

Abb. 1
Refugium für Wiederaufer-
stehungsplanzen: Der
Inselberg Mount Niangbo
in der Elfenbeinküste.
Foto: Nikola Korte.

Fotos, sofern nicht
anders angegeben,
Stefan Porembski.



Wiederauferstehungsplanzen

Überleben an Extremstandorten

von Nikola Korte & Stefan Porembski

Sie sehen aus wie ein Büschel vertrocknetes Gras. Sie heißen beispielsweise „Rose von Jericho“ und wir kennen sie von Mittelalter- oder Weihnachtsmärkten: Pflanzen, die aussehen, als seien sie tot, und doch steckt noch erstaunlich viel Leben in ihnen. Ein paar Schluck Wasser, und sie erwachen binnen kurzer Zeit zum Leben, werden grün und falten sich auseinander. Diese „Wiederauferstehungsplanzen“ faszinieren Menschen schon seit Jahrhunderten und geben Wissenschaftlern auch heute noch viele Rätsel auf. Es gibt sie rund um den Globus, sie können bis drei Meter hoch werden und ihr Leben währt bis zu einem halben Jahrtausend.

Für die überwältigende Mehrheit der Höheren Pflanzen sind bereits Trockenperioden von mehreren Tagen tödlich. Zu groß ist der Wasserverlust, der damit verbunden ist. Nur bestimmte Pflanzenteile wie z. B. Pollen und Samen sind in der Lage, lange Trockenperioden unbeschadet zu überstehen. Es gibt jedoch Spezialisten unter den Pflanzen, die keine konstante Wasserversorgung benötigen und sogar mit Wasserverlusten von über 90 % zurecht kommen. Sie können monate- bis jahrelange Trockenperioden überstehen,

und wenn es dann regnet, wachsen sie einfach weiter. Diese Gruppe von Pflanzen wird als austrocknungstolerante Pflanzen oder Wiederauferstehungsplanzen zusammengefasst.

Austrocknungstolerante Wassertiere zuerst entdeckt

ANTONIE VAN LEEUWENHOEK war der erste Forscher, der das Phänomen der Austrocknungstoleranz im Jahre 1702 bei den Rädertierchen (Rotiferen) entdeckte (ALPERT & OLIVER 2002).

Diese winzigen Tierchen leben im Wasser, und VAN LEEUWENHOEK entdeckte ihre Fähigkeit, lange Trockenperioden zu überstehen. Rädertierchen im ausgetrockneten Zustand können binnen einer Stunde nach der Wiederbefeuchtung aktiv sein.

Ende des 19. Jahrhunderts wurden austrocknungstolerante Moose entdeckt und zu Beginn des 20. Jahrhunderts die ersten Gefäßpflanzen. Heute wissen wir, dass es unter den Moosen, Flechten, Farnen und Höheren Pflanzen zahlreiche austrocknungstolerante Arten gibt. Innerhalb der beiden Letztgenannten sind ca. 1.500 Arten austrocknungstolerant. Lediglich innerhalb der Nacktsamer (Gymnospermen), zu denen unter anderem unsere Nadelgehölze gehören, fehlen sie.

Austrocknungstoleranz: Mindestens achtfach entwickelte Innovation

Nach dem Landgang der Pflanzen vor ca. 400 Mio. Jahren haben sich verschiedene Strategien als Anpassung an Wasserknappheit herausgebildet. Hierzu gehört die Resistenz gegen Austrocknung, aber auch die Vermeidung und Toleranz von Trockenheit (LEVITT 1972). Poikilohydrie – also die Fähigkeit, lange Zeit ohne Wasserversorgung zu überleben – ist ein Toleranzmechanismus. Es wird angenommen, dass die Austrocknungstoleranz allein innerhalb der Bedecktsamer (Angiospermen) achtmal unabhängig voneinander entstanden ist (OLIVER et al. 2000). Bei der großen Mehrheit der Angiospermen sind lediglich die reproduktiven Einheiten wie Pollen und Samen austrocknungstolerant. Die kleine Gruppe der austrocknungstoleranten Gefäßpflanzen (AGPs) übersteht jedoch sogar eine nahezu komplette Austrocknung aller Organe unbeschadet.

Die der Austrocknungstoleranz zugrunde liegenden Mechanismen können sehr unterschiedlich sein: Bei Vertretern der Moose – hier ist besonders das Dach-Drehzahnmoos *Tortula ruralis* gut untersucht (BEWLEY 1995) – sind vergleichsweise einfache Mechanismen vorhanden, bei den Farnen bis hin zu den Angiospermen wird es zunehmend komplexer (s. Exkurs).

Kräuter, die der Trockenheit trotzen

Bei dem Großteil der AGPs handelt es sich um krautige Pflanzen (BARTELS 2005). Ihr Wasserleitungssystem (Xylem) ist – verglichen mit dem eines Baumes – sehr kurz. Bei

Exkurs: Wie funktioniert Austrocknungstoleranz?

• Kontrolle über die Verdunstung

Manche Wiederauferstehungsplanzen überstehen Trockenperioden, obwohl sie nicht in der Lage sind, ihren Wasserhaushalt zu kontrollieren. Das ist z. B. bei Moosen und Flechten der Fall (TOLDI et al. 2009). Demgegenüber haben Höhere Pflanzen sehr effektive Instrumente, um ihren Wasserverlust zu kontrollieren. So können sie beispielsweise die Spaltöffnungen ihrer Blätter schließen, und ihre Abschlussgewebe wie Rinde, Epidermis oder Kutikula sind wirksame Transpirationsbarrieren.

• Mit oder ohne Chlorophyll? Zwei gegensätzliche Strategien des Überlebens

Innerhalb der austrocknungstoleranten Pflanzen unterscheidet man auf der physiologischen Ebene zwischen Arten, die ihr Chlorophyll während der Austrocknung abbauen (poikilochlorophyll) und somit auch länger zur kompletten Rehydrierung benötigen und der Gruppe, die ihr Chlorophyll behält (homiochlorophyll). Die poikilochlorophylle Lebensweise wird als Schutzmechanismus gesehen, um den photosynthetischen Apparat in Habitaten mit extremer Sonneneinstrahlung während der Trockenperiode vor gravierenden Schäden zu schützen. Gleichzeitig wird angenommen, dass poikilochlorophylle Arten sehr viel länger im ausgetrockneten Zustand überdauern können als das bei vielen homiochlorophyllen Arten der Fall ist (TOLDI et al. 2009). Nach dem heutigen Stand der Wissenschaft tritt die Poikilochlorophyllie nur bei einkeimblättrigen Pflanzen auf.

• Osmotisch wirksame Stoffe – Biologisches Glas

Zucker und Zuckeralkohole sind als osmotisch wirksame Stoffe bekannt. In der Gruppe der Zucker gibt es verschiedene Formen, die im Stoffwechsel von AGPs von Bedeutung sind. Hierzu zählen unter anderem Sucrose und Trehalose. Im Verlauf der Austrocknung und Wiederbefeuchtung stabilisieren sie Proteine und Membranen (INGRAM & BARTELS 1996). Im trockenen Zustand formen viele Zucker biologisches Glas, d. h. sie härten aus und schützen Membranen, Proteine und andere Zellstrukturen vor dem Kollabieren, so dass diese ihre Funktion nach der Trockenperiode sehr schnell wieder aufnehmen können (CROWE et al. 1998; HOEKSTRA 2005).

• Antioxidantien und ein programmierter Zelltod

Im Verlauf der Austrocknung entstehen insbesondere bei homiochlorophyllen Arten freie Sauerstoffradikale, die für die Pflanzen eigentlich giftig sind und den photosynthetischen Apparat beschädigen können. Die Pflanzen produzieren deshalb spezielle Enzyme, mit denen sie die gefährlichen Radikale unschädlich machen. (LE & McQUEEN-MASON 2006).

Das schaffen die Pflanzen, indem sie spezielle Enzyme produzieren (SGHERRI et al. 1994). Dieser Mechanismus kann über einen längeren Zeitraum aufrecht erhalten werden. Im Verlaufe sehr ausgedehnter Trockenperioden kann der Vorrat an Enzymen, die die freien Sauerstoffradikale unschädlich machen, verbraucht werden. Dann

weiter auf S. 16 ▶



Abb. 2
Parallele Blattnervatur
der dikotylen Wieder-
aufstehungsplanze
Myrothamnus moschatus
(Myrothamnaceae).
Foto: Nikola Korte.



◀ Abb. 3/4
Oben: *Microdracoides squamosus* im ausgetrockneten Zustand.

Unten: *Velamen radicum*.

beginnender Trockenheit reißt der Wasserstrom innerhalb der Wasserleitungsbahnen entsprechend später ab. Bei einer erneuten Wasserversorgung ist das Xylem schnell wieder mit Wasser gefüllt und intakt, so dass die Pflanze die Photosynthese und somit ihr Wachstum schneller wieder aufnehmen kann.

Anatomie der austrocknungstoleranten Gefäßpflanzen

• Faltbare Blätter dank paralleler Nervatur

Es sind fast ausschließlich Arten mit paralleler Blattnervatur, die sich im Laufe der Evolution zu austrocknungstoleranten Pflanzen entwickelt haben. In der Regel handelt es sich dabei um einkeimblättrige Pflanzen, so genannte Monokotyle. Die parallele Anordnung ihrer Leitbündel hat einen entscheidenden Vorteil: Die Blätter können entlang der Nervatur gefaltet werden. Bei Gräsern geht das besonders gut. Mit diesem Falt-Trick verkleinert sich die der Sonnenstrahlung ausgesetzte Blattoberfläche erheblich. Die Verdunstungsrate sinkt, und zudem sind auch innere Blattstrukturen vor Strahlung geschützt. Der Falt-Mechanismus wird durch große, lichtdurchlässige Zellen oberhalb der Mittelrippe hervorgerufen, die bei zunehmender Austrocknung aufgrund des Wasserverlustes in sich zusammenfallen, so dass sich das Blatt zusammenklappt. Sobald die Trockenphase vorbei ist füllen sie sich wieder mit Wasser, und das Blatt entfaltet sich erneut. Die parallele Nervatur ist ein so entscheidender Vorteil, dass sogar zweikeimblättrige Arten – normalerweise mit netzartiger Nervatur – sie entwickelt haben (Abb. 2).

Neben dem Auftreten eingesenkter, nur mit Hilfe des Mikroskopes sichtbarer Spaltöffnungen ist das Vorkommen von Haaren (Trichomen) auf der Blattoberfläche ebenfalls als Transpirationsschutz zu sehen. Während bei einigen Arten Trichome durchaus der Wasseraufnahme dienen (UPHOF & HUMMEL 1962), ist dies zumindest bei den AGPs innerhalb der Sauergräser (Cyperaceae) nicht der Fall (persönliche Beobachtung).

Weiterhin sind auf der Blattoberfläche von *Afrotrilepis pilosa* höckerartige Erhebungen zu erkennen. Diese verlaufen lediglich oberhalb der Leitbündel, so dass dort mehr Strahlung reflektiert und die Erwärmung der Blattoberfläche vermindert wird. Dadurch wird die Transpiration ebenfalls verringert.

◀ Fortsetzung von Seite 15

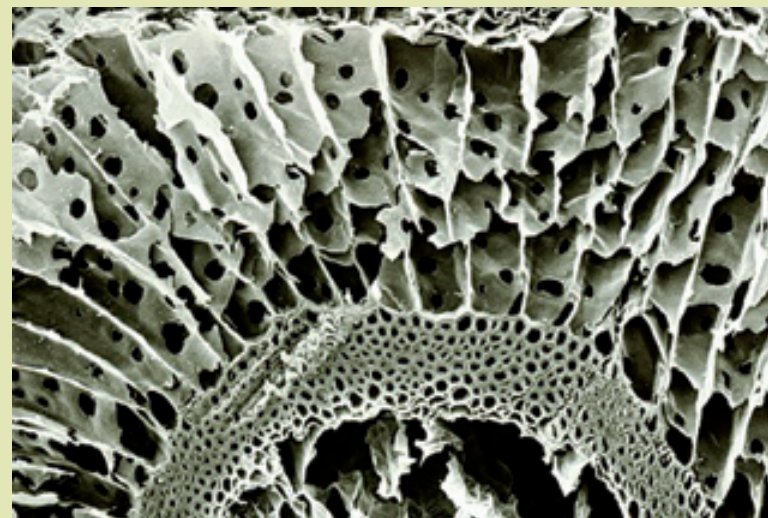
kann es zum programmierten Zelltod kommen: Wenn eine Zelle so stark geschädigt wird, dass der Schaden nicht mehr zu reparieren ist, wird diese unnötige Zelle gezielt von der Pflanze selbst abgestoßen. Sind zu viele Zellen betroffen, kann die ganze Pflanze absterben (KRANNER & BIRTIC 2005).

• Pflanzenhormone „schalten“ die Trockenresistenz ein und aus

Das Pflanzenhormon Abscisinsäure (ABA) spielt bei vielen Pflanzen in Stresssituationen wie z. B. Kälte-, Wasser- und Salzstress eine zentrale Rolle (LE & McQUEEN-MASON 2006). Auch Wiederaufstehungspflanzen produzieren es, um ihre Trockentoleranz „einzuschalten“ (GAFF 1981, BARTELS et al. 1990, SCHILLER et al. 1997). Bei beginnender Wasserknappheit steigt die ABA-Konzentration stark an; womit die Resistenz der Pflanze gegenüber Trockenheit steigt (BECKETT et al. 2000, HIMMELBACH et al. 2003).

• Proteine stabilisieren die Zellwände

Auch Proteine sind am Phänomen der Austrocknungstoleranz beteiligt. Hierzu zählen etwa LEA-Proteine (late embryogenesis proteins), die nicht nur bei physiologischem Stress, sondern auch in späteren Phasen der Embryonalentwicklung von Bedeutung sind (BARTELS 2005). Sie dienen dem Schutz und der Stabilisierung von Zellorganellen, anderen Proteinen und Zellmembranen im ausgetrockneten Zustand.



Auffällig an der Blattanatomie vieler Gräser ist die stark ausgebildete Sklerenchymschicht um die Leitbündel. Sie verleiht dem Blatt Stabilität und sorgt dafür, dass die Leitbündel während der ausgetrockneten Phase nicht kollabieren.

Ein weiterer Unterschied zu nicht-austrocknungstoleranten Arten besteht in unterschiedlichen Zellwandbestandteilen. Durch höhere Anteile von Glukose in den Hemizellulosen der Zellwände z. B. sind diese weniger starr und im ausgetrockneten Zustand leichter zu falten. Nach einer Rehydrierung erlangen die Zellwände rasch ihre ursprüngliche Form zurück, die Wasserversorgung funktioniert wieder, und der Stoffwechsel kann sehr schnell wieder aufgenommen werden (VICRÉ et al. 2004, HEDDERSON et al. 2009).

• Wurzeln wie ein Schwamm

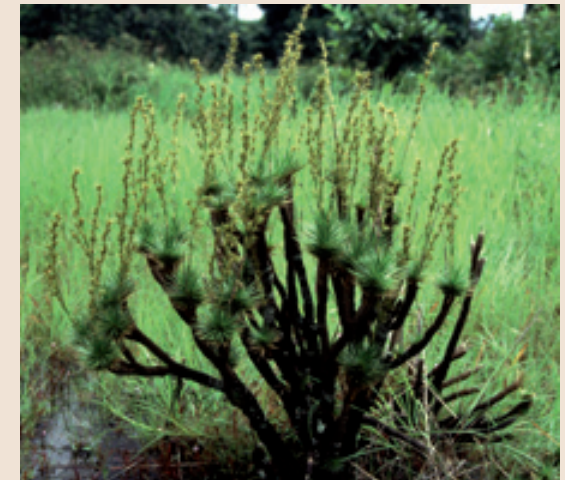
Die Wurzeln einiger austrocknungstoleranter Arten innerhalb der Cyperaceae, Velloziaceae und Boryaceae besitzen eine bemerkenswerte Anpassung, die ansonsten fast nur bei den Luftwurzeln der Orchidaceae und Araceae auftritt. Es handelt sich um ein *Velamen radicum*, eine ein- bis mehrlagige Zellschicht, die durch ihre spezielle Zellstruktur wie ein Schwamm funktioniert (Abb. 4). So können bereits geringe Wassermengen effektiv aufgenommen werden (POREMBSKI & BARTHOLOTT 1995).

• Stamm zum Schutz gegen Feuer

Bestimmte AGPs wie z. B. *Afrotrilepis pilosa*, *Microdracoides squamosus* und *Xerophyta* sp. bilden Stämme, die mehr als drei Meter hoch werden, was für Sauergräser (Cyperaceae) ungewöhnlich ist (vgl. Abb. 3, 5 u. 7). Der Stamm wird von sprossbürtigen Wurzeln und Blattresten gebildet. Sie liegen so dicht nebeneinander, dass sie die Pflanze sogar eine Zeitlang vor einem Feuer schützen und so einem rapiden Wasserverlust vorbeugen. Der zentrale, lebende Teil des Stammes ist sehr klein und versorgt den Blattschopf mit Wasser und Nährstoffen.

Die Vermehrung der austrocknungstoleranten Gefäßpflanzen

AGPs vermehren sich sowohl sexuell durch Samen als auch asexuell durch die Bildung von Ausläufern. *Afrotrilepis pilosa* und *Microdracoides squamosus* bilden durch ihre Ausläufer ausgedehnte, monodominante Matten. Auf diese Weise können die Pflanzen – wenn sie erst einmal



◀ Abb. 5
Microdracoides squamosus kann bis zu 1,80 m hoch werden.



◀ Abb. 6
Matten von *Afrotrilepis pilosa* bedecken diesen Felshang.



◀ Abb. 7
Feuer hat dieses Exemplar von *Afrotrilepis pilosa* stark geschädigt. Und trotzdem sprießt aus dem verkohlten Stämmchen wieder frisches Grün.



Abb. 8
Borya constricta bei guter
 Wasserversorgung.

Wachstum zur Verfügung steht. An gewöhnlichen Standorten sind die Wiederaufstehungspflanzen deshalb nicht besonders konkurrenzstark. Sie sind Spezialisten für Extremstandorte, die periodisch trocken sind und von nicht-austrocknungstoleranten Pflanzen nicht besiedelt werden können.

Extremstandorte sind der Lebensraum

Eine große Vielfalt von poikilohydrinen Pflanzen kommt beispielsweise auf Inselbergen vor (POREMBSKI & BARTHOLOTT 2000). Dies sind Granit- oder Gneismonolithe, die sich abrupt über ihre Umgebung erheben. Inselberge sind schwerpunktmäßig in den Tropen verbreitet (Abb. 1) und ihre Erscheinungsform ist sehr vielfältig (CAMPBELL 1997, BREMER & SANDER 2000). Insbesondere temporär gefüllte Wasserlöcher, Felsspalten oder leicht abschüssige Felshänge dienen hier als Siedlungsstelle für Pflanzen.

Im Gegensatz zu anderen Pflanzen überdauern AGPs die Trockenperioden nicht als Same oder Frucht. Da die Wasserversorgung auf Inselbergen sehr unregelmäßig ist, wäre es vermutlich zu riskant, auf eine solche Strategie zu setzen; vor allem deshalb, weil die Aussicht, ein neues

ein geeignetes Gelände besiedelt haben – eine große Population aufbauen und das Habitat auf großer Fläche besiedeln (BIEDINGER et al. 2000). Anatomie und Morphologie der Früchte lassen darauf schließen, dass sie mit dem Wind verbreitet werden. Über den „Keimerfolg“ ist jedoch nichts bekannt (POREMBSKI 2000).

Langsames Wachstum spart Energie

Sehr langsames Wachstum ist ein weiteres Charakteristikum austrocknungstoleranter Pflanzen. Man kann das als einen energetischen Kompromiss sehen, weil die Austrocknungstoleranz sehr viel Energie kostet, die dann nicht mehr für das



Abb. 9
Borya constricta im
 ausgetrockneten Zustand.
 Auffällig ist die Orange-
 färbung der Blätter, die sich
 während der Austrocknung
 herausbildet.



Abb. 10
 Eine kleine Insel von
 Vellozien auf einem süd-
 amerikanischen Inselberg.

Habitat besiedeln zu können viel unwahrscheinlicher ist, als im vegetativen Zustand zu überdauern.

Ökonomische Bedeutung – Das Trockenresistenz-Gen für die Ernährung der Welt

Wiederaufstehungspflanzen sind nicht nur für den Botaniker von Interesse. Die molekularbiologische Entschlüsselung der Austrocknungstoleranz verfolgt nicht nur ein wissenschaftliches, sondern ebenso ein agroökonomisches Ziel (GAFF & ELLIS 1974). Im Zuge des projizierten Klimawandels werden sich in vielen Teilen der Erde die Dürreperioden verstärken und somit die landwirtschaftlichen Erträge sinken. Das gilt nicht nur für Regionen Afrikas wie z.B. die Sahelzone, die bereits heute aufgrund der Trockenheit eine niedrige landwirtschaftliche Produktivität haben. Ebenso betroffen sind auch die Anbauflächen des Mittleren Westens der USA, Brasilien, China und die großen Agrarnationen Europas. Gleichzeitig wächst die Weltbevölkerung unaufhaltsam, was eine höhere Produktivität der Anbauflächen notwendig macht. Wasser ist bereits heute eine limitierende Ressource (PIMENTEL et al. 1997, JACKSON et al. 2001), so dass in vielen Gebieten der Anbau von Nutz-

pflanzen nur noch durch staatliche Subventionen aufrecht erhalten werden kann. Vor diesem Hintergrund könnte die genetische Übertragung der Trockentoleranz auf heutige Nutzpflanzen eine große Bedeutung gewinnen.

Nicht das Gen, sondern die Aktivierung des Gens entscheidet

Es gibt bereits Forscherteams, die sich auf die Suche gemacht haben nach dem Gen, das für die Austrocknungstoleranz der Pflanzen verantwortlich ist. Sie machten jüngst eine erstaunliche Entdeckung: Die genetische Struktur vieler austrocknungstoleranter Arten unterscheidet sich kaum von

Abb. 11/12
 Links: Eine kleine ausge-
 trocknete Matte von
Trilepis ihotzkiana.

Rechts: Bulte der Gattung
Trilepis. Die Ähnlichkeit
 zu der westafrikanischen
 Gattung *Afrotrilepis* ist sehr
 auffällig.





Exkurs: Weltweite Verbreitung der AGPs

Austrocknungstolerante Gefäßpflanzen sind – bis auf die Antarktis – auf allen Kontinenten anzutreffen. Im Folgenden wird eine kleine Übersicht über ihre weltweite Verbreitung gegeben.

• Afrika und Madagaskar

In ganz Westafrika ist *Afrotrilepis pilosa* (Cyperaceae, Sauergräser) vertreten (Abb. 6 u. 7). Es formt die auf Inselbergen typischen Matten, oft in Verbindung mit *Microdracoides squamosus*, ebenfalls eine Cyperaceae (Abb. 3 u. 5). Diese hingegen tritt nur in Sierra Leone und Guinea und weiter südlich in Nigeria und Kamerun auf. Im östlichen Afrika und Madagaskar besiedelt die Art *Coleochloa setifera* diese Nische. Als Begleitflora dieser Matten treten verschiedene Arten der Gattung *Xerophyta* und *Myrothamnus moschata* auf, teilweise werden sie auch von Farnen der Gattung *Selaginella* gebildet. Eine der sehr seltenen zweikeimblättrigen Wiederauferstehungspflanzen, die Art *Myrothamnus flabellifolius*, kommt im südlichen Afrika sehr häufig vor. Ursprünglich vor allem als Heilpflanze bekannt, ist sie inzwischen eines der begehrtesten Forschungsobjekte, vor allem im Hinblick auf ihre zellulären und molekularen Mechanismen der Austrocknungstoleranz (SHERWIN & FARRANT 1996, SHERWIN et al. 1998, MOORE et al. 2005).

Großes wissenschaftliches Interesse gilt auch den Rachenblütlerverwandten *Craterostigma plantagineum* und *Lindernia intrepidus* (= *Chamaegigas intrepidus*) (SCHILLER et al. 1997, BARTELS 2005, HEDDERSON et al. 2009). Erstere besiedelt temporär gefüllte Wasserlöcher auf Inselbergen im südwestlichen Afrika (Abb. 14). Eine weitere Art ist *Lindernia yaundensis*, die

nur in Regenwaldregionen Kameruns zu finden ist (RAYNAL 1966). Eine Besonderheit innerhalb der AGPs ist der Farn *Mohria caffrorum*. Anscheinend besitzt er nur während der Trockenperiode, wenn die Austrocknungstoleranz ein Vorteil gegenüber anderen Pflanzen am Standort ist, diese Fähigkeit. Exemplaren von *M. caffrorum*, die während der Regenzeit am selben Standort gesammelt wurden, fehlt hingegen die Austrocknungstoleranz (FARRANT et al. 2007).

• Australien

Auch in Australien dienen Inselberge vielen austrocknungstoleranten Arten als Lebensraum. Sie befinden sich im Südwesten des Kontinents.

Viele Arten, insbesondere in den Gattungen *Tripogon* (Poaceae, Süßgräser) und *Fimbristylis* (Cyperaceae, Sauergräser) gelten als erste Besiedler von Felshängen (GAFF & LATZ 1978). Allerdings fehlen die für West- und Ostafrika typischen Monokotylenmatten (POREMBSKI et al. 1997). Die meisten austrocknungstoleranten Pflanzen in Australien sind Arten der Farnattung *Cheilanthes* und einkeimblättrige Pflanzen. Die einzige zweikeimblättrige Wiederauferstehungspflanze Australiens ist *Boea hygroskopica* (GAFF & LATZ 1978).

Wichtige Vertreter innerhalb der Einkeimblättrigen sind Arten der Gattung *Borya* (Boryaceae) (Abb. 8 u. 9). Im Verlauf der Austrocknung nehmen die Blätter eine Orangefärbung an, werden nach erneutem Niederschlag aber innerhalb eines Tages wieder vollständig grün (HOPPER 2000). Innerhalb der Süßgräser kommt die Gattung *Micraira* sehr häufig vor.

• Südamerika

Die größte Vielfalt an Wiederauferstehungspflanzen gibt es im Südosten Brasiliens, im Bundesstaat Minas Gerais. Die Flora ist der in West- und Ostafrika sehr ähnlich. Hier werden Matten vorwiegend von Vertretern der Velloziaceae (Baumliliengewächse) gebildet, aber auch von der Gattung *Trilepis*, deren wichtigster Vertreter *T. ihotzkiana* ist (RAGHOENANDAN 2000; Abb. 10–13 u. 16).

Die Gattungen *Vellozia*, *Barbacenia*, *Barbaceniopsis* und *Xerophyta* bilden baumartige Stämme, ähnlich denen von *Afrotrilepis* und *Microdracoides* (POREMBSKI et al. 1997). Auch die bereits erwähnte Gattung *Tripogon* ist hier anzutreffen und die weltweit in den Tropen verbreitete *Microchloa indica*.

Die Anzahl austrocknungstoleranter Farne ist sehr hoch. Am bekanntesten ist *Selaginella lepidophylla* (Unechte Rose von Jericho, dennoch ein echter homoiohydrer Farn!). Sie wird oft auf Weihnachtsmärkten als „Echte Rose von Jericho“ verkauft. Diese Plagiare kommen meist aus Mittelamerika, die Echte Rose von Jericho (*Anastatica hierochuntica*) gehört hingegen zur Familie der Kreuzblütler (Brassicaceae) und stammt aus Nordafrika. Sie ist einjährig und damit keine echte Wiederauferstehungspflanze.

• Nordamerika

Das Vorkommen von Wiederauferstehungspflanzen in Nordamerika (USA) beschränkt sich vorwiegend auf die Südstaaten der USA. Hier sind vor allem Farne der Gattung *Selaginella* von Bedeutung, aber auch *Isoetes melanospora* auf Inselbergen in Georgia (WYATT & ALLISON 2000; Abb. 15).

Abb. 13
Eine Matte von *Barbacenia purpurea*.

Abb. 14/15
Links: *Craterostigma plantagineum*. Rechts: *Isoetes melanospora*.

Abb. 16
Barbacenia purpurea (Velloziaceae) in Blüte.



Abb. 17
Die Orchidee *Polystachya microbambusa* in einer *Afrotrilepis pilosa*-Matte.
Foto: Nikola Korte.



jener der nicht-austrocknungstoleranten (TOLDI et al. 2009). Man vermutet nun, dass das Geheimnis der Wiederaufstehungspflanzen nicht in den Genen selbst, sondern in der unterschiedlichen Aktivierung der Gene liegt.

Trockenresistenz versus Biomasse

Ein grundsätzliches Problem ist jedoch, dass die Fähigkeit zur Austrocknungstoleranz mit einer sehr geringen Wachstumsrate und somit Biomasseproduktion einhergeht (BONARDI 1966, ALPERT 2006). Dies erschwert die genetische Manipulation des pflanzlichen Stoffwechsels zusätzlich. Zudem zeigen die Ergebnisse vieler Studien (HOLMSTRÖM et al. 1996, ROMERO et al. 1997), dass die Auswirkungen einer genetischen Manipulation sehr komplex und nicht immer kalkulierbar sind. So konnte in einigen Versuchen zwar eine erhöhte Trockentoleranz erzeugt werden; es kam gleichzeitig jedoch zu morphologischen Deformationen.

Abb. 18
Nahaufnahme der Orchidee *Polystachya microbambusa*.
Foto: Nikola Korte.



Es wird mehr und mehr deutlich, dass es in der Theorie zwar vielversprechende Ansätze gibt, in der Praxis müssen sich diese jedoch noch bewähren. Eine Übertragung der Trockentoleranz auf nicht-austrocknungstolerante Pflanzen wird nicht allein durch die genetische Manipulation einer stoffwechselwirksamen Komponente zu realisieren sein, sondern nur durch eine geschickte Kombination mehrerer Faktoren. So reicht es in den allermeisten Fällen nicht aus, nur die Konzentration bestimmter Zucker zu erhöhen; auch der Proteinstoffwechsel und andere Faktoren, die das Überleben bei Austrocknung begünstigen (s. Exkurs auf Seite 20), müssen „angekurbelt“ werden (CHEN & MURATA 2002).

Gefährdete Lebensräume – gefährdete Spezialisten

Ein wichtiger Schritt zur Erhaltung von Wiederaufstehungspflanzen ist der Schutz Ihrer Lebensräume, der Inselberge. Sie dienen darüber hinaus nicht nur austrocknungstoleranten Arten als Refugium, sondern beherbergen – insbesondere in den Tropen – auch andere trocken-adaptierten Arten (SZARZYNSKI 2000). Bereits während des Pleistozäns waren Inselberge vermutlich Rückzugsräume für viele Arten (POREMSKI & BARTHOLOTT 2000, BURKE 2003) und boten Standortbedingungen, die sonst eher in trockenen Savannen zu finden sind (BURKE 2003).

Die Lebensräume auf den Inselbergen sind beispielsweise durch intensive Viehhaltung und immer häufiger auftretende Feuer gefährdet, die von ortsansässigen Bauern gelegt wurden. Mit dem so genannten „Slash-and-burn“-Verfahren werden die Ackerflächen systematisch abgebrannt, um die Stickstoffmineralisierung der Felder zu verbessern. Wiederaufstehungspflanzen sind zwar an sporadisch auftretende Feuer angepasst, doch ihre Konkurrenzfähigkeit gegenüber anderen Arten leidet. Damit haben Pflanzen der umliegenden Plantagen (z. B. *Ananas comosus*) die Möglichkeit, sich auf großer Fläche auszubreiten und die Wiederaufstehungspflanzen an ihren natürlichen Standorten zu verdrängen. Auch Orchideen (z. B. *Polystachya microbambusa*), die als Aufsitzerpflanze auf *Afrotrilepis pilosa* wächst; Abb. 17 u. 18) fallen diesen Feuern zum Opfer, da sie über keine ausreichenden Schutzmechanismen verfügen.

Auch Tourismus im Übermaß gefährdet die Flora auf den Inselbergen. Beispiele hierfür sind der Zuckerhut in Rio de Janeiro oder der Stone Mountain in Atlanta (Georgia, USA).

Dramatisch ist die Situation dort, wo Inselberge als Steinbruch genutzt werden. Ist der Granit, aus dem sie häufig bestehen, erst einmal abgebaut, so ist der Lebensraum für Wiederaufstehungspflanzen unwiederbringlich verloren (SEINE 2000).

Beklagenswert ist, dass bislang keine Vorschriften zum Schutz der Inselberge existieren (MEIRELLES et al. 1999). Sie müssen umgehend erarbeitet und erlassen werden, damit die vielfältige Flora und die genetischen Ressourcen erhalten bleiben.

Schriften

- ALPERT, P. (2006): Constraints of tolerance: why are desiccation-tolerant organisms so small or rare? – *The Journal of Experimental Biology*, **209**: 1575–1584. ALPERT, P. & OLIVER, M. (2002): Drying without dying. – In: BLACK, M. & PRITCHARD, H. W. (Hrsg.): *Desiccation and survival in plants: drying without dying*, S. 3–45. – Wallingford (CAB International). BARTELS, D. (2005): Desiccation tolerance studied in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. – *Integrative and Comparative Biology*, **45**: 696–701. BARTELS, D., SCHNEIDER, K., TERSTAPPEN, G., PIATKOWSKI, D., SALAMINI, F. (1990): Molecular cloning of abscisic acid-modulated genes which are induced during desiccation of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. – *Planta*, **181**: 27–34. BECKETT, R. P., CSINTALAN, Z., TUBA, Z. (2000): ABA treatment increases both the desiccation tolerance of photosynthesis, and nonphotochemical quenching in the moss *Atrichum undulatum*. – *Plant Ecology*, **151**: 65–71. BEWLEY, J. D. (1995): Physiological aspects of desiccation tolerance – a retrospect. – *International Journal of Plant Sciences*, **156**: 393–403. BIEDINGER, N., POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (2000): Vascular plants on inselbergs: vegetative and reproductive strategies. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in temperate and tropical regions*, S. 117–142. – Springer-Verlag, Berlin. BREMER, H. & SANDER, H. (2000): Inselbergs: geomorphology and geocology. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 7–36. – Springer, Berlin. BURKE, A. (2003): Inselbergs in a changing world – global trends. – *Diversity & Distributions*, **9**: 375–383. CAMPBELL, E. M. (1997): Granite landforms. – In: WITHERS, P. & HOPPER, S. (Hrsg.): *Granite outcrops symposium*. – *J. Roy. Soc. West. Austr.*, **80**: 101–112. Welshpool. CROWE, J. H., CARPENTER, J. F., CROWE, L. M. (1998): The role of vitrification in anhydrobiosis. – *Annual Review of Physiology*, **60**: 73–103. FARRANT, J. M., WISWEDEL, S., STOWEL, C. & LEHNER, A. (2007): Desiccation tolerance is switched on and off in the resurrection fern *Morhelia caffrorum*. – *South Afric. J. Bot.*, **73**: 483–484. GAFF, D. F. (1981): The biology of resurrection plants. – In: PATE, J. S. & MCCOMB, A. J. (Hrsg.): *The biology of Australian plants*, S. 114–146. – University of Western Australia Perth. GAFF, D. F. & ELLIS, R. P. (1974): Southern African grasses with foliage that revives after dehydration. – *Bothalia*, **11**: 305–308. GAFF, D. F. & LATZ, P. K. (1978): The occurrence of resurrection plants in the Australian flora. – *Australian J. Bot.*, **26**: 485–492. HEDDERSON, N., BALSAMO, R. A., COOPER, K. & FARRANT, J. M. (2009): Leaf tensile properties of resurrection plants differ among species in their response to drying. – *South Afric. J. Bot.*, **75**: 8–16. HIMMELBACH, A., YANG, Y., GRILL, E. (2003): Relay and control of abscisic acid signaling. – *Current Opinion in Plant Biology*, **6**: 470–479. HOEKSTRA, F. A. (2005): Differential longevities in desiccated anhydrobiotic plant systems. – *Integrative and Comparative Biology*, **45**: 725–733. HOPPER, S. D. (2000): Floristics of Australian granitoid inselberg vegetation. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 391–408. – Springer, Berlin. INGRAM, J., BARTELS, D. (1996): The molecular basis of dehydration tolerance in plants. – *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **47**: 377–403. JACKSON, R. B., CARPENTER, S. R., DAHM, C. N., MCKNIGHT, D. M., NAIMAN, R. J., POSTEL, S. L., RUNNING, S. W. (2001): Water in a changing world. – *Ecol. Applic.*, **11**: 1027–1045. KRANNER, I. & BIRTC, S. (2005): A modulating role for antioxidants in desiccation tolerance. – *Integrative and Comparative Biology*, **45**: 734–740. LE, T. N. & McQUEEN-MASON, S. J. (2006): Desiccation-tolerant plants in dry environments. – *Reviews in Environmental Science & Biotechnology*, **5**: 269–279. LEVITT, J. (1972): Responses of plants to environmental stresses. – 698 S.; Acad. Press, New York. MEIRELLES, S. T., PIVELLO, V. R. & JOLY, C. A. (1999): The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. – *Environm. Conserv.*, **26**: 10–20. MOORE, J. P., FARRANT, J. M., LINDSEY, G. G. & BRANDT, W. F. (2005): The South African and Namibian populations of the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius* are genetically distinct and display variation in their galloylquinic acid composition. – *J. Chem. Ecol.*, **31**: 2823–2834. OLIVER, M. J., TUBA, Z. & MISHLER, B. D. (2000): The evolution of vegetative desiccation tolerance in land plants. – *Plant Ecology*, **151**: 85–100. PIMENTEL, D., HOUSER, J., PREISS, E., WHITE, O., FANG, H., MESNICK, L., BARSKY, T., TARICHE, S., SCHRECK, J. & SHARON, A. (1997): Water resources: agriculture, the environment, and society. – *BioScience*, **47**: 97–106. POREMSKI, S. (2000): Islands on islands: habitats on inselbergs. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in temperate and tropical regions*, S. 49–68. – Springer, Berlin. POREMSKI, S. (2004): Epiphytic orchids on arborescent Velloziaceae and Cyperaceae: extremes of phorophyte specialisation. – *Nordic Journal of Botany*, **23**: 505–512. POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (1995): On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. – *Nordic J. Bot.*, **15**: 625–629. POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.) (2000): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*. – *Ecological Studies* 146, 524 S. – Springer, Berlin. POREMSKI, S., SEINE, R. & BARTHOLOTT, W. (1997): Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. – *J. Roy. Soc. West. Austr.*, **80**: 193–199. RAGHODENANDAN, U. P. D. (2000): The Guianas (Guyana, Suriname, French Guiana). – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 315–338. – Springer, Berlin. RAYNAL, A. (1966): Une scrophulariacée camerounaise peu connue: *Ilysanthes yaundensis* S. MOORE. – *Adansonia NS*, **6**: 281–287. SCHILLER, P., HEILMEIER, H., HARTUNG, W. (1997): Abscisic acid (ABA) relations in the aquatic resurrection plant *Chamaeigas intrepidus* under naturally fluctuating environmental conditions. – *New Phytologist*, **136**: 603–611. SEINE, R. (2000): Human dimensions and conservation. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 493–506. – Springer, Berlin. SGHERRI, M., LUISA, C., LOGGINI, B., PUJIGA, S. & NAVARI-IZZO, F. (1994): Antioxidant system in *Sporobolus stapfi-anus*: changes in response to desiccation and rehydration. – *Phytochemistry*, **35**: 561–565. SHERWIN, H. W. & FARRANT, J. M. (1996): Differences in rehydration of three desiccation-tolerant angiosperm species. – *Annals Bot.*, **78**: 703–710. SHERWIN, H. W., PAMMENTER, N. W., FEBRUARY, E., WILLIGEN VANDER, C., FARRANT, J. M. (1998): Xylem hydraulic characteristics, water relations and wood anatomy of the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius* Welw. – *Annals Bot.*, **81**: 567–575. SZARZYNSKI, J. (2000): Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 37–48. – Springer, Berlin. TOLDI, O., TUBA, Z. & SCOTT, P. (2009): Vegetative desiccation tolerance: is it a goldmine for bioengineering crops? – *Plant Science*, **176**: 187–199. UPHOF, J. C. T. & HUMMEL, K. (1962): *Plant hairs*. S. 1–292; Gebr. Borntraeger, Berlin. VICÉ, M., LEROUXEL, O., FARRANT, J., LEROUJÉ, P. & DRIQUICH, A. (2004): Composition and desiccation-induced alterations of the cell wall in the resurrection plant *Craterostigma wilmsii*. – *Physiologia Plantarum*, **120**: 229–239. WYATT, R. & ALLISON, J. R. (2000): Flora and vegetation of granite outcrops in the Southeastern United States. – In: POREMSKI, S. & BARTHOLOTT, W. (Hrsg.): *Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, S. 1–524; Springer, Berlin.

Verfasser

Nikola Korte
Prof. Dr. Stefan Poremski
Institut für Biowissenschaften
Allgemeine und Spezielle Botanik
Wismarsche Str. 8
D-18051 Rostock