

Die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegenüber tiefen Temperaturen

Von Dr. Ludger K a p p e n, Würzburg

Vortrag, gehalten am 9. Dezember 1970

Der gerade beginnende Winter ist vielleicht ein rechter Anlaß, sich Gedanken über die Bedeutung tiefer Temperaturen für das Pflanzenleben zu machen. Wir leben ja in einer Zone, in der sich meist ein einschneidender Wechsel zwischen warmem Sommer und kaltem Winter abspielt. In Mitteleuropa trifft eine große Mannigfaltigkeit von Florenelementen, also Pflanzensippen verschiedener geographischer Herkunft, zusammen. Das Zusammenspiel der klimatischen und edaphischen Standortsfaktoren erlaubt nun ein mehr oder weniger gutes Gedeihen dieser Pflanzen.

Die Tatsache, daß wir in Mitteleuropa wiederholt an verschiedenen Pflanzenarten Frostschäden beobachten, zeigt an, daß auch hinsichtlich des Temperaturklimas ein pflanzlicher Standort nicht endgültig als gesichert gelten kann. Vielmehr gibt uns diese Tatsache einen Einblick in die Dynamik

der pflanzlichen Besiedelung. Neben Winterfrösten wirken sich nachhaltig Kälteeinbrüche in der Vegetationsperiode aus. Im Juni 1962 z. B. erfror bei einem Spätfrost in einigen Gebieten Nordwestdeutschlands ein Teil der neu ausgetriebenen Blätter der Buche und zahlreiche junge Blätter des Unterwuchses wie u. a. die Farne *Athyrium filix-femina* und *Dryopteris filix-mas*.

In der Kulturlandschaft spielt sich derartiges noch häufiger ab, nämlich infolge des Bestrebens der Menschheit, Kulturpflanzenenerträge noch an den äußersten Grenzen der Ökumene zu erzielen: Islands Klima z. B. ist zwar generell nicht als extrem kalt zu bezeichnen, die Nähe des Golfstromes mildert es beachtlich. Die Sommer sind allerdings kühl. Temperaturen über 20° C sind selten, das Mittel der wärmsten 3 Monate beträgt 10,5° C. Die Vegetationszeit reicht unter günstigen Umständen aus, um Kartoffeln zu ziehen.

Fröste sind aber während des ganzen Jahres möglich. Im August 1970 wurden in Nordisland sämtliche Kartoffelpflanzen in Senken und auf ebenen Flächen durch einen Frosteinbruch mit Temperaturen bis -10° C vernichtet. An steileren Hängen blieben die Kartoffelpflanzen unversehrt, da die Kaltluft abfließen konnte. Es ist also leicht vorstellbar, daß bei häufigerer Wiederholung von Frosteinbrüchen empfindlichere Pflanzen sich an solchen Standorten nicht mehr halten können und

wieder verschwinden, wenn z. B. nicht wie im Falle der Kulturpflanzen der Mensch immer wieder neue Anbauversuche macht und dabei widerstandsfähigere Sorten auswählt und erprobt.

Die Wissenschaft, die sich mit den grundlegenden Fragen der Wirkung zwischen Umwelt und Lebewesen beschäftigt, ist die Ökologie. Untersucht man Beziehungsgefüge aller Standortsfaktoren zu allen Lebewesen und dieser untereinander, so betreibt man Synökologie. Unser Augenmerk soll jedoch auf die Auswirkung von Standortsfaktoren gegenüber einzelnen Pflanzensippen gerichtet sein. Im Rahmen dieser Betrachtungsweise, d. h. der Autökologie, ist die Kenntnis der Grenzbereiche für die Existenz der Pflanzen, und die Frage, inwieweit sie an bestimmte günstige Bedingungen gebunden sind oder wie weit sie an extreme Bedingungen anpassungsfähig sind, seit langem von großem Interesse.

Durchmustern wir die europäische Pflanzenwelt nach der jeweiligen Anpassung an den Wechsel von warmer und kalter Jahreszeit so ergeben sich schon bezüglich der Morphologie und der Lebensform mannigfaltige Möglichkeiten, eine ungünstige Periode — sei es mit extremer Temperaturbelastung oder z. B. auch eine Trockenzeit — während ihres Lebens zu überdauern:

- 1) Die ganze Pflanze entzieht sich den ungünstigen Einflüssen durch Samenruhe. Diese Lebens-

form kann jedoch nur dort bestehen, wo die Vegetationsperiode für das Keimen und den vollständigen Entwicklungszyklus der Pflanze ausreicht. Es gibt daher im hohen Norden sehr wenige Annuelle.

- 2) Viele Pflanzen überdauern mit Rhizomen oder Zwiebeln im Schutze des Bodens (Geophyten).
- 3) In den Alpen finden sich ähnlich wie im hohen Norden besonders viele Pflanzenarten, die Rosetten oder Polster bilden. Die Blätter können, sofern sie vom Schnee geschützt werden, grün überwintern. Anderenfalls überdauern oberirdisch nur Überwinterungsknospen (Hemikryptophyten).
- 4) Die Mehrzahl unserer Laubbäume und Sträucher sind durch eine tropophytische Lebensweise an das Überwintern angepaßt, die empfindlichen Assimilationsorgane werden abgeworfen, die Achsenorgane und Knospen sind kältebeständig (Phanerophyten, Chamaephyten).
- 5) Unter den Arten der letzten beiden Gruppen sind allerdings einige auch in unserem Klimagebiet stets immer- oder wintergrün. Auch die Mehrzahl der Thallophyten bleibt im Winter wie im Sommer unverändert, sofern sie nicht eine Sporenruhe durchmachen. Diese Pflanzengruppen ziehen heute unsere Aufmerksamkeit besonders an:

Die Überwinterungsfähigkeit der überdauernden

Organe der Pflanze hängt nun davon ab, inwieweit sie indirekten und direkten Kältewirkungen gewachsen sind. Als indirekte oder mittelbare Wirkungen der Winterkälte ist z. B. die Frosttrocknis zu nennen. Wasserverluste bei mangelndem Nachschub infolge gefrorenen Bodens erfordern eine hohe Trockenresistenz der Pflanze. Weitere Wintereinwirkungen sind Schnee und Eisdruck, wodurch große mechanische Schäden in den Forsten angerichtet werden oder auch phytopathogene Erscheinungen auftreten wie Schneeschimmel (z. B. *Herpotrichia nigra* auf der Latsche). Demgegenüber bedeutet Resistenz gegenüber direkten Kälteeinwirkungen eine Reaktion auf Abkühlung unter den Gefrierpunkt und auf das Gefrieren in den Geweben. Diesem Zusammenhang wollen wir unser Hauptaugenmerk schenken. Zunächst sei kurz die Methode, die wir zur Bestimmung der Frostresistenz angewendet haben, erläutert.

Um vergleichbare, reproduzierbare Ergebnisse zu bekommen, wurde das Pflanzenmaterial unter definierten Bedingungen gefroren. Dies konnte aus technischen Gründen nicht am Pflanzenstandort durchgeführt werden. Wildmaterial mußte daher innerhalb weniger Stunden ohne wesentliche Änderung der Temperaturbedingungen ins Labor transportiert werden. Meistens wurden ganze Pflanzen oder doch große Teile davon eingesammelt und diese erst unmittelbar vor der

Frostung in gleichgroße Proben zerlegt. Es wurden Blätter, Blatteile, kleine Sprosse, Rhizome oder kleine Pflanzen untersucht. Je Temperaturstufe nahmen wir 5 bis 10 Proben, sie gelangten in einem Korb aus Kunststoffgaze, damit sie nicht die Wände des Kühlbehälters berühren konnten. Es standen pro Messung 6 Kühlbehälter zur Verfügung. Die Behälter befinden sich in Kühlbädern, die thermostatisierbar sind. Die Proben wurden trotz Luftumwälzung in den Behältern stets in einem Niveau untergebracht, so daß Temperaturschichtungseffekte ausgeschlossen blieben.

Die Temperaturverläufe in den Kühlbehältern und in den Pflanzengeweben registrierten wir kontinuierlich mit Hilfe von Cu-Konstantan-Thermoelementen. So konnte der Gefriervorgang verfolgt werden.

In den meisten Versuchen mit höheren Pflanzen kühlten wir mit einem Gradienten von 4°C/h auf die gewünschte Endtemperatur ab, hielten die Endtemperatur 2 Stunden konstant und erwärmten ebenfalls mit 4°C/h . Wir arbeiten neuerdings mit vollprogrammierbaren Kryostaten. Mit Hilfe der Regeltechnik wird ein geradliniger Abkühlungsverlauf erreicht.

Die parallelen Messungen der Kälteresistenz sind von 2 zu 2°C abgestuft. Eine Meßserie umfaßt also 10°C . Die Meßgenauigkeit lag bisher bei bis zu $0,5^{\circ}\text{C}$.

Bei Flechten wurde die Methodik der Frostung abgewandelt, worüber noch zu berichten ist.

Nach der Kältebehandlung kamen die Pflanzenproben in feuchte Kammern und wurden im Gewächshaus oder Kulturräumen je nach Material zwischen 2 und maximal 6 Wochen nachkultiviert. Während der Nachkulturzeit wurde in kurzen Abständen der Schädigungsgrad der Proben festgestellt.

Als Kriterium für solche Bonitierungen diene hauptsächlich das Ausmaß der sich bildenden Nekrosefelder auf den Blättern. Es wurde die geschädigte Fläche (meist schwarz erscheinend) in % der Gesamtblattfläche berechnet.

Als vitale Resistenzgrenze definieren wir die Temperatur, bei der 10—20% der Blattfläche geschädigt worden ist. Dieser Schädigungsgrad war leicht feststellbar und während der Nachkultur sehr beständig.

Nun ein Beispiel: Setzt man die Wedel des Blasenfarms (*Cystopteris fragilis*) und andererseits des Rippenfarms (*Blechnum spicant*), also von 2 einheimischen Farnarten im Spätherbst einer Temperatur von -10° C aus und vergleicht die Reaktionen der Blätter: die Blätter gefroren jeweils hart. Die Eisbildung war auch anhand der Temperaturkurven in den Geweben erkennbar. Nach dem Auftauen waren Blätter von *Blechnum spicant* frisch

grün und die von *Cystopteris fragilis* braunglasig, also abgestorben.

Die eine Farnart ertrug also die Eisbildung in ihren Geweben, die andere nicht. Der Blasenfarn überwintert, nachdem die Blätter im Herbst eingezogen sind, lediglich mit dem Rhizom teils unterirdisch, teils oberirdisch. Der Erdsproß kann Temperaturen bis -12°C ohne Schaden ertragen. *Cystopteris fragilis* ist ein sommergrüner Farn (Abb. 1).

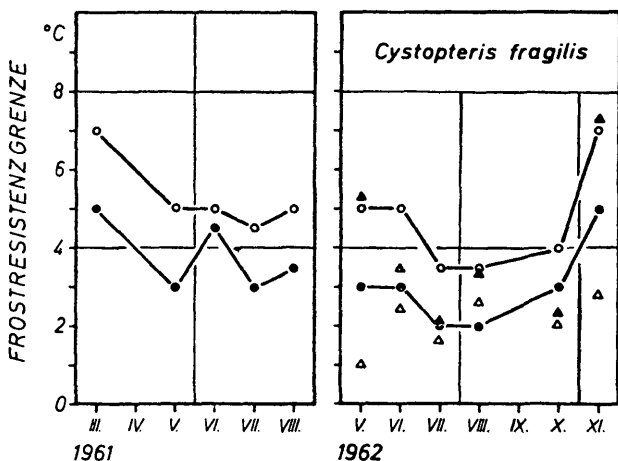


Abb. 1: Verlauf der Frostresistenzgrenze während der Vegetationszeit von *Cystopteris fragilis* (● vitale Resistenzgrenze entsprechend einer Temperatur, die im Mittel 10% des Blattes schädigt; ○ letale Resistenzgrenze entsprechend einer Temperatur, die 90% des Blattes schädigt; ▲ Unterkühlungs- und △ Ausfrierstemperaturen der Blattgewebe).

Eine ebenfalls sommergrüne Farnart, deren Wedel keine Eisbildung ertragen kann, ist *Athyrium filix-femina*, die in unseren Wäldern häufig vorkommt, aber auch in den Tropen verbreitet ist. Im Dezember 1961 beobachteten wir in Hessen auf

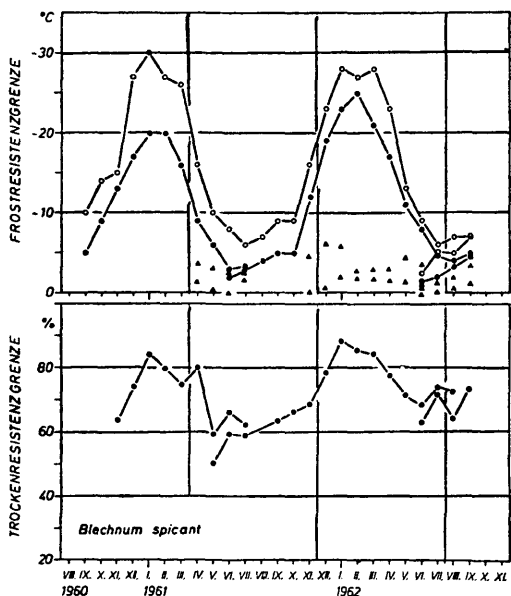


Abb. 2: Jahresgänge der Frost- und Trockenresistenzgrenzen von *Blechnum spicant* (● vitale Resistenzgrenze; Temperatur die 10% des Blattes schädigt; ○ letale Resistenzgrenze, Temperatur, die 90% des Blattes schädigt; ◄ Unterkühlungs- und △ Ausfrieretemperaturen der Blattgewebe; Untersuchungen in monatlichen Abständen).

dem Hohen Meißner an Stellen, wo durch unterirdisches Schwelen eines Braunkohlenflözes warme Dämpfe entstehen, also auch im Winter ein mildes Mikroklima herrscht, daß *Athyrium filix-femina* frisch belaubt war — allerdings mit gedrunghenen Wedeln. In der weiteren Umgebung waren die Wedel des Waldfarnes längst abgestorben.

Hieraus ist erkennbar, daß bei Farnen die Bereitschaft zur Winterruhe, die sich bei laubabwerfenden Bäumen im Herbst frühzeitig ankündigt, nicht a priori einzutreten braucht.

Zurück zu *Blechnum spicant* (Abb. 2). Diese Farnart zieht im Winter die Wedel nicht ein. Sie sind eisresistent. Wir konnten das Frostresistenzverhalten während des ganzen Jahres verfolgen. Die vitale Kälteresistenz nimmt im Winter immer stärker zu, findet im Januar ihr Maximum bei ca. -25° C und fällt zum Frühjahr hin wieder ab. Verfolgen wir den Jahreslauf der Kälteresistenz nun, indem wir die Temperaturen, bis zu denen die Blätter unterkühlt werden konnten, und die der Eisbildung, so wird ersichtlich, daß im Frühjahr die Blätter eisempfindlich waren und erst im Laufe des Frühherbstes sich die Temperatur der Frostresistenz von der der ersten Eisbildung entfernte. Im Herbst erlangt folglich eine wintergrüne Farnart im Gegensatz zur sommergrünen eine Resistenz gegen Eisbildung. Sie kann sich also „abhärten“.

Nun sind keineswegs alle winter- und sommergrünen Pflanzenarten härtbar: Unter den mediterranen Immergrünen vermag z. B. der Ölbaum, *Olea europaea*, wie LARCHER feststellte, keine Eisresistenz zu entwickeln. Zwar ließen sich die Blätter bis -11° C ohne Schaden abkühlen, sobald sich aber Eis darin bildete, starben sie ab, es ergab sich ein Verhalten wie bei der sommergrünen *Cystopteris fragilis*. — Schon aus diesem Grunde können Ölbäume in unserem Klimabereich nicht kultiviert werden.

Der Grad der Härbarkeit ist für die ökologische Charakterisierung wintergrüner Pflanzensippen bedeutungsvoll. Wir untersuchten z. B. auf einer forstlichen Provenienzfläche einen Douglasienbestand (*Pseudotsuga menziesii*), in dem sich gleichaltrige Bäume, verschiedener geographischer Herkunft befinden und bestimmten im Jahresgang die Frostresistenz von letztjährigen Zweigproben gleicher Insertionshöhe und Exposition:

Von den 10 untersuchten Herkünften sollen hier besonders 2 in Betracht gezogen werden: Nämlich eine bläulich benadelte Rasse *Glauca*, genannt „Beulah“, und eine grünbenadelte Rasse, *Viridis*, genannt „Howe Sound“.

Während der Winterzeit (von November bis April) bestand zwischen den Jahresläufen der vitalen Resistenzgrenzen und den klimatischen Tempe-

raturminima der jeweils vergangenen 14 Tage am Standort eine gesicherte Korrelation (Abb. 3). „Beulah“ erlangte allerdings zu einem wesentlich früheren Zeitpunkt eine erhöhte Resistenz als die

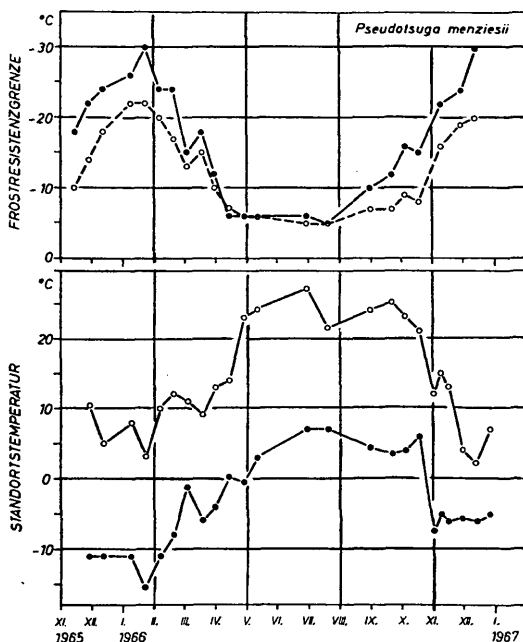


Abb. 3: Jahresgänge der vitalen Frostresistenzgrenzen von *Pseudotsuga menziesii* (—●— Herkunft Beulah; ---○--- Herkunft Howe Sound) und Verlauf der Temperaturmaxima und -minima während der Zeit von 14 Tagen bis zur jeweiligen Probenentnahme und Resistenzbestimmung.

Herkunft „Howe Sound“, nämlich lange ehe Fröste im Gebiet beobachtet worden waren. Die „Howe-Sound“-Douglasien härteten sich erst merklich, als die Standorttemperaturen unter den Nullpunkt gesunken waren. Das Frostresistenzmaximum im Mittwinter von „Beulah“ war bis zu 10 Grad C höher als das der anderen Herkunft. Bei der Enthärtung im Frühjahr verlor allerdings „Beulah“ relativ schneller an Widerstandsfähigkeit als die weniger winterharte „Howe Sound“.

Aus einer Reihe von Untersuchungen ist bekannt, daß sich in den Blattorganen wintergrüner Pflanzen der Zuckergehalt im Jahresverlauf ähnlich verändert wie die Frostresistenz. Bei isolierten Blattchloroplasten konnte auch nachgewiesen werden, daß sie gegen Gefrieren durch Hinzufügen von Zucker widerstandsfähiger wurden. Um nähere Kenntnisse über die physiologischen Unterschiede der beiden Herkünfte zu erlangen, haben wir parallel zur Frostresistenz den Gehalt von 3 Zuckerarten quantitativ im Jahresverlauf in den jüngsten Nadeljahrgängen bestimmt: Raffinose, Saccharose und Fructose.

Die Jahresgänge der Zuckerspiegel waren nur grundsätzlich gleichsinnig. Eine mehr oder weniger enge Beziehung zum Verlauf der Frostresistenzgrenze zeigte sich hinsichtlich des Raffinose-Gehaltes (Abb. 4). Ein ähnliches Verhalten hat PARKER 1962 in Rinden einiger Baumarten be-

obachtet. Bei den beiden Douglasienherkünften war das Trisaccharid im Sommer teilweise kaum nachweisbar, es stieg zum Winter hin steil an. Das Maximum der frosthärteren Herkunft war deutlich höher als das der empfindlicheren. Auffallend war, daß das winterliche Maximum sich einen Monat vor dem der Frostresistenz eingestellt hatte. Dem ersten Frostresistenzanstieg im August ging im Vergleich hierzu keine spürbare Raffinoseanhäufung voraus. Die empfindlichere Douglasienher-

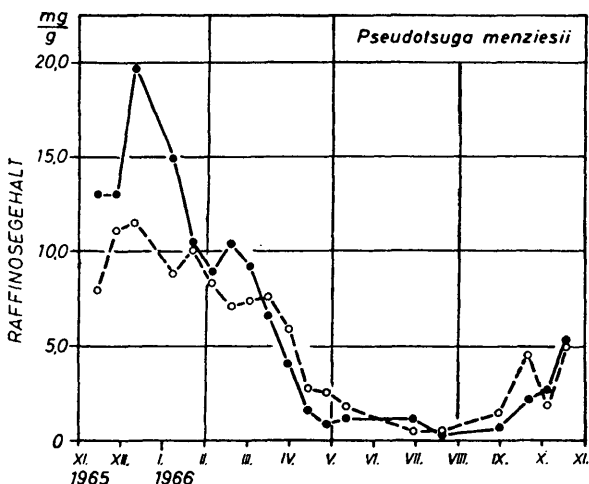


Abb. 4: Jahresgänge des Raffinosegehaltes in mg/g Trockengewicht letztjähriger Nadeln von *Pseudotsuga menziesii*. (—●— Herkunft Beulah; --O-- Herkunft Howe Sound).

kunft zeigte in den warmen Monaten einen etwas höheren Raffinosespiegel als die widerstandsfähigere. Der Saccharose- und Fructosegehalt der Nadeln war mit der Frostresistenz der Douglasientriebe nicht enger korreliert. Im allgemeinen war trotz größerer Schwankungen der Zuckerspiegel der gegen Frost widerstandsfähigeren Herkunft „Beulah“ stets deutlich höher als der der Herkunft „Howe Sound“. Somit ergab sich zwar keine strenge Parallelität zwischen Zuckergehalt und Frostresistenz, was unmittelbar auf eine ursächliche Beziehung hätte schließen lassen können, sondern nur ein grober Unterschied zwischen zuckerreicher resistenter Herkunft und zuckerärmerer weniger resistenter Herkunft.

Wir haben also zwei verschiedene ökologische Reaktionsformen vor uns: Die schwerer härtbare Douglasie könnte leicht plötzlichen Herbstfrösten zum Opfer fallen. Im Frühjahr hingegen ist sie infolge ihrer etwas geringeren Enthärtungstendenz der anderen geringfügig überlegen. Die Kenntnis dieses Verhaltens ist für die Forstwirtschaft wichtig. Das Saatgut der im Herbst und Winter so resistenten Herkunft „Beulah“ stammte von Mutterbäumen, die in Colorado in 2400 m Höhe beheimatet sind. Die Samen der empfindlichen Rasse stammen von Beständen von der Küste Britisch Columbiens (100 m über NN.). Nicht nur wegen ihres Aussehens sondern auch nach

ihrer Frostresistenz waren diese Douglasienrassen deutlich unterscheidbar. — Zwar waren diese Herkünfte besonders gegensätzlich, es ergaben sich aber auch bei stärker benachbarten Provenienzen deutliche Unterschiede.

Ähnliche Resistenzunterschiede wurden auch bei Populationen nahe verwandter Farnarten an einem natürlichen Standort, also unter gleichartigen Boden- und Klimaverhältnissen, gefunden. Das Resistenzverhalten ist also artspezifisch fixiert und mithin bedingender Faktor für die Verbreitung.

Voraussetzung für das Vorkommen von Farnen sind die ökologischen Ansprüche ihres Gametophyten. Über das Resistenzverhalten von Prothallien war bisher sehr wenig bekannt. Da die meisten Farnarten im Sommer und Herbst sporulieren und Sporen bei günstigen Feuchtigkeitsbedingungen innerhalb weniger Tage keimen, war zu erwarten, daß sie in einem meist noch jungen Stadium in den Winter kommen.

Im Experiment erwiesen sich die mit Lebermoosthalli vergleichbaren Gametophyten vom natürlichen Standort während des Winters ziemlich frostbeständig. Auch eine künstliche Frosthärtung kultivierter Prothallien war möglich. Besonders hervorzuheben ist, daß auch bei sommergrünen Farnen, deren Sporophytenblätter nicht härtbar sind, der Gametophyt eine merkliche Frostresistenz entwickelte. (Tabelle 1). Es ergibt sich also bei der-

Tabelle 1: Vergleich der Frostresistenzmaxima von Sporophyten und Gametophyten europäischer Farne (Temperaturen in °C, die leichte / starke Schädigungen hervorrufen)

Sporophyt		Gametophyt
sommergrün:		wintergrün:
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	—3/—4	—12/—14
<i>Cystopteris fragilis</i>	—5/—7	—14/—22
<i>Athyrium filix femina</i>	—2/—3	—16/—26
wintergrün:		
<i>Asplenium trichomanes</i>	—16/—26	—12/—24
<i>Dryopteris dilatata</i>	—17/—26	—14/—24

selben Erbmasse ein unterschiedliches Resistenzverhalten der einzelnen Generationen. — Dabei ist der Gametophyt auch im Winter keinesfalls mit einer Dauer- oder Ruheform zu vergleichen.

In diesem Zusammenhang berühren wir das in der Resistenzforschung immer wieder in Betracht gezogene Problem des Ruhezustandes der Pflanzen im Winter. Zweifellos machen viele Pflanzen eine inaktive Phase durch. Einige Koniferenarten lassen aber auch im Winter, während sie eine hohe Frosthärte besitzen, bei milderem Wetter eine CO₂-Assimilation erkennen. Ihr Stoffwechsel liegt also nicht völlig still. Für die Erhöhung der Frostresistenz im Winter kann somit die Winterruhe nicht als primäre Ursache angesehen werden, höchstens als ein Begleitumstand.

Flechten, jene Doppelorganismen aus Pilz bzw. Mycobiont und Algen bzw. Phycobiont, entfalten ihre größte Aktivität in unseren Breiten während der kühlen und feuchten Abschnitte des Jahres, auch im Winter, wie dies SCHULZE und LANGE bei *Hypogymnia physodes* im Freiland nachgewiesen haben. Noch bei -6° C hatte diese positive Stoffbilanz. *Cladonia convoluta*, eine andere Flechtenart, zeigte sogar noch bei -22° C meßbare CO_2 -Aufnahme, also wohl Photosynthese-Aktivität, wie LANGE feststellen konnte.

Die Kälteresistenz der Flechten, über die ich Ihnen nun berichten möchte, übertraf die der meisten bisher untersuchten Pflanzenarten.

Zur Bestimmung ihrer Frostresistenz kühlten wir die voll eingequollenen Thalli mit einem Gradienten von 15 Grad pro Stunde ab, ließen die Endtemperatur (-10 , -20 , -30 , -50 , -78° C) 24 Stunden bzw. (-196° C) 6 Stunden einwirken und erwärmten mit demselben Gradienten. Diese Kältebehandlung nannten wir „stufenweise Frostung“. — Eine „direkte Frostung“ bedeutete, daß die Thalli unmittelbar der Endtemperatur für 6 bzw. 24 Stunden ausgesetzt wurden. Da bei Flechten die meisten Vitalitätskriterien versagen und selten Nekrosen erkennbar werden, wurde zur Bestimmung des Lebenszustandes nach der Kältebehandlung und weiterhin 2 bis 4 mal in Wochenabständen im URAS der apparente CO_2 -Gaswechsel

gemessen und mit dem vor der Kältebehandlung gewonnenen Wert dieser Probe verglichen. Mit Hilfe dieses Ultrarotgasanalysators wird über die Absorption von infraroter Strahlung aus einer konstanten Infrarot-Strahlungsquelle der CO_2 -Gehalt der Luft oder eines beliebigen Gases gemessen.

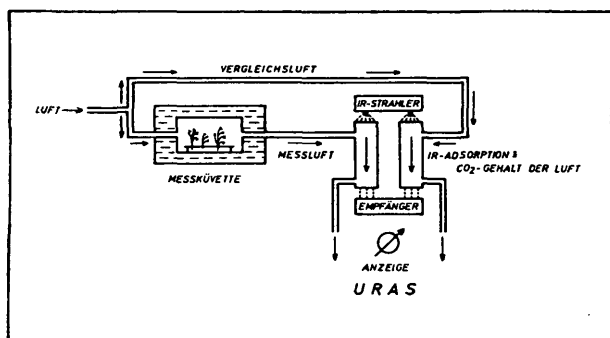


Abb. 5: Schema zur Gaswechselformung mit dem Ultrarotabsorptionsschreiber.

Wir analysierten nach dem Differenzverfahren (Abb. 5), d. h. wir verglichen zwischen Luft aus der Atmosphäre und jener, die durch eine Kuvette mit dem Untersuchungsobjekt gezogen wurde und registrierten dann eine CO_2 -Anreicherung, wenn das Untersuchungsobjekt CO_2 abgab (Atmung) oder eine CO_2 -Verminderung, wenn die Testpflanze CO_2 assimilierte.

Die gemessenen Werte der Dunkelatmung und apparenten Photosynthese sind jedoch komplexe

Reaktionen der Flechte: Einmal handelt es sich bei Flechten um 2 Symbiosepartner, die auf denselben Reiz zweifellos unterschiedlich reagieren könnten. Es wäre also zwischen einer Atmung des Mycobionten und der des Phycobionten zu unterscheiden. Andererseits ist zwar die Photosyntheseleistung spezifisch für den Phycobionten, doch wissen wir nicht, wie hoch der reelle Betrag ist. Messen wir also eine nach Kältebehandlung niedrige apparente Photosynthese, kann dies an einer Schwächung des Photosyntheseapparates liegen, wenn die CO_2 -Abgabe gleichzeitig unverändert ist, oder dies ist dadurch bedingt, daß die Flechte viel CO_2 abgibt, die reelle Photosynthese aber normal bleibt. Um also den gesamten, den reellen Betrag der CO_2 -Aufnahme, die Bruttophotosynthese zu erfassen, müssen wir folglich prüfen, wie groß die CO_2 -Abgabe im Licht ist.

Nach unseren Versuchen mit Thalli und isolierten Flechtenpartnern von *Lobaria pulmonaria* und mit dem auf Agar angezogenen Pilz von *Cladonia rangiferina* haben die Mycobionten den größten Anteil an der Dunkelatmung der Flechte. Im Licht war die CO_2 -Abgabe der Mycobionten um 31 bzw. 50% niedriger als im Dunkeln. Über das Verhalten der Algen können nur Vermutungen angestellt werden. Aus der Literatur ist zu entnehmen, daß viele einzellige Algen nur eine sehr geringe Photorespiration besitzen. — Ein für die

Berechnung der Bruttphotosynthese einzukalkulierender CO_2 -Betrag ist wohl sehr niedrig und wird hier vernachlässigt. Die CO_2 -Abgabe der Flechten im Licht wurde nun näherungsweise mit 50% der Dunkelatmung angenommen und mit diesem Wert die Bruttphotosynthese berechnet.

Cladonia rangiferina, die Rentierflechte, eine in Mitteleuropa recht häufige Art, die am Hohen Meißner in Hessen gesammelt wurde, erholte sich hinsichtlich der Bruttphotosynthese sehr rasch nach solchen Kältebehandlungen, die sich auch

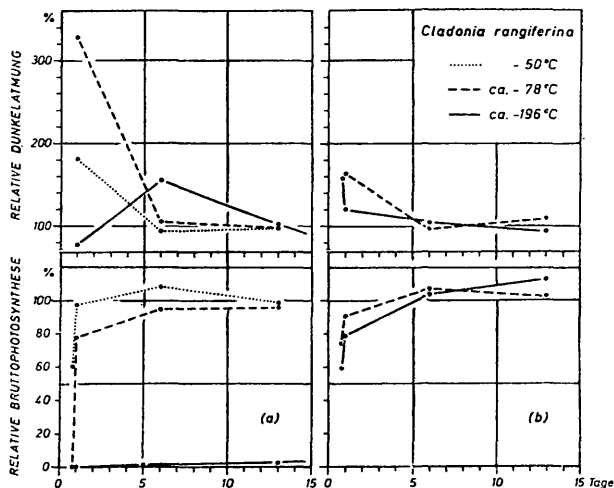


Abb. 6: Dunkelatmung und Bruttphotosynthese (in % des Ausgangswertes vor der Frostung) von *Cladonia rangiferina* nach direkter (a) bzw. stufenweiser (b) Frostung.

später nach einer mehrwöchigen Nachkultur als nicht schädigend erweisen sollten. Nach einer stufenweisen Frostung auf -78° bzw. -196° C (Abb. 6) sank die reelle Photosynthese nur vorübergehend unter den Normalwert ab. Die Atmung war in beiden Fällen nach der Kältebehandlung kurzfristig stark erhöht, normalisierte sich während der Nachkultur ebenso schnell.

Nach direkter Abkühlung auf -50° C und -78° C wurde die Photosyntheseleistung der Flechten ebenfalls kaum beeinträchtigt. Erst nach Behandlung mit flüssigem Stickstoff fiel die reelle Photosynthese ganz ab und stieg selbst während einer 28tägigen Nachkulturzeit nur noch auf 10 bis 15% an. Die Atmungsreaktion war weitaus stärker als nach stufenweiser Frostung.

Wir untersuchten insgesamt 13 Flechtenarten auf diese Weise. 10 ertrugen die stufenweise Abkühlung im feuchten Zustand auf -196° C und mindestens eine direkte Abkühlung auf -78° C ohne Schädigung, unabhängig davon, ob sie aus der Antarktis, Mitteleuropa oder Neuseeland, oder aus warmen Klimaten stammten, (Tab. 2) wie etwa *Ramalina maciformis* aus der israelischen Wüste Negev. Die tiefste bisher dort gemessene Temperatur hat -7° C betragen.

Es ist zu betonen, daß alle Arten im wassergesättigten, also nicht etwa im lufttrockenen Zustand

Tabelle 2: Kälteresistenz einiger ausgewählter Flechtenarten verschiedener Herkunft (Temperatur in °C, bei der die Thalli noch nicht geschädigt wurden)

Herkunft	Art	keine Schädigung nach Frostungen	
		direkt bis °C	stufenweise bis °C
Antarktis	<i>Xanthoria elegans</i>	—196	—196
	<i>Umbilicaria decussata</i>	— 78	—196
Mitteleuropa	<i>Cladonia rangiferina</i>	— 78	—196
	<i>Lobaria pulmonaria</i>	— 78	—196
Neuseeland	<i>Usnea capillacea</i>	— 78	—196
	<i>Sticta marginifera</i>	— 30	— 50
Mittelmeergebiet	<i>Ramalina maciformis</i>	— 78	—196
	<i>Cladonia convoluta</i>	— 50	— 50
Argentinien (Berglagen ca. 1.600 m)	<i>Cora pavonia</i>	—	— 78
	<i>Sticta kunthii</i>	—	— 78

untersucht worden waren. Fast alle Untersuchungen wurden im Herbst oder im Frühjahr vorgenommen. Die Flechten hatten sich also keinesfalls einer Winterhärtung unterzogen, außer *Umbilicaria vellea*, die wir auch im Winter untersucht haben.

Auch in einer anderen Versuchsreihe widerstanden 14 von 22 Flechtenarten die tiefste angewendete Temperatur von —78° C ohne Schaden. 5 der dabei ungeschädigten Arten stammten aus Argentinien und sind fast ausschließlich in tropischen und subtropischen Gebieten beheimatet. In Anbetracht

dieser Ergebnisse kann man eine derart hohe Resistenz gegen Temperaturen, die auf der Erde unter natürlichen Bedingungen meistens irrelevant sind, für eine spezifische Eigenschaft vieler dieser symbiotischen Organismen halten.

Denn soweit bisher bekannt ist, zeigen viele Asco- und Basidiomycetenarten und auch frei lebende Algen (vgl. BIEBL) im wassergesättigten Zustand eine wesentlich geringere Resistenz gegen tiefe Temperaturen als die genannten Flechten. Viele Flechten sind daher vorzüglich befähigt, als Vegetationspioniere extreme Standorte zu besiedeln.

In Tirol zählte ARNOLD oberhalb von 3400 m noch 100 Flechtenarten. Im Himalaya dringen einige Krustenflechten bis 6200 m vor. Nunataker in Grönland sind mit Flechten besiedelt. Eine *Parmelia*-Art erreicht in diesen nördlichen Breiten sogar 1600 m Höhe. In der Antarktis überwiegen mit Abstand die Flechten in der Pflanzenwelt. Nach AHMADJIAN finden sich dort 350 Flechtenarten, aber nur 75 Pilz-, 75 Moos- und nur 2 Arten höherer Pflanzen. Im 4700 m hohen „Königin Maud-Gebirge“ bei 86° südlicher Breite wurden 1934 auf der BYRD-Expedition noch 7 Flechtenarten gefunden. Das Vorherrschen der Flechten in solch extremen Bereichen der Erde läßt sich sehr anschaulich mit Hilfe des Flechtenkoeffizienten nach MATTICK darlegen. Dies ist die Zahl der

Tabelle 3: Flechtenkoeffizient (nach MATTICK):
 Quotient aus der Zahl der Flechtenarten und der Zahl
 der Blütenpflanzenarten

Land	Koeffizient
Schweden	0,95
Island	1,00
Spitzbergen	3,50
Antarktis	175,00

Flechtenarten bezogen auf die Zahl der Gefäßpflanzenarten (Tab. 3). Je größer die Polhöhe ist, desto stärker überwiegen die Flechten.

Es gibt allerdings auch einige Flechtenarten, die weit weniger resistent sind. Als relativ empfindlich erwies sich *Roccella fucoides*, deren Thalli nach direkter und stufenweiser Kühlung schon bei -20°C geschädigt wurden (Abb. 7). Die Verbreitung dieser Flechte ist offensichtlich durch ihre Kälteresistenz bedingt. Das Areal erstreckt sich nur auf die Küstensäume des Mittelmeergebietes und des Atlantiks in Westeuropa, also über ein außerordentlich mildes Klimagebiet.

Flechten sind poikilohydre Organismen, d. h. sie passen ihre Eigenfeuchte jeweils der der Umgebung und der ihres Substrates an. Alle bisher untersuchten Arten können bis zu einem Restwassergehalt unter 10% des Frischgewichtes, also sehr weitgehend austrocknen. Wie LANGE feststellen konnte, ertragen sie diesen Zustand unterschied-

lich lange Zeiten. Je nach Standort tritt eine solche Trocknung der Thalli unter natürlichen Bedingungen mehr oder weniger häufig ein. Im angetrockneten Zustand überstehen alle Flechten selbst *Roccella fucoides*, die zwar nur eine kurze Austrocknungsperiode erträgt (womit sich Parallelen zur Frostresistenz ergeben) eine Kältebehandlung im flüssigen Stickstoff ohne jeden Schaden.

Es wird in diesem Zusammenhang eine Abhän-

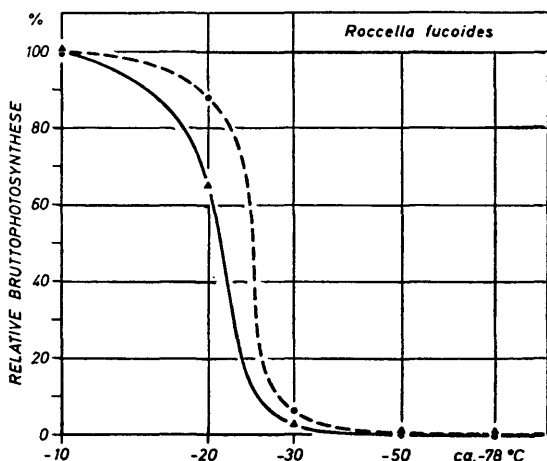


Abb. 7: Bruttphotosynthese in % des Normalwertes als Anzeiger für die Vitalität der Flechte *Roccella fucoides* nach stufenweiser (---●) und direkter (—▲) Frostung auf Temperaturen zwischen -10 und -78°C .

gigkeit der Kälteresistenz vom Wassergehalt der Pflanzen erkennbar. Ist kein Wasser in den Geweben, so ist die Temperatur ohne schädliche Wir-

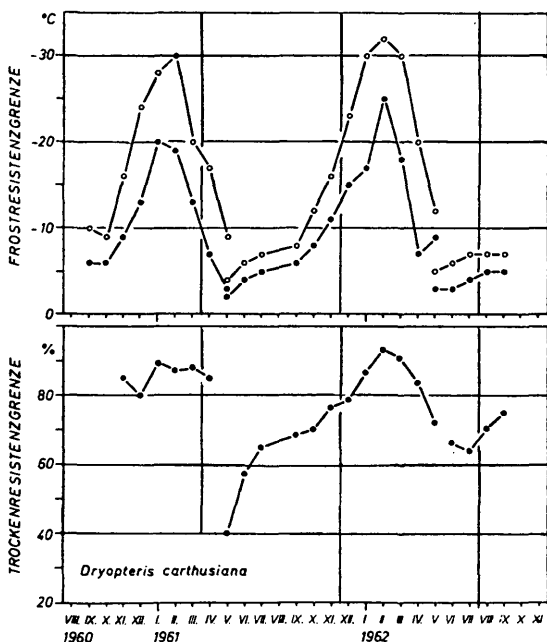


Abb. 8: Jahresgänge der Frost- und Trockenresistenz von *Dryopteris carthusiana* (vgl. Abb. 2).

kung. Je mehr Wasser aus der Pflanze entfernbar ist, desto widerstandsfähiger gegen Kälte muß sie sein. Folglich wird bei sogenannten homoiohyden Pflanzen im Winter, sobald die Pflanzen eisresi-

stent sind, soviel Wasser ausfrieren dürfen, bis die Pflanze die Grenze ihrer Austrocknungsfähigkeit erreicht hat.

Vergleicht man die Jahresgänge der Frost- mit denen der Austrocknungsresistenz z. B. bei *Dryopteris carthusiana* so ergeben sich deutliche Parallelen (Abb. 8). Im Frühjahr lag das kritische Sättigungsdefizit bei 30%, während des Sommers zwischen 60 und 70 und im Winter bei über 90%. Im Frühjahr sank die Resistenzgrenze steil ab.

Vergleicht man entsprechende Jahresgänge bei *Polypodium vulgare* (Abb. 9), so zeigt sich schon im Sommer ein steiler Anstieg der Austrocknungsresistenz. Im Winter wird das Resistenzniveau nur noch wenig weiter angehoben. Diese Farne sind nun nahezu so widerstandsfähig wie die meisten Flechtenarten. Sie können ebenfalls einige Tage lang trocken verharren, ohne geschädigt zu werden. Das hohe Niveau der Trockenresistenz blieb auch im Frühjahr erhalten, während die Frosthärte rapide abnahm. Man kann also vom Jahresverlauf der Austrocknungsresistenz einer Pflanzensippe nicht immer unmittelbar auf die Höhe ihrer Frostresistenz schließen.

Die maximale Frostresistenz von *Polypodium vulgare* betrug -24°C , eine im Vergleich zu der der meisten Flechten recht niedrige Resistenz. Noch größer ist der Unterschied zu den Flechten bei der Gesneriacee *Ramonda myconi*, einer balkanischen

Felspflanze, deren Blätter ebenfalls zu jeder Jahreszeit nahezu vollständig austrocknungsfähig sind. *Ramonda myconi* ist zu den wenigen poikilohydran Kormophyten zu zählen. Unter Freilandbedingungen erlangten die Blätter im Winter nur eine maximale Frostresistenz von -9°C , wenn sie im frischen Zustand gefroren worden waren.

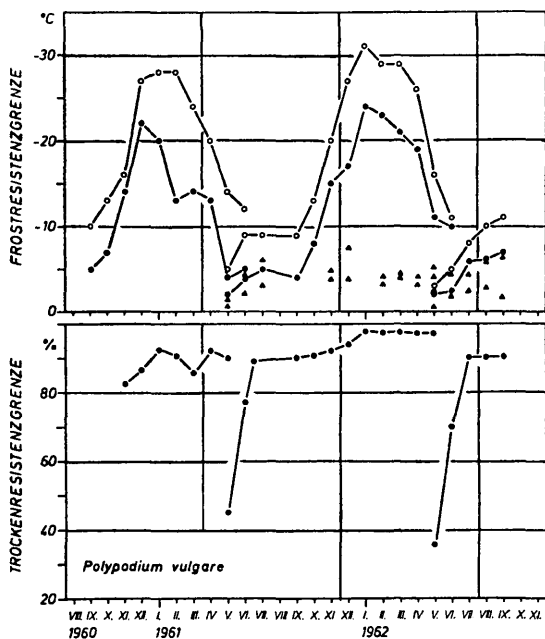


Abb. 9: Jahresgänge der Frost- und Trockenresistenzgrenze von *Polypodium vulgare* (vgl. Abb. 2).

Beseitigte man das Wasser aus den Blättern vor dem Gefrieren, so ließ sich die Kälteresistenz weit über das artspezifische winterliche Maximum hinaus erhöhen. Für denselben Betrag einer Kälte-

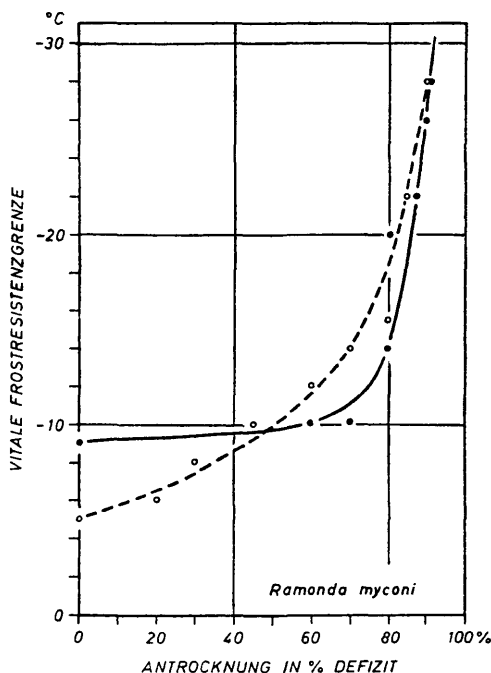


Abb. 10: Vitale Kälteresistenzgrenze (Temperaturen, die 10% Schädigung hervorrufen) in Abhängigkeit vom Wassergehalt der Blätter von *Ramonda myconi* im Sommer (---o--) und im Winter (—●—).

resistenzsteigerung mußten die Blätter im Winter stärker angetrocknet werden als im Sommer. (Abb. 10).

Völlig ausgetrocknete Blätter von *Ramonda myconi* beeinträchtigte ein 6stündiger Aufenthalt im flüssigen Stickstoff überhaupt nicht. Nach dem Wiedereinquellen war ihre Photosynthese wie bei den Flechten innerhalb weniger Stunden wieder normal.

Hinsichtlich der Kälteresistenz im gesättigten Zustand wäre für *Ramonda myconi* wie auch für *Roccella fucoides* und einige Farnarten im Winter zu folgern, daß zwar potentiell alles Wasser ausfrieren könnte, der Frosttod also nicht durch die Wasserbindung im Eis als solche eintreten könnte.

Zur Erläuterung der Wirkungen des Gefrierens und Auftauens sei hier folgender Versuch durchgeführt:

Bei der Wüstenflechte *Ramalina maciformis*, die eine stufenweise Kältebehandlung bei -196°C ohne Schaden ertrug, durch eine direkte Kältebehandlung aber erheblich geschädigt wurde, variierten wir die Gradienten des Abkühlens und des Erwärmens.

Die direkte Kältebehandlung bei -196°C wirkte stets dann schädigend, wenn die Thalli danach in Luft bis $+10^{\circ}\text{C}$, der üblichen Kultur-

temperatur, erwärmt wurden, sei dies stufenweise oder direkt. Es trat aber keine Schädigung ein, wenn die Thalli aus dem flüssigen Stickstoff kommend sofort in ein Wasserbad von $+34^{\circ}\text{C}$ getaucht wurden, um eine rasche Erwärmung zu erlauben. War die Erwärmung langsamer, also stufenweise Erwärmung oder Vorgabe einer Temperatur von nur -10°C , dann konnten die Thalli auch durch anschließendes Eintauchen in warmes Wasser nicht vor Schädigung bewahrt werden. Bei der raschen Abkühlung konnte das Wasser nicht aus den Zellen entweichen, es erstarrte also intrazellulär, aber unterhalb -125°C nicht mehr kristallin sondern amorph, es verglaste (Vitrifikation). Konnte das vitrifizierte Wasser durch sehr rasche Erwärmung sofort wieder in die flüssige Phase überführt werden, so wurden die plasmatischen Strukturen nicht beschädigt; wurde langsamer erwärmt, so ging das amorphe Eis in kristallines über, wodurch die Zellen getötet wurden. Kühlt man die Flechten langsam ab, so wurden sie bei keiner Art des Wiederaufwärmens geschädigt. Das Wasser konnte nämlich bei der Abkühlung nach und nach aus der Zelle austreten und extrazellulär gefrieren.

Es ist also bei Pflanzen, die zwar eine hohe Entwässerung ertragen können, aber dennoch nicht sehr kälteresistent sind, anzunehmen, daß bei ihnen die Art des Wasserentzuges von entscheidender Bedeutung ist. Möglicherweise bildet sich

bei *Roccella fucoides* oder bei *Ramonda myconi*, auch wenn das Wasser nicht sehr rasch gefriert, Eis innerhalb des Protoplasten. Dies könnte einerseits geschehen, wenn die Eisbildung sich zu rasch zum Protoplasten hin fortsetzt, oder es könnte auch die Membranpermeabilität nicht ausreichen, um stets die der Temperatursenkung entsprechende Wassermenge nach außen zur Eisbildung nachzuliefern, so daß sich in der Zelle der Zellsaft nicht rasch genug konzentriert und ausfriert. Für die letzte Auffassung spricht, daß die Mehrzahl der sehr kälteresistenten Flechten eine hohe Membranpermeabilität, vermutlich bedingt durch den Gehalt an Flechtensäuren, besitzt. Möglicherweise liegt die Ursache darin, daß die Permeabilität noch bei tiefen Temperaturen aufrechterhalten wird. Hier müßten weitere Untersuchungen Klarheit schaffen. Es sei hier nur auf Befunde von LYONS und Mitarbeitern hingewiesen, wonach die Mitochondrienmembranen kälteresistenter Pflanzen durchgängiger waren, weil sie in erhöhtem Maße ungesättigte Fettsäuren enthielten. Durch Besprühen mit ungesättigten Fettsäuren konnte KUIPER die Wasseraufnahme von Bohnenwurzeln erheblich steigern und mit derselben Substanz, nämlich Decenyl-Bernsteinsäure die Kälteverträglichkeit blühender Obstzweige um 6° C erhöhen. Unsere Versuche mit dieser Substanz waren bei *Ramonda* und auch bei *Roccella* bisher erfolglos.

Wir sehen uns nun von einer artvergleichenden Betrachtung ausgehend wieder vor einer Erörterung der Ursachen der Frostresistenz. Eine umfangreiche Literatur widmet sich dieser Fragestellung. Neben den rein physikalischen sind biochemische Erscheinungen verschiedener Art in Betracht zu ziehen (WEISER). Man nimmt die Einwirkung von bestimmten Proteinen, von Kohlenhydraten oder z. B. auch eine Veränderung des Reduktionspotentials an. Unser Verständnis des ökologischen Frostresistenzverhaltens würde sich sehr vertiefen, wenn wir aus dem Stadium der Hypothesen über die Ursachen der Frostresistenz hinaus kämen und nunmehr vergleichend darlegen könnten, aufgrund welcher spezifischen stoffwechselphysiologischen oder strukturellen Eigenschaft diese oder jene Pflanzenart so oder so kälteresistent ist. Wir werden nicht erwarten können, daß die Kälteresistenz der Pflanzen nur durch einen einzigen physiologischen Prozeß bei allen Pflanzen in der gleichen Weise gesteuert wird. Wir zählten eingangs einige Lebensformen der Pflanzen auf, die ihnen in verschiedener Weise das Überwintern ermöglichen. Für die gesamte Pflanzenwelt entspricht es einer von STOCKER, einem der Begründer der experimentellen Ökologie, formulierten Regel, daß die Mannigfaltigkeit der morphologischen Gestaltung und des physiologischen Geschehens größer ist als die Vielfalt der Lebensbedingungen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: [111](#)

Autor(en)/Author(s): Kappen Ludger

Artikel/Article: [Die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen gegenüber tiefen Temperaturen. 21-54](#)