

Das Phänotypen-Konzept - ein Modell zur Erklärung ökophysiologischer Anpassungen?

Roland Albert

Universität Wien, Institut für Ökologie und Naturschutz

Einleitung

Die grundsätzlichen dynamischen Prozesse im Wechselspiel von Mutation, Rekombination und Selektion, die zur Formenmannigfaltigkeit der gegenwärtigen Flora und Vegetation geführt haben, sind uns allen wohlvertraut. Neben den augenfälligen und unmittelbar sichtbaren morphologisch-anatomischen Anpassungen, die zur Beschreibung dieser Mannigfaltigkeit lange Zeit im Vordergrund standen, wandte sich - Hand in Hand mit der Entwicklung entsprechender chemischer Analysemethoden - das Interesse der Wissenschaft dann allmählich auch auf Merkmale auf chemisch-physiologischer und biochemischer Ebene, neuerdings erweitert durch molekularbiologisch fassbare Eigenschaften.

Während der letzten Jahrzehnte kristallisierte sich dabei immer deutlicher heraus, daß die als Folge evolutiver Differenzierung entstandene ungeheure Mannigfaltigkeit des pflanzlichen Chemismus in der Auseinandersetzung der Pflanzen mit ihrer Umwelt einen hohen Selektionswert einnimmt. So hat sich das allgemeine Fachgebiet der „Biochemischen Ökologie“ (vgl. SCHLEE 1992), im angloamerikanischen Sprachraum als „Ecological Biochemistry“ bezeichnet (vgl. HARBORNE 1993) heute als eigenständiges und sehr dynamisches neues integratives ökologisches Fachgebiet vielerorts gut etabliert. Gut bekannte Beispiele sind die vielen Pflanzengifte, ständig neu entdeckte bioaktive Inhaltsstoffe mit fungizider oder bakterizider Wirkung, Fraßschutzstoffe, die vielfältigen Botenstoffe, allelopathisch wirksame Inhaltsstoffe etc., auf die hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Im Zuge der Erforschung des Stoffwechsels der Pflanzen und der Aufdeckung chemisch-physiologischer und biochemischer Besonderheiten hat sich aber auch gezeigt, dass neben den erwähnten chemischen Merkmalen, die vornehmlich auf biotische Faktoren Einfluß nehmen, auch eine Reihe von physiologisch-chemischen Merkmalen existieren, die für eine erfolgreiche Auseinandersetzung der Pflanzen mit abiotischen Standortbedingungen von wesentlicher Bedeutung sind. Erinnerung sei etwa an die klassischen Arbeiten des kaum bekannten russischen Pflanzenphysiologen Iljin in den 30er und 40er Jahren des 20. Jahrhunderts zur Frage des Calcium-Stoffwechsels von Kalk- und Silikatfragen, an die diversen chemischen „Frostschutzmittel“ in Pflanzen, oder an die Rolle von Prolin zur Bewältigung von Salz- und Trockenstress, an das Vorkommen von Oligopeptiden zur Festlegung schädlicher Schwermetallionen in Pflanzenzellen, oder - noch allgemeiner - an die unterschiedlichen Photosynthesemuster von C_4 - und CAM-Typen, um andeutungsweise nur einige ganz wenige Beispiele zu nennen (vgl. KINZEL 1982, LARCHER 2001, SCHULZE ET AL. 2002, U.A.).

In den langjährigen Arbeiten am Institut für Pflanzenphysiologie - jetzt Institut für Ökologie und Naturschutz - an der Universität Wien unter Leitung von H. KINZEL stand besonders die Frage im Vordergrund, welche speziellen Merkmale auf der Ebene des Mineralstoff- und Ionenhaushaltes sowie niedermolekularer organischer Inhaltstoffe (neben Ionen etwa organische Säuren, Aminosäuren, lösliche Kohlenhydrate) einen Selektionsvorteil in der Auseinandersetzung mit chemischen Bodenfaktoren bieten.

In der Folge wird versucht, an Hand von Beispielen aufzuzeigen, welche chemisch-physiologischen Charakteristika einerseits zur Bewältigung gewisser Sonderstandorte - im Vordergrund stehen Salz- und Wüstenpflanzen - in bestimmten Pflanzengruppen gefunden wurden, und welche allgemeinen Zusammenhänge aufgrund des taxonspezifischen Auftretens dieser Merkmalskomplexe abgeleitet werden könnten.

Halophyten

Die erfolgreiche Besiedlung von Salzstandorten bedarf einiger Grundvoraussetzungen:

- (1) Osmotische Anpassung an das Substrat durch mehr oder weniger starke Salzspeicherung;
- (2) Erfüllung ernährungsphysiologischer Grundbedürfnisse trotz des sehr starken Überschusses an „Ballast“-Ionen (Na, Cl, manchmal auch Mg, SO₄ und HCO₃⁻) durch Vorhandensein selektiver und effizienter Ionenaufnahmesysteme;
- (3) Salztoleranz auf zellulärer Ebene durch Kompartimentierung der Salzionen in der Vakuole, begleitet durch die Synthese von cytoplasmatischen niedermolekularen (organischen) Osmolyten („*compatible solutes*“); diese sichern die osmotische Anpassung des Cytoplasmas und schützen v.a. die Enzyme u.a. Makromoleküle gegenüber dem niedrigen Wasserpotenzial.

Diese Zusammenhänge sind außerordentlich gut dokumentiert und bedürfen keiner weiteren Erläuterung (vgl. dazu die oben zitierten Lehrbücher und ALBERT 1982). Wir konzentrieren uns aber etwas auf taxonomische Zusammenhänge. Abb. 1 zeigt eine Reihe von Vertretern der Familie der Chenopodiaceen aus den Salzwüstengebieten Nordamerikas, die in großer Regelmäßigkeit und in hohen Konzentrationen Glycinbetain als cytoplasmatischen Osmolyt enthalten. Die auf das gesamte Zellwasser bezogenen Gehalte sind gegenüber dem Salzgehalt etwa 1 bis 1,5 Zehnerpotenzen niedriger. Setzen wir nun voraus, daß die Kompartimentierungshypothese zutrifft, (daß also Salz überwiegend in den Vakuolen, Glycinbetain überwiegend im Cytoplasma lokalisiert ist), dann bedeutet dies, dass aufgrund des sehr viel geringeren Volumens des cytoplasmatischen Wandbelags die aktuelle Glycinbetain-Konzentration im Plasma jedenfalls sehr viel höher ist und größenordnungsmäßig im Bereich der vakuolaren Salzkonzentration liegen sollte. Diese Überlegungen gelten grundsätzlich auch für alle anderen *compatible solutes*, von denen noch zu reden sein wird.

Ein Screening weiterer Halophytenfamilien aus Nordafrika, Jordanien, Kolumbien, Australien und Österreich zeigt ein breites Spektrum solcher niedermolekularen Osmolyte quer durch das System (Abb. 2) (vgl. POPP & ALBERT 1995, ALBERT ET AL. 2000). Betaine kommen in namhafteren Mengen

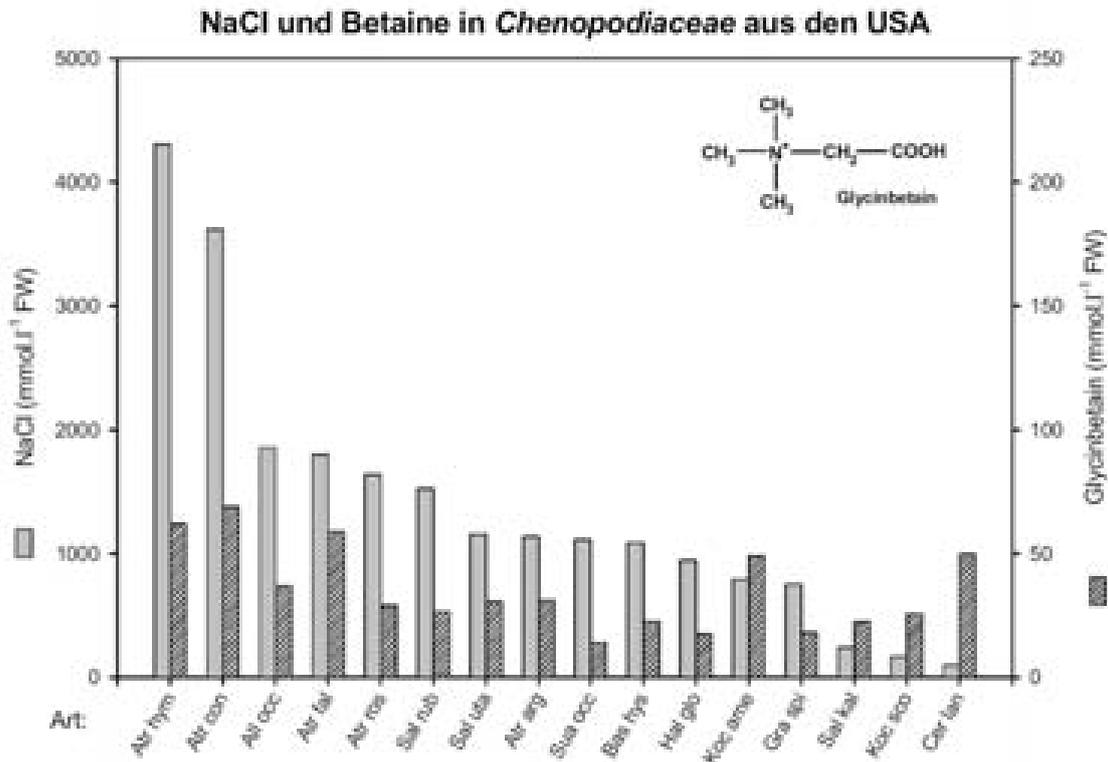


Abb. 1: Kochsalz- und Glycinbetain-Konzentration in mmol.l⁻¹ Frischwasser (FW) von *Chenopodiaceae* aus dem Gebiet des Großen Salzsees in Utah, USA. (*Atriplex hymenelytra*, *A. confertifolia*, *Allenrolfea occidentalis*, *Atriplex falcata*, *A. rosea*, *Salicornia rubra*, *S. utahensis*, *Atriplex argentea*, *Suaeda occidentalis*, *Bassia hyssopifolia*, *Halogeton glomeratus*, *Kochia americana*, *Grayia spinosa*, *Salsola kali*, *Kochia scoparia*, *Ceratoides lanata*).

noch bei Plumbaginaceen und Poaceen vor, und sind in Aizoaceen, Tamaricaceen, Frankeniaceen, Brassicaceen, Zygophyllaceen und Leguminosen nur in geringen Konzentrationen enthalten. Prolin, das als erstes entdeckte „klassische“ *compatible solute* ist etwas weiter verbreitet, und nimmt in Brassicaceen und Zygophyllaceen hohe Gehalte ein, kommt aber auch noch namhaft in Tamaricaceen, Aizoaceen und Plumbaginaceen vor. In anderen dikotylen Familien ist Prolin wohl nachweisbar, doch sind die Gehalte niedrig (Caryophyllaceae, Asteraceae, Leguminosae, u.a.). Auch Repräsentanten monokotyler Familien, insbesondere *Triglochin maritimum* (Juncaginaceae) enthalten Prolin.

Die Stoffklasse der Zuckeralkohole (Polyole) in geradkettiger (Hexite) und zyklischer Form (Cyclite) tritt ebenfalls bei mehreren ein- und zweikeimblättrigen Familien auf: Hohe Gehalte finden sich v.a. bei Leguminosen und Caryophyllaceen (Pinit), Plantaginaceae (Sorbit) und bei Asteraceen (verschiedene Cyclite). Nennenswerte Mengen sind noch in Aizoaceen, Plumbaginaceen, Tamaricaceen, Frankeniaceen, Poaceen und Cyperaceen enthalten, geringe Konzentrationen finden sich dagegen in den prominenten Halophytenfamilien der Zygophyllaceen, Brassicaceen und *Chenopodiaceae* sowie in *Triglochin*.

Bemerkenswert ist, dass besonders erfolgreiche Familien die Tendenz zur Akkumulation von zwei, manchmal auch drei cytoplasmatischen Osmolyten besitzen: Tamaricaceen, Frankeniaceen und Aizoaceen speichern Prolin und Polyole, Plumbaginaceen, Zygophyllaceen und Poaceen enthalten alle drei Substanzklassen, wenn auch in sehr unterschiedlichen Verhältnissen zueinander. Die

"Compatible solutes" in Halophyten

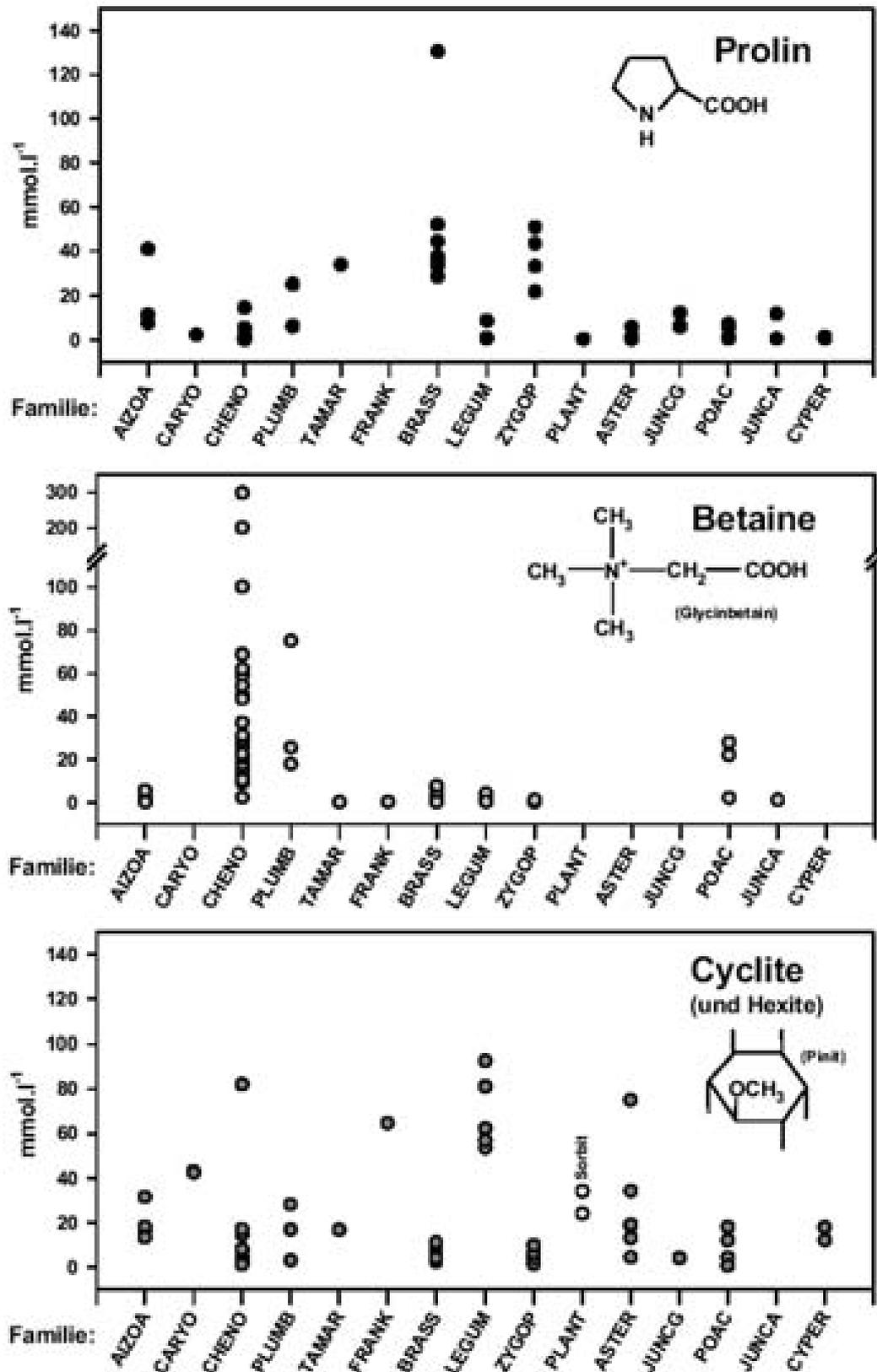


Abb. 2: Konzentrationen an Prolin, Betainen und Polyolen (Cyclite und Hexite) in halophilen Arten verschiedener Halophytenfamilien. Jedes Symbol bezieht sich auf eine untersuchte Pflanzenart. (Aizoaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Plumbaginaceae, Tamaricaceae, Frankeniaceae, Brassicaceae, Leguminosae, Zygophyllaceae, Plantaginaceae, Asteraceae, Juncaginaceae, Poaceae, Juncaceae, Cyperaceae).

außerordentlich hohe Glycinbetain-Konzentration in den Geweben der Chenopodiaceen kompensieren offenbar das weitgehende Fehlen der beiden anderen Stoffklassen!

Lösliche Zucker, die als *compatible solutes* offenbar von geringer Bedeutung sind, lassen sich in allen Pflanzenfamilien deutlich nachweisen, doch gibt es bezüglich ihrer Konzentration einen sehr auffälligen Unterschied zwischen ein- und zweikeimblättrigen Familien. Während in letztgenannten die Summe von Glukose, Fruktose und Saccharose in der Regel (oft weit) unter 100 mmol.l^{-1} Frischwasser bleibt, liegt deren Konzentration in den Blättern einkeimblättriger Arten in der Regel zwischen 100 und 250 mmol.l^{-1} . Unter der Annahme einer vorwiegenden Speicherung in den Vakuolen tragen Zucker bei monokotylen Hylophyten somit erheblich zum osmotischen Gesamtpotenzial bei. (Von den niedrigen Salzkonzentrationen in Monokotylen wird später noch zu reden sein).

Chenopodiaceen sind nicht nur durch das Vorkommen von Glycinbetain ausgezeichnet, sondern sind auch als klassische Oxalat-Familie bekannt. Die Synthese der Oxalsäure überwiegt stets die Calcium- (und Magnesium-) Aufnahme, sodass freies Oxalat regelmäßig im Zellsaft aufscheint. Weniger bekannt ist, dass auch Natriumoxalat relativ schwer löslich ist. Die Sättigungskonzentration liegt etwa bei 280 mmol.l^{-1} Zellsaft. Schon früher (vgl. ALBERT 1982) wurden Indizien vorgelegt, wonach bei xerohalophytischen Chenopodiaceen-Arten trockener Salz-Sodawüsten Nordamerikas (v.a. *Atriplex*, *Suaeda*, *Halogeton*) eine mögliche toxische Natriumeinschwemmung durch Ausfällung als Calcium/Magnesium/Natrium-Mischkristall hintangehalten wird.

Soweit zu einigen niedermolekularen organischen Verbindungen hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Anpassung höherer Pflanzen an Salzböden. Es gibt nun auch Hinweise, dass bezüglich der Eigenschaften des Ionenaufnahmesystems sehr deutliche Familienspezifitäten existieren, die von hohem adaptivem Wert sein könnten. Dies lässt sich gut an Hand von K/Na-Quotienten von Halophyten unterschiedlicher Familienzugehörigkeit darstellen, wobei besonders das Paar Poaceen/Chenopodiaceen als Modell dienen soll.

Poaceen können an Salzstandorten die Natrium-Aufnahme einschränken und verhalten sich durchwegs als „Saltexcluder“, während Chenopodiaceen als „Saltincluders“ (oder „saltaccumulators“) Na sehr intensiv und selektiv aufnehmen, wie aus den hohen Anreicherungen auch an sehr salzarmen Böden zu sehen ist (Abb. 3a). Das spiegelt sich auch in entsprechend unterschiedlichen K/Na-Quotienten wieder (Abb. 3b), die in sehr verschiedenen Bereichen liegen (Poaceen in der Regel weit über 1, Chenopodiaceen mit Schwerpunkt bei 0.1), auf höchst auffällige Ausnahmen als „Kalium-Typen“ (*Salsola kali*, *Kochia* sp., *Ceratoides* sp.) hatte Breckle in seinen früheren Arbeiten als erster hingewiesen (BRECKLE 1976). Das Gros der dikotylen Pflanzenfamilien kann die Na-Aufnahme nur z.T. einschränken, so daß der Natriumgehalt stetig mit dem Bodensalzgehalt ansteigt.

Die offensichtliche z.T. aktive Ionenspeicherung bei Chenopodiaceen bringt den Vorteil guter osmotischer Anpassung und somit einer ausreichenden Wasserversorgung. Als Ergänzung müssen allerdings Eigenschaften auf anderen Ebenen vorhanden sein, wie etwa die Synthese von Glycinbetain, die immerhin mit einer beträchtlichen Stickstoff-Investition verbunden ist, oder effiziente und entsprechend energiebedürftige Ionenpumpen am Tonoplast zur Bewerkstellung der Ionen-kompartimentierung.

Auf der anderen Seite bringt die Fähigkeit des partiellen Salzausschlusses bei Poaceen (und ähnlichen Konstitutionstypen) den Vorteil eines geringeren Aufwandes zur Ausbildung zellulärer

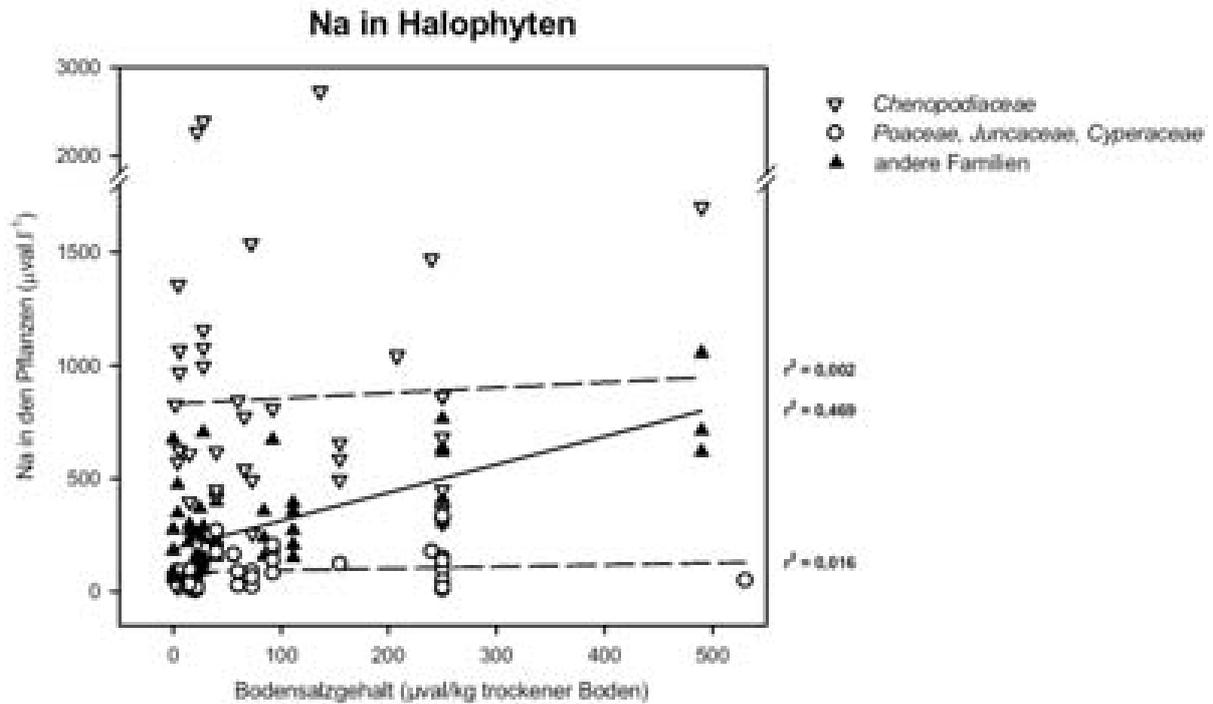


Abb. 3a: Na-Konzentration in diversen halophilen Familien, nach Gruppen dargestellt: jedes Symbol bezieht sich auf eine untersuchte Pflanzenart. Die Mehrheit der Chenopodiaceen sind Salzspeicherer („salt accumulators“), Einkeimblättrige sind Salzausschleüer („salt excluders“); der Na-Gehalt in sonstigen Zweikeimblättrigen folgt weitgehend der jeweiligen Salzkonzentration im Boden.

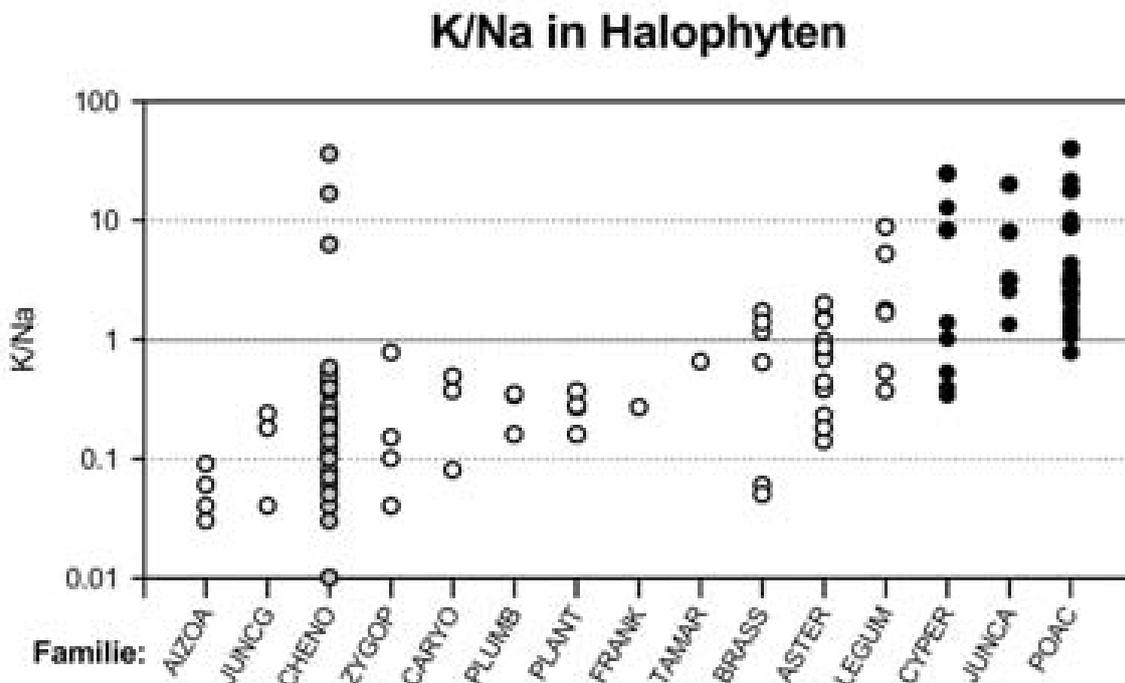


Abb. 3b: K/Na-Quotienten in halophilen Arten verschiedener Halophytenfamilien. Man beachte den logarithmischen Maßstab! (Aizoaceae, Juncaginaceae, Chenopodiaceae, Zygophyllaceae, Caryophyllaceae, Plumbaginaceae, Plantaginaceae, Frankeniaceae, Tamaricaceae, Brassicaceae, Asteraceae, Leguminosae, Cyperaceae, Juncaceae, Poaceae).

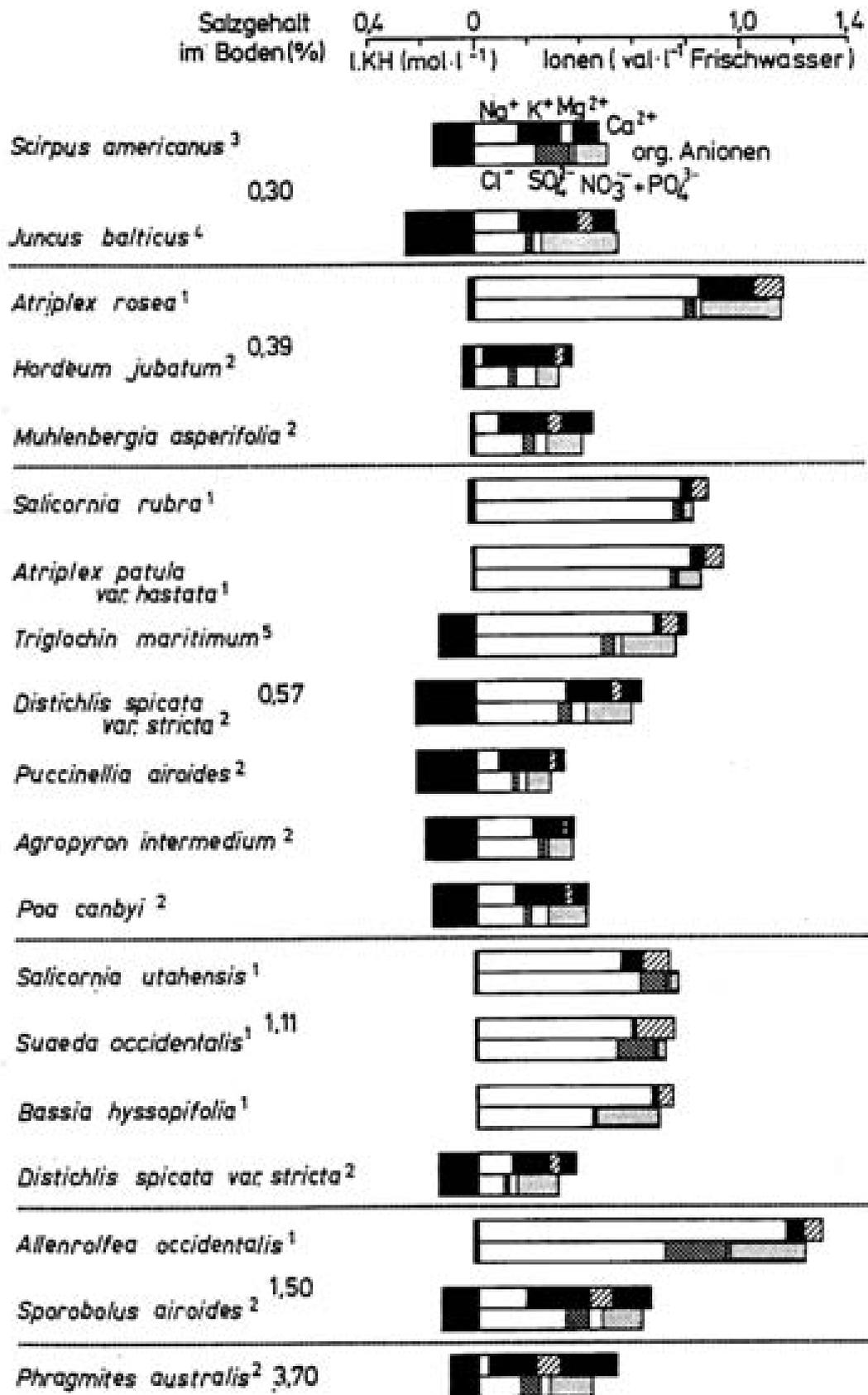


Abb. 4: Gegenüberstellung der Konzentrationen an Ionen und löslichen Kohlenhydraten im Zellsaft von hygrohalischen Chenopodiaceen und Monokotylen aus dem Gebiet um den Großen Salzsee in Utah, USA. Oxalat ist durch kräftige Umrandung hervorgehoben. Proben von 6 verschiedenen Standorten; Bodensalzgehalt: Na+Cl+SO₄, 1 = Chenopodiaceae, 2 = Poaceae, 3 = Cyperaceae, 4 = Juncaceae, 5 = Juncaginaceae (ALBERT 1982).