1. Einleitung

Zusammenhang zwischen den Stoffbilanzen einer Pflanze und der Eroberung ökologischer Nischen unter dem Aspekt des Parasitismus

Das Vorkommen einer Pflanzenart wird in den gemäßigten Breiten durch die Fähigkeit bestimmt, die zur Verfügung stehenden Ressourcen gegenüber konkurrierenden Pflanzenarten in möglichst vorteilhafter Weise zu nutzen (Küppers 1985). Vorteile gegenüber Konkurrenten verschafft sich eine Pflanzenart hauptsächlich durch eine hohe Stoffproduktion (Schimper 1898), eine den Umweltbedingungen angepasste Strategie der Biomasse-Allokation (Schulze et al. 1986, Küppers 1989b) sowie durch eine effiziente Verbreitungsweise ihrer Ausbreitungsorgane (Firbas 1949). Schutzvorkehrungen gegenüber langen Trockenperioden oder starker Kälte sind im Vergleich zum tropischen Gürtel oder den Kälteregionen geringer ausgeprägt (Walter und Breckle 1986). Singuläre Ereignisse, die das vorhandene Artenspektrum an Extremstandorten innerhalb kürzester Zeit verändern können (z.B. Loris et al. 2004), spielen in Mitteleuropa für die Ausprägung der Vegetation nur lokal eine Rolle.

Parasitische Pflanzen sind in ihrer Stoffbilanz nicht, oder zumindest nicht vollständig auf ihre eigene Stoffproduktion angewiesen, sondern zehren stattdessen von den Ressourcen ihrer Wirtspflanze (z.B. Härtel 1956, Kuijt 1969). Dieser Vorteil in der Stoffproduktion wird durch eine Abhängigkeit gegenüber dem Wirt erkauft, und zwar zum einen durch das Gebundensein an das Vorkommen einer geeigneten Wirtspflanze, zum anderen durch das Risiko, beim Absterben eines geschädigten Wirts mit diesem zugrunde zu gehen. Diese, für Parasiten regelmäßigen, Katastrophenereignisse werden durch eine massive und teilweise hochspezialisierte Ausbreitung ihrer Verbreitungsorgane (Calder und Bernhardt 1983, Snow und Snow 1988) beantwortet. Pflanzlicher Parasitismus kann daher nicht einfach als besondere Ausprägung einer abgewandelten Stoffproduktion angesehen werden, sondern muss als Komplex weitreichender Spezialisierungen an diese ökologische Nische verstanden werden. Die Misteln, d.h. die Vertreter der *Loranthaceen* und *Viscaceen* (Kuijt 1969), stellen dabei als obligate, ausdauernde Halbschmarotzer mit funktionsfähigem Photosyntheseapparat interessante Untersuchungsobjekte dar, an denen sich die Stoffbilanz und Ressourcennutzung eines Parasiten untersuchen lässt.

Schlüsselfragen im Verständnis der Lebensweise hemiparasitischer Misteln

Die hemiparasitische Mistel *Viscum album* LINNÉ ist ein immergrünes Holzgewächs, das hohe Transpirationsraten und einen verschwenderischen Wasserhaushalt zeigt. Dieser lange bekannte Sachverhalt (KAMERLING 1914) wurde mit modernen Methoden an zahlreichen weiteren Mistelarten nachgewiesen (HÄRTEL 1937, VARESCHI und PANNIER 1953, SCHULZE et al. 1984, ULLMANN et al. 1985, EHLERINGER et al. 1985, KUPPEL 1999); nur wenige Fälle einer geringeren Transpiration als der des gleichen Umweltbedingungen ausgesetzten Wirts wurden bekannt (KÜPPERS et al. 1992, VON WILLERT und POPP 1995). Erklärungsansätze für diesen hohen Wasserumsatz der Misteln finden sich in zahlreichen Arbeiten seit den Beginn der ökophysiologischen Forschung. Allerdings vermag keine dieser Arbeiten ein zufrieden stellendes und vollständiges Bild zu liefern:

Die älteste Literatur beschrieb zunächst die morphologischen Anpassungen des Parasiten (UNGER 1840, DE BARY 1877), erkannt wurde aber auch die Fähigkeit der Mistel zur Photosynthese (BONNIER 1891). Die Aufnahme organischen Materials aus dem Xylem des Wirts wurde zwar in Erwägung gezogen (PFEFFER 1877), als wesentliches Ergebnis wurde aber festgestellt, dass *Viscum album* den Bedarf an Kohlenstoff weitgehend photoautotroph zu decken vermag (BONNIER 1891, KOSTYTSCHEW 1922). Ringelungsversuche zeigten zudem, dass allenfalls unbedeutende Mengen organischen Materials über die Phloembahnen zwischen Wirt und Mistel wandern (PITRA 1861, MOLISCH 1916). Aufgrund dieser Befunde wurde die Mistel als „Hemiparasit“ bezeichnet, der seinem Wirt im wesentlichen nur Wasser und Nährsalze entnimmt.

Als Grund für die hohen Transpirationsraten wurde angenommen, dass sie den Import von Kalium und anderen Nährsalzen über den stark verdünnten Xylemsaft sicherstellen (GLATZEL 1983, GLATZEL und BALASUBRAMANIAM 1987). Die starke Anreicherung dieser osmotisch wirksamen Substanzen wurde als notwendig angesehen, um den osmotischen Gradienten in Richtung des Parasiten aufrecht zu erhalten, in dessen Folge die Wasserversorgung des Parasiten ermöglicht wird (SENN 1913, MACDOUGAL und CANNON 1910, zitiert in FISHER 1983). Diese Argumentation ist aber als Erklärung der hohen Transpiration nicht ausreichend, sondern stellt vielmehr einen Zirkelschluss dar: Die hohe Anreicherung der Osmotika kann nicht gleichzeitig als Ursache der hohen Transpiration und andererseits als deren Folge angesehen werden. Insbesondere bleibt offen, warum nach den vorliegenden Übersichten (LAMONT 1983, ULLMANN et al. 1985) zwar stark transpirierende Misteln mit hohen Kalium-Gehalten beobachtet werden, aber gering transpirierende Misteln mit geringerer Kalium-Anreicherung als im Wirt nirgends eine ökologische Nische gefunden haben.

SCHULZE et al. (1984) und EHLERINGER et al. (1985) führten den hohen Wasserumsatz zahlreicher subtropischer Misteln nicht auf den höheren Bedarf an anorganischen Kationen, sondern auf einen Stickstoffmangel im Parasiten zurück. *Viscum album* (NOBBE 1884, GOEDINGS 1995) und *Loranthus europaeus* (GLATZEL 1983) zeigten allerdings höhere Stickstoffgehalte als der Wirt, so dass nicht a priori davon auszugehen ist, dass ein Mangel an Stickstoff den Wasserumsatz antreibt.

Kohlenstoffverbindungen kommen als weitere wesentliche Stoffgruppe in Frage, deren Import durch eine hohe Transpiration der Misteln gefördert werden könnte (PRESS 1989, MARSHALL und EHLERINGER 1990, SCHULZE et al. 1991). Es zeigte sich in der Tat, dass organische Substanzen vom Wirt in die Mistel transportiert werden (RICHTER und POPP 1992, WANEK und RICHTER 1993, Übersicht bei POPP und RICHTER 1998). Markierungsversuche an Misteln ohne morphologisch erkennbare Verbindung zum Phloem des Wirts zeigten aber, dass der Weg dieser Kohlenstoffverbindungen über das Xylem verlaufen muss. Denn ein Import der von den Wirtsblättern über das Phloem abtransportierten Assimilate wurde nicht festgestellt (SÉLÉDZHANU 1961 und Baillon 1988 für *Viscum album* Forstmeier 1985 für südafrikanische *Viscum*-Arten, HULL 1964 für *Phoradendron juniperum*). Für *Viscum album* ergab sich dabei ein Anteil heterotroph erworbenen Kohlenstoffs von etwa einem Drittel (RICHTER und POPP 1992), bei anderen Untersuchungen wurde er je nach untersuchter Mistelart, die sich in der Morphologie des Endophyten zum Teil deutlich unterscheiden (KUIJT 1969), zwischen 5 und 81 % geschätzt (POPP und RICHTER 1998).

Eine direkte Bestimmung der Heterotrophie durch den Vergleich von Kohlenstoffbedarf und Kohlenstoffgewinn der Misteln ist bisher nicht erfolgt. Ein solcher Vergleich wäre aufschlussreich, da er nicht an Voraussetzungen zur Zusammensetzung der importierten Stoffe geknüpft ist, sondern Aussagen über die Summe des über Xylem und Phloem importierten Kohlenstoffs treffen kann. Diese Summe ist für die *ökologische Bedeutung* der Heterotrophie wesentlich bedeutsamer als der Transportweg. Die vorliegende Arbeit hat sich daher zum Ziel gesetzt, vor dem Hintergrund dieser offenen Fragen die Wasser,- Kohlenstoff- und Stickstoffbilanzen eines Hemiparasiten am Beispiel der weißbeerigen Mistel *Viscum album* zu untersuchen. Dabei soll der unterschiedlichen Verbreitung der drei in Mitteleuropa auftretenden Unterarten von *Viscum album* auf Wirten zum Teil unterschiedlicher Lebensform Rechnung getragen werden. So ist davon auszugehen, dass die unterschiedliche Intensität und Zeitdauer der Ruheperiode auf immergrünen Koniferen und sommergrünen Laubbäumen einen Einfluss auf die parasitierenden Misteln hat (PFIZ 1998). Ebenso wurde die unterschiedliche Blattmorphologie und Blattlebensdauer der verschiedenen Unterarten bei der Berechnung der Stoffbilanzen berücksichtigt. Die Untersuchungen beschränkten sich aufgrund des Arbeitsumfangs und der Verfügbarkeit von Pflanzenmaterial auf weibliche Mistelexemplare, die das Alter der Fruchtreife erreicht hatten, da der Aspekt der Reproduktion für das Verständnis dieses Sprossparasiten wichtig erschien.

Zu Beginn der Untersuchungen stand die Frage im Vordergrund, inwieweit sich der hohe Wasserumsatz der Mistel *Viscum album* für die einzelnen Unterarten auf den spezifischen Wirten unterschiedlicher Lebensform unterscheidet. Dabei wurde die Möglichkeit verfolgt, die Methodik zur Bestimmung des Saftflusses soweit zu verfeinern, dass sie zur Bestimmung der Kronentranspiration verwendet werden kann. Zur Klärung der ökologischen Bedeutung des zu erwartenden hohen Wasserumsatzes ergab sich in der Folge weiterer Erklärungsbedarf: Die Akkumulation mineralischer Kationen in *Viscum album* ist bereits durch zahlreiche Untersuchungen belegt (Goedings 1995), so dass ein Mangel dieser Nährstoffe ausgeschlossen wurde. Offen blieb aber die Hypothese des „nitrogen parasitism“ (Schulze und Ehleringer 1984, Ehleringer et al. 1985). Daher wurde untersucht, ob ein Mangel an verfügbarem Stickstoff als Erklärung für den hohen Wasserumsatz dienen kann.

Des Weiteren wurde die Bedeutung des heterotrophen Kohlenstofferwerbs (Marshall und Ehleringer 1990) bei der Stoffbilanz des Hemiparasiten beleuchtet. Zur Berechnung dieser Stoffbilanzen wurde der Aufbau von Biomasse über den Verlauf mehrerer Jahre kontinuierlich verfolgt. Am Ende des Untersuchungszeitraums wurde durch destruktive Probenahme der untersuchten Exemplare der in den verschiedenen Organen festgelegte Kohlenstoff und Stickstoff bestimmt. Aus diesen Daten wurde ein auf Jahrgängen basierendes Modell für den Zuwachs von Mistelsträuchern auf Kronenebene erstellt. Zum anderen wurden durch Messungen des Saftflusses und des Blattgaswechsels der Wasserumsatz sowie die CO_2-Assimilation der Misteln unter freilandähnlichen Bedingungen kontinuierlich verfolgt und bilanziert.

Aufgrund der begrenzten technischen Ausstattung und der Heterogenität des Untersuchungsmaterials ergab sich die Schwierigkeit, die Bilanzen der gut untersuchten Mistelpflanzen auf die Gesamtmenge der untersuchten Pflanzen zu übertragen. Die kontinuierlichen Gaswechselmessungen wurden daher durch zusätzliche porometrische Messungen begleitet, um die Variabilität des Blattgasaustauschs innerhalb und zwischen den einzelnen Mistelsträuchern zu erfassen. Durch den Vergleich des photosynthetisch erworbenen Kohlenstoffs mit dem in der Mistel in Biomasse umgesetzten Anteil konnte daher der über den Wirt bezogene Kohlenstoff abgeschätzt werden.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen einen Vergleich der Stoffbilanzen für Wasser, Stickstoff und Kohlenstoff ermöglichen. Zusammen mit den aus der Literatur bekannten umfassenden Ergebnisse zum Mineralstoffhaushalt soll dieser Vergleich die Hypothese prüfen, ob ein Mangel einer dieser Ressourcen den Wasserumsatz der Mistel antreibt. Des Weiteren ist zu diskutieren, ob eine veränderte Biomasse-Allokation oder eine spezialisierte Physiologie, ergänzt durch morphologische Anpassungen, die Akquisition dieser Ressource begünstigt. Ziel dieser Diskussion sollte das bessere Verständnis der Ökologie parasitischer Samenpflanzen sein.

Abb. 1.1: *Viscum album* ssp. *album* auf *Populus* x *euamericana* während des Spätwinters am Freilandstandort Meistratzheim. Mistelbefall ist in der Peripherie der Wirtsäste, in den Kronen sowie an freistehenden Ästen oder Stämmen der Wirte zu erkennen. Die jüngstener Abschnitte der Wirtsäste sind nicht befallen, die Ausbreitung des Parasiten fand offensichtlich nicht jährlich statt.

2. Material und Methoden

2.1 Unterscheidung der untersuchten Unterarten der weißbeerigen Mistel

Da die europäische Mistel *Viscum album* LINNÉ in unterschiedlichen Florenwerken teilweise in Arten und teilweise in Unterarten eingeteilt wird, können Unklarheiten über das verwendete Pflanzenmaterial entstehen. Es folgt daher zunächst ein Überblick über die verwendete Taxonomie und die Unterscheidung der untersuchten Unterarten (TUBEUF 1923). Die mitteleuropäischen Sippen der Mistel *Viscum album* s.l. LINNÉ werden nach ihrer Wirtsspezifität in Unterarten eingeteilt (HEGI 1981, LUTHER und BECKER 1987, ZUBER 2004). Grundlage sind die zahlreichen Infektionsversuche von TUBEUF (1923), die belegen, dass *Viscum album* in drei getrennten Populationen unterschiedliche Wirte befällt. Für die vorliegende Arbeit wurden die Bezeichnungen der drei Unterarten nach ERHARDT (2002) (Tab. 2.1) verwendet.

Tab. 2.1: Verwendete Nomenklatur der Europäischen Mistel sowie deren Wirtsspektrum

Wirt	Sippe der Mistel (Synonyme)
Laubhölzer	*Viscum album* ssp. *album* LINNÉ (ssp. *platyspermum* KELLER)
Weißtanne	*Viscum album* ssp. *abietis* BECK
Waldkiefer	*Viscum album* ssp. *austriacum* (WIESBAUER) VOLLMANN (*Viscum laxum*)

Es gibt Hinweise darauf, dass sich diese Sippen nicht kreuzen lassen (HEINRICHER 1919, TUBEUF 1923), dass also getrennte Arten vorliegen. Nach MECHELKE (mündl. Mitteilung) sprechen auch Unterschiede im chromosomalen Vererbungsschema für isolierte Populationen. Wird der biologische Artbegriff angewendet, der reproduktiv isolierte Populationen sympatrischer Verbreitung als getrennte Arten auffasst, könnten demzufolge drei Arten angenommen werden. Die Frage der Artabgrenzung muss jedoch der systematischen Literatur vorbehalten bleiben, so dass in diesem Rahmen die oben erwähnten Bezeichnungen für die Unterarten verwendet werden.

Neben der Wirtsart können in den meisten Fällen morphologische Merkmale zur Klassifikation dieser Unterarten herangezogen werden (Tab. 2.2), doch ist dabei zu berücksichtigen, dass gerade die Blattformen eine große Variabilität aufweisen können. So

zeigen sekundäre Austriebe in der Regel größere Blätter als die primären (TUBEUF 1923).

Tab. 2.2: Morphologische Unterschiede der Unterarten von *Viscum album* nach GRAZI und URECH (1981), LUTHER und BECKER (1987), TUBEUF (1923) und eigenen Beobachtungen

Merkmal	V.a. ssp. album	V.a. ssp. abietis	V.a. ssp. austriacum
Blattumriss	höchstens 3 mal so lang wie breit		4 - 7 mal so lang wie breit
max. Blattbreite	oberhalb Blattmitte	nahe Blattmitte	
Blattfarbe	grün bis gelbgrün	dunkelgrün	grün bis schwach blaugrün
Blattjahrgänge	null- und einjährige	null-, ein- und zweijährige	
Beerenform	rund	rund bis länglich	länglich
Beerenfarbe	weiß bis gelb	weiß	gelblich, klar
Schleim der Beere	zieht klebrige Fäden	zieht keine Fäden, gleitend	
Samenform	breit, herzförmig	elliptisch	
Hypokotylspitze	köpfchenartig verdickt	zylindrisch	

Die Beschaffenheit des Schleims sowie der Hypokotylspitze werden nach GRAZI und URECH (1981) als ökologische Anpassung an die unterschiedlichen Wirte interpretiert. Auf winterkahlen Bäumen verhindert der sehr klebrige und schnell abbindende Schleim ein Abspülen der Keimlinge bei Regen. Auf benadelten Wirten erleichtert der flüssigere Schleim ein Gleiten der Keimlinge von den Nadeln zum Zweig des Wirts.

2.2 Pflanzenmaterial

Zur Überprüfung der Hypothesen konnte am Institut für Botanik der Universität Hohenheim auf eine Kultur künstlich infizierter Mistel-Wirt-Paare zurückgegriffen werden. Diese Pflanzen entstammten der von Herrn Prof. Mechelke begründeten Hohenheimer Mistelsammlung und wurden von der Abteilung „Botanischer Garten “ des Instituts für Botanik der Universität Hohenheim mitbetreut.

2.2.1 Freiwurzelnde Mistel-Wirt-Paare

Um Unterschiede in der physiologischen Aktivität von Misteln auf Wirten unterschiedlicher Lebensform festzustellen, standen mehrere freiwurzelnde Wirtspflanzen in unmittelbarer Nachbarschaft zur Verfügung: Mehrere laubwerfende Laubholzarten mit *Viscum album* ssp. *album*, Weißtannen und eine nadelwerfende Lärche mit *Viscum*

album ssp. *abietis* sowie Kiefern mit *Viscum album* ssp. *austriacum*. Für die verschiedenen Fragestellungen wurden unter Berücksichtigung des zur Verfügung stehenden Materials folgende Mistel-Wirt-Paare untersucht:

Tab. 2.3: Untersuchte freiwurzelnde Mistel-Wirt-Paare im Drahtgewächshaus der Hohenheimer Mistelanzucht

Nr.	Mistel	Wirt	Lebensform des Wirts
20	*Viscum album* ssp. *album*	*Betula pendula*	laubwerfend
21	*Viscum album* ssp. *album*	*Betula pendula*	laubwerfend
22	*Viscum album* ssp. *album*	*Betula pendula*	laubwerfend
36	*Viscum album* ssp. *album*	*Alnus glutinosa*	laubwerfend
37	*Viscum album* ssp. *abietis*	*Larix kaempferi*	nadelwerfend
5	*Viscum album* ssp. *abietis*	*Abies alba*	immergrün
8	*Viscum album* ssp. *abietis*	*Abies alba*	immergrün
11	*Viscum album* ssp. *abietis*	*Abies alba*	immergrün
9	*Viscum album* ssp. *austriacum*	*Pinus sylvestris*	immergrün
14	*Viscum album* ssp. *austriacum*	*Pinus sylvestris*	immergrün

Die Versuchspflanzen befanden sich in einem Drahtgewächshaus (Abb. 2.1), vor Beschädigung durch beerenfressende Vögel geschützt. In unmittelbarer Nachbarschaft zu diesem Drahtgewächshaus befanden sich Glasgewächshäuser sowie Zufahrtswege, was zur Folge hatte, dass die CO_2-Konzentration der Luft teilweise bis 400 µmol mol^{-1} anstieg. Bei der Auswahl der Versuchspflanzen wurde auf Beschattung durch benachbarte Pflanzen geachtet, um Pflanzen unter möglichst identischem Lichtregime zu vergleichen. Nach dem Laubaustrieb der Wirte im südwärts gelegenen Bereich musste eine stärkere Beschattung der Misteln auf den immergrünen Wirten in Kauf genommen werden. Versuche zum Wasserhaushalt von Mistel und Wirt wurden an einer auf *Salix alba* parasitierenden Laubholzmistel durchgeführt, da deren Krone mit einem Durchmesser von etwa 1 m ausreichend Blattmaterial für wiederholte Messungen des Blattwasserpotentials ermöglichte.

2.2.2 Untersuchte Mistel-Wirt-Paare in Pflanzkübeln

Um die Stoffbilanzen von Misteln auf Wirten unterschiedlicher Lebensform zu vergleichen, wurden für kontinuierliche Messungen des Blattgasaustauschs zu Beginn der Untersuchungen zwei Misteln auf Wirten in Pflanzkübeln gewählt. Die eine Pflanze, eine Kiefernmistel (*Viscum album* ssp. *austriacum*), war ein weibliches, bereits fruchtendes Exemplar mit 7 Internodien und einem Kronendurchmesser von 0.35 m. Der Wirt, eine ca. 15 Jahre alte Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) von 2.10 m Höhe, wurde

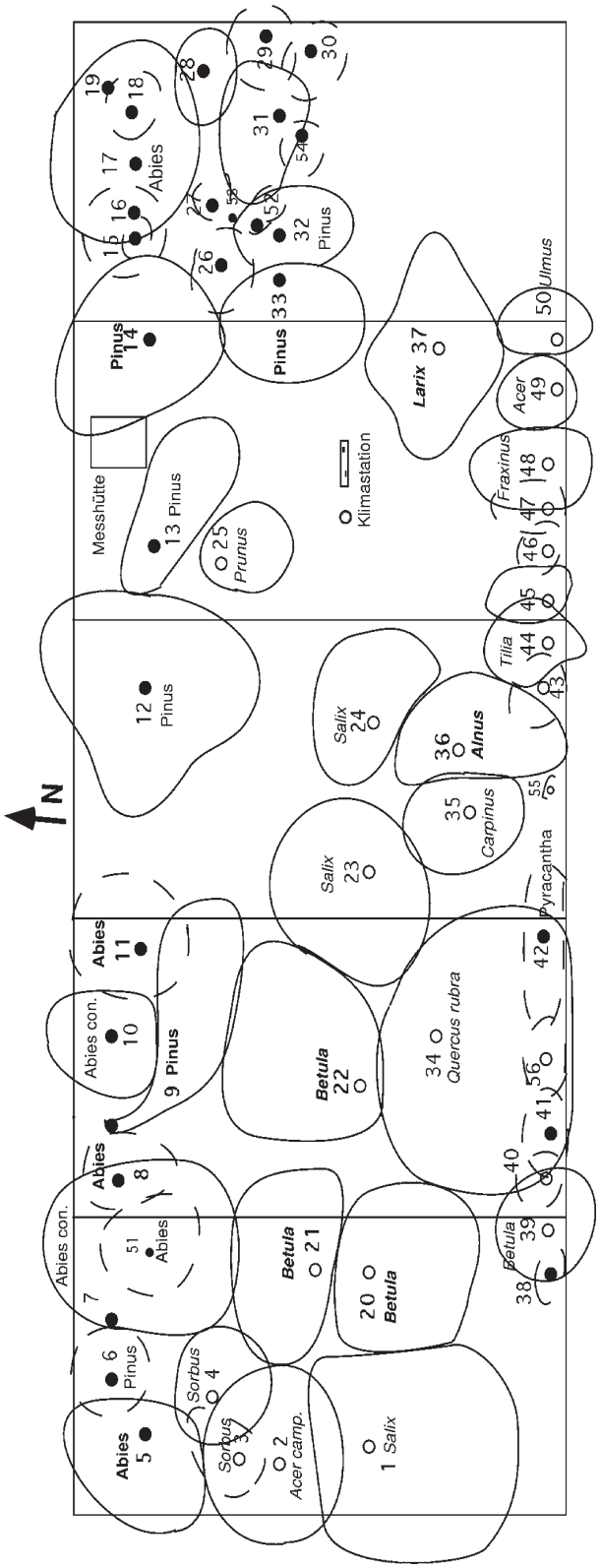

Abb. 2.1: Übersichtsplan der Freilandanzucht der Mistelsammlung in Stuttgart-Hohenheim (48°43′N 9°13′E, 399 mNN). Dargestellt ist die Lage der immergrünen (●) und der sommergrünen (○) Wirte sowie der mistelfreien Sträucher (• bzw. ∘). Dominante Kronen sind mit durchgezogenen Linien dargestellt, Kronen im Unterwuchs mit gebrochenen Linien.