

UV-B-Strahlung: Strahlung im Wellenlängenbereich von 280 bis 315 nm, die schädigend auf die DNA und Proteine wirkt.

Cyclobutan-Pyrimidin-Dimer (CPD): Dimer zweier benachbarter Pyrimidinbasen (vor allem Thymin) in der DNA, das durch UV-B-Absorption in einer der beiden Basen entsteht.

Photolyase: Dieses Enzym repariert CPDs unter Beteiligung von UV-A-Strahlung.

Schirmpigmente: Substanzen, die schädigende Strahlung absorbieren, meistens in lichtexponierten Bereichen eines Organismus lokalisiert sind und dadurch andere zelluläre Strukturen vor Schädigung schützen.

Schattenvermeidungs-Reaktion: Die Wahrnehmung eines erniedrigten Hellrot: Dunkelrot-Verhältnisses durch Phytochrom (v.a. Phy B) führt zu erhöhtem Längenwachstum der Pflanze.

Diaheliotrope Blattbewegungen: Blätter folgen der Sonne durch Bewegungen in den Blattstielen und maximieren dadurch ihren Lichtgenuss. Sie treten vor allem bei Arten aus der Familie der Malvaceen auf, aber auch bei der Sonnenblume.

Photoinhibition: Hemmung der Quantenausbeute und der maximalen Rate der Photosynthese durch längere zu starke Belichtung.

13.2.4 Nährstoffe

Carnivore und parasitische Pflanzen stellen extreme Anpassungen an Nährstoffmangel dar. **Carnivore** Pflanzen nutzen Tiere, die sie durch verschiedene Mechanismen fangen und anschließend enzymatisch zersetzen, als Nährstoffquelle. **Parasitische Pflanzen** zapfen die Leitbündel im Spross oder der Wurzel anderer Pflanzen an, um diesen Wasser und Nährstoffe (**Hemiparasiten**) oder zusätzlich auch noch Assimilate (**Holoparasiten**) zu entnehmen.

Mineralstoffe können zum Stressfaktor werden, auch wenn es sich um essentielle Nährelemente handelt, wobei sowohl ein Mangel als auch ein Überschuss für Pflanzen zum Problem werden können. Für beide existieren unterschiedlichste Anpassungsstrategien. Vor allem Mikronährelemente können leicht im **Überschuss** vorliegen. Sie wirken dann in der Regel toxisch, wie auch andere Elemente, z. B. diverse Schwermetalle, die selber keine Nährelemente sind (S. 286). Zwei spezielle Anpassungen an den **Mangel** von Nährstoffen sind die Carnivorie und die parasitische Lebensweise.

Fleischfressende (carnivore) Pflanzen

Pflanzen, die Tiere (vor allem Insekten) fangen und als zusätzliche Nährstoffquelle nutzen, sind in der Evolution mehrfach unabhängig voneinander entstanden und finden sich in fünf weit von einander entfernten Ordnungen (Tab. 13.4).

Unter anderem aufgrund der polyphyletischen Entstehung finden sie sich auch in praktisch allen Florenreichen, allerdings mit Verbreitungsschwerpunk-

Tab. 13.4 Systematische Übersicht über das Auftreten von carnivoren Arten.

Ordnungen	Familien
Nepenthesales	Droseraceae, Nepenthaceae, Drosophyllaceae
Cunoniales	Cephalotaceae
Ericales	Roridulaceae, Sarraceniaceae
Lamiales	Lentibulariaceae, Byblidaceae
Bromeliales	Bromeliaceae

ten in der malaysischen und der südwestaustralischen Florenregion. Generell nimmt die Artendichte zum Äquator hin zu.

Carnivore Pflanzen besiedeln vor allem **nährstoffarme Standorte**, die feucht und lichtreich sind. Dies sind z. B. Moore und Sümpfe, oligotrophe stehende Gewässer, zumindest periodisch nasse Sandflächen und überrieselte Felsen. Angesichts der Nährstoffarmut der Standorte stellt der Fang von Tieren eine wichtige zusätzliche **Stickstoff-** und **Phosphorquelle** dar. Allerdings kann der Nährstoffbedarf auch allein über den Boden gedeckt werden, obwohl viele Arten reduzierte Wurzeln aufweisen.

Zum Fangen der Tiere wurden bei allen Arten Blätter umgewandelt, die teilweise ungewöhnliche Formen entwickelten. Die Fallen können verschiedenen **Funktionsmechanismen** zugeordnet werden. In der heimischen Flora lässt sich am Beispiel des Sonnentaus (*Drosera*) das Prinzip der **Klebfalle** studieren (Abb. 13.17a). Die Blätter sind mit vielen tentakelförmigen Drüsenhaaren besetzt, die ein klebriges, kohlenhydrathaltiges **Sekret** aussondern, das die Beute, vor allem kleinere Fliegen, durch den süßlichen **Geruch** anlockt, anschließend festhält und durch **Verkleben** der Atemöffnungen erstickt. Sonnentaublätter rollen sich anschließend ein, sodass das Insekt vom Blatt umschlossen ist. Aus Verdauungsdrüsen wird eine **Verdauungsflüssigkeit** ausgeschieden, die zusätzlich zu Protein- und Chitin-abbauenden Enzymen auch Esterasen, Peroxidasen und Phosphatasen enthält. Beim Sonnentau wird die Verdauungsflüssigkeit erst gebildet, wenn ein Insekt gefangen wurde.

Dagegen befindet sich in den **Gleitfallen** der Kannenpflanzen wie *Nepenthes*, *Sarracenia* oder *Brocchinia* permanent ein Verdauungssaft. Hier werden die Opfer durch einen auffällig blütenähnlich gefärbten Teil des Blattes, der sich über der Kanne befindet, angelockt. Eine zusätzliche Wirkung entfaltet auch der gefärbte Kannenrand, der oft **Nektar** absondert. Der Nektar und Regenwasser formen einen extrem **glitschigen Film**, auf dem Insekten leicht abrutschen und ins Innere der Kanne gleiten. Die innere Kannenwand ist bei *Nepenthes*-Arten wiederum mit sehr glatten **Wachskristallen** ausgestattet, sodass die Tiere weiter nach unten rutschen und in die Verdauungsflüssigkeit im unteren Kannenteil fallen, wo sie ertrinken.

Besonders attraktiv und deshalb gut bekannt ist das Prinzip der **Klappfalle**, obwohl es nur bei zwei Arten, der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*) und der Wasserfalle (*Aldrovanda vesiculosa*) verwirklicht wurde (S. 420).

Arten der Gattung *Utricularia*, die zum größten Teil aquatisch leben, fangen ihre Beute, z. B. Wasserflöhe (*Daphnia spec.*) mit Fangblasen, die nach dem Prinzip der **Saugfalle** arbeiten. Die wenige Millimeter großen Fangblasen bauen



Abb. 13.17 Beispiele carnivorer Pflanzenarten. **a** Sonnentau (*Drosera cf. intermedia*). Deutlich sind die mit klebrigem Sekret besetzten Drüsenhaare zu erkennen. Die Pflanze wächst inmitten von Torfmoos (*Sphagnum spec.*). Die kleinen grünen Blätter gehören zu Pflanzen der Moosbeere (*Vaccinium oxycoccos*). **b** *Nepenthes petiolata* (Philippinen). **c** *Nepenthes burbidgeae* (Borneo). Insekten werden durch den bei beiden *Nepenthes*-Arten oberhalb der Kanne sichtbaren Blatteil angelockt, rustchen auf dem glitschigen Rand aus und stürzen in die Kanne, wo sie verdaut werden. **d** Aufgeklapptes Blatt der Venusfliegenfalle (*Dionaea muscipula*). Die vier Sinnesborsten auf der Blattfläche sind deutlich sichtbar. Zwei Reizungen sind notwendig, um das Zuklappen der Falle auszulösen. (Aufnahmen: a: W. Bilger; b–d: M. Nickol, Kiel)

einen Unterdruck auf. Reizung eines Haares durch die Beute führt zur Öffnung der Falle und die Beute wird blitzschnell eingesaugt.

Ein letzter Fallentyp ist die **Reusenfalle**, die bei den **unterirdischen Blättern** der Gattung *Genlisea* vorkommt. Diese **engröhriigen Fallen** sind auf einzellige Bodenorganismen wie Protozoen und Ciliaten spezialisiert, die sie anlocken, ihnen aber das Verlassen der Reusenblätter durch nach innen gerichtete **Borstenhaare** verwehren.

Angesichts der Nährstoffarmut ihrer Standorte scheint es einleuchtend, dass die carnivoren Pflanzen ihren Nährstoffbedarf, vermutlich vor allem an Stickstoff, durch den Tierfang decken. Allerdings gibt es bisher wenige Untersuchungen der Kosten-Nutzen-Bilanz des Tierfangs. Immerhin investieren die Carnivoren einen beträchtlichen Teil ihrer Biomasse für die Fangorgane, die nur eine deutlich reduzierte Photosyntheseleistung aufweisen. Dieser Verlust muss durch eine aufgrund der zusätzlich aufgenommenen Nährstoffe erhöhte Photosynthese ausgeglichen werden.

Parasitische Pflanzen

Parasitische Pflanzen sind in der Lage, einen beträchtlichen Teil ihrer benötigten Nährstoffe einer anderen Pflanze zu entnehmen. Dazu etablieren sie sich entweder direkt auf dem **Spross** der Wirtspflanze oder aber greifen das **Wurzelsystem** an. In beiden Fällen bilden sie eine Struktur, ein sogenanntes **Haustorium**, das durch die Rinde des Wirtes durchwächst und direkt Kontakt mit einem Leitbündel aufnimmt (Abb. 13.18b). Dadurch besteht die Möglichkeit der Umleitung der Nährstoffflüsse aus dem Wirt in den Parasiten.

Zapfen die Parasiten nur das Xylem an, so erhalten sie nur **mineralische Nährstoffe**. Da diese Parasiten ihre Ernährung mit Kohlenstoff selbst über die Photosynthese bestreiten, bezeichnet man sie als **Hemiparasiten** (Halbparasiten). Dagegen sind **Holoparasiten** (Vollparasiten) in allen Belangen ihrer Ernährung, also auch in der Versorgung mit **Assimilaten**, völlig abhängig von ihrer Wirtspflanze. Sie sind meistens völlig bleich, weisen einen reduzierten Spross auf und bestehen zuweilen nur aus einem Blütenstand. Der Übergang zwischen Hemi- und Holoparasit kann durchaus fließend sein. Arten aus der Gattung *Striga*, z. B. *Striga hermontica*, sind in Afrika gefürchtete Schmarotzer an Mais und Hirse, die jährlich enorme Ernteauffälle verursachen. Obwohl sie Chlorophyll besitzen und sich teilweise von ihrer eigenen Photosynthese ernähren, entnehmen sie doch als junge Pflanzen den größten Teil der benötigten Kohlenhydrate dem Phloem der Wirtspflanzen. Mit zunehmendem Alter sinkt dieser Anteil auf 60 bis 70% ab.

Beispiele für Hemiparasiten aus der einheimischen Flora sind verschiedene Klappertopfarten (*Rhinanthus spec.*) und die Mistel (*Viscum album*, Abb. 13.18d). Klappertopf ist ein Wurzelparasit auf verschiedenen Wiesenpflanzen, vor allem Gräsern, während Misteln auf Bäumen sitzen. Zum Teil einheimische Holoparasi-



Abb. 13.18 **Parasitische Pflanzen.** **a** Der Vollparasit *Cuscuta platyloba* auf *Pelargonium* spec.. Die Seiden (*Cuscuta*-Arten) umwinden mit ihren blassen, fadenartigen Stängeln die Sprosse der Wirtspflanzen. **b** Querschnitt durch ein Haustorium von *Cuscuta reflexa* auf einem Blattstiel von *Pelargonium zonale*. Deutlich ist zu sehen, wie das Gewebe von *C. reflexa* das zentrale Leitbündel des Wirtes erreicht. **c** Blüten von *Cuscuta odorata*. **d** Der Halbparasit Mistel (*Viscum album*) auf dem Ast eines Apfelbaums. **e** *Phragmanthera usuiensis* ist ein Hemiparasit auf Oleander (Aufnahmen: a–c: K. Krause, Tromsø; d: W. Bilger; e: Johannes Siemens, Dresden)

ten sind Arten der Gattung *Cuscuta* (Seide, Abb. 13.18a–c). Hier besteht der Spross nur noch aus einem dünnen weißlichen Faden, der sich um die Wirtspflanze schlingt, da die Blätter sehr stark reduziert sind, während die Wurzeln vermutlich in Haustorien umgestaltet wurden. Einzig Blüten sind noch vorhanden.

Hemiparasiten belasten, selbst wenn sie in Bezug auf Kohlenstoff autotroph sind, den Wasserhaushalt ihres Wirtes. Misteln zum Beispiel haben ihre Stomata immer etwas weiter offen als ihre Wirte und daher eine relativ geringe Wassernutzungseffizienz (Tab. 13.3). Dieses Verhalten führt dazu, dass der Wasserfluss in den Parasiten gelenkt wird, der damit eine bessere Nährstoffversorgung erhält.

Die **Spezifität** eines Parasiten kann sehr **breit** sein, wie beim Kleinen Klappertopf (*Rhinanthus minor*), der an 79 verschiedenen Wirten beobachtet wurde, oder aber sehr **eng**, wie bei der nordamerikanischen *Conopholis americana* (Orbanchaceae), die einzig und allein *Quercus borealis* befällt. Einige Wurzelparasiten erkennen ihre Wirte aufgrund spezifischer chemischer **Substanzen**, die die Wirtspflanzen in den Wurzelraum abgeben. Zum Beispiel scheiden verschiedene Gräser Sesquiterpenlactone aus, die trotz ihrer geringen Konzentration von Arten aus der Gattung *Striga* wahrgenommen werden und den Befall der Wurzeln einleiten. Wesentlich weniger spezifisch ist der in Australien beheimatete Wurzelparasit Flammenbaum (*Nuytsia floribunda*), der mit seinen Wurzeln nicht allein die Wurzeln anderer Pflanzen umschlingt, sondern auch vor Telefonleitungen nicht halt macht und sie dabei unterbricht.

Carnivore Pflanzen: Pflanzen, die ihre Nährstoffaufnahme durch das Fangen von Tieren ergänzen.

Hemiparasiten (Halbparasiten): Pflanzen, die grün sind und damit Photosynthese betreiben, aber mineralische Nährstoffe einer Wirtspflanze entnehmen, indem sie deren Leitbündel mit einem Haustorium anzapfen.

Holoparasiten (Vollparasiten): Pflanzen, die keine Photosynthese betreiben und daher sowohl mineralische als auch organische Nährstoffe ihrem Wirt entnehmen. In der Regel ist der Spross und die Wurzel der bleichen Pflanzen sehr stark reduziert, sodass oft nur der Blütenstand auffällt.

13.3 Biotische Umweltfaktoren

Zu den biotischen Umweltfaktoren einer Pflanze gehören Mikroorganismen, tierische Organismen aber auch andere Pflanzen, die für die Pflanzen sowohl nützlich als auch schädigend sein können und auf die adäquat reagiert werden muss. **Allelopathische Reaktionen** zielen auf die Verdrängung von konkurrierenden Pflanzen. Verwundung durch **Herbivore** löst prinzipiell ähnliche Signaltransduktionskaskaden aus wie der Angriff von Pathogenen. Die Induktion und konstitutionelle Bildung von **sekundären Pflanzenstoffen** stellt