

Die Überflutungstoleranz der Seebirse (*Schoenoplectus lacustris* [L.] PALLA): II. Übersicht über die verschiedenen Anpassungsstrategien

Von ROLAND BRÄNDLE

Einleitung

Beim Anblick eines Sumpfgebietes oder Reisfeldes drängt sich die Frage auf, warum Sumpfpflanzen dauernde Überflutung ihrer Wurzeln und Rhizome ertragen und warum viele Landpflanzen schon bei kurzfristiger Staunässe erheblich geschädigt werden oder gar zugrunde gehen. Die Ursache liegt in der Bodenbeschaffenheit. Überflutete Böden sind im allgemeinen sauerstoffarm. Der Stoffwechsel der Bodenmikroorganismen, die geringe Sauerstofflöslichkeit und die langsame Sauerstoffdiffusion im unbewegten Wasser sind verantwortlich für den Sauerstoffmangel, welchem die submersen Organe der höheren Pflanzen ausgesetzt sind. Vom Sauerstoffmangel betroffen ist in erster Linie die Energiegewinnung durch biologische Oxidationsprozesse, d. h. die Zellatmung. Die Organe in überfluteten Böden sind mit Milieubedingungen konfrontiert, die eine normale Zellatmung über die Glykolyse, den Tricarbonsäure-Zyklus und die Endoxidation mit optimaler Energieausbeute verhindern.

Grundsätzlich sind alle Zellen mindestens kurzfristig in der Lage, ihren Energiebedarf in Form von ATP (= Adenosintriphosphat) über Gärungsprozesse zu decken. Diese Fähigkeit ist in der stammesgeschichtlichen Evolution der Zellen begründet. Die Energiegewinnung der Zellen erfolgte zu einer Zeit, wo die Atmosphäre noch keinen molekularen Sauerstoff enthielt mit Sicherheit über Gärungsprozesse. Das Arsenal an Enzymen und Co-faktoren, welches für Gärungsprozesse benötigt wird, ist entsprechend geringer. Leben ohne Sauerstoff ist somit auch für höhere Organismen durchaus möglich. Es stellen sich dabei allerdings stoffwechselphysiologische Probleme, welche langfristig nur von Spezialisten, wie es z. B. die Sumpfpflanzen sind, gelöst

werden können. Allen voran sind hier die geringe Energieausbeute aus den Atmungssubstraten, der Abbau des Protonenüberflusses, der bei Gärungen auftritt, und die Toxizität einzelner Gärungsendprodukte zu erwähnen.

Sumpfpflanzen sind im Verlaufe der Evolution als ursprüngliche Landpflanzen an ihre jetzigen Standorte zurückgekehrt (HUTCHINSON 1975). Sie bewohnen hier eine ökologische Nische, die potente Konkurrenten unter den Landpflanzen fernhält. Mit der Besiedelung dieses Lebensraumes haben sie verschiedene Anpassungen durchgemacht, die man für eine erste Übersicht in morphologische und physiologische Anpassungen unterteilen kann (CRAWFORD 1978). ARMSTRONG (1980), DREW (1979), HOOK und CRAWFORD (1978) haben die wichtigsten diesbezüglichen Arbeiten diskutiert. Zumeist wird in diesen Arbeiten ein Anpassungsmodus an einer oder mehreren Pflanzenarten untersucht und dadurch in seiner Bedeutung in bezug auf die Überflutungstoleranz oft falsch gewichtet. In den folgenden Ausführungen haben wir die verschiedenen Anpassungen an einer Pflanze dargestellt und versucht, die Bedeutung der einzelnen Anpassungsmodi für das Überleben dieser Pflanze richtig einzustufen.

Die Seebinse (*Schoenoplectus lacustris* [L.] PALLA) als Versuchspflanze

Die Seebinse besitzt einige Eigenschaften, die sie in verschiedener Hinsicht als Versuchspflanze interessant macht (SEIDEL 1955). Insbesondere wird ihre Fähigkeit, dem Wasser Pollutionsstoffe zu entziehen, hervorgehoben (SEIDEL 1966, KICKHUT und TITTIZER 1974).



Abb. 1: Rhizomstück der Seebinse mit Sprossspitze, Halmaustrieb und Wurzeln.

Für unsere Untersuchungen haben sich ihre leichte Vermehrbarkeit und die Gliederung der submersen Organe als günstig erwiesen (BERCHTOLD 1980, Abb. 1). Kurze Rhizomstücke mit einem Halmansatz und einer Knospe, in überfluteten Töpfen ausgepflanzt, sind ausreichend, um innert weniger Monate eine neue Pflanze heranzuziehen. Auf diese Weise erhält man klonierte,

d. h. genetisch gleichwertige Pflanzen. Als Versuchsmaterial haben wir je nach Fragestellung Wurzeln, Rhizomschnitte von 500 μ Dicke, Rhizomstücke oder ganze Rhizome verwendet.

Je nach Jahreszeit und Zustand der Gewebe, z. B. ob es sich um junge, wachsende oder alte, ausdifferenzierte Rhizomabschnitte handelt, bestehen bezüglich des Stoffwechsels grosse Unterschiede, die in den Untersuchungen berücksichtigt werden müssen (BERCHTOLD 1980). Zur Lösung von Fragen im Zusammenhang mit der Überflutungstoleranz haben wir mehrheitlich ältere Rhizome verwendet, da in diesen «Dauerorganen» die speziellen Vorkehrungen besonders ausgeprägt sind.

Morphologische Anpassungen

Eine typische Reaktion vieler Pflanzen auf die Überflutung ist die Ausbildung von Adventivwurzeln, die in die Luft hineinragen, sowie die Ausbildung eines Lakunarsystems in den submersen Organen (GESSNER 1959). Die lockeren Gewebe erhöhen die Gaswegigkeit und erleichtern damit vom Spross her einen Sauerstofftransport, welcher vom Konzentrationsgradienten getrieben wird. Im Rhizom der Seebirse beträgt der Gasraum im Cortex (= Rinde) etwa 28% des Gesamtvolumens und in der Stele (= Zentralzylinder) etwa 1–2%. Der Cortex umfasst gut $\frac{2}{3}$ des Rhizomquerschnitts, d. h. er kommt vor allem für den Sauerstofftransport in Frage (BERCHTOLD 1980).

Für die quantitative Bestimmung des Sauerstofftransports eignen sich Rhizomstücke mit einem endständigen Halm. Sie dienen uns als Modellpflanzen, wobei im Prinzip die Differenz der Sauerstoffaufnahme des Rhizoms mit Aussehenverbindung zur Luft über den Halm und vollständig submers nach Entfernen des Halms aus sauerstoffgesättigten Lösungen bestimmt wird (BRÄNDLE und STEINMANN, in Vorbereitung). Solche Differenzen erlauben Rückschlüsse auf den minimalen Sauerstofftransport vom Halm in das Rhizom. Die Tabelle 1 zeigt einen Vergleich zwischen solchen Sauerstofftransportraten und den maximalen Atmungsraten von Gewebeschnitten unter verschiedenen Temperaturen (BRÄNDLE 1980).

Tabelle 1: O_2 -Transport und O_2 -Versorgung der Rhizome von Modellpflanzen (siehe Tabelle 2) durch die Halme und maximale Atmungsraten von Rhizomgewebeschnitten. (n=5).

Transport bei 25°C, Halm intakt	326 \pm 109 $\mu\text{g } O_2/\text{cm}^2$ Halmbasis.h.
Transport bei 25°C, Halmstummel	465 $\mu\text{g } O_2/\text{cm}^2$ Halmbasis.h.
Versorgung	47 \pm 11 $\mu\text{g } O_2/\text{g F.G.h}$
Atmungsrate bei 25°C	171 $\mu\text{g } O_2/\text{g FG.h}$
Atmungsrate bei 17°C	109 $\mu\text{g } O_2/\text{g FG.h}$
Atmungsrate bei 10°C	66 $\mu\text{g } O_2/\text{g FG.h}$

Die Resultate zeigen, dass in der Modellpflanze Sauerstoffmengen transportiert werden, die einen erheblichen Anteil des Sauerstoffbedarfs decken, gemessen am maximalen Sauerstoffverbrauch. Da die Gasdiffusionsgeschwindigkeiten proportional zur absoluten Temperatur sind, kann man annehmen, dass bei niedrigen Temperaturen der Sauerstofftransport den Bedarf deckt.

Die Transportmessungen an Modellpflanzen lassen keine direkten Schlüsse auf Freilandpflanzen zu. Andererseits sind Transportmessungen an Freilandpflanzen unmöglich. Wir haben daher versucht, mittels Gasanalysen an extrahierten Gasproben aus dem Cortex von ca. 2 μ l Volumen das äktuelle Sauerstoffangebot in der internen Atmosphäre von Modellpflanzen und Freilandpflanzen zu messen und zu vergleichen (STEINMANN und BRÄNDLE, in Vorbereitung). Ein Auszug aus den Resultaten ist in der Tabelle 2 dargestellt.

Tabelle 2: Vergleich der Morphologie und der O_2 -Konzentration in der internen Atmosphäre zwischen Modell- und Freilandpflanze.

	Modellpflanze (n = 5)	Freilandpflanze (n = 6 Messstellen)
Anzahl emerser Halme pro Pflanze	1	20
Basisquerschnitt der Halme (cm^2)	$0,60 \pm 0,23$	$2,22 \pm 1,34$
Rhizomgewicht (g)	$7,5 \pm 1,3$	518,4
Rhizommenge pro cm^2 Halmbasis (g)	12,5	12,3
(O_2) in behalmten Rhizomen (%)	$16,0 \pm 0,4$	$16,2 \pm 0,8$
(O_2) 4 h nach Entfernung der Halme (%)	$1,4 \pm 0,2$	1,2

Unsere aus Topfkulturen gewonnenen Modellpflanzen sind recht kümmerliche Exemplare der Seebirse. Sie sind aber bezüglich des für den Transport und die Versorgung relevanten Parameters Rhizommenge/ cm^2 Halmbasisquerschnitt und Sauerstoffkonzentration in der internen Atmosphäre mit den Freilandpflanzen vergleichbar.

In der behalmten oder mit Halmstummeln versehenen Pflanze sind die Sauerstoffkonzentrationen, zumindest im Cortex, ausreichend für die Atmung. Halmlose Rhizome enthalten schon nach kurzer Zeit nur noch wenig Sauerstoff, dies auch dann, wenn sich die Rhizome in luftgesättigter Lösung befinden. Offensichtlich bildet die Rhizomoberfläche eine Diffusionsbarriere für den Sauerstoff. Unter niedrigen Sauerstoffkonzentrationen ist die Atmung stark herabgesetzt (BRÄNDLE 1980). Die Resultate für Gewebeschnitte sind in Tabelle 3 dargestellt.

Da wir mit unseren direkten Sauerstofftransportmessungen die geringere Atmungsrates in den halmlosen Rhizomen nicht berücksichtigen, liegen unsere ermittelten Transportraten etwas zu niedrig. Es ist daher anzunehmen, dass in der intakten Pflanze mehr Sauerstoff vom Spross in die submersen Organe transportiert wird. Die durchwegs hohen Sauerstoffkonzentrationen in der in-

Tabelle 3: Atmungsraten von Rhizomschnitten bei 25°C in Abhängigkeit von der O₂-Konzentration.

O ₂ -Konzentration	Atmungsrate in µg O ₂ /g FG.h
1% = 0,4 mg/l	34
2% = 0,8 mg/l	51
4% = 1,6 mg/l	69
16% = 6,4 mg/l	151

takten Pflanze sprechen dafür. Unter Miteinbeziehung der verschiedenen Atmungsraten bei 1% Sauerstoff und 16% Sauerstoff gelangt man zum Schluss, dass in den älteren Rhizomabschnitten genügend Sauerstoff vorhanden ist für eine aerobe Atmung, zumindest bei nicht allzu hohen Temperaturen. Rasch wachsende, viel Sauerstoff konsumierende und weit von emersen Halmen entfernte Rhizomabschnitte könnten allerdings dennoch unter Sauerstoffmangel leiden, so dass neben morphologischen auch physiologische Anpassungen in Betracht gezogen werden müssen.

Physiologische Anpassungen

Kürzlich hat LAMBERS (1979) gezeigt, dass viele Wurzeln einen grossen Teil der Energie ihrer Atmungssubstrate über eine nicht phosphorylierende Terminaloxidase («Alternate oxidase»), vorläufig ohne erkennbaren Nutzen, freisetzen. Sie hat aber eine geringere Affinität zum Sauerstoff als die Cytochromoxidase, so dass die «Alternate oxidase» nur bei Sauerstoffkonzentrationen > 12–16% aktiv sein dürfte (SOLOMOS 1977). Sauerstoffkonzentrationen unterhalb dieses Bereiches führen somit zu einer effizienteren Substratausnutzung, in Anwesenheit dieser nicht ATP-synthetisierenden Oxidase. Der Anteil der beiden Endoxidasen lässt sich durch selektive Hemmstoffe auseinanderhalten. Die «Alternate oxidase» ist mit SHAM (Salicylhydroxamic acid) hemmbar, nicht aber mit Cyanid. Für die Cytochromoxidase gilt das Umgekehrte.

In den Wurzeln und in den Rhizomen der Seebirse ist diese cyanidinsensitive Endoxidase vorhanden, die unter Luftsättigung der Gewebe etwa 30% des Sauerstoffs verbraucht und mit sinkenden Sauerstoffkonzentrationen inaktiviert wird. Durch diese Inaktivierung können milde Sauerstoffdefizite ausgeglichen werden, d.h. die ATP-Synthese wird kaum verringert und die Atmungssubstrate werden besser genutzt (BRÄNDLE 1980).

Die Überlebenschmöglichkeit unter extremem Sauerstoffmangel ist andererseits nur dann gegeben, wenn die Gewebe genügend Reservestoffe enthalten. Die Rhizome der Seebirse sind stärkereich (SEIDEL 1955). Der Reservestoffge-

halt kann anhand des Trockengewichtanteils vom Frischgewicht gut charakterisiert werden (vgl. Tabelle 4).

Tabelle 4: Prozentualer Anteil des Trockengewichts vom Frischgewicht in nicht wachsenden Rhizomteilen (n = 5).

Ernte	% TG/FG	Bedingungen
Jan/Feb	37,7 + 3,2	Freilandkultur
Jan/Feb	26,0 + 3,6	Gewächshauskultur, 20°C
Ende April	42,6 + 5,2	Freilandkultur
Mitte Juli	49,6 + 3,1	Freilandkultur

Die Werte zeigen das Füllen und Entleeren der Rhizome mit Reservestoffen im Verlauf der Vegetationsperiode. Die im Freien überwinterten Rhizome enthalten am Ende des Winters grössere Mengen an Reservestoffen. Die Gewächshauskulturen, kultiviert unter ungünstigen Photosynthesebedingungen, sind weniger stärkereich. Lebende, stärkefreie Rhizome haben wir niemals angetroffen. BERCHTOLD (1980) hat nachgewiesen, dass die Stärkereserven ausreichen, um während ca. 10 Wochen bei 20 °C eine Gewebeerhaltungsatmung aufrechtzuerhalten. Unter niedrigen Temperaturen verlängert sich die Dauer um den Faktor 2 pro 10° Temperaturabnahme. Wachsende Rhizome mit Meristemen verbrauchen allerdings etwa die fünffache Sauerstoffmenge, was zur raschen Erschöpfung der Reserven führt. Die wachsenden Rhizome enthalten nur wenig Stärke. Sie werden von den älteren Rhizomteilen versorgt. Das Trockengewicht beträgt nur etwa 10% vom Frischgewicht (BERCHTOLD 1980).

Der Abbau der Reservestoffe unter Ausschluss von Sauerstoff verläuft über Gärungsprozesse. Die Diversifikation und die Ausscheidung der Glykolyseendprodukte verhindern die Akkumulation der toxischen Stoffwechselendprodukte, falls nicht ungiftige, wiederverwertbare Substanzen gebildet werden (CRAWFORD 1978). Die Seebirse produziert in ihren Rhizomen unter Stickstoff neben Alkohol auch Milchsäure und ist in der Lage, beide Substanzen in das Milieu abzugeben (DUSS und BRÄNDLE, in Vorbereitung; vgl. Tabelle 5).

Tabelle 5: Bildungsrate und Konzentrationen von Alkohol und Milchsäure im Rhizom der Seebirse unter N₂.

	Bildungsrate durch Gewebeschnitte µM/g FG.h	Konzentration im halmlosen Rhizom µM/g FG (96h N ₂)
Alkohol	1,05–1,45	8,7
Milchsäure	0,22–0,53	9,2

Die Energieausbeute über anaerobe Prozesse ist gering, verglichen mit der aeroben Atmung (2ATP/38ATP). Um auf gleiche Energiebeträge zu kommen,

müssten grosse Substratmengen umgesetzt werden. Viele fluttolerante Arten sind in der Lage, den Substratdurchfluss durch die Glykolyse auch unter Anaerobiose gering zu halten (CRAWFORD 1977). Das Schlüsselenzym für diese Regulation ist die Phosphofruktokinase, die durch ATP allosterisch gehemmt wird. Einen Ausdruck für diese Regulation stellt u. a. der PASTEUR-Quotient dar:

$$P.Q. = \frac{3 \times \text{CO}_2\text{-Produktion unter Anaerobiose}}{\text{CO}_2\text{-Produktion unter Aerobiose}}$$

Als Grundlage für die Umschreibung des PASTEUR-Effekts mit manometrischen Daten dienen die Summenformeln der Atmung ($C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6 H_2O + 6 CO_2 + \Delta E_1$) und der alkoholischen Gärung ($C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2 C_2H_5OH + 2 CO_2 + \Delta E_2$). PASTEUR-Quotienten > 1 deuten auf eine Förderung der Glykolyse, Werte < 1 auf weitere Gärungsreaktionen neben der alkoholischen Gärung.

Die in der Tabelle 6 dargestellten Resultate für die Seebirse zeigen, dass Kohlenhydrate veratmet werden (R.Q. ~ 1). Die PASTEUR-Quotienten lassen auf eine geringe Förderung der Glykolyse in der Wurzel und auf keine nennenswerte Förderung im Rhizom schliessen, unter niedrigen Temperaturen.

Tabelle 6: Respiratorische Quotienten, PASTEUR-Quotienten und ATP-Spiegel in Abhängigkeit von der Temperatur (BRAENDLE 1980).

	R.Q. = $\frac{QCO_2\text{Luft}}{QO_2\text{Luft}}$	P.Q. = $\frac{3QCO_2N_2}{QCO_2\text{Luft}}$	ATP-Spiegel	
			Luft	N ₂
<i>Rhizomgewebe</i>				
10°C	1,03	0,5	100 ± 15	44 ± 9
17°C	1,06	0,7	100 ± 17	61 ± 8
25°C	1,04	1,0	100 ± 14	86 ± 12
<i>Wurzelgewebe</i>				
10°C	0,97	1,3	100 ± 18	51 ± 11
17°C	0,95	1,4	100 ± 10	58 ± 5
25°C	0,95	1,5	100 ± 9	83 ± 10

Die niedrigen Werte für die PASTEUR-Quotienten der Rhizomgewebe bestätigen das Vorhandensein weiterer Gärungsprozesse. Die relativ hohen ATP-Spiegel unter N₂, verglichen mit jenen unter Luft, lassen die Vermutung zu, dass die ATP-Konzentrationen nicht niedrig genug sind, um die Glykolyse über eine Aktivierung der Phosphofruktokinase stark zu erhöhen. Andererseits ist der Temperaturfaktor von einiger Bedeutung. Höhere Temperaturen können den Glykolysefluss in gewissen Grenzen erhöhen, was etwas höhere ATP-Konzentrationen im Gewebe bewirkt.

Schlussfolgerungen

Die Seebinse hat sich auf vielfältige Art und Weise an ihren limnischen Standort angepasst. Bei der Gewichtung der verschiedenen Strategien fällt die dominierende Bedeutung des Sauerstofftransports vom Spross in die Rhizome und in die Wurzeln auf. Der Transport kann im Rhizom Sauerstoffkonzentrationen aufrechterhalten, die eine aerobe Atmung gewährleisten, sofern das Rhizom genügend Halme und Halmstummel aufweist. Bei Freilandpflanzen scheint dies der Fall zu sein.

Die Sauerstoffkonzentrationen im Rhizom liegen, durch die Inaktivierung einer nicht phosphorylierenden Oxidase, in einer günstigen Grössenordnung. Die Atmungssubstrate werden optimal genutzt. Atmungssubstrate in Form von Stärke sind über das ganze Jahr ausreichend vorhanden. Sauerstoffarme, halmlose Rhizomstücke oder halmferne Wachstumszonen sind damit in der Lage, ihren Energiebedarf während längerer Zeit über Gärungsprozesse zu decken. Toxische Konzentrationen von Glykolyseendprodukten werden vermieden durch Diversifikation (Alkohol, Milchsäure und eventuell andere Substanzen) und Ausscheidung.

Auch unter Anaerobiose sind die ATP-Spiegel relativ hoch, so dass der Substratdurchfluss durch die Glykolyse nur wenig verändert wird. Die Glykolyse scheint in der Wurzel etwas stärker gefördert zu werden als im nicht wachsenden Rhizom. Hier tritt die Förderung, unter Berücksichtigung der Heterofermentation bei der Beurteilung der PASTEUR-Quotienten, nur bei höheren Temperaturen auf. Der Temperaturfaktor spielt für die Überflutungstoleranz eine nicht zu unterschätzende Rolle, falls vom Spross nicht genügend Sauerstoff angeliefert wird.

Zusammenfassung

Die Seebinse ist gut an die Überflutung der Wurzeln und Rhizome angepasst. Der Sauerstofftransport in die submersen Organe erlaubt praktisch ganzjährig eine optimale Energiegewinnung aus den Reservestoffen, da die submersen Organe auch während des Winters über Halmstummel Verbindungen zur Aussenluft besitzen. Extremsituationen können dank stoffwechselphysiologischer Anpassungen gemeistert werden.

Literatur

- ARMSTRONG, W.: Aeration in Higher Plants. *Advances in Botanical Res.*, 7, 226–332 (1980).
- BERCHTOLD, A.: Sauerstoffkonsum und ATP-Spiegel von Rhizomteilen der Flechtbinse (*Schoenoplectus lacustris* L. PALLA) unter ausgewählten Milieufaktoren. Liz. arbeit, Uni Bern (1980).
- BRÄNDLE, R.: Die Überflutungstoleranz der Seebinse (*Schoenoplectus lacustris* L. PALLA): Abhängigkeit des ATP-Spiegels und des Sauerstoffverbrauchs in Wurzel- und Rhizomgewebe von der Sauerstoffkonzentration in der Umgebung. *Flora*, 170, 20–27 (1980).
- CRAWFORD, R. M. M.: Tolerance of Anoxia and Ethanol Metabolism in Germinating Seeds. *New Phytol.*, 79, 511–517 (1977).
- CRAWFORD, R. M. M.: Biochemical and Ecological Similarities in Marsh Plants and Diving Animals. *Naturwissenschaften* 65, 194–201 (1978).
- GESSNER, F.: Hydrobotanik Bd. 2. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin (1959).
- HOOK, D. D. and CRAWFORD, R. M. M.: Plant Life in Anaerobic Environments. *Ann Arbor Science* (1978).
- HUTCHINSON, G. E.: Limnological Botany. Wiley-Interscience (1975).
- KICKHUTH, R. und TITTIZER, TH.: Makrophyten limnischer Standorte und ihr Verhalten gegenüber p-Toluolsulfonsäure im Substrat. *Angew. Botanik* 48, 195–207 (1974).
- LAMBERS, H.: Energy Metabolism in Higher Plants in Different Environments. Dissertation Uni Groningen (1979).
- SEIDEL, K.: Die Flechtbinse. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart (1955).
- SOLOMOS, T.: Cyanide-resistant Respiration in higher Plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 26, 159–186 (1975).

Adresse des Autors:

Dr. ROLAND BRÄNDLE, Lektor am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern.

