©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Schriften Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse 142 (2008): 229–247

Mineralstoffe und Wachstum der Pflanzen, Ökotypen und Physiotypen Beispiele aus Regenwald (Costa Rica) und Wüste (Aralkum)

Siegmar-W. Breckle

Zunächst wird eine klare Abgrenzung des Begriffs „Ökotypus“ gegenüber dem von H. Kinzel eingeführten Begriff „Physiotypus“ versucht, da die beiden Begriffe in der ökologischen Literatur sehr oft missverständlich verwendet und miteinander vermengt werden. Während sich der Begriff „Ökotypus“ auf genetisch festgelegte Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen einer Art bezieht, die als lokale Anpassungen von Organismen an ihre jeweils spezifische Umwelt zu verstehen sind, fasste Kinzel unter dem Begriff des „Physiotypus“ Stoffwechseltypen zusammen, die durch eine ganz bestimmte Konstellation physiologisch-chemischer Merkmale, insbesondere auf der Ebene des Mineral- und Säurestoffwechsels auffallen. Ein ökologischer Kontext ist dadurch gegeben, dass diese „physiotypischen“ Merkmale, die sehr oft an bestimmte Taxa gebunden sind, offensichtlich eine wesentliche Voraussetzung für die Bewältigung spezieller Standortsverhältnisse darstellen.

An zwei sehr gegensätzlichen Beispielen – einem sehr ariden, von Na dominierten Raum (Aralkum-Wüste) und einem sehr humiden, von Na-Mangel gekennzeichneten Gebiet (tropischer Regenwald) – wird aufgezeigt, wie bei Fragestellungen zur speziellen Ökologie bestimmter Gebiete taxonspezifische Unterschiede im Mineralstoffwechsel die Abgrenzung spezieller Physiotypen erlaubt.

Breckle S.-W., 2008: Mineral Nutrients and Plant Growth, Ecotypes and Physiotypes: Examples from the Rain Forest (Costa Rica) and the Desert (Aralkum).

The article starts with an attempt to differentiate the well established term “ecotype” from the new term “physiotype” introduced by H. Kinzel, as both terms often are used unclearly and promiscuously in the ecological literature. Whereas the term “ecotype” refers to genetically determined differences between populations of a single species, which can be interpreted as local adaptations of these populations to their specific environments, the term “physiotype” after H. Kinzel summarizes physiological plant types which are characterized by a common specific pattern of chemo-physiological features, esp. on the level of the metabolism of mineral nutrients and organic acids. The ecological context is given by the fact, that these “physiotypical” attributes, connected often with certain taxonomical entities, obviously are important preconditions for a successful adaptation to special and occasionally harsh environmental conditions (e.g. salinity, heavy metals, limestone, etc.).

By means of two opposite examples – an aride, sodium dominated area (Aralkum desert) and a very humide region, characterized by sodium deficiency (tropical rain forest) – it is demonstrated that in connection with ecological questions within a certain area taxon specific differences of mineral metabolism clearly allow the characterization of distinct physiotypes.

Keywords: Mineral metabolism, Sodium, Potassium, Calcium, Magnesium, Manganese, Zinc, Ecotypes, Physiotypes, Desert, Rain forest.

Vorbemerkungen

An dieser Stelle zu stehen und Helmut Kinzel zu gedenken, ist mir eine Ehre. Ich freue mich in Wien (ich kann sagen: mal wieder in Wien) zu sein und bedanke mich sehr herzlich für die Einladung. Auch bin ich seit Langem davon begeistert, dass es in Wien einen „Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse“ gibt, etwas, was heute mehr denn je dringend Not tut; nicht nur in Wien!

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Frau Marianne POPP hat bereits deutlich gemacht, wie viel wissenschaftliche Anregungen von Helmut KINZEL ausgegangen sind und weiter wirken. Meine Kontakte nach Wien sind schon alt. Einerseits zu RECHINGER und dem Naturhistorischen Museum (wegen meiner Aktivitäten in Afghanistan im Raum der Flora Iranica), andererseits zu Roland ALBERT und Helmut KINZEL im Rahmen von Halophytenarbeiten in den Salzhalbwüsten von Utah.

Zitate von Helmut KINZEL

„Wir leiden unter einem Übermaß von ungestaltetem Wissen" (1959).

„Wir brauchen keine Weltformel, sondern ein Weltbild" (1977).

„Es ist eine Sache der Redlichkeit, dazu zu stehen, dass wir nicht die Wirklichkeit umschließen können, weder mit unserem Erkennen noch mit unserem Erleben, sondern dass die Wirklichkeit uns umschließt. Das Beste, was wir tun können, ist, auf jede nur denkbare Weise mit dieser Wirklichkeit Kontakt aufzunehmen: mit unseren Sinnesorganen, mit unserem Denken, Fühlen, Hoffen und Vertrauen, mit unserer ganzen Existenz" (1977).

Ökophysiologie wird üblicherweise so betrieben, dass zunächst die Standortsfaktoren bestimmt werden und dann die auf diesem Standort vorkommenden Pflanzen daraufhin überprüft werden, in welcher Weise sie an diese Faktoren adaptiert sind. Könnte man nicht, umgekehrt, zunächst einen möglichst guten Überblick über die physiologischen Eigenschaften einer Pflanzenart oder -rasse zu gewinnen versuchen und diese dann mit den Faktoren von Standorten konfrontieren, auf denen die Individuen dieses Taxons gefunden werden? Diese Blickrichtung hat erst in wenigen Fällen konkrete experimentelle Früchte getragen. Diese lassen aber eine weitere Verfolgung einer solchen Richtung aussichtsreich erscheinen (1982).

Mineralstoffe bei Pflanzen

Mineralstoffe brauchen die Pflanzen zu ihrem Wachstum. Bodenbiologie und Regulation des Mineralstoffwechsels sind daher wichtige Voraussetzungen zum Verständnis ganz allgemein wichtiger ökologischer Prozesse und angewandter Ergebnisse in Land- und Forstwirtschaft. Die einzelnen Elemente sind für eine Fülle verschiedener Funktionen im Stoffwechsel notwendig und elementspezifisch wird eine bestimme Minimalmenge bei den essenziellen Elementen gebraucht. Minimal-, Optimal- und Maximal- Bereich sind einerseits elementspezifisch unterschiedlich, aber auch je nach Pflanzenart, also artspezifisch, oft sehr verschieden. Die speziellen Standortsansprüche einer Pflanze sind daher nicht nur durch Wasserverfügbarkeit, Temperaturbereiche und Strahlungsangebot, sondern auch durch edaphische, also weitgehend chemische Faktoren gekennzeichnet.

Es sind verhältnismäßig wenige chemische Elemente, die für Pflanzen essenziell, also unabdingbar notwendig und durch kein anderes Element in den Stoffwechselfunktionen ersetzbar sind. Man rechnet heute die Elemente C, H, O, N, S, P zu den grundlegenden Elementen, die den Pflanzenkörper aufbauen. Die Elemente K, Mg, Ca, Fe sind diejenigen, die als wichtige mineralische Nährstoffelemente gelten (und die zusammen mit N, P und S in der Landwirtschaft regelmäßig durch Düngung ersetzt werden müssen). Die Elemente Mn, Cu, Zn, B und Mo sind wichtige, essenzielle Spurenelemente (Fe nimmt eine Zwischenstellung ein), deren Unterversorgung ebenso wie die der Nährstoffelemente typische Mangelsymptome verursacht. Die Elemente Cl, Na, Ni, Co, Si, F, V sind

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

nicht generell als essenziell nachgewiesen, in manchen Pflanze sind sie wohl essenziell, in anderen fehlt der Nachweis. Daneben gibt es noch häufige Begleiter; Elemente, die in relativ großer Konzentration in Pflanzen vorkommen können, für welche aber bisher keine physiologische Funktion nachgewiesen werden konnte (Al, Ti).

Wesentlich für die Versorgung einer Pflanze mit den notwendigen Mineralstoffen ist die austauschbare Fraktion im Boden, nicht der Gesamtgehalt. Dies ist nur annähernd analytisch erfassbar. Es ist mehr als die wasserlösliche Fraktion, weniger als die Menge in einem Säure-Aufschluss.

Der Optimalbereich wird in aller Regel durch das Wachstum der Pflanze pro Zeiteinheit als Erfolgsparameter charakterisiert. Auch Samenansatz und Ausbreitungserfolg sind ökologisch bedeutsam, aber schwerer zu messen.

Helmut Kinzel hat sich viel mit den Kalk- und Säurezeigerpflanzen befasst. Dabei hat sich schon damals eine Fülle von Erkenntnissen ergeben, die bis heute wegweisend sind. So war das Kationen- und Anionenmuster bei den Calciotrophen und den Calciophoben sehr unterschiedlich. Auch die Entwicklung und Verbesserung der Analytik war für Helmut Kinzel sehr wichtig und, um zwei Personen stellvertretend für ein ganzes Team zu nennen: Marianne Popp und Roland Albert haben viel zur Verbesserung der analytischen Verfahren beigetragen. Ihre Ergebnisse waren anregend für andere Arbeiten in verschiedenen Regionen zur Charakterisierung der Mineralstoffverhältnisse. Die breite Palette der verschiedenen Ansprüche an bestimmte Mineralstoffe fordert ein übersichtliches System heraus: eine Typifizierung.

Ökotypen und Physiotypen

Der Begriff Ökotyp wurde 1922 erstmals von Turesson für Pflanzen eingeführt, um genetisch bedingte Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen einer Art zu beschreiben, d. h. Unterschiede, die lokale Anpassungen von Organismen an ihre jeweils spezifische Umwelt darstellen. Ein besonders interessantes Phänomen sind die seit langem untersuchten Anpassungen vikariierender Arten auf Kalk- bzw. Silikatböden (Kinzel 1963).

Bestimmte Ökotypen kennzeichnen durch ihr Vorkommen an einem bestimmten Standort, in einer bestimmten Region deren ökologische Besonderheiten. Bestimmte Physiotypen hingegen sind gekennzeichnet aufgrund ihrer physiologischen Eigenheiten durch ein bestimmtes Mineralstoffmuster, das selbst nebeneinander am gleichen Standort deutliche chemische Unterschiede bei verschiedenen Physiotypen hinterlässt. Nicht selten sind Physiotypen auch mit bestimmten Taxa korrelierbar. Der Physiotypus ist also etwas ganz anderes als der Ökotypus, der als bestimmte (genetisch definierte) Rasse festgelegt ist und damit auch als Zeigerpflanze dienen kann, insoweit es sich um einen Präsenz-Indikator handelt. Aber man unterscheidet ja heute davon die Akkumulations-Indikatorpflanzen, und dies können eben nun auch wieder ganz bestimmte Physiotypen sein, die gegen bestimmte Stoffe, etwa Schwermetalle nicht nur tolerant sind (wie Präsenz-Indikatoren), sondern die Schwermetalle auch noch anreichern können.

Mich hat in den Achtzigerjahren der Begriff des Physiotypus sehr angeregt. Ich hielt ihn für sehr wichtig und habe dann auch bei den Halophyten, vor allem des Iran und aus Afghanistan das Physiotypus-Konzept gut anwenden können, später dann auch auf Halophyten anderer Kontinente.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Die Begriffe Ökotypus und Physiotypus wurden und werden in verschiedensten Zusammenhängen gebraucht. Die begrifflichen Unterschiede zwischen Physiotypus und Ökotypus werden auch heute noch in der Biologie und Ökologie nicht immer scharf getrennt. Es sind hier nun nicht die vielen anderen außerhalb der Ökologie und Biologie sich einbürgernden Verwendungen der Begriffe Ökotypen und Physiotypen gemeint, also insbesondere nicht die in Tabelle 1 aufgeführten Beispiele.

KINZEL hat den Begriff des Physiotypus klar definiert. Er und seine Schüler haben ihn mit zahlreichen Beispielen bezüglich der organischen und anorganischen Ionen oder der löslichen Zucker belegt (ALBERT & KINZEL 1973, ALBERT & POPP 1978, POPP & ALBERT 1980, KINZEL 1982, POPP & ALBERT 1995, ALBERT et al. 2000, ALBERT 2005).

Ein bestimmter Biosyntheseweg war zur Charakterisierung eines Taxons als Physiotypus für Helmut KINZEL zu wenig. Dementsprechend geht es hier um Interaktionen zwischen Boden und intakten, ganzen Pflanzen, die mit all ihrer Ausstattung an Organel-

Tab. 1: Die schillernde Vielfalt der Begriffe „Ökotypen“ und „Physiotypen“ außerhalb und innerhalb der Biologie. – Table 1. The sparkling diversity of the terms “Ecotypes” and “Physiotypes” inside and outside of biology.

- „Kurzdenkende Ökotypen: wir brauchen die neue Autobahn, diese verdammten Ökotypen sollen mal nachdenken, die Welt braucht Arbeitsplätze …“ (Zitat im Internet)
- „… oder so ein alternativer Ökotyp bist, der Fleisch essen und Designer-Klamotten tragen für eine Todsünde halten“ (www.eisenachonline.de)
- „Amtsblatt Ökotyp Kompost“ (www.bodenbewusstsein.de)
- „Liljebalds Forschung über Märchen unterscheidet 7 Märchentypen, je nach Motiven und ordnet sie zu west-, nordwest- oder südosteuropäischen Ökotypen an“ (Fabula, 2002)
- „die Arier gelten als der Europäische Physiotyp“ (Zitat im Internet)
- „ … geburtserlebnisse formen ja nach meinung vieler psychologen die spätere persönlichkeit und den physiotyp ….“ (elternforum.hebammen.at)
- „Was tun gegen Nackenschmerzen ? … Dusche, Wärmekissen. Wenn das mit der Wärme nix nutzt, versuchs mal mit nem Kühlkissen, hat mir mal nen Physiotyp geraten“ (www.ruhrpottforum.de)
- „Ein erfahrener Manager für Radrennen hat keine Probleme die einzelen Radrennfahrer nach Physiotypen zu unterscheiden, die schlanken Bergspezialisten etc.“ (Zitat im Internet)
- „Aufbauend auf den verschiedenen charakteristischen Physiotypen und Besonderheiten der Bergbaulandschaften entstanden besondere Biotopstrukturen, die es zu erhalten gilt …“ (Bundesamt für Naturschutz Bonn)
- „… Obwohl der Bezirk einen sehr ähnlichen Ökotyp vertrat - agrarische Hochgebirgsregion mit Dominanz der Großviehzucht -, konnte er offensichtlich den aufkommenden Tourismus nicht wie der nördlich anschließende Bezirk Gröbming nutzen“ (www.kfunigraz.ac.at).
- „… der isolierte *Enterococcus*-Stamm RfL6 repräsentiert den häufigsten Physiotypus unter den kohlenhydratnutzenden Bakterien …“ (THOLEN et al., 1997)
- „Ökotyp-spezifische Expression in Pflanzen-pathogenen Interaktionen: Charakterisierung des inaktiven, CXc750-homologen Gens von *Arabidopsis* …“ (AMRY, D., 1996)
- „… bp Basenpaare BPB Bromphenolblau cDNA komplementäre DNA Col-0 *Arabidopsis* Ökotyp Columbia … Ler-0 *Arabidopsis* Ökotyp Landsberg erecta … (Urs HÄHNEL 2004)
- „Photosynthese-Physiotypen unter gleichen Morphotypen bei *Clusia* …“ (LÜTTGE, 2000)

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 2: Reaktions-Ebenen ökologischer Faktoren, hier am Beispiel des Salzfaktors gezeigt. Komplexitäts-Ebenen aufsteigend angeordnet. – Table 2: Reaction levels of ecological factors, shown with the example of salinity factors.

Komplexitätsebene der Effekte und Interaktionen	**Beispiele für Reaktionen und Effekte**
Interaktionen in **Biomen**, in der **Biosphäre**	Wasser- und Salzkreislauf, Erosion (Stofftransporte), Sedimentation, Verwitterung, Energieumsätze (Evaporation)
Interaktionen in und Einfluss auf **Ökosysteme**	Wasser- und Stoffkreisläufe, Speicherung, Stofftransporte, Artenzusammensetzung/Diversität
Einfluß auf **Populationen**	Wachstum, Reproduktion, Ausbreitung/Verbreitung, Altersverteilung, Konkurrenzkraft, Selektion
Interaktionen, Effekte auf intakte, **ganze Pflanzen**	Salzhaushalt, Wasserhaushalt (Stomata: Transpiration/ Photosynthese), Mineralstoffwechsel, Wachstum, Anpassungen, Modifikationen, Salztoleranz
Effekte, Interaktionen mit **Geweben**	Formative Effekte, Speicherung, Halosukkulenz, Anpassung und Differenzierung, Salzresistenz
Effekte auf **Zellen**, Interaktionen mit Zellen	Formative Effekte, Defekte, hormonelle Umstimmungen, Differenzierung, Kompartimentierung, Salzresistenz
Effekte auf **Zell-Organelle**	Atmung, Photosynthese, Organell-Synthese, Sek. Inhaltsstoffe (compat. solutes), Kompartimentierung, Zellwandaufbau
Effekte auf **Membranen**	Permeabilität, Ionenselektion, Wasserporen, Elektr. Potential
Biochemische Effekte	Gen-Regulation, Gen- und Enzym-Aktivitäten, DNA-Synthese

len, Zellen und Geweben ein bestimmtes umfangreiches Set an Stoffwechselwegen und Regulationen aufweisen, das zu einer bestimmten Ionengarnitur, zu einer bestimmten Ausstattung mit sekundären Pflanzenstoffen führt, die relativ stabil ist, auch bei (in gewissem Rahmen) wechselnden ökologischen Bedingungen. Albert (2005) hat eine Zusammenstellung der Eigenschaften bestimmter Physiotypen, etwa am Beispiel des Chenopodiaceen-Physiotyps, des Poaceen-, des Leguminosen-, des Boraginaceen- oder des *Carex*-Physiotyps ausführlich dargelegt und deren Bedeutung für die ökologischen Anpassungen von Pflanzen an Sonderstandorte erläutert.

Mineralstoffe wirken auf den unterschiedlichsten Skalenebenen. Auch oder gerade der ökologische Faktor Salz (NaCl) wirkt bei Organismen auf den verschiedensten Komplexitätsebenen (Tab. 2). Dies ist für das Verständnis der Anpassungen von Pflanzen an Salz ausschlaggebend. Es ist aber auch wichtig für das Verständnis geochemischer Prozesse als Grundlage der Dynamik ökologischer Standortsfaktoren und bestimmter Landschaftsprozesse.

Auf der autökologischen Ebene hat man versucht, bestimmte Halophytentypen zu kennzeichnen. Ein Beispiel wird in Abbildung 1 wiedergegeben. Diese Einteilung ermöglicht in Wüstengebieten mit Salzflächen die Kennzeichnung von Transektabfolgen entlang des Salzgradienten (Breckle 1986).

So wie Salztoleranz die Eigenschaft ganzer Pflanzen ist und man aus der Resistenz einer Kalluszelle gegen Salz überhaupt nicht auf die Resistenz einer intakten Pflanze schließen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

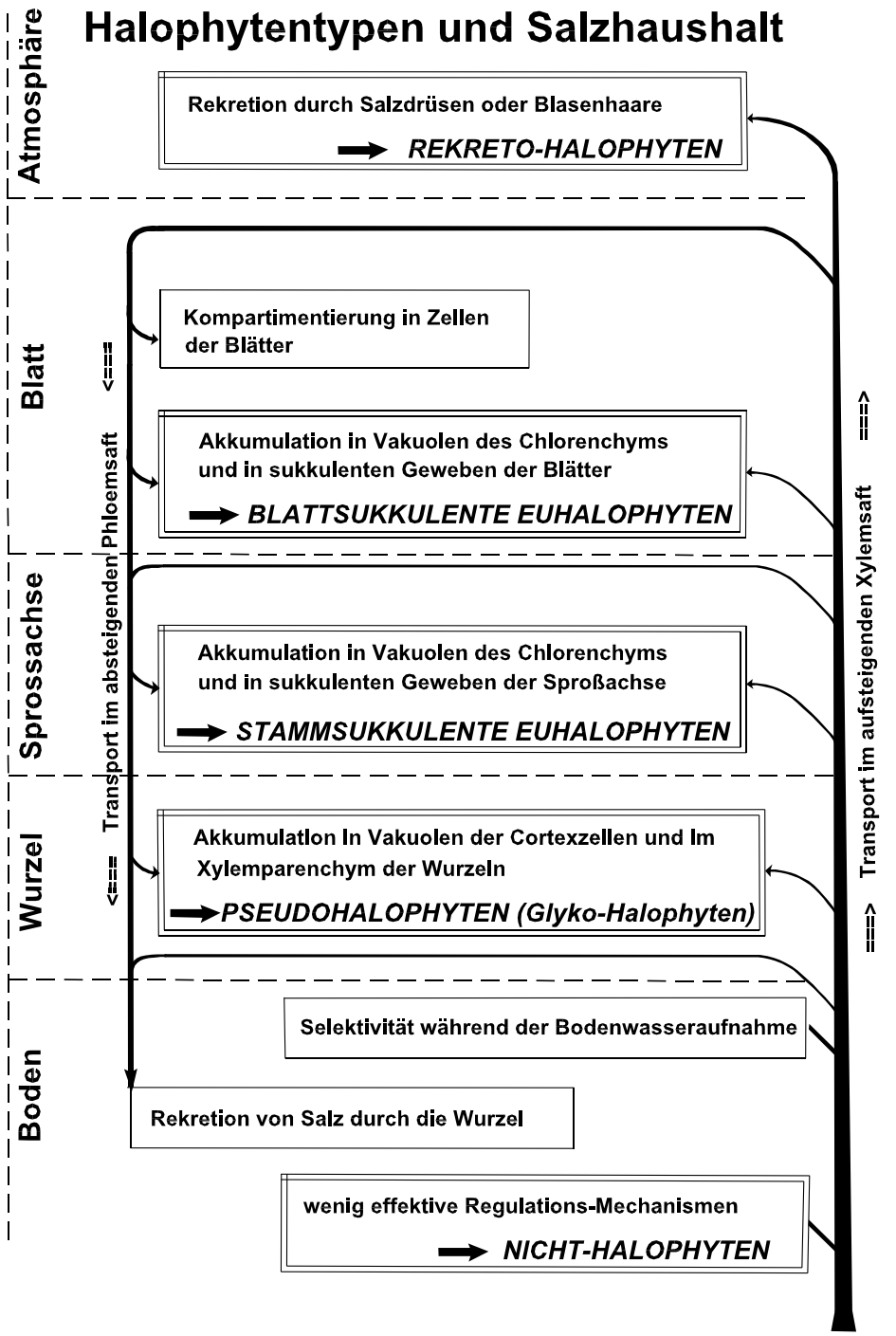

Abb. 1: Schema der autökologisch und ökophysiologisch definierten Halophytentypen. – Fig. 1: Scheme of the autecologically and ecophysiologically defined types of halophytes.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

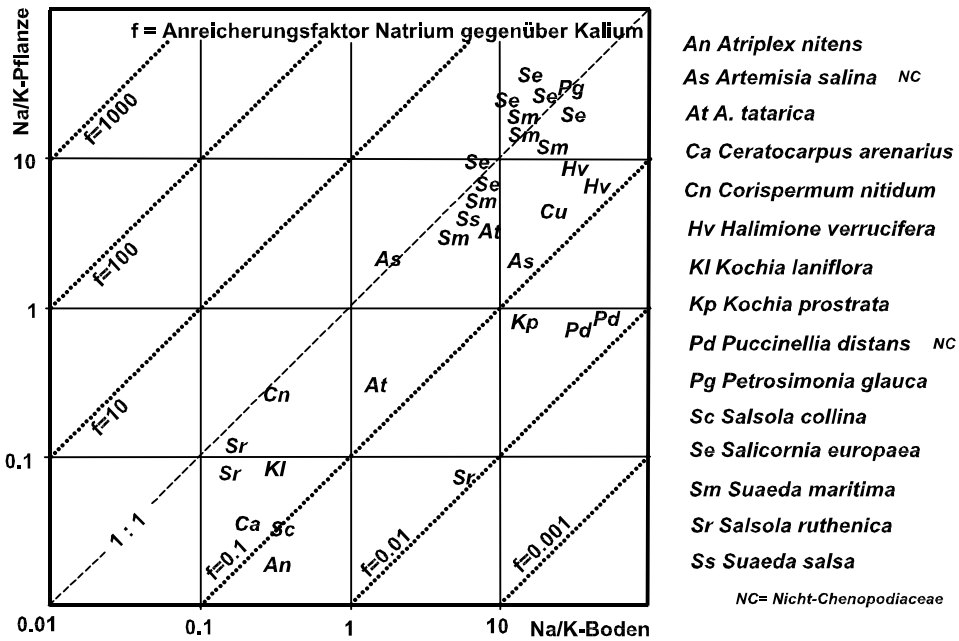

Abb. 2: Der Na/K-Ionenquotient in grünem Sprossmaterial einiger Halophyten der Salzwüsten des Ost-Irans im Vergleich zum Na/K-Quotient des Bodens am Standort der jeweiligen Art. Mit **f** ist der Anreicherungsfaktor des Na gegenüber dem Kalium gekennzeichnet (Diagonalen). – Fig. 2: The Na/K-ion ratio in the living shoots of some halophytes of the salt desert in Eastern Iran as compared with the Na/K-ratios of soils on the same plot. **f** means the accumulation factor of Na compared with K (diagonals).

kann (v.Hedenström & Breckle 1974), so entwickelt sich eine bestimmte Ionengarnitur in der Pflanze artspezifisch. Physiotypen sind gekennzeichnet durch ihre Vorliebe für bestimmte Ionen, diese Vorliebe ist eine relative, sie lässt sich daher besonders gut mit Ionen-Quotienten ausdrücken. Als Beispiel sei der Na/K-Quotient verschiedener Halophyten aus dem Iran angeführt (Abb. 2). Die meisten Salzstandorte weisen deutlich mehr Na als K auf. Viele der Euhalophyten verändern das Na/K-Verhältnis kaum. Andere, wie *Salsola ruthenica* reichern K auf salzreichen Standorten bis zum Faktor 100 an, auf salzarmen Standorten dagegen viel weniger. Auch *Pucinellia distans* hebt sich als stark potassiophil ab. Nur *Salicornia europaea* reichert Na auch auf Salzböden noch an. Aufgrund der aktiven Transportsysteme verschiebt sich der Quotient artspezifisch mehr oder weniger. Die meisten Arten sind potassiophil, wenn man mit dem Quotienten im Boden vergleicht. Sie liegen demgemäß unterhalb der 1:1-Diagonale. Diese Regulationsfähigkeit ist eine der faktischen Grundlagen für das Physiotypus-Konzept. Insbesondere die Chenopodiaceen wurden intensiv untersucht, denn auch andere Ionen, wie K (potassiophile Halophyten, Reimann 1992, 2003, 2005, Reimann & Breckle 1993), oder ausgefallenere Ionen, wie Borat (Letschert 1986) spielen teilweise, auch in der Praxis bei Versalzungsproblemen, eine Rolle.

Kultiviert man Halophyten in Nährlösung, so erhält man eine meist relativ deutliche Abhängigkeit der Anreicherung von Salz- bzw. bestimmter Ionen in Abhängigkeit vom Angebot in der Nährlösung. Dies ist bei einem Vergleich dieser Art im Freiland in Abhängigkeit vom Bodengehalt sehr viel weniger eindeutig, ganz abgesehen davon, dass

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

über die Bodenanalytik sehr viel weniger die exakte Salzbelastung analysierbar ist. Im zweiten Fall weist die bestimmte Art über einen relativ weiten Bereich der Bodengehalte nahezu konstante Salz- bzw. Ionengehalte im Zellsaft auf. Dies lässt sich nur dadurch erklären, dass im ausgedehnten durchwurzelten Bodenraum die Absorption des Bodenwassers aus unterschiedlichen Stellen erfolgt. Und auch dies ist eine der Voraussetzungen und Basis für das Physiotypus-Konzept.

Regulation einer gewissen Konstanz des Ionenmilieus und damit der artspezifischen Ionengarnitur im Zellsaft und der Mineralstoffe im Pflanzenkörper kann damit ein taxonspezifisches Merkmal sein.

Beispiel neue Wüste Aralkum

Als Beispiel soll die Aralkum, die neue Wüste auf dem trocken gefallenen Seeboden des Aralsees betrachtet werden. Hier, wie auch im zweiten konstrastreichen Beispiel aus den Tropen, war es wichtig, über die Mineralstoffverhältnisse, die in diesem Falle in diesem sehr ariden, kontinentalen Gebiet durch NaCl dominiert werden, mehr Bescheid zu wissen, um die Dynamik, die sich in diesem von der Menschheit unabsichtlich durchgeführten großflächigen Sukzessionsexperiment abspielt, zu verstehen.

Der Aralsee war bis 1960 das viertgrößte Binnenmeer der Erde, bei einem ziemlich konstanten Seespiegel um 53 m NN. Ab 1960 begann der Seespiegel zu fallen, vor allem durch die Ausweitung der riesigen Baumwoll-Monokulturen der Sowjetunion in Zentralasien verursacht. Bei einem Klima von etwa 75–140 mm Niederschlag pro Jahr ist die Verdunstungsrate sehr hoch. Die Niederschläge fallen spärlich über das ganze Jahr, eine gewisse Häufung ist im Frühjahr erkennbar. Der Aralsee weist seit 1960 die in Tabelle 3 zusammengestellten Veränderungen auf.

Auf dem trocken gefallenen Seeboden stellt sich spontan allmählich eine Flora ein, die inzwischen über 300 Arten aufweist. Sie bildet ständig neue Vegetationsformen, die Dynamik ist außerordentlich hoch. Da jedes Jahr die klimatischen Bedingungen und die Bodenverhältnisse variieren, ergeben sich ständig neue Artenkombinationen, die eine pflan-

Tab. 3: Wesentliche Parameter der Veränderungen des Aralsee im Vergleich zu Bevölkerungszahl und bewässerten Flächen Mittelasiens seit 1960; kA: kleiner Aralseerest im Norden, gA: großer Aralseerest im Süden. – Table 3: Basic parameters of changes of the Aral Sea as compared with population and the size of irrigated land in Central Asia since 1960; kA: small part in the North, gA: greater part of the Aral Sea in the South.

	1960	2003
Seespiegelhöhe (mNN)	53	38 (kA), 33 (gA)
Seespiegelfläche (km^2)	68.000	22.000
Wasservolumen (km^3)	1100	130
freigewordenes Ostufer	0	über 100 km
Salzgehalt (%)	0,9	3–4 (kA), 6–9 (gA)
Mittl. Jahreszufluss durch Amudarja und Syrdarja (km^3)	55–60	5–15
Bevölkerungszahl Mittelasiens (Mio Einw.)	23	58
Bewässerungsfläche Mittelasiens (Mio ha)	4,2	7,1

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Tab. 4: Die wichtigsten Gefäßpflanzenfamilien der spontanen Flora in der neuen Wüste Aralkum (Wucherer et al. 2001, Wucherer & Breckle 2001). – Table 4: The most important plant families of the spontaneous flora in the new Aralkum desert (Wucherer et al. 2001, Wucherer & Breckle 2001).

Pflanzenfamilie	Gattungen	Arten	Prozentsatz, Arten (%)
Chenopodiaceae	27	75	24,0
Asteraceae	21	37	11,9
Brassicaceae	26	36	11,5
Polygonaceae	5	36	11,5
Fabaceae	9	21	6,7
Poaceae	14	18	5,8
Boraginaceae	9	11	3,5
Tamaricaceae	1	7	2,2
Cyperaceae	3	6	1,9
Zygophyllaceae	3	5	1,6
Andere Familien	43	60	19,2
Summe	161	312	100

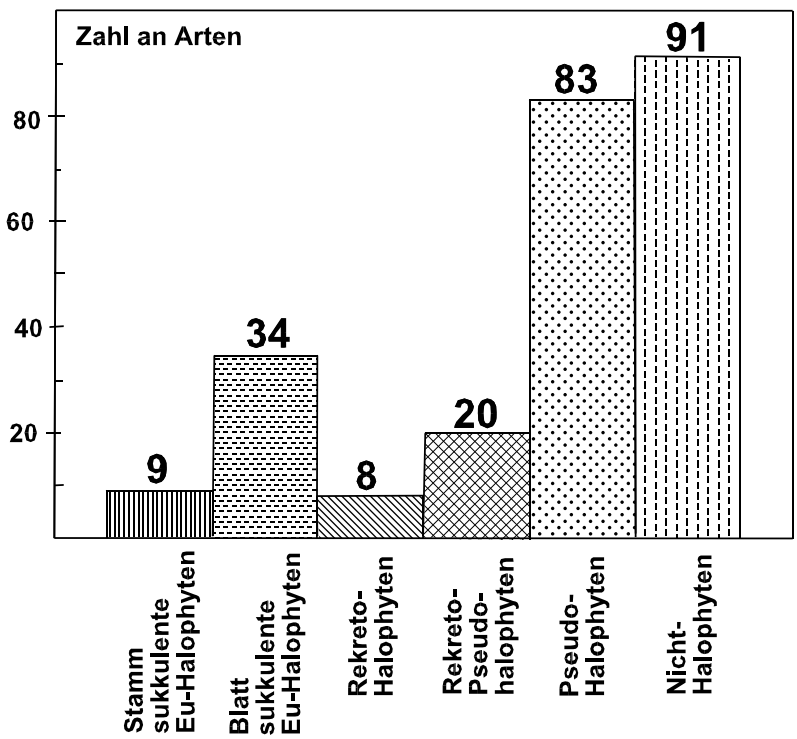

Abb. 3: Das Spektrum der Halophytentypen in der Flora des trockengefallenen Seebodens des Aralsees (Spontanflora der Aralkum) (nach Daten von W. Wucherer). – Fig. 3: The spectrum of halophyte types within the flora of the dried bed of the Aral sea (spontaneous flora of the Aralkum desert)(after data from W. Wucherer).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 4. Anpflanzung von Saxaul-Stecklingen (*Haloxylon aphyllum*) auf übersandeten Solonchak-Böden in der Aralkum (phot: SWBr, 24. 06. 2004). – Fig. 4: Plantings of Saxaul-cuttings *(Haloxylon aphyllum)* on sandy Solonchak-soils within the Aralkum desert (photo: SWBr, 24. 06. 2004).

zensoziologische Gruppierung unmöglich machen. Die zehn bedeutsamsten Pflanzenfamilien der Aralkum sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Chenopodiaceen haben in diesem Raum ein Entwicklungszentrum. Auch in der Aralkum ist es die dominierende Pflanzenfamilie auf den unterschiedlichen Salzböden, die die meisten Halophyten stellt. Das Gebiet ist insgesamt eines der Zentren der evolutiven Halophytenentwicklung. Das Spektrum der Halophytentypen ist in Abbildung 3 gezeigt. Über 70 Arten kommen auf stark versalzten Böden vor.

Die Vegetationsdynamik auf diesen jungen Salzflächen ist sehr groß, da jedes Jahr andere Witterungsbedingungen und damit andere Keimungs- und Etablierungsmöglichkeiten und Wuchsbedingungen herrschen, so dass jährlich neue Artenkombinationen entstehen, die die Beschreibung pflanzensoziologischer Einheiten bisher nicht zulassen. Ein Übersichtsschema der Sukzessionsabfolge auf den Sandböden einerseits und auf den lehmig-tonigen und damit salzreichen Böden andererseits (WUCHERER & BRECKLE 2001) berücksichtigt das breite Potenzial von *Haloxylon aphyllum* (dem Schwarzen Saxaul), der nach ausreichender Sukzessionszeit große Flächen erobern wird, andererseits auch künstlich gefördert werden kann, um die Vegetationsbedeckung vor allem der puffigen Solonchaks zu beschleunigen und damit die Gefahr der Salzstaubstürme zu verringern (BRECKLE & WUCHERER 2005).

Das Wissen um die natürliche Dynamik in den Ökosystemen zu verwenden, um die Lebensverhältnisse der einheimischen Bevölkerung zu verbessern, ist eine Aufgabe, der

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

sich in aller Regel Freilandökologen ebenfalls stellen müssen. Helmut KINZEL hat sich in Uganda engagiert. In der Aralkum sind es vielfältige Aufgaben, die die Zielsetzungen zur Bekämpfung der Desertifikation, der menschgemachten Degradation der weiteren Umwelt, ausmachen. Die Fischerdörfer haben vor Jahrzehnten schon ihre Lebensgrundlage verloren. In der Aralseeregion werden Sanddünen durch die ärmlichen Dörfer geblasen, deren Umgebung völlig überweidet ist. Salzstaubstürme, die nach Satellitenberechnungen bis zu 70 Mill. Tonnen Staub jährlich durch die Atmosphäre blasen, teilweise Hunderte von km weit aus der Aralkum in die Bewässerungsoasen Karakalpakstans hinein, die damit die Landwirtschaft am Amudarja in Uzbekistan bedrohen, stellen eine besondere Gefahr dar. Ihnen zu begegnen, geht nur durch eine Beschleunigung der Sukzession durch Anpflanzungen. Viele Anstrengungen sind dazu erforderlich, die zu bepflanzenden Flächen sind riesig groß (BRECKLE & WUCHERER 2005). Pionierpflanzungen sind bisher sehr erfolgreich (Abb. 4). Mehrere viele ha große Anpflanzungsflächen (im Umfeld von 45°N 15'–17', 61°E 9'–17') auf dem trocken gefallenen Seeboden, teilweise auf Sandböden, teilweise auf übersandeten Solonchaks, aber auch auf Salzböden, ergaben die Möglichkeit, verschiedene Pflanztechniken (Aussaat, Stecklinge), Auspflanzungszeiten (Herbst, Frühjahr) und Techniken (Gruben, Reihen, Furchen) zu testen. Im Frühjahr ausgepflanzte Stecklinge auf Sandböden ergaben die besten Resultate. Aber auch auf übersandeten Solonchaks wurden bis fast 90% Anpflanzungserfolge registriert. Weitere Entwicklungsprojekte sind dazu angelaufen, wenn auch die Behandlung der extremen Salzböden noch ungeklärt ist.

Beispiel Bergregenwald Costa Rica

Als zweites soll ein Beispiel aus den Tropen, aus dem Bergregenwald in Costa Rica erläutert werden. Es laufen inzwischen auch ähnliche Untersuchungen in Ecuador und Kenya.

Ausgehend von dem Gedanken, dass in einem humiden Gebiet das Basenangebot für Pflanzen gering ist, wegen der jahrzehntausendelangen Auslaugung der Gesteine und Böden, wollten wir wissen, wie sich das „leaching" aus den Blättern auswirkt. Gibt es artspezifische Unterschiede? Wie wirkt sich die hohe Diversität aus? Könnte es sein, dass das Mosaik der Bäume auch über die Mineralstoffumsätze steuernd und diversitätserhöhend durch Vergrößerung der Heterogenitäten wirkt? Gibt es bestimmte Elemente, die in bestimmten Pflanzenarten besonders angereichert werden?

Die Untersuchungen erfolgten im Bereich des tropischen Bergregenwaldes in der Reserva Biologica de San Ramón in der Sierra de Tilaran (10°N 13,1'; 84°W 35,8').

Die Forschungsstation, in deren Umgebung die Untersuchungen erfolgten, liegt auf der karibischen Seite der Sierra de Tilaran. Die mittleren Jahresniederschläge liegen bei fast genau 4000mm. Alle Monate bis auf den Februar und März sind perhumid. Das Reserva-Gebiet liegt zwischen 750 und 1450 m NN.

Die Niederschläge im Freiland (FN) und im Vergleich dazu die Bestandesniederschläge (BN) zeigen eine große Variationsbreite (Abb. 5).

Einerseits ist daraus ein Interzeptionsverlust von etwa 10 % ableitbar, andererseits muss man von einer erheblichen Ungleichverteilung des auf den Boden fallenden Bestandeswassers ausgehen. Dieses Bestandeswasser hat auf seinem Weg durch den Bestand mehrfach Blattoberflächen benetzt und lösliche Mineralstoffe ausgelaugt. Dies ist Teil der üb-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

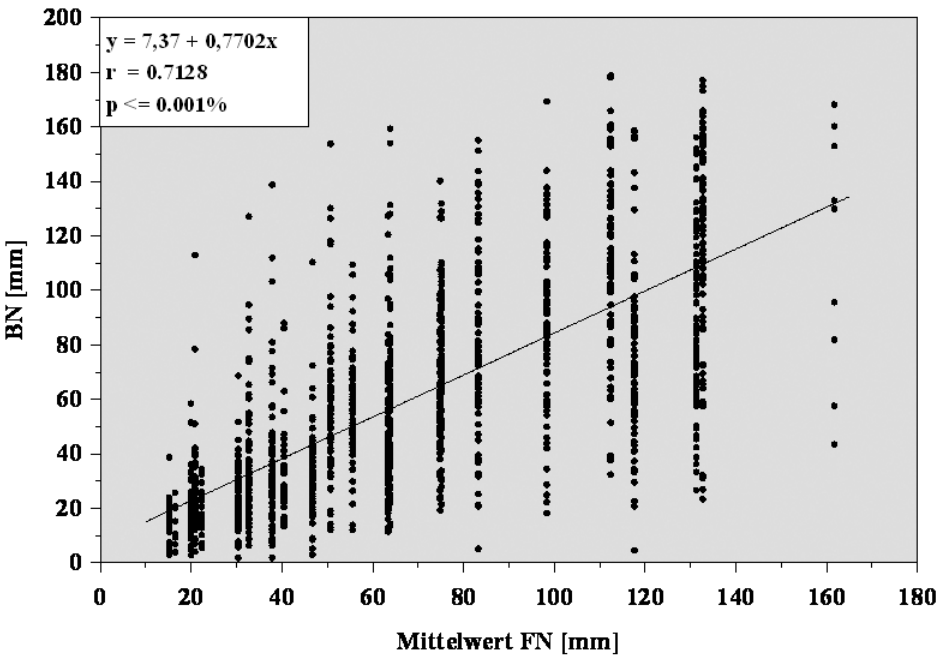

Abb. 5: Niederschläge im Freiland (FN) und im Bestand (BN) über 3 Monate hinweg, jeweils Einzelereignisse im tropischen Bergregenwald in Costa Rica bei San Ramón (nach WOLTERS 2002). – Fig. 5: Precipitation in the open air (FN) and within the canopy (BN) during 3 months, in each case relating to a single event in the tropical montane rainforest near San Ramón, Costa Rica (after WOLTERS 2002).

lichen internen Nährstoff-Zirkulation. Das Bestandeswasser transportiert die Nährstoffe zum Boden. Die am Boden ankommenden Mengen an K und Mg sind deutlich größer als der Eintrag durch Freilandwasser. Dies zeigen die Abbildung 6 und Abbildung 7. Hierbei ergibt sich nicht nur eine Anreicherung durch Auslaugung (leaching), sondern auch eine deutliche Umverteilung, wie die Ergebnisse aus etlichen dicht aufgestellten Regensammlern auf diversen Versuchsflächen zeigen (Tab. 5). Ob solche heterogenen Mineralstoff-

Tab. 5: Jahresbilanzierung der Niederschlagsmengen und der Stoffeinträge mit dem Freiland- (FN) und dem Bestandesniederschlag (BN) an Kalium, Magnesium und Calcium für das Untersuchungsgebiet in der Reserva Biológica de San Ramón, Costa Rica (nach WOLTERS 2002, aus Messdaten von August bis Oktober 2000, aus 9 Plots mit je 9 Regenfängern). - Table 5: Annual balance of precipitation and deposition of K, Mg and Ca within the investigation area of Reserva Biológica de San Ramón, Costa Rica, broken according to open air (Freiland) and canopy (Bestand) (after WOLTERS 2002; data from august to october 2000, from 9 plots, each with 9 rain collectors).

	Niederschlag [mm.a^{-1}]	Kalium [kg.ha^{-1}.a^{-1}]	Magnesium [kg.ha^{-1}.a^{-1}]	Calcium [kg.ha^{-1}.a^{-1}]
Freiland	4132	6,37	2,43	6,19
Bestand	3564	25,23	5,48	13,94
Minimum	1167	5,00	1,29	2,96
Maximum	6815	103,72	29,22	82,13

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

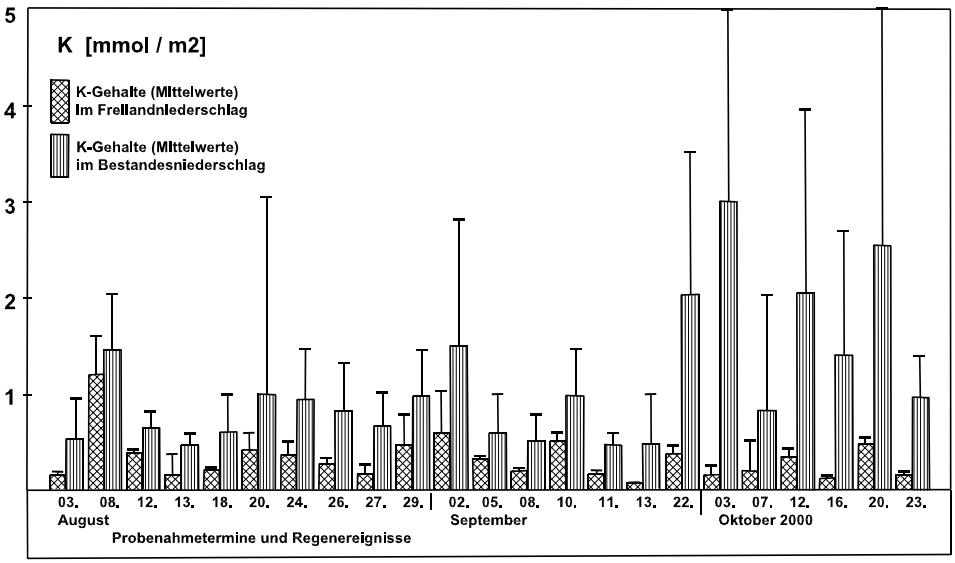

Abb. 6: Die Variabilität der bodenflächenbezogenen Kaliumkonzentrationen des Freiland- und des Bestandesniederschlags (Kronentraufe) im tropischen Bergregenwald in Costa Rica bei San Ramón (nach WOLTERS 2002). – Fig. 6: Variability of the ground-area-related K-concentrations in the open air precipitation and canopy-throughfall, respectively, in the tropical montane rainforest near San Ramón, Costa Rica (after WOLTERS 2002).

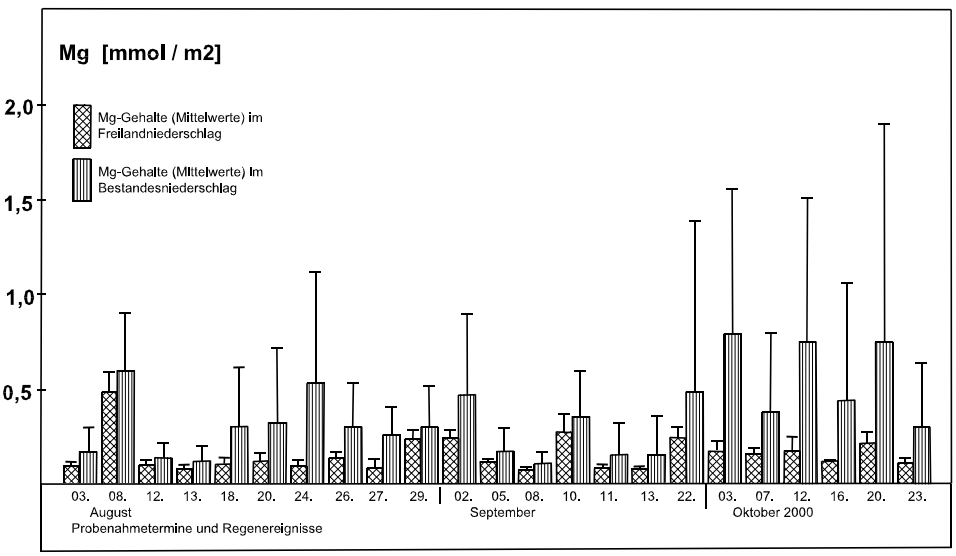

Abb. 7: Die Variabilität der bodenflächenbezogenen Magnesiumkonzentrationen des Freiland- und des Bestandesniederschlags (Kronentraufe) im tropischen Bergregenwald in Costa Rica bei San Ramón (nach WOLTERS 2002). – Fig. 7: Variability of the ground-area-related Mg-concentrations in the open air precipitation, and canopy-throughfall, respectively, in the tropical montane rainforest near San Ramón, Costa Rica (after WOLTERS 2002).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

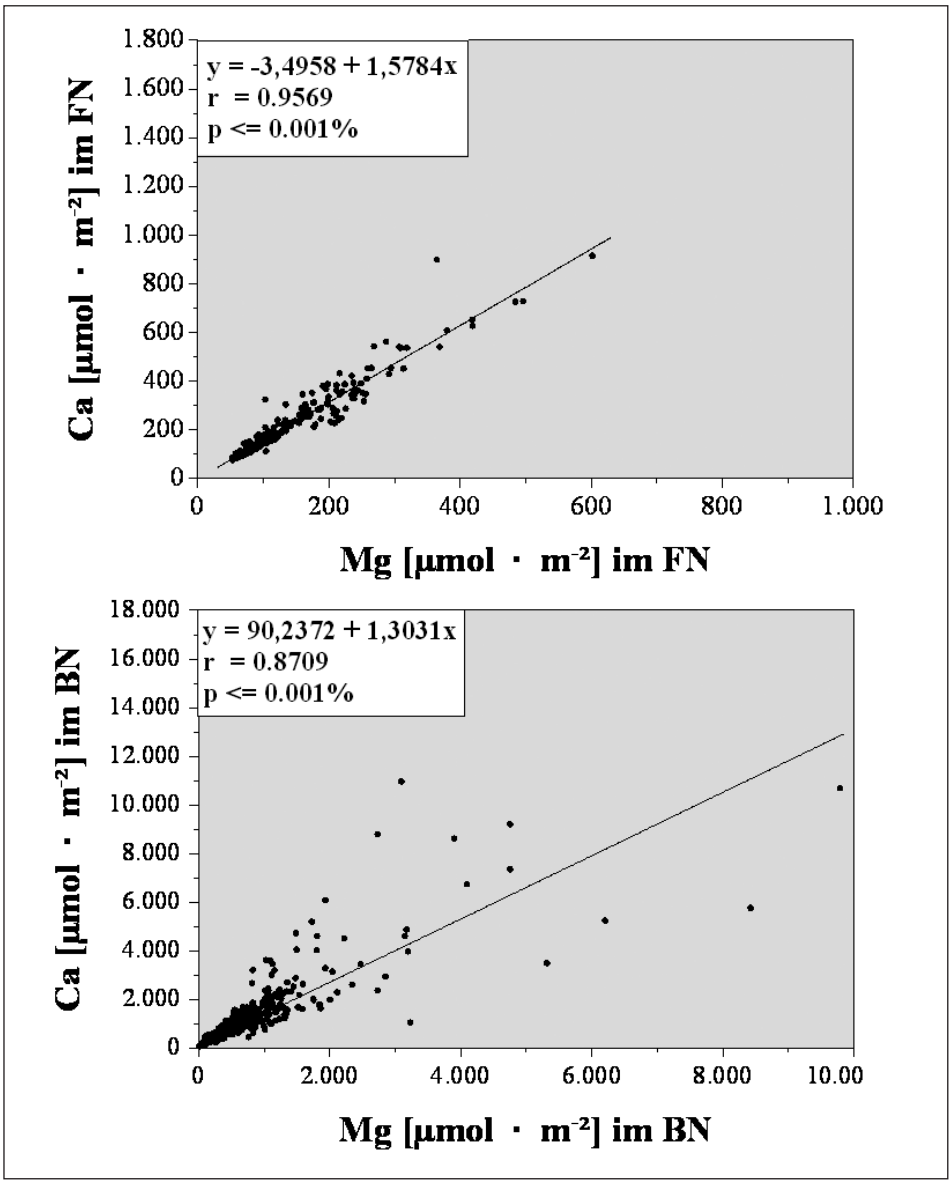

Abb. 8: Die Korrelation der Ca- und der Mg-Konzentrationen im Freiland- (oben) und im Bestandesniederschlagswasser (Kronentraufe) (unten) im tropischen Bergregenwald in Costa Rica bei San Ramón (nach WOLTERS 2002). – Fig. 8: Correlation of the Ca- and Mg-concentrations in the open air (above) and in the canopy-throughfall (below) in the tropical montane rainforest near San Ramón, Costa Rica (after WOLTERS 2002).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

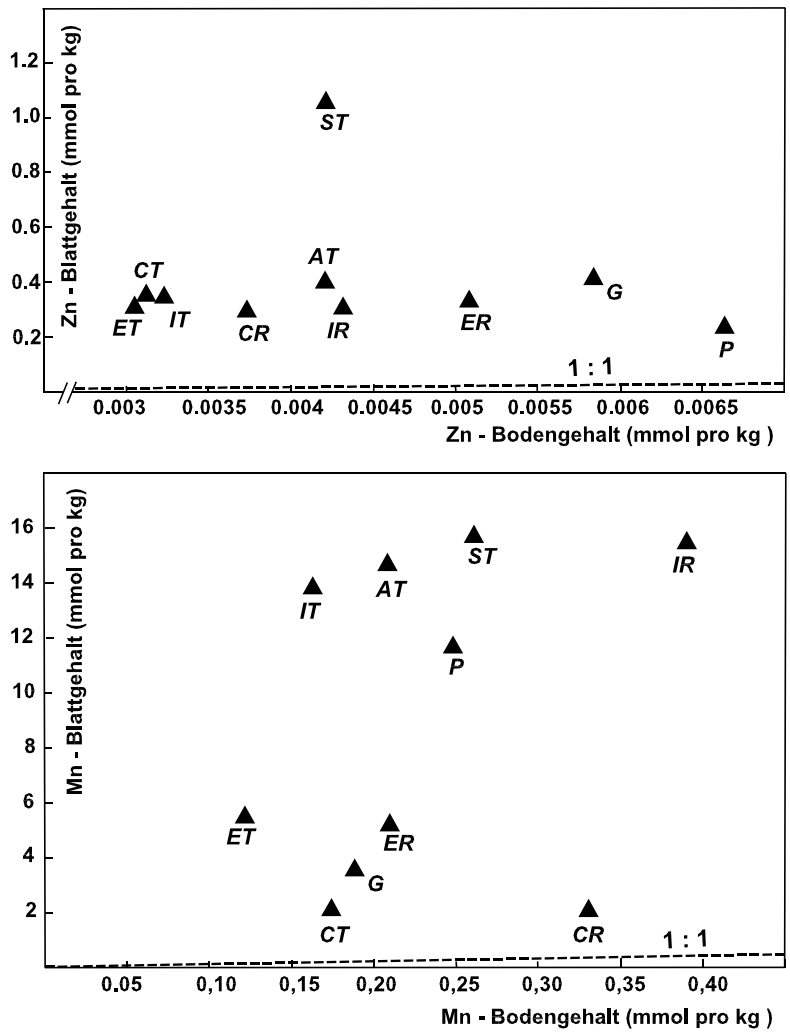

Abb. 9: Die mittlere Zn-Konzentration (oben) und Mn-Konzentration (unten) in Blättern verschiedener Baumarten in Abhängigkeit von der des Bodens. Proben von der Kammfläche der Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica. Die gestrichelte Linie symbolisiert die 1:1-Linie, d.h. bei allen Punkten oberhalb dieser Linie liegt Anreicherung vor. Diese kann teilweise mehr als den Faktor 100 betragen (nach Scheffer 1997). Die Abkürzungen bedeuten: **A**: *Acalypha apodanthes* (Euphorbiaceae), **C**: *Cryosophila albida* (Arecaceae), **E**: *Euterpe macrospadix* (Arecaceae), **G**: *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae), **I**: *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), **P**: *Plinia salticola* (Myrtaceae), **S**: *Symphonia globulifera* (Clusiaceae); **R**: Regenzeit, **T**: Trockenzeit. – Fig. 10: Mean Zn (above), and Mn concentration (below) in leaves of various tree species depending of the respective (or: corresponding?) element concentration in the soils. Samples from the ridge within the Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica. Dotted line marks the 1:1 line, i.e. all data above this line indicate accumulation, occasionally by the factor of more than 100 (after Scheffer 1997). Abbreviations: **A**: *Acalypha apodanthes* (Euphorbiaceae), **C**: *Cryosophila albida* (Arecaceae), **E**: *Euterpe macrospadix* (Arecaceae), **G**: *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae), **I**: *Iriartea deltoidea* (Arecaceae), **P**: *Plinia salticola* (Myrtaceae), **S**: *Symphonia globulifera* (Clusiaceae); **R**: rainy season, **T**: dry season.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

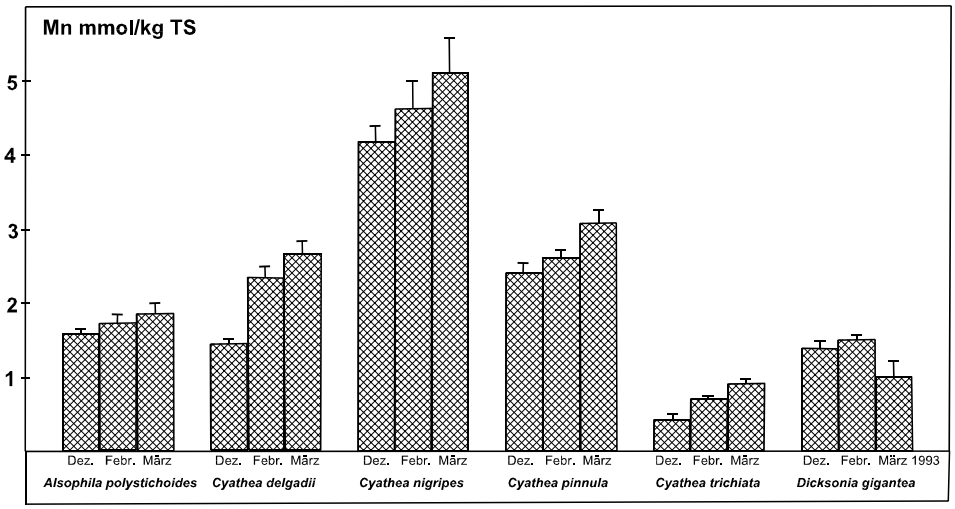

Abb. 10: Die mittleren Gehalte an Mn in den Wedeln der Baumfarne aus der Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica zu drei Probenahmeterminen (nach WEBER 1994). – Fig. 10: Mean concentrations of Mn in the fronds of tree ferns in the Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica at three different sampling data (after WEBER 1994).

einträge eine der Grundlagen für die Diversitätserhaltung sind, ist derzeit noch offen. Es stellt sich am Boden ein Mosaik mit unterschiedlicher Ionennachlieferung ein.

Die Korrelation der Ca- und der Mg-Mengen im Freilandniederschlag und im Bestandeswasser sind in Abbildung 8 zusammengestellt. Daraus ergibt sich, dass die Transportprozesse für die beiden Erdalkali-Ionen sehr ähnlich sind. Die Quelle der beiden Erdalkali-Ionen im Freilandniederschlag ist teilweise trockene, teilweise nasse Deposition mit einem einheitlichen Ca/Mg-Verhältnis, im Bestandesniederschlag ist der Zusammenhang weniger eng; zum K besteht hingegen keinerlei Korrelation. Dessen Transportmechanismen im Regenwaldökosystem sind unabhängig von den Erdalkali-Ionen.

Für einige Schwermetalle zeigen Analysen einiger Baumarten im tropischen Bergregenwald, dass die Anreicherung relativ wenig edaphisch, vielmehr stark taxonspezifisch ist (Abb. 9). Darüber hinaus sind auch Unterschiede erkennbar zwischen Probenahmen in der Regenzeit und in der Trockenzeit. Dies wurde auch festgestellt bei Untersuchungen der Mn-Gehalte in den großen Wedeln der Baumfarne. Im Gebiet kommen 10 verschiedene Baumfarnarten vor. In Abbildung 10 sind die Ergebnisse der Analysen der Mn-Gehalte bei Probenahmen vor Beginn der Trockenzeit (Dez.), während der Trockenzeit (Feb.) und am Ende der Trockenzeit (März) zusammengestellt. Einerseits zeigt sich sehr deutlich, dass die artspezifischen Unterschiede zwischen den Baumfarnen erheblich sind, so weist *Cyathea nigripes* stets die höchsten Werte auf, ist also am ehesten ein Mn-Akkumulations-Physiotyp. Aber fast alle Arten weisen jeweils auch einen Anstieg während der Trockenzeit auf.

Hohe Mangangehalte weist stets auch *Calatola costaricensis* auf im Gegensatz zu *Billia columbiana*. Die artspezifischen Unterschiede in den Gehalten verschiedener Ionen lassen sich im Polygonaldiagramm (Abb. 11) aufzeigen. Die Form der Polygone ist nicht selten sehr taxonspezifisch und gibt daher wiederum Hinweise auf bestimmte Akkumulationstypen, die vielleicht auch gewissen Physiotypen entsprechen. Allerdings muss

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

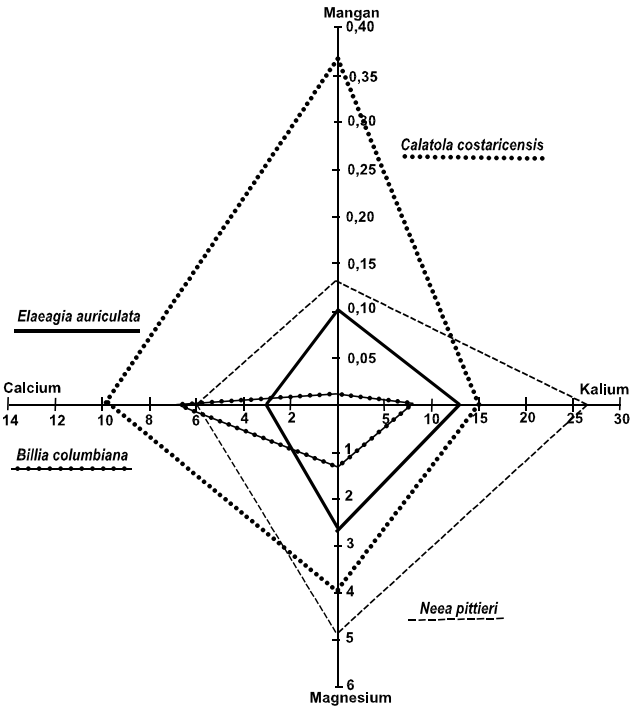

Abb. 11: Polygonaldiagramm mit Darstellung der Medianen der Konzentrationen (mg pro g Blattmasse) der Elemente Ca, Mg, K und Mn in den Blättern der 4 Baumarten *Billia columbiana* (Hippocastanaceae), *Calatola costaricensis* (Icacinaceae), *Neea pittieri* (Nyctaginaceae) und *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae) in Proben von der Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica (nach Gutt 2002). – Fig. 11: Polygonal diagram showing the medians of concentrations of the elements Ca, Mg, K and Mn (in mg per g leaf mass) in the leaves of four tree species from the Reserva Biológica San Ramón, Costa Rica): *Billia columbiana* (Hippocastanaceae), *Calatola costaricensis* (Icacinaceae), *Neea pittieri* (Nyctaginaceae) und *Elaeagia auriculata* (Rubiaceae) (after Gutt 2002).

man einräumen, dass die Zahl der Untersuchungen bislang gering ist, vor allem angesichts der enormen Artenfülle im tropischen Regenwald.

Umfangreiche Serien der Analytik möglichst vieler Baumarten des tropischen Regenwaldes und parallel dazu Untersuchungen der pflanzenverfügbaren Fraktionen der Mineralstoffe in den Böden sind in Zukunft erforderlich. Sie werden in Hinsicht auf Physiotypen und damit taxonspezifische Ionen- und Mineralstoffverhältnisse noch sehr viele interessante Zusammenhänge aufzeigen.

Ausblick

Die Methoden werden ständig verfeinert, man dringt immer mehr in die Tiefe der Einzelheiten vor. Im Wurzelbereich ist aber noch vieles nach wie vor ungeklärt. Neue Mini-Sensoren und automatische Verfahren ermöglichen hier in Zukunft Einblicke in die Ionendynamik im Rhizosphären-Maßstab, und dies ist einer der Schlüsselprozesse zum Verständnis und für die Erklärung der Bildung von Physiotypen.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Die Blickrichtung von der Physiologie zur Ökologie hat inzwischen in vielen Fällen konkrete experimentelle Früchte getragen. Dies macht auch in Zukunft eine weitere Verfolgung einer solchen Richtung mit neuen Methoden aussichtsreich.

An zwei sehr gegensätzlichen Beispielen, einem sehr ariden, von Na dominierten Raum (Aralkum-Wüste), und einem sehr humiden, von Na-Mangel gekennzeichneten Gebiet (tropischer Regenwald), sollte aufgezeigt werden, wie bei Fragestellungen zur speziellen Ökologie bestimmter Gebiete die Berücksichtigung der wesentlichen Komplexitätsebenen nötig ist und wie in beiden Räumen, taxonspezifische Unterschiede im Mineralstoffwechsel die Aussonderung von Physiotypen ermöglichen. Und vor allem, wie hierbei Gedanken von Helmut KINZEL noch heute befruchtend in der Autökologie und in der Ökophysiologie wirken: Seine Sichtweise und sein Geschick, auch schwierige Sachverhalte einfach zu erläutern, haben mich immer wieder fasziniert, ebenso wie seine breite Ausrichtung.

Wir verdanken ihm alle viele Anregungen und Ideen.

Literatur

ALBERT R., 2005: Das Physiotypenkonzept – ein Modell zur Erklärung ökophysiologischer Anpassungen? in VESTE et al. (Hrsg.): Ökologische Forschung im globalen Kontext, Festschrift 65.Geb. Breckle. Cuvillier/Göttingen, 1–23.

ALBERT R., & KINZEL H., 1973: Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). Z. Pflanzenphysiol. 70, 138–157.

ALBERT R., PFUNDNER G., HERTENBERGER G., KÄSTENBAUER T. & WATZKA M., 2000: The physiotype approach to understanding halophytes and xerophytes. In BRECKLE et al. (Eds.): Ergebnisse weltweiter Forschung. 1. AFW Schimper Symposium Stuttgart-Hohenheim, Heimbach/Stuttgart, 69–87.

ALBERT R. & POPP M., 1978: Zur Rolle der löslichen Kohlenhydrate in Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Österreich). Oecol. Plant. 13, 27–42.

BRECKLE S.-W., 1986: Studies on halophytes from Iran and Afghanistan. II. Ecology of halophytes along salt-gradients. Proc. Roy. Bot. Soc. Edinb. 89B, 203-215.

BRECKLE S.-W. & WUCHERER W., 2005: Hat der Aralsee eine Zukunft? In: LOZAN J. L. et al. (Eds.), Warnsignal Klima: Genug Wasser für alle? Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg 131–135.

GUTT A., 2002: Nährstoffauswaschung aus Baumblättern eines tropischen Regenwaldes (Costa Rica). 113pp. Diplomarbeit Univ. Bielefeld.

KINZEL H., 1963: Zellsaft-Analysen zum pflanzlichen Calcium- und Säurestoffwechsel und zum Problem der Kalk- und Silikatpflanzen. Protoplasma 57, 522–555.

KINZEL H., 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. 534pp. Ulmer, Stuttgart.

LETSCHERT U., 1986: Zum Mineralstoffhaushalt einiger Chenopodiaceae bei hohen Bor- und Salzangeboten. Diss. Bot. 96. Cramer, Berlin.

POPP M. & ALBERT R., 1980: Freie Aminosäuren und Stickstoffgehalt in Halophyten des Neusiedlersee-Gebietes. Flora 170, 229–239.

POPP M. & ALBERT R., 1995: The role of organic solutes in salinity adaptations of mangroves and herbaceous halophytes. In KHAN M. A. & UNGAR I. A.(Eds.): Biology of salt tolerant plants. Univ. Karachi, 139–149.

REIMANN C., 1992: Sodium exclusion by *Chenopodium* species. J. Exp. Bot. 43, 503–510.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Reimann C., 2003: Vergleichende Untersuchungen zum Salzhaushalt der Chenopodiaceae, unter besonderer Berücksichtigung der Kalium-Natrium-Verhältnisse. Diss. Bot. 372. Cramer, Berlin.

Reimann C., 2005: Die Kalium-Natrium-Verhältnisse der Chenopodiaceae in ihrer Beziehung zu taxonomischen und ökophysiologischen Charakteristika der verschiedenen Arten. Ökologische Forschung im globalen Kontext, Festschrift 65. Geb. Breckle. Cuvillier, Göttingen, 25–43.

Reimann C. & Breckle S.-W., 1993: Sodium relations in Chenopodiaceae. a comparative approach. Plant, Cell Environment 16, 323–328.

Scheffer A., 1997: Akkumulation von Spurenelementen in den Blättern zweier Baumarten eines prämontanen Regenwaldes in Costa Rica. 104pp. Diplomarbeit Univ. Bielefeld.

Turesson G., 1922: The genotypic response of the plant species to the habitat. Hereditas 3, 211–350.

v. Hedenström H. & Breckle S.-W., 1974: Obligate Halophytes? A Test with Tissue Culture Methods. Z. Pflanzenphysiol. 74, 183-185.

Weber C., 1994: Mineralstoffverhältnisse bei Baumfarnen in einem prämontanen Regenwald Costa Ricas. 90pp. Diplomarbeit Univ. Bielefeld.

Wolters A., 2002: Variabilität der Kronentraufe eines Bergregenwaldes in Costa Rica. 101pp. Diplomarbeit Univ. Bielefeld.

Wucherer W. & Breckle S.-W., 2001: Vegetation dynamics on the dry seafloor of the Aral Sea. In: Breckle,S.-W., Veste M. & Wucherer W. (Eds.), Sustainable Land-Use in Deserts, 52–68. Springer, Heidelberg.

Wucherer W., Breckle S.-W. & Dimeyeva L., 2001: Flora of the dry seafloor of the Aral Sea. In: Breckle S.-W., Veste M. & Wucherer W. (Eds.), Sustainable Land-Use in Deserts, 38–51. Springer,Heidelberg.

Anschrift:

Univ.-Prof. Dr. Siegmar-W. Breckle, Wasserfuhr 24/26, D-33619 Bielefeld, Deutschland. Tel. 0049-521-105513.

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: 2008

Band/Volume: 142_146

Autor(en)/Author(s): Breckle Siegmar-Walter

Artikel/Article: Mineralstoffe und Wachstum der Pflanzen, Ökotypen und Physiotypen Beispiele aus Regenwald (Costa Rica) und Wüste (Aralkum). (In memoriam Univ.-Prof.Dr. Helmut Kinzel. Symposion, 18. Juni 2003). 229-247