

Frostwirkungen auf Riesenrosettenpflanzen am Mt. Kenya

Von MARIA BODNER

Mit 3 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 6. März 1986 von
w. M. W. LARCHER)

1. Einleitung

Das Klima tropischer Hochgebirge ist ein Tageszeitenklima, gekennzeichnet durch einen wenig ausgeprägten Photoperiodismus im Jahreslauf, große Tagesschwankungen der Temperatur und ganzjährig tiefe Durchschnittstemperaturen (TROLL, 1941; LARCHER, 1975; FRANZ, 1979). Als einzige jahreszeitliche Periodizität lassen sich allenfalls Niederschlagsschwankungen erkennen, so z. B. an der Westseite des Mt. Kenya-Massivs ein Frühjahrs- und Herbstmaximum, wobei große Unterschiede zwischen einzelnen Jahren auftreten (Messungen von 1950–1952, COE, 1967). Unter diesen Klimabedingungen entfaltet sich auf äquatorialen Hochgebirgen eine formenreiche Vegetation, in der besonders die auffälligen Großrosettenstauden das Landschaftsbild prägen. In Ostafrika gehören die Riesenrosettenpflanzen den Gattungen *Dendrosenecio* und *Lobelia* an. Rosetten von *Dendrosenecio keniodendron*, die aus 70–200 Blättern bestehen, erreichen einen Durchmesser von bis zu 1 m (Abb. 1).

In Höhen über etwa 4000 m MH können auf äquatorialen Gebirgen jederzeit im Jahr Nachtfröste auftreten, die die Pflanzen in einem wachstums- und entwicklungsaktiven Zustand treffen. Auf dieses Phänomen und auf Anpassungen verschiedener Lebensformen an die Frostbelastung haben insbesondere HEDBERG (1964) für die afroalpine Vegetation und VARESCI (1970) für die Páramo-Formation in den Anden hingewiesen. Experimentelle Untersuchungen über die Frostresistenz der Pflanzen tropischer Hochgebirge und über deren Verhalten bei Frost liegen erst seit etwa zwei Jahrzehnten vor (HEDBERG, 1964; SMITH, 1974; LARCHER, 1975 sowie die nachfolgend zitierten Arbeiten). Intensive diesbezügliche Studien an afroalpinen Riesenrosettenpflanzen führte E. BECK mit Mitarbeitern (1982, 1984) in mehreren Forschungsreisen durch. Hier soll über Ergebnisse berichtet werden, die 1985 anlässlich einer von Prof. Dr. E. BECK (Bayreuth) geleiteten Expedition zum Mt. Kenya gewonnen wurden.

2. Tiefste Nachttemperatur auf äquatorialen Hochgebirgen

In den äquatorialen Anden erreichen Nachtfröste Minimumtemperaturen von -8 bis -11°C (GOLDSTEIN et al., 1985); als bisher tiefste gemessene Temperatur auf afrikanischen Hochgebirgen, wo es keine stabilen meteorologischen Stationen für Dauermessungen gibt, wurden für den Mt. Kenya -11°C (in 4200 m MH) angegeben (BECK et al., 1982).

Während unseres Aufenthaltes im Februar und März 1985 konnten im Zuge einer besonders starken Abkühlung der Lufttemperatur extrem tiefe Minima bis -13°C registriert werden. Unser Meßplatz befand sich ebenfalls in 4200 m MH im oberen Telekital in der Nähe des ehemaligen MacKinder-Camps auf einem kleinen Rücken wenige Meter über dem Talboden. Die Temperaturmessungen erfolgten über Thermoelemente mit automatischer Registrierung und konventionell mit Hilfe eines Thermohygraphen.

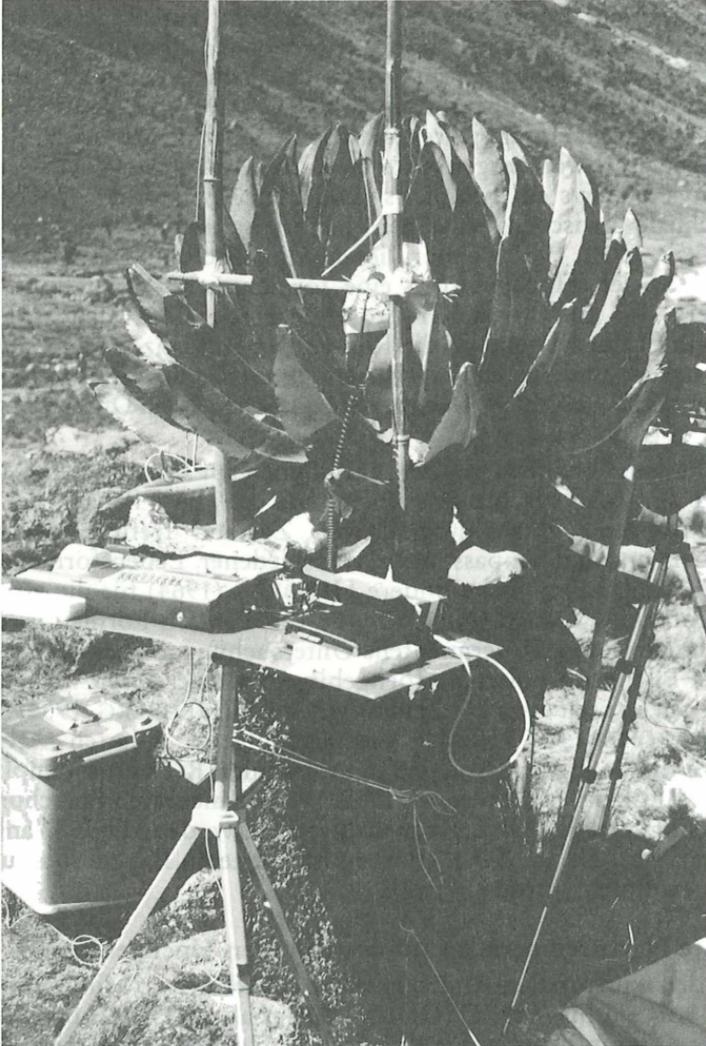


Abb. 1: Computerfluorometer während der Messung an *Dendrosenecio keniodendron*, Telekital, Mt. Kenya (4200 m).

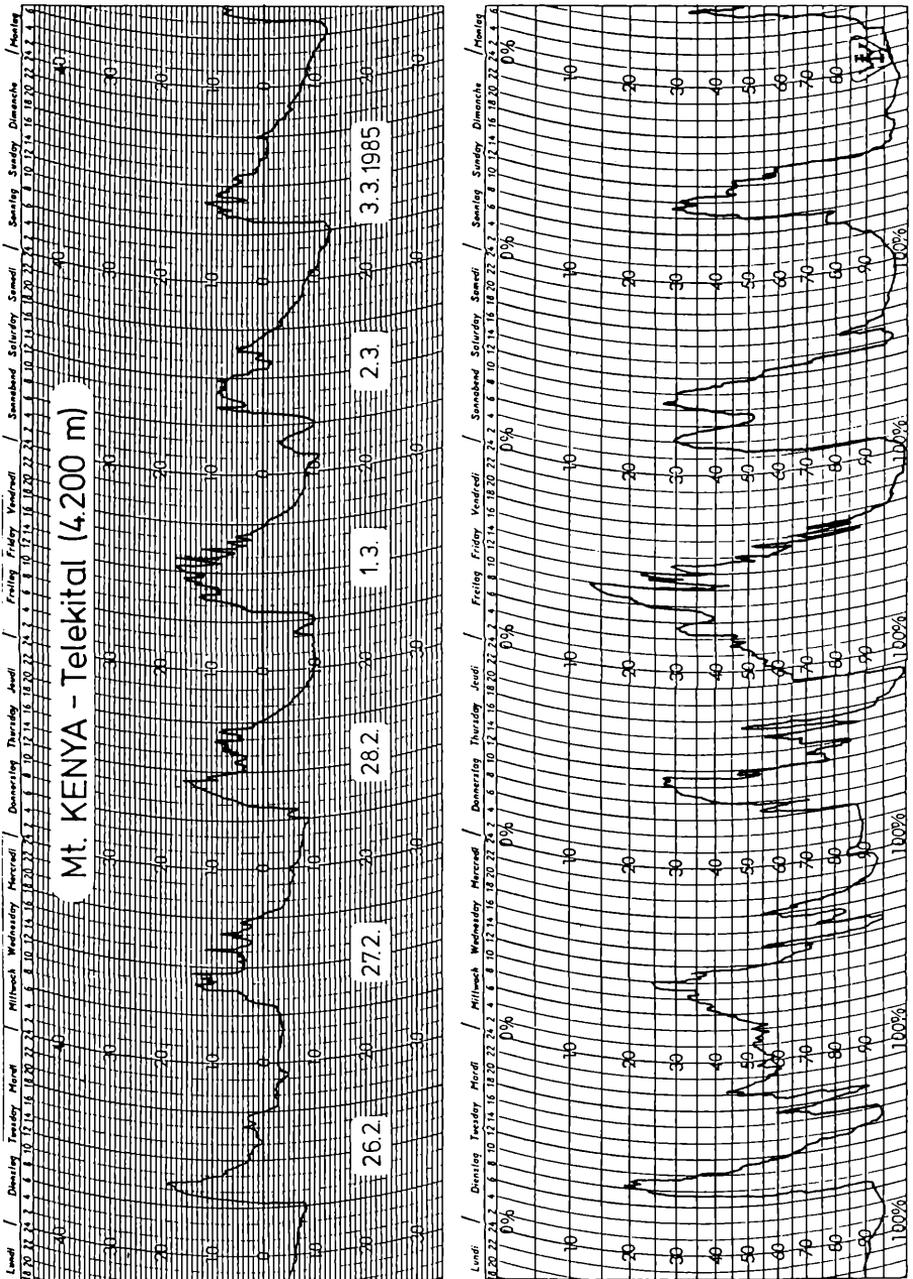


Abb. 2: Thermohygrogramm für die Zeit vom 26. Februar bis 3. März 1985. Der Thermohygraph stand direkt auf dem Boden neben den Meßpflanzen.

Die Abb. 2 stellt den Verlauf der Lufttemperatur und der relativen Feuchte in 10 bis 15 cm über niedriger Vegetation vom 26. Februar bis zum 3. März 1985 dar. In der Nacht vom 26. auf den 27. Februar wehte ein starker Wind; die Minimumtemperatur erreichte -5°C . Die Luft war in dieser Nacht mit Werten zwischen 50 und 60 % relativer Feuchte auffällig trocken; normalerweise erreichen die Nachtwerte 90–100 %. Die folgenden Nächte brachten eine zunehmend stärkere Abkühlung. Während es am 1. und am 2. März nach Erreichen von -11°C um 4.00 Uhr bzw. 2.00 Uhr, also noch vor Sonnenaufgang, wieder zu einem vorübergehenden Temperaturanstieg kam, sank die Lufttemperatur am 3. März nach fortschreitender Abkühlung bis zum frühen Morgen auf -13°C . Am Tage zuvor hatte ein Hagelschauer schon untertags zu Temperaturen knapp unter 0°C geführt. Auch am 3. März kam es nachmittags noch einmal zu Schneeschauer und zu einer kalten Nacht.

Die extrem tiefen Temperaturen sind im Bereich der bodenanliegenden Vegetation gemessen worden und liegen daher niedriger als Minima unter meteorologischen Standardbedingungen. Parallelregistrierungen in 1 bis 2 m Höhe über dem Boden, die für Rosettenblätter erwachsener *Dendrosenecio keniodendron* Pflanzen repräsentativ sind, ergaben um 2 bis 3 K höhere Minimumtemperaturen.

3. Wirkung von aperiodischem Frost auf afroalpine Pflanzen

Die Frostresistenz von Pflanzen kann auf Mechanismen des Gefrierschutzes (freezing avoidance) oder/und auf echter Gefrierbeständigkeit (freezing tolerance) beruhen (LEVITT, 1980; LARCHER, 1985). Für die Blätter von *Dendrosenecio* und *Lobelia* sind beide Mechanismen nachgewiesen worden (BECK et al., 1982; BECK, 1986). Ein Gefrierschutz zur Überdauerung von Nachtfrosten, die immer nur wenige Stunden andauern, wird schon durch eine Kälteabschirmung durch isolierende Blattreste oder Verborkung erzielt, zumal auf tropischen Gebirgen die Aufwärmung nach Sonnenaufgang sehr rasch erfolgt. Speziell bei Riesenrosettenpflanzen haben sich morphologische und funktionelle Besonderheiten ausgebildet, die eine Abkühlung der empfindlicheren Pflanzenteile, wie z. B. Meristeme und das Leitungssystem, auf gefährliche Kältegrade verzögern. Dazu gehören Blattbewegungen, die jeden Abend den Vegetationsscheitel zu einer Nachtknospe schließen, so daß im Inneren die Temperatur kaum je unter 0°C fällt (HEDBERG, 1964). Bei *Lobelia telekii* enthält der 1–3 m hohe hohle Blütenschaft 3–5 l einer wässrigen Flüssigkeit, die Rosetten von *Lobelia keniensis*, deren Blattbasen sich sehr dicht überlappen, sind mit Wasser gefüllt. Die hohe Wärmekapazität des Wassers verzögert zunächst die Abkühlung, im Falle des Ausfrierens wird so viel Kristallisationswärme freigesetzt, daß die Temperatur längere Zeit auf 0°C bleibt (KROG et al., 1979).

Die äußeren, ungeschützten Blätter der Rosette gefrieren hingegen in kalten Nächten und sind am Morgen glasig und steif; sie überleben den Frost bis ca. -15°C . An mikroskopischen Schnitten durch Blätter von

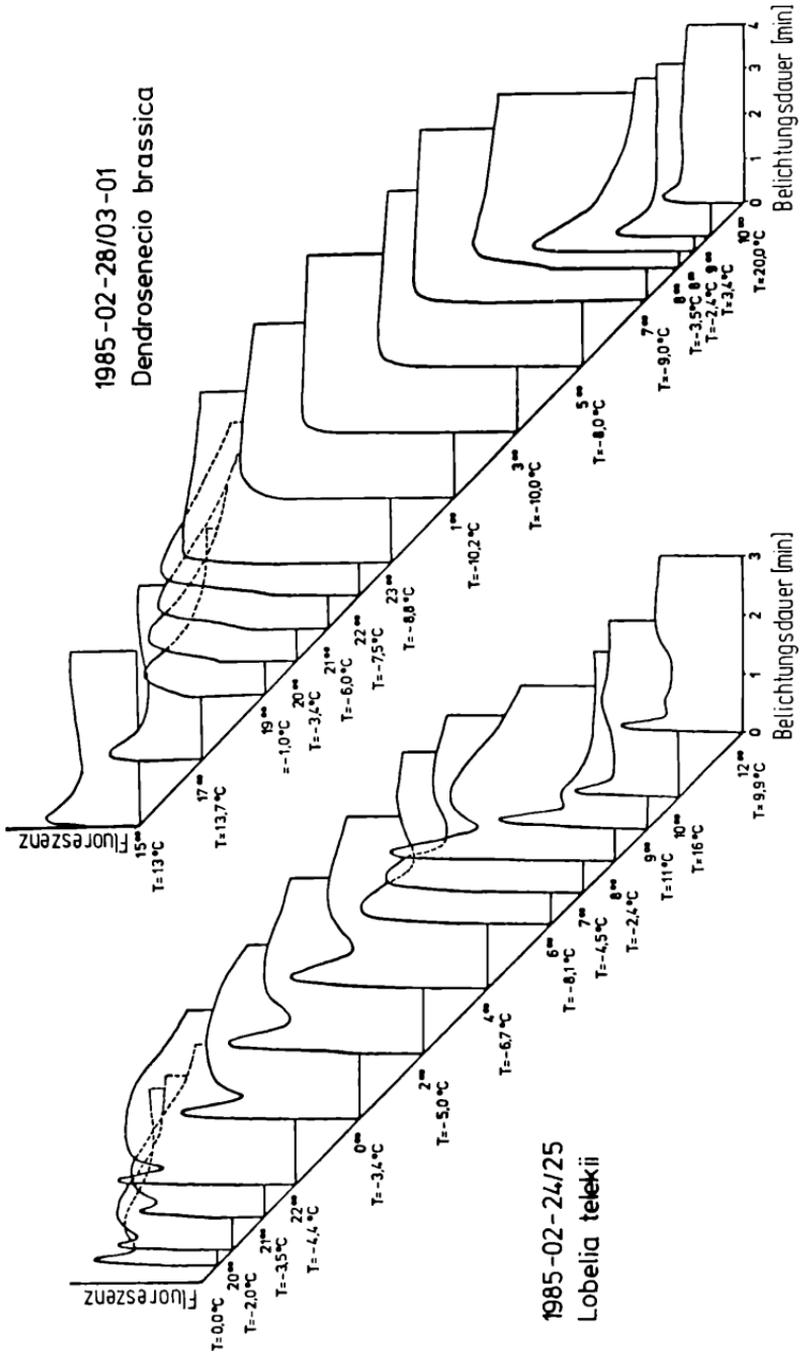


Abb. 3: Fluoreszenztransienten von einem unterkühlten (*Lobelia telekii*) und einem gefrorenen Blatt (*Dendrosenecio brassica*), aufgenommen am natürlichen Standort.
T = Blattemperatur, daneben Tageszeit.

Dendrosenecio keniodendron und *Lobelia telekii* haben BECK et al. (1984) extrazelluläres Eis beobachtet. Messungen des Wasserpotentials gefrorener Blätter und des osmotischen Potentials der Zellsäfte weisen auf eine fortlaufende Einstellung des thermodynamischen Gleichgewichts zwischen extrazellulär entstehendem Eis und dem Wasserpotential der Zellen hin. Da über Eis ein niedrigerer Dampfdruck als über einer Lösung derselben Temperatur herrscht, führt dies zu einem zunehmenden Wasserentzug aus den Zellen in Form einer Frostplasmolyse, die mikroskopisch nachweisbar ist (BECK et al., 1984).

Von vielen immergrünen Holzpflanzen der gemäßigten Zone ist bekannt, daß nach starker Eisbildung im Assimilationsgewebe, die im frosttoleranten Zustand von den Pflanzen ungeschädigt überstanden wird, die Photosynthese stundenlang nach dem Auftauen inhibiert ist (PISEK & KEMNITZER, 1968; LARCHER & BAUER, 1981). An afroalpinen Riesenrosettenpflanzen haben hingegen SCHULZE et al. (1985) mit gaswechselanalytischer Methodik festgestellt, daß am Morgen nach Frost die Photosynthese sofort anspringt. Es blieb nun aufzuklären, ob sich die rasche Reaktivierung am Morgen direkt über den Funktionszustand der Chloroplasten erfassen ließe.

4. Messung der variablen Chlorophyll-a-Fluoreszenz

Die Funktionsfähigkeit der Primärprozesse der Photosynthese läßt sich durch die Analyse der photosynthetischen Induktionskinetik zu Beginn der Belichtung vorher dunkel gehaltener Blätter überprüfen (RENGER & SCHREIBER, 1985; SIVAK & WALKER, 1985). Hierzu werden Intensitätsänderungen der Chlorophyll-a-Fluoreszenz der Blätter fluorometrisch gemessen und mit hoher zeitlicher Auflösung registriert.

Für den Einsatz auf dem Hochgebirgsstandort eignete sich besonders ein mobiles Computerfluorometer, das speziell für Messungen im Freiland konzipiert und bei LARCHER und CERNUSCA (1985) näher beschrieben ist. Eine Programmsteuerung ermöglichte die automatische Auslösung und Registrierung von Fluoreszenztransienten in bestimmten Zeitabständen, so daß parallel zur Temperaturregistrierung der Verlauf der frostbedingten Inhibierung während der Nacht und der Erholung nach dem Auftauen verfolgt werden konnte. Die automatische Auslösung sicherte zudem ein stets gleichbleibendes Dunkelintervall (1 Stunde) zwischen den Messungen, was für die Auswertbarkeit der Transienten wichtig ist.

Der Meßkopf des Fluorometers wurde an der Blattoberseite befestigt und für einen Tag/Nacht-Zyklus an derselben Stelle belassen. Das restliche Blatt wurde sorgfältig abgedunkelt, um Störungen des Meßsignals durch Streulicht zu vermeiden. Die Intensität des Anregungslichtes betrug 8 bis 13 $\mu\text{Mol Photonen} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; die Belichtungsdauer wurde zwischen 3 und 4 min gewählt.

Abb. 1 zeigt die Anlage im Einsatz während einer Messung an einem

juvenilen, noch unverzweigten Exemplar von *Dendrosenecio keniodendron*. Außer an dieser Pflanzenart wurden auch Messungen, mit jeweils 3 bis 7 Wiederholungen, an *Dendrosenecio brassica* und *Lobelia telekii* durchgeführt.

5. Fluoreszenztransienten von unterkühlten und gefrorenen Blättern

Untersuchungen an Riesenrosettenpflanzen aus tropischen Hochgebirgen haben ergeben, daß deren Blätter erheblich unterkühlt werden können, jedoch unter -10 bis -11°C sicher gefroren sind (GOLDSTEIN et al., 1985; BECK, 1986). In Abb. 3 ist der Verlauf der Fluoreszenztransienten eines unterkühlten Blattes von *Lobelia telekii* und eines gefrorenen Blattes von *Dendrosenecio brassica* dargestellt. Bei positiven Temperaturen zeigten beide Pflanzen einen Verlauf der Fluoreszenztransienten, wie er für normale Photosynthesefunktion typisch ist. Mit sinkender Temperatur wurde, solange die Blätter im unterkühlten Zustand verweilten, der Gipfelwert der Fluoreszenztransienten höher und erst verzögert erreicht, und die anschließende Abfallphase verflachte sich zunehmend. Im gefrorenen Blatt blieb der Abfall nach dem Gipfelwert ganz aus (s. Abb. 3, Transienten zwischen 23.00 Uhr und 7.00 Uhr). Nach der Erwärmung am Morgen zeigten die Transienten wieder sehr rasch einen normalen Verlauf.

Bei sinkenden Temperaturen laufen biochemische Reaktionen zunehmend langsamer ab. Kälteangepaßte Pflanzen im unterkühlten Zustand nehmen CO_2 auch noch unter 0°C auf; mit dem Eintritt des Gefrierens endet die photosynthetische Kohlenstoffassimilation abrupt (PISEK et al., 1967). Dementsprechend zeigen die Fluoreszenztransienten unterkühlter Blätter einen im Prinzip ähnlichen, aber zunehmend verzögerten Verlauf im Vergleich zu den Transienten bei positiven Temperaturen. Der höhere und erst später auftretende Gipfelwert weist darauf hin, daß die Reaktionen, die zum Abfall der Fluoreszenzintensität nach dem Gipfelwert führen, temperaturempfindlicher sind als die Photoreduktion, die zum Fluoreszenzanstieg führt. Sobald das Gewebe gefriert, kommen zur direkten Kältewirkung die Dehydrierung der Zellen und der als CO_2 -Diffusionsbarriere wirkende Eismantel als photosynthesehemmende Faktoren hinzu. Bei gefrorenen Blättern entfällt die Abfallphase des Transienten; dies läßt darauf schließen, daß die Reaktionen, die dazu führen, nämlich die Reoxidation von Q_A und Aufbau eines H^+ -Gradienten (KRAUSE & WEIS, 1984), völlig gehemmt sind. LARCHER und NAGELE (1986) fanden an gefrorenen Blättern von *Rhododendron ferrugineum* ähnliches. Vergleichbare Transienten erhält man auch durch Behandlung der Blätter mit DCMU, einem Photosynthesehemmstoff, der die Reoxidation von Q_A blockiert (KRAUSE & WEIS, 1984). Die rasche Normalisierung der Fluoreszenztransienten nach Erwärmung der Blätter steht in guter Übereinstimmung mit den Ergebnissen von SCHULZE et al. (1985).

Die Befunde beweisen somit, daß afroalpine Riesenrosettenpflanzen jederzeit, auch im blühenden Zustand, nicht nur Eisbildung im Gewebe

überleben, also gefriertolerant sind, sondern auch nach nächtlichem Gefrieren keine nachwirkende Photosynthesebehinderung erleiden.

6. Zusammenfassung

Im Rahmen einer Expedition zum Mt. Kenya im Februar und März 1985 wurde im Telekital (4200 m) mit -13°C die tiefste bisher in vegetationsbedeckten Höhenstufen tropischer Gebirge registrierte Temperatur erfaßt. Derart tiefe Temperaturen werden von Pflanzen der afroalpinen Stufe durch verschiedene, z. T. sehr spezielle Gefrierschutzmechanismen und durch ganzjährige Gefriertoleranz ungeschädigt überstanden. Sogar die Leistung der CO_2 -Aufnahme wird nicht nachhaltig durch Nachtfrost beeinträchtigt. Zur Überprüfung der Funktionsfähigkeit der Photosynthese bei und nach Eintritt negativer Temperaturen wurden im Freiland Kinetiken der Chlorophyll-a-Fluoreszenz an unterkühlten, gefrorenen und anschließend wiedererwärmten Blättern von *Dendrosenecio keniodendron*, *Dendrosenecio brassica* und *Lobelia telekii* fortlaufend gemessen. Die Fluoreszenztransienten unterkühlter Blätter zeigten im Vergleich zu den bei positiven Temperaturen aufgenommenen Transienten eine Erhöhung und Verzögerung des Gipfelwertes. Die Fluoreszenz gefrorener Blätter stieg nach Belichtung rasch an und blieb dann konstant auf dem hohen Niveau, d. h. die quench-Reaktionen waren völlig gehemmt. Nach dem Wiedererwärmen erholte sich die Photosynthese sofort.

Dank

Der Österreichischen Akademie der Wissenschaften danke ich für die Gewährung einer Subvention zur Teilnahme an der Expedition. Herrn Prof. E. BECK, Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie der Universität Bayreuth, danke ich für die Aufnahme in sein Team und für die stets hilfreiche Unterstützung. Dank auch Herrn Prof. W. LARCHER, Innsbruck, für wertvolle Anregungen und die Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

- BECK, E., SENSER, M., SCHEIBE, R., STEIGER, H.-M., PONGRATZ, P.: Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine „giant rosette“ plants. *Plant, Cell and Environment* 5, 215–222 (1982).
- BECK, E., SCHULZE, E.-D., SENSER, M., SCHEIBE, R.: Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afroalpine „giant rosette“ plants. *Planta* 162, 276–282 (1984).
- BECK, E.: Cold tolerance. In: RUNDEL, P. W. (ed.): *Tropical alpine environments*. In Druck (1986).
- COE, M. J.: The ecology of the alpine zone of Mount Kenya. *Monogr. Biol.* 17. Junk Publ., The Hague (1967).
- FRANZ, H.: *Ökologie der Hochgebirge*. Ulmer, Stuttgart (1979).
- GOLDSTEIN, G., RADA, F., AZOCAR, A.: Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia* 68, 147–152 (1985).
- HEDBERG, O.: Features of afroalpine plant ecology. *Acta phytogeographica Suecica* 49, 1–144 (1964).

- KRAUSE, G. H., WEIS, E.: Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthes. Res.* 5, 139–157 (1984).
- KROG, J. O., ZACHARIASSEN, K. E., LARSEN, B., SMIDSRØD, O.: Thermal buffering in Afro-alpine plants due to nucleating agent-induced water freezing. *Nature* 282, 300–301 (1979).
- LARCHER, W.: Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Anden. *Anz. math.-naturwiss. Kl. Österr. Akad. Wiss.* 11, 194–213 (1975).
- LARCHER, W.: Kälte und Frost. In: SORAUER, P. (Begr.): *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, Bd. I, 5. Lf., 7. Aufl., 107–320. Parey, Berlin (1985).
- LARCHER, W., BAUER, H.: Ecological significance of resistance to low temperature. In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., ZIEGLER, H. (eds.): *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series, Bd. 12 A, 403–437. Springer, Berlin (1981).
- LARCHER, W., CERNUSCA, A.: Mikrocomputergesteuerte mobile Anlage zum fluorometrischen Nachweis von Photosynthesestörungen. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. I*, 194, 45–64 (1985).
- LARCHER, W., NAGELE, M.: Induktionskinetik der Chlorophyllfluoreszenz unterkühlter und gefrorener Blätter von *Rhododendron ferrugineum* beim Übergang vom gefrierempfindlichen zum gefriertoleranten Zustand. *Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl. I*, 195, in Druck (1986).
- LEVITT, J.: Responses of plants to environmental stresses. Bd. I. Chilling, freezing, and high temperature stresses. 2. Aufl., Academic Press, New York (1980).
- PISEK, A., LARCHER, W., UNTERHOLZNER, R.: Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Netto-Assimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. *Flora B* 157, 239–264 (1967).
- PISEK, A., KEMNITZER, R.: Der Einfluß von Frost auf die Photosynthese der Weißtanne (*Abies alba* MILL.). *Flora B* 157, 314–326 (1968).
- RENGER, G., SCHREIBER, U.: Practical application of fluorometric methods to algae and plant research. In: AMESZ, J., FORK, D. C., GOVINDJEE (eds.): *Light emission by plants and bacteria*. Academic Press, New York (1985).
- SCHULZE, E.-D., BECK, E., SCHEIBE, R., ZIEGLER, P.: Carbon dioxide assimilation and stomatal response of afroalpine giant rosette plants. *Oecologia* 65, 207–213 (1985).
- SIVAK, M. N., WALKER, D. A.: Chlorophyll a fluorescence: can it shed light on fundamental questions in photosynthetic carbon dioxide fixation? *Plant, Cell and Environment* 8, 439–448 (1985).
- SMITH, A. P.: Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an andean giant rosette plant. *Biotropica* 6, 263–266 (1974).
- TROLL, C.: Studien zur vergleichenden Geographie der Hochgebirge der Erde. *Bonner Mitt.* Heft 21, 1–49 (1941).
- VARESCHI, V.: *Flora de los Páramos de Venezuela*. U. L. A., Mérida (1970).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften
mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: [194](#)

Autor(en)/Author(s): Bodner Maria

Artikel/Article: [Frostwirkungen auf Riesenrosettenpflanzen am Mt. Kenya. 301-309](#)