegrand im Wildseemoor: an die Stelle von *Scirpus* (s.l.) und *Juncus* sind an vielen Orten Gräser getreten, dazwischen Johanniskraut *Hypericum perforatum* und Nelkwurz *Geum urbanum*, die Stickstoff-Eintrag anzeigen, wobei in diesem Fall Eintrag aus der Luft und durch die Besucher eine Rolle spielen kann.

bei Immergrünen sterben die Blätter bzw. Nadeln vorzeitig ab. Sie erreichen also nicht ihr normales Alter (das artabhängig verschieden ist). Dementsprechend kann man die Schädigung der Nadelbäume am Verlust von Nadeljahrgängen erkennen.

Ökologisch gravierender wirkt sich die Schädigung bei den kürzerlebigen, zumeist krautigen Arten der Wälder aus. Sie unterliegen immer weniger der Konkurrenz um Stickstoff, und daher nehmen nitrophile Arten auf Kosten der anderen zu und zeigen vielfach eine Massenvermehrung. Dies gilt z. B. für Brombeere *Rubus fruticosus*, Brennessel *Urtica dioica*, Bärenklau *Heracleum sphondylium*, Fuchs-Kreuzkraut *Senecio fuchsii*, Holunder *Sambucus nigra*, Nelkenwurz *Geum urbanum*, Springkraut-Arten *Impatiens* und Stinkenden Storchschnabel *Geranium robertianum*. Diese nitrophilen Arten sind vorwiegend Ruderalpflanzen, und die „Ruderalisierung“ der Wälder schreitet immer weiter fort (Abb. 2 u. 3). Sie ist aber auch in Trockenrasen, Halbtrockenrasen und Hochmooren nachzuweisen (Abb. 4). Gerade ökologisch besonders wertvolle Pflanzengesellschaften werden am stärksten geschädigt (KULL 1991). In Naturschutzgebieten werden Pflegemaßnahmen in immer kürzeren Zeitabständen erforderlich. Die Ruderalisierung und damit Verringerung der Biodiversität auf allen Ebenen kann durch Naturschutzmaßnahmen nicht verhindert, sondern unter günstigen Umständen allenfalls verzögert werden. Nur ein Eingreifen bei den Ursachen, d. h. bei der Stickoxid-Emission, könnte hier eine Entlastung bringen (Abb. 2).

An solchen Waldstandorten, an denen die Bäume schon unter natürlichen Bedingungen starkem Stress ausgesetzt sind (Grenzstandorte, z. B. in den Kammlagen des Schwarzwaldes oder nahe der alpinen Waldgrenze), kann der zusätzliche Stress infolge der N-Übersorgung zum vorzeitigen Tod vieler Bäume führen: dann werden die Waldschäden zum Waldsterben! An solchen Grenzstandorten kann aufgrund des Stickoxid-Ozon-Zyklus vermehrt gebildetes Ozon (siehe unten) zusätzlich als Stressfaktor wirksam werden.

Die *Sphagnum*-Arten der Hochmoore reagieren artabhängig unterschiedlich auf einen erhöhten N-Eintrag. Typisch ombrotrophe Arten werden wenig beeinflusst. Da aber bei anderen Pflanzenarten sich das Wachstum verstärkt, wird das Konkurrenz-System zuungunsten der Torfmoose verändert. Nimmt deren Stoffproduktion stark ab, so werden Moore von netto CO₂-bindenden zu CO₂-freisetzenden Ökosystemen (GUNNARSSON u. RYDIN 2000).

Stickstoffmonoxid als Signalstoff

Schon seit längerer Zeit ist bekannt, daß das Stickstoffmonoxid NO bei Tier und Mensch im Rahmen zellulärer Signalketten als Signalstoff wirksam ist. Mittlerweile ist eine intrazelluläre Signalwirkung auch für Pflanzen nachgewiesen (GRANT u. LOAHE 2000); allerdings sind viele Details ungeklärt. Das Vorkommen von NO war zuvor schon gezeigt worden (NINNE-MANN u. MAIER 1996, BARROSO et al. 1999). Die NO-Bildung erfolgt wahrscheinlich wie bei Tieren aus Arginin durch das Enzym NO-Synthase (mit

einem Cytochrom P₄₅₀) (BARROSO et al. 1999). NO greift vermutlich über eine Guanylatcyclase und cGMP in Signalnetze ein und kann über die Aktivierung einer Cyclooxygenase die Bildung von Octadecanoid-Signalstoffen und deren Derivaten (z. B. Jasmonat) beeinflussen und über letztere auch interzelluläre Effekte auslösen. Unklar ist noch die Wechselwirkung mit reaktiven Sauerstoff-Formen (ROS), die z. T. selbst radikalischen Charakter haben. Eine Reaktion mit dem Superoxid-Ion O₂⁻ führt zu Peroxynitrit ONOO⁻, das sowohl cytotoxisch wie auch stark mutagen (und somit bei Tieren cancerogen) wirkt. Zumindest in Bakterien wird Peroxynitrit durch besondere Enzyme, die Peroxyredoxine, umgesetzt, wobei NO₂ und OH-Radikale entstehen (BRYK et al. 2000).

Exogene Stickoxide gelangen normalerweise nicht in die pflanzlichen Zellen, so daß die erwähnten NO-Effekte nicht wirksam werden, so lange nicht eine bestehende Schädigung die Zellen suszeptibel macht. Auswirkungen von exogenem NO sind aber dort möglich, wo infolge besonderer Umstände ein Eindringen in Gewebe und Zellen möglich ist. Dies trifft für Früchte und Samen zu; daher sind Effekte auf Reifung und Keimung zu erwarten, allerdings bisher nicht genau bekannt. Unreife Früchte bilden als Signalstoff (relativ gesehen) viel NO und wenig Ethen. Mit der Fruchtreifung steigt die Ethenproduktion an; die NO-Bildung geht zurück. Man überlegt daher, ob es möglich ist, Reifungsvorgänge gelagerter Früchte über NO zu regulieren (LESHEM u. PINCHASOV 2000). Da NO auch einen Stomata-Verschluß auslösen kann, wurde überlegt, inwieweit durch NO-Zufuhr eine Dürreschädigung vermieden werden kann (MATA u. LAMATTINA 2001).

Bei der Untersuchung von Keimungsabläufen wurde für einige Arten aus Gebieten mit häufigen Bränden der Bodenstreu (z. B. kalifornische Chaparral-Vegetation) gezeigt, daß NO₂ die Keimung fördert. Die durch die Streubrände am Boden resultierende NO₂-Konzentration reicht für diesen Effekt aus (KEELEY u. FOTHERINGHAM 1997). Diese Befunde werfen die Frage auf, inwieweit durch NO₂ als Luftverunreinigung eine Keimung zu falscher Zeit ausgelöst und so die Population letztlich vernichtet werden kann.

Zusammenwirken von Stickoxiden mit anderen Luftverunreinigungen

Die Stickoxide sind eine notwendige Komponente des Ozonzyklus, der bei Gegenwart organischer Verbindungen zu einer Ozon-Anreicherung in der Troposphäre führt (WILDT et al. 2001). Die dazu erforderlichen flüchtigen organischen Stoffe (VOCs, volatile organic compounds) sind nur zum Teil anthropogen. Pflanzen produzieren nämlich eine beträchtliche Menge derartiger Stoffe. Dazu gehören vor allem Terpene, aber auch Ethen (= Äthylen, Pflanzenhormon) sowie Blattalkohole und Blattaldehyd (C₆-Verbindungen, die durch oxidative Spaltung von Fettsäuren entstehen). Zu den mengenmäßig besonders wichtigen -Terpenoiden gehören Mono- und Sesquiterpene (Bestandteile etherischer Öle und der Koniferen-Harze) und das freie Isopren C₅H₈, das von zahlreichen Arten, vor allem verschiedenen Holzpflanzen, gebildet wird (KESSELMEIER u. STAUDT 1999). Bei Wärme und Trockenheit ist die Produktionsrate erhöht. Isopren besitzt vielleicht eine

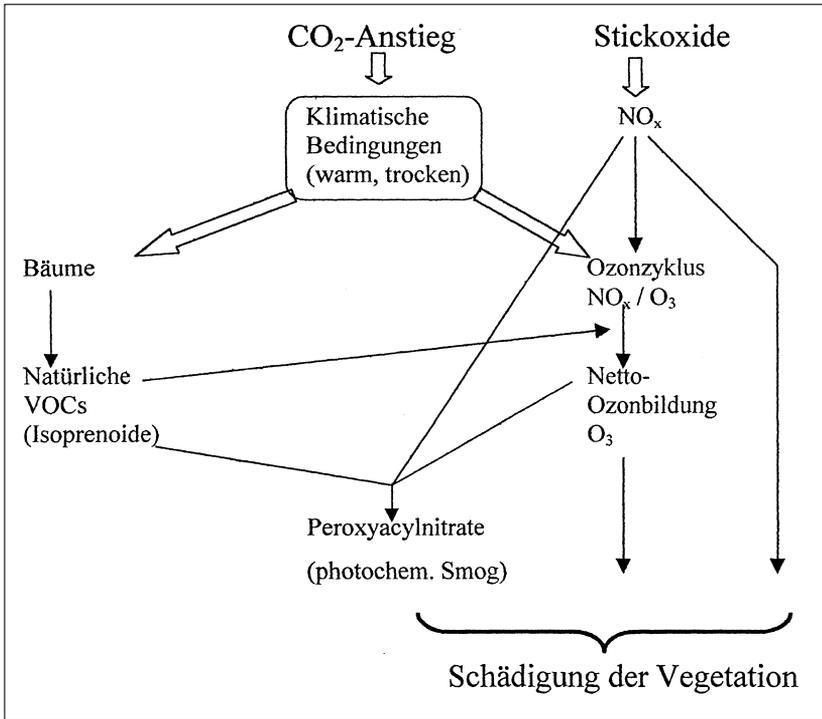


Abb. 5: Zusammenwirken von Stickoxiden mit anderen Luftverunreinigungen.

Schutzwirkung für die Pflanzen als Antioxidans (LORETO et al. 2001), auch mit einer Erhöhung der Hitzeresistenz ist es in Verbindung gebracht worden.

Durch die Gegenwart der VOCs entstehen im Ozonzyklus Peroxyacylnitrate (PAN), und das Ozon wird nicht mehr vollständig abgebaut (WILDT et al. 2001). Isopren kann dann mit Ozon weiter reagieren, wobei Aldehyde gebildet werden. Bei höheren Konzentrationen resultiert der photochemische oder Los Angeles-Smog.

Das troposphärische Ozon schädigt Pflanzen unmittelbar. In den Zellen werden vermehrt reaktive Sauerstoff-Spezies (ROS) gebildet. Diese können mit Stickoxiden in der Zelle schädigend zusammenwirken. Häufig verstärken die Pflanzen ihrerseits die Abwehrstoff-Bildung. Viele der Abwehrstoffe sind wieder VOCs, so daß letztlich eine autokatalytische Verstärkung der Ozonbildung die Folge sein kann.

Stickoxide tragen in der Troposphäre allerdings auch zur Bildung von Hydroxyl-Radikalen bei, die einen Abbau von VOCs einleiten können. Stickstoffdioxid NO₂ kann auch verschiedene Schädigungen von Ozon verringern (antagonistische Wirkung; BARNES u. WELLBURN 1998).

Schlußfolgerungen

Die unmittelbare wie mittelbare Schädigung der Vegetation durch Stickoxide ist nur dadurch wirksam zu verringern, daß deren Emission drastisch reduziert wird; eine andere Eingriffsmöglichkeit gibt es nicht. Bestrebungen zur Erhaltung naturnaher Lebensräume und Lebensgemeinschaften bleiben letztlich erfolglos, wenn es nicht gelingt, die Stickoxid-Emissionen rasch auf weit weniger als die Hälfte der heutigen Werte zu senken. Es ist bekannt, dass nach der Entstickung der Kraftwerke der Kraftfahrzeugverkehr im süddeutschen Raum der weitaus vorherrschende Verursacher der Stickoxid-Verunreinigungen ist (WICKERT et al. 2000). Die Zunahme der Anzahl kompensiert weitgehend die durch Entwicklung schadstoffärmerer Fahrzeuge erzielten Verbesserungen. Der Dreiwege-Katalysator reduziert Stickoxide vor allem durch die Rh-Komponente, die nur in einem sehr engen Bereich der Reaktionsbedingungen effektiv arbeitet. Hier ist eine weitere Verbesserung der Systeme dringend geboten. Es sind aber viel gravierendere Eingriffe – auch durch den Gesetzgeber – erforderlich, um den NO_x -Ausstoß zu verringern. Vor allem eine Reduzierung des LKW-Verkehrs wäre hier wirksam.

Literatur

- BARNES, J.D. and A. R. WELLBURN (1998): Air pollutant combinations. – In: Responses of plant metabolism to air pollution and global change, ed. L.J. DeKok and I. Stulen; Leiden 1998; S. 147–164.
- BARROSO, J.B., F.J. CORPAS, A. CARRERAS, L.M. SCANDALIOS, R. VALDERAMA, J.M. PALMA, J.A. LUPINÉS, and L.A. DEL RIO (1999): Localization of nitric oxide synthase in plant peroxisomes. – *J.biol.Chem.* 274, 36729–36733.
- BLACKWELL, M. (2000): Terrestrial life – fungal from the start? – *Science* 289, 1884–1885.
- BOOT, R.G.A., P.M. SCHILDWACHT, and H. LAMBERS (1992): Partitioning of nitrogen and biomass at a range of N-addition rates and their consequences for growth and gas exchange in two perennial grasses from inland dunes. – *Physiol. Plant.* 86, 152–160.
- BRYK, R., P. GRIFFIN, and C. NATHAN (2000): Peroxynitrite reductase activity of bacterial peroxiredoxins. – *Nature* 407, 211–215.
- CHAMPIGNY, M.-L., and C. FOYER (1992): Nitrate activation of cytosolic protein kinases diverts photosynthetic carbon from sucrose to amino acid biosynthesis. – *Plant Physiol.* 100, 7–12.
- CHENG, L. and L.H. FUCHIGAMI (2000): Rubisco activation state decreases with increasing nitrogen content in apple leaves. – *J. exp. Bot.* 51, 1687–1694.
- GESSLER, A., M. RIENKS, and H. RENNENBERG (2000): NH_3 and NO_2 fluxes between beech trees and the atmosphere-correlation with climatic and physiological parameters. – *New Phytol.* 147, 539.
- GRANT, J.J. and G.J. LOAKE (2000): Role of reactive oxygen intermediates and cognate redox signaling in disease resistance. – *Plant Physiol.* 124, 21–29.
- GUNNARSSON, U. and H. RYDIN (2000): Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. – *New Phytol.* 147, 527–537.
- HOCK, B. u. E.F. ELSTNER (eds.) (1995): *Schadwirkungen auf Pflanzen*. 3. Aufl. Heidelberg.
- HODGE, A., D. ROBINSON, and A. FITTER (2000): Are microorganisms more effective than plants in competing for nitrogen? – *Trends Plant Science* 5, 304–308.

- KEELEY, J.E., and C.J. FOTHERINGHAM (1997): Trace gas emissions and smoke-induced germination. – *Science* 276, 1248–1250.
- KESSELMEIER, J. and M. STAUDT (1999): Biogenic volatile organic compounds (VOC): An overview on emission, physiology and ecology. – *J. Atmos. Chem.* 33, 23–88.
- KULL, U. (1991): Physiologische Wirkungen von Luftschadstoffen auf Pflanzen. – *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg* 146, 5–15.
- LARCHER, W. (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen*, 5. Aufl., Stuttgart.
- LESHAM, Y.Y. and Y. PINCHASOV (2000): Non-invasive photoacoustic spectroscopic determination of relative endogenous nitric oxide and ethylene content stoichiometry during the ripening of strawberries *Fragaria ananassa* (Duch.) and avocados *Persea americana* (Mill.). – *J. Exp. Bot.* 51, 1471–1473.
- LORETO, F., M. MANNOZZI, CH. MARIS, P. NASCETTI, F. FERRANTI, and S. PASQUALINI (2001): Ozone quenching properties of isoprene and its antioxidant role in leaves. – *Plant Physiol.* 126, 993–1000.
- MATA, C.G. and L. LAMATTINA (2001): Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. – *Plant Physiol.* 126, 1196–1204.
- MOHR, H. (1986): Die Erforschung der neuartigen Waldschäden. – *Biol. in uns. Zeit* 16, 83–89.
- NADELHOFFER, K.J. (2000): The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. – *New Phytol.* 147, 131–139.
- NINNEMANN, H. and J. MAIER (1996): Indications for the occurrence of nitric oxide synthases in fungi and plants and the involvement in photocondiation of *Neurospora crassa*. *Photochem.* – *Photobiol.* 64, 393–398.
- PEARSON, J., D.M. WELLS, K.J. SELLER, A. BENNETT, A. SOARES, J. WOODALL, and M.J. INGROUILLE (2000): Traffic exposure increases natural ¹⁵N and heavy metal concentrations in mosses. – *New Phytol.* 147, 317–326.
- PEREZ-SOBA, M., L.J. VAN DER EERDEN and J. ELDERSON (1998): Uptake of nitrogen dioxide and gaseous ammonia by nitrate- and ammonium-preferent plant species. In: *Responses of plant metabolism to air pollution and global change.* – Ed.: L.J. DeKok and I. Stulen, Leiden 1998, S. 421–422.
- THOENE, B., H. RENNENBERG, and P. WEBER (1996): Absorption of atmospheric NO₂ by spruce (*Picea abies*) trees. II Parametrization of NO₂ fluxes by controlled dynamic chamber experiments. – *New Phytol.* 134, 257–266.
- WANG, R., K. GUEGLER, S.T. LABRIE, and N.M. CRANFORD (2000): Genomic analysis of a nutrient response in *Arabidopsis* reveals diverse expression patterns and novel metabolic and potential regulatory genes induced by nitrate. – *Plant Cell* 12, 1491–1509.
- WICKERT, B., T. PREGGE, J. THELOKE u. R. FRIEDRICH (2000): Emissionen gesundheitsschädlicher Stoffe bei Produktionsprozessen, im Verkehr und im privaten Bereich. – *ALS-Jahresbericht* (Univ. Stuttgart), 1999, 25–35.
- WILDT, J., P. ROCKEL u. E. LAUSCH (2001): Die Stresssignale der Pflanzen. – *Spektrum d. Wiss.* Nr. 8, 2001, 50–55
- YONG, J.W.H., S.C. WONG, D.S. LETHAM, C.H. HOCART, and G.D. FARQUHAR (2000): Effects of elevated [CO₂] and nitrogen nutrition on cytokinins in the xylem sap and leaves of cotton. – *Plant Physiol.* 124, 767–779.
- ZIMMERLING, R. and U. DÄMMGEN (2000): Sources, atmospheric transport, and sinks of tropospheric nitrous and nitric acids. – In: *Environmental pollution and plant responses*, ed. S.B. Agrawal and M. Agrawal, Boca Raton 2000, S. 259–294.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. ULRICH KULL, Biologisches Institut der Universität Stuttgart, Pfaffenwaldring 57, D-70569 Stuttgart