

4.2 Anpassungen von Pflanzen an trockene Standorte

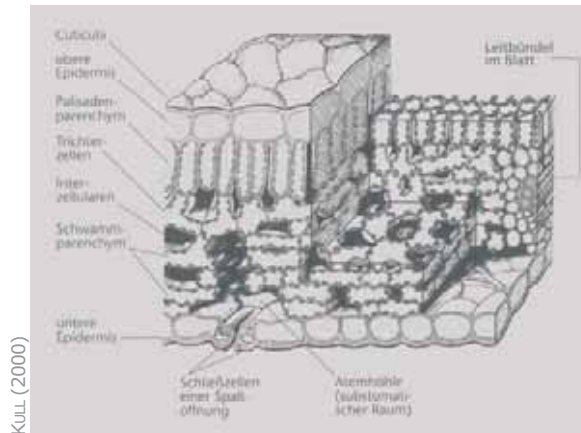
Roland Albert

Einleitung

Die Hainburger Berge zählen aufgrund des kontinental-pannonischen Klimas mit relativ geringen jährlichen Niederschlägen und hohen sommerlichen Temperaturen zu den xerothermsten Lebensräumen im Osten Österreichs. Die kalkhaltigen, wasserzügigen Böden sowie die Steilheit des Geländes, die Regen rasch abfließen lässt, verschärfen zusätzlich die Trockenheit. Besonders extreme mikroklimatische Verhältnisse gibt es an den sonnenexponierten Südwest- und Südhängen des Pfaffenberges und an den steilen Felsabstürzen des Braunsberges zur Donau. Diese Bereiche der Hainburger Berge tragen eine rein xerotherme Vegetation, deren Florenelemente mit vielfachen Anpassungen an Wassermangel, hohe Einstrahlung und hohe Temperaturen ausgestattet sind.

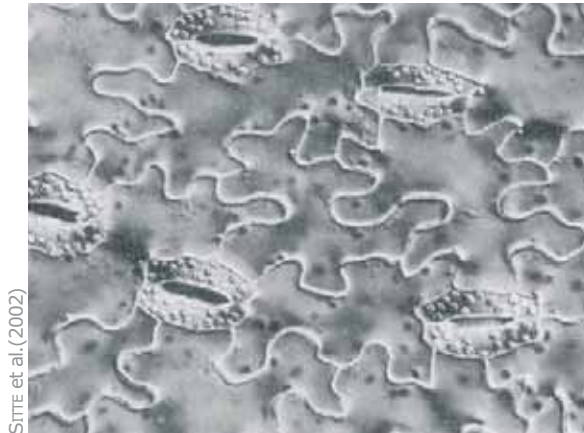
Bevor wir die verschiedenen Strategien, mit denen die Pflanzen der Trockenrasen ihren steppenhaften Lebensraum bewältigen, näher behandeln, muss kurz noch auf einige grundsätzliche Zusammenhänge eingegangen werden.

Die Abbildung rechts oben zeigt das dreidimensionale Schema eines Laubblattes mit den wichtigsten Gewebetypen. Es wird dabei sofort klar, dass im Blattinneren nahezu volle Wassersättigung herrschen muss: Alle Lebensprozesse in den Zellen laufen nur in wässrigen Systemen ab, und auch die zellulosehaltigen Zellwände sind vollständig mit Wasser getränkt. Zwischen den Zellen des chlorophyllhaltigen Blattgewebes (auch „Parenchym“ oder „Mesophyll“ genannt) gibt



KULL (2000)

Schematischer Aufbau eines Laubblattes



SITTE et al. (2002)

Auflichtbilder der unteren Epidermis mit Spaltöffnungen der Sumpfdotterblume

es Hohlräume, die sogenannten Interzellularen. Diese sorgen für eine rasche Verteilung des aufgenommenen Kohlendioxids im Blattinneren. In diesen Hohlräumen herrscht nun auch eine relative Luftfeuchtigkeit von annähernd 100 %.

Nach außen schließen jeweils chlorophyllfreie Grenzschichten das Blatt ab: die obere und die untere Epidermis, deren Zellen oft ineinander verzahnt sind. Beide Zellschichten sind lückenlos von einem dünnen Häutchen aus wasserabstoßenden, fettartigen Substanzen lückenlos überzogen, der sogenannten Cuticula. Diese dichtet die Blätter hermetisch ab und sorgt dafür, dass das Wasser in Form

Spaltöffnung der Saubohne in geschlossenem und offenem Zustand



SITTE et al. (2002)

von Wasserdampf nicht über die ganze Oberfläche des Blattes verloren geht.

Die Verbindung zur Außenwelt stellen die Spaltöffnungen dar, die zumeist an der unteren Epidermis, in manchen Fällen auch an beiden Blattoberflächen, selten auch nur an der Blattoberfläche sitzen. Der Spaltöffnungsapparat besteht aus jeweils zwei bohnenförmigen Schließzellen, die sich je nach Wassergehalt und aufgrund asymmetrischer Verdickungen ihrer Zellwände unterschiedlich stark krümmen. Bei Wassermangel ist die Krümmung gering, sodass sich die beiden Zellen gegenseitig berühren und die Spalte geschlossen bleibt. Bei starker Krümmung öffnet sich dagegen die zentrale Spalte. Die Spaltöffnungen sorgen für den pflanzlichen Gasaustausch und sind von der Pflanze aktiv regulierbar. Sie öffnen sich bei Licht, damit CO_2 aufgenommen und im Zuge der Photosynthese verarbeitet werden kann, andererseits schließen sich die Spalten – wie oben schon angedeutet – bei einsetzender Trockenbelastung, um eine weitere Austrocknung des Blattes zu verhindern.

Mit der Aufnahme von CO_2 ist also untrennbar eine Abgabe von Wasser aus dem Blatt in

die Atmosphäre in Form von Wasserdampf verbunden, die als Transpiration bezeichnet wird. Der gegenläufige Fluss von Kohlendioxid und Wasser durch die Spaltöffnungen ist gleichsam das zentrale „Urdilemma“ der höheren Pflanzen, das anschaulich und plakativ immer wieder als die Alternative zwischen „Verhungern“ oder „Verdursten“ dargestellt wird: Bleiben die Spaltöffnungen geschlossen, kann die Pflanze zwar ihren Wasservorrat bewahren, das Nährelement Kohlenstoff kann jedoch nicht aufgenommen werden. Sind andererseits die Spalten immer nur weit offen, strömt zwar reichlich Kohlendioxid in die Blätter, das zu neuer Biomasse verarbeitet werden könnte, doch verliert die Pflanze gleichzeitig so viel Wasser, dass sie rasch welken würde! Insgesamt reguliert das Blatt die Spaltöffnungsbewegungen so, dass beide Belange – CO_2 -Aufnahme und H_2O -Abgabe – in einem ausgewogenen Verhältnis ablaufen.

Angetrieben werden die Gasflüsse quer durch die Spaltöffnungen durch entsprechende Diffusionsgradienten. CO_2 wird nach seiner Aufnahme in das Blatt in organische Verbindungen umgebaut, also verbraucht, sodass es trotz des niedrigen Gehaltes in der Atmosphäre bei offenen Spalten permanent nach-

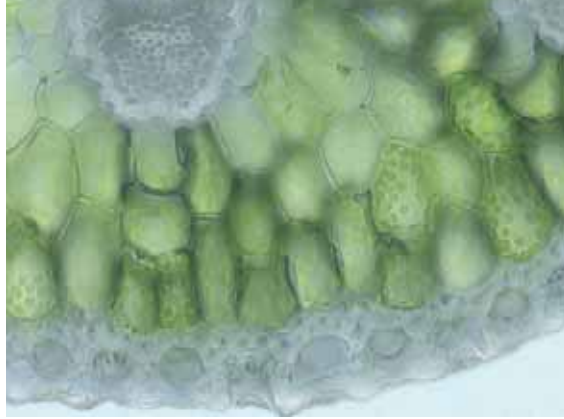
strömen kann. Ein gegenläufiger Konzentrationsgradient liegt für Wasser bzw. Wasserdampf vor: Innen herrscht stets hohe Wassersättigung, während in der Außenluft je nach Witterung sehr unterschiedliche Wassersättigungsdefizite herrschen. Bereits bei 95 % relativer Luftfeuchte und offenen Spalten beginnt die Atmosphäre, einen sehr starken Sog auf die internen Wasservorräte des Blattes auszuüben. Man kann physikalisch-chemisch diesen Sog als „negativen Druck“ berechnen: Er beträgt in diesem Fall (also bei 95 % rel. Luftfeuchte, was uns Menschen eigentlich als extrem feucht erscheint!) schon ca. -70 bar. Bei 50 % Luftfeuchtigkeit, also bei Werten, die an heißen Sommertagen am Trockenrasen sicher noch unterboten werden, erreicht dieser Sog rund -1.000 bar! Als „take home message“ dieses kurzen allgemeinen Exkurses ist also festzuhalten, dass die trockene Luft „bestrebt“ ist, den Pflanzen mit ungeheurer Kraft ihr wertvolles Wasser zu entziehen.

Wir kehren nun wieder zu unseren Pflanzen in den heißen und trockenen Steppengesellschaften der Hainburger Berge zurück und wollen uns an ausgewählten Beispielen mit den wichtigsten Strategien ihrer Anpassung an diese trockenen Verhältnisse vertraut machen.

Anpassungen und Strategien auf anatomisch-morphologischer Ebene

Cuticula und Wachsschichten

Im Normalfall ist die Cuticula ein sehr dünnes Häutchen aus wasserabstoßenden Substanzen, das die äußere Zellwand der Epidermis überzieht. Die Beispiele einer Schwingel-Art (*Festuca* sp.), der Österreichischen Schwarzwurzel (*Scorzonera austriaca*) und des Ginsterblättrigen Leinkrauts (*Linaria genistifolia*) auf den Abbildungen rechts machen deutlich, dass bei Pflanzen trockener Standorte der



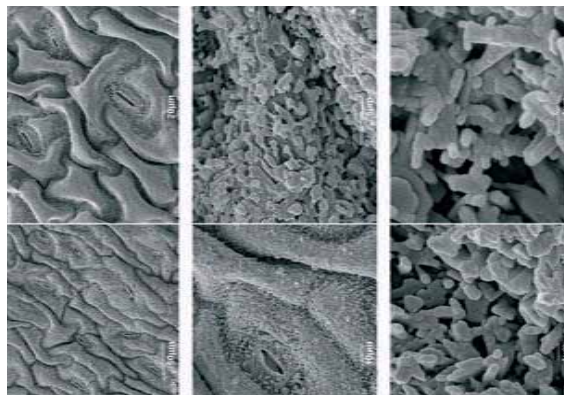
Walliser Schwingel: Das Bild zeigt: untere Epidermis mit dicker Cuticula, subepidermales Sklerenchym, Mesophyll mit Chloroplasten, 2 angeschnittene Gefäßbündel mit sklerenchymatischer Scheide.



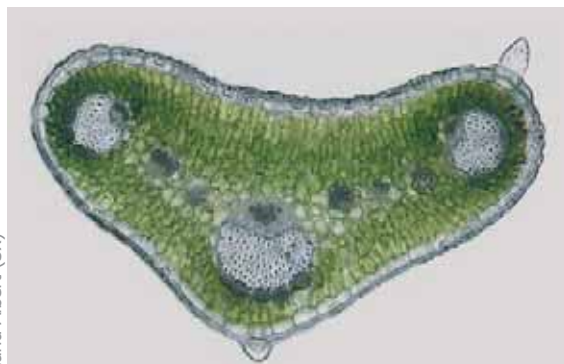
Österreichische Schwarzwurzel – untere Epidermis mit Spaltöffnung: Man beachte die dicken äußeren Zellwände mit der Cuticula.



Ginsterblättriges Leinkraut: Das Bild zeigt die untere Epidermis mit dicken Zellwänden sowie die Cuticula und die Wachspapillen.



Wachspapillen des Ginsterblättrigen Leinkrauts im Raster-Elektronenmikroskop: Die Papillen sind im Bereich der Spaltöffnungen dichter.



Hainburger FederNelke, Blattquerschnitt: Man beachte, dass die Schließzellen eingesenkt und in der etwas geschützten Rinne an der Blattoberseite konzentriert sind.

nach außen abschließende Komplex aus Außenwand und Cuticula (die am mikroskopischen Lebendpräparat nur schwer von der Zellwand unterscheidbar ist) sehr viel dicker ausgebildet ist als bei „Wald- und Wiesenpflanzen“. Die cuticuläre Transpiration bleibt dadurch sehr niedrig.

Wie an den Beispielen der vorigen Abbildungen erkennbar, sind die Spaltöffnungen in diese dickwandige Epidermis eingesenkt. Auch wenn der austrocknende Wind über die Blattoberfläche streicht, so bleibt die aus den Spaltöffnungen austretende Feuchtigkeit in diesen Gruben etwas länger bestehen, sodass die Transpiration gebremst wird. Auch am Blattquerschnitt der Hainburger Feder-Nelke (*Dianthus lumnitzeri*) sind diese in die dickwandige Epidermis und Cuticula eingesenkten Schließzellen erkennbar.

Einige Pflanzenarten sondern wachsartige, ebenfalls stark wasserabweisende Stoffe an ihrer Oberfläche aus, die als epicuticulare Wachse die Cuticula teilweise bedecken bzw. völlig überziehen können und v. a. auch den Schließzellenbereich zusätzlich schützen. Die Wachse schließen die Außenhaut noch stärker ab, sodass die cuticuläre Transpiration fast völlig unterbunden wird. Die Wachsabsonderungen bilden meist kleine Platten, Warzen, Höcker, gelegentlich auch längere, zäpfchenartige Gebilde. Auch sie sorgen als kleine „Windbrecher“ dafür, dass die aus den Spalten austretende Feuchtigkeit etwas länger verweilt und so die Transpiration bremst. Pflanzen mit derartigen äußeren Wachsabsonderungen sind an dem „blau bereiften“ Aussehen ihrer Blätter zu erkennen. Beispiele sind das Ginsterblättrige Leinkraut (*Linaria genistifolia*), die Hainburger Feder-Nelke (*Dianthus lumnitzeri*), der Bleich-Schaf-Schwingel (*Festuca pallens*), der Meergrün-Sesel – auch Meergrün-Bergfenchel genannt – (*Seseli osseum*), die Steppen-Wolfsmilch

(*Euphorbia seguieriana*), die Zwerg-Schwertlilie (*Iris pumila*) u. a. An Blättern des Leinkrauts sind die Wachsäpfchen lichtmikroskopisch als körniger Überzug erkennbar, doch werden erst am elektronenmikroskopischen Präparat diese bizarren Strukturen deutlich sichtbar.

Wachsaufgaben optimieren den Wasserhaushalt der Pflanzen auch noch auf einem zweiten Weg: Sonnenlicht wird z. T. reflektiert, sodass sich die Blätter weniger stark aufheizen und dadurch auch weniger transpirieren. Darüber hinaus absorbieren sie die gefährliche UV-Strahlung, bevor diese noch das empfindliche, chlorophyllhaltige Mesophyll erreichen kann.

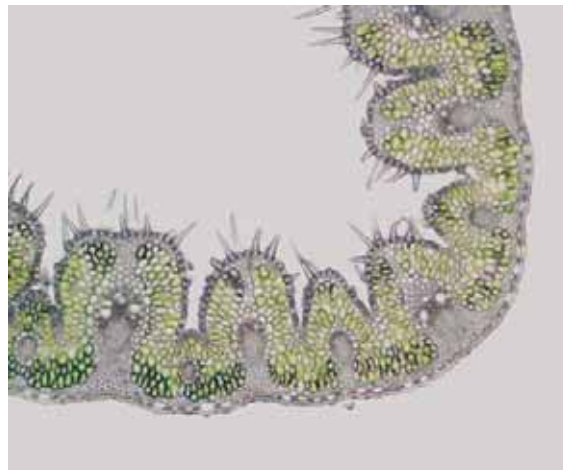
Sklerenchyme und skleromorphe Strukturen

Eine weit verbreitete Anpassung an trockene Umgebungsbedingungen ist die Ausbildung von mechanischen Geweben, Zellgruppen oder Zellen, die das Blattinnere mehr oder weniger intensiv auskleiden. Oft sind solche Festigungsgewebe (die als „Sklerenchyme“ bezeichnet werden) in Form von dickwandigen Fasersträngen um die Gefäßbündel (Leitbündel), insbesondere um den besonders empfindlichen Bastteil angeordnet, in dem sich dünnwandige Zellelemente befinden, die der Ableitung von Assimilaten aus den Blättern in Stängel und Wurzeln dienen.

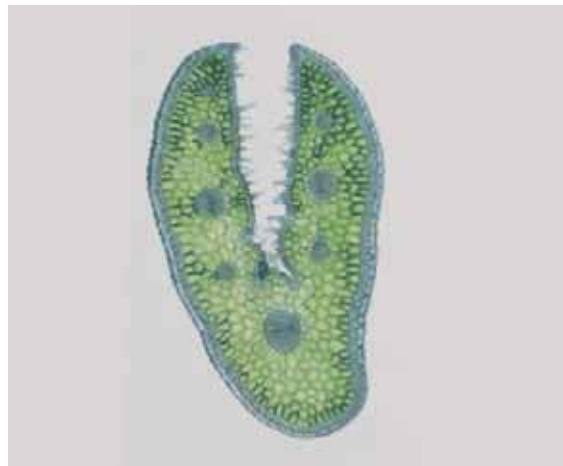
Die mechanische Festigung des Laubblattes kann zusätzlich durch die Anlage besonders dicker Zellwände im Bereich der Oberhaut auf beiden Blattseiten erfolgen. Gelegentlich sind auch darunterliegende Schichten als „hypodermales Sklerenchym“ davon betroffen. Die Blätter greifen sich dann starr und fest an. Der Preis für die Bildung derartiger Festigungsgewebe ist relativ hoch, und die Pflanzen müssen einen guten Teil ihres assimilierten Kohlenstoffs investieren, den sie

ansonsten für Wachstumsprozesse verwenden könnten. Der entscheidende Vorteil einer Ausstattung mit derartigen „skleromorphen“ Strukturen liegt darin, dass ein Welken, also ein Erschlaffen mit gleichzeitigem Struktur- und Funktionsverlust verhindert wird. Bekannte Beispiele dafür sind etwa die starren Blätter des Feld-Mannstreu (*Eryngium campestre*), der Hainburger Feder-Nelke (*Dianthus lumnitzeri*), und v. a. vieler Gräser.

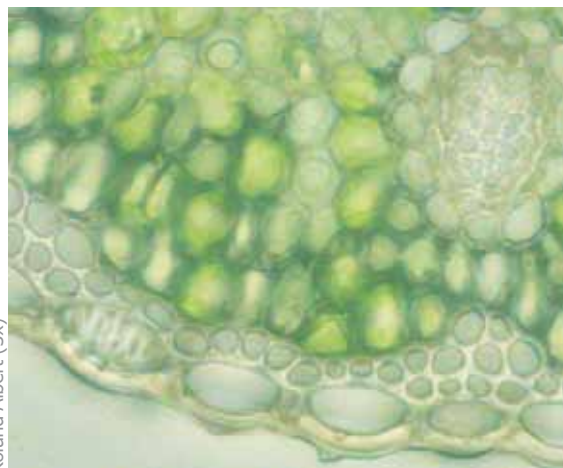
Im Blatt der Feder-Nelke (siehe Abb. S. 89) liegen über dem Bastteil der beiden randlichen und des zentralen Gefäßbündels (Blatt-Mittelnerv!) mächtige Pakete langgestreckter, extrem dickwandiger und verholzter Zellen, die das Blatt wie Armierungen durchziehen und sein Erschlaffen bei Wasserverlust verhindern. Besonders eindrucksvoll treten uns skleromorphe Strukturen bei den Gräsern entgegen, wofür der Walliser Schwingel (*Festuca valesiaca*), besonders aber das Pfriemengras, auf Deutsch auch Haar-Federgras genannt (*Stipa capillata*), als Beispiele genügen müssen. Erstgenanntes Gras besitzt an der Blattunterseite (= Blattaußenseite) neben der schon erwähnten sehr dicken Außenepidermis und Cuticula eine subepidermale, sklerenchymatische Schicht aus sehr englumigen, mit extrem dicken Wänden ausgestatteten faserförmigen Zellen, die im Querschnitt rund erscheinen. Beide Zelllagen – Epidermis und Subepidermis – stützen das weiche, photosynthetisch aktive Gewebe wie ein Außenskelett. Zudem sind die Gefäßbündel von einer Scheide aus langgestreckten, faserförmigen Zellen umgeben, deren innere Wände sehr stark verdickt sind und die die empfindlicheren Gefäßbündelzellen mechanisch schützen. Noch stärker ist das Federgras mit sklerenchymatischen Strukturen ausgestattet, die das gesamte Blatt durchziehen und in welche das dünnwandige Chlorophyllgewebe völlig eingeschlossen ist (Abbildung rechts unten). Auch hier gibt es



Haar-Federgras, Blattquerschnitt



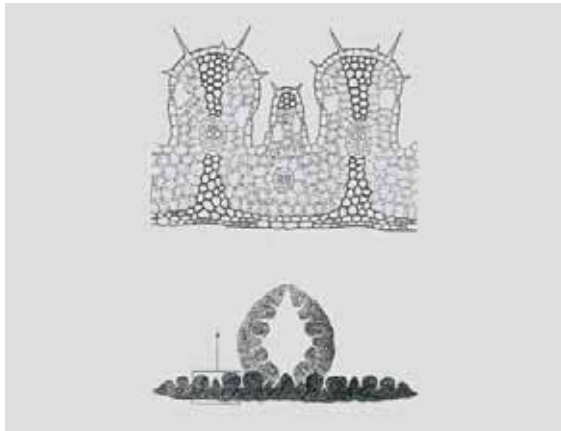
Walliser Schwingel, Blattquerschnitt



Haar-Federgras, Blattquerschnitt. Detail im Bereich der unteren Epidermis. Man beachte die Zellwandverdickung, die in einer der Epidermiszellen sichtbar ist.

Roland Albert (3x)

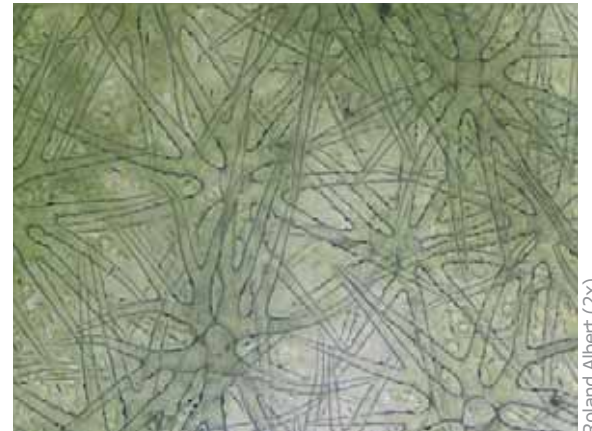
**Blattroll-Mechanismus
bei Federgräsern**



sehr dickwandige, teilweise verholzte Epidermiszellen und eine subepidermale Sklerenchymschicht an der Blattunterseite.

Die beiden Gräser zeigen aber noch eine weitere, höchst bemerkenswerte Anpassung an trockene Verhältnisse, nämlich den Typus eines Faltblattes (Schwingel) und Rollblattes (Federgras): Die Spaltöffnungen liegen in beiden Fällen nicht an der Unterseite, sondern ausschließlich an der Oberseite. Bei guter Wasserversorgung sind alle Mesophyllzellen prall mit Wasser gefüllt und turgeszent, dadurch sind die Blattspreiten weiter aufgefaltet (Schwingel) bzw. nur wenig eingerollt (Federgras). Bei beginnender Aus-

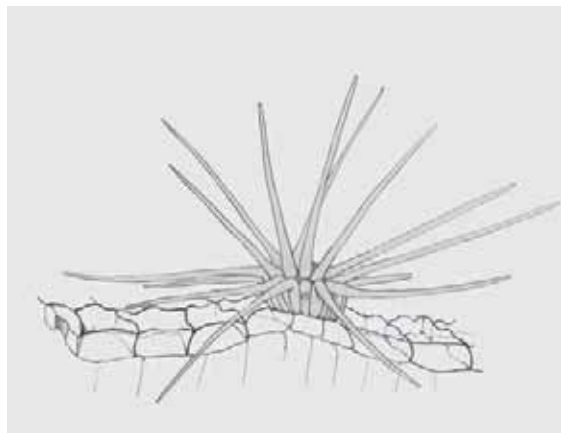
**Berg-Steinkraut: Aufsicht auf die
obere Epidermis mit Sternhaaren**



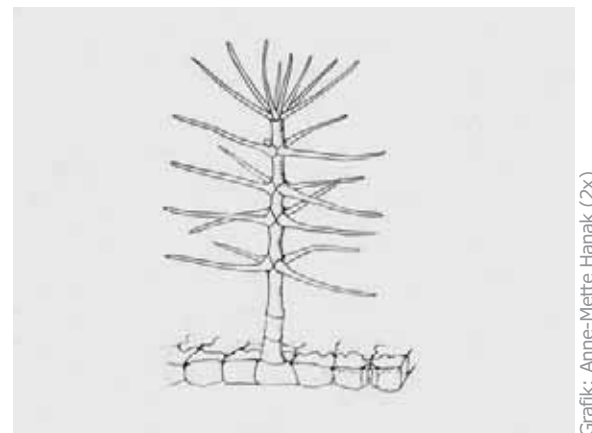
Roland Albert (2x)

trocknung schrumpfen gewisse Zellpartien stärker, sodass sich die Blätter bei fortschreitendem Wasserverlust völlig einfallen bzw. einrollen. Innerhalb der Falte bzw. Röhre bildet sich dann ein Raum mit feuchterem, v. a. windberuhigtem Mikroklima, das die Blätter vor weiterer Austrocknung schützt. Die Zellelemente an dieser Blattseite (Oberseite) sind viel weniger wandverstärkt, und auch die Cuticula ist dünner.

Hinzuweisen ist auch auf die Behaarung auf der Blattoberseite bei beiden Grasarten, deren Bedeutung als Transpirationsschutz im nächsten Kapitel zu besprechen sein wird. Die Blattunterseiten schirmen mit ihren dick-



**Sand-Frühlings-Fingerkraut:
einzelnes Haarbüschel
schematisch**



**Königskerze:
Stockwerksbehaarung
schematisch**

Grafik: Anne-Mette Hanak (2x)

wandigen Epidermis- und Subepidermiszellen und mit ihrer dicken Cuticula das gesamte Rollblatt hermetisch ab. Die Gattung *Stipa* mit ihren zahlreichen Arten in den Steppen- und Wüstengürteln der nördlichen Hemisphäre verdankt wohl in erster Linie dieser genialen „Erfindung“ eines automatisch regulierten Austrocknungsschutzes ihren großen ökologischen Erfolg.

Blattbehaarung

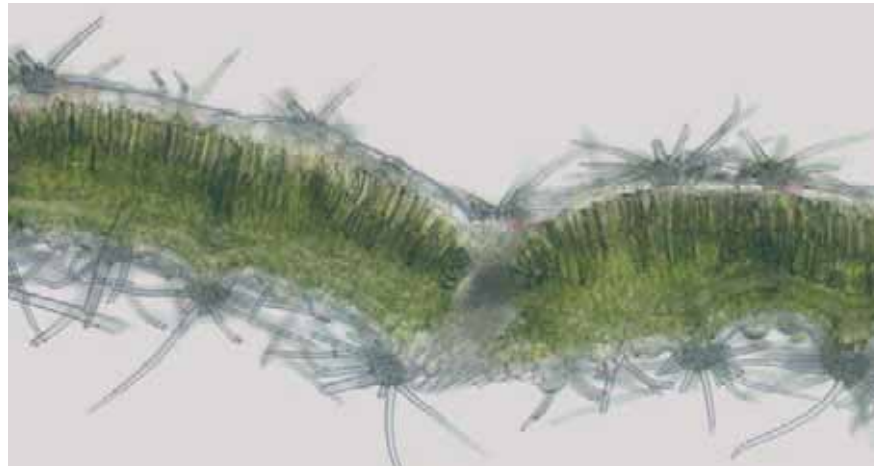
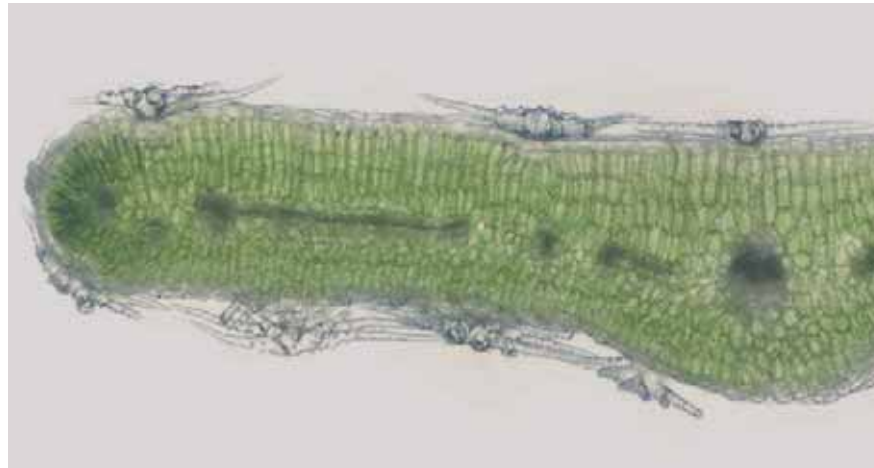
Ein besonders auffälliges Merkmal vieler Pflanzen trockener Lebensräume ist ihre Behaarung. Manchmal ist nur die Blattunterseite behaart, in vielen Fällen sind aber beide Blattseiten von ein- bis mehrzelligen Haarbildungen bedeckt, die als Ausstülpungen der Epidermis zu deuten sind.

Welche Vorteile bringen nun diese an sich unproduktiven – weil chlorophyllfreien – Strukturen am Trockenstandort? Eine behaarte Blattoberseite lässt zunächst an die reflektierenden Eigenschaften dieser meist mit Luft gefüllten toten Zellen denken, wodurch sich Vorteile in Richtung Strahlungs- und Wärmeschutz ergeben, die weiter oben im Zusammenhang mit den reflektierenden Wachsschichten schon diskutiert wurden. Ein Haarkleid an der Blattunterseite hat dagegen einen viel direkteren Einfluss auf den Wasserhaushalt: Noch viel effizienter als die oben erwähnten, um ein Vielfaches kleineren Wachspapillen setzen die Haare den vorbeistreichenden trockenen Winden einen Widerstand entgegen. Dadurch breitet sich zwischen den Haaren eine windberuhigte, relativ feuchte „Grenzschicht“ über der Epidermis bzw. den Spalten aus, die dafür sorgt, dass der Diffusionsgradient zwischen dem Blattinneren und der umgebenden Luft weniger steil verläuft, dass also die nach außen gerichtete Diffusion des Wasserdampfs gebremst wird. Je nach Dichte und Länge der Haare ist der „Grenzschichtwiderstand“ gegenüber der Was-

Berg-Steinkraut, Blattquerschnitt mit Sternhaaren (oben)

Sand-Frühlings-Fingerkraut, Blattquerschnitt mit Büschelhaaren (Mitte)

Weiche Silberscharte, Blattquerschnitt (unten)

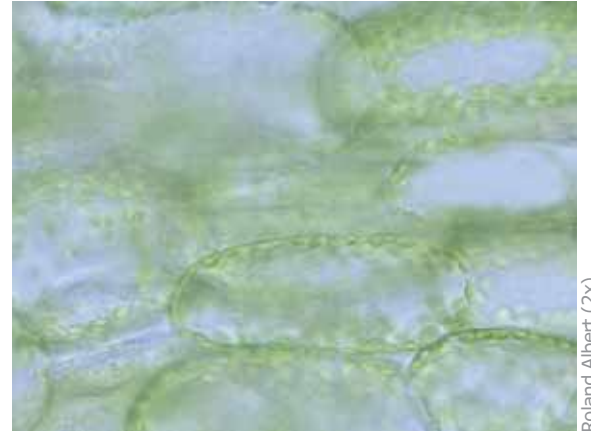


Roland Albert (3x)

**Weiß-Mauerpfeffer,
Blattquerschnitt**



Weiß-Mauerpfeffer: Die Mesophyllzellen sind extrem dünnwandig und effiziente Wasserspeicher.



Roland Albert (2x)

serdampf-Diffusion aus dem Blattinneren mehr oder weniger stark erhöht.

Aus der breiten Palette unterschiedlichster Behaarungstypen und Haarbildungen können hier nur wenige Beispiele herausgegriffen werden. Besonders schöne, dem Blatt dicht anliegende und verzweigte Sternhaare trägt das Berg-Steinkraut (*Alyssum montanum*), die auf kleinen Stielzellen sitzen und das gesamte Blättchen dicht überziehen (Abbildungen rechts). Ähnliche Haare tragen auch die Blätter anderer Steinkraut-Arten. Auch das Sand-Frühlings-Fingerkraut (*Potentilla incana*) ist rundum mit Haaren besetzt, die in diesem Fall als „Büschelhaare“ zu bezeichnen sind. Manche Pflanzenarten verdanken dem silbrig-glänzenden Aussehen ihrer dicht behaarten Blattunterseiten sogar ihren Namen: die Weiche Silberscharte (*Jurinea mollis*, siehe Foto Seite 93 rechts unten) und das Silber-Fingerkraut (*Potentilla argentea*). Dieser Glanz kommt durch intensive Lichtreflexion an den mit Luft erfüllten toten Haaren zustande. Die auffälligsten „Haartrachten“ besitzen jedoch eine Reihe heimischer Königskerzen (*Verbascum* sp.), deren pelzige Struktur sie einem dichten Filz aus mehrzelligen, sogenannten „Stockwerkshaaren“ verdanken.

Wassergewebe im Zusammenhang mit CAM „Crassulacean Acid Metabolism“

Einen ganz anderen Anpassungsweg haben unsere heimischen Hauswurz- und Mauerpfeffer-Arten aus der Familie der Dickblattgewächse (Crassulaceae) eingeschlagen. Die Strategie dieser „Sukkulenten“ (von lat. „succus“ = Saft), längeren Trockenperioden zu widerstehen, besteht darin, in großvolumigen Zellen ihres fast einheitlichen Mesophylls Wasser zu speichern. In Zeiten anhaltender Trockenheit zehren sie von diesen Reserven. Die im Blattgewebe außen liegenden Zellen enthalten Chloroplasten und betreiben neben der Wasserspeicherung v. a. die Photosynthese, während die chlorophyllfreien Zellen im Zentrum ausschließlich der Wasserspeicherung dienen. Die pralle Gestalt der Blätter kommt fast ausschließlich durch die hohe Turgeszenz ihrer großen, wasserreichen Zellen zustande, die sich gegenseitig abstützen. Auch die etwas dickwandigere Epidermis trägt zur Stabilisierung der sukkulenten, „fleischigen“ Blattstruktur bei. Die rote Färbung der Epidermis (und in einer einzelnen Mesophyllzelle!) kommt durch den wasserlöslichen Farbstoff „Anthocyan“ zustande, der auch für viele Blütenfarben verantwortlich ist. Er dient hier offenbar dem

Hainburger Feder-Nelke

Schutz gegen übermäßige Einstrahlung. Die Wasser speichernden Zellen sind auch Voraussetzung für den fakultativen CAM-Metabolismus der Dickblattgewächse (siehe unten).

Wurzelsysteme

Nicht ganz dürfen wir bei unserer Betrachtung auf die „unsichtbare Hälfte“ der Pflanzen vergessen, auf das Wurzelsystem. Insbesondere von ausdauernden Steppen- und Wüstenpflanzen ist bekannt, dass sie mitunter außerordentlich tief reichende und räumlich weit ausgedehnte Wurzelsysteme ausbilden können. Die unterirdische Biomasse kann mitunter ein Vielfaches der oberirdischen Sprossmasse betragen. Die Pflanzen trockener Klimate bilden also mächtige unterirdische „Wassersuchsysteme“ aus! Das Beispiel der Österreichischen Schwarzwurzel soll genügen, um auf diesen wichtigen Punkt hinzuweisen.



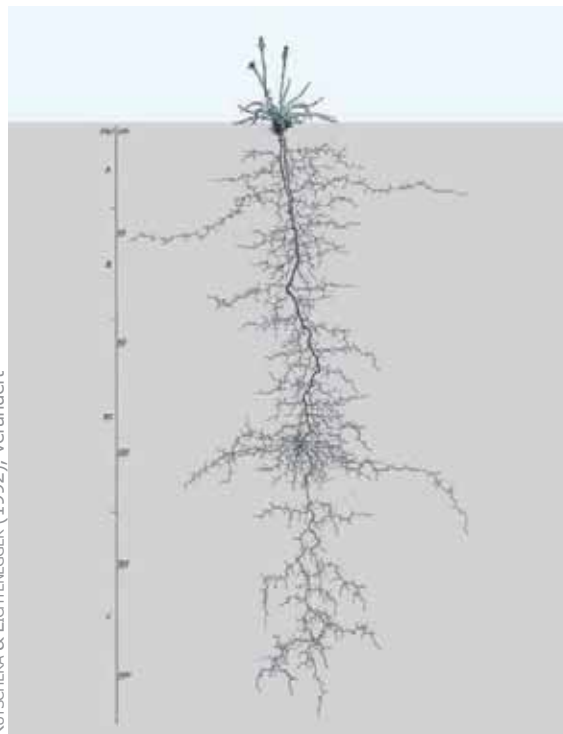
Roland Albert

Anpassungen auf physiologischer Ebene

Osmotische Anpassung

Zur Aufrechterhaltung ihres Wassergehaltes müssen alle pflanzlichen Zellen eine gewisse, relativ hohe Konzentration an wasserlöslichen Stoffen – anorganischen Ionen, organischen Säuren, Zuckern u. a. – in ihren Zellen aufbauen. Nur dadurch kann „osmotisch“ Wasser von den Zellen aufgenommen und dort zurückbehalten werden. Auf „Durchschnittsböden“ spielt v. a. das Kalium-Ion eine sehr wichtige osmotische Rolle, insbesondere auch für die turgor-abhängigen Schließbewegungen der Spaltöffnungszellen.

Auf den flachgründigen Kalk-/Dolomit-Hängen und Felsensteppen der Hundsheimer Berge müssen jedoch der Bedeutung von Calcium einige Worte gewidmet werden. Ganz allgemein liegen in kalkführenden



KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992), verändert

**Wurzelsystem der
Österreich-Schwarz-
wurzel**

Böden neben dem Calcium-Ion selbst stets auch Carbonat- und Hydrogencarbonat-Ionen vor. Je nach CO₂-Gehalt der Bodenluft (der aufgrund der Bodenatmung sehr viel höher sein kann als in der Atmosphäre und durchaus einige Prozente erreicht!) kann dagegen für Calcium- und Hydrogencarbonat-Ionen die Konzentration so hoch liegen, dass Calcium die Wurzeln überschwemmt und mit dem Wasserstrom, der die Pflanzen durchzieht, in die Blätter geleitet wird. Dort bleibt es nach Abdunstung des Wassers wie in Verdunstungspfannen liegen. Einer Reihe von Pflanzenarten kommt dies durchaus zugute, weil sie das gratis mitgeschleppte Calcium-Ion zusammen mit organischen Säuren (z. B. Äpfelsäure, Zitronensäure) als wirksames Osmotikum in ihren Vakuolen verwenden können. Analysen von Kalk-Trockenrasenpflanzen haben tatsächlich die wichtige Rolle von Calcium für die Osmoregulation der Pflanzen gezeigt.

Interessant ist noch, dass der Beitrag des Calciums zur Osmoregulation in Vertretern verschiedener Pflanzenfamilien sehr unterschiedlich sein kann. „Calciotrophe Arten“, die oft weit mehr Calcium als Kalium enthalten, finden sich in den Familien der Dickblattgewächse (Crassulaceae), der Kreuzblütler (Brassicaceae), der Schmetterlingsblütler (Fabaceae) und bei den Raublattgewächsen (Boraginaceae). Die Angehörigen der meisten anderen Pflanzenfamilien verwenden neben Calcium jedoch auch auf Kalkstandorten reichlich Kalium als Osmotikum, Gräser enthalten zudem noch viel Saccharose als selbst hergestellten, osmotisch wirksamen Inhaltsstoff.

Einen höchst interessanten Sonderfall stellen die Nelkengewächse dar. Hier ist die Hainburger Feder-Nelke besonders gut untersucht worden. Der Großteil der Nelkengewächse ist durch reichliche Synthese von Oxalsäure

ausgezeichnet, so auch die Gattung *Dianthus*. Oxalsäure bildet aber mit Calcium ein sehr schwer lösliches Salz, das Calciumoxalat, das in zahlreichen Pflanzenarten aus unterschiedlichen Familien (Aronstabgewächsen – Araceae, Lauchgewächsen – Alliaceae, Gänsefußgewächsen – Chenopodiaceae, Knöterichgewächsen – Polygonaceae, Nachtschattengewächsen – Solanaceae u. v. a.) auffällige Kristallformen in den Zellen bildet (meist morgensternartige Kristalldrüsen, aber auch diverse Nadeln, Kristallsand etc.). Für unsere Feder-Nelken ergibt sich nun das Problem, dass sie aufgrund der Calciumoxalat-Ausfällung Calcium nicht mehr als Osmotikum verwenden können, was an den trockenen Felsstandorten hinsichtlich des Wasserhaushaltes sicher günstig wäre. Die Pflanze muss also auf andere Stoffe zurückgreifen und synthetisiert als Besonderheit eine breite Palette von sogenannten Galaktosid-Zuckern, das sind niedermolekulare Verbindungen, die aus einer Kette aneinandergereihter Galaktose(= Milchzucker)-Einheiten unterschiedlicher Zahl bestehen.

Es gibt aber noch einen zweiten höchst interessanten Aspekt zu den Punkten „Osmoregulation“ und „Trockenstress“. Chemische Analysen von Wüstenpflanzen verschiedener Familienzugehörigkeit haben ergeben, dass in allen untersuchten Arten bestimmte niedermolekulare, osmotisch wirksame Substanzen enthalten sind. Es besteht in Fachkreisen Konsens darüber, dass diese Verbindungen überwiegend im Cytoplasma lokalisiert sind und die zellulären Strukturen (also Biomembranen, Eiweiße, Nukleinsäuren und andere Bio-Makromoleküle) bei stark negativen Wasserpotenzialen – also bei drohender Austrocknung – schützen.

Bemerkenswert ist, dass diese Stoffe auch in Pflanzen an Salzstandorten (etwa im Seewinkel im Burgenland) anzutreffen sind. Sie

schützen hier die Zellen von „Halophyten“ (Salzpflanzen) vor einer „osmotischen Austrocknung“ aufgrund starker Salzanreicherung in den Zellen. Man nennt diese Verbindungen auf Englisch „compatible solutes“, was so viel bedeutet wie „stoffwechseltverträgliche, osmotisch wirksame Verbindungen“; auch der Name „cytoplasmatische Osmotika“ ist gebräuchlich, der sich auf ihre Anwesenheit im Cytoplasma bezieht. Die molekulare Wirkungsweise dieser Schutzstoffe ist noch nicht in allen Details geklärt. Auch hier gibt es auffällige Familienspezifitäten: So ist die Aminosäure Prolin reichlich in Kreuzblütlern (Brassicaceae) und Wolfsmilchgewächsen (Euphorbiaceae) enthalten; cyclische, oft methylierte Zuckeralkohole sind besonders weit verbreitet, wie etwa Pinitol in allen Papilionaceen und verwandten „Leguminosen“; Nelkengewächse (Caryophyllaceae), Raublattgewächse (Boraginaceae), Doldenblütler (Apiaceae) und Korbblütler (Asteraceae), bes. die zahlreichen Beifuß- (*Artemisia*)-Arten enthalten ebenfalls reichlich verschiedene, eng verwandte sogenannte „Stereoisomere“ des Pinitols. Gräser wiederum enthalten Verbindungen, die dem Glycinbetain nahe stehen. Es scheint gesichert, dass neben Anpassungen auf anderen Ebenen die Existenz derartiger „Stress-Schutzstoffe“, die die empfindlichen Strukturen und Biomoleküle vor den negativen Wirkungen von Trockenstress schützen, einen wichtigen Beitrag zur Steigerung der Trockentoleranz von Pflanzen leisten.

Anpassungen auf der Ebene der Photosynthese

Wir haben ja schon eingangs darauf hingewiesen, dass mit der CO₂-Aufnahme untrennbar auch ein Wasserverlust durch Transpiration verbunden ist. Pflanzen in trockenen Klimaten haben nun „gelernt“, effizienter und sparsamer mit Wasser umzugehen. So hat

im Laufe ihrer Evolution eine Reihe von Pflanzengruppen im Zuge ihrer Anpassung an trockene Standorte effizientere und Wasser sparendere Wege der CO₂-Fixierung entwickelt, auf die abschließend kurz eingegangen werden soll.

Fakultative CAM-Pflanzen

„CAM“ steht für „Crassulacean Acid Metabolism“. Die Dickblattgewächse (Crassulaceae) sind eine besonders trockenresistente Pflanzenfamilie, deren Entstehungszentrum wahrscheinlich in den Wüsten Südafrikas liegt. An Mitgliedern dieser Pflanzengruppe wurde bereits im 19. Jahrhundert ein merkwürdiges Gasstoffwechsel-Muster entdeckt. Dieses zeichnet sich dadurch aus, dass Pflanzen in der Nacht ihre Spalten öffnen, um CO₂ aufzunehmen. Der naheliegende Vorteil liegt darin, dass in den kühleren und feuchteren Nächten weniger Wasser verloren geht. Der Nachteil dieser Strategie ist allerdings, dass den Pflanzen in der Nacht die Energie des Sonnenlichtes fehlt, um aus CO₂ wertvolle organische Assimilate (Zucker, Stärke, etc.) zu synthetisieren. Der Kompromiss war, das CO₂ zwar in der Nacht aufzunehmen, es aber in einer noch relativ energiearmen Verbindung in den wasserreichen Vakuolen abzuspeichern. Tatsächlich bilden diese CAM-Pflanzen in der Nacht Äpfelsäure und speichern diese. Vorteilhaft ist auch, dass dasjenige Enzym, das die CO₂-Fixierung steuert, nämlich die PEP-Carboxylase (Phosphoenol-Pyruvat-Carboxylase), sehr viel effizienter CO₂ bindet als die RuBISCO (Ribulose-Bisphosphat-Carboxylase), also dasjenige Enzym, das im „Normalfall“ für die CO₂-Aufnahme sorgt. In der Bilanz bedeutet dies, dass pro aufgenommenem CO₂-Molekül weniger Wasser verloren geht!

Tagsüber wird die Äpfelsäure wieder gespalten, und das freigesetzte CO₂ wird nach dem

„normalen“ Schema der Photosynthese weiter verarbeitet. Strukturelle Voraussetzung ist eine hohe Kapazität für Äpfelsäure-Speicherung in den Zellen, was bei „sukkulenten“ Pflanzen mit ihren riesigen, wasserreichen Zellen sehr gut möglich ist. So verwundert es nicht, dass diese wassersparende Photosynthese-Variante auch von den stamm-sukkulenten Kakteen (Cactaceae), Wolfsmilch-Gewächsen (Euphorbiaceae) und Seidenpflanzen-Gewächsen (Asclepiadaceae) betrieben wird. Über unsere heimischen Hauswurz- und Mauerpfeffer-Arten gibt es nun Untersuchungen, die gezeigt haben, dass dieser Mechanismus nur bei extremer Trockenheit eingeschlagen wird. Man nennt diese Arten demnach „fakultative CAM-Pflanzen“.

C4-Pflanzen

Die Natur ist erfinderisch und hat noch eine zweite Möglichkeit entdeckt, Photosynthese auf Wasser sparende Art zu betreiben: In den an allen Trockenstandorten weltweit sehr erfolgreichen sogenannten „C4-Pflanzen“ aus den unterschiedlichsten Pflanzenfamilien hat sich das photosynthetisch aktive Gewebe biochemisch-physiologisch, aber auch morphologisch-anatomisch so weit differenziert, dass die äußeren Schichten des Mesophylls eine „Primärfixierung“ des CO₂ über das effizientere CO₂-fixierende Enzym (PEP-Carboxylase) vollziehen. Der Wasserverlust durch die geöffneten Spalten ist dadurch viel geringer. Wie bei den CAM-Pflanzen ist das erste Photosynthese-Produkt die Äpfelsäure, also eine organische Säure mit 4 Kohlenstoffatomen (daher der Name „C4-Pflanzen“). Dieser Vorgang vollzieht sich aber bei Tag, und Äpfelsäure wird sofort in die inneren, die Gefäßbündel umgebenden Zellen des Blattgewebes weitergeleitet, die als „Gefäßbündelscheidenzellen“ bezeichnet werden. Hier wird CO₂ aus Äpfelsäure wiederum freigesetzt, und das CO₂ wird – wie bei den normalen

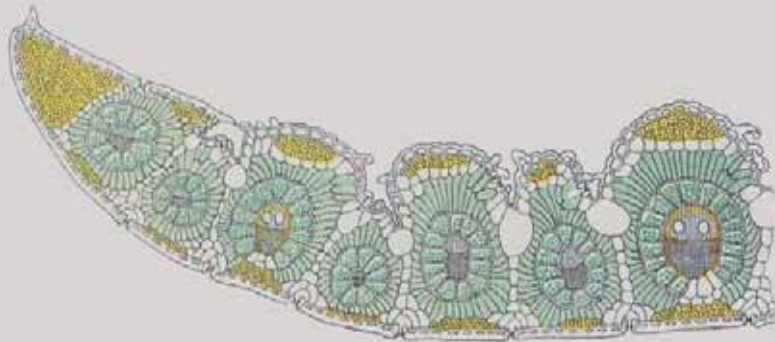
„C3-Pflanzen“ – mittels Lichtenergie zu wertvollen Photosyntheseprodukten umgebaut. Die Abbildung auf der rechten Seite zeigt am Beispiel einer tropischen *Andropogon*-Art diese Gewebsdifferenzierung, die aufgrund der regelmäßigen Anordnung der Zellen um das Gefäßbündel als „Kranz-Typus“ in die Literatur eingegangen ist.

Der C4-Mechanismus der Photosynthese ist in warmen und trockenen Lebensräumen der Subtropen „erfunden“ worden, was auch der Grund ist, dass die geschilderten Stoffwechselprozesse nur bei hohen Temperaturen (ca. 25–30 °C) optimal ablaufen. In unseren Breiten verhält sich der C4-Metabolismus nur suboptimal, und in der geschlossenen Vegetation sind C3-Pflanzen konkurrenzstärker. Umso bemerkenswerter ist es, dass sich in den trockenwarmen ostösterreichischen Lebensräumen auch in geschlossenen Beständen C4-Pflanzen dauerhaft etablieren



NIKOLAUS JOSEPH VON JACQUIN, Florae austriacae (1773-78)

Europa-Bartgras



**Blattbau eines
C4-Grases am Beispiel
einer tropischen
Andropogon-Art**

konnten und sich gegenüber der Konkurrenz durch C3-Arten behaupten. Das stattliche Europa-Bartgras (*Bothriochloa ischaemum*) und – viel seltener – der Grillen-Goldbart (*Chrysopogon gryllus*), die v. a. die Trockenrasen der west- bis südwestexponierten unteren Hanglagen der Hainburger Berge besiedeln, sind – ökophysiologisch gesehen – zwei schöne Beispiele gleichsam subtropischer Exklaven in besonders trockenen und warmen Lebensräumen Mitteleuropas!

Nachwort

Abschließend sei darauf hingewiesen, dass die Natur stets unterschiedliche Wege beschreitet, um den Erfolg von Arten zu sichern: Blattbehaarung einerseits, kahle, dafür mit Wachs imprägnierte Oberflächen andererseits sind konträre, aber letztlich gleich erfolgreiche Strategien. Ebenso hat sich der Wasser sparende C4-Metabolismus einerseits und die ausgeklügelte „Einroll“-Technik des C3-Grases *Stipa* andererseits als ökologisch „gleichwertig“ erwiesen, wie das gemeinsame Vorkommen von C4-Gräsern

und *Stipa*-Arten in der extrem trockenen zentralen Sahara bezeugen!

Die zweite Botschaft ist, dass ganz besonders erfolgreiche Pflanzenarten oder -familien jeweils Anpassungsstrategien auf unterschiedlichen Ebenen – auf morphologischer, anatomischer und physiologischer – entwickelt haben, um den Überlebenskampf unter Stressbedingungen zu gewinnen: das Beispiel des Steinkrauts (*Alyssum*), das eine spezielle Behaarung, eine dicke Cuticula, die Anreicherung von Calcium als osmotisch wirksames Ion und – als Kreuzblütler – die Akkumulation von Prolin als cytoplasmatischen Schutzstoff als Rüstzeug gegen Trockenstress mitbekommen hat, mag hierfür genügen und gleichzeitig auch den Schlusspunkt unter unseren „ökophysiologischen Rundgang“ in den Trockenrasen Niederösterreichs setzen!

Weiterführende Literatur

ALBERT, R., PFUNDNER, G., HERTENBERGER, G., KÄSTENBAUER, T. & WATZKA, M. (2000): The Physiotype Approach to Understanding Halophytes and Xerophytes. In: „Ergebnisse weltwei-

ter ökologischer Forschung". Beiträge des 1. Symposiums der A. F. W. Schimper-Stiftung von H. und E. Walter, Stuttgart-Hohenheim. Oktober 1998. p. 69–87. Hg.: Siegmar-W. Breckle, Birgit Schweizer und Uwe Arndt. Verlag Günter Heimbach, Stuttgart.

CAMPBELL, N. A. (Hrsg.) (1997): Biologie. 1. deutsche Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin-Oxford.

KINZEL, H. (1982): Pflanzenökologien und Mineralstoffwechsel. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.

KULL, U. (2000): Grundriss der Allgemeinen Botanik. 2. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg Berlin.

KUTSCHERA L. & LICHTENEGGER, E. (1992): Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2: Pteridophyta und Dicotyledonae (Magnoliopida), Teil 1: Morphologie, Anatomie, Ökologie, Verbreitung, Soziologie, Wirtschaft. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-Jena-New York.

LARCHER, W. (2001): Ökophysiologie der Pflanzen. 6. Auflage. UTB für Wissenschaft 8074. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.

SCHULZE, E.-D., BECK, E. & MÜLLER-HOHENSTEIN, K. (2002): Pflanzenökologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin.

SITTE, P., WEILER, E. W., KADEREIT, J. W., BRESINSKY, A. & KÖRNER, C. (2002): Lehrbuch der Botanik. 35. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg-Berlin.

Univ.-Prof. Dr. Roland Albert
Institut für Ökologie und Naturschutz
Universität Wien
Althanstraße 14
1090 Wien