

Physiologische Grundlagen der Salztoleranz (R. Albert)

Die wichtigsten Punkte sind:

- 1- selektive Aufnahme essentieller (lebensnotwendiger) Mineralstoff-Ionen (z.B. Kalium, Calcium, Nitrat, Phosphat) trotz Überschuss an Na^+ , Cl^- bzw. anderer Ballast-Ionen (Mg^{2+} , Sulfat, Carbonat..)
- 2- Osmotische Anpassung - "osmotic adaption": diese sorgt dafür, dass auch aus Salzböden, in denen Wasser osmotisch gebunden ist, Wasser aufgenommen werden kann.
- 3- zelluläre Salztoleranz auf der Basis von
 - * Kompartimentierung der Salzionen in der Vakuole
 - * Synthese von cytoplasmatischen Osmotika "compatible solutes".

Wir wissen, dass Enzyme – auch in extrem salzspeichernden Arten – salzempfindlich sind, also bei Anwesenheit von NaCl starke Aktivitätseinbußen erleiden. Daher wird heute allgemein angenommen, dass Salzpflanzen (bzw. salzspeichernde Wüstenpflanzen!) nur auf Grund einer „Salzkompartimentierung“ überleben können: die aufgenommenen Salzionen werden hauptsächlich in den (toten) Vakuolen abgespeichert; zum Zwecke eines osmotischen Ausgleichs werden andererseits im (salzarmen) Cytoplasma niedermolekulare organische Osmotika angereichert, die als „**cytoplasmatische Osmotika**“ oder „**compatible solutes**“ bezeichnet werden. Es handelt sich dabei im wesentlichen um folgende Verbindungen (vgl. Abb. 1 & 2), die v.a. in den oben genannten „konstitutiv salzspeichernden Arten“ oft extrem angereichert werden (Tab. 1).

Prolin: Asteraceen, Poaceen, Zygophyllaceen, Aizoaceen, Brassicaceen, *Ephedra*, Myoporaceen, Mimosaceen, Santalaceen, Frankeniaceen, in Spuren aber weiter verbreitet, u. a. auch in *Helianthemum* und (seltener) in manchen Chenopodiaceen und Caryophyllaceen;

Glycinbetain; Chenopodiaceen, Poaceen, Asteraceen, Portulacaceen, Convolvulaceen;

b-Alaninbetain: Plumbaginaceen;

Betonicin: Lamiaceen;

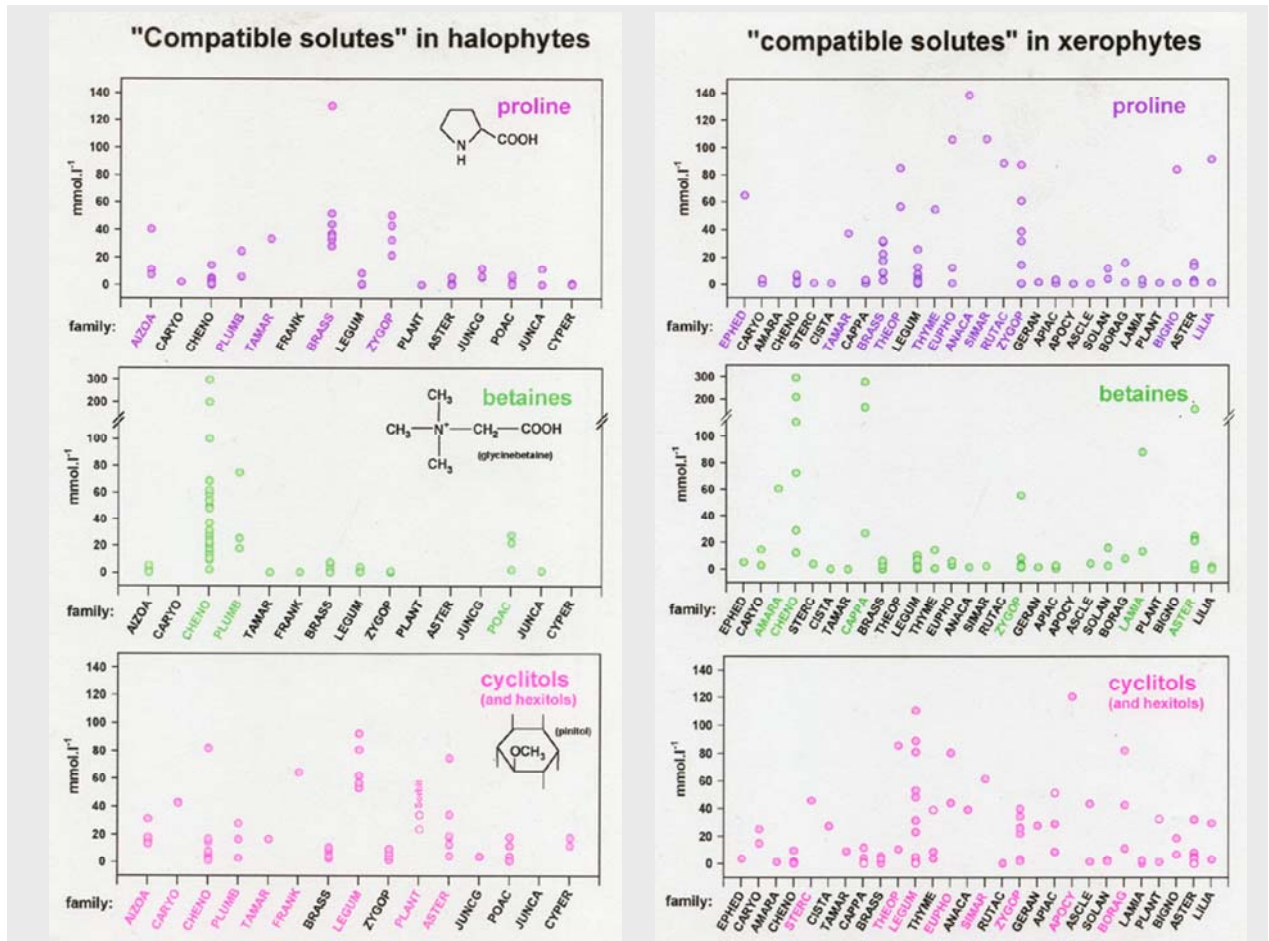
Pinit: Fabaceen, Aizoaceen, Caryophyllaceen, Zygophyllaceen;

Hexite: Globulariaceen, *Ephedra*; Apiaceen, *Plantago*;

Abb.1: chemische Natur der cytoplasmatischen Osmotika

Taxonomic distribution of possible compatible solutes.					
D-sorbitol	$ \begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OH} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{HO}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array} $	Plantaginaceae Rosaceae Rosaceae	L-quebrachitol	 (4)	Euphorbiaceae Asteraceae
	D-mannitol	$ \begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OH} \\ \\ \text{HO}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{HO}-\text{C}-\text{H} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} \\ \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array} $		Globulariaceae Euphorbia Apiaceae etc.	Glycinebetaine
D-pinitol		 (3)	Combretaceae Myrsinaceae Rubiaceae	β-alaninebetaine	$(\text{CH}_3)_3\text{N}^+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COO}^-$ (6)
	Inositol	 (3)	Leguminosae Rhizophoraceae Caryophyllaceae Asteraceae Tamaricaceae	Proline	 (7)
			Prolinebetaine (stachydrine)	 (8)	Labiateae Cappariaceae Leguminosae
			3-dimethylsulphonio-propionate	$(\text{CH}_3)_2\text{S}^+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COO}^-$ (9)	Asteraceae Gramineae
		Versch. Stereo- Isomere			div. Familien v.a. Asteraceae

Abb. 2: „compatible solutes“ in halophilen und xerophilen Vertretern zahlreicher Pflanzenfamilien. (Als Xerophyten werden alle speziell an Trockenheit angepassten Pflanzen bezeichnet, die in aktivem Zustand eine hohe Trockentoleranz aufweisen, und auch bei sehr geringer Wasserverfügbarkeit noch photosynthetische Aktivität zeigen). In der Abb. sind die Familienbezeichnungen aus Platzgründen abgekürzt dargestellt.



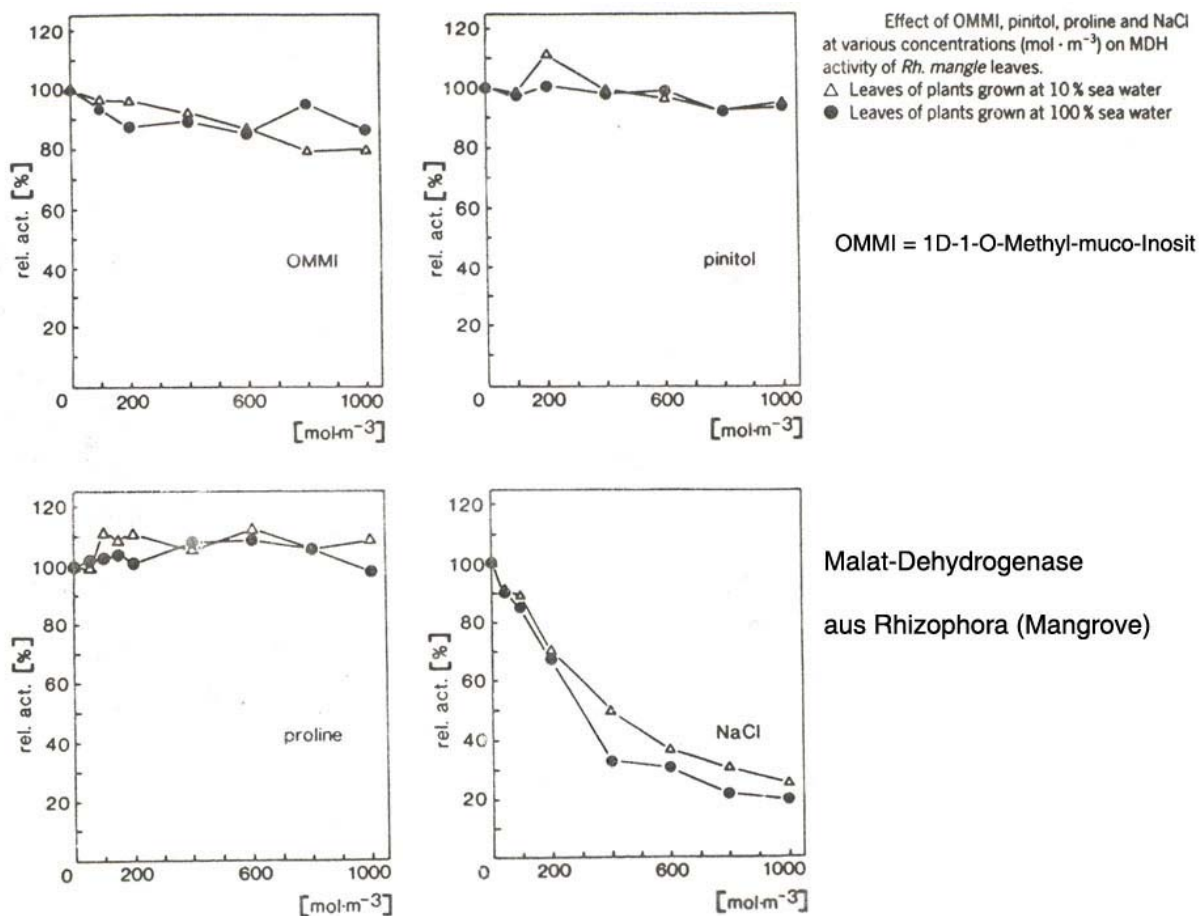
Tab. 1: Cytoplasmatische Osmotika und Salzspeicherung bei versch. Familien; die dargestellten niedermolekularen organischen Verbindungen spielen v.a. für die osmotische Anpassung im Cytoplasma eine wichtige Rolle und werden daher als „cytoplasmatische Osmotika“ oder engl. „compatible solutes“ bezeichnet.

	Ionen (inkl. NaCl)	Betaine	Prolin	LMWC ²⁾
Chenopodiaceae ¹⁾	+++	+++	(+)	
Tamaricaceae ¹⁾	+++		(+)	+
Zygophyllaceae ¹⁾	+++	+	+++	+
Plumbaginaceae ¹⁾	++	++	+	+
Brassicaceae	++	+	+++	
Asteraceae	++	++		+++
Aizoaceae	++		++	+
Plantaginaceae	++			++
Boraginaceae	+			+++
Apiaceae	+		(+)	++
Globulariaceae	+		++	++
Anacardiaceae	+		++	+
Geraniaceae	+	(+)		++
Rhamnaceae	+	(+)		++
Fabaceae	+	(+)	+	+++
Caryophyllaceae	+	(+)	+	++
Poaceae	+	++	+	++
Ephedraceae	+	+	++	++
Lamiaceae	+	++	(+)	
Thymelaeaceae	+	++		

Stoffliche Grundlage der osmotischen Adaptation von "xerophilen" Vertretern einiger Pflanzenfamilien. ¹⁾ vor allem halophile Familien; ²⁾ Low Molecular Weight Compounds.

Die Funktion der „compatible solutes“ in Wüstenpflanzen ist somit durchaus analog derjenigen in Salzpflanzen: Wie eben erwähnt müssen Halophyten wie Xerophyten den Großteil der aus Gründen einer osmotischen Anpassung aufgenommenen Ionen in die Vakuole sezernieren, da anorganische Ionen (nicht nur Na⁺ und Cl⁻!) in höheren Konzentrationen **generell** enzymhemmend wirken (auch K und Mg!). Die im Cytoplasma angereicherten organischen „compatible solutes“ dienen einerseits dem osmotischen Ausgleich – wie oben bereits erwähnt – erfüllen aber darüber hinaus noch eine zweite wichtige Rolle als **Schutzsubstanzen** gegenüber dem niedrigen Wasserpotential im Cytoplasma. Die diesbezügliche Wirkungsweise ist noch nicht voll aufgeklärt. Dagegen ist die enzymatische „Kompatibilität“ dieser Verbindungen in vielen Fällen experimentell nachgewiesen worden; dazu muss ein Beispiel aus der „Wiener Schule“ genügen (vgl Abb. 3).

Abb. 3: Enzymverträglichkeit einiger „compatible solutes“. Die „in vitro“-Aktivität der aus einer direkt an der Meeresküste lebenden Mangrove-Baumart isolierten Malat-Dehydrogenase (MDH) ist selbst bei Zugabe der Schutzsubstanzen Prolin, Pinit (engl. Pinitol) und OMMI (ein stereoisomerer Cyclit) in einer Konzentration von 1 Mol pro Liter gegenüber einem Enzymansatz ohne Zusatz nur unwesentlich gehemmt, ja, ist im Falle von Prolin sogar leicht erhöht. Der Zusatz von Salz (rechtes untere Kästchen) hemmt das Enzym dagegen sehr stark.



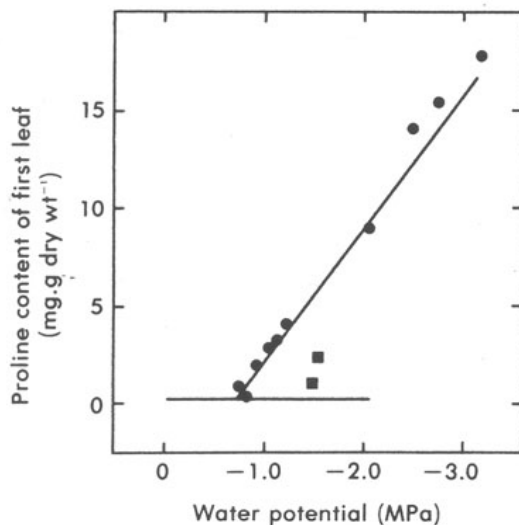
Man kann auch annehmen, daß diese Stoffe die Enzyme und andere Makromoleküle im Cytoplasma beim Auftreten stark negativer Wasserpotentiale unter Trockenstreß schützen. Man muss sich stets vor Augen halten, dass Trockenheit („physikalischer Trockenstress“) und Salz („osmotischer Trockenstress“) in gleicher Weise wirken, da beide das Wasserpotential (anschaulicher ausgedrückt: die „Verfügbarkeit“ von Wasser) in den Zellen herabsetzen. Es verwundert also nicht, dass beide ökologischen Gruppen ähnliche physiologisch-biochemische Anpassungen zeigen!

Methodisch ist es außerordentlich schwierig, die zelluläre Lokalisation dieser Stoffe - noch dazu quantitativ - nachzuweisen. Dies ist erst an wenigen Modellpflanzen gelungen. Wo derartige Verbindungen aber in hohen Konzentrationen vorkommen, muss auch eine Speicherung in der

Vakuole angenommen werden, wo sie neben den Ionen mitunter erheblich am osmotischen Gesamtpotential teilhaben (manchmal um die 50 %, im Durchschnitt aber nur zwischen etwa 10 und 40 %). Diplomarbeiten am Institut für Pflanzenphysiologie haben gezeigt, dass in Wüstenpflanzen organische Osmotika aus allen oben erwähnten Verbindungsklassen neben Ionen gelegentlich doch eine größere Rolle zu spielen scheinen als früher angenommen, u.zw. sowohl als cytoplasmatische als auch vakuoläre Osmotika! (vgl. Tab. 1 & Abb. 2)!

Bei einigen Pflanzenarten wurde nachgewiesen, daß die Synthese dieser Verbindungen bei Auferlegung von Trockenstreß weiter ansteigt: etwa Glycinbetain in Gerste, oder Prolin in Wildgräsern (z. B. nordamerikanische Wüstengattung *Hilaria*). Die Neusynthese scheint dabei vom zellulären Wasserpotential gesteuert zu werden wird (bes. Prolin; vgl. Abb. 4). Interessant ist auch, daß in einigen Fällen nahöstlicher Wüstenpflanzen Prolin überhaupt nur im Winter gebildet wird (*Hammada*, *Chenopodiaceae*) bzw. vermehrt gebildet wird (*Anabasis*, *Chenopodiaceae*, auf niedrigem Niveau, *Zygophyllum dumosum* auf hohem Niveau). Dies spricht möglicherweise für eine zusätzliche Rolle des Prolins als Kälteschutzmittel bzw. Stickstoff-Speichersubstanz.

Abb. 4: Prolinsynthese bei Trockenstress bei Bohnenpflanzen: Setzt man junge Bohnenpflanzen Zunehmende geringerer Wasserverfügbarkeit im Substrat aus, dann steigt der Prolingehalt in den Blättern an. Geringere Wasserverfügbarkeit wird dadurch erreicht, dass man dem Substrat steigende Konzentrationen einer an sich unschädlichen osmotisch wirksamen Substanz zusetzt (z.B. Glykol). Das hat bezgl. der Wasserverfügbarkeit denselben Effekt wie die Zugabe von Salz. Der Vorteil dieses Versuchsansatzes ist aber, dass Glycol u.ä. Alkohole im Vergleich zu NaCl nicht giftig wirken.



Eine griechische Arbeitsgruppe hat in einigen Phrygana-Arten (*Thymus capitatus*, *Phlomis fruticosa*, *Sarcopoterium spinosum*, *Euphorbia acanthothamnus*) des ostmediterranen Raumes (Griechenland) namhafte Anteile von Prolin aufgedeckt, u.zw. vor allem in Blättern. Sie konnten dabei sowohl im (trockenen) Sommer als auch im (kalten) Winter ein Maximum finden. Die Autoren interpretieren das Prolinvorkommen als Konservierung von Stickstoff und Energie zu Zeiten einwirkenden Stresses (Trockenheit und Kälte). Eine Funktion als cytoplasmatisches Osmotikum ist aber wohl auch denkbar; auch diurnale Schwankungen, parallel zum sich ändernden osmot. Potential, treten auf.