Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrucken 1973.

ZUR PHYSIOLOGIE AUSTROCKNUNGSFÄHIGER KORMOPHYTEN

H. ZIEGLER

Abstract

Some species of the Pteridophyta and of the Spermatophyta are able to let dry out the vegetative organs (e.g. leaves) without damage and to revive after rewetting (poikilohydrous species). This ability was developed independently on different places in the plant kingdom. All the poikilohydrous species have special anatomical and cytological structures to avoid a strong mechanical deformation of the cytoplasm during the drying. After longer duration of the dry status the respiration starts immediately after water supply while the photosynthesis appears only after a lag-phase. There are indications that in this lag-phase the chloroplast structures involved in the electron transport are restituted, while the enzymes of the CO_2-fixation are not influenced by the drying.

Einleitung

Von allen Umweltfaktoren, die das Pflanzenwachstum auf der Erde beeinflussen, übt die Wasserversorgung die einschneidendste Wirkung aus. Mannigfaltig sind deshalb die Anpassungen der Pflanzen an den Wasserzustand (die "Hydratur") ihrer Umgebung. Sie reichen von einer Erschliessung ausreichender Wasservorräte durch Inanspruchnahme einer grossen Fläche durch jedes Einzelindividuum oder durch Ausbeutung von tiefliegenden Wasserspeichern (tiefreichendes Wurzelsystem) und die Einschränkung der Transpiration in Dürrezeiten über die Anlegung von Wasserspeichern und die damit verbundenen Eigentümlichkeiten des Stoffwechsels bis zu der Fähigkeit, ohne nachteilige Folgen austrocknen zu können. Die letztgenannte Anpassung ist zweifellos der einfachste und wirksamste Schutz gegen Schäden durch starke Trockenheit. Sie ist weitverbreitet bei niederen Pflanzen: Viele Algen, Flechten und Moose z.B. können lange im lufttrockenen Zustand verharren und leben bei erneuter Wasserzufuhr wieder auf.

Auch die Höheren Pflanzen durchlaufen in ihrer Entwicklung bekanntlich austrocknungsfähige Stadien; die meisten Farnsporen oder Samen und Pollen der Spermatophyten können längere Zeit lufttrocken aufbewahrt werden, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüssen. Die Mehrzahl der Höheren Pflanzen aber ist im vegetativen Zustand nicht austrocknungsfähig, d.h. sie erleidet bei Wasserentzug über ein bestimmtes Mass hinaus irreversible Schädigungen. Diese Pflanzen haben sich durch entsprechende Baueigentümlichkeiten von der Hydratur ihrer Umgebung weitgehend unabhängig gemacht und halten im Inneren ein bestimmtes Wasserpotential (innerhalb gewisser Grenzen) konstant ("homoiohydre", eigenfeuchte Pflanzen).

Es gibt aber auch unter den Kormophyten, also den Sporophyten der Farne und den Blütenpflanzen, poikilohydre Arten, also solche, die das Austrocknen vertragen. Man nimmt an, dass die Poikilohydrie von diesen Kormophyten sekundär erworben wurde.

Austrocknungsfähige Pteridophyten

Die Prothallien (Gametophyten) der Farngewächse besitzen durchwegs eine poikilo-

hydre Lebensweise, zumindest in dem Sinne, dass sie keine speziellen Schutzvorrichtungen gegen das Austrocknen besitzen. Allerdings ist ihre Austrocknungsresistenz sehr verschieden (vergl. KAPPEN, 1966; ZIEGLER & VIEWEG, 1970); sie kann sehr gering, aber auch absolut sein. Dürreempfindliche Prothallien können natürlich nur auf dauerfeuchten Standorten gedeihen.

Ähnlich wie die Prothallien verhalten sich die Sporophyten der Hymenophyllaceen-(Hautfarn-)Arten, die vor allem in den Nebelwäldern der tropischen und subtropischen Gebirge vorkommen. Man kann sie als poikilohydre Formen geringer Austrocknungsresistenz bezeichnen. Sobald die Luftfeuchtigkeit in der Umgebung dieser z.T. wurzellosen Farne unter 100% sinkt, rollen sich die meist einschichtigen, spaltöffnungsfreien Blätter ein. Sie vertragen eine Austrocknung bis zu 80—70% relativer Dampfspannung (HÄRTEL, 1940).

Im Gegensatz zu den Hymenophyllaceen (und den Gametophyten) sind die Sporophyten der meisten anderen Farnpflanzen in ihrem Bauplan mit den wichtigsten Attributen der Homoiohydren ausgestattet: Sie besitzen Wurzeln, Leitbahnen mit verholzten Elementen, eine Cuticula und funktionierende Stomata. Trotzdem wachsen sie im allgemeinen nur an relativ feuchten Standorten mit dauernd ausreichend hohem Bodenwassergehalt und relativ hoher Luftfeuchtigkeit. Dies gilt sogar für die Formen unter den Pteridophyten, die wie die Equiseten typische Xeromorphosen aufweisen (Reduktion der Blätter, dicke Epidermisaussenwand, tief eingesenkte Stomata). Es mag dies durch die geringe Leistungsfähigkeit des Wasserversorgungssystems bedingt sein.

Die Sporophyten der Farne im engeren Sinne *(Filicinae)* vertragen eine Austrocknung in sehr verschiedenem Ausmass. So waren z.B. Wedel des Mauerfarnes *Asplenium ruta-muraria* nach 58 Stunden Lufttrockenheit nach Wiederanfeuchten sofort wieder zur Atmung und zur (gegenüber dem frischen Ausgangsstadium etwas eingeschränkten) Photosynthese fähig. Nach 14 Tagen Lufttrockenheit (Wassergehalt 15,6% des Trockengewichtes) war aber nach Wiederanfeuchten kaum mehr eine Photosynthese feststellbar (ZIEGLER & VIEWEG, 1970). Wesentlich längere Trockenzeiten überstehen die Wedel von *Ceterach officinarum* und *Notholaena marantae,* die wochenlang lufttrocken aufbewahrt werden können, ohne dass ihre Fähigkeit zur Atmung und Photosynthese nach Wiedereinquellen erlischt. *Ceterach* kann bis zu 98% seines Wassergehaltes in frischen Zustand entzogen werden, ohne dass er Schaden leidet (ROUSCHAL, 1938).

Austrocknungsfähige Angiospermen

Während wir unter den Gymnospermen keine poikilohydren Vertreter kennen, findet man merkwürdigerweise unter den Angiospermen, welche die höchste Entwicklungsstufe unter den homoiohydren Pflanzen darstellen, wieder einige Arten, die sekundär zur poikilohydren Lebensweise zurückgekehrt sind. Eine bestimmte taxonomische Stellung nehmen sie nicht ein.

In Europa gehören dazu Arten der Gattungen *Ramonda* und *Haberlea* aus der sonst tropisch-subtropischen Familie der Gesneraceen, die als Tertiärrelikte in den Pyrenäen und am Balkan vorkommen. Die Pflanzen können zwei- bis dreijährige Trockenheit und auch wiederholtes Trocknen (bis 98% Sättigungsdefizit) und Anfeuchten aushalten (KOSHANIN, 1939). Physiologisch-biochemische Untersuchungen dieser Arten stehen noch aus.

Zu den Scrophulariaceen zählen die poikilohydren Arten *Craterostigma plantagineum, Cr.wilmsii* und *Chamaegigas intrepidus,* alle aus Südafrika. *Craterostigma* wächst in flachen Mulden im Steppenboden. Die während der Trockenzeit eingeschrumpften Blätter werden nach Befeuchtung grün und fleischig. Die Art ist also eine echte Poikilohydre, die kaum Anstalten macht, die ihr konstitutionsmässig zur Verfügung stehenden Mittel zum Erreichen eines homoiohydren Zustandes einzusetzen.

Ganz besonders merkwürdig ist *Chamaegigas intrepidus.* Es handelt sich um eine kleine, in seichten Wannen der Granitberge Südwestafrikas wachsende Wasserpflanze. Die kleinen, pfriemlichen Unterwasserblätter (Abb. 1) trocknen wie die Wur-

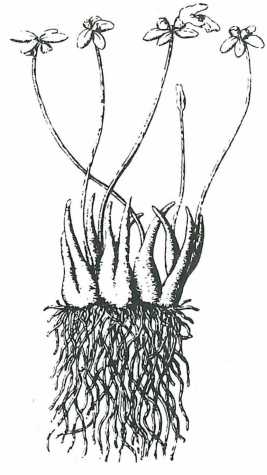

Abb. 1: *Chamaegigas intrepidus* im turgeszenten und blühenden Zustand. Nach HEIL (1925).

zeln nach Ende der Regenzeit völlig aus und sind oft monatelang einer extremen Dürre ausgesetzt. Füllt sich nach einem Regen die Mulde mit Wasser, so quellen die geschrumpften Wasserblätter (Länge etwa 2,5 mm) schnell auf und erreichen in wenigen Stunden die zehnfache Länge (HEIL, 1925). Nach wenigen Tagen entwickeln sich die bereits angelegten Schwimmblätter und die über die Wasseroberfläche sich erhebenden Blüten.

Es ist bemerkenswert, dass die Unterwasserblätter eine Austrocknung bis zum Gleichgewicht mit 0–5% relativer Luftfeuchtigkeit (bei 28° C) vertrugen, die nichtausgewachsenen Schwimmblätter herunter bis 5%, die ausgewachsenen Schwimmblätter aber nur bis 96% (GAFF, 1971). Die Schwimmblätter gehen denn auch beim Austrocknen am natürlichen Standort zugrunde.

Vier Wochen lang lufttrocken gehaltene Unterwasserblätter von *Chamaegigas* zeigten sofort nach Wiedereinquellen einen starken Atmungsanstieg, während die Photosynthese erst nach etwa einem Tag einsetzte.

Die Austrocknungsfähigkeit ist aber auch bei diesen Pflanzen zeitlich begrenzt. Material, das DINTER, der Entdecker dieser kuriosen Pflanze, 1923 gesammelt hatte, war 1966 nicht mehr lebensfähig (ZIEGLER & VIEWEG, 1970).

Der extremste Typ der poikilohydren Spermatophyten, ja aller Kormophyten, ist wohl die in Süd- und Südwestafrika heimische *Myrothamnus flabellifolia* aus der kleinen Familie der *Myrothamnaceae*, die man zu den Rosales stellt. *Myrothamnus* ist ein aromatisch duftender Strauch ("Buschtee"), der im trockenen Zustand einem Besen gleicht. Die Trockenzeit dauert im Verbreitungsgebiet zwischen

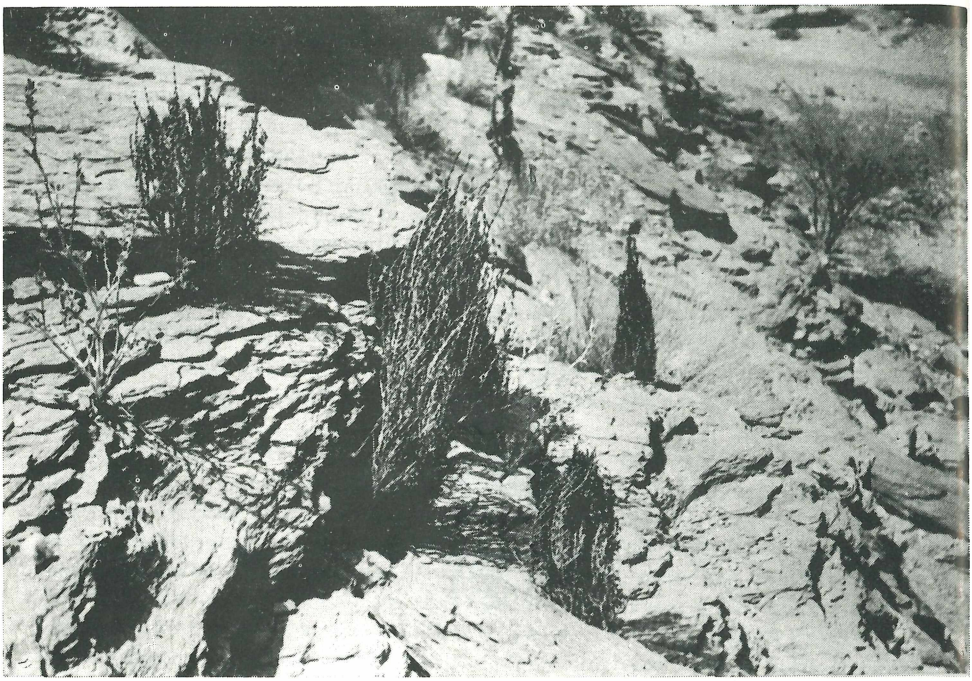

Abb. 2: *Myrothamnus flabellifolia* am natürlichen Standort in Südwestafrika – trocken (Aufnahme O. STOCKER 1960).

4 und 8 Monate. Die kleinen Blätter sind trocken zusammengefaltet (Abb. 2); sie können ohne weiteres zu einem staubfeinen Pulver zerrieben werden. Schon eine halbe Stunde nach einem Regen spreizen die zusammengelegten Zweige wieder auseinander, darauf entfalten sich die Blätter wieder und sehen frischgrün aus (Abb. 3). In Versuchen von ZIEGLER & VIEWEG (1970) konnten *Myrothamnus*-Zweige mehrere Jahre lufttrocken gehalten werden, ohne abzusterben. Auch im trockenen Zustand ist mit empfindlichen Geräten eine sehr geringe CO_2 - Produktion messbar. Die trockenen Blätter sind ausserordentlich temperaturresistent: Sie wurden weder durch 30 min Aufenthalt in flüssigem Stickstoff (−195,8° C) noch durch 4stündiges Erhitzen auf 80° C in ihrer Atmungs- und Photosynthesefähigkeit nach dem Einquellen wesentlich beeinträchtigt, obwohl sie im zweiten Falle über 99% ihres Wassergehaltes und fast alles ätherische Öl verloren hatten. Erst 4 Stunden bei 90° C führten zu einem vollständigen Verlust der Fähigkeit zur Photosyn-

Abb. 3: Wie Abb. 2, aber feucht (Aufnahme O. STOCKER 1960).

these und zu einer weitgehenden (aber nicht vollständigen!) Drosselung der CO_2 - Abgabe bei nachfolgender Befeuchtung. Eine ähnliche Temperaturresistenz (— 200 bis 150° C) wird übrigens auch für getrocknete und eingeschrumpfte Tardigraden *(Macrobiotus hufelandi)* angegeben (CROWE & COOPER, 1971).

Wieder eingequollene *Myrothamnus*-Blätter sind viel empfindlicher gegen hohe wie gegen tiefe Temperaturen: Sie werden durch 45 bezw. 0° C irreversibel geschädigt.

Überströmen von trockenen *Myrothamnus* Zweigen mit Wasserdampf-gesättigter Luft steigerte zwar die CO_2-Abgabe, führte aber auch nach 12 tägiger Dauer noch nicht zur Photosynthese. Bemerkenswerterweise verhalten sich alle Kormophyten

entsprechend, während Thallophyten (z.B. Flechten) und ein Teil der Moose auch mit Hilfe von Wasserdampf ihren Photosyntheseapparat nach einer Austrocknung wieder restituieren können (LANGE, 1969).

Auch nach Zufuhr flüssigen Wassers ist bei *Myrothamnus* zunächst – wie bei allen anderen, längere Zeit ausgetrockneten poikilohydren Kormophyten und wieder im Gegensatz zu manchen Thallophyten, z.B. Flechten (BERTSCH, 1966), – nur eine gesteigerte und steigende CO_2 - Abgabe zu erkennen (Abb. 4). Sie erreicht (bei 30° C) etwa das 100 fache der Trockenatmung.

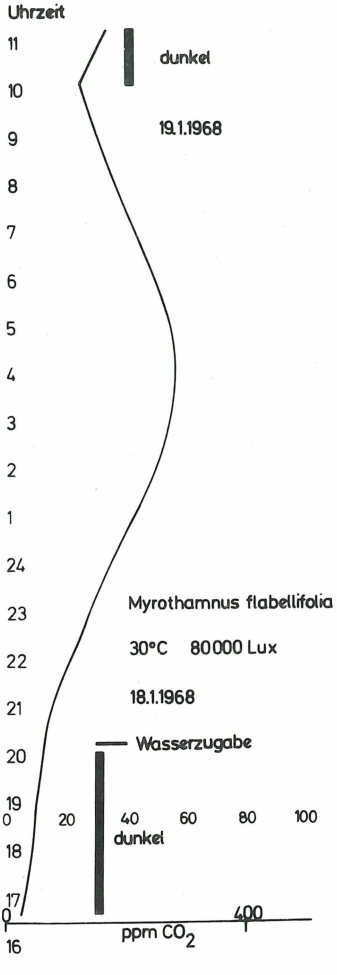

Abb. 4: Ultrarotabsorptionsschreiber-Kurve des CO_2 - Gaswechsels der Zweige von *Myrothamnus flabellifolia*, die sich zuerst im Dunkeln bei wasserdampfgesättigter Luft befanden und dann über die Achse mit flüssigem Wasser (Wasserzugabe) versorgt wurden (im Licht). Zuerst verstärkte Atmung (Anstieg der Kurve nach rechts zu höheren CO_2 - Konzentrationen), dann Einsetzen der (Brütto-)Photosynthese, Erreichen des Kompensationspunktes, schliesslich Netto-Photosynthese (VIEWEG & ZIEGLER, 1969).

Nach einiger Zeit ist auch das Einsetzen der (Brutto-)Photosynthese zu verzeichnen. Die Zeitspanne vom Beginn der Einquellung bis zum Start der Photosynthese und schliesslich auch bis zum Erreichen der maximalen Photosyntheseintensität hängt von der Versuchstemperatur ab. Der Q_{10}-Wert für diese Verkürzung der Anlaufphase betrug 2,4 (ZIEGLER & VIEWEG, 1970).

Lässt man die turgeszenten Blätter wieder austrocknen, so verschwindet zuerst wieder die Photosynthese, viel später auch die Atmung (bis auf den erwähnten Restbetrag). Am natürlichen Standort sind die Blätter fähig, mehrmals auszutrocknen und wieder turgeszent zu werden.

Physiologisch-biochemisch interessieren bei dieser bemerkenswerten Pflanze vor allem zwei Fragen:

1. Welche Eigentümlichkeiten sind dafür verantwortlich, dass *Myrothamnus* Zellen ohne Schaden austrocknen können, während die der meisten anderen Kormophyten dazu nicht in der Lage sind?
2. Welche Teile des Photosyntheseapparates müssen bei der Wiedereinquellung reaktiviert werden?

Die erste Frage scheint sich recht einfach beantworten zu lassen: Alle austrocknungsfähigen Kormophyten sind dadurch charakterisiert, dass sie bei der Austrocknung eine starke mechanische Beanspruchung des Protoplasmas vermeiden. Dazu dient neben einem "geordneten" Schrumpfen der Gewebe (z.B. Fältelung der *My-*

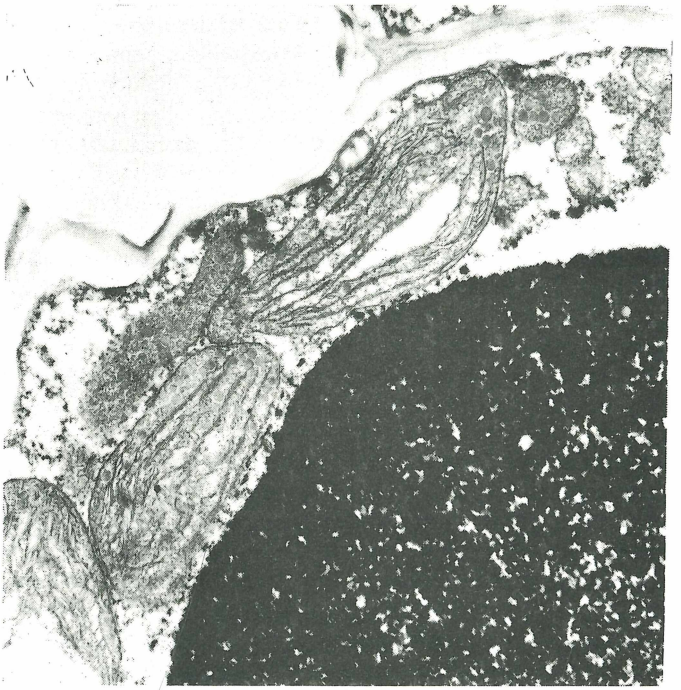

Abb. 5: *Myrothamnus flabellifolia.* Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Dünnschnittes durch eine Blattparenchymzelle nach Erreichen der Photosynthesefähigkeit nach Wiederanfeuchten. P Chloroplast, M Mitochondrium, V Vacuole mit Tonoplastenbegrenzung und Gerbstoffüllung, W Zellwand. Vergr. 14 000 fach. (ZIEGLER & VIEWEG, 1970).

rothamnus Blätter) vor allem eine spezielle Beschaffenheit des Vakuoleninhaltes, der bei Wasserentzug nicht schwindet, sondern sich nur verfestigt (Abb. 5).
Es liegt somit der Schluss nahe, dass die Trockenschäden bei den homoiohydren Kormophyten auf mechanische Beschädigung lebenswichtiger Strukturen zurückgehen, nicht etwa auf eine Zerstörung von Enzymen. Dafür sprechen auch folgende Erfahrungen:
1. In Versuchen, die sich mit der Keimung von Wüstenpflanzen beschäftigten, stellten BATANOUNY & ZIEGLER (1971) fest, dass z.B. bei *Zygophyllum coccineum* die Samen beliebig oft angequollen und wieder ausgetrocknet werden konnten, ohne Schaden zu nehmen (sie wurden infolge der Entfernung eines Hemmstoffes durch diese Behandlung sogar gefördert), sofern die Keimwurzel noch nicht durch die Testa durchgetreten war; gekeimte Samen sind nicht mehr austrocknungsfähig. Entscheidend für diese tiefgreifende physiologische Umstimmung von der poikilohydren zur homoiohydren Lebensweise ist sicher nicht der Zustand der Samenschale, sondern das Auftreten von vakuolisierten Zellen beim Streckungswachstum der Wurzel, welche die mit dem Wasserentzug verbundene starke mechanische Deformation nicht vertragen.
2. Nicht nur die geprüften Enzyme der Atmung (Aldolase, NAD^+-spezifische Triosephosphatdehydrogenase, Malatdehydrogenase), sondern auch die der photosynthetischen CO_2-Fixierung (Ribulose-1,5-diphosphat-Carboxylase, NAP^+-abhängige Triosephosphatdehydrogenase, Ribose-5-phosphat-Isomerase, Phosphoribulokinase) waren bei *Myrothamnus* auch im trockenen Zustand der Blätter voll (potentiell) aktiv (GÜNDEL, 1972). Der entscheidende Block scheint beim Elektronentransport zu liegen, wie aus dem Fehlen der O_2-Produktion und der lichtabhängigen ATP-Bildung in der ersten Phase nach dem Wiedereinquellen hervorgeht. Dies könnte so interpretiert werden, dass die löslichen Enzyme im Chloroplasten durch die Austrocknung nicht zerstört werden, wohl aber membrangebundene Strukturen beschädigt würden, die ja für die Lichtreaktionen (Elektronentransport) in der Photosynthese verantwortlich sind. Auch NIR & POLJAKOFF-MAYBER (1967) berichten von einer Verzerrung der Stromathylakoide als Folge einer Entwässerung.

Damit wäre auch die zweite Frage grundsätzlich zu beantworten: In der Reaktivierungsphase nach dem Wiedereinquellen muss wohl unter Stoffwechselaufwand (Temperaturabhängigkeit!) die Membranstruktur wiederhergestellt, nicht aber müssen neue Enzyme gebildet werden: Proteinsyntheseblocker wie Chloramphenicol und Actinomycin D können deshalb die Restitution des Photosyntheseapparates nicht verhindern.

Wir haben somit bei der Dürrewirkung eine interessante Parallele zu den Verhältnissen bei Frostschäden; wie SANTARIUS & HEBER (1967) zeigten, sind lösliche Enzyme nicht frostempfindlich, wohl aber membrangebundene.

Auch unter den Monokotylen finden sich einige austrocknungsfähige Vertreter. Hierher gehören einige südafrikanischen *Xerophyta*-Arten aus der Familie der *Velloziaceae*, die Cyperaceen *Trilepis pilosa* (von den granitischen Inselbergen Westafrikas), *Coleochloa setifera* und *Ficinia filiformis* aus Südafrika, sowie schliesslich die Gräser *(Poaceae) Oropetium capense, Sporobolus stapfianus, Eragrostis denudata* und *Microchloa caffra*, alle aus Südafrika (GAFF, 1971). Die *Xerophyta*-Arten, *Coleochloa setifera* und *Oropetium capense* können nach Gleichgewichtseinstellung mit Luft von annähernd 0% relativer Feuchte überleben, die übrigen Gräser zumindest lufttrocken werden (entspricht ca 30–40% relativer Feuchte) (GAFF). Auch

Trilepis-Blätter können mindestens ein Jahr Lufttrockenheit überstehen (HAMBLER, 1961).

Schluss

Man kann die Frage stellen, warum es so wenige Angiospermen gibt, die sekundär die Fähigkeit zurückerworben haben, ohne Schaden austrocknen zu können, und somit in der Lage sind, extreme Standorte zu besiedeln. Die Antwort ist wohl einerseits darin zu suchen, dass doch eine Reihe von konstitutionellen Eigenheiten erforderlich ist, um die mechanischen Schäden beim Wasserentzug zu verhindern (s.o.), zum anderen die Höheren Pflanzen noch andere Anpassungsmöglichkeiten haben, die ökologisch ähnlich wirksam sind.

LITERATUR

BATANOUNY, K.H. & ZIEGLER, H. (1971): Ökophysiologische Untersuchungen an Wüstenpflanzen. V. Der Einfluss einer Vorquellung auf die Keimung der Samen von *Zygophyllum coccineum* und der Zusammenhang mit einer Inhibitorwirkung. *Oecologia* 8: 209–217.

BERTSCH, A. (1966): Über den CO_2-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. *Planta (Berl.)* 68: 157–166.

CROWE, J.H. & COOPER, A.F.jr.(1971): Cryptobiosis. *Scientific American* 225: 30–36.

GAFF, D.F. (1971): Desiccation-tolerant flowering plants in southern Africa. *Science* 174: 1033–1034.

GÜNDEL, R. (1972): Anatomische, cytologische und physiologische Untersuchungen an poikilohydren Kormophyten. Diss. TH Darmstadt.

HÄRTEL, O. (1940): Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. II. Wasserhaushalt und Resistenz. *Protoplasma* 34: 489–514.

HAMBLER, D.J. (1961): A poikilohydrous, poikilochlorophyllous angiosperm from Africa. *Nature (London)* 191: 1415–1416.

HEIL, H. (1925): *Chamaegigas intrepidus* Dr., eine neue Auferstehungspflanze. *Beih.Bot.Zbl.* 41: 41–50.

KAPPEN, L. (1966): Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. *Flora* 156 A: 101–115.

KOSHANIN, H. (1939): Contribution to the biology of *Ramondia nathaliae, Ramondia serbica* und *Ceterach officinarum.* Memoirs Serb. Roy. Acad. 1st Sect. 1–67.

LANGE, O. (1969): CO_2-Gaswechsel von Mossen nach Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum. *Planta (Berl.)* 89: 90–94.

NIR, I. & A. POLJAKOFF-MAYBER: Effect of water stress on the photochemical activity of chloroplasts. Nature (Lond.) 213, 418–419 (1967).

ROUSCHAL, E. (1938): Eine physiologische Studie an *Ceterach officinarum* Willd. *Flora* 132: 305–318.

SANTARIUS, K.A. & HEBER, U. (1967): Das Verhalten von Hillreaktion und Photophosphorylierung isolierter Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. *Planta (Berl.)* 73: 109–137.

VIEWEG, G.H. & ZIEGLER, H. (1969): Zur Physiologie von *Myrothamnus flabellifolia. Ber. Dtsch.Bot.Ges.* 82: 29–36.

ZIEGLER, H. & VIEWEG, G.H. (1970): Poikilohydre Pteridophyta und Spermatophyta. In WALTER, H. und KREEB, K.: Die Hydradation und Hydratur des Protoplasmas der Pflanzen und ihre öko-physiologische Bedeutung. Protoplasmatologia II C6: 88–108. Wien-New York.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. HUBERT ZIEGLER, Botanisches Institut der Technischen Universität München.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 3_1974

Autor(en)/Author(s): Ziegler Hubert

Artikel/Article: Zur Physiologie austrocknungsfähiger Kormophyten 65-73