

SONDERDRUCK

aus

1 | 2025

VBio

Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

BOTANIK
Problemfall
Schwefel

**VERHALTENS-
ÖKOLOGIE**
Konflikte zwischen
Geschwistern

ÖKOLOGIE
 Stadtbäume
 der Zukunft

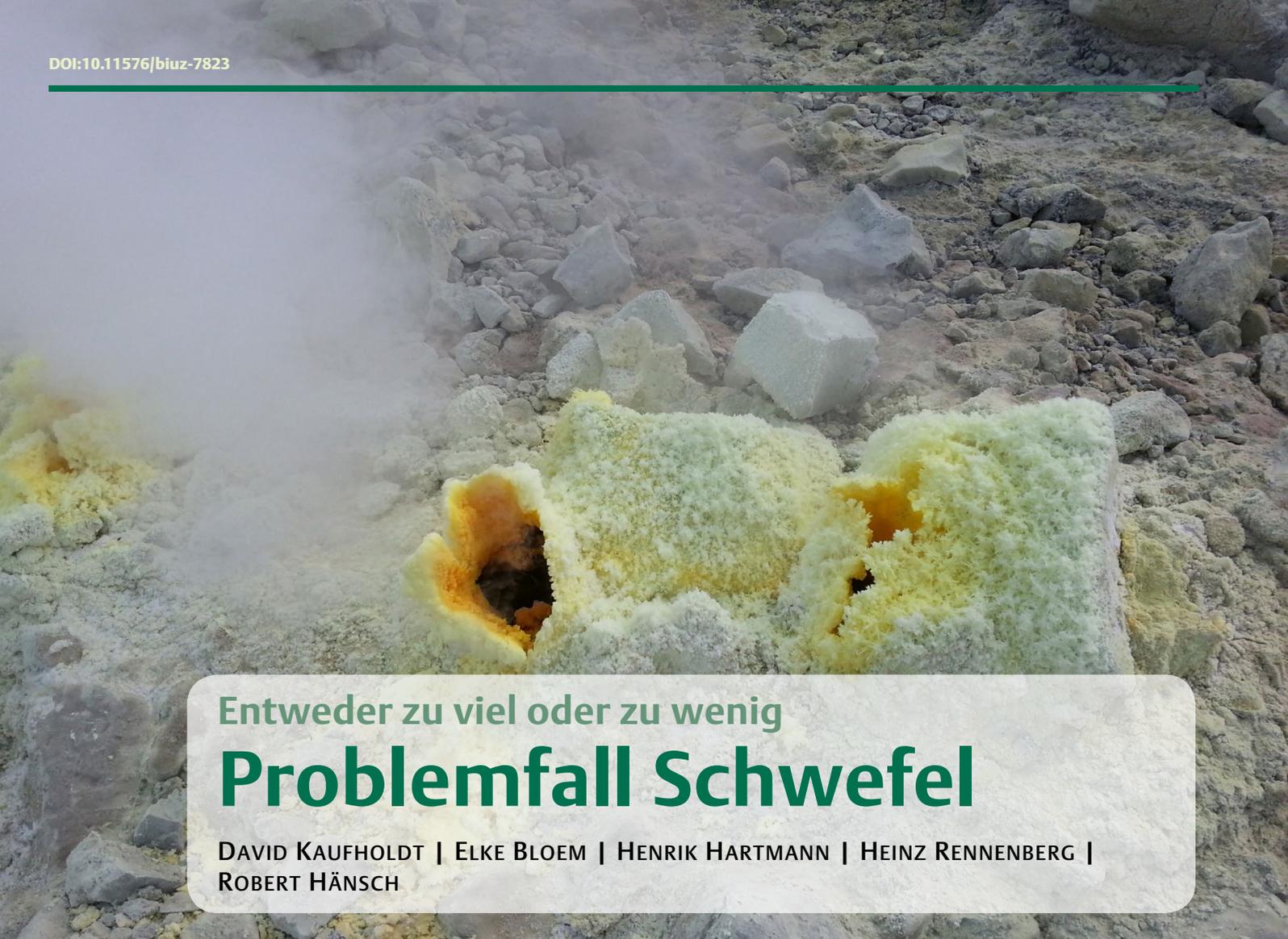


BIOLOGIE

IN UNSERER ZEIT

Treiberameisen





Entweder zu viel oder zu wenig Problemfall Schwefel

DAVID KAUFHOLDT | ELKE BLOEM | HENRIK HARTMANN | HEINZ RENNENBERG |
ROBERT HÄNSCH

Durch vulkanische Aktivität entstandene schwefelhaltige Mineralien auf der Liparischen Insel Vulcano (Italien).

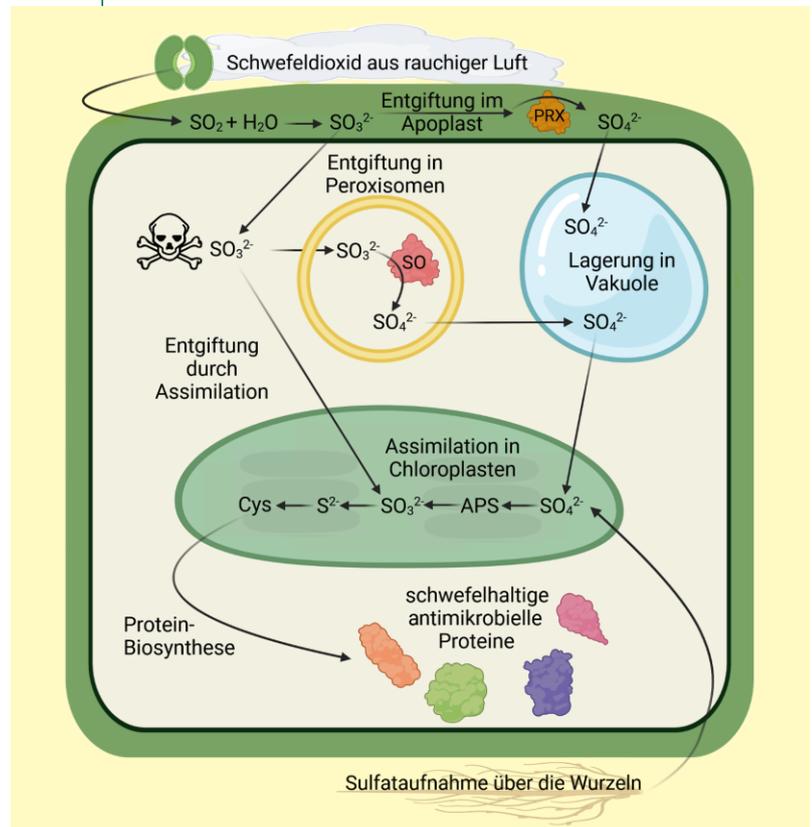
Waldökosysteme sind von zentraler Bedeutung für die Gesundheit des Planeten. In den letzten Jahrzehnten wurden unsere Wälder durch verschiedene vom Menschen freigesetzte Gase wie Schwefeldioxid (SO_2) und Kohlenstoffdioxid (CO_2) erheblichen Belastungen ausgesetzt. In der Vergangenheit führte der durch SO_2 verursachte saure Regen zu einem massiven Waldsterben. Während dieses Problem heute weniger relevant ist, stellt der durch CO_2 ausgelöste Klimawandel nun die größte Bedrohung für unsere Wälder dar. Viele Waldgebiete zeigen mittlerweile deutliche Anzeichen von Stress wie etwa Befall durch Schädlinge und Krankheiten, Kronensterben und vertrocknete Blätter, was in einigen Regionen zu großflächigen Abholzungen führt. Diese Symptome gefährden die Rolle des Waldes im Erhalt der biologischen Vielfalt, der Kohlenstoffbindung und der Sauerstoffproduktion, und der Rückgang der Waldgesundheit hat globale Auswirkungen. In diesem Zusammenhang könnte Schwefel in Form von Sulfat als entscheidendes Nährelement für die Synthese von Abwehrstoffen, gegen Schädlinge und Krankheiten dazu beitragen, Wälder gegen verschiedene Stressfaktoren zu stärken. Allerdings sehen sich unsere Wälder derzeit einem zunehmenden Schwefelmangel gegenüber. Als Hauptverursacher dieser Krise tragen wir die Verantwortung, wirksame Lösungen zu entwickeln und umzusetzen, um weiteren Schaden zu begrenzen und die Waldgesundheit zu stabilisieren, bevor irreversible Kippunkte erreicht werden. Diese Veröffentlichung zeigt auf, wie sich Schwefel allmählich von einem Fluch zu einem potenziellen Segen für die Wälder wandelt.

Das wichtige Element Schwefel (S) ist in unserer lebenden und nicht-lebenden Umgebung omnipräsent. Mit ca. 0,5 Prozent Massenanteil an unserer Erde kommt Schwefel in verschiedenen Mineralien wie Gips (Calciumsulfat), Anhydrit oder Schwefelkies vor. Insbesondere durch vulkanische Aktivitäten wird Schwefel in gewaltigen Mengen in Form von Schwefeldioxid (SO_2) freigesetzt. SO_2 wird in den Wolken über eine Reaktion insbesondere mit Wasserstoffperoxid zu Sulfat oxidiert. Dieses bildet in der Atmosphäre Partikel, formiert als *cloud condensation nuclei*, und begünstigt damit die Bildung von Wolken. Diese Emissionen können damit zu kurzfristigen klimatischen Auswirkungen auf der gesamten Welt führen, insbesondere zu einem Abkühlungseffekt durch Reflexion des Sonnenlichts, wie nach dem Ausbruch des Tambora im Jahr 1815 berichtet wurde. 1816 wird deshalb auch als das „Jahr ohne Sommer“ bezeichnet (eindrucksvoll beschrieben von Wolfgang Behringer in „Tambora und das Jahr ohne Sommer: Wie ein Vulkan die Welt in die Krise stürzte“ ISBN-13978-3406676154). Durch die reduzierte Sonneneinstrahlung und dadurch gesunkenen Temperaturen kam es weltweit zu großen Hungersnöten.

Bei Pflanzen zählt Schwefel zu den essentiellen Makronährstoffen, die in relativ hohen Konzentrationen vorkommen und für deren metabolische Funktionen unersetzlich sind [1]. Schwefel findet sich in zahlreichen Verbindungen wieder wie den Aminosäuren Cystein und Methionin oder den Eisen-Schwefel-Clustern als bedeutsame Co-Faktoren von Proteinen. Schwefel ist somit ein wichtiger Bestandteil zahlreicher Proteine und von zentraler Bedeutung für die Aktivität von Enzymen. Aber auch verschiedene Vitamine (Biotin, Thiaminpyrophosphat) und zahlreiche sekundäre Pflanzenstoffe enthalten Schwefel [2]. Zu letzteren zählen u. a. die Glucosinolate und Cysteinsulfoxide (Alliin, Isoalliin, Methiin, Propiin). Diese Verbindungen tragen nicht nur zur pflanzlichen Abwehr von Schädlingen bei, sondern machen auch den Geschmack vieler Gemüse aus. Für den Menschen haben sie gesundheitsfördernde Eigenschaften wie antioxidative und entzündungshemmende Wirkungen, die auch mit der Krebsprävention in Verbindung stehen.

In der Regel wird Schwefel in Form von Sulfat von Pflanzen über spezifische Transporter durch die Wurzel aus dem Boden aufgenommen [3] und mit dem Transpirationsstrom im Xylem bis in die Blätter transportiert. Sekundär und in deutlich geringerem Maße können Pflanzen Schwefel auch in Form von Schwefeldioxid (SO_2), Carbonylsulfid (COS) und Schwefelwasserstoff (H_2S) über die Spaltöffnungen aus der Atmosphäre aufnehmen oder auch in Form von Nährsalzen, was man sich etwa bei der Blattapplikation von Bittersalz zunutze macht. In den Blattzellen angekommen wird das Sulfat reduziert und assimiliert. Dabei wird es in die Aminosäure Cystein umgesetzt; hierfür spielen Plastiden eine zentrale Rolle. Zuerst muss das reaktionsträge Sulfat über ATP aktiviert, nachfolgend in

ABB. 1 | SCHWFELEASSIMILATION UND SCHWFELENTGIFTUNG IN PFLANZEN



Pflanzen können schwefelhaltige Verbindungen sowohl aus dem Boden über die Wurzeln in Form von mineralischem Sulfat (SO_4^{2-}) als auch gasförmig durch die Spaltöffnungen in Form von Schwefeldioxid (SO_2) aufnehmen. Letzteres reagiert im Apoplasten jedoch mit Wasser zu Sulfit (SO_3^{2-}), welches zu toxischer Sulfitylose führen kann. Daher muss Sulfit entweder im Chloroplasten assimiliert werden oder durch die Sulfitoxidase (SO in Peroxisomen) bzw. die Peroxidase (PRX im Apoplast) entgiftet werden. Das entstandene Sulfat wird in der Vakuole gelagert, von wo aus es bei Bedarf dem Assimilationskreislauf in den Chloroplasten zugeführt werden kann. Sulfat wird dabei zunächst zu Adenosinphosphorsulfat (APS) umgewandelt, bevor es weiter über Sulfid, Sulfid (S^{2-}) zu Cystein reduziert wird. Dieses steht anschließend der Proteinbiosynthese zur Verfügung, wo neben Proteinen zum Zellaufbau unter anderem schwefelhaltige antimikrobielle Proteine zur Stresstoleranz generiert werden.

IN KÜRZE

- Schwefel in Form von Schwefeldioxid aus anthropogenen Abgasen hat bis gegen Ende des 20. Jahrhunderts zum **Absterben von Wäldern** geführt.
- Der **Schwefelgehalt** der Umwelt hat in den letzten Jahrzehnten **abgenommen** – und damit auch die Verfügbarkeit von Schwefel für Pflanzen.
- Geringere Schwefelkonzentrationen führen nun bei verschiedenen Pflanzenarten zu **Schwefelmangel**, der in Wäldern aufgrund der längeren Entwicklungszeit **später auftritt** als bei Kulturpflanzen.
- Biotischer Stress kann bei Pflanzen durch die **Schwefel-induzierte Resistenz** gemindert werden. Bei Kulturpflanzen führt der **Einsatz von Schwefeldünger** zu einer Verringerung der stressbedingten Schwefelmangelsymptome.
- Dies soll in Zukunft auf Baumarten übertragen werden. Schwefel wird somit von einem Fluch zu einem **Segen für die Waldgesundheit**.

mehreren Schritten über Sulfit und Sulfid reduziert und schließlich in die Aminosäure Cystein eingebaut werden. Dafür wird ein nicht unerheblicher Anteil an photosynthetisch gewonnener Energie benötigt.

Ob die Schwefelassimilation letztlich in den Blättern oder in den Wurzeln erfolgt, hängt stark von den spezifischen Wachstumsbedingungen sowie der Lebensweise und den Bedürfnissen der Pflanze ab. In den Blättern kann die Reduktion und Assimilation von Schwefel vor allem in krautigen Pflanzen effizienter sein, da hier die direkte Nutzung photosynthetisch gewonnener Energie möglich ist. Gleichzeitig bietet die Schwefelassimilation in den Wurzeln den Vorteil, dass die entstehenden Aminosäuren unmittelbar für das Wurzelwachstum zur Verfügung stehen, ohne dass ein Transport über längere Strecken erforderlich ist. Dieser Prozess ist besonders bei Bäumen relevant, wenn das Blattwachstum frühzeitig in der Vegetationsperiode abgeschlossen ist. Bei Baumarten mit fortlaufender Blatentwicklung findet oft eine gleichzeitige Schwefelassimilation in Blättern und Wurzeln statt, um den unterschiedlichen Anforderungen gerecht zu werden.

Wie bereits erwähnt können Pflanzen in begrenztem Maße auch SO_2 oder SH_2S über die Spaltöffnungen aufnehmen und der Assimilation in den Chloroplasten zuführen. In erhöhten Mengen sind SO_2 und H_2S jedoch giftig für pflanzliche Zellen. Der Schwellenwert zwischen nützlichem Nährstoff und gefährlichem Gift ist bei den unterschiedlichen Pflanzen sehr verschieden, liegt jedoch in jedem Fall im ppb-Bereich (ppb = *parts per billion*). Über Sulfitolyse, also das Aufbrechen von Disulfidbrücken durch die genannten Schwefelverbindungen, werden vor allem Proteine in ihrer Funktion gestört oder sogar vollständig denaturiert, was häufig zum Tod der Zelle oder des gesamten Organismus führt (Abbildung 1).



ABB. 2 Durch sauren Regen abgestorbene Fichten in den Höhenlagen des sächsischen Erzgebirges im Winter 1983/84. Foto: Falk Schott.

Schwefeldioxid und Waldsterben

Beginnend mit der Industrialisierung und bis Mitte der 1980er Jahren des letzten Jahrhunderts waren die Auswirkungen anthropogen verursachter Schwefeltoxizität europaweit zu beobachten: Schwerindustrie, Kohleverstromung und die Nutzung S-haltiger Kraftstoffe führten zu einem deutlichen Anstieg der SO_2 -Konzentration in der Troposphäre. Vor allem in den Höhenlagen der Mittelgebirge Deutschlands wie Harz, Erzgebirge oder Schwarzwald waren bedingt durch ungünstige Expositionslagen die Einträge von Schwefel in Waldböden besonders hoch. Das in der Atmosphäre enthaltene SO_2 löst sich in der Luftfeuchte und bildet dadurch schweflige Säure (H_2SO_3) beziehungsweise Schwefelsäure (H_2SO_4), welche zu einer starken Reduzierung des pH-Wertes der Luftfeuchte und somit der Niederschläge führte – allgemein bekannt als „saurer Regen“. Die Konsequenz war ein großflächiges Absterben insbesondere von Tannen und Fichten, begründet in der massiven Einwirkung des Sauren Regens auf die Bodenchemie und das daraus resultierende starke Ungleichgewicht in der Nährstoffversorgung [4]. Zudem wurde die Verzweigung des Feinwurzelsystems der Bäume durch die Versauerung des Bodens stark reduziert [5]. Abbildung 2 zeigt das Ausmaß der damaligen Schäden – aufgenommen im Winter 1983/84 in den Höhenlagen des sächsischen Erzgebirges. Die Bilder erinnern in ihrer Ausprägung an die aktuellen Waldschäden, die durch erhöhte Temperaturen und insbesondere Trockenstress der Bäume – bedingt durch die globale Klimaveränderung – verursacht und zusätzlich durch Schädlingsbefall u. a. mit dem Borkenkäfer begünstigt werden.

Unter ungünstigen Immissionswetterlagen kann die Konzentration des SO_2 in der Troposphäre auch für den Menschen gefährlich werden, wie *The Great Smog of London* („Smog“ ist eine Wortverschmelzung aus *smoke* = Rauchen und *fog* = Nebel) – auch als *days of toxic darkness* bekannt – dramatisch dokumentierte: Zwischen dem 5. und 9. Dezember 1952 verursachten gewaltige Mengen industrieller Abgase in Kombination mit ungünstigen Wetterbedingungen einen Smog bisher unbekanntes Ausmaßes und führten zum kompletten Stillstand aller Aktivitäten in dieser Metropole und zum Tod von bis zu 12.000 Menschen. Insbesondere SO_2 wird für die tödliche Tragödie verantwortlich gemacht. Bereits geringe Konzentrationen an SO_2 verursachen bei Menschen Atemwegsreizungen und Atembeschwerden und führen bei langfristiger Exposition zu chronischen Atemwegserkrankungen, verminderten Lungenfunktionen und einer Verschlechterung bestehender Herz-Kreislauf-Erkrankungen. Hohe Konzentrationen können zudem akute Reaktionen wie starken Husten, Reaktionen des Immunsystems und Atemnot auslösen und schließlich zum Tode führen. Die Konzentrationen während der *days of toxic darkness* lagen zum Teil weit oberhalb der Geruchsschwelle des stechend riechenden Gases von 600 ppb und damit auch weit oberhalb der toxi-

schen Konzentration für dieses Schadgas. In der Luftgüte-Richtlinie von 2021 (WHO *global air quality guidelines* [6]) empfiehlt die Weltgesundheitsorganisation eine SO_2 -Konzentration von maximal 15 ppb im 24-Stunden-Mittel.

Bedingt durch industrielle Aktivitäten erleben wir auch aktuell immer noch regelmäßig einen deutlichen Anstieg der Luftverschmutzung durch SO_2 , vor allem im außereuropäischen Ausland bei extremen Wetterbedingungen. In der internationalen Presse werden dabei immer wieder Großstädte wie Bangkok oder Neu-Delhi genannt. In Europa wird im Zusammenhang mit urbaner Luftverschmutzung heute neben der Feinstaubbelastung eher auf Ozon und verschiedene gasförmige Stickstoffverbindungen hingewiesen.

Die Entdeckung der pflanzlichen Schwefel-entgiftung

Anders als Menschen und Tiere können sich sessile Pflanzen ungünstigen Bedingungen nicht entziehen und einfach „davonlaufen“. Sie müssen effiziente Abwehrmechanismen entwickeln, um Zeiten hoher Belastung zu überstehen. Eine erste und sehr schnelle Reaktion ist das Verhindern des Eindringens des SO_2 in das Blattgewebe. Zum einen hilft hier die teilweise stark ausgeprägte Wachsschicht – die Kutikula – auf der Oberfläche der Blätter, zum anderen erfolgt das Schließen der Spaltöffnungen (die Atemporen der Blätter) innerhalb weniger Minuten. Wie Blätter – insbesondere die Spaltöffnungen – SO_2 wahrnehmen und dieses Signal für Gefahr in eine aktive Reaktion umsetzen, ist nicht endgültig geklärt. Vermutet wird, dass Sulfat, das während der Entgiftung des SO_2 entsteht, eine entsprechende Signalkaskade unter Einbeziehung des Pflanzenhormons Abscisinsäure auslöst [7]. Mit dem Schließen der Spaltöffnungen ergibt sich aber für die Pflanzen ein großes Problem – sie benötigen den Gasaustausch durch die Spaltöffnungen für die Aufnahme von CO_2 und die Abgabe von O_2 im Zuge von Photosynthese und Transpiration. Ein „Luftanhalten“ ist also nur bei einer kurzfristigen SO_2 -Exposition sinnvoll wie bei einem Waldbrand. Um bei einer langfristigen Begasung, wie sie in der Nähe von Solfataren (vulkanischen Ausgasungen, Abbildung 3) auftreten, nicht an „Atemnot“ oder „Durst und Hunger“ zu versterben, sind Pflanzen gezwungen, die Spaltöffnungen baldmöglichst wieder zu öffnen. Damit strömt dann aber SO_2 ungehindert in die Zellzwischenräume – die Interzellularen – ein.

SO_2 wird in der wässrigen Phase der Interzellularen sehr schnell in das äußerst reaktive und gefährliche Sulfid umgewandelt. Dieses ist, wie bereits erwähnt, für die Sulfidolyse verantwortlich. Geringe Mengen können unter Verbrauch von Energie aus der Photosynthese über eine gezielte Aufnahme in die Zellen und den schnellen Transport in die Chloroplasten in Sulfid und final in die Aminosäure Cystein überführt werden. Damit erspart sich die Zelle die Aufnahme, den Transport und die energieintensive Aktivierung von Sulfat.

Bereits 1944 wurde erstmals die Sulfitoxidation als aktiver Entgiftungsmechanismus von Sulfid in SO_2 -begaster Saatluzerne und Zuckerrübe beschrieben [8]. Neben verschiedenen, auch mit Chloroplasten assoziierten unspezifischen Reaktionen konnten aber erst mehrere Jahrzehnte später apoplastische Peroxidasen identifiziert werden, die in Verbindung mit Wasserstoffperoxid Sulfid zu Sulfat oxidieren [9]. Dafür wurde z. B. Waschflüssigkeit aus den Interzellularen extrahiert und enzymatisch auf die Anwesenheit von Peroxidasen untersucht. Es konnte gezeigt werden, dass insbesondere in Nadelbäumen die Aktivität dieser Enzymklasse bei Anwesenheit von Sulfid hochreguliert wurde. Es blieb aber unklar, ob dies eine spezifische Reaktion oder eine unspezifische Nebenreaktion dieser Enzyme ist und welches spezifische Enzym aus der großen Klasse der Peroxidasen verantwortlich zeichnet.

Bei Tieren ist bereits seit langem eine Sulfitoxidase bekannt und biochemisch und molekular gut charakterisiert. Dieses Enzym gehört zu den sogenannten Molybdoenzymen und ist damit ein Schwesterenzym der Nitratreduktase, die eine zentrale Rolle bei der Stickstoffassimilation der Pflanzen spielt. Diese Sulfitoxidase benötigt einen Molybdat-haltigen Cofaktor für die enzymatische Reaktion, also die Umsetzung von Sulfid zu Sulfat. 2002 ist es dann gelungen, eine Sulfitoxidase auch in Pflanzen nachzuweisen [10]. Dieses pflanzliche Enzym wurde in den Folgejahren mit allen zur Verfügung stehenden und modernsten analytischen Methoden untersucht. Anders als das tierische Pendant ist die pflanzliche Sulfitoxidase nicht in den Mitochondrien, sondern in Peroxisomen lokalisiert [11]; sie besitzt keinen eigenen Elektronenakzeptor in Form einer Häm-Domäne und nutzt ausschließlich Wasser und Sauerstoff in der enzymatischen Reaktion. Dabei entsteht Wasserstoffperoxid, das durch die Katalase in den Peroxisomen effizient verstoffwechselt werden kann [12]. In der Modellpflanze Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) konnten Mutanten beschrieben werden, denen die pflanzliche Sulfitoxidase komplett fehlt. Diese Pflanzen waren unter Normalbedingungen nicht vom Wildtyp zu unterscheiden. Erst unter erhöhtem atmosphärischem SO_2 , das durch eine künstliche Begasung erzielt wurde, zeigten die Pflanzen eine phänotypische Ausprägung und starben nach einigen Tagen bis Wochen je nach applizierter Dosis und Pflanzenalter vollständig ab [13]. Bei Tieren und Menschen ist ein Fehlen der Sulfitoxidase bereits im Mutterleib oder kurz nach der Geburt tödlich.

Mit den pflanzlichen Knockout-(KO-)Mutanten der Sulfitoxidase konnte eine Vielzahl physiologischer Untersuchungen durchgeführt werden [14]: Durch Begasungsexperimente konnte die Bedeutung der SO_2 -Entgiftung und die Veränderung des S-Stoffwechsels auf Metabolitebene studiert werden. Die Regulation der Sulfidentgiftung wurde über die gezielte Analyse des Promotors und über Transkriptanalysen untersucht [13]. Dabei wurden zahlreiche Gene identifiziert, die spezifisch hoch- bzw. herunterreguliert werden können. Für die Ackerschmalwand

wurde eine Peroxidase identifiziert, die auf molekularer Ebene bei SO_2 -Begasung spezifisch reguliert wird. Zusätzlich wurde für das rekombinant aufgereinigte Enzym eine Sulfitoxidation nachgewiesen [15]. Die Experimente zeigten auch, dass eine Proteinklasse, die später als Defensine charakterisiert wurde, bei SO_2 -Begasung um den Faktor 200 auf mRNA-Ebene hochreguliert wurde. Diesen Defensinen scheint eine wichtige Funktion in der Speicherung von Schwefel sowie in der antimikrobiellen Abwehr von Pathogenen zuzukommen (siehe unten).

Erhöhte SO_2 -Konzentrationen an natürlichen Standorten

Besonders interessant ist die Untersuchung der Entgiftungsreaktion von Pflanzen an natürlichen Standorten mit dauerhaft erhöhten SO_2 -/ H_2S -Konzentrationen. Küstenbereiche unserer Weltmeere zeigen eine erhöhte S-Belastung in der Atmosphäre, die u. a. auf den hohen Sulfatgehalt des Meerwassers zurückzuführen ist, das als *sea spray* in die küstennahe Atmosphäre gelangt. Viele marine Algen und das Phytoplankton produzieren zudem eine schwefelhaltige Verbindung namens Dimethylsulfoniopropionat (DMSP). DMSP dient diesen Organismen unter anderem als Osmolyt, um den osmotischen Druck in ihren Zellen zu regulieren. Wenn DMSP abgebaut wird – beispielsweise durch die Zersetzung von totem Phytoplankton – entsteht Dimethylsulfid (DMS) als flüchtige Schwefelver-

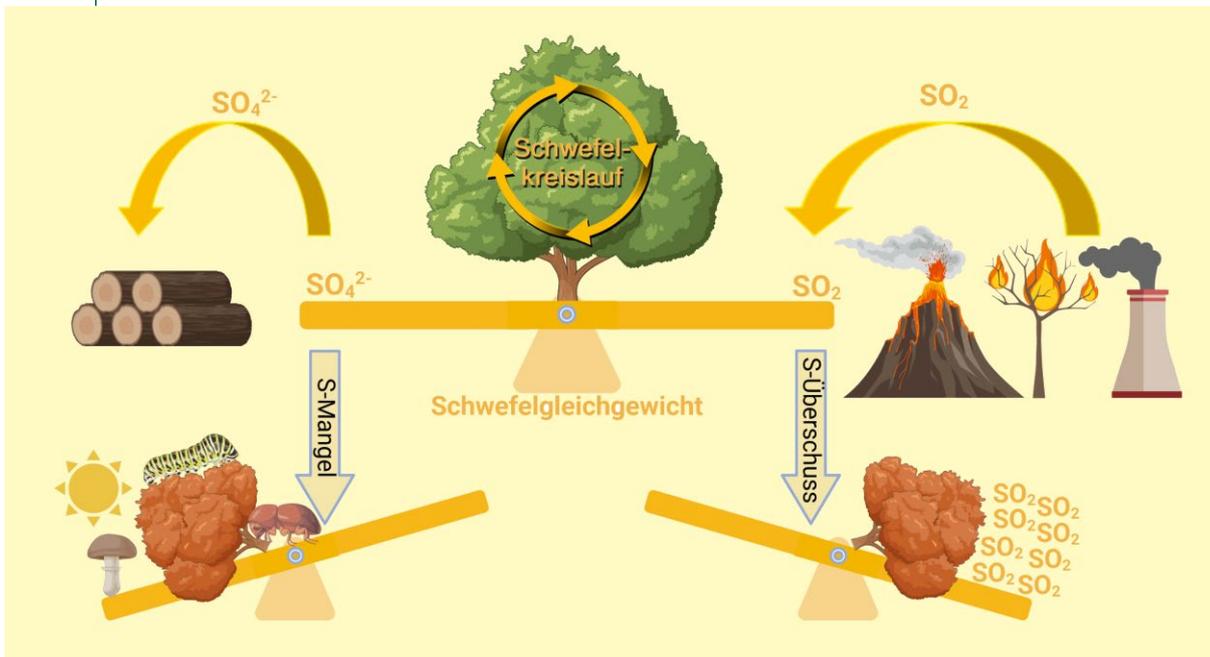
bindung. Der Abbau von DMS erfolgt über verschiedene Radikalreaktionen hauptsächlich zu Dimethylsulfoxid (DMSO) und Methansulfonsäure (MSA) sowie zu Schwefeldioxid (SO_2). Ein weiterer mikrobieller Abbauweg führt zur Produktion von Schwefelwasserstoff (H_2S). Schätzungen zufolge werden jährlich etwa 20–30 Millionen Tonnen Schwefel in Form von DMS aus den Ozeanen in die Atmosphäre freigesetzt – im Vergleich dazu liegen die anthropogen bedingten Schwefelemissionen aktuell und global bei etwa 50–100 Millionen Tonnen Schwefel pro Jahr. Auch einige Bodentypen wie die semisubhydrischen Salzmarschböden setzen im jahreszeitlichen Verlauf erhebliche Mengen an H_2S frei [16]. Daneben können vor allem im Bereich von Vulkanen oder seismisch aktiven Zonen, die durch das Vorkommen von Fumarolen oder Sulfataren gekennzeichnet sind, die Schwefelwerte in der Luft zum Teil erhebliche Konzentrationen annehmen. Schwefel wird dann häufig in Form des entströmenden Schwefelwasserstoffs (H_2S) mit dem typischen Geruch nach faulen Eiern wahrgenommen.

In Europa sind es vor allem Standorte in Italien (z. B. der Vesuv, der Ätna, die Phlāgräischen Felder in der Nähe von Neapel und die Liparischen Inseln, Abbildung 3) oder die Vulkane auf Island, die einen deutlichen S-Ausstoß aufweisen. Global sind die Vulkane Indonesiens oder auf dem südamerikanischen Kontinent interessante Untersuchungsstandorte. Probenahmen an solchen Standorten sind eine logistische Herausforderung, da sie den Einsatz von SO_2 -Messgeräten, Zentrifugen, Notstromaggregaten, Pflanzensammelbehältern und zahlreichem Kleinstequipment erfordern, um das Verhalten der Pflanzen vor Ort und die Reaktion des Materials dann im Labor zu studieren [17]. Untersuchungen auf der Insel Vulcano und auf den Phlāgräischen Feldern zeigten, dass die SO_2 -Entgiftung als ein komplexes Netzwerk einer Vielzahl von Reaktionen anzusehen ist, wobei die Assimilation durch Reduktion und die Entgiftung durch Oxidation und eine entsprechende Einlagerung der Zwischen- und Endprodukte (z. B. in der Vakuole) in einem besonderen Gleichgewicht zueinanderstehen.

Die globale Klimaveränderung bringt eine weitere Schwefelquelle in den Fokus solcher Untersuchungen. In den letzten Jahren wurden weltweit große Flächen durch Wald-, Busch- oder Moorbrände vernichtet, bei denen durch die entstehenden Rauchgase die SO_2 -Konzentration kurzfristig erheblich ansteigen kann und dann als stechend riechendes Gas auch für Menschen deutlich wahrnehmbar ist. Für Deutschland haben uns u. a. der Moorbrand in Meppen 2018 und der Waldbrand in Lübtheen 2019 die dramatischen Konsequenzen von Trockenstress und ansteigenden Temperaturen deutlich vor Augen geführt. Die durch den Wind transportierten Rauchgase waren teilweise noch über hunderte von Kilometern zu bemerken und haben damit auch Pflanzen über große Distanzen zu diesen Bränden beeinflusst. Die Untersuchung von Pflanzenproben bei diesen Ereignissen zeigte für die



ABB. 3 SO_2 -ausstoßende Sulfataren auf den Phlāgräischen Feldern bei Pozzuoli (Italien).

ABB. 4 | EINFLUSS VON SCHWEFEL AUF DIE VITALITÄT VON PFLANZEN


Das Schwefelgleichgewicht von Pflanzen ist entscheidend für ihre Vitalität. In einem intakten Ökosystem Wald befindet sich Schwefel in einem ständigen Kreislauf, so dass ausreichend Schwefel für ein gesundes Wachstum vorhanden ist. Wird dieses Gleichgewicht jedoch durch die Entnahme von Holz gestört, fehlt dem Ökosystem langfristig Schwefel, wodurch zuerst die schwefelintensive Stresstoleranz abnimmt. Pathogene und Herbivore können Bäume leichter schädigen und im Extremfall einen Wald sogar zum Absterben bringen. Aber auch ein Übermaß an Schwefelverbindungen durch Luftschadstoffe aus natürlichen oder anthropogenen Quellen bringt die Wälder aus dem Gleichgewicht und kann zum Absterben durch Sulfitolyse oder saurem Regen führen.

beiden nah verwandten Baumarten Buche und Eiche deutliche Unterschiede in der Reaktion auf das Schadgas. Eichen sind mit einer dauerhaft erhöhten Sulfitoxidaseaktivität offensichtlich vorbereitet auf den Stress einer erhöhten SO₂-Konzentration, während Buchen dagegen spontan und sehr schnell auf einen Anstieg reagieren [18].

Schwefelmangel in Europa

Die allgemeine Situation in Europa ist jedoch aktuell eine andere. Durch effiziente Rauchgasentschwefelungsanlagen, den Wechsel zu S-freien Kraftstoffen und viele weitere Maßnahmen zur Luftreinhaltung sind die Schwefelkonzentrationen in der Atmosphäre extrem niedrig geworden und zeigen in weiten Teilen Europas SO₂-Konzentrationen im unteren ppb-Bereich (0 bis 2 ppb). Nur an wenigen Tagen und besonders im Winter können bedingt durch die Nutzung von Holz oder Braunkohlebriketts in privaten Haus-Feuerungsanlagen SO₂-Werte von 10 bis 15 ppb gemessen werden. Für Deutschland hat das Umweltbundesamt von 1990 bis 2022 einen Rückgang der Schwefeldioxidemissionen von 5,5 auf nur 0,25 Millionen Tonnen (Mio. t) berechnet. Das sind ca. 95 Prozent weniger Schwefel in der Atmosphäre. Auf den ersten Blick klingt dies nach einem großartigen Erfolg menschlichen Handelns für unsere Natur.

Die Realität ist jedoch komplexer. In einem ungestörten Ökosystem werden Nährstoffe in einem dauerhaften Kreislauf gehalten, anders als in einer durch uns Menschen genutzten Umwelt (Abbildung 4). In der Landwirtschaft wird mindestens einmal pro Jahr ein Großteil der Biomasse aus diesem Kreislauf entnommen. Im Prinzip gilt dies ebenso für forstlich genutzte Wälder, auch wenn die Zeiträume für die Biomasseentnahme deutlich größer sind. Mit dieser Entnahme wird eine Vielzahl von Makro- und Mikroelementen aus dem natürlichen Kreislauf entfernt. Um die Fruchtbarkeit des Bodens langfristig zu erhalten, wird insbesondere in der Landwirtschaft dieses Missverhältnis schon seit langem über eine gezielte Düngung ausgeglichen. Dabei standen historisch betrachtet zunächst organische Dünger (z. B. Mist, Gülle, Kompost), heute dagegen primär künstliche Mineraldünger im Vordergrund, wobei insbesondere die Komponenten Stickstoff, Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium zugeführt werden. Ende der 1980er Jahre des letzten Jahrhunderts wurde zeitgleich mit Einführung der Rauchgasentschwefelung und weiterer Maßnahmen zur Verbesserung der Luftqualität auf landwirtschaftlichen Flächen immer häufiger ein Mangel an Schwefel festgestellt – die kontinuierliche S-Zufuhr über die Atmosphäre existierte nicht mehr. Insbesondere für Pflanzen mit einem hohen S-Bedarf (z. B. bei Kreuzblütengewächsen wie

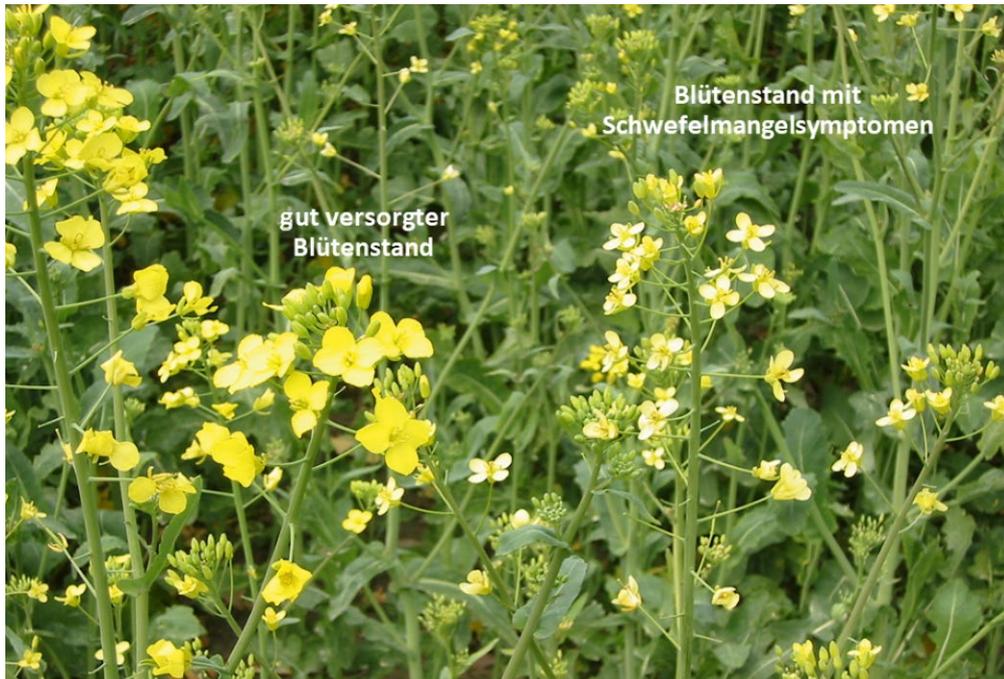


ABB. 5 Blütenstände von Rapspflanzen unterschiedlicher Schwefelversorgung. Foto: E. Bloem (JKI).

Raps) war der Mangel des Makronährstoffs deutlich sichtbar. Bei Raps hatten die Blüten dann nicht mehr die markante gelbe Farbe, sondern blieben deutlich heller (z. T. fast weiß, Abbildung 5) und kleiner. Diese Farbänderung war für Bienen ein fatales Signal – denn diese Blüten wurden vermutlich als bereits bestäubt erkannt und damit nicht mehr angefliegen, was zu Ernteverlusten führte [19].

Auch für die menschliche Ernährung hat dieses Thema eine besondere Relevanz, da es einen Zusammenhang zwischen Schwefelmangel und der Entstehung von Acrylamid in Lebensmitteln gibt [20]. Acrylamid ist eine potenziell krebserregende Verbindung, die sich bei der Zubereitung von stärkehaltigen Lebensmitteln bei hohen Temperaturen (über 120 °C) bildet, z. B. beim Backen, Braten oder Frittieren. Es entsteht durch die Maillard-Reaktion, bei der Zucker und Aminosäuren – insbesondere Asparagin – miteinander reagieren. Ein Mangel an Schwefel kann dazu führen, dass die Pflanze geringere Mengen der schwefelhaltigen Aminosäuren Cystein und Methionin produziert und stattdessen vermehrt nicht-schwefelhaltige Aminosäuren wie Asparagin ansammelt. Wenn nun Lebensmittel aus Pflanzen, die unter Schwefelmangel gelitten haben, erhitzt werden, ist die Konzentration von Asparagin höher. Dies führt dazu, dass bei der Maillard-Reaktion mehr Acrylamid gebildet wird. Daher kann Schwefelmangel in Pflanzen indirekt zu einer höheren Acrylamidbelastung in Lebensmitteln beitragen, was gesundheitlich bedenklich ist.

Heute ist die Zufuhr von Schwefel in der Landwirtschaft gängige Praxis: in Form von schnell wirkenden mineralischen Sulfatdüngern über den Boden oder durch den Einsatz von Bittersalzen und elementarem Schwefel über eine Blattdüngung bei akutem Mangel. Dabei geht es

nicht nur um die Blütenfarbe bei Raps. Die Bedeutung von Schwefel für die Pflanze ist viel größer. Zahlreiche mit der Pathogenabwehr oder Stressbewältigung in Verbindung stehende Moleküle enthalten den dafür essentiellen Schwefel [21]. Glucosinolate sind hochspezifische Abwehrmoleküle der Kreuzblütengewächse. Sie wirken gegen zahlreiche phytophage Insekten und verleihen diesen Gewächsen den typischen scharfen Geschmack. Ohne Schwefel gäbe es auch kein Glutathion (GSH), ein Tripeptid, das aus den drei Aminosäuren Glutaminsäure, Cystein und Glycin gebildet wird. GSH zählt zu den wichtigsten Antioxidantien und ist in allen Zellen in z. T. hohen Konzentrationen vorhanden. Pflanzliche Defensine (PDF) sind kleine aus 48 bis 54 Aminosäuren bestehende Proteine [22]. Die Besonderheit der PDFs ist ihr sehr hoher Cysteinanteil. In der

Regel bilden acht schwefelhaltige Aminosäuren vier Disulfidbrücken und verleihen dem Molekül eine globuläre und extrem stabile Struktur. Der Wirkmechanismus der PDFs ist mannigfaltig. Eine spezifische Reaktion der über 300 unterschiedlichen Defensine oder defensinartige Proteine bei *A. thaliana* auf unterschiedliche Stressoren wie Pilz- oder Bakterieninfektion, Trockenstress, Schwermetallvorkommen etc. zeigt die große Bedeutung dieser Moleküle. Dabei ist der Wirkmechanismus noch nicht vollständig verstanden. So wird z. B. diskutiert, dass die PDFs in den Membranen von Pilzen oder Bakterien durch gezielte Einlagerung die Bildung von Poren auslösen, die das Auslaufen der fremden Zelle und damit ein Absterben des Angreifers bewirken. Andere Defensine können Enzyme blockieren oder die Genregulation verändern.

Bereits Mitte der 1990er Jahre wurde die Bedeutung des Schwefels auf die Pflanzengesundheit im Bereich der Landwirtschaft umfassend untersucht und mit dem Akronym SiR für Schwefel-induzierte Resistenz beschrieben [23]. Mit dem Auftreten von Schwefelmangelsymptomen wurde zeitgleich auch ein zunehmender Befall mit pilzlichen Erregern festgestellt. So entwickelte Raps beispielsweise häufig die Weißfleckigkeit (*Pyrenopeziza brassicae*). Auch die Infektionsrate und Befallsstärke von Kartoffeln mit *Rhizoctonia solani* weist einen Zusammenhang mit der Schwefelversorgung auf [24]. In Gefäßversuchen konnte der Zusammenhang zwischen der Schwefelversorgung und Befallsstärke für viele verschiedene Kulturen und Pathosysteme nachgewiesen werden. Aber während eine gute Schwefelversorgung die Infektion unter kontrollierten Bedingungen im Gefäßversuch um bis zu 50 Pro-

zent zu verringern vermochte, wurde in Feldversuchen nur eine Effizienz zwischen 17–25 Prozent erzielt. Heute gibt es in der Landwirtschaft klare Düngeempfehlungen für Schwefel, die neben der Ertragswirkung dieser Funktion des Schwefels Rechnung tragen.

Schlussfolgerung und Ausblick auf aktuelle Forschungsprojekte

Nach vielen Jahrzehnten, in denen Schwefel durch die Wirkung des Sauren Regens im Wald als Fluch angesehen wurde, könnte man durch die Schwefel-induzierte Stärkung der Abwehrkräfte von Bäumen nun von einem Segen reden [25]. Die aktuellen Waldzustandsberichte zeichnen ein unerfreuliches Bild: Viele Baumarten zeigen starke Kronenverlichtungen und steigende Absterberaten – in vielen Fällen durch Krankheiten und Schadinsekten. Neben dem durch Hitze und Dürre entstehenden physiologischen Stress könnte hier auch der Einfluss von einem unausgewogenen S-Haushalt in Waldökosystemen eine Rolle spielen (Abbildung 6). Die zeitliche Verzögerung gegenüber landwirtschaftlicher Nutzpflanzen ist damit zu erklären, dass das Wachstum der Bäume deutlich langsamer ist und eine Entnahme von Biomasse in deutlich größeren Abständen erfolgt. Außerdem weisen die häufig sauren Waldböden eine Sulfatadsorption auf, die in gekalkten landwirtschaftlichen Böden kaum von Bedeutung ist. Adsorbiertes Sulfat kann in Waldböden langsam wieder freigesetzt werden – eine Schwefelnachlieferung, die wir in landwirtschaftlichen Böden selten haben. Die möglichen Auswirkungen der Biomasseentnahme sind letztlich jedoch die gleichen: Die Vitalität der Bäume verschlechtert sich zunehmend; die Anfälligkeit gegenüber biotischen und abiotischen Stressoren wird größer und kann bis zum Absterben von Bäumen führen. Die Problematik der Schwefel-induzierten Resistenz scheint somit auch in unseren einheimischen Forsten angekommen zu sein.

In natürlichen, vom Menschen unberührten Ökosystemen ist Schwefelmangel dagegen eher selten – abgestorbene Bäume verrotten an Ort und Stelle und geben sämtliche Nährstoffe für die nachfolgende Generation wieder frei. Damit stellt sich die Frage, ob eine gezielte Schwefelapplikation unseren heute bereits durch den globalen Klimawandel deutlich in Mitleidenschaft gezogenen Wäldern helfen könnte, das Schwefelgleichgewicht wieder herzustellen und somit eine Regeneration des natürlichen Zustandes zu erreichen. Diese Vorgehensweise ist auch mit den nachhaltigen PEFC-Waldstandards¹ vereinbar und kann damit die natürliche Toleranz bzw. Resistenz gegen diverse Stressoren wiederherstellen (Abbildung 4).

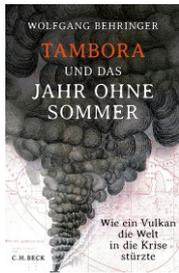
Prof. Axel Göttlein von der Technischen Universität München – Wissenschaftszentrum Weihenstephan – Fachgebiet für Waldernährung und Wasserhaushalt hat deshalb

¹ PEFC (Programme for Endorsement of Forest Certification Schemes) ist ein Programm für die Anerkennung von Forstzertifizierungssystemen, also eine Art weltweiter „Wald-TÜV“. Holz- und Papierprodukte mit dem PEFC-Siegel stammen aus ökologisch, ökonomisch und sozial nachhaltiger Waldbewirtschaftung.



ABB. 6 Abgestorbene Buchen im Jahr 2024 östlich von Braunschweig auf einem Boden mit geringer Schwefelverfügbarkeit.

bereits im Jahr 2020 über die Fachagentur für Nachwachsende Rohstoffe (FNR) Projektmittel eingeworben (Förderkennzeichen: 22026518), um über die Entwicklung der Schwefelversorgung in Deutschlands Wäldern zu forschen. Unter dem Akronym „S_im_Wald“ hat das Projekt zum Ziel, den Kenntnisstand zur baumartenspezifischen S-Verfügbarkeit und zum S-Kreislauf in Deutschlands Wäldern im Hinblick auf eine nährstoffnachhaltige Waldwirtschaft zu erweitern und zu verbessern. Aktuell wurde hierzu auch ein Verbundprojekt mit Arbeitsgruppen aus der Technischen Universität in Braunschweig, dem Julius-Kühn-Institut, den Niedersächsischen Landesforsten, einem lokalen Düngemittelhersteller und verschiedenen assoziierten Partnern mit Mitteln des Bundesministeriums für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL) über die FNR etabliert (Förderkennzeichen: 2223NR016A-C), um die Verbesserung der Resilienz einheimischer Baumarten gegen Klimawandel- verursachten Stress durch Nutzung der Schwefel-induzierten Resistenz/Toleranz (SiRT) zu analysieren. Mit diesen Untersuchungen sollen die Schwefelkonzentrationen ermittelt werden, die eine bessere Gesundheit besonders von Buchen, Eichen und Kiefern – als wichtige Baumarten mitteleuropäischer Wälder – ermöglichen. Als zentrale Komponente der pflanzlichen Stressabwehr stehen dabei insbesondere auch die Funktion der oben genannten pflanzlichen Defensine und ihre Bedeutung für die Resilienz einheimischer Baumarten im Vordergrund der Arbeiten. Könnte die Forstwirtschaft aus entsprechenden wissenschaftlichen Untersuchungen eine praktische Anwendung ableiten? Zu hoffen ist es: Dem Wald geht es derzeit nicht gut, Schadinsekten und Krankheiten machen ihm zu schaffen und jede Hilfe täte ihm wohl.



Lese-Tipp:
Tambora und das Jahr ohne Sommer. Wie ein Vulkan die Welt in die Krise stürzte. Wolfgang, Behringer, dtv Verlag, München, 2018, 400 S., 24,95 Euro, ISBN 978-3-42334-937-6.

Zusammenfassung

Schwefel ist ein essentielles Makroelement, das in zahlreichen biologischen Prozessen eine wichtige Rolle spielt. Er ist als bioverfügbares Sulfat in Mineralien wie Gips vorhanden, wird aber ebenfalls gasförmig durch menschliche Aktivitäten, marine Organismen, Vulkanausbrüche oder Waldbrände in Form von Schwefeldioxid (SO_2) freigesetzt. Nachdem über viele Jahre hinweg bedingt durch die Nutzung fossiler Brennstoffe die SO_2 -Konzentration in auch für Pflanzen toxischen Bereichen lag und großflächig zu einem Waldsterben führte, sind heutige SO_2 -Konzentrationen in der Atmosphäre zumindest in Europa nahezu bei null. Der dadurch geringere Schwefeleintrag, bei gleichzeitigem Schweflexport durch Holzentnahme in bewirtschafteten Wäldern führt zu einer Mangelsituation und verringerten Resilienz einheimischer Bäume, da Schwefel für eine Vielzahl von Abwehrreaktionen gegen biotische Stressoren unerlässlich ist. In der Landwirtschaft ist Schwefelmangel mit seiner Auswirkung auf die Pflanzengesundheit bekannt und die Schwefeldüngung ist heutzutage gängige Praxis. Dieses Phänomen scheint nun auch in unseren Wäldern angekommen zu sein und viele Schadsymptome von Bäumen können möglicherweise auf eine nicht-ausreichende Schwefelzufuhr zurückgeführt werden. Aus diesem Grund werden Überlegungen diskutiert, auch hier gezielt Schwefelapplikationen zur Regeneration der natürlichen Schwefelversorgung zu nutzen. Deshalb könnte zukünftig analog zur Landwirtschaft die natürliche Resilienz unserer einheimischen Baumarten zumindest teilweise wiederhergestellt werden. Schwefel im Wald entwickelte sich somit in den letzten Jahrzehnten von einem Fluch zum Segen.

Summary

The problematic case sulphur – either too much or too little

Sulphur is an essential macro-element that plays an important role in numerous biological processes. It is present as bioavailable sulfate in minerals such as gypsum, but is also released in gaseous form by human activities, marine organisms, volcanic eruptions or forest fires in the form of sulphur dioxide (SO_2). For many years, the use of fossil fuels caused SO_2 concentrations that were even toxic to plants and led to a widespread forest dieback, while today's SO_2 concentrations in the atmosphere are almost zero, at least in Europe. Therefore, this reduced supply of sulphur and at the same time the export of sulphur because of timber harvesting in managed forests has led to a shortage situation and a reduced resilience of trees, as sulphur is essential for a variety of defence reactions against biotic stressors. In agriculture, the lack of sulphur and its impact on plant health is known and today sulphur fertilization is common practice. Apparently, this phenomenon has arrived in our forests as well and many damage symptoms of trees can possibly be traced back to an insufficient uptake of sulphur. That is why ideas are being discussed as to the use of systematic sulphur applications for the regeneration of the na-

tural supply of sulphur. Therefore, in analogy to agriculture, the natural resilience of our native trees could be restored in the future – at least partly. As a consequence, sulphur in the forest has turned from a curse to a blessing during the last decades.

Schlagworte:

Pflanzlicher Schwefelmetabolismus, Waldsterben, Schwefeldioxid, Sulfat, Stress, Schwefel-induzierte Resistenz

Literatur

- [1] R. Hell, H. Rennenberg (1998). The Plant Sulphur Cycle. Sulphur Agroecosystems (S. 135–173). Dordr. Springer Netherlands.
- [2] E. Bloem et al. (2012). Schwefel-Induzierte Resistenz: Ein Dünger, der Pflanzen gesund erhält. Landwirtschaft ohne Pflug (LOP) 3, 21–24.
- [3] T. Leustek, K. Saito (1999). Sulfate Transport and Assimilation in Plants. Plant Physiol. 120, 637–643, <https://doi.org/10.1104/pp.120.3.637>.
- [4] E.-D. Schulze (1989). Air Pollution and Forest Decline in a Spruce (*Picea abies*) Forest. Science 244, 776.
- [5] P. Schütt, E. B. Cowling (1985). Waldsterben, a General Decline of Forests in Central Europe: Symptoms, Development and Possible Causes. Plant Dis. 69, 548–558.
- [6] World Health Organization WHO Global Air Quality Guidelines (2021). Particulate Matter (PM_{2.5} and PM₁₀), Ozone, Nitrogen Dioxide, Sulfur Dioxide and Carbon Monoxide. World Heal. Organ. 9789240034228, 1–360.
- [7] F. Malcheska et al. (2017). Drought-Enhanced Xylem Sap Sulfate Closes Stomata by Affecting ALMT12 and Guard Cell ABA Synthesis. Plant Physiol. 174, 798–814, <https://doi.org/10.1104/pp.16.01784>.
- [8] M. D. Thomas et al. (1936). Some Chemical Reactions of Sulphur Dioxide after Absorption by Alfalfa and Sugar Beets. Plant Physiol. 19(2), 212–226.
- [9] H. Pfanz (1991). The Possible Role of Apoplastic Peroxidases in Detoxifying the Air Pollutant Sulfur Dioxide. Mol. Physiol. Asp. Plant Peroxidases, 401–417.
- [10] T. Eilers et al. (2001). Identification and Biochemical Characterization of *Arabidopsis thaliana* Sulfite Oxidase: A New Player in Plant Sulfur Metabolism. J. Biol. Chem. 276, 46989–46994, <https://doi.org/10.1074/jbc.M108078200>.
- [11] K. Nowak et al. (2004). Peroxisomal Localization of Sulfite Oxidase Separates It from Chloroplast-Based Sulfur Assimilation. Plant Cell Physiol. 45, 1889–1894, <https://doi.org/10.1093/pcp/pch212>.
- [12] R. Hänsch et al. (2006). Plant Sulfite Oxidase as Novel Producer of H_2O_2 : Combination of Enzyme Catalysis with a Subsequent Non-Enzymatic Reaction Step. J. Biol. Chem. 281, 6884–6888, <https://doi.org/10.1074/jbc.M513054200>.
- [13] D. Hamisch et al. (2012). Impact of SO_2 on *Arabidopsis thaliana* Transcriptome in Wildtype and Sulfite Oxidase Knockout Plants Analyzed by RNA Deep Sequencing. New Phytol. 196, 1074–1085, <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04331.x>.
- [14] G. Brychkova et al. (2007). Sulfite Oxidase Protects Plants against Sulfur Dioxide Toxicity. Plant J. 50, 696–709, <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113X.2007.03080.x>.
- [15] C. K. Baillie et al. (2019). Apoplastic Peroxidases Enable an Additional Sulphite Detoxification Strategy and Act as First Line of Defence upon Exposure to Sulphur Containing Gas. Environ. Exp. Bot. 157, 140–150, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.10.006>.
- [16] E. Bloem et al. (1995). Jahreszeitliche Schwefeldynamik semisubhydrischer Salzmarschen. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkd. 158, 251–256, <https://doi.org/10.1002/jpln.19951580307>.

- [17] C. K. Baillie et al. (2018). Surviving Volcanic Environments-Interaction of Soil Mineral Content and Plant Element Composition. *Front. Environ. Sci.* 6, <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00052>.
- [18] J. N. Weber et al. (2021). Impact of Wildfires on SO₂ Detoxification Mechanisms in Leaves of Oak and Beech Trees. *Environ. Pollut.* 272, <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116389>.
- [19] S. Haneklaus et al. (2005). Relationship between Sulfur Deficiency in Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) and Its Attractiveness for Honeybees. *Landbauforsch. Völknerode, Spec. Issue* 283 37–43.
- [20] N. Muttucumaru et al. (2006). Formation of High Levels of Acrylamide during the Processing of Flour Derived from Sulfate-Deprived Wheat. *J. Agric. Food Chem.* 54, 8951–8955, <https://doi.org/10.1021/jf0623081>.
- [21] B. Du et al. (2024). Strategies of Plants to Overcome Abiotic and Biotic Stresses. *Biol. Rev.* 99, 1524–1536, <https://doi.org/10.1111/brv.13079>.
- [22] B. De Coninck et al. (2013). Modes of antifungal action and in planta functions of plant defensins and defensin-like peptides. *Fungal Biology Reviews* 26(4), 109–120.
- [23] E. Schnug et al. (1995). Sulfur Supply and Stress Resistance in Oilseed Rape. *Proc. 9th Int. Rapeseed Congr.* 1, 229–231, Cambridge.
- [24] H. Klikocka et al. (2005). Influence of Sulfur Fertilization on Infection of Potato Tubers with *Rhizoctonia solani* and *Streptomyces scabies*. *J. Plant Nutr.* 28, 819–833, <https://doi.org/10.1081/PLN-200055547>.
- [25] A. Göttlein et al. (2020). Schwefel – Vom Überschuss zum Mangel. *AFZ-DerWald*, 31–33.

Verfasst von:



Dr. David Kaufholdt ist wissenschaftlicher Mitarbeiter am Institut für Pflanzenbiologie der Technischen Universität Braunschweig. Er ist Koordinator des FNR-Verbundprojektes SiRT und arbeitet zu molekularen Stressmechanismen in Wäldern und der Rolle von Schwefel für das pflanzliche Immunsystem. Seine akademische Laufbahn begann mit einem Biologiestudium an der TU Braunschweig, wo er seinen Master mit dem Schwerpunkt Zellbiologie abschloss. An seine Promotion zum Thema „Molybdän-Cofaktor-Biosynthese-Netzwerk“ schloss er eine Habilitation unter Prof. Hänsch an, welche sich mit den Themenbereichen Molybdäntransport in Arabidopsis sowie mit der Rolle von Defensinen in der Stressantwort von Wäldern befasst.



PD Dr. Elke Bloem ist wissenschaftliche Direktorin am Julius Kühn-Institut (JKI) in Braunschweig, wo sie sich auf Pflanzenphysiologie und Pflanzenernährung spezialisiert hat. Sie studierte Biologie an der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg und promovierte anschließend im Bereich Pflanzenernährung. Ihre Forschung konzentriert sich auf die Wechselwirkungen von Pflanzen mit ihrer Umwelt, insbesondere auf die Rolle von Schwefel in Pflanzenernährung und Pflanzenabwehrmechanismen. Sie war maßgeblich an der Erforschung der Schwefel-induzierten Resistenz (SiR) in Agrarpflanzen beteiligt. Am JKI leitet sie Forschungsprojekte, die darauf abzielen, die Widerstandsfähigkeit von Nutzpflanzen gegenüber Stressfaktoren wie Nährstoffmangel und Umweltveränderungen zu verbessern. Sie ist Arbeitsgruppenleiterin am Institut für Pflanzenbau und Bodenkunde des JKI und seit 2022 Privatdozentin an der TU Braunschweig.



Prof. Dr. Henrik Hartmann ist seit 2022 Leiter des Instituts für Waldschutz am Julius Kühn-Institut (JKI) in Quedlinburg und erforscht die Auswirkungen von Schädlingen und Krankheiten auf Wälder, besonders in Zeiten des Klimawandels. Er studierte Forstwissenschaft und promovierte in Waldökologie an den kanadischen Universitäten von Neu-Braunschweig und Quebec. Von 2014 bis 2022 leitete er am Max-Planck-Institut für Biogeochemie in Jena eine Forschungsgruppe, die Stressverhalten in Bäumen im Klimawandel untersuchte. Er ist zudem Professor für Waldschutz an der Georg-August-Universität Göttingen. Seine Forschung konzentriert sich auf das Wechselspiel von abiotischen und biotischen Faktoren auf die physiologischen Prozesse von Bäumen. Ein Schwerpunkt liegt dabei auf der Kohlenstoffdynamik, insbesondere der für die Abwehr von Bäumen wichtigen Sekundärmetabolite. Zudem untersucht er, wie Eigenschaften von Wäldern – wie z. B. Struktur- und Artenvielfalt – zur Stärkung der Resilienz des Waldes im Klimawandel gefördert werden können.



Prof. Dr. Heinz Rennenberg war bis zu seiner Pensionierung 2017 Leiter der Professur für Baumphysiologie an der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. Aktuell leitet er das Center of Molecular Ecophysiology (CMEP) an der Southwest University in Chongqing (China). Er studierte Biologie an der Universität Köln, wo er auch promovierte. Seine Dissertation befasste sich mit den biochemischen Grundlagen der Synthese von Glutathion in Pflanzen, einem Peptid von zentraler Bedeutung für die Stressabwehr. Nach der Promotion absolvierte er einen Forschungsaufenthalt am Plant Research Laboratory der Michigan State University in East Lansing (USA). Anschließend habilitierte er sich in Köln, erlangte dort eine Assistenzprofessur und wechselte an das Fraunhofer Institut für Atmosphärische Umweltforschung in Garmisch-Partenkirchen (heute: Karlsruhe Institut für Technologie, Campus Alpin), bevor er in Freiburg eine Professur für Baumphysiologie annahm. Seine Forschung konzentriert sich auf die physiologischen und biochemischen Reaktionen von Bäumen und Waldökosystemen auf abiotische Stressfaktoren wie Schwermetallbelastung, Trockenheit und Nährstoffmangel. Besonders untersucht er die Rolle von Stickstoff- und Schwefelverbindungen im pflanzlichen Stoffwechsel unter Stressbedingungen sowie die Anpassungsmechanismen von Bäumen an Umweltveränderungen.



Prof. Dr. Robert Hänsch ist seit 2010 Professor für Pflanzenbiologie an der Technischen Universität Braunschweig und leitet die Arbeitsgruppe für Stressphysiologie und Bioimaging. Darüber hinaus ist er seit 2019 Gastprofessor am Center of Molecular Ecophysiology (CMEP) an der Southwest University in Chongqing (China). Sein akademischer Werdegang begann an der Universität Leipzig mit dem Studium der Biologie. Seine Dissertation befasste sich mit der In-situ-Elektrotransformation von *Hordeum vulgare*. Er habilitierte sich 2007 in Pflanzenbiologie und Zellbiologie mit dem Themenschwerpunkt Schwefelentgiftung in Pflanzen. Seine aktuelle Forschung konzentriert sich auf Lokalisations- und Interaktionsstudien via Bioimaging im Molybdänstoffwechsel sowie die physiologischen Reaktionen von Pflanzen (insbesondere Bäume) auf biotische und abiotische Stressfaktoren. Zudem engagiert er sich in zahlreichen akademischen Kommissionen und Verbänden, z. B. als Mitglied im Präsidium des VBIO.

Korrespondenz

Prof. Dr. Robert Hänsch
Institut für Pflanzenbiologie
TU Braunschweig
Humboldtstraße 1
38106 Braunschweig
E-Mail: r.haensch@tu-bs.de



Verband | Biologie, Biowissenschaften
& Biomedizin in Deutschland

**GEMEINSAM
FÜR DIE**

BIEWISSENSCHAFTEN

Gute Gründe, dem VBIO beizutreten:

- Werden Sie Teil des größten Netzwerks von Biowissenschaftlern in Deutschland.
- Unterstützen Sie uns, die Interessen der Biowissenschaften zu vertreten.
- Nutzen Sie Vorteile im Beruf.
- Bleiben Sie auf dem Laufenden – mit dem VBIO-Newsletter und dem Verbandsjournal „Biologie in unserer Zeit“.
- Treten Sie ein für die Zukunft der Biologie.



www.vbio.de

Jetzt beitreten!

