

umweltbundesamt<sup>U</sup>

# Salzlebensräume in Österreich



Wien 2006

# 4 Physiologische Anpassungen von Pflanzen und Tieren an Salzstandorte

## 4.1 Terrestrische Pflanzen

von Roland Albert

### 4.1.1 Einleitung

Wo immer man Landstriche betritt, deren Böden überdurchschnittlich hohe Konzentrationen an leicht löslichen Salzen aufweisen, tritt der Anteil der vertrauten Pflanzenarten zurück, und fremdartige, gelegentlich skurril anmutende, extrem sukkulente Formen lenken die Aufmerksamkeit auf sich. Unter „Sukkulenz“ versteht man die Ausbildung von Organen mit großen, sehr wasserreichen Zellen (siehe Kap. 4.1.6).

Von jeher bekundeten Botaniker ihr großes Interesse für diese Halophyten. Dem Vegetationsökologen bietet die halophile Vegetation ein Beispiel für die klare und überschaubare Abhängigkeit einzelner Arten und ganzer Pflanzengesellschaften von einem einzigen, stark dominierenden ökologischen Faktor, dem Salzgehalt des Bodens. Doch auch physiologisch und biochemisch orientierte Botaniker und Ökologen faszinierte das eindrucksvolle Naturexperiment zur Salzeinwirkung auf die Vegetation. Sie fanden höchst interessante Anpassungsstrategien auf chemisch-physiologischer Ebene, die erst seit ca. einem Vierteljahrhundert in den wesentlichen Punkten aufklärt werden konnten. Nicht zuletzt hat auch aus praktischen Gründen kaum eine Pflanzengruppe insgesamt mehr an wissenschaftlicher Zuwendung erfahren als unsere Halophyten: Ausgedehnte Landflächen in Trockengebieten unserer Erde bleiben von einer landwirtschaftlichen Nutzung ausgeschlossen, da die Böden teils von Natur aus, vielfach aber als Folge eines unbedachten Umganges mit salzbeladenem Gießwasser im Zuge großflächiger künstlicher Bewässerung für den Anbau von Nutzpflanzen kaum mehr geeignet sind, bzw. nach längerer Nutzung sogar gänzlich unbrauchbar wurden. In diesem Zusammenhang bemühen sich neuerdings auch Molekularbiologen und Gentechniker, dem Problem der Salzschä-

digungen durch gentechnische Manipulationen an gewissen Kulturarten zu Leibe zu rücken. Da – wie noch zu zeigen sein wird – das Syndrom „Salztoleranz“ sehr komplex ist und bei den natürlich salzangepassten Taxa jeweils eine Reihe spezieller Merkmale auf anatomisch-morphologischer, physiologischer und biochemischer Ebene harmonisch zusammenspielen müssen, sind die Erfolge dieser Bemühungen bislang eher bescheiden geblieben.

Wenn wir die Probleme der Pflanzen an Salzstandorten, aber auch die diversen Toleranz- und Anpassungsmechanismen an hohe Ionenkonzentrationen im Boden besprechen, dann müssen wir etwas weiter ausholen und uns kurz mit der Rolle von mineralischen Ionen für das Leben der Pflanzen, mit den Prinzipien ihrer Aufnahme, aber auch etwas mit der Struktur pflanzlicher Zellen befassen (vgl. dazu MARSCHNER 1986, SCHULZE et al. 2002, SITTE et al. 2002).

### 4.1.2 Zur allgemeinen Rolle von mineralischen Ionen im Pflanzenleben: stoffwechselphysiologische und osmotische Bedeutung

Die Pflanzen sind ja als photoautotrophe Organismen in der Lage, aus anorganischen Grundstoffen und Wasser unter Einwirkung der Sonnenenergie ihren Körper aufzubauen und zu erhalten. So wird nicht nur das  $\text{CO}_2$  im Zuge der Photosynthese zu wertvollen organischen Verbindungen umgewandelt, sondern es werden auch zahlreiche, in Form von negativ oder positiv geladenen Ionen aufgenommene Mineralstoffe und anorganischer Stickstoff entweder direkt in diese wertvollen Bau- und Betriebsstoffe mit eingebaut bzw. für spezielle Lebensprozesse benötigt. Neben Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff

sind Stickstoff, Phosphor und Schwefel zu sehr hohen Anteilen direkt in den vielfältigen hoch- und niedermolekularen organischen Verbindungen enthalten, während die ebenfalls in großen Mengen benötigten Nährstoffionen Kalium, Magnesium und Kalzium alle Stoffwechselprozesse entscheidend mitsteuern.

Im eigentlich lebenden Teil von Pflanzenzellen, im Cytoplasma (Abb. 16) muss ein geeignetes Ionenmilieu herrschen, damit die enzymatischen Prozesse optimal ablaufen können; man spricht in diesem Zu-

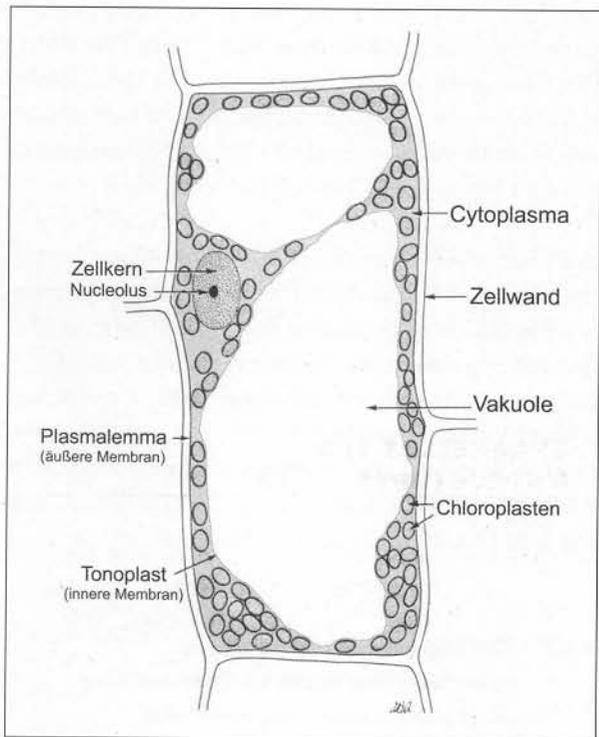


Abb. 16: Schema einer grünen Pflanzenzelle. Das Cytoplasma ist dasjenige Zellkompartiment, in dem sich das gesamte zelluläre Lebensgeschehen abspielt; es ist durch zwei Biomembranen gegen die umgebenden leblosen Zellkompartimente abgegrenzt: durch den Tonoplasten gegen die zentrale Vakuole (Zellsaft) nach innen und durch das Plasmalemma gegen die feste Zellwand nach außen. Diese beiden Biomembranen steuern den geordneten Stoffaustausch zwischen dem Cytoplasma und seiner Umgebung. Die Plastiden sind die Orte der Photosynthese, der Zellkern ist Sitz der Erbsubstanz. Zu beachten ist, dass im typischen Falle ausdifferenzierter Blattzellen der zentrale Zellsaft ca. 90 bis 95 % des Gesamtvolumens der Zelle einnimmt!

sammenhang von „Enzymaktivatoren“ oder „Enzymeffektoren“. Im Wesentlichen geht es dabei um komplexe chemisch-physikalische Wechselwirkungen zwischen den anorganischen Ionen und den ebenfalls geladenen Enzymmolekülen. Für die Aufrechterhaltung eines optimalen Ladungsmusters und damit einer optimalen Funktion von Enzymen sind sowohl die Gesamthöhe als auch die relativen Konzentrationen der einzelnen Ionen im Cytoplasma von Bedeutung. Bei dieser Optimierung des enzymatischen Reaktionsmilieus fallen insbesondere dem Kalium und dem Magnesium Schlüsselrollen zu. Natrium kann trotz seiner chemischen Verwandtschaft zu Kalium dessen Funktion nur in sehr geringem Ausmaß übernehmen.

Die zweite wichtige Rolle der Mineralstoffionen ist deren osmotische Funktion. So stellen vor allem die Kationen Kalium und Magnesium neben einer Vielzahl von löslichen niedermolekularen Substanzen (Zucker, organische Säuren, Aminosäuren etc.) schon im Cytoplasma ein bestimmtes osmotisches Potenzial<sup>1</sup> ein, wodurch das Wasserpotenzial abgesenkt wird. Besonders im zentralen Zellsaft (Vakuole), einem an sich leblosen Zellkompartiment (Abb. 16), stehen anorganische Ionen als Osmotika absolut im Vordergrund. Es sind dies wiederum Kalium, Magnesium und – besonders auf kalkreichen Standorten – Kalzium. Osmotisch wirksam sind teils anorganische Anionen (Nitrat, Sulfat, Phosphat und

<sup>1</sup> In destilliertem Wasser ist dieses definitionsgemäß optimal verfügbar, sein „Wasserpotenzial“ (WP) wird gleich 0 gesetzt. Alle gelösten Stoffe verringern die Verfügbarkeit des Wassers im System und setzen das WP herab, da infolge der Raumkonkurrenz der gelösten Stoffe mit den Wassermolekülen letztere in geringerer Konzentration (= als Zahl der Moleküle pro Volumeneinheit) zugegen sind. Physikalisch-chemisch formuliert ist das WP eine Druckgröße und wird in mega-Pascal ausgedrückt. Auf die nähere Theorie zum WP kann im Rahmen dieser Darstellung nicht weiter eingegangen werden. Da das WP entsprechend der oben gegebenen Definition in jeder wässrigen Lösung eines Stoffes kleiner als 0 sein muss, nimmt es gegenüber dem Wert in destilliertem Wasser stets eine negative Zahl an. Ein „hohes“ WP ist daher ein „weniger negatives“ WP, und ein „geringes“ oder „tiefes“ WP ist ein „stark negatives“ WP mit einem numerisch größeren Wert mit negativem Vorzeichen. Dies kann daher zu gewissen Missverständnissen führen. Es muss noch erwähnt werden, dass neben gelösten Teilchen auch andere Faktoren, wie (negativer oder positiver) hydrostatischer Druck, Temperatur, diverse sogenannte „matrikale“ Effekte etc. das WP mitbestimmen. Sind vor allem gelöste Substanzen im Spiel, kann das WP der Lösung seinem osmotischen Potenzial gleichgesetzt werden.

Chlorid), teils organische Säuren (Äpfelsäure, Zitronensäure, Oxalsäure etc.). Auch Zucker (Saccharose, Glucose, Fructose) spielen eine gewisse Rolle. Mit Blick auf unsere Halophytenfrage sei an dieser Stelle vermerkt, dass in dieser osmotischen Funktion im Zellsaft das Kalium sehr wohl von Natrium ersetzt werden kann und dass Chlorid ein regelmäßiger Bestandteil des Zellsafts höherer Pflanzen ist: auch sehr hohe vakuoläre Konzentrationen von Natrium und Chlorid sind ungefährlich, weil es sich ja um ein lebloses Zellkompartiment handelt, in dem keine Stoffwechselprozesse stattfinden!

#### 4.1.3 Die Pflanzenzelle als osmotisches System

Die Gesamtkonzentration an gelösten Stoffen in der zentralen Vakuole, die mit ca. 90-95% den weitaus größten Anteil am gesamten Zellvolumen einnimmt (Abb. 16), beträgt im Normalfall 0,2-0,5 Mol l<sup>-1</sup>. Diese relativ hohe Konzentration an osmotisch wirksamen Substanzen<sup>2</sup> – wie oben ausgeführt, hauptsächlich anorganische Ionen – ist die Grundlage des Funktionierens der pflanzlichen Zelle als ein osmotisches System. Hauchdünne Plasmagrenzschichten (Biomembranen) umgeben das lebende Cytoplasma nach außen (Plasmalemma) gegen die Zellwand und nach innen (Tonoplast) gegen die Vakuole und sorgen für einen geregelten Stoffaustausch (Abb. 16): Dank der „Semipermeabilität“, der „Halbdurchlässigkeit“ von Biomembranen diffundiert Wasser mehr oder weniger ungehindert in beide Richtungen, während alle anorganischen Ionen und organischen Verbindungen nur über ganz spezielle, in der Biomembran verankerte Transportsysteme in geregelter Weise durchgeschleust werden können. Wie alle Stoffe, so hat auch Wasser das Bestreben, entlang seines Konzentrationsgradienten zu diffundieren und einen Konzentrationsausgleich zu erreichen. Daher kann es nur aus Systemen mit hoher Wasserkonzentration (also hohem „Wasserpotenzial“, Idealfall destilliertes Wasser!) in Systeme mit niedrigem Wasserpotenzial (also etwa in Lösungen mit hohen Kon-

zentrationen diverser anorganischer und organischer Stoffe) fließen. Das niedrige Wasserpotenzial der Blattzellen sorgt also dafür, dass die transpirationsbedingten Wasserverluste (siehe unten) durch Wassernachlieferung aus dem Boden auf osmotischem Wege problemlos ersetzt werden können.

Pflanzenzellen sind von einer starren Zellwand umgeben (Abb. 16), die nur eine beschränkte Elastizität besitzt. Dadurch erzeugt das osmotisch in das Zellinnere einströmende Wasser einen positiven hydrostatischen Druck, der als Turgordruck bezeichnet wird. Die Aufrechterhaltung eines hohen Turgordrucks auf der Basis ausreichender Mengen an osmotisch wirksamen Stoffen in den Zellen ist für alle höheren Pflanzen als strukturerhaltendes Prinzip von fundamentaler Bedeutung: Zum einen wird bei hohem Turgordruck (volle Turgeszenz) das Cytoplasma der Zellwand angedrückt, sodass es dieser als relativ dünner Wandbelag dicht anliegt. Zum anderen stützen sich die zahlreichen unter Druck stehenden und miteinander in engem räumlichem Kontakt stehenden Zellen gegenseitig fest ab und bedingen bei minimalem Einsatz von mechanischen Stützelementen insgesamt eine flache und ausgebreitete Blattgestalt. Welke Blätter hängen schlaff von den Stängeln, weil durch Turgorverlust die gegenseitige Abstützung nicht mehr funktioniert.

#### 4.1.4 Die Aufnahme von Wasser und Nährstoffionen ist untrennbar miteinander verbunden

Das die Wurzel umspülende Bodenwasser sickert zunächst ungehindert in die äußeren Gewebsschichten der Wurzeln (Wurzelrinde) ein. Im Inneren der Wurzeln befindet sich jedoch eine höchst wirksame Sperrschicht, die Endodermis, deren Wände mit korkähnlichen, wasserabstoßenden Substanzen imprägniert sind. Spätestens an dieser Stelle muss also die Bodenlösung in die lebenden Zellinhalte aufgenommen werden, was de facto einer sehr effektiven „Filtrierung“ der Bodenlösung gleichkommt: Wasser kann die Zellmembranen ungehindert passieren, während für alle anorganischen Ionen hochspezialisierte Aufnahmesysteme vorhanden sind. Im Wesentlichen sind dies hochkomplexe Transportproteine mit io-

2. Vergleiche dazu den Gehalt an osmotisch wirksamen Stoffen im menschlichen Blut (0,296 Mol l<sup>-1</sup>), das entspräche einer isotonischen Kochsalzlösung von 8,65%. Meerwasser (rd. 34‰) weist einen Gehalt an osmotisch wirksamen Salzen von rund 0,6 Mol l<sup>-1</sup> auf.

nenselektiven Poren („Tunnelproteine“), durch welche Ionen unter Energieverbrauch und auch gegen ein starkes Konzentrationsgefälle durch die äußere Zellmembran ins Cytoplasma gepumpt werden.

Für alle essenziellen Nährstoffionen sind bisher derartige selektive Aufnahmesysteme nachgewiesen worden, auch für Chlorid. Die Alkaliionen (Kalium und Natrium) werden über ein gemeinsames Ionenaufnahmesystem aufgenommen, das jedoch ausgesprochen Kalium-affin ist, sodass Höhere Pflanzen reichlich Kalium, jedoch nur Spuren von Natrium anreichern, sofern Natrium nicht in überdurchschnittlich hohen Konzentrationen vorliegt, wie dies eben in Salzböden der Fall ist. Eine Ausnahme stellt die Familie der Gänsefußgewächse (Chenopodiaceae) dar, innerhalb derer es zahlreiche Nachweise für eine Natrium-Selektivität der Alkaliionenaufnahme gibt.

Zum Verständnis der Situation für Salzpflanzen (siehe weiter unten) sind zwei wichtige systemimmanente Schwachstellen für die Ionenaufnahme im Bereich der Wurzeln zu beachten: Die oben erwähnte Endodermis ist als wichtige Sperrschicht im Bereich der kontinuierlich wachsenden embryonalen Wurzelspitzen noch nicht ausdifferenziert. Hier kann also die Bodenlösung mit allen ihren gelösten Ionen – auf Salzböden also reichlich Natrium und Chlorid – auf dem Weg über die Zellwände direkt in die Leitbahnen der Pflanze eindringen und mit dem Betriebswasser in die Blätter weiter transportiert werden! Die zweite Schwachstelle der Ionenaufnahme sind die zahlreichen Seitenwurzeln, die in komplizierter Weise im Inneren der Hauptwurzeln angelegt werden. Auch an diesen Stellen kann die Bodenlösung direkt und ungefiltert in die Leitungsbahnen gelangen.

Angetrieben wird der gesamte Wasser- und Ionen-transport durch den Sog, der von den transpirierenden Blättern ausgeht. Die Gefäße in Wurzeln, Stängeln und Blättern sind der gemeinsame Weg für Wasser und Ionen. Im Blatt treten die Ionen und das Wasser wieder aus den Gefäßen aus und verteilen sich zunächst im Zellwandsystem. Wasser wird bei Bedarf osmotisch in die Blattzellen aufgenommen, wird aber größtenteils über die Spaltöffnungen in Dampf-Form abgegeben, während die mittransportierten Ionen

wiederum mittels Energieeinsatz und selektiv in die lebenden Bereiche der Blattzellen aufgenommen werden müssen.

Wir halten fest, dass ein Zusammenwirken von steuerbaren, selektiven Ionenaufnahmesystemen mit passiven, unspezifischen Einsickerungsvorgängen den Mineralstoff- und Ionenhaushalt der höheren Pflanzen charakterisiert. Die zweite Komponente, die anschaulich als „Ausschließungs-Unvermögen“ bezeichnet wird, gewinnt bei steigenden äußeren Ionenkonzentrationen, wie sie etwa auf unseren Salzböden herrschen, mehr und mehr an Bedeutung.

Vor diesem theoretischen Hintergrund werden die Ursachen für die negativen Salzwirkungen auf Höhere Pflanzen, aber auch die Strategien einer erfolgreichen Anpassung nun besser verständlich.

#### **4.1.5 Die drei Wirkungsebenen bei überhöhtem Salzangebot**

In einem kleinen Gedankenexperiment wollen wir nun den Standort einer Pflanze, deren allgemeine Eigenschaften auf den Ebenen ihres Mineralstoff- und Ionenhaushaltes sowie ihres Wasserhaushaltes vorhin in groben Zügen skizziert wurde, reichlich mit Natrium und Chlorid (also Kochsalz) behandeln. Eine Risikoabschätzung lässt drei Wirkungsebenen erkennen, die in Wirklichkeit eng ineinander greifen und Entwicklungsstörungen, Wachstums- und Ertragseinbußen der betroffenen Pflanzen bedingen (vgl. dazu ALBERT 1982, LAMBERS et al. 1998, SCHULZE et al. 2002). Grundsätzlich gelten ähnliche Zusammenhänge für alle mineralischen Ionen, die in höheren Konzentrationen im Medium vorliegen, also auch für Magnesium und Sulfat, die neben Kochsalz weitere wichtige Bestandteile unserer Salzböden sind.

## Die osmotische Wirkungsebene

Natrium- und Chloridionen sind gut wasserlöslich und senken daher das Wasserpotenzial der Bodenlösung drastisch ab, sodass auch bei reichlich vorhandenem Wasser dessen osmotische Aufnahme in die Pflanzen erschwert ist. Man sagt, Salzstandorte sind „osmotisch belastet“. Ein bedeutender Ökologe, A. F. W. Schimper hat bereits vor über 100 Jahren diesen Sachverhalt erkannt und die sehr treffende Analogie gezogen, wonach Salzpflanzen einer „physiologischen Trockenheit“, Pflanzen an trockenen Standorten hingegen einer „physikalischen Trockenheit“ ausgesetzt wären (SCHIMPER 1898). Als eindrucksvollstes Beispiel nennt Schimper die Mangrovenbäume an tropischen Meeresküsten, die – gleichwohl sie mit den „Füßen im Wasser“ stehen – dennoch der permanenten Gefahr einer Austrocknung durch osmotischen Wasserentzug unterworfen sind. Wir können verallgemeinern, dass Salzpflanzen einem „osmotischen Stress“ ausgesetzt sind.

## Die Wirkungsebene auf die Ionen- und Salzaufnahme

Auf die „Schwachstellen“ der Ionenaufnahme im Bereich der embryonalen Wurzelspitzen und Seitenverzweigungen wurde schon aufmerksam gemacht. Hält man sich die reich verzweigten Wurzelsysteme mit den zahlreichen Wurzelspitzen und Verzweigungen vor Augen, so werden die Schätzungen einiger Wissenschaftler glaubhaft, wonach schon auf nicht salzbelasteten Böden bis zu 25% der aufgenommenen Ionen über diese nicht kontrollierbaren Aufnahmewege in die Pflanze gelangen. Bei steigenden Außenkonzentrationen dürfte dieser Prozentsatz passiv eingeschwemmter Salzionen noch beträchtlich höher liegen. Infolge eines schwierigen experimentellen Zugangs zu dieser Frage fehlen allerdings exakte Angaben.

Die hohen Konzentrationen der beiden Salzionen Natrium und Chlorid im Medium führen weiters dazu, dass die äußeren Plasmagrenzschichten der Wurzelzellen die Eigenschaft der Semipermeabilität bzw. des selektiven Ionentransports verlieren. Ab bestimmten Konzentrationsschwellen werden Biomem-

branen von Ionen einfach „überrieselt“, die dann mit der Massenströmung des Wassers direkt in die lebenden Zellinhalte eindringen bzw. in die Blätter weitertransportiert werden. Wir halten also zunächst fest, dass die im Überschuss angebotenen „Ballastionen“ auf verschiedenen Wegen in die Pflanzen eindringen können.

Wie verhält es sich nun mit der Aufnahme essenzieller Nährelemente unter den Sonderbedingungen eines einseitigen sehr hohen Angebotes an Fremdionen? Hier haben Untersuchungen vor allem an Kulturpflanzen immer wieder gezeigt, dass dank der genetisch fest verankerten Grundeigenschaft der Selektivität der pflanzlichen Nährstoffaufnahme die Versorgung mit den Hauptnährelementen Nitrat bzw. Ammonium, Phosphat, Sulfat, Kalzium und Magnesium auch bei einem um Größenordnungen höheren Überschuss an Natrium- und Chloridionen weitgehend aufrecht erhalten werden kann. Dagegen ist an vielen Beispielen gut dokumentiert, dass das unter Normalbedingungen fast ausschließlich nur Kalium transportierende Alkaliionen-Aufnahmesystem der Pflanzen bei stark ansteigenden Salzkonzentrationen im umgebenden Medium neben dem Kalium auch das (chemisch verwandte) Natrium „erkennt“ und aktiv in die Wurzelzellen pumpt. Unsere versalzte Modellpflanze kommt dadurch in zunehmende Schwierigkeiten, sich mit Kalium zu versorgen, auch wenn dieses Ion ausreichend im Boden vorhanden ist. Diese Situation eines „relativen Nährstoffmangels“ wird noch dadurch verstärkt, dass Natrium zellintern das Kalium von seinen vielfältigen Wirkungsorten (insbesondere von Enzymoberflächen) verdrängt. Natrium kann dort zwar anbinden, vermag aber Kalium nicht oder nur teilweise in dessen Schlüsselfunktionen zu ersetzen. Diese Gedanken führen uns aber schon zur nächsten Wirkungsebene.

## Die Wirkungsebene der Salztoxizität

Die angekurbelte Aufnahme von Natrium und Chlorid bei erhöhtem Salzangebot führt uns zwangsweise zur Frage der Salztoxizität. Wir können uns dabei auf den lebenden Zellinhalt, das Cytoplasma, konzentrieren (Abb. 16) und direkt an den Bemerkungen zur allgemeinen Funktion von anorganischen Ionen

im Zusammenhang mit den Lebensprozessen anschließen. Die optimalen Konzentrationen, bei denen die erwähnten „Enzymaktivatoren“ ihre volle Wirksamkeit entfalten, betragen ca. 50-150 mMol l<sup>-1</sup>. In-vitro-Versuche mit einer Reihe von isolierten Enzymen<sup>3</sup> aus salzempfindlichen Kulturpflanzen, aber auch aus extrem salztoleranten Halophyten (Glaschmalz, Spieß-Melde u. a.) haben gezeigt, dass Zugabe hoher Konzentrationen an Natrium und Chlorid, aber auch anderer anorganischer Ionen (ja sogar des Kaliumions selbst!), zu einem regelmäßigen starken Abfall der Enzymaktivitäten führt. Die Ursache dafür ist die veränderte Gestalt der Enzymoberfläche aufgrund der veränderten Ladungsverhältnisse und der wasserentziehenden Wirkung der Salzionen. Daneben konnte auch gezeigt werden, dass Natrium bei der Aktivierung der Enzyme im Niederkonzentrationsbereich (ca. 50-150 mMol l<sup>-1</sup>) das essenzielle Kalium nicht oder nur teilweise in seiner Wirksamkeit ersetzen kann. Darauf wurde weiter oben schon hingewiesen. Salzionen treten weiters mit allen Biomembranen in Wechselwirkung, deren wichtige Funktionen (vor allem Abschirmung nach außen und geregelte Stofftransporte) dadurch gestört werden.

Angesichts der negativen Wirkung auf fundamentale Bereiche im zellulären Lebensgeschehen ist leicht einsichtig, dass schon bei mäßiger Versalzung die feine Balance zwischen den zahllosen gleichzeitig ablaufenden und gut aufeinander abgestimmten Stoffwechselreaktionen aus dem Gleichgewicht geraten muss. Tatsächlich liegen in der einschlägigen Literatur Beobachtungen über salzbedingte Störungen in allen wichtigen Stoffwechselbereichen der Pflanzen in großer Zahl vor. Die hier aus Platzgründen nur skizzenhaft dargestellten komplexen Wirkungsmechanismen liefern uns nun den Schlüssel zum Verständnis der wichtigsten Anpassungsmechanismen von Halophyten.

#### 4.1.6 Anpassungsstrategien

##### Osmotische Anpassung

Quantitative Bestimmungen von osmotisch wirksamen Inhaltsstoffen, wie etwa der beiden Salzionen Natrium und Chlorid, der übrigen anorganischen Mineralstoffionen, von Zuckern, organischen Säuren und anderen niedermolekularen organischen Verbindungen (allgemein auch „Osmolyte“ genannt) haben gezeigt, dass sich Pflanzen an Salzstandorten regelmäßig osmotisch anpassen, um auch bei abgesehenem Wasserpotenzial (also bei „osmotischer Belastung“) des Mediums ihre Wasserversorgung zu sichern. Die beiden Salzionen selbst, die – wie wir gehört haben – zum Großteil auf passivem Wege aufgenommen werden, nehmen dabei stets eine wichtige Rolle ein. Die Nutzung des reichlich vorhandenen Bodensalzes zur osmotischen Anpassung ist durchaus verständlich, wenn man bedenkt, dass andere Ionen unter beträchtlichem energetischem Aufwand aktiv aufgenommen werden müssen, bzw. dass die erwähnten organischen Osmolyte ebenfalls unter hohem Energieaufwand synthetisiert werden müssen. Die Intensität der Salzspeicherung der einzelnen Halophytenarten ist jedoch von Fall zu Fall sehr unterschiedlich, und auch das Muster der sonstigen osmotisch wirksamen Ionen und organischen Verbindungen variiert qualitativ und quantitativ beträchtlich. Es zeigen sich dabei auch deutliche taxonomische Zusammenhänge: Vertreter der Gänsefußgewächse, allen voran Salzmelde (*Suaeda maritima*) und Queller (*Salicornia prostrata*) speichern Salz – vornehmlich Natrium und Chlorid – sehr intensiv und bauen Konzentrationen im Zellsaft bis zu 1 Mol l<sup>-1</sup> und mehr auf! Im Extremfall beträgt Kochsalz in diesen Pflanzen ca. 90 % aller osmotisch wirksamen Inhaltsstoffe. Das lässt sich leicht durch eine „Verkostung“ dieser Pflanzen am Standort nachprüfen. Markante Salzakkumulierer sind daneben der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*), die Salzschuppenmieze (*Spergularia maritima*) und die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*), während der Salz-Wegerich (*Plantago maritima*), die Salz-Aster (*Aster tripolium* ssp. *panonicus*) und andere zweikeimblättrige Halophyten nur mäßig hohe innere Salzspiegel aufbauen können und daher auch extrem salzreiche Böden meiden. In allen genannten Pflanzen spielen ne-

3 Beim „in-vitro-Test“ werden in geeigneten Puffersalzgemischen Enzyme aus Pflanzengewebe extrahiert und im Reagenzglas hinsichtlich der Wirkung bestimmter Faktoren, wie etwa anwesende Ionen, unterschiedliche pH-Werte oder Temperaturen etc. auf ihre Aktivität geprüft. Als Maß dafür gilt die pro Zeiteinheit und definierter Pflanzenmasse umgesetzte Substratmenge.

ben Kochsalz noch andere Ionen (Kalium, Magnesium, Kalzium, Sulfat, Äpfelsäure, Zitronensäure) und diverse Zucker eine wichtige Rolle zur osmotischen Anpassung. Als Besonderheit ist die große Vorliebe von Salz-Kresse und Salz-Wegerich für übermäßige Sulfataufnahme zu nennen. Auch diese Eigenschaft lässt sich am „bitter-salzigen“ Geschmack alter Kresse-Blätter im Gelände recht gut austesten!

Einkeimblättrige Halophyten wie Salzschwaden-Arten (*Puccinellia* sp.), Starres Dorngras (*Crypsis aculeata*), Kriech-Straußgras (*Agrostis stolonifera*), Lücken-Segge (*Carex distans*), Meerbinse (*Bolboschoenus maritimus*) und auch die Salz-Simse (*Juncus gerardii*) speichern dagegen deutlich weniger Kochsalz, ihnen gelingt der osmotische Ausgleich in erster Linie durch eine sehr effiziente Kalium-Aufnahme und durch eine überdurchschnittlich hohe Zucker-Akkumulation. Eine Ausnahme macht allerdings der schon erwähnte Salz-Dreizack.

### Kompartimentierung der Salzionen in der Vakuole als Schlüsselstrategie

Den ersten Stoffwechselphysiologen, die sich dem Salzproblem zugewandt hatten, fiel sehr bald der krasse Widerspruch auf, der sich im Zusammenhang mit den oben dargestellten Wirkungsebenen auftat: Halophyten gedeihen auch dann noch durchaus gut, wenn in den lebenden Blättern so hohe Salzkonzentrationen vorliegen, dass deren Enzyme eigentlich nicht mehr aktiv sein sollten. Daraus ergab sich der zwingende Schluss, dass im lebenden Blatt der Wirkungsort der Enzyme (also das Cytoplasma; Abb. 16) vom Speicherort der Salze getrennt sein musste. Tatsächlich zeigten entsprechende Untersuchungen, dass die beiden Salzionen auf Grund der Tätigkeit von am Tonoplast sitzenden Ionenpumpen vorwiegend in den (leblosen) Vakuolen deponiert werden, während das lebende Cytoplasma weitgehend salzfrei bleibt. Daraus ergibt sich als weiteres Problem ein starkes osmotisches Ungleichgewicht zwischen diesen beiden nur durch eine halbdurchlässige Biomembran (Tonoplast) getrennten Zellkompartimenten: Die osmotische Wirkung der Salzionen in der Vakuole würde das Cytoplasma sehr stark entwässern und dadurch schädigen. Des

Rätsels Lösung ergab sich durch experimentelle Befunde, wonach im Cytoplasma gewisse niedermolekulare Verbindungen in erheblichen Mengen synthetisiert und angereichert werden, die den notwendigen osmotischen Ausgleich zu den Salzionen in der Vakuole besorgen, und die auch in hohen Konzentrationen stoffwechselphysiologisch verträglich bleiben. Entsprechend tauchen in der Literatur als Sammelbezeichnung für diese Stoffe Namen wie „Stress-Schutzstoffe“ oder „cytoplasmatische Osmotika“ bzw. „cytoplasmatische Osmolyte“ auf. Im anglo-amerikanischen Sprachgebrauch hat sich für diese „stoffwechselverträglichen“ Verbindungen die Bezeichnung „compatible solutes“ eingebürgert.

Es gibt insgesamt drei Klassen an derartigen Verbindungen: (i) Zuckeralkohole, (ii) Prolin und einige wenige andere Aminosäuren und (iii) quaternäre Ammoniumverbindungen. Ihre Verbreitung im Pflanzenreich ist ebenfalls taxonspezifisch. Besonders wichtig ist Glycinbetain, das in Gänsefußgewächsen (Chenopodiaceae) regelmäßig und in sehr hohen Konzentrationen vorkommt und wahrscheinlich mitverantwortlich ist für den enormen weltweiten Erfolg dieser Pflanzenfamilie auf Salzstandorten. Die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) und der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*) enthalten reichlich Prolin, der Salz-Wegerich (*Plantago maritima*) den Zuckeralkohol Dulcitol. Soweit bisher untersucht, findet sich in allen halophilen Höheren Pflanzen zumindest eine dieser Substanzgruppen!

Die Vorstellung über das separierte Vorkommen von Salzen und „compatible solutes“ in den zellulären Reaktionsräumen ist als allgemein anerkannte „Kompartimentierungshypothese“ in die Literatur eingegangen und gilt heute als Hauptstütze des Verständnisses der zellulären Salztoleranz Höherer Pflanzen. Hypothese deshalb, weil der zugrunde liegende Tatbestand des getrennten Vorkommens von Salzionen und „compatible solutes“ in den Zellen aus methodischen Gründen erst an wenigen geeigneten Objekten experimentell einwandfrei nachgewiesen werden konnte! Bemerkenswert ist, dass einige dieser Verbindungen, insbesondere Prolin und Glycinbetain von einigen Pflanzen vermehrt gebildet werden, wenn diese anderen Stresssituationen, wie etwa Trockenheit oder Frost, unterworfen werden, die

mit einer Absenkung des Wasserpotenzials in der Zelle einhergehen, sodass der biochemisch-physiologischen Wirkung dieser „Schutzstoffe“ ein allgemeines Prinzip (Schutz der Enzymoberflächen bei Wassermangel und Schutz der Biomembranen) zugrunde liegen dürfte, das vorerst nur teilweise verstanden wird.

### Mechanismen zur Regulation des Salzgehaltes

Nun ist uns schon wohlvertraut, dass aufgrund der eingangs dargestellten anatomisch-morphologischen Besonderheiten des Wurzelsystems mit dem Transpirationswasserstrom kontinuierlich Salzionen in die Pflanze einsickern. So gut diese „ungewollte“ Salzanreicherung für eine osmotische Anpassung an den Standort auch ist, so besteht doch auch für Halophyten die permanente Gefahr einer überoptimalen Salzaufnahme und damit auch einer „Salzvergiftung“, die sich in einer beschleunigten Blattalterung und einem vorzeitigen Blattwurf manifestiert. Dies ist insbesondere während Perioden längerer Trockenheit im Frühsommer oder während der heißen pannonischen Sommermonate der Fall, wenn die Bodenlösung infolge der Austrocknung sehr hohe Salzkonzentrationen erreichen kann. Erfolgreiche Salzpflanzen mussten daher entsprechende regulative Maßnahmen entwickeln, um dieser ständig drohenden Übersalzung ihrer transpirierenden Organe zu entgehen und so die Lebensdauer ihrer photosynthetisch aktiven Organe aus energetischen Gründen möglichst zu verlängern.

Je nach anatomisch-morphologischen bzw. physiologischen Eigenarten haben die verschiedenen Taxa dabei sehr unterschiedliche Wege und Strategien eingeschlagen:

- **Wurzelfiltration und Salzausschluss**

Eine sehr gute Regulation der Salzaufnahme durch spezielle anatomische Vorkehrungen im Wurzelbereich ist bei Gräsern realisiert: Ein Wurzelquerschnitt des Neusiedlersee-Salzschwadens (*Puccinellia peisonis*) lässt im Mikroskop sehr deutlich eine „doppelte Endodermis“ erkennen: Die Sperrschicht im Inneren der Wurzel, von deren wichtiger Kontrollfunktion im Zusammenhang mit den

Ionenaufnahmeprozessen in Kapitel 4.1.4 schon die Rede war, ist also gleich in doppelter Ausführung vorhanden, sodass die Gräser dichter gegen das ionenreiche Außenmilieu abgeschottet sind als andere Pflanzen. Die oben erwähnten niedrigeren Salzgehalte von Gräsern sind eine unmittelbare Folge dieser guten „Salzfiltration“; vermutlich verfügen auch die salzarmen halophilen Vertreter anderer einkeimblättriger Pflanzenfamilien (Riedgras-, Binsengewächse) über ähnliche Filtermechanismen.

Eine andere Strategie haben halophile Schmetterlingsblütler (etwa der Spargelklee – *Lotus maritimus* oder der Salz-Hornklee – *Lotus tenuis*) eingeschlagen, die auch an salzreichen Standorten auffällig natriumarm sind. Die in den Leitbahnen mitgeschleppten Salzionen, insbesondere das Natrium, werden schon in den Wurzeln, besonders effizient jedoch in den Stängeln aktiv aus den Gefäßen herausgepumpt, in die umgebenden Parenchymzellen verlagert und dort abgespeichert. Durch diesen speziellen Mechanismus, der unter der Bezeichnung „Salzretention“ in die Literatur eingegangen ist, sorgen also die basalen Pflanzenorgane dafür, dass der Verdunstungspflanzen-Effekt in den transpirierenden Blätter verzögert, und so die Lebensdauer der Blätter verlängert wird.

„Salzausschließende“ Halophyten, die ihren Salzeinstrom durch die genannten Maßnahmen stark einschränken, werden in der wissenschaftlichen Literatur als „salt excluders“ bezeichnet.

- **„Sukkulentwerden“**

- als **Maßnahme der Salzverdünnung**

Eine zentral wichtige und bei nahezu allen halophilen Gattungen bzw. Familien realisierte Regulationsstrategie besteht im „Sukkulentwerden“ der transpirierenden Organe. Das Prinzip ist einfach: Durch kontinuierliche Streckung und Volumsvergrößerung der Zellen wird deren Wassergehalt permanent erhöht. Sichtbares Zeichen dafür ist ein deutliches Dickerwerden der Blätter mit zunehmendem Alter. Wenn nun sowohl die Menge an Salzionen (die mit dem Transpirationsstrom ja permanent einsickern!) als auch die Menge an Wasser in den Zellen (in dem die Salzionen gelöst

sind!) zunehmen, so sollte als Konsequenz die relative, auf den Wassergehalt bezogene Salzkonzentration im Blatt annähernd gleich bleiben. Dieser wichtige Salzregulationsmechanismus ist schon sehr früh entdeckt worden, wobei der wissenschaftliche Nachweis der Bedeutung dieser Strategie zunächst bei den Mangrove-Bäumen gelang. Beispiele für sukkulente Pflanzen liefern aber fast alle zweikeimblättrige Halophytenfamilien, besonders auffällig und in extremer Weise realisiert bei den Gänsefußgewächsen (Salzmelde – *Suaeda maritima* und *S. pannonica*, Queller – *Salicornia prostrata*, Spießmelde – *Atriplex prostrata*), weniger auffällig bei anderen Familien, wie etwa den Korbblütlern (z. B. Salz-Aster), den Kreuzblütlern (Salz-Kresse) oder den Wegerichgewächsen (Salz-Wegerich).

Einkeimblättrige Pflanzen neigen strukturell dagegen nicht zu Sukkulenz und mussten wohl aus diesem Grunde eine ganz andere Strategie, nämlich den oben erwähnten „Salzausschluss“ einschlagen, um die interne Salzkonzentration zu regulieren.

Anzumerken ist, dass die „Salzsukkulenz“ mit der „Sukkulenz“ mancher an Trockenheit besonders gut angepasster Pflanzenfamilien (z. B. Kakteen, Wolfsmilch- und Dickblattgewächse) nichts zu tun hat! Diese landläufig als „Sukkulenten“ bezeichneten Pflanzen sind sehr salzempfindlich, kommen also an Salzstandorten nicht vor und nehmen auch kaum Salzionen in ihre Gewebe auf!

#### • Rosettenwachstum

Pflanzliche Lebensformen wie die Wegerich-Arten oder die allbekannte Kuhblume („Löwenzahn“), deren extrem kurze und gestauchte Sprossachse im Laufe der Vegetationsperiode kontinuierlich neue Blätter treibt, nennt man Rosettenpflanzen. Die jungen Blättchen entspringen gleichsam dem Zentrum dieser grundständigen und meist nach allen Raumrichtungen ausgebreiteten Rosette, während die untersten und äußersten Blätter der Rosette nach einer bestimmten Lebenszeit vergilben und absterben. Zur Zeit der Blüte wächst die Achse dann zu einem Blütenstand aus, der meist unbeblättert ist, wie etwa bei der Kuhblume, oder verzweigt sein kann und auch noch einige wenige

Laubblätter tragen kann. In diesem Fall spricht man von Halbrosettenpflanzen. Der Vorteil dieser Lebensform auf Salzboden ist leicht einsichtig: Dank der hohen Regenerationsfähigkeit können während der gesamten Vegetationszeit die alten und mit zunehmendem Alter mehr und mehr salzbelasteten Blätter abgestoßen und durch junge, weitgehend salzfreie und physiologisch aktive ersetzt werden. Beispiele sind der im Gebiet sehr häufige Meerstrand-Wegerich (*Plantago maritima*) und der Salz-Dreizack (*Triglochin maritimum*) als Vollrosettenpflanzen, die Salz-Aster (*Aster tripolium* ssp. *pannonicus*), die Salz-Schwarzwurz (*Scorzonera parviflora*) und die Salz-Kresse (*Lepidium cartilagineum*) als Halbrosettenpflanzen. Die Horste dieser Pflanzen – besonders schön bei Dreizack und Wegerich zu beobachten – sind stets von einem Kranz vergilbender Blätter umgeben. Durch dieses Fließgleichgewicht zwischen Werden und Vergehen seiner Blattorgane regelt die einzelne Pflanze ihren Salzgehalt auf ein tolerierbares Durchschnittsniveau ein. In einem anschaulichen Vergleich könnte man festhalten, dass diese Pflanzen gleichsam „dem Salz davonwachsen“. Dank ihrer Raschwüchsigkeit treten diese Flucht nach vorne auch die Gräser, insbesondere die Salzschwaden-Arten an: Die mit dem Wasser eingeschwemmten Salzionen (siehe oben) werden durch die stete Neubildung von Blattgewebe aus einer basalen Verjüngungszone<sup>4</sup> permanent verdünnt. Dies erklärt neben dem Vorhandensein einer besonders wirksamen Barriere in den Wurzeln zusätzlich die niedrigen Salzgehalte von Blättern in halophilen Arten einiger Pflanzenfamilien.

#### • Drüsenhaare und Drüsen

Die wohl auffälligsten Einrichtungen zur Salzregulation sind spezielle Salzdrüsen, die in mannigfacher Ausformung und Gestalt bei Vertretern vieler halophiler Familien vorkommen. Drüsen und Drüsenhaare in Form wenigzelliger Hautausstülpungen sind grundsätzlich im Pflanzenreich weit verbreitet und dienen unterschiedlichsten Aufgaben. Denken wir nur an die vielen aromatischen

4 Dieses so genannte intercalare Blattwachstum ist für viele einkeimblättrige Pflanzen charakteristisch, insbesondere für die Familien der Gräser, Sauergräser und Simsengewächse.

Stoffe, die von Pflanzen mittels Drüsen an die Umgebung abgegeben werden. Im Zuge der Anpassung an die Salzstandorte sind bestehende Strukturen dann zu Salzdrüsen umfunktioniert worden. Bemerkenswerterweise gibt es trotz des hohen Artenreichtums der heimischen Halophytenflora nur zwei Arten mit Salzdrüsen: das Strandmilchkraut – *Glaux maritima* (Abb. 17) auf den Glauber-salzflächen bei Zwingendorf sowie die Spieß-Melde – *Atriplex prostrata* (Abb. 18), die in zahlreichen Kleinarten nahezu weltweite Verbreitung gefunden hat. Das Milchkraut besitzt kleine 2- bis 3-zellige köpfchenförmige Drüsen an beiden Seiten ihrer Blättchen, die selektiv Natrium und Chlorid aus dem Blattgewebe nach außen transportieren. Nach längeren Trockenperioden im Frühsommer ist das auskristallisierte Salz in Form kleiner weißer Punkte auf beiden Seiten des Blattes gut zu sehen, und eine „Schleckprobe“ wird den Salzcharakter dieser Kristalle sofort klarstellen!

Die Drüsenhaare der Spieß-Melde, die im Übrigen ein wichtiges Gattungsmerkmal darstellen, sind ebenfalls wenigzellig, funktionieren aber nach einem ganz anderen Prinzip: Die Endzelle ist sehr viel größer als die 1-2 Stielzellen und geben diesen, speziell nur in der Gattung *Atriplex* vorkommenden Drüsengebilden auch ihren Namen: „Blasenhaare“. Diese großen Blaszellen entziehen nun dem Blattgewebe unter Vermittlung der als Drüsen wirkenden Stielzellen ebenfalls Natrium und Chlorid, befördern diese Ionen aber nicht gleich hinaus, wie bei der Salzdrüse des Strandmilchkrautes beschrieben, sondern speichern sie zunächst in ihrem mächtigen Zellsaftraum. In *Atriplex*-Arten der nordamerikanischen Salzwüsten konnten Salzkonzentrationen gemessen werden, die einem Mehrfachen der Salzkonzentration des Meerwassers entsprechen! Bei Überschreiten der tolerierbaren maximalen Salzkonzentration sterben die Haare dann ab und ent-



Abb. 17: Strandmilchkraut (*Glaux maritima*) (Foto: R. Albert).

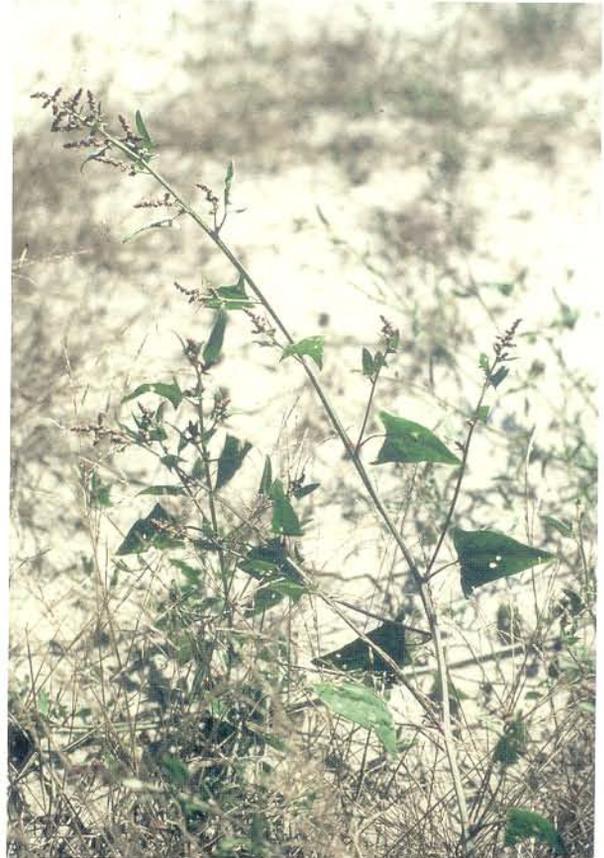


Abb. 18: Spieß-Melde (*Atriplex prostrata*) (Foto: R. Albert).

lassen das Salz auf die Blattoberfläche. Dieser Salzregulationsmechanismus ist besonders wichtig für die vielen, in den Salzwüsten aller Kontinente sehr erfolgreichen Vertreter dieser bemerkenswert salztoleranten Pflanzengattung. Im Gegensatz zu den *Atriplex*-Arten in Salzwüsten, deren Blätter zeitlebens Haare nachbilden, besitzen die Blätter unserer heimischen *Atriplex*-Art ihre kleinen Haardrüsen nur in ihrem Jugendstadium. Der dichte Überzug verleiht besonders der Blattunterseite ein weißfilziges Aussehen, und mit einer Lupe kann man die kleinen kugelförmigen Zellgebilde sehr schön erkennen! Kontinuierliches Absterben der Blasenhaare führt jedoch bald zu einer Verkahlung der Blätter, die allerdings mit zunehmendem Alter dicker, also sukkulenter werden. Die Pflanze wechselt somit ihre Strategie und versucht nun, mittels einer neuen Maßnahme, von deren Bedeutung zur Verdünnung der Salzkonzentration in den Sprossen weiter oben schon eingehend die Rede war, ihren inneren Salzspiegel zu regulieren.

#### 4.1.7 Nachbemerkung

Meist wirken an einer bestimmten Pflanzenart mehrere der erwähnten Salzregulations-Strategien zusammen, wobei neben den speziellen Anpassungen (Rosettenwuchs, Salzfiltration, Drüsen) eine mehr oder weniger deutliche Sukkulenz stets eine Schlüsselrolle einnimmt. Insgesamt haben wir versucht, darzustellen, dass Anpassungsmechanismen auf verschiedenen Ebenen – Biochemie, Physiologie sowie Anatomie und Morphologie – optimal zusammenspielen müssen, um unseren Salzpflanzen zum gewünschten ökologischen Erfolg zu verhelfen. Alle diese Maßnahmen entziehen der Pflanze zusätzliche Energie und Rohstoffe, die ansonsten für Wachstumsprozesse verwendet werden könnten. Salzpflanzen sind also vergleichsweise langsamwüchsig und unterliegen daher den normalen „Nichtsalzpflanzen“ („Glykophyten“) im Wettbewerb, wenn sie in der Natur auf salzfreie Böden verschlagen bzw. im Experiment auf unversalzter Gartenerde mit „Nichthalophyten“ kultiviert werden. Diese Konkurrenzschwäche ist der Hauptgrund, warum Halophyten die eng begrenzten Salzlebensräume nicht verlassen und in

die angrenzenden salzfreien Ökosysteme einwandern, gleichwohl sie Salz in der Regel nur tolerieren und – abgesehen von dessen Rolle als Osmotikum – stoffwechselphysiologisch nicht wirklich benötigen. An ihren natürlichen, zumeist offenen und im Vergleich zum Umland viel artenärmeren Standorten gibt es viel weniger Konkurrenz, sodass die schwächere Wuchleistung keinen Nachteil bringt! Ähnliche Zusammenhänge bestehen auch hinsichtlich pflanzlicher Spezialisten in anderen ökologischen Extremsituationen (Hochgebirgs-, Wüsten-, Schwermetallpflanzen u. a.). Zum Teil bis ins 19. Jahrhundert zurückreichende Kultivierungsexperimente haben gezeigt, dass die allermeisten Salzpflanzen Natrium und/oder Chlorid nicht zu ihrem optimalen Wachstum benötigen, sondern lediglich in viel höheren Gaben ertragen als andere Arten. Für diese Arten wurde der Terminus „fakultative Salzpflanzen“ geprägt, und die meisten unserer Salzpflanzen gehören wohl diesem Typus an: Salz-Aster, Meerstrand-Wegerich, Salz-Dreizack, Salzschuppenmiere, Salzschwaden, Dorngras, Kampferkraut (*Camphorosma annua*) und andere. Man weiß aber auch aus derartigen Experimenten, dass extrem angepasste Formen, etwa stammsukkulente Gänsefußgewächse oder unsere Salz-Kresse zum optimalen Gedeihen eine zusätzliche Salzgabe benötigen. Bei derartigen „obligaten Salzpflanzen“ ist die Anpassung so weit gegangen, dass die Ionenaufnahmesysteme offensichtlich „verweichlicht“ sind, sodass aus den salzarmen „Normal-Substraten“ zu wenige Ionen aus dem Boden aufgenommen werden können. Damit ist das osmotische Gleichgewicht mitsamt dem Wasserhaushalt gestört.

Der Vollständigkeit halber ist als dritte Kategorie noch die Gruppe der „salzindifferenten“ Pflanzenarten zu erwähnen, die sich in gleicher Weise auf salzhaltigen **und** salzfreien Böden erfolgreich durchsetzen konnten. Diese Artengruppe, die in unserer Salzflora etwa durch einige Gräser wie Schilf, Salzschwinkel (*Festuca pseudovina*), Kriech-Straußgras (*Agrostis stolonifera*), durch die Sumpfbirse (*Eleocharis* sp.), Spargelklee (*Lotus maritimus*), Vogelknöterich (*Polygonum aviculare*), das vielblütige Leimkraut (*Silene multiflora*), Gänse-Fingerkraut (*Potentilla anserina*) oder durch den schönen Herbst-Zahntrost (*Odonites vulgaris*) und manch andere Art vertreten ist,

die oft zufällig auf Salzböden verschlagen wird, bleibt samt und sonders auf salzärmere Standorte beschränkt. Pflanzen dieses Typs gelangen gleichsam die ersten erfolgreichen Anpassungsversuche an Salzböden! Verfeinerung der Toleranz durch Erwerb immer spezialisierterer Anpassungsstrategien vollzogen dann sukzessive die fakultativen Halophy-

ten, die jedoch – quasi als Eintrittsgeld in die Salzfluren – bereits den Preis einer etwas eingeschränkten Konkurrenz zahlen mussten. Von diesem Stadium führte dann eine kontinuierliche Linie zu den Extremtypen der obligaten Halophyten, denen in unserer Flora vermutlich nur die Salzmelden, das Glaschmalz und die Salz-Kresse angehören.

## 4.2 Algen und submerse Wasserpflanzen

von Michael Schagerl

### 4.2.1 Einleitung

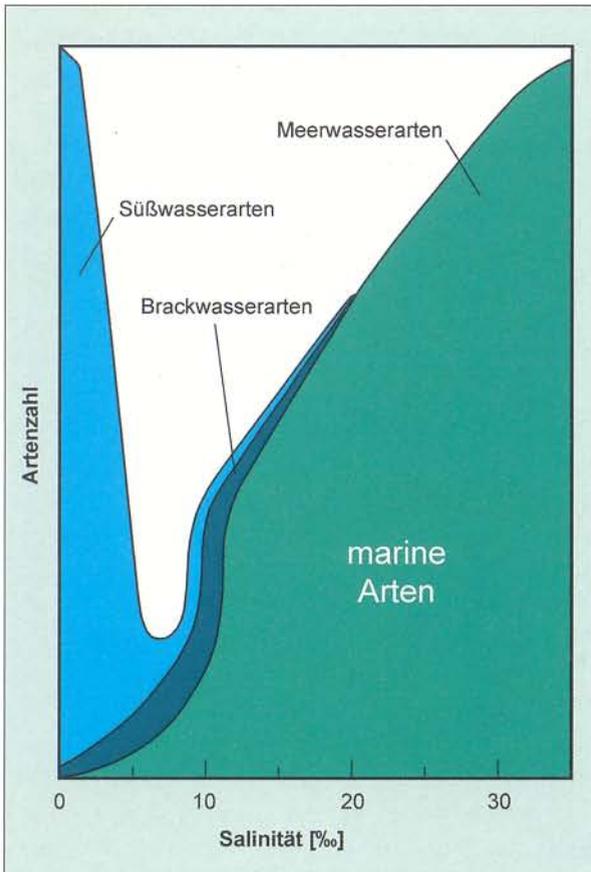


Abb. 19: Schematische Darstellung der Artenzahl in Relation zum Salzgehalt in aquatischen Systemen. Beachte das Minimum im Übergangsbereich Süßwasser/Salzwasser (nach REMANE & SCHLIEPER 1971, aus WETZEL 2001, verändert).

Während die Wasser- und Nährstoffversorgung bei Landpflanzen im Wesentlichen über die Wurzeln stattfindet, sind Wasserpflanzen vom Medium Wasser vollständig umgeben, es steht ihnen also potenziell die gesamte Oberfläche zur Ionenaufnahme zur Verfügung. Dies bedeutet aber auch eine vergrößerte Angriffsfläche für osmotische Stresssituationen. Dadurch erklärt sich eine der wichtigsten Verbreitungsgrenzen von Wasserorganismen, nämlich die Grenze vom Salz- zum Süßwasser. Genau hier tritt ein auffälliges Minimum der Artenzahl auf (Abb. 19). Organismen im Süßwasser bzw. in hypersalinen Gewässern müssen die Fähigkeit besitzen, der Osmose aktiv entgegenzuwirken. Dieser Mechanismus wird Osmoregulation genannt. Wird über bestimmte Salinitätsbereiche ein konstanter osmotischer Druck aufrechterhalten, spricht man von homoiosmotischer Lebensweise, in der Praxis wird eine solch perfekte Regelung nur selten angetroffen.

Bevor im Weiteren auf Strategien zur Salzstressbewältigung eingegangen wird, soll noch kurz die poikilosmotische Lebensweise erwähnt werden, die bei der überwiegenden Anzahl von marinen Planktern beobachtet werden kann. Hier fehlt die Osmoregulation, d. h. der osmotische Druck in der Zelle passt sich jenem des Mediums an (isotonische Bedingungen). Diese Lebensweise wird im Meer auch dadurch begünstigt, dass in der marinen Freiwasserzone selten bedeutende Salinitätsschwankungen zu finden sind. In der Gezeitenzone mit großen Salinitätsschwankungen hingegen findet man bereits einige Strategien zur Stressbewältigung wie etwa die Schleimausscheidungen von Großtangen (SOMMER 1998). Bereits in den 30er Jahren des vorigen Jahr-

hundreds konnte der an der Universität Wien lehrende Professor Biebl zeigen, dass die Salztoleranz von ständig untergetauchten Litoralalgen im Bereich der 0,5-1,5-fachen Meerwasserkonzentration angesiedelt ist, Tange in der Gezeitenzone jedoch Schwankungen zwischen 3 und 125‰ Salinität ertragen. Genau diese toleranten Meerwasserformen dringen bis in den Brackwasserbereich vor.

Wenn man bedenkt, dass Leben im Meer entstand, wird verständlich, dass die Osmoregulation eine ganz zentrale Stelle in der Evolution einnimmt, um hypersaline Biotope bzw. Süßwasser zu besiedeln.

Bei der Osmoregulation sind zwei Bereiche zu unterscheiden: In Gewässern unter 7‰ Salzgehalt muss der osmotische Druck in den Zellen gegenüber dem Medium erhöht sein, da sonst die Lösungen in den Zellen zu verdünnt wären. Dies geschieht vor allem durch aktive Ionenaufnahme. Die gegenüber dem umgebenden Medium hypertonen Bedingungen führen zu einem ständigen Zustrom von Wasser aus der Umgebung. Besonders für zart gebaute Flagellaten (Einzeller mit Fortbewegungsgeißel am Vorderende) ohne Zellwand besteht nun die Gefahr, dass sich infolge des erhöhten Turgors (vgl. Kap. 4.13) die Zellen bis zum Zerplatzen ausdehnen. Um dies zu verhindern, muss ständig Wasser exportiert werden, z. B. mit Hilfe von pulsierenden Vakuolen.

Sowohl der aktive Ionenimport entgegen dem Konzentrationsgefälle als auch der Wasserexport sind sehr energieaufwendig. Deshalb sind Organismen des Süßwassers langsamwüchsiger als marine Lebewesen.

Die nachfolgende Zusammenschau konzentriert sich auf den zweiten Bereich der Osmoregulation, nämlich der Bewältigung von Salzstress in einer hypertonen Umgebung. Hier ist der Zellstatus hypotonisch, d. h. der Organismus läuft Gefahr, auszutrocknen, wenn er nicht Gegenmaßnahmen ergreift. Im Gegensatz zur oben geschilderten Situation muss der Organismus trinken und Ionen aktiv ausscheiden, damit der Stoffwechsel aufrechterhalten werden kann. Die unterschiedlichen Anpassungen an Salzstress werden im Folgenden kurz umrissen.

#### 4.2.2 Salz-Akklimatisierung von Algen

Zwei Gründe sind es, die Untersuchungen zur Anpassung an hypertone Bedingungen attraktiv erscheinen lassen. Einerseits ist Salz ein Hauptfaktor für die Verbreitungsgrenzen von Organismen, andererseits ist diese Thematik für die Landwirtschaft und damit ökonomisch von höchstem Interesse, da terrestrische Standorte oft einer Versalzung unterliegen. Da gerade Algen und Bakterien sehr weit in hypersaline Biotope vordringen, werden sie als Modellorganismen für die Salzakklimatisierung herangezogen (Möglichkeit zur biotechnologischen Anwendung).

Die Osmoregulation kostet auch im Fall von Salzakklimatisierung Energie, was sich in reduzierten Wachstumsraten ausdrückt. Der Akklimatisierungsprozess umfasst drei basale Vorgänge: (1) Restaurierung des Turgors durch aktive Wasser- und Osmolytaufnahme über Kanäle in der Zellmembran, (2) der Störung des Ionenleichgewichtes in den Zellen wird durch eine Regulierung des Ionenimports und -exports entgegengewirkt; zusätzlich wird die Permeabilität der Zellmembran verändert und (3) Akkumulierung von „*compatible solutes*“ (stoffwechselverträgliche Verbindungen) und Stressproteinen. Diese Moleküle schützen Proteine, Nukleinsäuren und Lipide vor einer Denaturierung (ERDMANN & HAGEMANN 2001), also vor einer Änderung der räumlichen Struktur und damit Funktionslosigkeit des Moleküls. Sämtliche Akklimatisierungsvorgänge resultieren letztlich aus einer geänderten Genexpression, deren Induktion aber noch nicht völlig geklärt ist. Ein Osmosensor konnte bislang in Algen und Cyanobakterien (Blualgen) nicht lokalisiert werden.

#### Regulierung des Turgors und des Volumens

Von der energetischen Seite betrachtet, ist der Import und Export von Ionen äußerst günstig. Tatsächlich ist diese Strategie vor allem bei den Archebakterien und heterotrophen<sup>5</sup> Bakterien verwirklicht (ERDMANN & HAGEMANN 2001).

<sup>5</sup> Heterotrophie: Ernährung durch Abbau aufgenommener organischer Substanz.

Auch bei den Armleuchteralgen (Charophyceae), deren Internodienzellen (Achsenzellen zwischen Verzweigungen) enorm große Zentralvakuolen besitzen, konnte die Turgorrestaurierung mittels Ionenimport nachgewiesen werden (WINTER & KIRST 1991). Dabei zeigten Formen aus marinen und brackischen Gewässern (z. B. *Lamprothamnium* spp.) eine nahezu perfekte Turgorregulierung mittels Kalium und Chlorid-Import, was sich in einer großen Toleranzspanne zwischen 0-105‰ Salinität ausdrückt. Die Armleuchteralge *Chara canescens*, die im Brackwasser, aber auch in den Salzlacken des Seewinkels verbreitet ist, toleriert Salinitäten zwischen 0,5-34‰; hier trägt vor allem Natrium zur Ionenregulation bei (der Turgor wird bei dieser Art nur unvollständig regeneriert; WINTER & KIRST 1991). Auch *Chara tomentosa* und *Ch. vulgaris* sind halotolerante Formen, bei denen der (unvollständige) Turgorausgleich über die Aufnahme von Natrium und Chlorid erfolgt. Teilweise kann dieser Mechanismus der Ionenakkumulation auch bei marinen Makroalgen beobachtet werden, in denen eine große, nur schwach in den Stoffwechsel involvierte Vakuole als Ionenspeicher dient (siehe unten).

### „Compatible Solutes“

Bei der überwiegenden Anzahl von phototrophen Organismen wird durch Salzstress eine weitere Reaktion ausgelöst, nämlich die Bildung von „compatible solutes“. Diese Strategie ist gegenüber der oben erwähnten Ionenaufnahme/-abgabe weitaus energieaufwendiger (bis 100 Mal!), sie hat jedoch den Vorteil, dass die toxische Ionenaufnahme dadurch vermieden werden kann. Die „compatible solutes“ stellen niedermolekulare, wasserlösliche Verbindungen dar und können in äußerst hohen Konzentrationen im Zellplasma akkumuliert werden, ohne den Zellstoffwechsel zu beeinflussen. Die Anreicherung im Cytoplasma hat eine Erhöhung des osmotischen Druckes in den Zellen zur Folge. Dadurch wird verstärkt Wasser aufgenommen und der Turgor wieder hergestellt. Im Gegensatz zu heterotrophen Bakterien, die eigene Mechanismen zum Import dieser energetisch wertvollen Verbindungen aus dem Medium entwickelt haben, werden bei Eukaryoten<sup>6</sup> „compatible solutes“ bei Bedarf meist neu synthetisiert und stellen zumeist Stoffwechselendprodukte dar.

Gegenüber den Landpflanzen zeigen Algen eine größere Variabilität der Verbindungen. Insgesamt sind rund 20 Molekülsorten als „compatible solutes“ identifiziert worden, wobei Disaccharide (bestimmte Zuckerverbindungen) wie z. B. Trehalose oder Saccharose die geringste Wirkung gegenüber Salzstress zeigen, aber in der Herstellung sehr energieaufwendig sind. Das beste „Preis-Leistungs-Verhältnis“ weist Glycerol auf, das nur von Eukaryota synthetisiert werden kann und für dessen Herstellung rund 30 ATP benötigt werden. Adenosintriphosphat (ATP) ist der wichtigste Energieüberträger in Zellen. Glycerol ist im Wasser nahezu unbegrenzt löslich und damit äußerst effizient einsetzbar, um auf Salzstress zu reagieren. Die Grünalgenart *Dunaliella* kann mit dieser Strategie sogar in gesättigten Kochsalzlösungen leben!

Das ubiquitär auftretende Glycinbetain ist auch unter den Blaualgen weit verbreitet, mit einem Aufwand von rund 80 ATP jedoch sehr energieintensiv herzustellen. Prolin, das bei Landpflanzen verbreitet ist, tritt auch bei Algen auf, jedoch häufig in geringsten Konzentrationen ohne osmotische Wirkung. Bei marinen Tangen wurde neben einer raschen Osmoregulation infolge Ionentransports in die Zentralvakuolen eine langsamere Akklimatisierung durch Synthese von Mannit (Braunalgen) und Floridosid (Rotalgen) dokumentiert (LÜNING 1985). Neben den osmotischen Eigenschaften kommt den „compatible solutes“ jedoch auch eine Schutzfunktion zu, auf die im Folgenden kurz eingegangen wird.

### Osmoprotektion

Biomoleküle, vor allem Proteine, tendieren unter Salzeinwirkung zur Denaturierung. Einige „compatible solutes“ verhindern die Denaturierung, die genaue Funktionsweise ist jedoch bislang spekulativ. Offenbar imitiert Glycerol aufgrund seiner molekularen Eigenschaften die Wassermoleküle und trägt somit zur Renaturierung von Biopolymeren bei. Prolin setzt in Form von supramolekularen Aggregaten die Oberflächenspannung des Wassers herab und erhöht da-

<sup>6</sup> Organismen mit Zellkern, zu unterscheiden von Prokaryoten ohne Zellkern (= Bakterien).

mit die Löslichkeit von Proteinen. Eine weitere Hypothese besagt, dass bei Vorhandensein von „*compatible solutes*“ die native Struktur von Proteinen gegenüber der denaturierten thermodynamisch günstiger erscheint (ERDMANN & HAGEMANN 2001).

### Änderung der Membranzusammensetzung

Unter Salzeinwirkung wurde die Bildung von Phospholipiden, Sterolen und Fettsäuren beobachtet, die zu einer geringeren Permeabilität der Zellmembran führen. Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass in vielen Organismen ein kontrollierter Wasseraustausch über Wasserkanäle (so genannte Aquaporine) stattfindet. Studien an Mutanten zeigten an, dass diese Wasserkanäle für das Überleben nicht notwendig sind, eine Akklimatisierung an geänderte Salzkonzentrationen bei deren Vorhandensein jedoch wesentlich rascher erfolgt. Die Bildung von Aquaporinen ist mit der Salzkonzentration im Medium negativ korreliert, d. h. je salziger die Umgebung ist, desto weniger Wasser wird transportiert.

Neben den Wasserkanälen existieren auch mechanosensitive Ionenkanäle, die bei osmotischen Schockereignissen quasi als Erste-Hilfe-Maßnahme fungieren. Vor allem bei einzelligen Organismen dürfte dieser Regelmechanismus weit verbreitet sein, um z. B. bei einem hypotonischen Schock „*compatible solutes*“ möglichst rasch an die Umgebung loswerden zu können.

### Ionengleichgewicht

Wie bereits bei den Landpflanzen diskutiert wurde, kann ein Ungleichgewicht der Ionen im Cytoplasma zu schweren Schäden führen, wobei besonders Natrium toxische Effekte hervorruft. Natrium ersetzt Kalzium an der Zelloberfläche und sickert in weiterer Folge in die Zelle ein. Im Cytoplasma verdrängt Natrium dann Kalium, ohne aber in gleicher Weise zu wirken. Interessanterweise zeigen salzakklimatisierte Organismen bei variabler Natriumkonzentration des Außenmediums annähernd gleiche intrazelluläre Mengen an (ERDMANN & HAGEMANN 2001). Dies wird durch einen aktiven, energieverbrauchenden

den Austrag des Natriums aus der Zelle (Antiport) bewerkstelligt. Dabei werden entgegen dem Konzentrationsgefälle Natriumionen exportiert und im Gegenzug Wasserstoffionen eingeschleust. Die für diesen Mechanismus benötigte Energie wird durch ein Ansteigen der Atmungsaktivität sowie der Photosynthese zur Verfügung gestellt.

Wie oben angeführt wurde, dürfte vor allem Natrium toxische Effekte hervorrufen. Falls Natrium als Turgorregulator eingesetzt wird, ist oft eine nur unvollständige Osmoregulation zu beobachten (z. B. bei den Armeleuchteralgen). Paradoxerweise gibt es jedoch einige Spezialisten, so genannte alkaliphile Organismen wie z. B. *Arthrospira platensis*, die eine gewisse Menge an Natrium im Außenmedium benötigen, um überleben zu können. Der Grund dafür ist bislang unbekannt (GIMMLER & DEGENHARDT 2001).

### Stressproteine

Mit erhöhten Salinitäten geht eine Änderung des Proteinmusters in den Zellen einher. Wenn man bedenkt, dass Enzymbestandteile aus Proteinen bestehen und die Enzyme wichtige Reaktionen zur Salzakklimatisierung katalysieren, ist dies nicht weiter verwunderlich. So werden z. B. Enzyme zur Synthese von „*compatible solutes*“ bei Salzstress verstärkt auftreten oder auch Proteine, die für den Antiport von Natrium- und Wasserstoffionen zuständig sind. Aber auch weitere Enzyme wie die Carboanhydrase, die für die Abspaltung des Kohlendioxydes vom Hydrogencarbonat zuständig ist und unter hypersalinen Bedingungen verstärkt gebildet wird, sind hier hinzuzuzählen.

#### 4.2.3 Salz-Akklimatisierung von submersen Gefäßmakrophyten

##### Marine Seegräser

Über Salzakklimatisierung von marinen Gefäßmakrophyten wie z. B. den Seegräsern *Zostera*, *Posidonia*, *Ruppia* oder *Halophila* ist bis dato nur wenig bekannt (Übersicht in TYERMAN 1989). Verglichen mit Landhalophyten leben Seegräser zumeist in einem stabilen Ionenmilieu, in welchem osmotische Schwankungen normalerweise nur marginal auftreten.

Anders ist dies in Ästuaren (Flussmündungen ins Meer), in welchen eine rasche Änderung der Salinität häufig auftritt. Neben manchen Hypothesen wie etwa jener eines osmotischen Gradienten in den Blattscheiden (TYERMAN 1989) gelten einige Strategien als gesichert, die auch bei Landpflanzen bekannt sind, z. B. die Synthese von „compatible solutes“: Bei steigender Salzkonzentration wurde bei den Gattungen *Halodule*, *Ruppia* und *Thalassia* eine Erhöhung des Prolin- und Alanin-Spiegels konstatiert, bei der Gattung *Posidonia* hingegen treten diese Aminosäuren nur in äußerst geringen Konzentrationen auf. Möglicherweise fungiert bei *Zostera* Saccharose als „compatible solute“ (ABEL & DREW 1989), bei Mangroven spielen Inosit-Derivate eine tragende Rolle in der Osmoregulation.

#### Gefäßmakrophyten in Binnen-Salzwässern

Während in schwach salzigen Binnensalzwässern noch eine ausgeprägte Litoralgemeinschaft mit einigen Gefäßmakrophyten zu beobachten ist, wird deren Artenzahl mit zunehmender Salinität geringer. Hyper saline Gewässer schließlich sind oft frei von untergetauchten (submersen) Gefäßpflanzen. Der Sumpfteichfaden (*Zannichellia palustris*), das Ährige Tausendblatt (*Myriophyllum spicatum*) und das Kamm-Laichkraut (*Potamogeton pectinatus*) treten bis zu einer Leitfähigkeit um  $8.000 \mu\text{S cm}^{-1}$  auf (HAMMER 1986, vgl. auch Tab. 1). *P. pectinatus* subsp. *balatonicus* wurde auch im Seewinkelgebiet beobachtet. Die Gattung *Ruppia* dringt gemeinsam mit der Armleuchteralge *Lamprothamnion* in Gewässer mit Salinitäten größer 20‰ vor (HAMMER 1986). Tabelle 1 gibt eine Übersicht über das gesicherte Auftreten von Gefäßmakrophyten in salinen Wasserkörpern.

Die Mechanismen zur Osmoregulation wurden auch hier bislang nur sporadisch untersucht. Als eine der wenigen Studien zur Akklimatisierung kann jene von BROCK (1981) angeführt werden. Hier wurde ein starker Anstieg von Prolin parallel zu Erhöhungen der Salzkonzentration verzeichnet.

Tab. 1: Gesicherte Vorkommen ausgewählter Gefäßpflanzen in Binnensalzwässern (aus: HAMMER 1986). Mit \* sind jene Arten markiert, die im Seewinkel vorkommen.

		Salinität [‰]	0	10	20	40	60	80	100	120	140	160
<b>Sumpfpflanzen</b>	<b>Helophyten</b>											
Meerbinse *	<i>Bolboschoenus maritimus</i>		■	■	■	■	■	■	■			
Gewöhnliche Sumpfbirse	<i>Eleocharis palustris</i>		■									
Schmalblättriger Rohrkolben *	<i>Typha angustifolia</i>		■	■								
Breitblättriger Rohrkolben *	<i>Typha latifolia</i>		■									
Schilf *	<i>Phragmites australis</i>		■	■	■							
<b>Wasserpflanzen i.e.S.</b>	<b>Makrophyten s.str.</b>											
Kleine Wasserlinse	<i>Lemna minor</i>		■									
Ähriges Tausendblatt *	<i>Myriophyllum spicatum</i>		■									
Stachelspitziges Laichkraut	<i>Potamogeton mucronatus</i>		■									
Kamm-Laichkraut *	<i>Potamogeton pectinatus</i>		■	■	■	■	■	■	■			
Gewöhnlicher Wasserschlauch *	<i>Utricularia vulgaris</i>		■									
Meeres-Salpe	<i>Ruppia maritima</i>		■	■	■	■	■	■	■	■		
Teichfadengewächs	<i>Lepilaena preissi</i>			■	■	■	■	■	■	■	■	■