©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)
Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges. 12, 319-334. Hannover 2000

Photosynthese-Physiotypen unter gleichen Morphotypen, Species und bei Klonen: Kann ökophysiologische Plastizität zur Entstehung von Diversität beitragen?

- Ulrich Lüttge, Darmstadt -

Abstract

Photosynthesis-physiotypes among similar morphotypes, species and clones: Can ecophysiological plasticity contribute to formation of diversity?

The thesis is advanced, that phenotypic ecophysiological plasticity increases the ecological amplitude and, thus, facilitates ecotypic differentiation and radiation. Following separation and segregation differentiation of species can occur, to which phenotypic plasticity then has contributed because selection acts on the phenotype. Dialectically one can contrast this with the antithesis that phenotypic ecophysiological plasticity protects the genotype from selection because it allows preservation of genotypes in a population. It represses diversity.

The number of existing species of *Clusia* is estimated to be about 150. They all belong to one morphotype with entire leathery leaves. The ecological amplitude of the genus (morphotype) as well as individual species in the neotropics is very large. There is pronounced flexibility in expression of modes of photosynthesis within the genus (morphotype), individual species and vegetatively propagated clones with C_3-photosynthesis, crassulacean acid metabolism (CAM) and readily reversible C_3-CAM-C_3 shifts. It is debatable whether obligatory C_3-photosynthesis or CAM exists in the genus. Even strong C_3-photosynthezisers may have a limited intrinsic CAM potential. All CAM plants have a C_3-potential given by phase IV of CAM. Strong C_3-photosynthezisers, CAM-performers and C_3-CAM-intermediates occur sympatrically in the field, showing similar performance with respect to photosynthetic rates and acute as well as chronic photoinhibition. It appears that C_3-CAM-C_3-intermediate behaviour is not so much a local stress adaptation but provides flexibility allowing wider niche occupation than strong (obligate?) C_3-performance.

From thesis and antithesis the synthesis is derived: Because phentoypic plasticity protects the genotypic diversity within populations, and thus, reduces selection, it simultaneously supports radiation. Both together enhance species differentiation.

1. Einführung: These und Antithese

Langjährige Beobachtungen im Freiland-Habitat und ökophysiologische Untersuchungen am Standort und im Phytotron an Vertretern der Gattung *Clusia* haben mich in der These bestärkt, dass phänotypische ökophysiologische Plastizität zur Entstehung von Diversität beitragen kann (LÜTTGE 1995). Sie kann ökotypische Differenzierung erleichtern und die Radiation unterstützen. Sie erhöht die ökologische Amplitude. Nach Separation und Segregation

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

kann Sippen- und Artendifferenzierung erfolgen, wozu die phänotypische Plastizität dann beigetragen hat, denn Selektion greift am Phänotyp an (WEST-EBERHARD 1986, 1989).

Man hat dem als Antithese entgegengehalten, dass ökophysiologische Plastizität Diversität hindert, denn sie schützt den Genotyp vor Selektion und erlaubt den Erhalt der Genotypen in einer Population.

Aus These und Antithese lässt sich eine Synthese bilden, die m. E. durch die Beschäftigung mit *Clusia* stark untermauert wird. Phänotypische Plastizität, die die genotypische Diversität innerhalb von Populationen schützt und hier die Selektion hindert, fördert gleichzeitig die Radiation durch erweitertes Potential zur Nischenokkupation. Als Folge kann beides zusammen die Sippendifferenzierung fördern.

Im Grunde müssten vergleichende Untersuchungen an ein- und derselben Art gemacht werden. Wenn aber viele vergleichbare Arten einer Gattung einem einzigen ganz charakteristischen Morphotypus angehören, wie das bei *Clusia* gegeben ist, erweitert das die Möglichkeiten des Studiums der Rolle ökophysiologischer Plastizität sehr. Bei *Clusia* zeigen sich bei gegebenem Morphotypus der verschiedenen Arten Photosynthese-Physiotypen mit dominanter C_3-Photosynthese, dominantem Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM) und C_3/CAM-intermediärem Verhalten (LÜTTGE 1999). Wir finden C_3/CAM intermediäres Verhalten innerhalb gegebener Arten und in Klonen vegetativ aus einem einzelnen Individuum vermehrter Pflanzen.

2. Der *Clusia*-Morphotypus

Die neotropische Gattung *Clusia* bildet strauchige bis baumförmige kletternde und freistehende Holzpflanzen aus. Die gegenständigen Blätter sind etwas sukkulent, ledrig und ganzrandig und von einfacher bifazialer Anatomie mit zwei- bis mehrschichtigem Palisadenparenchym und Schwammparenchym (POPP et al. 1987). Die Blätter sind bei den einzelnen Arten verschieden groß (s. z. B. unten Abb. 5 D). Dass die gleich gebauten Pflanzen und Blätter alle demselben morphologischen Typus angehören, illustrieren besonders eindrucksvoll die schönen Zeichnungen in der Flora Brasiliensis von C. F. Ph. von MARTIUS (MARTII 1889). Die unterschiedlichen von *Clusia* entwickelten Lebensformen tun dem keinen Abbruch. *Clusia* kann im Boden keimen und direkt zum Baum heranwachsen oder sich als Humusepiphyt in Astgabeln, in Epiphytennestern und in den Tanks von Bromelien entwickeln, als Hemiepiphyt durch Adventivwurzeln Kontakt mit dem Boden gewinnen und den Wirt strangulieren (Abb. 1). Im Grunde bleibt es immer der selbe mophologische Typus.

Dies hat das Unterscheiden der Arten sehr erschwert. Ein besonderes Problem der Gattung *Clusia* sind die vielen Synonyme mehrfach beschriebener Arten (DIAZ et al. 1996). Dazu kommt die Vermutung, dass es noch eine ganze Reihe neuer unbeschriebener Arten gibt (z. B. HAMMEL 1986).

Ein Problem, mit dem ich mich auf den *Clusia*-Standorten der nördlichen Küsten-Cordillere von Venezuela eine Weile lang herumgeschlagen habe, ohne zum Ziele zu kommen, ist der Komplex *C. multiflora* H.B.K. Nach Abbildungen in STEYERMARK & HUBER (1978) hat *C. multiflora* H.B.K. etwas länglich zugespitzte oder auch rundliche Früchte. Als taxonomisches Merkmal wird bei *Clusia* auch die Farbe des Latex herangezogen. An allen Standorten in Venezuela in der nördlichen Küsten-Cordillere bei Caracas, in der Sierrania de San Luis und der Sierra Galicea südlich Coro sowie auf dem Cerro Santa Ana auf der Paraguana-Halbinsel fand ich stets nur weißen Milchsaft bei Pflanzen mit zugespitzten Früchten und gelben Milchsaft bei Pflanzen mit rundlichen Früchten. Ein Herbar-Exemplar „Steyermark 95199" im Herbarium in Paris (Herbier, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle) hat rundliche Früchte und den Vermerk „gelber Milchsaft". Das dort liegende Typus-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Exemplar von HUMBOLDT & BONPLAND hat keine Früchte (Abb. 2). So könnte es sich bei den zugespitzten Früchten und weißem Milchsaft um eine andere Art handeln. Es ist mir dann allerdings auch von Aufsammlungen berichtet worden, wo diese Korrelation von Fruchtform und Milchsaftfarbe nicht so verwirklicht war. Am Typus-Exemplar im Herbar lässt sich die Latexfarbe natürlich nicht mehr bestimmen.

Die Zahl der Arten von *Clusia* kann gegenwärtig also nur geschätzt werden. Die Schätzungen reichen von 145 (WILLIS 1973) über 250 (BITTRICH & STEVENS 1998) bis 300 (PIPOLY et al. 1998). Die Einteilung der Gattung in Sektionen ist unvollständig und widersprüchlich (ENGLER 1925, MARTII 1889, PIPOLY et al. 1998).

Eine Bearbeitung der Gattung ist dringend erforderlich und mit molekularbiologischen Methoden äußerst wünschenswert. Wenige Arbeitsgruppen haben begonnen, sich damit zu beschäftigen (z. B. VOLKER BITTRICH, Universität Campinas, São Paulo, Brasilien). Ein Beispiel erster Versuche im eigenen Laboratorium (HILGARDT 1999) ist in Abb. 3 gezeigt. Dieses Beispiel wurde gewählt, weil es etwas typisch für mit verschiedenen, auf unterschiedlichen Evolutionsmodellen basierenden Berechnungsmethoden erhaltene Kladogramme ist. Es sollten bei solchen Untersuchungen immer mit verschiedenen Methoden ermittelte Kladogramme verglichen werden. Ein klares Bild zeichnet sich für alle studierten Arten noch längst nicht ab. Ein Problem ist dabei auch die oft ungewisse Bestimmung des Ausgangsmaterials (s. o.). Immerhin haben alle von HILGARDT (1999) angewandten Berechnungsmethoden die Clusiaceae *Oedematopus obovatus* Spruce ex Pl. et Tr. und eine künstliche statistische Außengruppe immer als solche erkannt, obwohl sie vorher nicht als Außengruppen definiert waren. Bezüglich *O. obovatus* Spruce ex Pl. et Tr. ist dies insofern interessant, als PIPOLY et al. (1998) die Art jetzt als *Clusia obovata* (Spruce ex Pl. et Tr.) Pipoly führen, allerdings als besondere Sektion von *Clusia*, nämlich *Oedematopus* (Pl. et Tr.) Pipoly. *O. obovatus* Spruce ex Pl. et Tr. ist auch eine C_3/CAM-intermediäre Art (HAAG-KERWER 1994).

Die folgenden Taxa standen mindestens bei drei Berechnungsverfahren von Kladogrammen in jeweils nächster Nachbarschaft. (Die $\delta^{13}C$-Werte - ‰ - sind dazu mit angegeben, da sie mit dem unten diskutierten vorwiegenden Photosynthesemodus zusammenhängen, s. Abschnitt 4.):

(1)	*C. nemorosa* G. Mey.	-25.5 ‰
	C. rosea Jacq.	-16.6 ‰
	C. minor L.	-24.9 ‰
(2)	*C. minor* L.	-24.9 ‰
	C. aripoensis Britt.	-23.0 ‰
	C. fluminensis Pl. et Tr.	-16.6 ‰
(3)	*C. criuva* Camb.	-26.8 ‰
	C. lanceolata Camb.	-23.6 ‰
	C. nemorosa G. Mey.	-25.5 ‰
(4)	*C. articulata* Vesque	-24.3 ‰
	C. multiflora H.B.K.	-26.2 ‰
	C. tocuchensis Britt.	-24.3 ‰

3. Physiologische Plastizität im Morphotypus, innerhalb einzelner Arten und von Klonen von *Clusia*-Pflanzen

Die physiologische Plastizität bei *Clusia* ist vielfach beschrieben worden (siehe LÜTTGE 1999). Sie gilt für den Vergleich verschiedener Arten des Morphotypus sowie auch innerhalb gegebener Arten, wobei *C. minor* L. am Standort und im Phytotron am eingehendsten unter-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

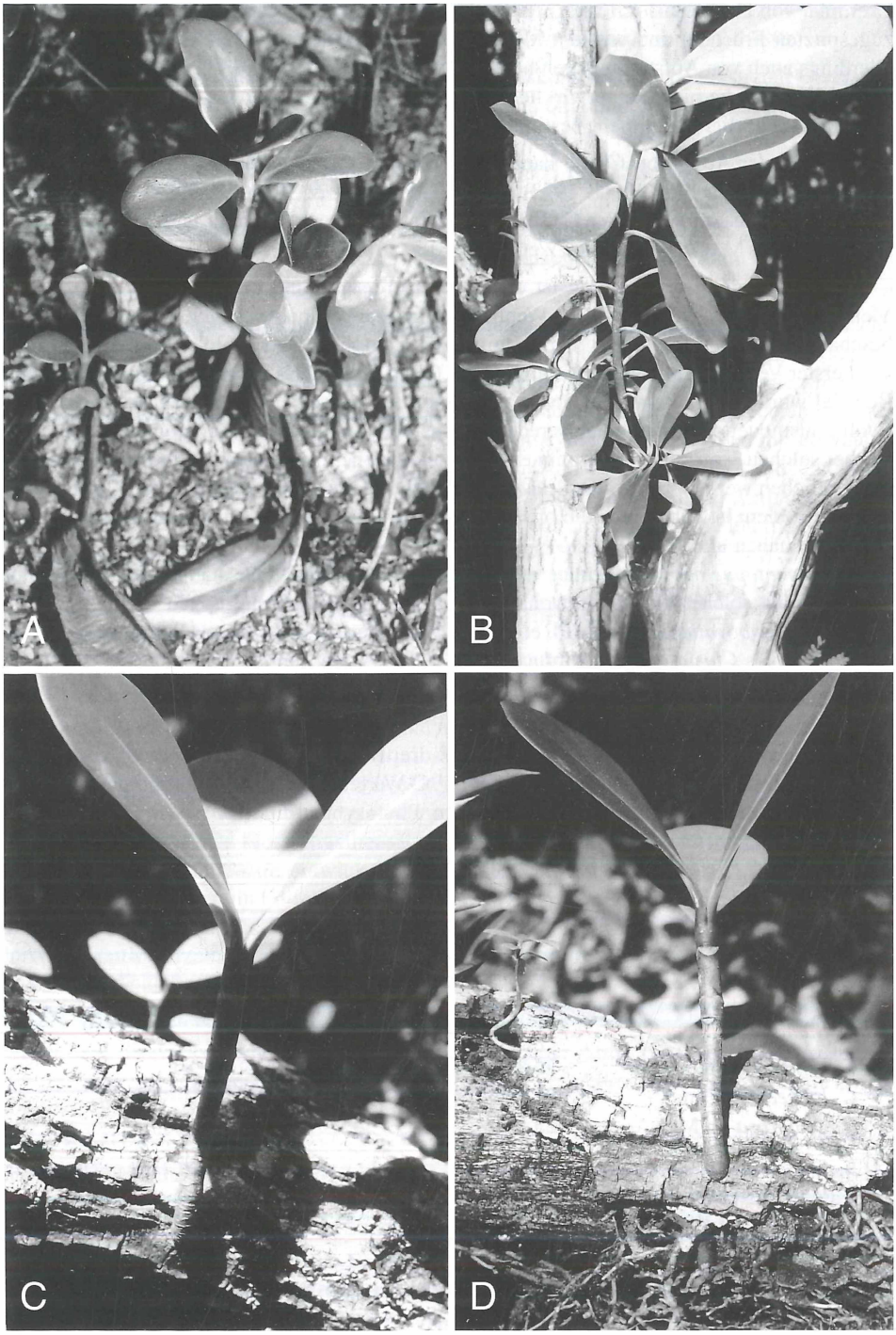

Abb. 1: Lebensformen von *Clusia*. (A) Terrestrische Keimlinge; *C. multiflora* H.B.K. (B) Epiphytische Jungpflanzen von *C. rosea* Jacq. (C) Keimling von *Clusia* spec. auf einem toten umgefallenen Baumstamm und (D) derselbe Keimling nach Aufbrechen der Rinde mit seinen Wurzeln zwischen Rinde und Holz des verrottenden Baumes. (E) *C. rosea* Jacq. in Tanks der Bromelie

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Forts. Abb. 1

Aechmea lingulata Baker und (F) die freigelegten Wurzeln nach Aufschneiden des Tanks. (G) *C. rosea* Jacq. in einem Epiphytennest. (H) *C. rosea* Jacq. mit Luftwurzeln, die positiv gravitropisch Kontakt mit dem Boden gefunden haben oder agravitropisch den Wirt strangulieren.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

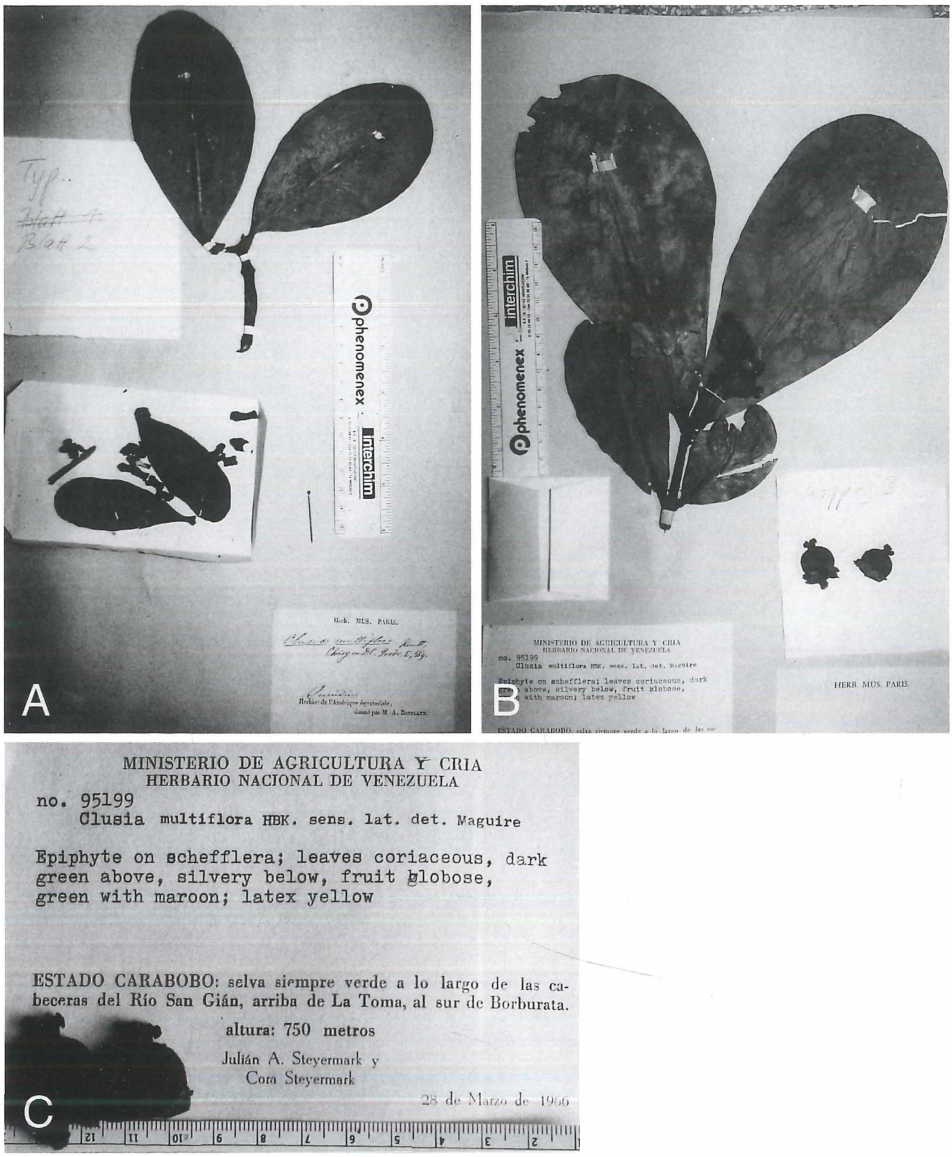

Abb. 2: *Clusia multiflora* H.B.K. Herbarium Paris. (A) Typus-Exemplar. (B) und (C) Hinterlegungen durch Steyermark; nota bene: rundliche Früchte und gelber Milchsaft (s. Diskussion im Text).

sucht wurde und vegetativ vermehrte Individuen eines genetisch identischen Klons das gleiche Verhalten zeigen wie verschiedene Vertreter der Art. Die physiologische Plastizität betrifft:

- den Photosynthesemodus mit der Möglichkeit der Ausprägung dominanter C_3-Photosynthese, dominanten CAMs und C_3/CAM-intermediären Verhaltens. Nur ganz wenige Arten zeigen „dominante" C_3-Photosynthese, z. B. *C. multiflora* H.B.K. Ob es wirklich im engeren Sinne obligate C_3-Photosynthese bei *Clusia* gibt, stellen wir in Frage, da Stressversuche auch bei anscheinend „obligaten" C_3-Arten ein gewisses, wenn auch schwaches Potential zum CAM gezeigt haben (GRAMS et al. 1998). Das umgekehrte Argument läßt sich

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

nicht führen, da alle obligaten CAM-Pflanzen auch ein C_3-Potential haben, wie es immer in der Phase IV des CAM (sensu OSMOND 1978) deutlich wird, wenn am späteren Nachmittag durch offene Stomata CO_2 aufgenommen und direkt durch die Ribulose-bis-phosphat-Carboxylase/Oxygenase fixiert und im Calvin-Zyklus assimiliert wird. Arten mit dominantem CAM sind aber ebenfalls selten. Die meisten untersuchten *Clusia*-Arten sind C_3/CAM-intermediär mit raschen reversiblen Wechseln zwischen der vollen Ausprägung des einen oder des anderen Photosynthesemodus (LÜTTGE 1999).

- den Kohlenstoff-Fluss mit der Möglichkeit neben der Äpfelsäure in großen Mengen auch Zitronensäure als nächtlich akkumulierte Säure beim CAM zu bilden, ebenso wie die Option, freie Hexosen und Stärke als Ausgangsverbindungen für die Säuresynthese zu nutzen (POPP et al. 1987, BALL et al. 1991).

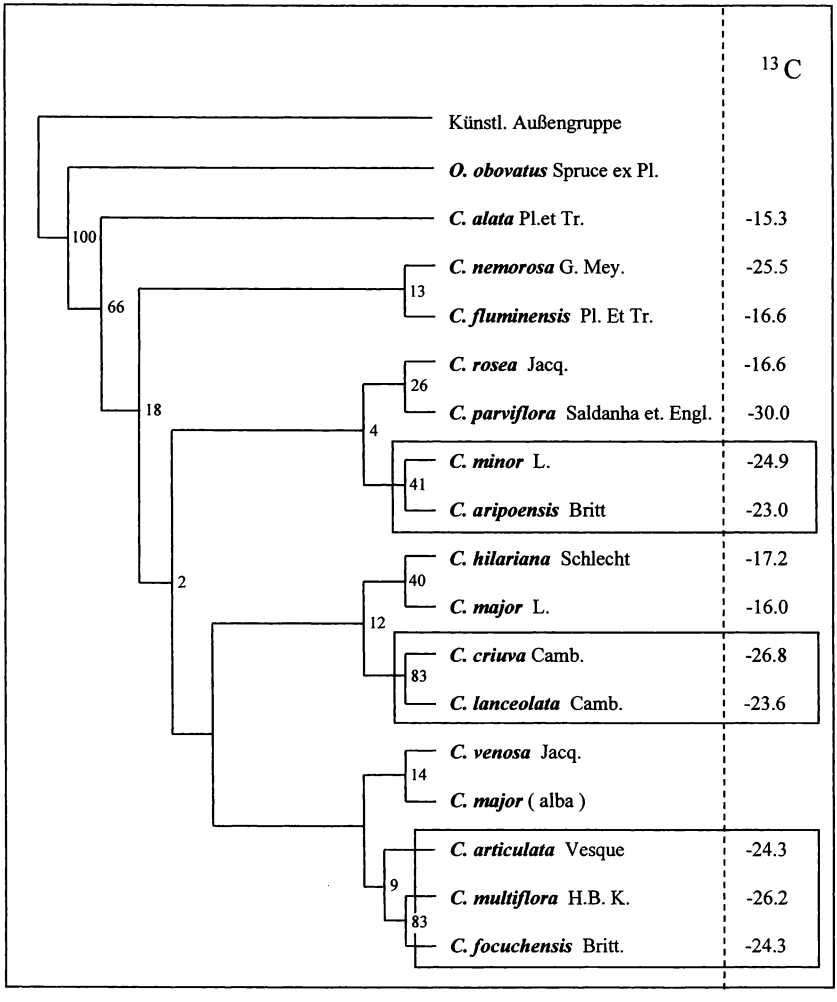

Abb. 3: Konsensus-Kladogramm mit Bootstrap-Werten aus Random Amplified Polymorphic DNA (RAPD) Fingerprintings mit verschiedenen Primern chromosomaler DNA der Mehrzahl der knapp 20 im Gewächshaus des Institutes für Botanik der Technischen Universität Darmstadt in Kultur befindlichen *Clusia*-Arten. Das Kladogramm wurde mit der Discrete-Character-Methode „Dollop" berechnet (FARRIS 1977). Die durchschnittlichen $\delta^{13}C$-Werte aus der Literatur (s. Abschnitt 4, Abb. 4) sind, wo verfügbar, zusätzlich angegeben.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

- den Schutz vor Überenergetisierung bei hoher Lichteinstrahlung mit der Möglichkeit sowohl die photochemische Arbeit bei hoher interner CO_2-Konzentration durch Säuremobilisierung in der Phase III des CAM (sensu OSMOND 1978) als auch den Xanthophyllzyklus zur Energiedissipation zu nutzen (HERZOG et al. 1999 a).

Die externen Kontrollparameter, die diese Plastizität und Flexibilität steuern, sind im wesentlichen:

- die Wasserverfügbarkeit (FRANCO et al. 1992),
- die Strahlungsintensität (HAAG-KERWER et al. 1992),
- das Temperaturregime (HAAG-KERWER et al. 1992),
- der Blatt/Atmosphäre-Wasserpotentialgradient (HERZOG 1994).

4. Physiologische Plastizität verschiedener Arten am Standort

Um einen Überblick zu gewinnen, habe ich vor kurzem (LÜTTGE 1999) einmal aus ca. 40 verfügbaren Publikationen für die etwa 20 im Laboratorium und am Standort im Freiland untersuchten *Clusia* Arten einige Schlüsseldaten zusammengestellt. Dabei wurden die in diesen Arbeiten dargestellten maximalen Leistungen physiologischer Aktivitäten gemittelt. In nochmaliger Vereinfachung sind die wichtigsten in Abb. 4 zusammengefasst. Sie sind gegen die $\delta^{13}C$-Isotopenverhältnisse der Blatt-Trockenmasse aufgetragen. Die $\delta^{13}C$-Werte sind mit der $^{13}CO_2$-Diskriminierung bei der Photosynthese während der Lebensdauer der betreffenden Blätter korreliert. Dabei sind Werte zwischen -29,5 und -21,7 ‰ mit einem Gipfel bei -27,5 ‰ für C_3-Pflanzen mit der höheren $^{13}CO_2$-Diskriminierung der Ribulose-bis-Phosphat-Carboxylase/Oxygenase und Werte zwischen -31,8 und -10,7 ‰ mit einem Gipfel bei -13,2 ‰ für CAM-Pflanzen mit der geringeren $^{13}CO_2$-Diskriminierung der Phosphoenolpyruvat-Carboxylase charakteristisch (Abb. 2.12 in LÜTTGE 1997). Das bedeutet, je negativer die $\delta^{13}C$-Werte sind, umsomehr hat das *Clusia*-Blatt von der C_3-Photosynthese Gebrauch gemacht, je weniger negativ sie sind, umsomehr wurde die nächtliche CO_2-Fixierung des CAM genutzt.

Man sieht in Abb. 4, dass bei allen Schwankungen natürlich wie zu erwarten die maximale nächtliche Säureakkumulation (Δ-Säureäquivalente) und CO_2-Aufnahme als Eigenschaften des CAM gegen weniger negative $\delta^{13}C$-Werte hin höher sind. Für die CO_2-Aufnahme im Licht und auch die effektive Quantenausbeute des photosynthetischen Elektronentransportes am Photosystem II bei gegebener photosynthetisch aktiver Photonenflussdichte (1000 µmol m^{-2} s^{-1}) gibt es dagegen keinen Zusammenhang mit der $^{13}CO_2$-Diskriminierung, d. h. der relativen Ausprägung von C_3-Photosynthese und CAM. Das gleiche gilt auch für die akute (F_v/F_m mittags nach 30 min Dunkeladaption) und chronische (F_v/F_m vor Sonnenaufgang) Photoinhibition. Photoinhibition ist gegeben, wenn die F_v/F_m-Werte unter 0.83 liegen (BJÖRKMAN & DEMMIG 1987). Wenn überhaupt ein Trend zu beobachten ist, so ist die Tendenz zur Photoinhibition beim CAM eher stärker als bei der C_3-Photosynthese, d. h. der CAM ist nicht ohne weiteres der bessere Schutz vor Photoinhibition.

Verschiedene mehr oder weniger stark C_3-Photosynthese bzw. CAM betreibende *Clusia*-Arten können sympatrisch miteinander am gleichen Standort vorkommen, z. B. im montanen Regenwald auf Trinidad (BORLAND et al. 1992), auf dem Avila-Berg (STEYERMARK & HUBER 1978) und in der nördlichen Küsten-Cordillere von Venezuela bei Caracas (Abb. 5 D; GRAMS et al. 1997), im Karstgebirge der Sierrania de San Luis südlich von Coro, Venezuela (Abb. 5 C; FRANCO et al. 1994, HAAG-KERWER et al. 1996), im Hochlandnebelwald (2040 m NN) der Sierra de Maigualida, Venezuela (BERRY et al. 1998) und in der brasilianischen Sanddünen-Restinga am Atlantik bei Barra de Maricá (Abb. 5 A; ROBERTS et al. 1996, REINERT et al. 1997) und Macaé (Abb. 5 B; FRANCO et al. 1996, HERZOG et al. 1999 b). Beim Vergleich ergeben sich, wie insgesamt in Abb. 4, auch hier keine eindeutigen Standortvorteile des einen oder

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

anderen Photosynthesemodus (LÜTTGE 1999). Die Produktivität der Pflanzen am Standort wurde noch nicht näher studiert. Die sehr vergleichbaren maximalen CO_2-Aufnahmeraten im Licht (Abb. 4) lassen aber auch hier keine prinzipiellen Unterschiede erwarten (ZOTZ & WINTER 1993). In der venezolanischen Küsten-Cordillere bei Caracas schien sogar *C. multiflora* H.B.K. mit ihrer dominanten C_3-Photosynthese die sonnenexponierten Standorte zu bevorzugen, während die C_3/CAM-intermediäre Art *C. minor* L. im Halbschatten häufiger war (FRANCO et al. 1994, HAAG-KERWER et al. 1996). Allerdings können dort beide Arten auch ganz unmittelbar nebeneinander vorkommen (Abb. 5 D). Die ökophysiologische Bedeutung des CAM bei sympatrischen *Clusia*-Arten ist also neu zu überdenken (ROBERTS et al. 1996, LÜTTGE 1999).

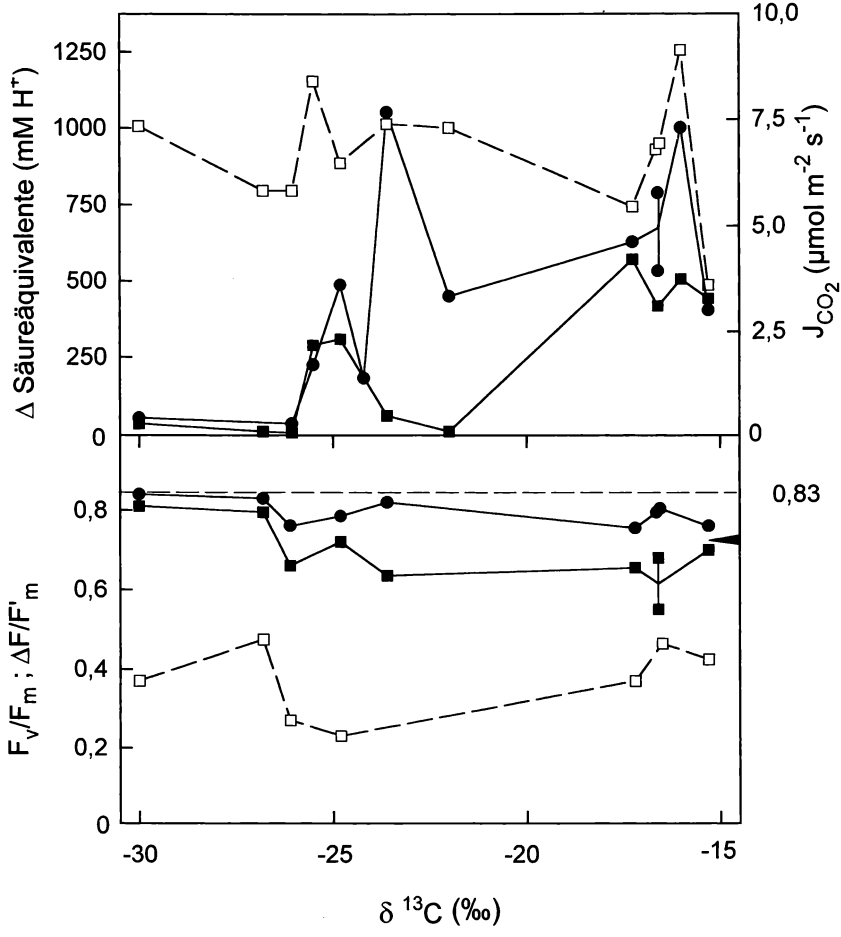

Abb. 4: Vergleich maximaler durchschnittlicher physiologischer Aktivitäten verschiedener *Clusia*-Arten mit den ^{13}C-Isotopenverhältnissen ihrer Blatt-Trockenmasse:
Oben: ● Tag-Nacht-Änderungen der Säureäquivalente;
■ CO_2-Aufnahme (J_{CO_2}) im Dunkeln;
□ CO_2-Aufnahme (J_{CO_2}) im Licht;
Unten: Potentielle Quantenausbeute, F_v/F_m, 20 - 30 min (■) und über Nacht (●) dunkel-adaptierter Blätter und effektive Quantenausbeute, $\Delta F/F'_m$, des photosynthetischen Elektronentransportes am Photosystem II (□) bei einer photosynthetisch aktiven Photonenflussdichte (PPFD; λ = 400 - 700 nm) von 1000 µmol m^{-2} s^{-1}

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Abb. 5: Standorte sympatrischer *Clusia* -Arten. (A) Restinga von Barra de Maricá, Brasilien, Standort von *C. lanceolata* Camb. und *C. fluminensis* Pl. et Tr. (B) Restinga von Macaé, Brasilien, Standort von *C. parviflora* Saldanha et Engl. und *C. hilariana* Schlecht. (C) Sierrania de San Luis, Venezuela, Standort von *C. multiflora* H.B.K., *C. rosea* Jacq., *C. alata* Pl. et Tr. und *Clusia* spec. (D) Gebüsch mit *C. multiflora* H.B.K. (große Blätter) und *C. minor* L. (kleine Blätter) in der nördlichen Küsten-Cordillere bei Caracas, Venezuela.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

5. Vergleich des Verhaltens von *C. multiflora* H.B.K. (dominante C_3-Photosynthese) mit *C. minor* L. (C_3/CAM-intermediär) im Phytotron

Diese beiden Arten wurden daher für eine vergleichende Analyse in einem ausgedehnten Phytotronversuch ausgewählt (HERZOG et al. 1999 a).

Die Pflanzen wurden bei relativ niedriger täglicher Lichtdosis (4 mol m^{-2} pro Tag) angezogen. Sie wurden dann einer stark erhöhten Lichtdosis (24,5 bzw. 33,5 mol m^{-2} pro Tag) mit und ohne Bewässerung angesetzt. Die C_3-Art *C. multiflora* H.B.K. konnte anfänglich die erhöhte Lichtintensität zu gesteigerter Photosynthese nutzen, reduzierte bei starkem Stress die Photosynthese aber in wenigen Tagen drastisch. Die oberen Blätter unterlagen einer Photodestruktion. Sie wurden nach etwa 10 Tagen nekrotisch und starben ab. Die C_3/CAM-intermediäre Art *C. minor* L. ging von der C_3-Photosynthese zum CAM über, die Blätter zeigten nie nekrotische Verfärbungen. *C. multiflora* H.B.K. konnte dann bei der höheren Strahlungsdosis neue Blätter bilden, die an diese Bedingung angepasst waren. Sowohl *C. multiflora* H.B.K. als auch *C. minor* L. verfügten über die Möglichkeit der Energiedissipation durch Xanthophyll. *C. minor* L. machte dabei aber von der vollen Kapazität keinen Gebrauch, sie konnte zusätzlich die CO_2-Assimilation bei hoher interner CO_2-Konzentration in der Lichtphase des CAM zur Kontrolle von Photoinhibition nutzen. Trotzdem gelangt *C. minor* L. gleichermaßen wie *C. multiflora* H.B.K. unter Photoinhibition. In der CAM-Phase III entsteht bei hoher CO_2-Assimilationsrate hinter geschlossenen Stomata in der Photosynthese auch entsprechend viel O_2, was zur Bildung photoinhibitorischer reaktiver Sauerstoffspezies (ROS) führen kann (SPALDING et al. 1979, MAXWELL et al. 1998).

Ein Bestandteil des Abwehrsystems der Pflanzen gegen ROS sind die Superoxiddismutasen mit verschiedenen metallischen Kofaktoren (BOWLER et al. 1992, DONAHUE et al. 1997, MISZALSKI et al. 1998). Bei einer gelelektrophoretischen und immunologischen (Western Blots) Untersuchung der SOD-Isoenzymmuster von knapp 20 *Clusia*-Arten (SCHRÖDER 2000) wurde in allen Arten die verbreitete im Cytosol, in den Chloroplasten und in Peroxisomen vorkommende CuZn-SOD gefunden. (Die mitochondriale Mn-SOD konnte nur in *C. aripoensis* Britt. und *C. hilariana* Schlecht detektiert werden, und die seltene chloroplastidäre Fe-SOD - die allerdings in der C_3-CAM-intermediären annuellen Halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. beim Übergang zum CAM hochreguliert wird (MISZALKSI et al. 1998) - konnte in keiner *Clusia*-Art gefunden werden.)

Zusammenfassend zeigten diese Versuche, dass die C_3-Art *C. multiflora* H.B.K. zwar an hohe Strahlung angepasst sein kann, beim Übergang vom Schatten zur vollen Strahlungsexposition aber der Photodestruktion unterliegt, während die flexiblere Art *C. minor* L. durch die Plastizität der Ausprägung der Photosynthesemodi erfolgreich mit einer C_3-CAM-Umstellung reagieren kann.

6. Vorteil der Plastizität bei der Nischen-Okkupation

Es zeigt sich also beim Vergleich der beiden Arten, dass der Vorteil der C_3-CAM-Plastizität nicht in der unmittelbaren Anpassung durch den CAM an dauernd hohe Strahlungsintensität und Stress beim Wasserhaushalt liegt. Hier scheint die C_3-Art sogar besser angepasst zu sein, wenn sie sich unter solchen Bedingungen entwickelt. Der Vorteil scheint eher darin zu liegen, dass die funktionelle Nische der C_3/CAM-intermediären Art breiter ist. Dies äußert sich standortsmäßig darin, dass *C. minor* L. - wie beobachtet (Abb. 5 D) - in die Standorte von *C. multiflora* H.B.K. eindringen, umgekehrt *C. multiflora* H.B.K. aber weniger direkt mit *C. minor* L. an den Halbschattenstandorten mit wechselnder Strahlungsbelastung konkurrieren kann.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Die C_3/CAM-Plastizität ist in der Gattung *Clusia* weit verbreitet (LÜTTGE 1999). Vielleicht haben sogar alle Arten neben der C_3-Kapazität wenigstens eine gewisse CAM-Kapazität (s. Abschnitt 3). In diesem Zusammenhang ist auch interessant, dass die mit verschiedenen Berechnungsmethoden aus RAPD-Fingerprintings chromosomaler DNA erhaltenen Kladogramme die einzelnen Arten nicht nach vorherrschenden Photosynthesemodi, wie sie durch die $\delta^{13}C$-Werte angezeigt sind (Abschnitt 4), gruppieren (HILGARDT 1999, Abb. 3 und Abschnitt 2). Dies steht im Gegensatz zu Ergebnissen bei der Gattung *Kalanchoë*, wo entsprechende Untersuchungen eine klare Entwicklungslinie von der C_3-Photosynthese über die C_3/CAM-intermediären Arten zu den obligaten CAM-Arten aufgezeigt haben (GEHRIG et al. 1997). Dass sich bei *Clusia* keine Korrelationen des Photosyntheseverhaltens mit den Kladogrammen zeigen, könnte daran liegen, dass C_3/CAM-intermediäres Verhalten in der ganzen Gattung latent ist, wenn auch noch mehr Arten untersucht werden müssten.

Die C_3-/CAM-Plastizität könnte also den Erfolg der Gattung bzw. des Morphotypus *Clusia* insgesamt mit ihrer sehr großen ökologischen Amplitude erklären. Diese ökologische Amplitude erstreckt sich über

küstennahe Sanddünen-Restinga,
küstennahe Felsstandorte,
Inselberge,
Savannen, Cerrados,
Galeriewälder,
Karstgebirge,
montane und obere montane Regenwälder,
Nebel- und Wolkenwälder
(Abb. 6).

So wäre im Sinne der eingangs erwähnten Synthese aus der Dialektik von These und Antithese ökophysiologische Plastizität doch eine Ursache für die Diversität der besiedelten Habitate und der Arten der Gattung *Clusia*.

Zusammenfassung

Es wird die These formuliert, dass phänotypische ökophysiologische Plastizität die ökologische Amplitude erhöht. Sie kann dadurch die ökotypische Differenzierung erleichtern und die Radiation unterstützen. Nach Separation und Segregation kann Sippen- und Artendifferenzierung erfolgen, wozu die phänotypische Plastizität dann beigetragen hat, denn die Selektion greift am Phänotyp an. Dialektisch kann dem die Antithese gegenübergestellt werden, dass phänotypische, ökophysiologische Plastizität den Genotyp vor Selektion schützt, denn sie erlaubt den Erhalt der Genotypen in einer Population. Sie hindert Diversität.

Die Anzahl der Arten der Gattung *Clusia* wird auf ungefähr 150 geschätzt. Alle Arten gehören zum selben Morphotypus mit einfachen ledrigen Blättern. Die ökologische Amplitude der Gattung (Morphotypus), wie einzelner Arten in den Neotropen ist sehr groß. Es besteht eine stark ausgeprägte Flexibilität in der Expression verschiedener Photosynthesemodi innerhalb der Gattung (Morphotypus), einzelner Arten und aus einzelnen Individuen vegetativ erhaltener Klone mit C_3-Photosynthese, Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM), und rasch reversiblen C_3-CAM-C_3-Wechseln. Es ist kritisch, ob es in der Gattung wirklich obligate C_3- oder CAM-Arten gibt. Auch starke C_3-Photosynthetisierer haben wohl ein gewisses CAM-Potential. Durch die Phase IV des CAM haben alle CAM-Pflanzen ein C_3-Potential. Starke C_3-Photosynthetisierer, CAM-betreibende und C_3-CAM-intermediäre Arten kommen in der Natur sympatrisch nebeneinander vor und zeigen dabei vergleichbare Aktivität bezüglich der Photosyntheseraten sowie der akuten und chronischen Photoinhibition. Es zeigt sich, dass das

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

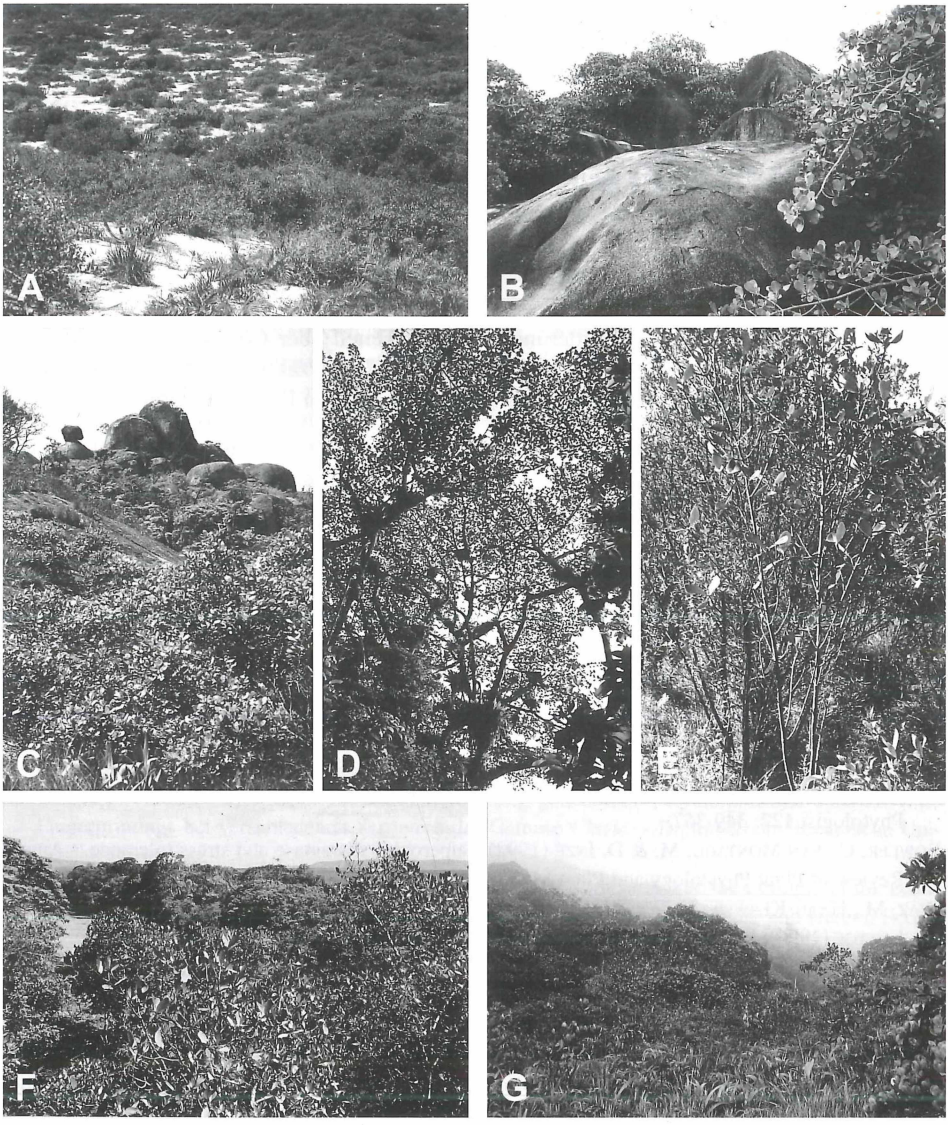

Abb. 6: Ökologische Amplitude von *Clusia*. (A) Atlantische Restinga Dünenlandschaft von Arraial do Cabo, Brasilien, mit *C. fluminensis* Pl. et Tr. (B) Granitblöcke auf der Insel Virgin Gorda, Jungferninseln, Kleine Antillen, mit *C. rosea* Jacq. (C) Inselberg bei Atibaia, Brasilien, mit *C. criuva* Camb. (cf!). (D) Montaner Regenwald am Cerro Santa Ana, Paraguana-Halbinsel, Venezuela, mit *C. palmicida* Pl. et Tr. (cf!) (E) Cerrado bei Brasilia, Brasilien, mit *C. criuva* Camb. (F) Galeriewald am Rio Parupa, Gran Sabana, Venezuela, mit *Clusia* spec. (G) Wolkenwald der Sierra de Maigualida (2040 m N.N.), Venezuela, mit bis zu 4 *Clusia*-Arten.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

C_3-CAM-C_3-intermediäre Verhalten nicht so sehr eine Anpassung an örtlich gegebene Stressfaktoren ist, sondern vielmehr Flexibilität verleiht, die ein breiteres Besetzen von Nischen ermöglicht als bei starken (obligaten?) C_3-Photosynthetisierern.

Aus These und Antithese läßt sich die Synthese bilden: Weil phänotypische Plastizität die genotypische Diversität innerhalb von Populationen schützt und damit hier Selektion hindert, fördert sie damit aber gleichzeitig die Radiation. Beides zusammen fördert die Sippendifferenzierung.

Dank

Ich danke der DFG für die Förderung meiner Arbeiten über *Clusia*, Prof. Dr. Manfred Kluge, Dr. Stefan Schneckenburger und PD Dr. Rafael Ratajczak für wichtige Diskussionen und M. Kluge für das Überprüfen von *C. multiflora* H.B.K. im Herbarium von Paris.

Literatur

BALL, E., HANN, J., KLUGE, M., LEE, H.S.J., LÜTTGE, U., ORTHEN, B., POPP, M., SCHMITT, A. & I.P. TING (1991): Ecophysiological comportment of the tropical CAM-tree *Clusia* in the field. II. Modes of photosynthesis in trees and seedlings. - New Phytologist **117**: 483-491.

BITTRICH, V. & P.F. STEVENS (1998): Lectotypification of the names *Clusia major* and *C. minor* (Clusiaceae). - Taxon **47**: 117-122.

BJÖRKMAN, O. & B. DEMMIG (1987): Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. - Planta **170**: 489-504.

BORLAND, A.M., GRIFFITHS, H., MAXWELL, C., BROADMEADOW, M.S.J., GRIFFITHS, N.M. & J.D. BARNES (1992): On the ecophysiology of the Clusiaceae in Trinidad: expression of CAM in *Clusia minor* L. during the transition from wet to dry season and characterization of three endemic species. - New Phytologist **122**: 349-357.

BOWLER, C., VAN MONTAGU, M. & D. INZÉ (1992): Superoxide dismutase and stress tolerance. - Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **43**: 83-116.

DIAZ, M., HAAG-KERWER, A., WINGFIELD, R., BALL, E., OLIVARES, E., GRAMS, T.E.E., ZIEGLER, H. & U. LÜTTGE (1996): Relationships between carbon and hydrogen isotope ratios and nitrogen levels in leaves of *Clusia* species and two other Clusiaceae genera at various sites and different altitudes in Venezuela. - Trees **10**: 351-358.

DONAHUE, J.L., ALSCHER, R.G. & C.L. CRAMER (1997): Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. - Physiologia Plantarum **100**: 224-233.

ENGLER, A. (1925): Guttiferae. In: ENGLER, A. & K. PRANTL (Hrsg.). Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen. - 2. Auflage, 21. Band. Duncker & Humblot, Berlin.

FARRIS, J.S. (1977): Phylogenetic analysis under Dollow's Law. - Systematic Zoology **26**: 77-88.

FRANCO, A.C., BALL, E. & U. LÜTTGE (1992): Differential effects of drought and light levels on accumulation of citric and malic acids during CAM in *Clusia*. - Plant, Cell and Environment **15**: 821-829.

FRANCO, A.C., HAAG-KERWER, A., HERZOG, B., GRAMS, T.E.E., BALL, E., DE MATTOS E. A., SCARANO, F.R., BARRETO, S., GARCIA, M.A., MANTOVANI, A. & U. LÜTTGE (1996): The effect of light levels on daily patterns of chlorophyll fluorescence and organic acid accumulation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. - Trees **10**: 359-365.

FRANCO, A.C., OLIVARES, E., BALL, E., LÜTTGE, U. & A. HAAG-KERWER (1994): In situ studies of crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. - New Phytologist **126**: 203-211.

GEHRIG, H.H., RÖSICKE, H. & M. KLUGE (1997): Detection of DNA polymorphism in the genus *Kalanchoë* by RAPD-PCR fingerprint and its relationship to infrageneric taxonomic position and ecophysiological photosynthetic behaviour of the species. - Plant Science **125**: 41-51.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

GRAMS, T.E.E., HAAG-KERWER, A., OLIVARES, E., BALL, E., ARNDT, S., POPP, M., MEDINA, M. & U. LÜTTGE (1997): Comparative measurements of chlorophyll *a* fluorescence, acid accumulation and gas exchange in exposed and shaded plants of *Clusia minor* L. and *Clusia multiflora* H.B.K. in the field. - Trees **11**: 240-247.

GRAMS, T.E.E., HERZOG, B. & U. LÜTTGE (1998): Are there species in the genus *Clusia* with obligate C_3-photosynthesis? - Journal of Plant Physiology **152**: 1-9.

HAAG-KERWER, A. (1994). Photosynthetische Plastizität bei *Clusia* und *Oedematopus*. - Dissertation, Technische Universität Darmstadt.

HAAG-KERWER, A., FRANCO, A.C. & U. LÜTTGE (1992): The effect of temperature and light on gas exchange and acid accumulation in the C_3-CAM plant *Clusia minor* L. - Journal of Experimental Botany **43**: 345-352.

HAAG-KERWER, A., GRAMS, T.E.E., OLIVARES, E., BALL, E., ARNDT, S., POPP, M., MEDINA, E. & U. LÜTTGE (1996): Comparative measurements of gas-exchange, acid accumulation and chlorophyll *a* fluorescence of different species of Clusia showing C_3-photosynthesis, or crassulacean acid metabolism, at the same field site in Venezuela. - New Phytologist **134**: 215-226.

HAMMEL, B.E. (1986): New species of Clusiaceae from central America with notes on *Clusia* and synonymy in the tribe Clusieae. - Selbyana **9**: 112-120.

HERZOG, B. (1994): Der Einfluß der Wasserdampfdruck-Differenz (VPD) zwischen dem Blattinneren und der Atmosphäre auf die C_3/CAM-Umstellung bei *Clusia minor* L. - Diplomarbeit, Technische Universität Darmstadt.

HERZOG, B., HOFFMANN, S., HARTUNG, W. & U. LÜTTGE (1999 a): Comparison of photosynthetic responses of the sympatric tropical C_3-species *Clusia multiflora* H.B.K. and the C_3-CAM intermediate species *Clusia minor* L. to irradiance and drought stress in a phytotron. - Plant Biology **1**: 460-470.

HERZOG, B., HÜBNER, C., BALL, E., BASTOS, DO N.R., FRANCO, A.C., SCARANO, F.R. & U. LÜTTGE (1999 b): Comparative study of the C_3/CAM-intermediate species *Clusia parviflora* Saldanha et Engl. and the obligate CAM-species *Clusia hilariana* Schlecht, growing sympatrically exposed and shaded in the coastal restinga of Brazil. - Plant Biology **1**: 453-459.

HILGARDT, C. (1999): Phylogenetische Charakterisierung genetischer Polymorphismen durch RAPD-Fingerprintings bei verschiedenen Vertretern der Gattung *Clusia*. - Diplomarbeit, Technische Universität Darmstadt.

LÜTTGE, U. (1995): Ecophysiological basis of the diversity of tropical plants: the example of the genus *Clusia*. In: HEINEN, H.D., SAN JOSÉ, J.J. & H. CABALLERO-ARIAS (Eds.), Nature and Human Ecology in the Neotropics. - Scientia Guaianae **5**: 23-36.

LÜTTGE U. (1997): Physiological Ecology of Tropical Plants. Springer: Berlin - Heidelberg - New York.

LÜTTGE, U. (1999): One morphotype, three physiotypes: Sympatric species of *Clusia* with obligate C_3-photosynthesis, obligate CAM and C_3-CAM intermediate behaviour. - Plant Biology **1**: 138-148.

MARTII (1889): Flora Brasiliensis. Vol. XII Pars I, CII Guttiferae. Lipsiae apud. Frid. Fleischer in Comm., Oldenbourg.

MAXWELL, K., BADGER, M.R. & C.B. OSMOND (1998): A comparison of CO_2 and O_2 exchange patterns and the relationship with chlorophyll fluorescence during photosynthesis in C_3 and CAM plants. - Australian Journal of Plant Physiology **25**: 45-52.

MISZALSKI, Z., SLESAK, I. NIEWIADOMSKA, E., BACZEK, R., U. LÜTTGE, U. & R. RATAJCZAK (1998): Subcellular localization and stress responses of superoxide dismutase isoforms from leaves in the C_3-CAM intermediate halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* L. - Plant, Cell and Environment **21**: 169-179.

OSMOND, C.B. (1978): Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. - Annual Review of Plant Physiology **29**: 379-414.

PIPOLY, J.J., KEARNS, D., M. & P.E. BERRY (1998): *Clusia*. In: BERRY, P.E., HOLST, B.K., STEYERMARK, J.A. & K. YATSKIEVYCH (Eds.): Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 4, Caesalpinaceae - Ericaceae: 248-295. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

POPP, M., KRAMER, D., LEE, H., DIAZ, M., ZIEGLER, H. & U. LÜTTGE (1987): Crassulacean acid metabolism in tropical dicotyledonous trees of the genus *Clusia*. - Trees **1**: 238-247.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

REINERT, F., ROBERTS, A., WILSON, J.M., RIBAS DE, L., CARDINOT, G. & H. GRIFFITHS (1997): Gradation in nutrient composition and photosynthetic pathways across the restinga vegetation of Brazil. - Botanica Acta **110**: 135-142.

ROBERTS, A., GRIFFITHS, H., BORLAND, A.M. & F. REINERT (1996): Is crassulacean acid metabolism activity in sympatric species of hemi-epiphytic stranglers such as *Clusia* related to carbon cycling as a photoprotection process? - Oecologia **106**: 28-38.

SCHRÖDER, C. (2000): Vergleich von Isoenzymmustern verschiedener Vertreter der Gattung *Clusia* L.: Taxonomischer Vergleich und Versuch einer Stammbaumerstellung. - Diplomarbeit, Technische Universität Darmstadt.

SPALDING, M.H., STUMPF, D.K., KU, M.S.B., BURRIS, R.H. & G.E. EDWARDS (1979): Crassulacean acid metabolism and diurnal variations of internal CO_2 and O_2 concentrations in *Sedum praealtum* D.C. - Australian Journal of Plant Physiology **6**: 557-567.

STEYERMARK, J.A. & O. HUBER (1978): Flora del Avila. Soc. Venezolana de Ciencias Naturales y Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Caracas.

WEST-EBERHARD, M.J. (1986): Alternative adaptations, speciation, and phylogeny (a review). - Proceedings of the National Academy of Science U.S.A. **83**: 1388-1392.

WEST-EBERHARD, M.J. (1989): Phenotypic plasticity and the origins of diversity. - Annual Review of Ecology and Systematics **20**: 249-278.

WILLIS, J.C. (1973): A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge: Cambridge University Press.

ZOTZ, G. & K. WINTER (1993): Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rainforest canopy plants. - Planta **191**: 409-412.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Ulrich Lüttge, Technische Universität Darmstadt, Institut für Botanik, Schnittspahnstraße 3-5, D-64287 Darmstadt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 2000

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Lüttge Ulrich

Artikel/Article: Photosynthese-Physiotypen unter gleichen Morphotypen, Species und bei Klonen: Kann ökophysiologische Plastizität zur Entstehung von Diversität beitragen? 319-334