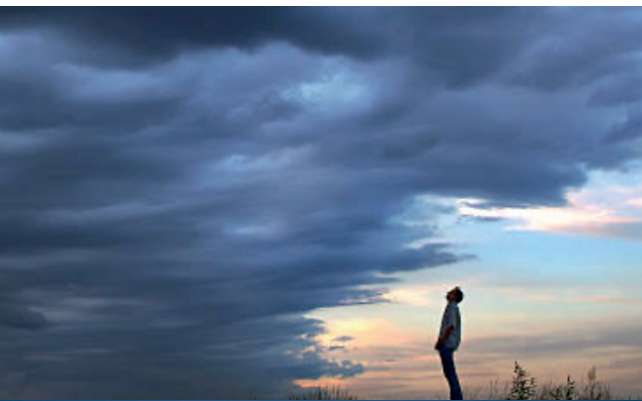


HEIDELBERGER
JAHRBÜCHER
ONLINE
Band 7 (2022)

Gesellschaft der Freunde
Universität Heidelberg e.V.



Die vier Elemente

Joachim Funke & Michael Wink (Hrsg.)

HEIDELBERG
UNIVERSITY PUBLISHING

Erde, Luft, Wasser und Feuer – Wie Pflanzen diese Elemente nutzen

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg – Biodiversität und
Pflanzensystematik, Universität Heidelberg

Zusammenfassung

Es sind die klassischen vier Elemente der großen griechischen Philosophen, die – entmythologisiert – sich in heutiger Sicht als Schauplätze organismischer Evolution präsentieren. Mit ihren unterschiedlichen physikalischen und chemischen Qualitäten bilden sie die abiotischen Umweltfaktoren, an die sich Organismen durch zufällige genetische Veränderungen im Laufe der Evolution anpassen können. Andererseits können die ständig sich ändernden Umweltfaktoren immer wieder Organismenarten zum Aussterben zwingen. Wasser ist das Element, in dem das Leben entstand und sehr lange Zeit auch das alleinige Substrat für Pflanzen war. Die ältesten Landpflanzen-Fossilien kennen wir aus dem Oberen Silur, sind also mehr als 400 Millionen Jahre alt. Sie hatten allgemein dasselbe Bauprinzip, nämlich im Querschnitt runde Stiele, die sich mehrfach räumlich-gabelig verzweigen und einen sog. Telomstand bilden, von dem sich im Verlauf des Devons durch unterschiedliche Formveränderungen (sogenannte Elementarprozesse) u. a. die Bärlappe und Wedelfarne ableiten lassen, die im Karbon ihren Höhepunkt erreichten. Mit dem Landgang der Pflanzen erobern sie gleichzeitig das Element Luft. Unterschiedliche Feuchtigkeitsgrade und Temperaturen dieses Elements „zwingen“ die Pflanzen (aufgrund zufälliger Erbänderungen und anschließender dem Optimierungsprinzip gehorchender Selektion) zu unterschiedlichsten Anpassungen. Kompromisse zwischen „Hungern“ und „Dürsten“ finden sich vielfach an ariden Wuchsorten. Das meist zerstörerische Element

Feuer bildet als „Feuerball“ Sonne eine für das Pflanzenleben unabdingbare Lichtquelle. Sogar das offene Feuer kann von Pflanzen in Gebieten regelmäßig auftretender Buschbrände zur Samenausbreitung in genialer Weise genutzt werden. Die „Verschmutzung“ der genannten Elemente, insbesondere des Wassers, der Luft und des Bodens, oft verursacht von ethisch entkernten Großkonzernen, stellt uns heutzutage vor fast unüberwindbare Probleme (Klimawandel, Insektensterben, Rückgang der Biodiversität insgesamt, „versaute“ Nahrungsmittel).

1 Eine Aufsehen erregende Entdeckung

Man schreibt das Jahr 1916, als der schottische Geologe William Mackie¹ über seine geologisch-petrographischen Studien im Gebiet von Rhynie in Aberdeenshire (Schottland) berichtet. Er entdeckt in Hornstein-Blöcken (Hornstein ist ein altes silikatreiches Sedimentgestein), die an einer Straßenböschung und in einer Gartenmauer zu finden waren, neben fossilen Krebsen eine Menge an pflanzlichen Überresten. Die Felsblöcke können dem Devon, das vor etwa 400 Millionen Jahren beginnt und vor etwa 320 Millionen Jahren ins Karbon übergeht, zugeordnet werden.

Es sind der ursprünglich als Bankangestellter arbeitende, später als Paläobotaniker tätige Robert Kidston² und der Botaniker William Henry Lang von der Victoria Universität Manchester, die gleich darauf die fossilen Pflanzenreste in Augenschein nehmen. Ein Glücksumstand gestattet ihnen eine bis ins Detail gehende Analyse. Durch die fein kristalline Beschaffenheit des Hornsteins ist es nämlich möglich äußerst dünne Schliffe herzustellen, an denen (fast wie in frischem Zustand) lichtmikroskopisch Gewebe- und zelluläre Strukturen beobachtet werden können. Von den vier neu von Kidston & Lang (1917, 1920a, b) beschriebenen Arten³ verdienen zwei besondere Beachtung, nämlich *Rhynia gwynne-vaughani* und *Rhynia maior* (der Gattungsname bezieht sich auf die Gegend der Fundstellen). In ihrer Rekonstruktion besteht die ganze Pflanze aus vorwiegend dichotom verzweigten, kreisrunden Stielchen, die an der Basis der

¹ William Mackie war ursprünglich Mediziner.

² Robert Kidston war ein durch Erbschaft wohlhabender und höchst angesehener Gelehrter.

³ Neben diesen sogenannten Gefäßpflanzen werden 15 Pilze und 5 Algen gefunden (vgl. hierzu Mägdefrau 1968).

Pflanze horizontal wachsen und darüber sich \pm vertikal aufrichten. Um das Bauprinzip des aufgerichteten Stielchenstandes zu veranschaulichen, können wir uns eines „idealisierten“ Baukasten-Modells bedienen (Abb. 1a).

Betrachtet man einen dünnen Querschliff durch ein Stielchen etwa von *Rhynia gwynne-vaghani* (Stielchen-Durchmesser wenige Millimeter, bei *R. maior* etwas größer), so ist ringsum eine Außenzellschicht (Epidermis) zu beobachten, die eine verdichtete Außenhaut, wahrscheinlich eine hydrophobe Cuticula, aufweist (Abb. 1b). Nach innen zu folgen eine aus \pm isodiametrischen Zellen bestehende Außenrinde und eine aus längsgestreckten, im Querschnitt kleinerlumigen Zellen aufgebaute Innenrinde. Ganz im Zentrum fällt ein dickwandiges Gewebe auf, welches nach genaueren Analysen ring- oder seltener schraubenartige Verdickungen in seinen Zellen erkennen lässt. Diesen innersten recht auffälligen Gewebestrang umgibt ein aus dünnwandigen Zellen bestehender Gewebstrang. An der Spitze der Stielchen ist das Gewebe kleinzellig und deutet auf ein Bildungsgewebe (Apikalmeristem) hin. An den Spitzen befinden sich auch keulenförmige Behälter, die relativ dickwandige Sporen (in Tetraden) enthalten. Es handelt sich um sogenannte Meiosporen, die, da ohne Bewegungsorganellen, vom Wind ausgebreitet werden können. Ins gesamte Bild für die Rekonstruktion passt auch das Vorhandensein

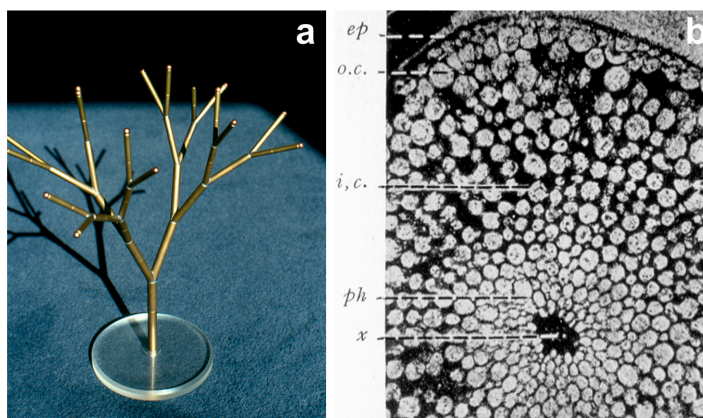


Abbildung 1: Erste Landpflanzen. – a, Baukasten-Modell eines räumlich dichotom verzweigten Stielchen- bzw. Telomstandes (eigene Aufnahme). – b, Querschliff durch ein Stielchen von *Rhynia gwynne-vaghani*; aus Kidston & Lang 1917 (siehe auch Mägdefrau 1968). ep = Epidermis mit Cuticula, o.c. = Außenrinde, i.c. = Innenrinde, ph = Phloem (Assimilatleitgewebe), x = Xylem (Holz, Wasserleitgewebe).

von Spaltöffnungen an der Stielchen-Außenseite, die dem Gasaustausch dienen. Spätestens jetzt wird klar, dass mit *Rhynia* eine Landpflanze aus dem Devon zum ersten Mal beschrieben wurde.

Einfach eine Sensation! Die zwingenden Indizien – das sei nochmals herausgestellt – sind das Abschlussgewebe (mit hydrophober Cuticula), die für den Gasaustausch nötigen Spaltöffnungen, welche mit den Interzellularräumen im Rindengewebe Verbindung aufnehmen, der zentrale Strang, verantwortlich für die Wasserleitung aus dem Bodenwasser (Wasseraufnahme mit Hilfe fädiger sogenannter Rhizoide an den horizontalen im Boden befindlichen Stielchen) bis hinauf zu den Stielchenspitzen, das das Wasserleitgewebe ringsum ummantelnde Gewebe, das wohl der Assimilatleitung dient und schließlich die unbegeißelten vom Wind ausgebreiteten Meiosporen.

2 Die Eroberung der Luft durch die ersten devonischen Landpflanzen

Wie oben angedeutet haben Kidston und Lang noch zwei weitere Gefäßpflanzen (Pflanzen mit Leitgeweben) in den devonischen Hornsteinblöcken entdeckt und beschrieben: *Horneophyton lignieri* und *Asteroxylon mackiei*. *Horneophyton* besitzt in seinem Sporangium ein steriles Gewebsstück, Columella genannt, unterscheidet sich aber sonst nur wenig von *Rhynia*. *Asteroxylon* hingegen zeigt gegenüber den anderen Arten schon einen differenzierteren Aufbau, vor allem was den Verzweigungsgrad und den Besitz einer geförderderten (Haupt-) Achse sowie einen dichten Besatz von schmalen blättchenförmigen Anhängseln betrifft. Zudem ist das zentrale Wasserleitgewebe im Querschliff mehr sternförmig ausgebildet, und zwischen den Sternstrahlen befindet sich das Assimilatleitgewebe.

Die faszinierenden Ergebnisse, die Kidston und Lang zutage gefördert haben, mögen zu einem Aufschwung der Forschung an devonischen Pflanzenresten beigetragen haben. Als eine geradezu an unterdevonischen Pflanzenfossilien überreiche Fundstelle bieten sich die großen Aufschlüsse an einer Straßenböschung im unteren Wahnbachtal in der Nähe von Siegburg an (Abb. 2a). Der erste, der hier diesen „Reichtum“ entdeckt hat, ist Wilhelm Elberskirch 1928 (Steinmann & Elberskirch 1929, siehe auch Mägdefrau 1968). Kräusel & Weyland (z. B. 1930, 1935) verdanken wir eine gründliche Bearbeitung des umfangreichen Materials. Es hat sich bereits während unserer Bonner Zeit und in der Folge auch von Hei-

delberg aus ergeben, im Rahmen zahlreicher Studierenden-Exkursionen sich an diese paläontologische „Pilgerstätte“ zu begeben und noch weitere devonische

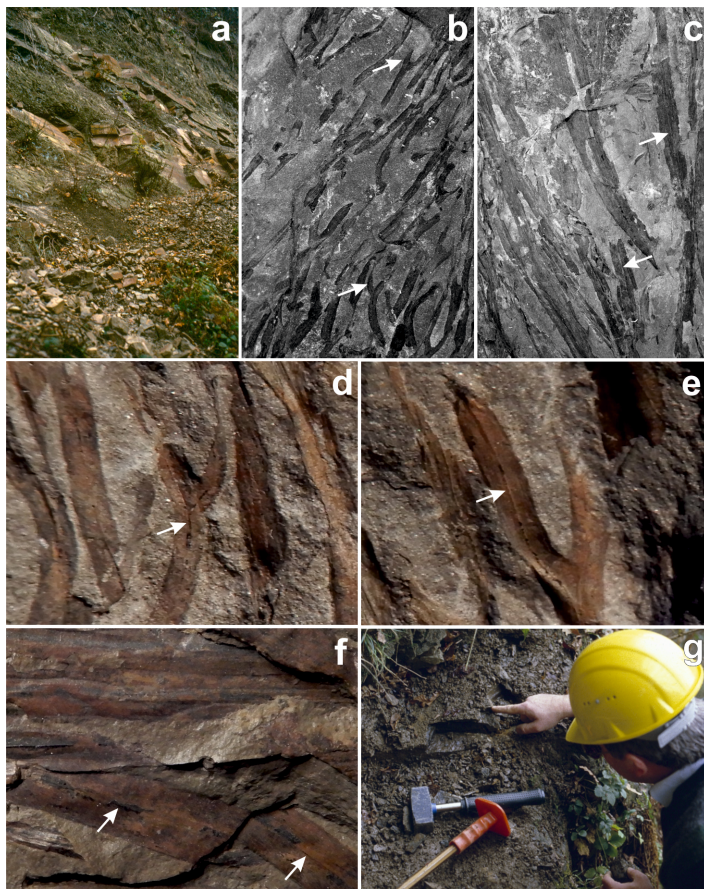


Abbildung 2: Zum Landgang der Pflanzen. – a, Aufschluss an der Straßenböschung im Wahnbachtal. – b, *Zosterophyllum rhenanum*. Pfeile zeigen auf dichotome Verzweigungen. – c, *Taeniocrada decheniana*. Pfeile zeigen auf die sehr dünnen Leitstränge. – d–f, Herausvergrößerungen von Verzweigungen der Stielchen (Telome). Pfeile weisen auf dünne Leitstränge. – d–e, *Zosterophyllum rhenanum*. – f, *Taeniocrada decheniana*. – g, Aufschluss im Jabachtal mit dicker, ±horizontal verlaufender Schicht sehr zahlreicher fossiler *Taeniocrada*-Stücke (Schicht etwa 10 bis 20 cm dick). Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

Aufschlüsse in der näheren Umgebung und in der Eifel aufzusuchen.⁴ Zum besseren Verständnis phylogenetischer Zusammenhänge wollen wir im folgenden Abschnitt bei der Vorstellung unserer Funde die von Walter Zimmermann (1930, 1961, 1965) entwickelte Telomtheorie zugrunde legen.

2.1 Die devonischen Urlandpflanzen als Vorläufer der Farngewächse – die Telomtheorie von Zimmermann in etwas modifizierter Form

Walter Zimmermann, einer der herausragendsten Phylogenetiker des 20. Jahrhunderts, der den Zweitautor dieses Artikels während seines Studiums in Tübingen für stammesgeschichtliche Überlegungen begeisterte, geht von einem räumlich und dichotom verzweigten Stielchen-Stand aus. Ein nach den Vorstellungen von Zimmermann von uns konstruiertes räumliches Baukasten-Modell (Vorbild *Rhynia*) haben wir oben in Abb. 1a bereits vorgestellt. Zimmermann verwendet für ein Stielchen den Begriff Telom. Ein Telom ist demnach eine einzelne (stielrunde) mit einem Leitbündel (innen Xylem als Wasserleitgewebe, außen der Assimilatleitung dienendes Phloem) und einer Rinde sowie einer Epidermis mit Cuticula und Spaltöffnungen versehene Grundeinheit eines ursprünglichen ans Landleben angepassten Vegetationskörpers. Die Telome sind mehr oder weniger gleich lang. In den erwähnten Aufschlüssen im Wahnbachtal finden sich solche Telom-Stände dicht gepackt von *Zosterophyllum rhenanum* (Abb. 2b) und seiner größeren „Schwester“ *Taenioocrada decheniana* (Abb. 2c). Allerdings handelt es sich bei diesen von Kräusel & Weyland beschriebenen beiden Arten sehr wahrscheinlich um Wasserpflanzen, bei denen lediglich die ungewöhnlich ährigen Sporangienstände aus dem Wasser ragen (Windausbreitung der Sporen!). Die Gründe für diese Annahme liegen im Fehlen von Spaltöffnungen und im geringen Ausmaß des Leitgewebes (siehe Ausschnitte in Abb. 2d–f). Zuweilen wird angenommen, dass deren Telome abgeflacht sind (z. B. Zimmermann 1965). Wir meinen aber, dass der Seegrass-ähnliche Habitus durch den Sedimentdruck bei ihrer Fossilisierung sie in vielen Schichten einfach zusammengepresst hat. Viele dünne Lagen bilden zum Beispiel in einem Aufschluss im nahe gelegenen Jabachtal eine Schicht von etwa

⁴ Das Auffinden der Aufschlüsse verdanken wir Herrn Dr. Klaus Kramer, einem ehemaligen Mitarbeiter des Zweitautors.

10 bis 20 cm Dicke, in der fast ausschließlich *Taeniocrada*-Telome zu finden sind (Abb. 2g). Ein Grund für das Flachpressen der Telome mag auch in der geringen Stabilität eines bei den Wasserpflanzen häufig auftretenden Interzellularen-reichen Gewebes liegen. Jedenfalls lassen sich keine Verdrillungen an den fossilen Telomen erkennen, wie sie bei von vornherein abgeflachten Strukturen gelegentlich auftreten müssten (vgl. etwa Tagliatelle mit Spaghetti).

Eine echte Urlandpflanze ist neben *Drepanophycus spinaeformis* (Kräusel & Weyland 1930) *Protolepidodendron wahnbachense*; Locus classicus (erster Fundort) ist die Straßenböschung im Wahnbachtal (Abb. 2a), aus dem auch das in Abb. 3a gezeigte Fossil stammt: Gegabelte, dünne Telome entspringen einer geradlinig verlaufenden dicken Achse. Wie können wir diesen Pflanzenkörper mit einem ursprünglichen aus mehr oder weniger gleichen Gliedern aufgebauten Telom-Stand in Beziehung bringen? An unserem Baukasten-Modell müssen wir zunächst lediglich den Verzweigungsgrad dergestalt verringern, dass nur jeweils eine der beiden Gabeläste eine neue Gabelung hervorbringt (vgl. Abb. 3b). Diese sich daraus ergebende Zick-Zack-förmige Anordnung der geförderten Telome muss nur noch in einen geradlinigen Verlauf gebracht und verdickt werden, und wir erhalten den Habitus von *Drepanophycus* (siehe Rekonstruktion von Kräusel & Weyland 1930). Bei *Protolepidodendron* lässt sich durch die Gabelung der seitlichen, reduzierten Telome auf einen etwas ursprünglicheren Zustand schließen.

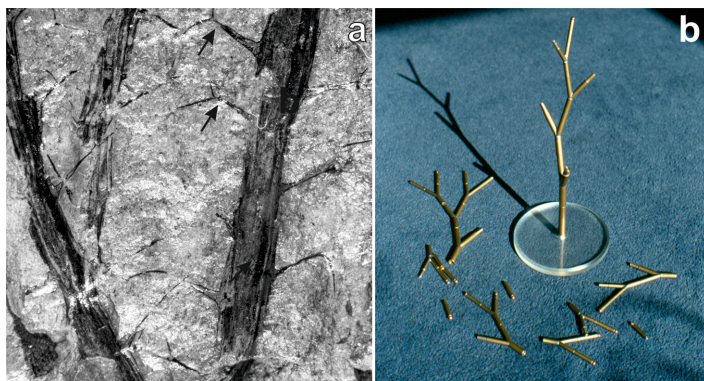


Abbildung 3: Erste Landpflanzen. – a, *Protolepidodendron wahnbachense*. Pfeile weisen auf am Ende gegabelte Telome. – b, Baukasten-Modell den Elementarprozess der Reduktion zeigend. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

Was die Sporangien betrifft, so befinden diese sich nach der Rekonstruktion von Kräusel & Weyland (1930, 1933) bei *Drepanophycus* auf einem kurzen Stielchen (Telom) auf der Oberseite des größeren dornartigen Teloms, bei *Protol epidodendron* in der Achsel des gegabelten Teloms. Jetzt fehlt nur noch ein kleiner Schritt, um zu den heutigen Bärlappgewächsen (Abb. 4a–c) zu gelangen, bei denen ein unteres Telom sich flächig verbreitert und zu einem kleinen Blatt, einem sogenannten Mikrophyll, entwickelt, und das Sporangien-tragende Telom sich extrem verkürzt und mit dem Blatt eine Einheit bildet, die nach dieser Herleitung einer Telomgabel entspricht. Zusammengefasst sind es also folgende Prozesse, die unser Ausgangsmodell durchlaufen hat: Reduktion im Verzweigungsgrad, Übergipfelung und

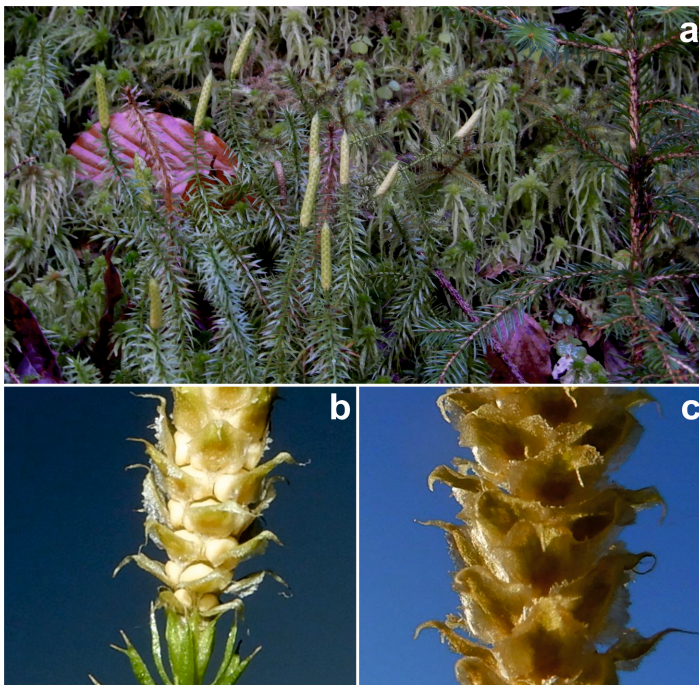


Abbildung 4: Sprossender Bärlapp (*Lycopodium annotinum*). – a, Pflanze mit terminalen Sporangienständen an aufrechten Sprossen. – b, Unterer Teil eines Sporangienstandes (Sporenbehälter noch geschlossen) mit chlorophylllosen Mikrophyllen; unterhalb des Sporangienstandes grüne Mikrophyllle. – c, Ausschnitt aus einem Sporangienstand mit geöffneten Sporangien (öffnen sich mit Querriss). Bildquellen: Eigene Aufnahmen; am Ufer des Tonbachs (Baiersbronn, Nordschwarzwald).

ungleiche Ausgestaltung der Telome. Zimmermann nennt sie Elementarprozesse, zu denen bei der Ableitung der allbekannten Wedelfarne, welche große Blätter (mit vielen Leitbündeln) besitzen, neben Übergipfelung die Planation (flächige Anordnung) und „Verwachsung“⁵ hinzukommen.

Übergipfelung und Planation auf der Grundlage des Urtelom-Standes seien wieder an unserem Baukasten-Modell demonstriert (Abb. 5). Die Planation lässt sich in Abb. 5c im Schattenwurf des in eine Ebene ausgerichteten, geförderten, reich verzweigten Telom-Standes erkennen. Ein letzter Schritt besteht dann in einem vollständigen oder meist partiellen gemeinsamen Auswachsen flächig verbreiteter Telom-Stände und schon erhalten wir einen Farnwedel. Viele solcher Farnwedel werden dann von unten nach oben an einer aus zahlreichen Telomen bestehenden verdickten Achse gebildet. Wieder erhalten wir einen Spross, gegliedert in Sprossachse und Blätter, die jetzt nicht mehr Mikrophylle wie bei den Bärlappen sind, die jeweils einem einzelnen Telom entsprechen (mit einem Leitbündel), sondern Makrophylle, die aus einem reich verzweigten ganzen Telomstand hervorgegangen sind und damit entsprechend viele Leitbündel (Blattadern) aufweisen (Abb. 6).

Um übergipfelnde Telome quasi in natura zu Gesicht zu bekommen, begeben wir uns ins nahe gelegene Bröltal (nahe Siegburg). In Steinblöcken einer bewal-

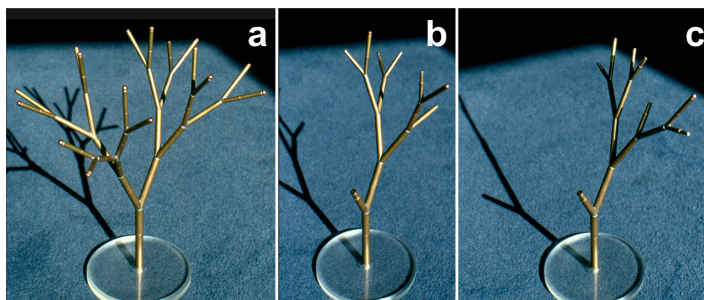


Abbildung 5: Baukasten-Modell. – a, Ur-Telomstand. – b, Übergipfelung durch einen Teil- Telomstand. – c, Planation des übergipfelnden Teil-Telomstandes (vgl. Schattenwurf). Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

⁵ Dieser Begriff ist in unseren Augen als realer Vorgang etwas unglücklich; wir ersetzen ihn durch gemeinsames Aus- oder Hochwachsen (oder im Verbund wachsen).

deten Straßenböschung (Abb. 7a) findet man Fragmente eines Fossils, das wir als *Psilophyton goldschmidtii* bestimmen konnten. Die Telome werden nach oben zu immer schmäler und sind im oberen Bereich sehr wahrscheinlich mehr oder weniger in einer Ebene ausgerichtet (Abb. 7b–c). Wir können *Psilophyton* als Ausgangsmodell – nicht als direkter Vorfahr! – für einen Wedelfarn benutzen und uns vorstellen, dass ein Wedel durch partielles gemeinsames Auswachsen gewisser Telom-Stand-Partien schließlich ein gefiedertes oder doppelt gefiedertes großes Blatt, eben ein Makrophyll entsteht. In den Steinkohle-Wäldern der Karbonformation, die vor etwa 320 Millionen Jahren begann, entwickelten die Wedelfarne bereits Makrophyll, die denen der heutigen Vertreter sehr ähnlich sehen (Abb. 8a–c).

Das Geniale der von Zimmermann entwickelten Telomtheorie besteht darin, dass durch die genannten Elementarprozesse in groben Zügen die Herleitung des aus den drei Grundorganen Wurzel, Sprossachse, Blatt (entweder Mikrophyll oder Makrophyll) bestehenden sogenannten Kormus leicht verständlich wird. Es handelt sich natürlich beim Kormus nur um ein Konstrukt bzw. Modell, nicht etwa um einen „Bauplan“. Der Bauplan-Begriff stammt noch aus der Zeit der idealistischen Betrachtungsweise, geistert aber immer noch in den Lehrbüchern umher (interessanterweise gerade auch in den aus den USA stammenden, teilweise übersetzten



Abbildung 6: Wedelfarn mit Stamm (Baumfarn *Cyathea* = *Alsophila dregei*). Bildquelle: Eigene Aufnahme; Südafrika-Expedition 2003, zwischen Sabie und Graskop, Provinz Mpumalanga.

Büchern). Auch müssen wir davon ausgehen, dass die Stammesgeschichte nicht geradlinig verläuft; die stammesgeschichtliche Entwicklung findet heutzutage in sogenannten Kladogrammen ihren (stets theoretischen) Niederschlag (vgl. Erbar & Leins 2020).

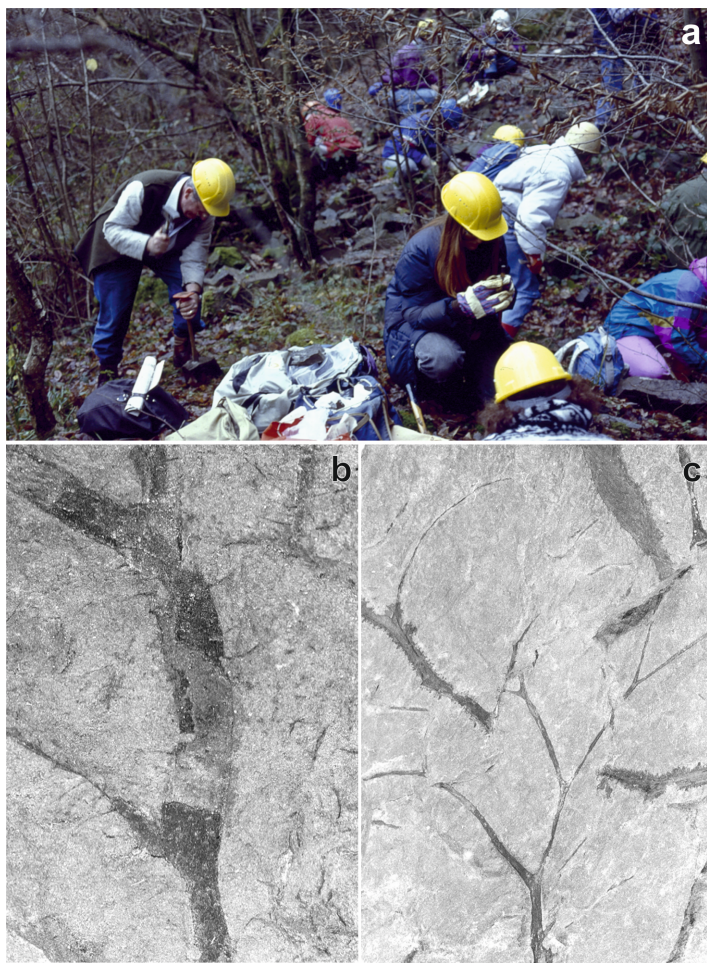


Abbildung 7: Erste Landpflanzen. – a Fundort von *Psilophyton goldschmidtii*: Bewaldete Straßenböschung im Brölthal. – b–c, Telomstände aus den Felsblöcken gehauen. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

Mit dem Landgang der Pflanzen haben sie die Luft erobert; zwei übrige Elemente bleiben ihnen erhalten: Wasser und Feuer (in Form des Feuerballs Sonne). Ohne Wasser kein Leben! Bei allen Lebewesen ist Wasser das Medium, in dem die Stoffwechselvorgänge ablaufen; die Wasserquelle verlagert sich normalerweise in die Erde, kann aber auch wie etwa bei Epiphyten ausschließlich in Form von Regen oder Nebel direkt zur Verfügung stehen (siehe weiter unten). Als Produzenten in einem Ökosystem sind grüne Pflanzen auf das Sonnenlicht als Energielieferant bei der Photosynthese angewiesen.

Alles in Allem bilden die vier Elemente die abiotische Spielwiese, auf der sich aufgrund zufälliger Erbänderungen und anschließender dem Optimierungsprinzip gehorchender Selektion eine unüberschaubare, reiche Biodiversität der Landpflanzen entwickeln konnte. Im Folgenden werden wir uns hauptsächlich auf die Blütenpflanzen (Angiospermen), die zusammen mit den ursprünglicheren Nacktsamern (Gymnospermen) als Samenpflanzen aus den makrophyllischen Farngewächsen hervorgehen, konzentrieren.

3 Boden – die lebende und mineralstoffhaltige dünne Hülle der Erde

Der Boden ist die oberste belebte Verwitterungsschicht der Erdkruste, auf der Höhere Pflanzen wachsen können. Neben der mineralischen Substanz aus dem verwitterten Gesteinsuntergrund (Silikate, Tonmineralien, Kalk) und dem orga-

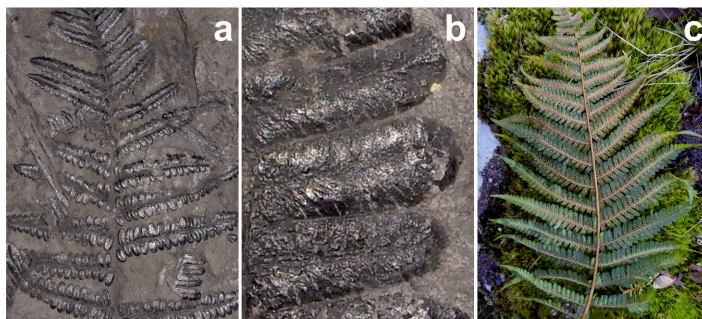


Abbildung 8: Wedelfarne. – a, Versteinerter, doppelt gefiederter Farnwedel aus dem Karbon. – b, Ausschnitt aus einer Fieder 1. Ordnung (man beachte die Fieder 2. Ordnung mit ihren wiederum fiederig angeordneten Blattadern). – c, Rezipienter Farnwedel vom Wurmfarne (*Dryopteris*). Bildquellen: Eigene Aufnahmen; das karbonische Fossil ist ein Geschenk von Dr. Klaus Kramer.

nischen Material (Humus) aus zersetzten Pflanzen- und Tierresten enthält er in den Hohlräumen auch Wasser und Luft. Nicht vergessen werden darf, dass der Boden belebt ist durch eine Vielzahl von Mikroorganismen (Bakterien, Pilze, Algen) und heterotrophen eukaryontischen Lebewesen (Fadenwürmer, Borstenwürmer, Regenwürmer, Milben, Springschwänze, Rädertiere, Larven von Käfern und Fliegen, Schnecken, Spinnen, Asseln). Böden entstehen durch die Einflüsse des Klimas (Temperatur und Niederschlag) und unter Mitwirkung von Lebewesen in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. Durch das Zusammenspiel vieler Faktoren (Entstehungszeit des Bodens, Klima, Vegetation, Tiere) sind die Böden weltweit gesehen sehr unterschiedlich.

In tropischen Gebieten mit hohen Temperaturen und hohen Niederschlägen werden sehr nährstoffarme Böden gebildet, in deren oberen Horizonten sich jedoch Eisen und Aluminium konzentrieren (sogenannte rote Laterit-Böden). Dies rührt daher, dass fast der gesamte Nährstoffvorrat in der oberirdischen Phytomasse enthalten ist. Abgeworfene Blätter und andere Pflanzenteile, es können beispielsweise auch ganze Bäume sein, werden im tropischen Regenwald rasch zersetzt, und die frei gewordenen Nährstoffe können sofort wieder aufgenommen werden. Somit tritt trotz der hohen Niederschläge kein Verlust von Nährstoffen durch Auswaschen ein. Das Problem tritt aber auf, wenn der Regenwald gerodet und alles Holz verbrannt wird. Dann nämlich findet eine starke Auswaschung des durch das Feuer plötzlich mineralisierten gesamten Nährstoffkapitals statt. Nur ein kleiner Teil wird von den Bodenkolloiden (siehe unten) adsorbiert und kann dann von Kulturpflanzen einige Jahre ausgenutzt werden. Warum aber ist in Mitteleuropa seit Jahrhunderten eine landwirtschaftliche Nutzung möglich, obwohl die landwirtschaftlich genutzten Böden der gemäßigten Zonen ja ebenfalls durch Waldrodungen entstanden sind? Die Antwort ist einfach und liegt in dem unterschiedlichen Nährstoffkreislauf (Abb. 9). Der Braunerde-Boden in den Wäldern der gemäßigten Breiten ist durch die Humus-Bildung selbst ein großes Nährstoffreservoir.

Bei den Pflanzen erfolgt die Aufnahme von Wasser und gelösten Mineralstoffen (Nährsalzen) aus dem Boden über die Wurzeln, genauer gesagt über die Wurzelhaarzone hinter der oft kurzen Wurzelspitze mit dem Spitzenmeristem (Bildungsgewebe) und einer oft wenige Millimeter langen Streckungszone.

Die Wurzelhaare vergrößern also die resorbierende Oberfläche. Aber die resorbierenden Teile der Wurzeln wachsen langsam und durchdringen lediglich einen

kleinen Bereich des Bodens. Durch eine Partnerschaft mit Pilzen („**Wurzelpilz**“) können Holzgewächse die Effektivität der Wasser- und Nährstoff-Aufnahme enorm steigern. Da auch der Pilz Vorteile aus der Partnerschaft zieht, spricht man von einer Symbiose, in diesem Falle von einer **Mykorrhiza**⁶ (Abb. 10). Durch den Pilz vergrößert sich der Wasser und Nährsalze aufnehmende Bereich und außerdem durchdringen die Pilzfäden den Boden um ein Vielfaches intensiver als die Wurzelhaare. Im Austausch zu Nährsalzen und Wasser erhalten die Pilze



Tropischer Regenwald:

- Boden extrem nährstoffarm und sauer (pH-Wert = 4,5–5,5)
- geringe Nährstoffanreicherung im Boden (nur ein kleiner Teil der Nährstoffe wird von Bodenkolloiden adsorbiert)
- fast gesamter Nährstoffvorrat (98%) in der oberirdischen Phytomasse gespeichert
- Boden kann Nährstoffe nicht binden

→ starke Nährstoff-Auswaschung nach Rodung



Wälder der gemäßigten Zonen:

- Boden großes Nährstoffreservoir
- Klima (Kälteperiode) → Humusbildung
- Humus: Speicher für lösliche mineralische Nährstoffe
- kolloide organische, positiv geladene Teilchen binden an ihrer Oberfläche Anionen (Phosphat, Nitrat, Sulfat)
- negativ geladene Tonminerale (vor allem Silikate) binden Kationen (Kalium, Calcium, Magnesium)

→ geringe Auswaschung der Nährstoffe

Abbildung 9: Nährstoffkreisläufe im Vergleich. Links oben: Khao Yai National Park, Thailand; oben rechts: Reilingen, Baden-Württemberg. Bildquellen: Eigene Aufnahmen und Zusammenstellung..

⁶ Übersetzt bedeutet Mykorrhiza „Pilz-Wurzel“ (aus dem griechischen „mukes“ = Pilz und „rhiza“ = Wurzel) oder passender: verpilzte Wurzel, da der Pilz den vorderen Wurzelbereich mit einem Fadengeflecht (Myzel aus Hyphen) überzieht.

einen Teil der von der grünen Pflanze durch Photosynthese erzeugten Zucker⁷. Also eine Win-Win-Situation.

Beachtenswert ist, dass bereits an den aus horizontal wachsenden Telomen, aus denen nach der Telomtheorie später die echten Wurzeln hervorgehen, Wurzelhaare sowie eine Mykorrhiza an den 400 Millionen Jahre alten Fossilien nachgewiesen werden können.

Eine wichtige Bodeneigenschaft ist der Gehalt an chemischen Elementen. Von diesen benötigen die Pflanzen Stickstoff, Schwefel, Phosphor, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen und in geringerer Menge Kupfer, Zink, Eisen, Mangan, Bor und Molybdän. Die beträchtlichen Unterschiede im Vorkommen und in der Verfügbarkeit der mineralischen Nährstoffe haben zu Anpassungen der Pflanzen an Standortgegebenheiten erheblich beigetragen. Ein Übermaß von Mineralstoffen in der Bodenlösung kann zu Ernährungsstörungen und sogar zur Toxizität für die Pflanzen führen und ist somit als selektionierender Stressfaktor wirksam. Selektion hat also im Laufe der Zeit Sippen herausgebildet, die den edaphischen Stressfaktor nicht nur ertragen können, sondern in manchen Fällen sogar diesen als Standortfaktor benötigen.

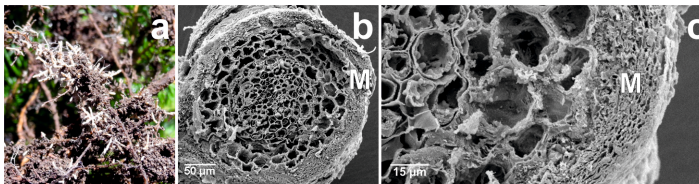


Abbildung 10: Mykorrhiza bei der Fichte. – a, Am Standort ausgegraben. – b–c, Wurzel quer. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. M = „vielschichtige“ Mykorrhiza-Umhüllung. Bildquelle: Eigene Aufnahmen.

⁷ Am Ende der Vegetationsperiode, vor dem Blattabwurf im Herbst, werden im Baumstamm Zucker stammabwärts zur Speicherung in die Wurzeln transportiert. Somit stehen jetzt den Pilzen genügend Zucker zur Verfügung, so dass sie auf ihrem Myzel die typischen Fruchtkörper ausbilden. Dabei sind manche Pilze auf Laub- oder auf Nadelgehölze oder sogar auf bestimmte Baumarten spezialisiert. Fast jeder Baum wiederum geht Partnerschaften mit mehreren Pilzarten gleichzeitig ein. In Mitteleuropa sind mehr als tausend Mykorrhiza-Pilze bekannt, darunter so bekannte Arten wie Fliegenpilz, Knollenblätterpilz, Pfifferling, Steinpilz und auch die Trüffel.

Pflanzenarten mit einer geringen Toleranz gegenüber Veränderungen in der Beschaffenheit des Bodens werden als **Zeigerpflanzen** (Indikatorpflanzen) oder spezieller als Boden-anzeigende Pflanzen bezeichnet. Ein typischer Stickstoffanzeiger ist die Brennnessel (*Urtica dioica*, Urticaceae); das Heidekraut (*Calluna vulgaris*, Ericaceae) weist auf nährstoffarme, saure Böden hin, und der Sanikel (*Sanicula europaea*, Apiaceae) findet sich nur auf basisch reagierenden Böden, wie beispielsweise auf den Löss-Böden im Kleinen Odenwald.

Besonders auffällig ist die Toleranz oder Phobie verschiedener Arten gegenüber einem erhöhten Säuren- oder Basenreichtum des Bodens. Mit dem Protonenmilieu (pH-Wert) gekoppelt sind auch unterschiedliche Löslichkeiten, Adsorptions- und



Kalkpflanzen

basophile Pflanzen
calcicoles Verhalten

kalkreiche Böden

- reagieren alkalisch: pH-Wert < 7
- in der Regel trockener und wärmer
- allgemein Anionen-Aufnahme eingeschränkt
- P, Fe, Mn sowie weitere Spurenelemente schlechter verfügbar (liegen in schwerlöslichen Verbindungen fest)
- leistungsfähige physiologische Fähigkeiten zur Aufnahme dieser Nährstoffe



Silikatpflanzen

azidophile Pflanzen
calcifuges Verhalten

Silikatböden

- reagieren sauer: pH-Wert bis 7
- allgemein Kationen-Aufnahme eingeschränkt
- erhöhtes Angebot von Al
- funktionell an erhöhtes Al-Angebot angepasst

Abbildung 11: Vikariismus (Pflanzenbeispiel: Behaarte Alpenrose *Rhododendron hirsutum*, links, und Rostrote Alpenrose *Rhododendron ferrugineum*, rechts. Bildquellen: Eigene Aufnahmen und Zusammenstellung.

Chelatisierungsmöglichkeiten⁸ für andere Ionen, die so im Überschuss oder – gravierender – in unzureichenden Mengen pflanzenverfügbar sind. In den Alpen kann geradezu von Kalkpflanzen und Silikatpflanzen unterschieden werden bzw. einer Kalk- und einer Silikatflora. Calcicoles und calcifuges Verhalten der einzelnen Pflanzensippen bedeutet die unterschiedliche Einnischung unter einem ganzen Syndrom von miteinander gekoppelten Standorteigenschaften (Abb. 11). Nah verwandte Sippen, die sich an sehr unterschiedliche Bodenverhältnisse angepasst haben, nennt man vikariierende Sippen (das Phänomen bezeichnet man als Vikariismus). In den Alpen sind einige Beispiele von vikariierenden, d. h. sich gegenseitig vertretenden Arten bekannt. Zwei der bekanntesten Beispiele sind die großblütigen blauen Enziane und die Alpenrosen: Stängelloser Kalk-Enzian (*Gentiana clusii*) und Behaarte Alpenrose (*Rhododendron hirsutum*) auf Kalkböden, Stängelloser Silikat-Enzian (*Gentiana acaulis*) und Rostrote Alpenrose (*Rhododendron ferrugineum*) auf Silikatböden.

Calcium ist für Pflanzen essentiell, d. h. lebensnotwendig. Es ist wichtig für viele Prozesse wie Atmung, Zellteilung und -streckung. Zudem stimuliert Calcium wichtige membrangebundene Enzyme und ist an der Regulierung des Quellungs-zustandes des Plasmas beteiligt. Unter bestimmten Bedingungen kann auch für calciphile Pflanzen die Calciumversorgung ein schädliches Übermaß annehmen: An



Abbildung 12: Kalkpflanzen. – a, *Sempervivum tectorum* (Crassulaceae), obere Bildhälfte; *Saxifraga paniculata* (Saxifragaceae), unten im Bild; man beachte die weißen Kalkabscheidungen am Blattrand (Monte Baldo). – b, *Saxifraga paniculata*, nach einem Regen sind die Kalkabscheidungen abgewaschen (Monte Baldo). – c, Hand-Längsschnitt durch eine Hydathode von *Saxifraga paniculata* mit Kalkschüppchen (K) vor der Wasserspalte (W); M = Mesophyll, WR = Wasserresorptionsgewebe. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

⁸ Chelate sind stabile metallorganische Komplexe, bei denen das Metall-Kation vom Chelatbildner scheren- oder klammerartig (gr. chele = Schere) umschlossen wird. An Chelate gebundene Kationen sind von der Ausfällung und damit Festlegung im Boden geschützt.

warmen Kalk-Felsstandorten kann es zu einem beträchtlichen Calcium-Einstrom in die Pflanzen kommen und letztlich zu einer physiologisch problematischen Calcium-Anreicherung in den Blättern: es droht **Verkalkung**. Im Laufe der Evolution haben sich bei den Pflanzen verschiedene Strategien zur Lösung des Problems herausgebildet: Calcium kann beispielsweise als zellphysiologisch unwirksames Oxalat ausgefällt oder aber im Zellsaft toleriert werden. Letzteres findet sich bei sukkulenten Pflanzen wie die Dach-Hauswurz *Sempervivum tectorum* (Abb. 12a), die sowohl über Silikat auch Kalk vorkommen kann. In ihren calciphilen Ökotypen reichern sie größere Mengen Calcium in ihrem Zellsaft an, erreichen aber eine elektrische Neutralisierung durch die Bildung von reichlich Äpfelsäure (Malat), die in einem modifizierten Photosyntheseweg der Dickblattgewächse zur Verfügung steht (siehe weiter unten).

Bei einer anderen Kalkpflanze, dem Trauben-Steinbrech *Saxifraga paniculata*, beobachtet man an den Blatträndern Kalkkrusten (Abb. 12a). Dahinter verbirgt sich eine weitere Strategie: Hier wird reichlich Kalk über sogenannte Hydathoden⁹ sezerniert. Hydathoden oder Wasserspalten sind eine spezielle Form wasserabscheidender Drüsen und bestehen aus Gruppen kleiner chlorophyllfreier Zellen (Abb. 12c). Beim Trauben-Steinbrech wird kalkreiches Wasser aktiv ausgeschieden und nach Verdunstung des Wassers bleiben an den Austrittsstellen die eben erwähnten kleine Kalkschüppchen zurück (Abb. 12a, c).

Eigentlich ist ein zu viel von Schwermetallen ein Stressfaktor für Pflanzen. Zwar benötigen sie einige Schwermetalle wie Bor, Kupfer, Mangan, Molybdän und Zink als Spurenelemente für ihren Stoffwechsel. Gelangen jedoch größere Mengen der Stoffe in ihren Organismus, wirken sie toxisch. Dennoch haben sich einige wenige Pflanzenarten auf ganz spezielle Schwermetallböden spezialisiert, zeigen also eine **giftige Vorliebe für Schwermetalle**. Solche Schwermetallböden sind beispielsweise die Galmei-Böden, die in Deutschland im Raum Aachen und im Harz zu finden sind. Galmei-Böden enthalten hauptsächlich Zink (in Form von Zinkspat und Kieselzinkerz)¹⁰. Diese Spezialisten, die sogenannten Schwermetallpflanzen,

⁹ Von griech. *hydato* [Nominativ *hydor*] „Wasser“ und *hodos* „Weg“.

¹⁰ Diese Schwermetall-reichen Standorte wurden seit dem Mittelalter (teilweise schon seit der Bronzezeit) durch Erz abbauende Bergleute geschaffen, die das ausgeräumte Gestein auf Halden aufschütteten; durch die frühere, noch unvollkommene Verhüttungstechnik blieb ein beträchtlicher Rest der Schwermetalle in den Schlacken zurück.

können extreme Mengen von bestimmten Schwermetallen anreichern (bis zum 100fachen verglichen mit „normalen“ Pflanzen), ohne sich dabei selbst zu vergiften. Sie bilden charakteristische Schwermetallrasen. Arten am Breinigerberg (südöstlich von Aachen) wie das Galmei-Veilchen (*Viola lutea* ssp. *calaminaria*, Abb. 13a) und die Galmei-Grasnelke (*Armeria maritima* ssp. *halleri*, Abb. 13b) sind endemische Arten für den Raum Aachen-Lüttich, während die Galmei-Frühlings-Miere (*Minuartia verna* ssp. *hercynica*, Abb. 13c) auch auf Galmei-Böden im Harz vorkommt.¹¹ Obwohl noch nicht alle Schwermetall-Pflanzen umfassend untersucht sind, lassen sich verschiedene Strategien finden, der drohenden Vergiftung durch Schwermetalle zu entgehen. So können die Schwermetalle in speziellen Speichervakuolen abgelagert werden (Deinlein et al. 2012, Haydon et al. 2012) oder aber in älteren Blättern, die ohnehin bald abgeworfen werden. Schwermetalle können aber auch durch Pektine in der Zellwand oder spezifische metallbindende Proteine regelrecht „festgesetzt“ werden (Frey & Lösch 2010).

Häufiger als dem Schwermetall-Stress sind Pflanzen dem **Salz-Stress** ausgesetzt. In der Gezeitenzone der Küsten wurzeln Pflanzen auf Salzböden und fallen innerhalb von 24 Stunden zweimal trocken und werden auch zweimal wieder von Salzwasser überflutet. Ein typisches Beispiel ist das Wattenmeer (Abb. 14a)



Abbildung 13: Galmei-Pflanzen, Breinigerberg bei Aachen. – a, *Viola lutea* ssp. *calaminaria*. – b, *Armeria maritima* ssp. *halleri*. – c, *Minuartia verna* ssp. *hercynica*. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

¹¹ Galmei-Veilchen und Galmei-Frühlings-Miere entstammen einer eiszeitlichen alpinen Reliktflora (Ernst 1965, Ellenberg 1986). Die Verwandten der Galmei-Grasnelke sind typische Vertreter der Salzwiesen an der Meeresküste und könnten in historischer Zeit zusammen mit Erztransporten oder wandernden Bergleuten in die heutigen Verbreitungsgebiete gelangt sein (Baumbach & Hellwig 2007).

mit den sich anschließenden Salzwiesen an den Küsten der Deutschen Bucht. In der Gezeitenzone tropischer Küsten finden sich oft Mangrovenwälder; da diese sehr anfällig für Wellenschlag sind, können sie nur im Schutz von vorgelagerten Korallenriffen gedeihen (Abb. 14b–c).

Salzwasser besitzt eine höhere Salzkonzentration als die Pflanzenzellen und würde ihnen somit ständig Wasser entziehen. Die Pflanzen würden quasi „verwelken“. Dies verhindern die Pflanzen, indem sie in ihren Zellvakuolen Kochsalz (NaCl) anreichern. Allerdings wirkt das Salz ab einer gewissen Konzentration als Zellgift. Um nun die Salzkonzentration in den Zellvakuolen ständig auf dem Level zu halten, dass das Salz nicht stoffwechselschädlich wirkt, aber andererseits ein ausreichender Wassereinstrom gewährleistet ist, haben sich bei an Salzböden angepassten Pflanzen, den Halophyten¹², im Laufe der Evolution verschiedene Mechanismen zur Regulation ihres Salzhaushaltes entwickelt. Im Wesentlichen sind dies Abschirmung (Vermeidung der Salzaufnahme), Verdünnung (Salzsuk-

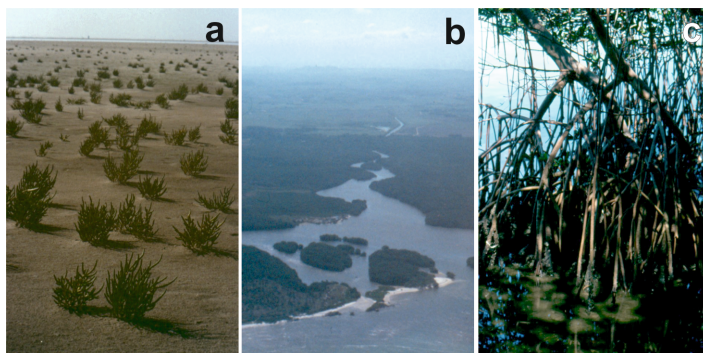


Abbildung 14: Pflanzen in der Gezeitenzone. – a, *Salicornia europaea* (Amaranthaceae) im Queller-Watt bei St. Peter-Ording. – b, Ausgedehnte Mangrove bei Recife (NO-Brasilien) im Schutz von Riffen, vom Flugzeug aus. – c, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae) mit Stelzwurzeln zur Verankerung in der Mangrove an der Südspitze Floridas. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

¹² Normale Pflanzen werden schon durch geringe Mengen von Na-Salzen (etwa 50 % Meerwasser) geschädigt. Fakultative Halophyten können solche Konzentrationen noch gut ertragen. Obligate Halophyten (viele Vertreter der Chenopodiaceae, jetzt Amaranthaceae, wie etwa der Queller) erreichen erst bei 75–100 % Meerwasser ihre optimale Wachseleistung.

kulenz) und Elimination (Abwurf alter salzhaltiger Blätter bzw. toter Haare oder Salzdrüsen).

Einige Halophyten können die großen Mengen an Kochsalz in der Bodenlösung bereits im Wurzelbereich aufgrund einer Barriereschranke ausfiltern. Befähigt dazu sind Gräser wie der Andel oder Salzschwaden (*Puccinellia*, Poaceae) und die Echte Strand-Grasnelke (*Armeria maritima* ssp. *maritima*, Plumbaginaceae). Die Salzanreicherung bis über die Toxizitätsgrenze hinaus in älteren Blättern, die dadurch absterben und mit der Salzfracht abgeworfen werden, findet sich bei der Salz-Aster (*Tripolium pannonicum* ssp. *tripolium*, Asteraceae). Die Portulak-Salzmelde (*Halimione portulacoides*, Amaranthaceae) eliminiert überschüssiges Salz über tote Blasenhaare an der Epidermis. Eine Mengenanreicherung der Salzionen bei gleichzeitig nur mäßigem Konzentrationsanstieg ist nur bei Volumenvergrößerung des Lösungsraumes möglich, also durch eine Erhöhung des Sukkulenzgrades der Blätter. Bei der Salz-Sukkulenz wird eine gewisse Menge an Salzen aufgenommen und im Zellsaft gespeichert, und die Salzregulation erfolgt durch Verdünnung. Ein typisches Beispiel ist die Wattpflanze an unseren Küsten, der Queller *Salicornia europaea* (Abb. 14a, 15a). Unmittelbar über der Hochwasserlinie gesellt sich dann ein weiteres Gänsefußgewächs hinzu, die Strand-Sode *Suaeda maritima* (Abb. 15b). Salzanreicherung und Volumenvergrößerung bis zum Platzen? Die beiden Pflanzen-Arten sind einjährig, d. h. im Herbst nach der Fruchtreife sterben die Pflanzen ab und das Problem erledigt sich von selbst.

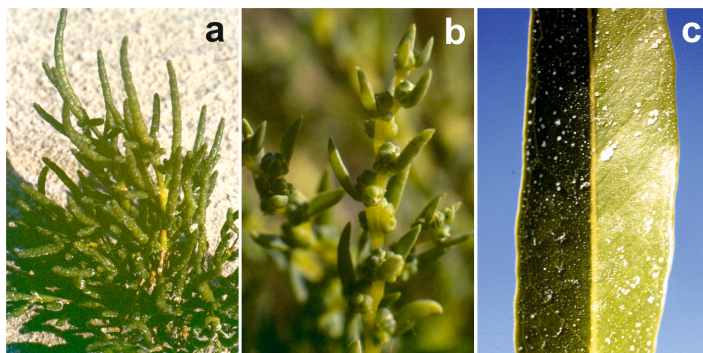


Abbildung 15: Salzpflanzen von der Küste. – a, *Salicornia europaea* (Amaranthaceae). – b, *Suaeda maritima* (Amaranthaceae). St. Peter-Ording. – c, *Avicennia germinans* (Acanthaceae), Mangrove bei Recife (Brasilien); Blatt mit Kristallen aus abgesondertem Salz. – Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

Aktive Salzausscheidung über mehrzellige Salzdrüsen erfordert einen hohen Energieaufwand, da die Ionen aktiv gegen ein osmotisches Gefälle in die Drüsen befördert werden müssen. An der Blattoberfläche bildet sich dadurch ein Belag von Salzkristallen, der beim nächsten Regen dann abgewaschen wird. Ein Beispiel von den Salzwiesen an der Nord- und Ostseeküste ist der Gewöhnliche Strandflieger (*Limonium vulgare*, Plumbaginaceae). Auch viele Mangrove-Bäume wie die Schwarze Mangrove (*Avicennia germinans*) besitzen mehrzellige Salzdrüsen und zeigen bei trockener Witterung viele makroskopisch sichtbare Salzwürfelchen, die auf den Blättern auskristallisiert sind (Abb. 15c).

Ausgedehnte Binnen-Salzstandorte kommen in Gebieten von Randanatolien bis hinein nach Innerasien vor. Ein nach Westen vorgeschobener Posten dieser Vegetation findet sich am Neusiedler See (besonders im Seewinkel) im Südosten Österreichs. In dem hier herrschenden Steppenklima überwiegt die Verdunstung gegenüber dem Niederschlag, was zu einer Salzanreicherung in der Bodenoberfläche und damit in der Wurzelzone der Pflanzen führt. Es entwickeln sich extreme Salzanreicherungsböden, der Solontschak-¹³ oder Zick-Böden (von ungar. szik = Soda) oder den Solonetz-Böden (von russisch sol = Salz und etz = stark, deutlich). Für den Seewinkel im Südosten des Neusiedler Sees ist charakteristisch, dass Kochsalz (Natriumchlorid) wie auch Glaubersalz (Natriumsulfat) und Bittersalz (Magnesiumsulfat) nur in kleinen Mengen auftreten gegenüber einem hohen Gehalt an Soda (Natriumkarbonat). Bemerkenswert ist hier die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum* ssp. *cartilagineum*, Abb. 16), die Salz akkumulieren und noch auf extremen Salzausblühungen gedeihen kann. Für weitere Informationen zum Thema Boden, und die nächsten Kapitel Luft, Wasser, Feuer und Pflanzen siehe beispielsweise Mohr & Schopfer 1978, Larcher 1994, Walter & Breckle 1999, Frey & Lösch 2010).

¹³ Beide Bodentypen sind, obwohl oft vergesellschaftet, von unterschiedlicher Genese. Solontschak-Böden sind salzreicher als Solonetz-Böden. Auffällig ist, dass auf ihnen eine unterschiedliche Halophyten-Vegetation wächst.

4 Den Boden unter den Füßen verloren – epiphytische und epilithische Gewächse

Der immergrüne Laubbaum ist die beherrschende Lebensform im tropischen Regenwald. Obwohl die Bäume mit vielen Arten vertreten sind, verlagert sich die eigentliche Formenfülle auf das Kronendach der Bäume 40–60 m über dem Erdboden. Die hohen Bäume nehmen Pflanzen am Boden das Licht. Dieses ist aber im Kronendach im Überfluss vorhanden und erlauben Lianen und Epiphyten als weitere typische Lebensformen im „Kampf ums Licht“ eine eigene Strategie zu „fahren“. Lianen sind Kletter- und Schlingpflanzen, die im Boden wurzeln, aber ihre Blätter und Blüten entfalten sie im Kronendach. Den ungünstigen Lichtverhältnissen am Waldboden entgehen sie, indem ihre Stängel rasch in die Höhe wachsen ohne genügend mechanisches Gewebe auszubilden, stattdessen aber andere Holzgewächse als Stütze verwenden.

Epiphyten oder Aufsitzerpflanzen benützen andere Pflanzen nur als Unterlage; sie beziehen aus ihrer Trägerpflanze weder Wasser noch Nahrung. Bei hohem Besatz kann es durch Gewicht und Lichtverlust dennoch zu einer Schädigung der Trägerpflanze kommen (Abb. 17).

Epiphyten keimen hoch oben auf den Ästen der Bäume und kommen auf diese Weise gleich in den Genuss einer höheren Lichtintensität. Demgegenüber ist aber die Versorgung mit Wasser und Nährstoffen erschwert. Außer epiphytischen Flechten und Moosen, die auch außerhalb der Tropen in luftfeuchten Wäldern vorkommen, sowie Farnen, weisen eine Reihe von Blütenpflanzen eine epiphy-



Abbildung 16: Dickblättrige Salzkresse *Lepidium cartilagineum* ssp. *crassifolium* (Brassicaceae) auf Solontschak-Salzboden im Seewinkel, Neusiedlersee; links die typischen Salzausblühungen bei Trockenheit. Die Hauptverbreitungsgebiete der Salz-Kresse liegen in den Salzsteppen Asiens; im Südosten des Neusiedler Sees erreicht sie die Westgrenze ihrer Verbreitung. – Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

tische Lebensweise auf. Orchideen stehen dabei an der Spitze, gefolgt von den Aronstab- (Araceae), Ananas- (Bromeliaceae, nur in der Neuen Welt) und Pfeffergewächsen (Piperaceae). Nur im feuchten Regenwald ist es ihnen überhaupt möglich, die für ein aktives Leben notwendige Hydratur des Protoplasmas dauernd aufrechtzuerhalten. Dies gelingt durch besondere Anpasstheiten des Spross- und Wurzelsystems.

Farne der Gattung *Drynaria* (Polypodiaceae) bauen sich praktisch ihren eigenen Blumentopf. In regelmäßigem Rhythmus werden besondere Mantel- oder Nischenblätter ausgebildet, hinter denen sich Humus und Wasser ansammeln (Abb. 18a). Bei diesem sogenannten heterophyllen Farn gibt es dann noch grüne, der Photosynthese dienende Blätter. Die artenreichste Monokotylen-Familie der Orchidaceae umfasst bei weitem mehr epiphytische Arten als erdbewohnende. Luftwurzeln können ein reich verzweigtes „Gespinst“ bilden, in dem sich wiederum Humus und Feuchtigkeit ansammeln (Abb. 18b). Viele Baum bewohnende tropische Orchideen haben an der Oberfläche ihrer frei in den Luftraum hängenden, oft grünen Luftwurzeln ein besonderes Wasserabsorptionsgewebe: das Velamen radicum („Hülle um die Wurzel“, Abb. 18c). Es ist ein Gewebe, das aus abgestorbenen Zellen besteht, die wie ein Schwamm kapillar Niederschläge aufsaugen. Das zuvor infolge seiner Luftfüllung weißlich-grau erscheinende Velamen lässt im vollgesogenen Zustand die grüne Farbe des inneren chlorophyllhaltigen Rindengewebes durchschimmern. Das aufgesogene Wasser wird allmählich durch Durchlasszellen



Abbildung 17: Bäume in den Tropen voll besetzt mit Epiphyten. – a, Mata Atlantica (nahe Recife, NO- Brasilien, 2000). – b, In der Nähe eines Moores am Doi Inthanon (N-Thailand, 1993). Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

in das Wurzelinnere weitergeleitet. Andere Orchideen haben Sprossknollen als Wasserspeicher entwickelt, die bei Regenfällen prall gefüllt werden (Abb. 18d).

Unter den tropischen Epiphyten finden sich auffällig viele Pflanzen, die in hohlen Organen, unter oder zwischen gewölbten Blättern oder im Wurzelgeflecht Ameisen Wohnraum bieten. Im Gegenzug zu diesen trockenen Lebens- und

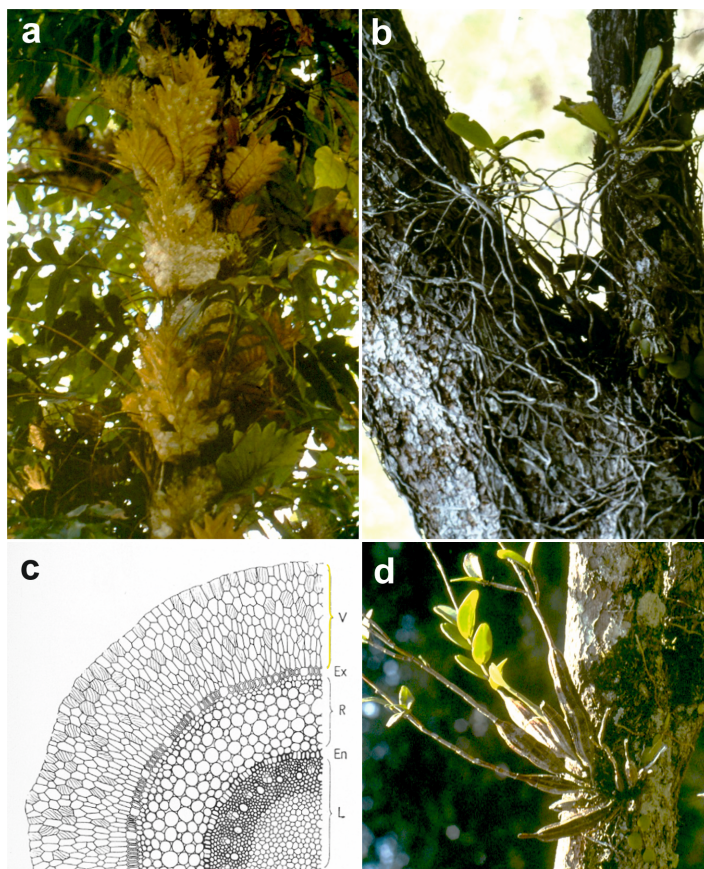


Abbildung 18: Epiphyten im tropischen Regenwald in Thailand. – a, Farn *Drynaria* (Polypodiaceae). – b, Orchidee mit „Wurzelgeflecht“. – c, Querschnitt durch eine Luftwurzel einer Orchidee. Orig. von Denffer, „Strasburger“ 1971. En = Endodermis, Ex = Exodermis, L = zentrales Leitbündel, R = Rinde, V = Velamen radicum. – d, Orchidee mit Sprossknollen als Wasserspeicher; am Ende der Trockenzeit (September 1993) sind die Speicher fast leer. Bildquellen a–b, d: Eigene Aufnahmen.

Nisträumen erhalten die Pflanzen in einer mutualistischen Beziehung von den Ameisen Nahrung in Form von abgebauten organischen Abfällen, die von den Wurzeln (bzw. bei den Bromelien über Schildhaare; siehe Kapitel 4) aufgenommen werden. Epiphyten müssen halt sehen wie sie an Wasser und Nährstoffe kommen!

Zu den extremsten Lebenskünstlern gehören diejenigen Vertreter der Gattung *Tillandsia* (Ananasgewächse, Bromeliaceae), die als graue Tillandsien bezeichnet werden. Diese wachsen ohne Substrat direkt auf Baumstämmen (Abb. 19a–b) oder



Abbildung 19: Bromeliaceae: Epiphyten und Epilythen. – a, *Tillandsia fasciculata* auf der Sumpfyzyresse (*Taxodium distichum*, Taxodiaceae; Corkscrew Swamp Sanctuary, Florida). – b, *Tillandsia fasciculata* und – dominierend – *Tillandsia usneoides* am Tamiami Trail zwischen Naples und Miami. – c, *Tillandsia loliacea* auf einem Aststück. – d, *Tillandsia recurvata* auf dem nackten Fels wachsend (epilythisch). Inselberge in Pernambuco, NO-Brasilien. Eigene Aufnahmen; Florida 2001, Brasilien 2000.

Ästen (Abb. 19c), sogar auf dem nackten Fels (Abb. 19d) oder an vom Menschen geschaffenen Standorten, nämlich auf Telefondrähten (Abb. 20). Sie decken ihren Wasserbedarf nur aus der Atmosphäre und zwar über besondere Absorptionshaare, den sogenannten Saugschuppen (Abb. 21b–e); die benötigten Mineralstoffe beziehen sie aus den geringen Mengen, die im herangewehten Staub enthalten sind und die sich im aufgenommenen Wasser befinden. Ihr graues Aussehen (Abb. 21a) resultiert daraus, dass ihre Sprossachsen und Laubblätter dicht von den winzigen Saugschuppen bedeckt sind (Abb. 21b–c). Durch ihren speziellen Bau wirken diese Haare wie ein Ventil. Die mehrzelligen Haare bestehen aus lebenden Stiel- und toten Schildzellen; mit ihren Stielzellen sind sie in die Epidermis eingesenkt (Abb. 21d–e). Bei Wassermangel sind die toten Zellen mit Luft erfüllt, so dass Licht reflektiert wird und die Pflanzen fast weiß erscheinen. Steht Wasser etwa als Regenwasser oder als Tröpfchen in feuchtigkeitsgesättigter Luft zur Verfügung, das sich an den Haaren niederschlägt, wird das Wasser kapillar vom Schuppenhaar angesaugt. Durch die lebenden Stielzellen wird das Wasser ins Innere des Pflanzenkörpers weitergeleitet (Abb. 21e). Sobald sich die Schuppenhaare mit Wasser vollgesogen haben (die Luft in den Zellen wird dabei vom Wasser verdrängt), wird das unterhalb der Saugschuppen liegende grüne Assimilationsgewebe sichtbar, die Pflanze „ergrünt“. Nun kann die Pflanze mehr Licht aufnehmen. Bei Trockenheit nimmt der Turgor der Stielzellen und damit ihr Volumen ab. Dadurch werden die toten Schildzellen fest an die Oberfläche herangezogen und verschließen wie ein Ventil die Eintrittsstellen für das Wasser, aber gleichzeitig auch die Austrittsstelle, so dass ein Wasserverlust aus dem Gewebe unterbunden wird. So dienen die Saugschuppen nicht nur der Wasseraufnahme, sondern auch als Verdunstungsschutz.

Andere Ananasgewächse gehören zu den sogenannten **Trichter- oder Zisternen-Bromelien**. Die basalen rinnenförmigen Teile der Blätter überdecken sich und bilden auf diese Weise Trichter, in denen sich Regenwasser ansammelt. Auch hier erfolgt die Wasser- und Nährstoff-Aufnahme über Saugschuppen. Vorhandene Wurzeln dienen lediglich der Befestigung und haben daher keine Wurzelhärchen, durch die Wasser und Mineralstoffe aufgenommen werden könnten. Jeder dieser Trichter bildet eine winzige **Ökosystem**. In dem Mini-Teich leben Mikroorganismen, Insekten, Kaulquappen der Pfeilgiftfrösche und sogar Höhere Pflanzen. Die Pflanzen ernähren sich von den zersetzten Ausscheidungen der Tiere.

Auf den extrem trockenen Inselbergen in Pernambuco im Nordosten Brasiliens (Abb. 22a) wächst eine recht große Bromelie der Gattung *Aechmea* (*A. leptantha* =

Portea leptantha; Abb. 22b–f), bei der wir während einer Inselberg-Expedition in Pernambuco (NO-Brasilien, 2000) eine solche Gemeinschaft beobachten konnten. Ein sehr seltenes Aronstabgewächs (*Anthurium bromelicola*) bezieht Wasser und Nährsalze aus dem Trichter (Abb. 22c–e). Auch ein Frosch saß gut geschützt in dem Trichter (Abb. 22f).

5 Das Gaswechsel-Dilemma: Verhungern oder Verdursten

Luft ist ein Gasgemisch und besteht hauptsächlich aus Stickstoff (ca. 78 Volumenprozent) und Sauerstoff (ca. 21 Volumenprozent). Hinzu kommen geringe Mengen



Abbildung 20: *Tillandsia recurvata* an Telegraphendrähten (Pernambuco, NO-Brasilien, 2000). – a, Im Gelände in der Nähe von Bonito – b, In Bezerros: wie eine Karnevals-Beflaggung. Es ist nicht verwunderlich, dass die ursprünglich epilythische *Tillandsia recurvata* (Abb. 19d) auch auf Telefondrähten gedeihen kann. Verglichen mit den Baumkronen als Standort sind die Bedingungen auf dem nackten Fels noch härter: hohe Temperaturen bei voller Sonneneinstrahlung, große Wasserknappheit. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

von Kohlendioxid (0,04 Volumenprozent), Edelgasen und Wasserstoff. Von diesen ist für die Pflanze CO_2 für die Photosynthese von größter Wichtigkeit, da sie in diesem Prozess aus den Ausgangsstoffen CO_2 und Wasser sowie Sonnenlicht als Energielieferant Zucker (Glucose) bildet. Sauerstoff wird sozusagen als Abfallprodukt abgegeben, den die Pflanzen allerdings für ihre eigene Atmung wieder aus der Luft aufnehmen.

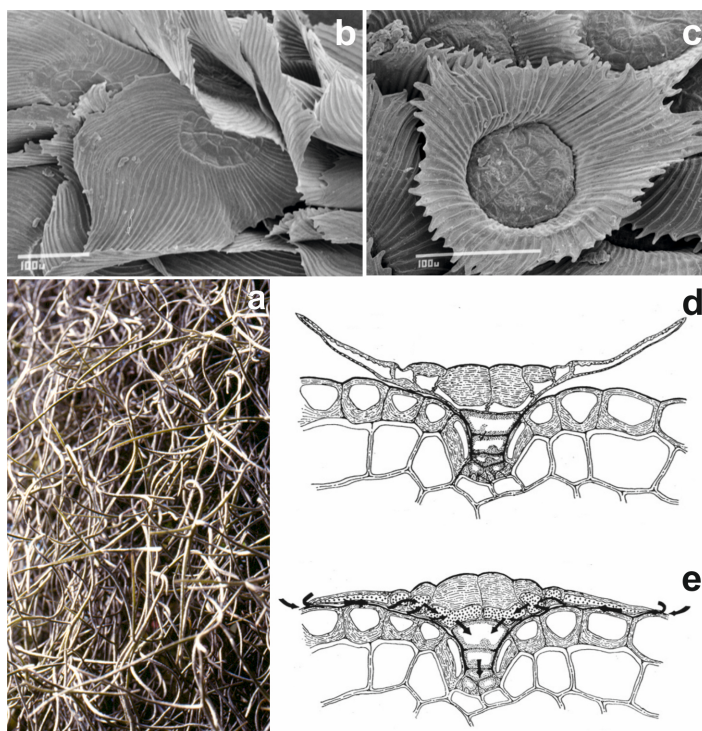


Abbildung 21: Saugschuppen bei den Bromeliaceae. – a, *Tillandsia usneoides*; alle Pflanzenteile außer den Blüten sind von Saugschuppen dicht bedeckt. – b–c, Verschieden gestaltete Saugschuppen von *Tillandsia usneoides* (b) und einer *Vriesea*-Art (c) im rasterelektronenmikroskopischen Bild. – d–e, Saugschuppe im schematisierten Längsschnitt. – d, Im trockenen Zustand: Wasserabgabe aus dem Blattgewebe wird verhindert. – e, Im feuchten Zustand: Wasser wird kapillar angesaugt und ins Blattgewebe geleitet; Pfeile geben den Weg des Wassers an. Bildquellen: a–c, Eigene Aufnahmen, d, verändert aus Benzing et al. 1976.

Der geringe Anteil von CO_2 in der Luft ist ein limitierender Faktor, denn das CO_2 -Angebot begrenzt die sogenannte Dunkelreaktion der Photosynthese, in der die Zucker gebildet werden. Das Enzym, das für die chemische Bindung von CO_2 aus der Atmosphäre zuständig ist (Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase), würde bei 1-2 Volumenprozent CO_2 optimal arbeiten. Also profitieren die Pflanzen letztlich von jeder Erhöhung des CO_2 -Gehaltes? Bis zu einem gewissen Grad ist die Antwort ja. Aber auf Grund der vielseitigen Wechselwirkungen der CO_2 -Konzentration mit anderen Faktoren (z. B. Temperatur, Strahlung, Wasserversorgung) sowie von Rückkoppelungsmechanismen innerhalb der Pflanze wurde in fast allen Studien zum „ CO_2 -Düngeeffekt“ beobachtet, dass die Stimulation des Pflanzenwachstums andererseits zu einer Veränderung der Gewebestruktur und

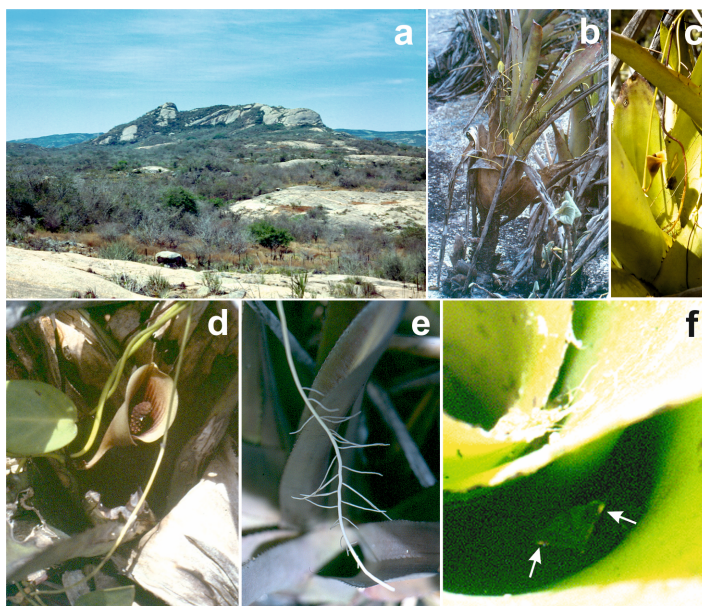


Abbildung 22: Pflanzen auf Inselbergen. – a, Inselberg bei Alagoinha (Pernambuco, SO-Brasilien). – b, *Aechmea leptantha* (= *Portea leptantha*, Bromeliaceae) beherbergt als Gast eine Anthurie. – c–e, *Anthurium bromelicola* (Araceae). Die erst im Jahr 2000 (Mayo et al. 2000) als neue Art beschriebene Windepflanze, die endemisch auf Inselbergen in Pernambuco ist, bezieht Wasser und Nährstoffe über ihre Wurzel (e), die in den Bromelien-Trichter hineinwächst. – e, Wurzel herausgezogen. – f, Bild stark aufgehellt, um den Frosch zwischen den Bromelienblättern sichtbar zu machen; Pfeile weisen auf die Augen. Bildquellen: Eigene Aufnahmen, 2000.

vor allem zu einer Verminderung der Nährstoffgehalte sowie einer Veränderung an sonstigen Inhaltsstoffen (z. B. Zucker, Vitamine, sekundäre Pflanzenstoffe) führt (z. B. Weigel 2011).

Ein kurzfristiger CO₂-Speicher wäre sinnvoll: Bei etwa 15% der Höheren Pflanzen sind im Laufe der Evolution zwei Varianten der Photosynthese entstanden, bei denen blattintern eine CO₂-Speicherung stattfindet und zwar unter Energieaufwand in Form von Malat (einem Salz der Äpfelsäure). Die beiden Konzentrierungsmechanismen unterscheiden sich dadurch, dass die Zwischenspeicherung von Malat in dem einen Mechanismus räumlich von der eigentlichen Zuckerproduktion getrennt ist (also in verschiedenen Zellen stattfindet) und im anderen Fall zeitlich (nachts Speicherung von Malat, tagsüber Zuckerproduktion, z. B. bei vielen Sukkulenten) von ihr getrennt ist. Der Aufbau des Zwischenspeichers Malat verbraucht zwar Energie (Lagerhaltung kostet halt!), bringt den Pflanzen aber den zusätzlichen Vorteil, dass eine erhöhte CO₂-Konzentration auch dann bereitgestellt werden kann, wenn die CO₂-Versorgung von außen nicht groß genug ist, wenn sich die Spaltöffnungen bei Wassermangel schließen.

Damit sind wir bei dem Problem der Spaltöffnungen gelandet. Über die Spaltöffnungen, die Stomata (Abb. 23a), nehmen Pflanzen nicht nur Kohlendioxid auf und geben Sauerstoff ab. Gleichzeitig werden die Stomata auch für die Wasserdampfabgabe benutzt, die Transpiration (siehe Kapitel 6.1).

Spaltöffnungen sind winzige Poren in den Laubblättern (und/oder anderen Teilen) von Pflanzen, die man mit bloßem Auge nicht erkennen kann¹⁴. Sie befinden sich bei den meisten Pflanzen auf der Blattunterseite. Nur bei Wasserpflanzen mit Schwimmblättern befinden sich die Stomata logischerweise auf der Blattoberseite (Erbar & Leins 2021).

Neben Licht und Temperatur sind die CO₂-Konzentration sowie das Wasserpotential der Atmosphäre und des Blattgewebes die wichtigsten Faktoren, die die

¹⁴ Eine Spaltöffnung besteht aus zwei spezialisierten, bohnenförmigen Schließzellen, die sich an den Enden berühren. Zwischen diesen beiden Schließzellen befindet sich der Spalt, über den der Interzellularraum des Blattes und der übrigen Pflanzenteile mit der Umgebungsluft in Verbindung steht. Wassereinstrom in die Schließzellen führt zu einer Erhöhung des Innendrucks (Turgordrucks), so dass sich diese aufgrund der speziellen Zellform und den ungleichmäßig stark verdickten Zellwänden so verformen, dass der Spalt sich öffnet. Umgekehrt führt Turgorabnahme zu einer Erschlaffung der Zellen, also zu einer Entkrümmung der Schließzellen, die Öffnung schließt sich.

Öffnung oder Schließung der Stomata beeinflussen (Abb. 23b). Da Wasserdampf-abgabe und CO_2 -Aufnahme gemeinsam durch die Spaltöffnungen ablaufen, betreffenden Änderungen der Stomataweite unvermeidlich beide Prozesse gleichermaßen. Werden die Stomata weit geöffnet, um die CO_2 -Aufnahme für die Photosynthese zu ermöglichen, nimmt zwangsläufig die Abgabe von Wasser zu und damit die Gefahr des Austrocknens. Schließt die Pflanze jedoch die Stomata, um dieser Gefahr zu begegnen, wird die CO_2 -Aufnahme und damit die Photosynthese blockiert. Überspitzt ausgedrückt: Landpflanzen haben also zwischen „Verdursteten“ oder „Verhungern“ zu „wählen“. Die Landpflanzen befinden sich also in einem Dilemma zwischen Wasserverlust und CO_2 -Aufnahme, besonders wenn das Wasser am Standort knapp ist. Die Pflanzen konnten das Festland als Lebensraum nur deshalb erobern, weil in der Evolution Anpassungsmechanismen entstanden sind, die das Gaswechsel-Dilemma umgehen oder zumindest entschärfen. Es hat sich ein fein reguliertes, komplexes System eingestellt, das den jeweils passenden Kompromiss einstellt.

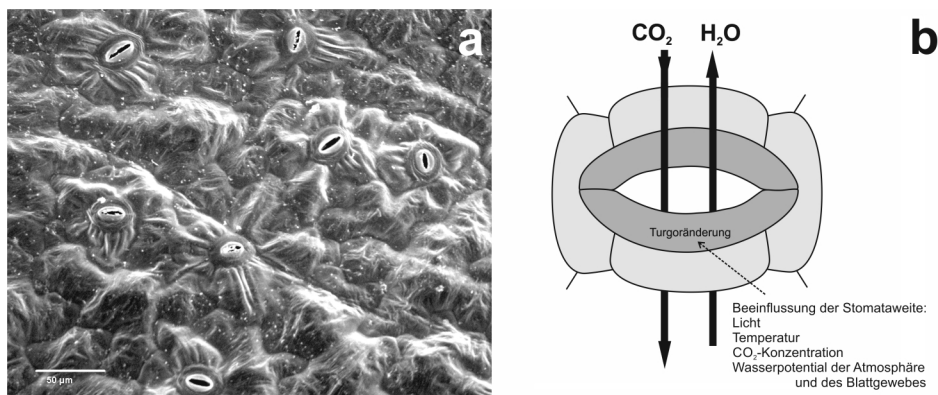


Abbildung 23: Stomatöfungen. – a, Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von der Unterseite eines Veilchen-Blattes mit Stomatöfungen in unterschiedlichem Öffnungszustand. – b, Schematische Darstellung einer Stomatöfuge: 2 Schließzellen (dunkelgrau) umgeben von 4 Nebenzellen (hellgrau); die Spaltgröße wird durch den Turgor (Innendruck der Zelle) reguliert, der durch verschiedene Faktoren beeinflusst wird. Bildquellen: Eigene Bilder.

6 Wasser – das Lebenselixier

Jeder Organismus braucht Wasser. Alle chemischen Vorgänge in den Zellen sind an Wasser gebunden. Dementsprechend ist der Wassergehalt der Pflanzen in der Regel sehr hoch, im Durchschnitt zwischen 60 und 90%. Sinkt er unter einen bestimmten, von Fall zu Fall verschiedenen Schwellenwert ab, werden die Lebensvorgänge verlangsamt. Bei Ruhe- und Dauerzuständen kann aber eine Pflanze in den Zustand des latenten Lebens übergehen. Dies ist z. B. in allen Samen der Fall. Die Lebensvorgänge sind dann kaum noch nachweisbar. Der Wassergehalt kann bis auf 5% – und sogar noch weniger – absinken. Daher gibt es keine Samenkeimung ohne Wasser!

Bei den Landpflanzen ist also ein ausgeglichener Wasserhaushalt die Voraussetzung für einen geregelten Ablauf der Lebensvorgänge. Manche Pflanzen haben die Fähigkeit, kurzfristige Schwankungen in der Wasserversorgung aufzufangen. Als Beispiel sei der Milz- oder Schrifffarn *Asplenium ceterach* (= *Ceterach officinarum*) vorgestellt (Abb. 24a–c). Seine Austrocknungsfähigkeit wird durch Zellverkleinerung und Vakuolenreduzierung erreicht und durch Ausfüllen der Vakuolen mit Phloroglucin-Gerbstoffen, die sich beim Austrocknen verfestigen und dadurch eine Schädigung der Zellen durch Deformation verhindern. Bei Trockenheit schrumpfen die Zellen auf der Wedeloberseite stärker, wodurch sich die mit Spreuschuppen besetzte Blattunterseite nach oben wendet (Abb. 24b) und sich das Blatt schließlich nach innen einrollt (Abb. 24c). Die Verdunstungsrate wird hierdurch erheblich reduziert. Die rostbraunen Spreuschuppen reflektieren das einfallende Sonnenlicht in hohem Maße. Sie sind es aber auch, die schon bei einem kurzen Regen eine rasche Wasseraufnahme durch kapillare Wasserleitung ermöglichen; die Wedel entrollen sich bald wieder.

6.1 Die Wasserleitung in den Pflanzen – wie hoch können Bäume werden?

Im Allgemeinen sind Landpflanzen in das Dampfdruckgefälle (Wasserpotentialgefälle) zwischen Boden und Atmosphäre eingeschaltet, indem sie mit den Wurzeln in den feuchten Boden und mit den transpirierenden Organen in die oft trockene Atmosphäre hineinragen. Wir haben gesehen, dass die Transpiration vornehmlich über die Stomata erfolgt (aber in weit geringerem Maße verläuft sie auch über die gesamte Cuticula, siehe Kapitel 6.2). Sie ist die wichtigste Kraft, die das

Wasser aus dem Boden mit den darin gelösten Nährsalzen in den Pflanzenkörper transportiert. Was aber geschieht, wenn die Atmosphäre eine Luftfeuchtigkeit von 100% erreicht, z. B. bei der nächtlichen Abkühlung? Viele Pflanzen sind in der Weise angepasst, dass sie das Wasser aktiv in Form der sogenannten Guttation ausscheiden. Dadurch wird der Wassertransport und der Transport von Nährsalzen, und darauf kommt es ja im Besonderen an, aufrecht erhalten. Wenn wir früh morgens barfuß über eine nasse Wiese gehen, muss es sich bei den tropfnassen Gräsern nicht unbedingt um Tau handeln, sondern sehr oft sind es Guttationstropfen, also von den Gräsern aktiv ausgeschiedene Wassertropfen. Einen speziellen Fall dieses Phänomens der Guttation über Hydathoden hatten wir schon bei der Kalkpflanze *Saxifraga paniculata* kennengelernt (Abb. 12). Guttation kommt bei zahlreichen Blütenpflanzen vor. Bei aktiven Hydathoden erfolgt die Guttation durch Energieverbrauch: Osmotisch wirksame Substanzen werden aktiv in die Hydathoden transportiert und das Wasser wird dann passiv nachgezogen. Ein beeindruckendes Beispiel einer allmorgendlichen Guttation liefert uns der Kleine Wiesenknopf (Abb. 25), der an tagsüber trockenen Standorten wächst und die Transpiration dann reduzieren muss.

Wasserleitung über weite Strecken kennen wir von den Bäumen. Die höchsten Bäume der Erde finden wir unter den Küsten-Mammutbäumen (*Sequoia sempervirens*, Cupressaceae), den berühmten Redwoods (Abb. 26). Die Reliktareale dieser Baumart (sie kam im Tertiär auch in Mitteleuropa vor) erstrecken sich heute an der Nordwestküste der USA von nördlich San Francisco bis in den Süden Oregons. Küsten-Mammutbäume werden mit einer Höhe von bis zu 115 m angegeben. Dem

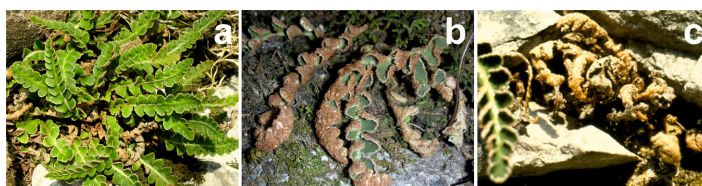


Abbildung 24: Milzfarn *Asplenium ceterach*. Das Hauptverbreitungsgebiet des Milzfarns befindet sich in mediterranen Gebieten, er kommt aber beispielsweise im Gardasee-Gebiet vor und in Heidelberg am Philosophenweg. Nach längerer Trockenheit sind die Pflanzen eingerollt und sehen vertrocknet aus (c); sobald es feucht wird, ergrünen sie wieder (a), b: Zwischenstadium. Bildquellen: Eigene Aufnahmen, derselbe Standort am Monte Baldo oberhalb Navene (Gardasee) in verschiedenen Jahren.

„Wachstum in den Himmel“ setzt der Transpirationssog Grenzen. Limitierend wirken die Schwerkraft und die Reibung, die das Wasser im Leitungssystem verursacht. Berechnungen haben ergeben, dass Bäume mit einer Höhe von über 150m unwahrscheinlich sind (Mohr & Schopfer 1978). Würde der Baum noch höher werden, droht die Gefahr einer Embolie: die geschlossene Wassersäule würde durch Bläschenbildung unterbrochen.

6.2 Angepasstheiten der Pflanzen bei Wassermangel: Sparen, Hungern oder Speichern

Die überwiegende Zahl der Landpflanzen hat einen Wasserhaushaltstypus, durch den sie relativ unabhängig von der Hydratur (Wasserzustand) der Luft wurden



Abbildung 25: Guttation beim Kleinen Wiesenknopf (*Sanguisorba minor*, Rosaceae). Da die Hydathoden am Ende von Blattadern liegen, finden sich dort Tropfen von Guttationswasser. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

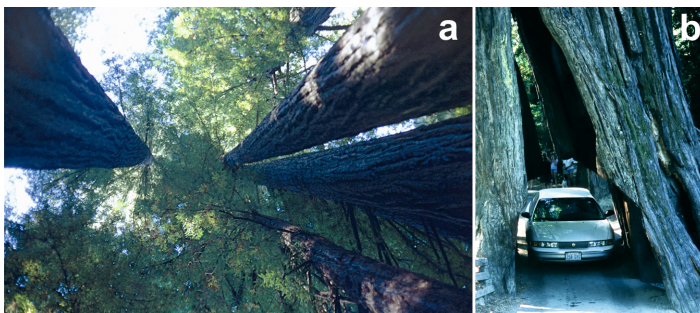


Abbildung 26: *Sequoia sempervirens*. – a, Blick in die Baumkronen an der „Avenue of Giants“ (Humboldt Redwoods State Park). – b, Mammutbaum mit „Durchfahrtmöglichkeit“ in Myers Flat (Baum-Alter; 5000 Jahre, Durchmesser: 6,4 m; Umfang: 19,5 m; Höhe: 83,8 m). Bildquellen: Eigene Aufnahmen, Kalifornien 1996.

und eine eigene Hydratur des Protoplasmas auch bei großer Trockenheit der Luft aufrecht erhalten können.

Solange die Blätter über die Wurzeln genügend Wasser aus dem Boden aufnehmen können, stellt der Wasserverlust durch die Transpiration kein Problem dar. Bei Wassermangel reagiert die Pflanze über ihre Regelkreise (siehe Kapitel 5). Dass die Pflanzen ihre Spaltöffnungen bei Wassermangel schließen, um den transpirationsbedingten Wasserverlust bei der CO₂-Aufnahme zu reduzieren, wurde schon vorgestellt. Die beiden Varianten der Photosynthese sind nicht nur CO₂-Konzentrierungsmechanismen (siehe Kapitel 5). Die räumliche bzw. zeitliche Trennung wichtiger Prozesse der Photosynthese ist ökologisch vorteilhaft, da die Kohlenstoffversorgung sichergestellt wird, ohne gleichzeitig den Wasserhaushalt zu gefährden (wegen der tieferen Temperaturen und in der Regel höheren Luftfeuchtigkeit ist nachts der Wasserverlust durch die geöffneten Spaltöffnungen geringer). In ariden Gebieten haben sich nun neben diesen physiologischen verschiedene morphologisch-anatomische Anpassungen entwickelt, mit denen selbst eine lange Trockenzeit im aktiven Zustand überdauert werden kann. Wir unterscheiden die Trockenpflanzen, die Xerophyten, und die „Saftreichen“, die Sukkulenten.

Unter den Xerophyten sind sicherlich viele Vertreter aus dem Mittelmeergebiet mit der ausgeprägten Sommerdürre in ihren Anpassungen vertraut wie Verkleinerung der transpirierenden Oberfläche durch Roll- oder Nadelblätter (Beispiel: Rosmarin *Rosmarinus officinalis*, Lamiaceae) oder die Wuchsform der Rutensträucher, die keine oder stark reduzierte wasserverdunstende Blätter haben, und die Photosynthese auf die grünen, rutenförmigen Sprosse übertragen (Beispiel: Pfriemenginster *Spartium junceum*, Fabaceae). Weitere Anpassungen sind eine dicke Cuticula mit Wachsauflagerung, eine mehrschichtige Epidermis und der Besatz mit toten Haaren (was die cuticuläre Transpiration herabsetzt) und die Einsenkung der Stomata (es werden wasserdampferfüllte, windstille Räume geschaffen). Die typischen Hartlaubblätter in allen Regionen der Welt mit mediterranem Klima (europäisches Mittelmeergebiet, Teile Kaliforniens, Teile Chiles, das Kapland, SW- und S-Australien) haben nicht nur eine verkleinerte transpirierende Oberfläche, sondern die Blätter dieser sogenannten sklerophyllen Xerophyten sind auffällig durch den großen Reichtum an Sklerenchymelementen (abgestorbenes, aus Zellen mit starken Wandverdickungen bestehendes Verfestigungsgewebe), der selbst bei größeren Wasserverlusten die Festigkeit der Blätter sicherstellt.

Ein noch wenig verstandenes Phänomen sind die sogenannten stenohydran Xerophyten, die typischerweise in Wüsten vorkommen. Sie zeichnen sich durch eine fast konstante Zellsaftkonzentration und kaum schwankende Hydratur aus (stenos: eng, schmal). Ein eindrucksvolles Beispiel ist *Fouquieria splendens*, der Ocotillo, aus der Sonora (Abb. 27). Zu Beginn des Wassermangels schließt die Pflanze die Stomata und unterbindet damit den Gaswechsel und die Photosynthese. Eine längere Dürre bedeutet also eine Hungerzeit, dafür nimmt die Hydratur des Plasmas nicht, oder nur wenig, ab. Die Zweige sind durch Kork vor Wasserabgabe geschützt. Die Blätter vertrocknen zunächst nicht, sondern sie vergilben. Beim Vergilben werden alle wichtigen Nährstoffe aus den Blättern in die (schwach sukkulenten) Achsen zurückgeführt. Nach einem Regen stehen diese Nährstoffe für das erneute Austreiben von Blättern sofort wieder zur Verfügung. Pro Jahr können 5–6 Blattperioden auftreten, 2–3 sind der Normalfall.

Eine besondere Gruppe bilden die Sukkulente. Sie unterscheiden sich von den Xerophyten dadurch, dass sie auf völlig trockenen Böden lange Zeit durchhalten können. Sie speichern während der günstigen Jahreszeit größere Mengen an Wasser und geben dieses während der Dürrezeit sehr sparsam ab. Als Speicherorgan dienen die Blätter (z. B. bei den Dickblattgewächsen, Abb. 12a und Aloe-Arten) oder die Sprossachse (z. B. bei Kakteen, Wolfsmilch-Arten, Stapelien), seltener die Wurzeln. Ein ausgewachsener großer Säulenkaktus, der Saguaro *Carnegiea*



Abbildung 27: *Fouquieria splendens*, Fouquieriaceae. Drei verschiedene Erscheinungsbilder am gleichen Tag an drei unterschiedlichen Standorten im Anza-Borrego-Desert-State Park (USA, Kalifornien). Der Sommerregen etwa zwei Wochen zuvor hatte den Arealen unterschiedlich viel Niederschlag beschert. Bildquellen: Eigene Aufnahmen 1999.

gigantea, soll ein Wasserreservoir von 2000–3000 (oder gar 4000) Litern haben, mit dem er in der Wüste ein Jahr ohne Wasseraufnahme auskommen kann. Stabilitätsproblemen, die sich durch der mit dem Wasserverlust durch Transpiration in der langen Trockenperiode einhergehenden Volumenveränderung ergeben würden, steht bei Rippen-Kakteen der Blasebalg- bzw. Ziehharmonika-Effekt entgegen (Ausführlicheres dazu siehe Erbar & Leins 2021).

In den Savannen Afrikas und Südamerikas sind Flaschenbäume beeindruckende Beispiele für eine Wasserspeicherung im holzigen Stamm (Abb. 28). Ein sehr großer Vertreter des Afrikanischen Flaschenbrotbaums (*Adansonia digitata*) soll bei einem Stammumfang von 20 m bis zu 120 000 Liter Wasser speichern können (Walter & Breckle 1999). Die südamerikanischen „Gegenstücke“ sind die Wollbäume aus den Gattungen *Canavallia* und *Ceiba*.¹⁵

6.3 Ein Spezialist der Namib

Im Jahre 1859 entdeckte der österreichische Arzt und Botaniker Friedrich Welwitsch eine in der Wüste Namib beheimatete, äußerst kuriose Pflanze (Abb. 29), die von Joseph Dalton Hooker (Royal Botanic Gardens Kew) beschrieben und nach dem Entdecker benannt wurde: *Welwitschia mirabilis* (1863); es handelt sich um einen eigenartigen Nacktsamer, der eine eigene Familie repräsentiert, die Welwitschiaceae. Die Pflanze hat einen kurzen, knolligen Stamm und eine sehr lange Pfahlwurzel, die in die tieferen, feuchten Bodenschichten reicht, sowie ein sehr gut ausgebildetes Wurzelsystem. *Welwitschia*-Pflanzen können über 1000 Jahre alt werden, aber sie bilden außer den beiden hinfälligen Keimblättern und zwei winzigen Schuppenblättern nur zwei Blätter, die ebenso alt wie die ganze Pflanze sind. Es sind breit bandförmige, am Grunde zeitlebens nachwachsende, vorne absterbende Blätter, die dick, sehr hart und xeromorph gebaut sind (Abb. 29b–c). Bei guter Wasserversorgung sind die Blätter mehr als ein Meter lang; bei

¹⁵ Die Gattungen *Adansonia*, *Cavanillesia* und *Ceiba* (Kapotbaum) gehören zur Unterfamilie der Bombacoideae innerhalb der Malvengewächse (*Malvaceae*). Sie unterscheiden sich in den Früchten. Bei den altweltlichen *Adansonia*-Arten wird die Innenwand der Frucht mehlig; die Früchte werden von Pavianen, Elefanten und Kleinsäugetern gefressen und die Samen ausgeschieden. Die neuweltlichen Gattungen *Cavanillesia* und *Ceiba* bilden Kapseln aus, deren Innenwand sich in Haare auflöst; der Wind reißt kleine Stückchen ab und ein solches Wattebällchen umschließt einen Samen, der somit vom Wind ausgebreitet wird.

extremer Dürre kann dagegen die Blattspreite bis auf den basalen Teil mit dem Meristem ganz absterben. Über die Wasserversorgung der *Welwitschia*-Pflanzen ist viel spekuliert worden. *Welwitschia* wächst genau an der Übergangszone zwischen innerer und äußerer Namib. In der inneren Namib fällt spärlicher Sommerregen. Dieser versickert im Boden und kann von der mehr als 1,5 m tief reichenden Pfahlwurzel erreicht werden. Die äußere Namib hingegen ist eine fast regenlose Küsten-Wüste, die sich allerdings durch eine hohe Luftfeuchtigkeit mit etwa 200 Nebeltagen im Jahr auszeichnet. Verantwortlich dafür der kühle Benguela-Strom, über dem eine Nebelbank liegt (Walter & Breckle 1999). Dieser Nebel schlägt sich in den kalten Frühmorgenstunden nieder. Die *Welwitschia*-Blätter zeigen aber keinerlei Strukturen zur Aufnahme von Wasser; die Blätter sind eher denen der Hartlaubgewächse vergleichbar (Abb. 29c). Die Blätter von *Welwitschia* sind für Wasser unbenetzbar: Nebel bildet Tropfen wie auf einem lackierten Metallblech und diese fließen leicht ab. Das Wasser wird damit direkt an die Wurzeln geleitet.

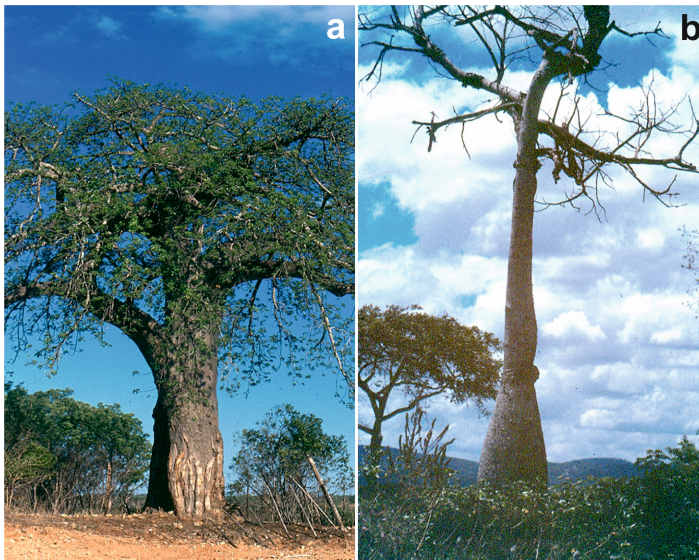


Abbildung 28: Flaschenbäume aus der Unterfamilie der Malvaceae-Bombacoideae. – a, Ein noch nicht so imposanter Affenbrotbaum *Adansonia digitata*, den wir in der Savanne im Tal des Olifants River in der Nähe von Tzaneen (Provinz Limpopo, Südafrika, 2003) fanden. – b, Wollbaum *Cavanillesia arborea* in der trockenen Savanne (Caatinga) bei Bezerros (Pernambuco, NO-Brasilien, 2000). Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

7 Feuer als Chance: die Feuerspezialisten

Die Erzeugung und Beherrschung von Feuer ist ein wichtiger Faktor in der kulturellen Evolution des Menschen. Schon in der griechischen Mythologie erfahren wir, dass, als Zeus den Sterblichen den Besitz des Feuers verweigerte, Prometheus dieses vom Himmel holte, als er den markigen Stängel des „Narthex“ (Abb. 30)¹⁶ am vorüberfahrenden Sonnenwagen zum Glimmen brachte.

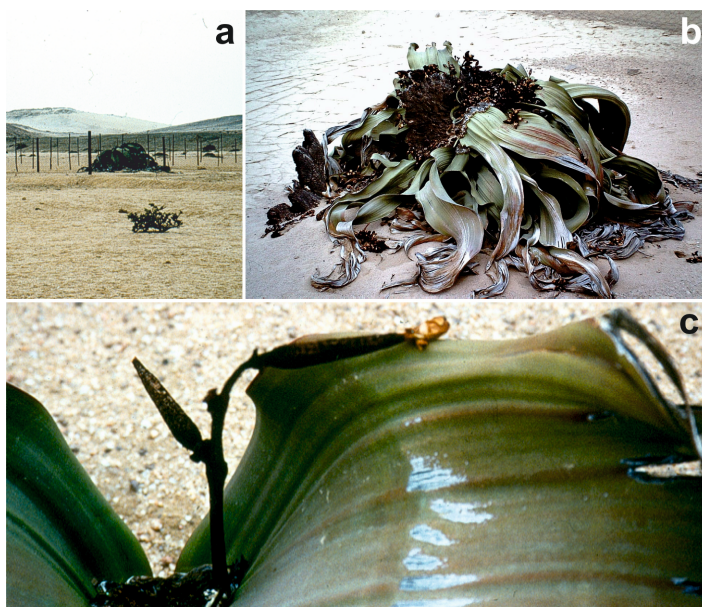


Abbildung 29: *Welwitschia mirabilis*. – a, Eine besonders große und alte (auf mehr als 1000 Jahre geschätzte) Pflanze in Namibia, südlich Swakopmund, zum Schutz eingezäunt. – b, Die beiden Laubblätter sterben nicht nur an der Spitze ab und verwittern, sondern da sich der kurze Stamm stark verbreitert, reißen die Blätter schon an der Blattbasis ein und täuschen so mehrere Blätter vor. Die gespaltenen Blätter winden sich großflächig um die Pflanze, so dass der Stamm vor Verdunstung geschützt wird. – c, In der Sonne glänzt das xeromorphe Blatt wie ein lackiertes Autoblech. – Bildquellen: Dieter Kücherer, Heidelberg. Wir danken ihm in alter Freundschaft für die Überlassung der Bilder.

¹⁶ „Narthex“ kann eindeutig als Gewöhnliches Steckenkraut oder Riesenfenchel (*Ferula communis*), identifiziert werden. Im Gegensatz zu anderen Doldenblütern (Apiaceae) ist der Stängel nicht

Es sei nochmals erwähnt, dass Pflanzen das Sonnenlicht in chemische Energie umwandeln können. Strahlungsempfänger für die Photosynthese sind die Chlorophylle, die grünen Blattfarbstoffe, und weitere sogenannte akzessorische Pigmente. Die in der Lichtreaktion gewonnene chemische Energie wird in der Dunkelreaktion



Abbildung 30: Gewöhnliches Steckenkraut *Ferula communis* (Apiaceae), vor der wiedererrichteten Fassade der Celsus-Bibliothek, einer öffentlichen antiken Bibliothek aus römischer Zeit in Ephesos, nahe der heutigen Stadt Selçuk (Türkei). – Bildquelle: Eigene Aufnahme.

hohl, sondern von einem lockeren Mark erfüllt. Das Mark kam als Zunder zum Einsatz und diente zum Transport der Glut von Hirtenfeuer zu Hirtenfeuer.

der Photosynthese genutzt, um energiereiche Verbindungen wie Zucker aufzubauen. Zu starke Sonneneinstrahlung jedoch stresst die Blätter von Pflanzen. Hitze kann durch Membranschäden und vor allem durch die Inaktivierung und Denaturierung von Proteinen rasch zum Zelltod führen. Auch hier haben sich im Laufe der Evolution Anpassungen ergeben. Hitzeminderung wird z. B. erreicht durch Strahlungsreflexion (in Form von toten luftgefüllten Haaren oder epicuticularen Wachsen) oder durch Blattbewegungen (Steilstellung, Hängenlassen und Einrollen der Blätter). Einen schnellen Schutz bringen spezifische Hitzeschockproteine, die innerhalb einer Stunde kodiert werden; sie stabilisieren Chromatinstrukturen und Membranen und fördern Reparaturmechanismen (innerhalb eines Tages nach dem Hitzestress verschwinden sie wieder).

Gravierende Hitzeeinwirkungen auf Pflanzen ergeben sich bei Bränden. Feuer und Brände üben einen erheblichen Einfluss auf Vegetationseinheiten aus. Ein gelegentlicher Waldbrand verjüngt die Vegetation, reißt Lücken, wo vorher dichter Bewuchs war, und düngt den Böden mit Mineralstoffen. In den Feuergebieten der Erde, speziell in den Savannen Afrikas und in den Regionen mit Mediterranklima, ist Feuer ein in mehr oder minder regelmäßigen Abständen auftretender Faktor (im Durchschnitt ein Zeitraum von 30–50 Jahren)¹⁷. Einige Pflanzen haben sich im Laufe der Evolution daran angepasst, episodische Feuer zu überstehen, ja sie sind oft sogar in ihrem Lebenszyklus, vor allem auch bei der Reproduktion, auf periodische Feuer angewiesen. Sie werden als „Feuerpflanzen“, als Pyrophyten, bezeichnet.

Natürliche Brände werden in der Regel durch Blitzschlag ausgelöst und durch den anschließenden Regen gelöscht. Eine ideale Situation für Samen auf nährstoffarmen Böden: Durch das Feuer wird Blattmasse mineralisiert und durch den Regen steht Wasser für die Samenkeimung zur Verfügung.

In Südafrika und Australien fällt der hohe Anteil von Myrmecochorie, also der Ausbreitung durch Ameisen, auf (siehe Erbar & Leins 2018). Für die Kap-Halbinsel konnte eindrucksvoll gezeigt werden, dass die heimischen Ameisen die Samen in ihren Nestern genau in die richtige Tiefe einbringen. Dadurch erfahren die Samen einerseits Schutz vor dem Verbrennen, andererseits ist die gebremste Hitze ein Stimulans zu deren Keimung (Bond & Slingsby 1984).

¹⁷ Durch Brände wegen Rodung oder Brandstiftung (Bodenspekulation!) erhöht der Mensch die Frequenz der Feuer erheblich.

Für Europäer geradezu provokant und zumindest fremdartig erscheint das Vorkommen von Sonnentau-Arten (*Drosera*) auf glühend-heißen australischen Böden. In Europa denken wir bei *Drosera* an zarte Pflanzen auf nassen und kühlen Hochmooren. Die Gemeinsamkeit der Lateritböden Australiens und der europäischen Moorböden liegt in ihrem extrem geringen Nährstoffgehalt. Bei australischen Arten aus den Feuergebieten liegt die Anpasstheit in tief im Boden liegenden Knollen, die von der Hitze des Feuers nicht erreicht werden.

Ein bekannter Pyrophyt des westlichen Mittelmeergebietes ist die Kork-Eiche *Quercus suber* (Abb. 31a–b). Bei den Holzgewächsen liegen verborgen hinter dem toten Korkgewebe¹⁸ (einem Teil des sekundären Abschlussgewebes, der Borke) die lebenden Gewebe und die Leitungsbahnen für Wasser und darin gelöste Nährsalze sowie für die durch die Photosynthese gewonnenen Zucker. Die Borke schützt die darunterliegenden Schichten des Holzgewächses vor mechanischen und physikalischen Einflüssen und eben auch vor Bränden. Je dicker die Korkschiicht (bei der Kork-Eiche kann sie mehrere Zentimeter dick werden; Abb. 31b), desto besser der Feuerschutz. Kork ist nahezu unbrennbar, sodass sich der Baum meist gar nicht erst entzündet oder nur die äußerste Schicht der Rinde ankohlt. Dickes Korkgewebe als Anpasstheit an Feuer kommt in zahlreichen Arten und Familien vor. Neben der europäischen Kork-Eiche seien aus Nordamerika der Küsten-Mammutbaum (*Sequoia sempervirens*; Abb. 26) und die Ponderosa-Kiefer (*Pinus ponderosa*; Abb. 31c–d)¹⁹ genannt. Auch Kiefern-Arten aus dem europäischen Mediterranengebiet haben ein dickes Korkgewebe. Beindruckend ist das Beispiel der Kanaren-Kiefer *Pinus canariensis* (Abb. 31e–f). Seit ihrer Existenz auf den

¹⁸ Die Korkeiche ist der weltweit einzige Baum, dessen Rinde man am lebenden Stamm ernten kann, ohne dass er anschließend stirbt. Eine regelmäßig alle zehn Jahre abgeerntete Korkeiche (z. B. für Flaschenkorken) wird resistenter gegen Feuer, da sie nach dem Abschälen eine dickere Korkschiicht bildet.

¹⁹ Ein tierischer Nutzer dicker Borken ist im westlichen Amerika der Eichel-Specht (*Melanerpes formicivorus*). Eichel-Spechte leben meist in Familiengruppen und betreiben eine intensive Vorratshaltung. Dazu legen sie besondere Speicher in Bäumen an, in denen tausende Eichelfrüchte (Nüsse) gespeichert werden können. Als Speicherbäume kommen alle Arten mit dicker Rinde in Frage. Die Löcher sind der zu speichernden Nuss genau angepasst; sie dringen nicht bis in die Wachstumsschiicht (das Kambium) und schaden daher dem Baum nicht. Die Speicherbäume werden von allem Familienmitgliedern energisch verteidigt (auch wir wurden lautstark beschallt!).

Kanarischen Inseln ist die Kiefer einem hohen Druck infolge der wiederkehrenden Vulkanausbrüche und den damit verbundenen Feuern ausgesetzt.

Allgemein weisen die Pyrophyten ein hohes Regenerationsvermögen, z. B. aus schlafenden Knospen, auf (siehe dazu Leins & Erbar 2017). Immer wieder als Beispiel angeführt werden die Grasbäume Australiens (Vertreter der monokotylen Familie der Xanthorrhoeaceae), die sofort nach dem Brand neue Blätter aus geschützten Meristemen bilden, und selbst die verbrannten Blätter am Stamm setzen ihr basales Wachstum fort. Beeindruckend ist auch ein aktuelles Beispiel: Nach dem Vulkanausbruch auf La Palma Mitte September 2021 treiben Anfang

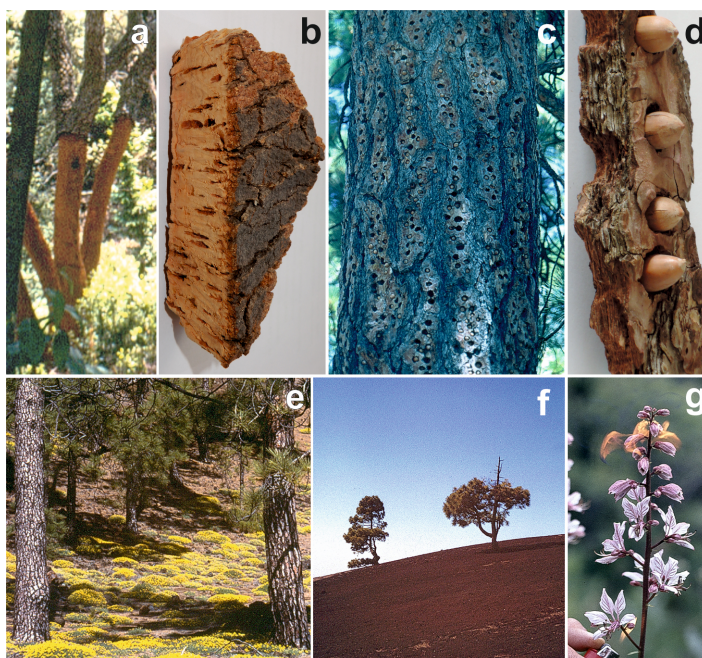


Abbildung 31: Feuerresistente Pflanzen. – a–b, Kork-Eiche *Quercus suber* (Toskana). – b, Ein Stück abgeschälter Kork, ca. 3,5 cm dick. – c–d, Ponderosa-Kiefer *Pinus ponderosa* (Chaparral-Vegetation, Cuyamaca Rancho State Park, Kalifornien). – d, Ein Stück Kork mit Eicheln in den Löchern (siehe Fußnote 19). – e–f, Kanaren-Kiefer *Pinus canariensis*, Teneriffa. – e, Trockener Kiefernwald (Pinar) auf der Südseite der Insel; im Unterwuchs *Lotus campylocladus*, Fabaceae. – f, Pionierbaumart auf jungen Lavaböden. – g, *Dictamnus albus*: Entzündung der Wolke aus ätherischen Ölen wurde mit dem Feuerzeug ausgelöst. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

Januar 2022 die ersten Kanaren-Kiefern schon wieder aus (<https://lapalma1.net-/2022/01/06/ein-vulkanausbruch-und-seine-auswirkungen/>).

Kiefernadeln, Eukalyptus-Blätter – wir nutzen die **ätherischen Öle** in vielfältiger Form. Aber sind sie in ihrem Vorkommen in Feuergebieten sinnvoll, denn sie wirken ja zweifelsfrei **brandfördernd**? Aber genau darin liegt der Vorteil. Erreichen die Feuer die Kronen der Bäume, können Temperaturen bis über 1000°C erreicht werden; sie sind in jedem Fall schädlich. Aber ätherische Öle fördern schnell über die Fläche eilende Feuer, die oft flächenmäßig begrenzt bleiben (siehe Abb. 32a). In diesen schnellen Feuern steigen die Temperaturen nur kurzfristig über 100°C, und in 1–2 cm Bodentiefe erhöht sich die Temperatur dann nur um wenige Grade, so dass die Werte im physiologisch tolerierbaren Bereich bleiben (Frey & Lösch 2010) und wiederum Samen zum Keimen stimulieren (siehe vorne).

Der submediterrane Diptam (*Dictamnus albus*, Rutaceae), der in Mitteleuropa vereinzelt an wärmeliebenden Gebüschsäumen zu finden ist, trägt in den Blüten und am Blütenstand purpurfarbene Drüsenhaare (Leins & Erbar 2010). Wenn an warmen, windstillen Tagen eine Wolke von ätherischen Ölen den Blütenstand umgibt, soll sich diese bei entsprechender Hitze sogar selbst entzünden können. Aber bei Bränden fördern die ätherischen Öle das schnelle Feuer (Abb. 31g), das ein schädigendes langes Brennen der Pflanzen verhindert.

Eine weitere Strategie verfolgen in „Feuergebieten“ solche Pyrophyten (z. B. Vertreter der australischen und südafrikanischen Silberbaumgewächse, Proteaceae, und die Myrtaceen-Gattung *Eucalyptus*), die ihre Samen aus holzigen Früchten erst entlassen, wenn diese durch die Hitze eines Feuers aufgesprungen sind (Abb. 32). Diese Ausbreitungsweise wird **Pyrochorie** genannt. Auch die gut verschlossenen Zapfen mancher Kiefern-Arten öffnen sich erst durch Hitzeinwirkung. Die entlassenen Samen erfahren dann beste Keimungsbedingungen.

Die Proteaceae²⁰ sind eine südhemisphärische Familie, die schwerpunktmäßig in den Feuergebieten Afrikas und Australiens vorkommt. Entsprechend vielfältig sind die Anpassungen an die natürlichen Buschfeuer. Von den Samen in die „richtige Tiefe“ verbuddelnden Ameisen war schon die Rede. Die in Abb. 32b–f ge-

²⁰ Die Familie der Proteaceae ist recht vielgestaltig hinsichtlich ihrer Blattausgestaltung, Form der Blütenstände und Fruchtformen (Balgfrüchte, Nüsse und Steinfrüchte). Wahrscheinlich liegt darin der Grund, dass Carl von Linné (1753) eine Gattung nach Proteus, einem wandlungsfähigen Meeresgott in der griechischen Mythologie benannte.

zeigten Beispiele sind windausgebreitet, aber in den Fruchtständen spielt zunächst Holzigkeit eine große Rolle. Beim Zapfenbusch (*Leucadendron strobilinum*) von der Kap-Halbinsel (incl. Tafelberg) verholzen die Hochblätter (= Tragblätter, in deren Achsel die Blüten bzw. Früchte sitzen; Abb. 32b–c). Abbildung 32a zeigt eine Fläche auf der Kap-Halbinsel, in der kurz vor dem Aufnahmetag (Januar 2003) ein Buschfeuer über den rechten Teil der Fläche gelaufen ist. Die zapfenförmigen Fruchtstände haben sich geöffnet (Abb. 32c), indem die Hochblätter spreizen und damit die geflügelten Nüsse dem Wind dargeboten werden. Auf der vom Brand nicht betroffenen Fläche sind die Nüsse noch von den dicht schließenden Hochblättern im zapfenartigen Fruchtstand eingeschlossen (Abb. 32b).

Bei einer Banksie aus Australien (*Banksia serrata*) sind die Samen in holzigen Früchten, sogenannten Bälgen, eingeschlossen (Abb. 32d). Trotz der großen Anzahl von Blüten pro Blütenstand (Fig. 253 in Leins & Erbar 2010) entwickeln sich nur wenige Früchte (bei *Banksia serrata* bleiben die vertrockneten Blüten am Fruchtstand stehen). Jeder Balg öffnet sich nach Feuer mit zwei horizontal gestellten Klappen (Abb. 32e), die zuvor die asymmetrisch geflügelten Samen fest umschließen. Als Dekorationsobjekte angebotene holzige Früchte stammen ebenfalls von pyrochoren Pflanzen Australiens (Abb. 32f).

8 Abschließende Bemerkung zu den von uns mit dem Pflanzenleben in Verbindung gebrachten „Vier Elementen“

Auf der Grundlage der Überlegungen über die Seinsprinzipien der griechischen Philosophen aus Milet, nämlich Thales, Anaximander und Anaximenes sowie Heraklit von Ephesus hat im 5. Jahrhundert v.Chr. Empedokles aus Akragas (Agrigent, Sizilien) eine umfassende Vier-Elemente-Lehre entwickelt. Diese Lehre hatte einen großen Einfluss auf das Denken der klassischen Philosophie. Wenngleich zunächst die vier Elemente Feuer, Wasser, Luft und Erde bestimmten Göttern zugeschrieben wurden und die Vier-Elemente-Lehre sich teilweise in die Esoterik verirrte, welche letztere heutzutage zum Beispiel in der Naturheilpraxis noch gelegentlich ihren Niederschlag findet, stellt sie dennoch einen Meilenstein in der kulturellen Evolution des Homo sapiens dar. Entmythologisiert und unter Einbeziehung der ständigen Veränderung („panta rhei“, dem griechischen Philosophen Heraklit von Ephesus zugeschrieben), liefert diese Grobgliederung des Seienden

eine durchaus brauchbare Grundlage für die Beschreibung der unbelebten und belebten Natur.²¹



Abbildung 32: Pyrochorie (Feuerausbreitung) bei Proteaceae. – a, Fläche auf der Kap-Halbinsel (Südafrika), über die teilweise (rechts) ein Buschfeuer gelaufen war. – b, Fruchstand vom Zapfenbusch *Leucadendron strobilinum* (einem Endemiten der Kap-Halbinsel) vom unverbrannten Arealteil. – c, Vom verbrannten Arealteil. – d–e, Säge-Banksie *Banksia serrata* (Bot. Garten Bonn). – d, Fruchstand mit noch geschlossenen Früchten. – e, Nach Brand (von den Autoren vor vielen Jahren ausgelöst) mit geöffneten Früchten. – f, Gekaufte holzige Proteaceen-Früchte aus Australien; B = Propeller-Banksie *Banksia candolleana*, H = *Hakea*, X = „Holzbirne“ *Xylomelum pyriforme*. Bildquellen: Eigene Aufnahmen.

²¹ Freilich hat sich bekanntermaßen in den modernen Naturwissenschaften wie der Chemie der Begriff „Element“ als ein Baustein auf der atomaren Ebene neu definiert: 94 Elemente, die in

Wir wollten in diesem Artikel die wechselseitige Beeinflussung der vier Elemente aufzeigen und ein außerordentlich komplexes und unüberschaubares System von verschiedenen Seiten, wenngleich in äußerst bescheidenem Maße, beleuchten. Wir konnten dabei nicht umhin, die einzelnen chemischen und physikalischen Komponenten im Detail zu berücksichtigen.

Als Evolutionsbiologen fühlen wir uns in der Pflicht, wenn auch hier nur andeutungsweise, auf das leidige Thema Umweltverschmutzung einzugehen. Es geht vor allem um die verantwortungslose Einbringung Natur gefährdender Substanzen, z.T. von ethisch entkernten Konzernen produziert. Von Wasser-, Luft-, Erd- und Lichtverschmutzungen ist über die Medien – glücklicherweise auch aus soliden und ernst zu nehmenden Quellen – immer wieder die Rede. Denken wir etwa an die Verschmutzung der Meere mit Plastikmüll und allem Möglichen (Abb. 33), Luftverschmutzung durch verschiedenste Abgase, Erdverschmutzung durch Pflanzenschutzmittel und Lichtverschmutzung unnötiger Leuchtreklamen.



Abbildung 33: Am Spülsaum in der Bucht von Syrakus (Sizilien, im Bereich der Saline di Siracusa).
Bildquelle: Eigene Aufnahme.

einem sogenannten Periodensystem festgehalten werden, kommen auf der Erde natürlich vor – von Wasserstoff mit der Ordnungszahl 1 bis Plutonium mit der Ordnungszahl 94. Der Konnex zur Physik liegt damit ebenfalls auf der Hand.

Im Brennpunkt steht beispielsweise das mit Neonicotinoiden gebeizte Saatgut, das in der nicht ökologisch geführten Landwirtschaft Verwendung findet. Die systemisch wirkenden, wasserlöslichen Neonicotinoide werden während des Wachstums einer Pflanze aus dem Boden aufgenommen und in alle Teile geleitet bis hinein zum Guttationswasser und dem Nektar. Nektarsaugende Insekten laufen in erhöhtem Maße Gefahr, wie wissenschaftliche Untersuchungen zeigen, ihre Orientierung zu verlieren. Schon niedrige Dosen stören Gehirnprozesse wie Wahrnehmen, Lernen, Erinnern, Orientieren, Navigieren und Kommunizieren (z. B. Menzel et al. 2012, Degen et al. 2015, 2016). Man spricht daher vielfach von „Bienen-Alzheimer“. Neonicotinoide sind sicherlich die Hauptagressoren für das besorgniserregende Insektensterben; es gibt aber weitere dafür verantwortliche Faktoren. Jedenfalls, wenn wir keinen Weg finden, dem Einhalt zu gebieten, wird es zu einem katastrophalen Einschnitt in die Ökosysteme kommen (siehe z. B. Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019). Ob diese Orientierungslosigkeit auslösende Giftstoffe, die über die Verarbeitung zu pflanzlichen Nahrungsmitteln eine entsprechende schädigende Wirkung auch auf den Menschen ausüben, ist nicht hinreichend geklärt. Da dies aber durchaus denkbar wäre, erscheint es uns sinnvoll, vorsichtshalber auf Bio-Nahrungsmittel umzustellen. Vor allem aber ist mehr Qualität, Sorgfalt, Abwechslung und Liebe bei der Zubereitung von Speisen angesagt, damit über den Genuss das tägliche Essen wieder mehr zu einem wichtigen Kulturgut wird.

Wir denken, dass eine ausschließlich vegane Ernährung, wie sie neuerdings zunehmend (auch als Lösungsweg für die Umweltprobleme) propagiert wird, zwar den Konsum billiger, mit z.T. schädlichen Zusatzstoffen, wie etwa Hormonen und Antibiotika, versehenen Tierprodukten durch einen Boykott reduzieren mag, letztendlich nicht viel bringt. Mittlerweile ist die Nahrungsmittelindustrie mit all ihren Tricks längst auf die Vegan-Marotte aufgesprungen. Es besteht keinerlei Zweifel, dass selbst zubereitete vegane Speisen nicht nur gesund, sondern auch lecker sein können; auf lange Sicht präsentiert sich vegan doch als recht einseitig. Manche Veganer scheinen sich von fleischlicher Nahrung weiterhin angelüsten zu lassen, zumindest im Unterbewussten, was daraus geschlossen werden kann, dass dieselben zum Beispiel vegane Wiener Würstchen oder Wiener Schnitzel oder Cordon bleu oder Burger oder Salami, das ursprüngliche Vorbild kopierend, formgerecht, quasi als Fetisch, zubereitet, zu sich nehmen. Wir nennen sie gerne die „eingefleischten Veganer“.

Wie dem auch sei: Es liegt uns fern, „Moral zu predigen“.²² Wir wollen lediglich bewusst machen, dass jeder Eingriff in die hochkomplexen Komponenten der (klassischen) vier Elemente durch den Menschen eine Veränderung (positiver oder negativer Art für den Menschen) zur Folge hat. Am Übergang vom Mittelalter zur Neuzeit formulierte Descartes (1637) mit seiner Aussage, die Menschen hätten das Potential, die „Herren und Eigentümer der Natur“ („maîtres et possesseurs de la nature“) zu sein, eine Einstellung, die sich in den folgenden Jahrhunderten in Wissenschaft und Technik häufig finden wird. Im Gesamtzusammenhang wird noch deutlicher, was Descartes meinte: „Möglichkeit . . . Ansichten zu gewinnen, die für das Leben sehr fruchtbringend sein würden . . . , wodurch wir die Kraft und die Tätigkeiten des Feuers, des Wassers, der Luft, . . . kennenlernen und also imstande sein würden, sie ebenso praktisch zu allem möglichen Gebrauch zu verwerten und uns auf diese Weise zu Herrn und Eigentümern der Natur zu machen.“²³ Während der Mensch auf der einen Seite alles technisch Machbare umgesetzt hat, hat er auf der anderen Seite die Resilienz der Welt unterschätzt, denn ihre Vorräte und ihre Regenerationskraft sind begrenzt. Veränderungen, Ergänzungen und die gegenseitige Beeinflussung der vier Elemente stehen unter dem Diktat der natürlichen Evolution. Eingriffe durch den Menschen, die beispielsweise den Klimawandel beschleunigen, Insekten sterben lassen, die großartige Biodiversität insgesamt in erschreckendem Maße mindern und „versaute“ Nahrungsmittel zur Folge haben, sollten genauestens analysiert und schließlich durch sinnvolle Lösungen einge-

²² Es ist ja nicht so, dass Politik und Gesellschaft sich dieser Probleme nicht bewusst sind. Seit 2012 gibt es den Weltbiodiversitätsrat (IPBES, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, mit Sitz in Bonn). Dieses zwischenstaatliche Gremium hat die Aufgabe, die Politik zum Thema biologische Vielfalt und Ökosysteme wissenschaftlich zu beraten. Der erste „Globale Bericht“ (2019) bewertet auf globaler Ebene die in den vergangenen fünfzig Jahren eingetretenen Veränderungen der Biodiversität. In diesem Bericht geht es auch um die „Ökosystemleistungen“ oder „Ökosystemdienstleistungen“ („benefits“), die Schlüsselbegriffe an der Schnittstelle von natur- und sozialwissenschaftlicher Umweltforschung sind. Zu diesen zählen auch sogenannte Regulierungsleistungen wie Prozesse, die beispielsweise Schadstoffe aus Wasser, Luft und Boden filtern – damit sind drei der vier Elemente involviert! Eine Ökosystemdienstleistung ist auch die Bereitstellung einer ansprechenden Umwelt für Freizeit, Erholung und ästhetischen Genuss! Wir überlassen es dem Leser, darüber nachzudenken, welches Weltbild die Natur zu Dienstleistungen für uns Menschen verpflichtet, ohne dass wir entsprechend dafür „entlohn“.

²³ Deutsche Übersetzung von Kuno Fischer (1863).

dämmt werden, damit wir uns weiterhin vergnüglich auf Entdeckungsreise in die Komplexität der vier Elemente begeben können. Damit schaffen wir auch die Grundlage für eine moderne gesellschaftsrelevante Philosophie.

Literatur

- Baumbach, H. & Hellwig, F.H. 2007: Genetic differentiation of metallicolous and non-metallicolous *Armeria maritima* (Mill.) Willd. taxa (Plumbaginaceae) in Central Europe. – *Plant Syst. Evol.* **269**: 245–258.
- Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B. & Sulak, J. 1976: The absorptive capacities of bromeliad trichomes. – *Amer. J. Bot.* **63**: 1009–1014.
- Bond, W. & Slingsby, P. 1984: Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. – *Ecology* **65**: 1031–1037.
- Degen, J., Kirbach, A., Reiter, L., Lehmann, K., Norton, P., Storms, M., Koblofsky, M., Winter, S., Georgieva, P.B., Nguyen, H., Chamkhi, H., Meyer, H., Singh, P.K., Manz, G., Greggers, U. & Menzel, R. 2016: Honeybees learn landscape features during exploratory orientation flights. – *Current Biology* **26**: 2800–2804.
- Degen, J., Kirbach, A., Reiter, L., Lehmann, K., Norton, P., Storms, M., Koblofsky, M., Winter, S., Georgieva, P.B., Nguyen, H., Chamkhi, H., Greggers, U. & Menzel, R. 2015: Exploratory behaviour of honeybees during orientation flights. – *Animal Behaviour* **102**: 45–57.
- Deinlein, U., Weber, M., Schmidt, H., Rensch, S., Trampczynska, A., Hansen, T.H., Husted, S., Schjoerring, J.K., Talke, I.N., Krämer, U. & Clemens, S. 2012: Elevated nicotianamine levels in *Arabidopsis halleri* roots play a key role in Zinc hyperaccumulation. – *The Plant Cell* **24**: 708–723.
- Denffer, D. von 1971: Morphologie. – In: Denffer, v. D., Schumacher, W. Mägdefrau, K. & Ehrendorfer, F., „Strasburger“ Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 30. Aufl. pp. 9 – 202. – Stuttgart: G. Fischer.
- Descartes, R. 1637: Discours de la méthode pour bien conduire sa raison et chercher la verité dans les sciences. – Leiden: Ian Maire. Édition électronique (ePub) v.: 1,0 : Les Échos du Maquis, 2011. – Übersetzung: Fischer, K. 1863: Abhandlung über die Methode des richtigen Vernunftgebrauchs und der wissenschaftlichen Wahrheitsforschung. <https://www.textlog.de/descartes-methode.html>
- Ellenberg, H. 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 4. Aufl. – Stuttgart: Ulmer.

- Erbar, C. & Leins, P. 2018: Wie mobil sind Pflanzen? – HDJBO **3**: 21–50. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2018.0.23818>
- Erbar, C. & Leins, P. 2020: Entwicklungen in der Entwicklung – Fortwährende Veränderungen im Fluss der Organismenwelt. – HDJBO **5**: 1–45. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2020.0.24182>
- Erbar, C. & Leins, P. 2021: Das intelligente Spiel mit Zufällen und Auslese. – HBJBO **6**: 67–116. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2021.1.24381>
- Ernst, W. 1965: Ökologisch-soziologische Untersuchungen der Schwermetall-Pflanzengesellschaften Mitteleuropas unter Einschluß der Alpen. – Abh. Landesmus. Naturkde. Münster **27**: 1–54.
- Frey, W. & Lösch, R. 2010: Lehrbuch der Geobotanik. Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit. 3. Aufl. – Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm: G. Fischer.
- Haydon, M.J., Kawachi, M., Wirtz, M., Hillmer, S., Hell, R., & Krämer, U. 2012: Vacuolar nicotianamine has critical and distinct roles under iron deficiency and for zinc sequestration in *Arabidopsis*. – The Plant Cell **24**: 724–737.
- Hooker, J.D. 1863: On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. – Trans. Linn. Soc. Lond. **24**: 1–48.
- Kidston, R. & Lang, W.H. 1917: On Old Red Sandstone plants showing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire. Part I. *Rhynia Gwynne-Vaughani*. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **51**: 761–784.
- Kidston, R. & Lang, W.H. 1920a: Part II. Additional notes on *Rhynia Gwynne-Vaughani* Kidston & Lang, with descriptions of *Rhynia maior* s.sp. and *Hornea Lignieri* n.g., n.sp. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **52**: 603–627.
- Kidston, R. & Lang, W.H. 1920b: Part III. *Asteroxylon Mackiei* Kidston & Lang. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh **52**: 643–680.
- Kräusel, R. & Weyland, H. 1930: Die Flora des deutschen Unterdevons. – Abh. preuss. geol. Landesanst. n.F. **131**: 1–92.
- Kräusel, R. & Weyland, H. 1933: Die Flora des böhmischen Mitteldevons. – Palaeontographica **78B**: 1–46.
- Kräusel, R. & Weyland, H. 1935: Neue Pflanzenfunde im Rheinischen Unterdevon. Palaeontographica **80B**: 171–190.
- Larcher, W. 1994: Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Aufl. – Stuttgart: Ulmer.
- Leins, P. & Erbar, C. 2008: Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.

- Leins, P. & Erbar, C. 2010: Flower and Fruit. Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology. – Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers.
- Leins, P. & Erbar, C. 2017: Bäume und Sträucher in Herbst und Winter erkennen. Bebilderte Steckbriefe, Wissenswertes zu Namen, Mythologie und Verwendung. 2. Auflage. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Linné, C. von 1753: Species Plantarum. – Stockholm: Lars Salvius.
- Mägdefrau, K. 1968: Paläobiologie der Pflanzen. 4. Aufl. – Jena: G. Fischer.
- Menzel, R., Lehmann, K., Manz, G., Fuchs, J., Koblösky, M. & Greggers, U. 2012: Vector integration and novel shortcutting in honeybee navigation. – *Apidologie* **43**: 229–243.
- Mohr, H. & Schopfer, P. 1978: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. – Berlin, Heidelberg: Springer.
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K.A. 2019: Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. – *Biol. Conserv.* **232**: 8–27.
- Steinmann, G. & Elberskirch, W. 1929: Neue bemerkenswerte Funde im ältesten Unterdevon des Wahnbachtales bei Siegburg. – *Sitzber. Naturhist. Verein Preußen Rheinland und Westfalen* **21**: 1–74.
- Walter, H. & Breckle, S.W. 1999: Vegetation und Klimazonen. 7. Aufl. – Stuttgart: Ulmer, UTB Große Reihe.
- Weigel, H.J. 2011: Klimawandel - Auswirkungen und Anpassungsmöglichkeiten. – *Landbauforsch. SH* **354**: 9–2.
- Zimmermann, W. 1930: Die Phylogenie der Pflanzen. – Jena: G. Fischer.
- Zimmermann, W. 1961: Zur Phylogenie der Urlandpflanzen. – *Ber. Deutsch. Geol. Ges.* **6**: 348–357.
- Zimmermann, W. 1965: Die Telomtheorie. – Stuttgart: G. Fischer.

Über die Autoren

Prof. Dr. **Claudia Erbar** wurde nach ihrem Biologie- und Chemiestudium, das sie mit dem 1. Staatsexamen in beiden Fächern abschloss, an der Universität Bonn zum Dr. rer.nat. promoviert. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Seit 1983 ist sie Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Heidelberg. Nach der Habilitation im Fach Botanik 1993 hatte sie seit 2000 eine apl. Professur und war Forschungsgruppenleiterin für das Gebiet „Blütenbiologie und Evolution“ am Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg. Seit 2022 ist sie im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Ihre Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenentwicklungsgeschichte vor dem Hintergrund morphologisch-funktioneller Fragestellungen, Blütenökologie (Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten) und Verwandtschaft und Evolution der Blütenpflanzen. In der Lehre vertritt sie auch die Pflanzengeographie.

Prof. Dr. **Peter Leins** studierte Biologie, Chemie und Philosophie an den Universitäten Tübingen, Freiburg und München. In München wurde er zum Dr. rer.nat. promoviert. Anschließend war er Assistent, später Oberassistent, am Institut für Systematische Botanik bei Prof. Dr. Hermann Merxmüller. Zwischendurch erlernte er die Methodik der Pollenkunde bei Prof. Dr. Gunnar Erdtman in Stockholm. Er habilitierte sich im Fach Botanik mit einer pollensystematischen Forschungsarbeit an einer Compositengruppe. Danach erhielt er einen Ruf auf eine Professur am Botanischen Institut der Universität Bonn. Drei weitere Rufe folgten: FU Berlin, Uni Heidelberg, Uni Kiel (FU Berlin und Uni Kiel nicht angenommen). An der Universität Heidelberg war er zunächst Direktor des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens (später Abteilung Biodiversität und Pflanzensystematik des neu gegründeten Heidelberger Instituts für Pflanzenwissenschaften). Seit 2002 ist er im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Seine Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenmorphologie und -entwicklungsgeschichte, Blütenökologie, Blütenpflanzen-systematik, Pollenkunde, Ausbreitungsbiologie, Evolutionsbiologie und Biophilosophie.

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. Claudia Erbar, Prof. Dr. Peter Leins
Universität Heidelberg
COS-Biodiversität und Pflanzensystematik
Im Neuenheimer Feld 345
69120 Heidelberg, Germany

E-Mail: erle@urz.uni-heidelberg.de

Homepages:

<http://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/c.erbar?l=>

<http://www.cos.uni-heidelberg.de/index.php/p.leins?l=>