

Vegetation



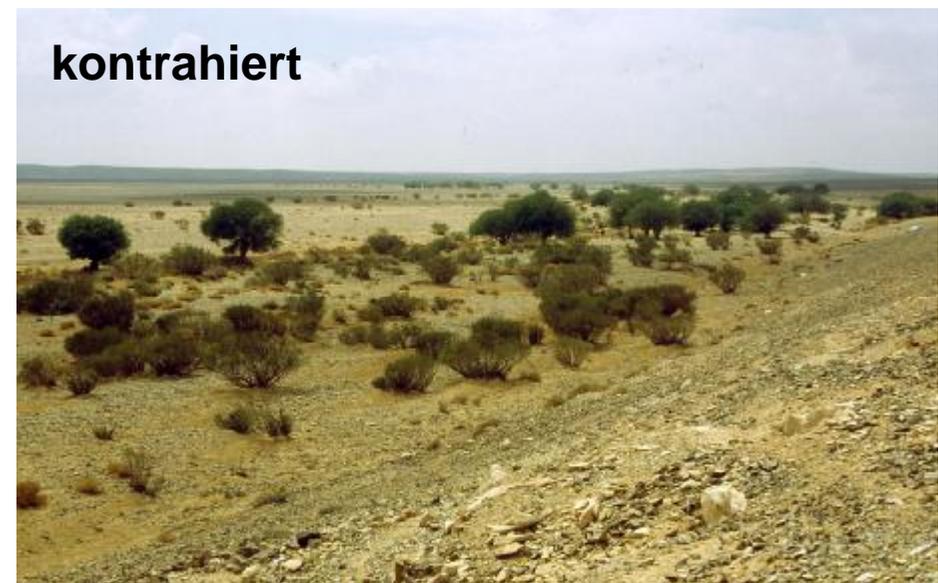
Merkmale der Vegetationsverteilung in der Wüste

Ausbildung der Vegetationsdecke ist linear von der Niederschlagsmenge abhängig:

>100 mm/Jahr → diffuse Vegetationsverteilung

<100 mm/Jahr → kontrahierte Vegetationsverteilung

(entlang von Wadis mit Grundwasseranschluß, Quellaustritten oder in Dünentälern)



Öko- Morpho- Physiologische Charakterisierung

Xerophyten: angepasst an Lebensräume mit geringer Wasserversorgung, anatomische und morphologische Vorrichtungen unglaublich vielfältig und hoch spezialisiert.

Mesophyten: fließende Übergänge zu dem Xerophyten, aber nicht so hoch spezialisiert

Xeromorphe: spezielle Strukturen zur Einschränkung der Transpiration, vielfach im mediterranen Klima mit geringen Niederschlagssummen im Sommer.

Hydrophyten: keine Anpassungen an Austrocknen oder Reduzierung der Transpiration

Lebensbedingungen von Wüstenpflanzen

limitierende Faktoren:

starker Strahlungseinfluss und Temp.wechsel Tag/Nacht

Aridität und Evaporation

Wassermangel

Niederschlagsverteilung unregelmäßig (lokal, zeitlich)

daher Wurzelkonkurrenz und disjunkte/kontrahierte Veget.

Wind (austrocknend, scherende Kräfte)

lokal Bodenchemismus (NaCl, Na₂SO₄)

Bodenstruktur

Boden mineralienreich, aber nährstoffarm

Essentielle Standortparameter

Wasser: Hauptkomponente im Protoplasma und in den Geweben, Nährstofftransport innerhalb der Pflanze und zwischen Pflanze und Umgebung, bedeutende Rolle bei der Photosynthese, Transpiration zur Kühlung der Oberfläche

Temperatur: steuert die physiologische Aktivität, Sukkulente an sehr hohe Temp. bis 60/65°C angepasst ohne Schädigung der Proteine und Enzyme durch Einlagerung organ. Säuren (hoher Wassergehalt verdünnt diese zum Selbstschutz)

Salz: Aufnahme von salzhaltigem Wasser bei Halophyten verhindert unkontrollierten Eintritt von Salz in das Gewebe

ökologische Typen der Wüstenpflanzen in der Auseinandersetzung mit Dürreperioden (nach WALTER)

ökologischer Typus	überdauernde Teile
ephemere Annuelle →	nur Samen im latenten Zustand
ephemere Geophyten →	nur unterirdische Speicherorgane
poikilohydre Arten →	ganze Pfl. im latenten Lebenszustand
malakophylle Xerophyten →	ganze Pfl., Reduktion der Fläche
sklerophylle Xerophyten →	ganze Pfl. unverändert
stenohydre Xerophyten →	ganze Pfl., Blätter vertrocknen
Sukkulente →	ganze Pfl., mit Wasserspeicherorganen

Anpassungsmechanismen

Blätter:

- *) Verkleinerung bis Reduktion und Funktionsübernahme durch Zweige oder Stamm (Rutensträucher)
- *) häufig größere Winterblätter und kl. Sommerblätter mit geringerer Transpiration oder sommerlicher Blattwurf
- *) Mechanismen zum Falten und Einrollen
- *) erhöhte Dichte des Geäders (Vaskularisation) daher rascher Ausgleich im Blattgewebe bei Wasserverlust
- *) verdickte Cuticula, oft Wachs-, Salzbelag oder verstärkte Behaarung bei Sommerblättern (Hitze-, Transpirationsschutz)
- *) Ausbildung wasserspeichernder Gewebe
- *) CAM-Metabolismus (Crassulaceae), oft Wechsel zu C₃



Fabaceae „Rtam“ *Raetama retam*



Asclepiadaceae
Leptodenia pyrotechnica

Rutensträucher 1



Chenopodiaceae „Saxaul“
Haloxylon persicum



Polygonaceae
Calligonum comosum



Fouquieriaceae „Ocotillo“
Fouquieria splendens



Asteraceae, *Launea arborescens*

Rutensträucher 2

Blätter zu Dornen reduziert,
z.T. mit sehr giftigem
Milchsaft als Fraßschutz
Habitus eines Kugelbusches
(mikroklimatisch begünstigt)



Apiaceae, *Zilla spinosa*



Zweige, Stamm:

- *) „Stammassimilante“ Arten ohne, selten mit kurzlebigen Frühlings-Blättern
- *) dicke Epidermis mit tief eingesenkten Stomatas und Haar-kranz (Absenkung der Transpiration)
- *) Epidermiszellen können Wasser speichern (maximal bei Kakteen und Euphorbiaceen, Wasser-Versorgung kann bis zu einem

Verbreitung:

- *) umfangreiche Samenbanken bei Annuellen in bis 5 m Entfernung um die Mutterpflanze oder portionsweise Abgabe (*Anastatica hierochuntica*) über längere Zeit
- *) verschiedene Samentypen in einer Frucht

Tricks der Annuellen



Fortpflanzung vorrangig, Wachstum später

Samenverteilung fallweise bei Regen

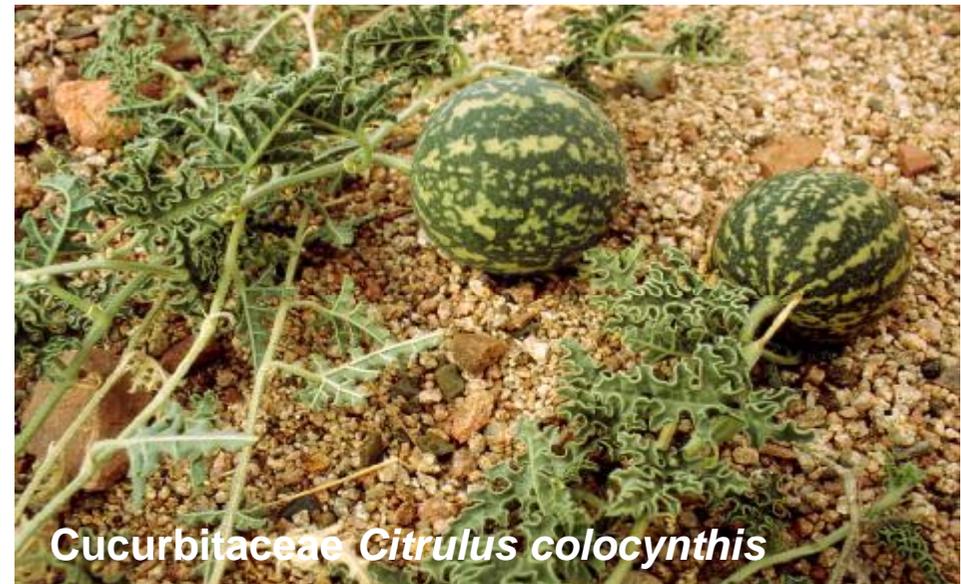
Samen erwarten gut geschützt den nächsten Regen



Anastatica hierochuntica



Brassicaceae *Zilla spinosa*



Cucurbitaceae *Citrulus colocynthis*

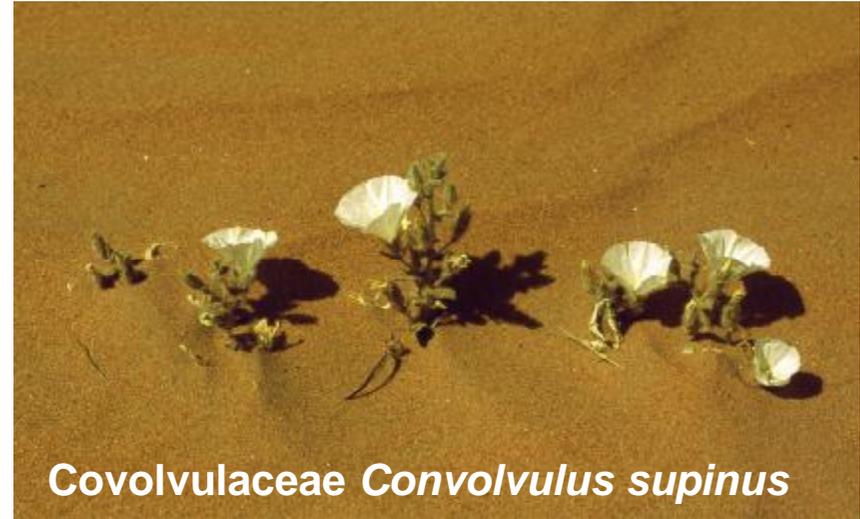
Samenverteilung als „Steppenroller“

Botanische Überlebenstricks im Sand



Poaceae *Aristida pungens*

mit dem Sand wachsen (Mehrjährige)



Covolvulaceae *Convolvulus supinus*

auf dem Sand schwimmen (Einjährige)



Liliaceae *Yucca*



Brassicaceae *Malcolmia aegyptiaca*

Annuelle: nach ausgiebigem Regen rasche, aber kurze Blütenpracht bis zu 1.000 Ind. /m² und 187 spec. /ha mit stark schwankender Biomasseproduktion von 1,7-136 kg/ha
lange Ruhezeit der Samen oft über Jahrzehnte in Samenbanken (- 220.000 Samen/m²) mit versch. Verbreitungsstrategien, meist anemochor (zoochor)



Geophyten

In Geduld und unter der Erde geschützt, das nächste Jahr erwarten



Blütenstand



Dürre-Resistenz–Typen von Wüstenpflanzen

(LEVITT 1958)

1. drought tolerance: Plasma hat echtes Austrocknungsvermögen, Arten sind poikilohydrisch (folgen mit ihrem Wassergehalt weitgehend dem Feuchtigkeitszustand der Umgebung) (Flechten, Pilze, Moos, wenige Blütenpflanzen)

2. drought evasion: Pfl. beschränken Vegetationstätigkeit und reproduktive Phase auf die Zeit mit genügender Wasserversorgung (Winter- und Sommerannuelle):

- austrocknungsresistente Samen, Keimung passt sich Umweltbedingungen an
- Heterochorie, versch. Samen- und Fruchtverbreitungsarten bei einer Art
- unterschiedliche Keimfähigkeit der Samen
- etappenweise Ausbreitung der Samen und Früchte von der Mutterpflanze
- Allelopathie, bei Wüstenpfl. weit verbreitet. Mutterpflanze gibt Giftstoffe an die Tochterpflanzen ab, verhindert so deren Wachstum in unmittelbarer Nähe.

(ephemere Geophyten):

- sofortiges Wachstum nach Regenbeginn durch Reservestoffe möglich

3. drought avoidance: Austrocknungsvermeidung durch versch. Anatomische und morphologische Vorkehrungen, um echten Xerophyten bei Wassermangel und Trockenheit möglichst lange einen guten Wasserzustand zu ermöglichen:

verbesserte Wasseraufnahme

- durch horizontales, weites Wurzelsystem (z.B. **Kakteen** bis 50m Radius), Verhältnis von Wurzelsystem und Sproß oft stark zu Gunsten der Wurzeln verschoben (bis zu 80% der Biomasse unterirdisch!))
- tiefgreifende Pfahlwurzeln auf sandigen, steinigten Böden
- Ephemere bilden bei Wassermangel längere, dünnere Wurzeln aus

verminderte Wasserabgabe durch erhöhten Diffusionswiderstand

- dicke Epidermis
- dicke Cuticula
- eingesenkte Spaltöffnungen
- Behaarung
- enge Stomata, vermehrte Stomatadichte, frühzeitiger Stomataschluß, Schluß tagsüber (CAM-Pflanzen)
- Cuticula wird bei steigender Trockenheit durch Entquellung wasserundurchlässiger

durch Einschränkung der cuticulären Transpiration:

Wüstenpflanzen 3-10%

Sukkulente 2%

durch Einschränkung des Wasserverbrauches:

Wüstensträucher 20-40%

CAM-Pfl. 100%

Ephemere 0%, Transpiration so stark, dass sie vertrocknen

- Transpiration von Wüstenpflanzen bei offenen Stomata dennoch relativ hoch. Zur Wasserversorgung Entwicklung hoher negativer osmotischer Potentiale bis -90 bar (halophytische Wüstenpflanzen)
- Bei anderen Arten hingegen geringe, positive osmotische Potentiale mit Schwankungen Regen/Trocken, Morgen/Abend
- Bei Sukkulenten kaum Schwankungen durch niedrige Zellsaftkonzentrationen, max. Potentiale 18-20 bar
- Bei Wüstengräsern: Bei genügender Wasserversorgung - kontrollierte Regulation der Stomata, daher stabiles Wasserpotential. Bei Trockenheit Einstellung der Stomata-Regulation, dadurch ungehemmte Transpiration und Vertrocknen von Halm und Blatt als Maßnahme gegen Substanzverlust durch Atmung.

durch Verkleinerung der transpirierenden Oberfläche:

- Einrollen der Blätter
- teilweiser bis vollständiger Blattwurf (hormongesteuert)
- senkrechtstellen der Blätter
- Xeromorphose der Blätter (Blätter kleiner, Verdornung), oft treibt nur mehr ein Sproß aus, der die Lebensversorgung aufrecht erhält.

durch gutes Wasserleitungsvermögen

- Vergrößerung der Leitfläche (mehr Xylem, engere Blattaderung)
- Verkürzung der Transportwege (kürzere Internodien)

durch Wasserspeicherung – Sukkulenz

höchste Perfektionsform der Austrocknungsvermeidung durch große wasserspeichernde Zellen.

Wasserspeichernde Gewebe : Epidermis (Piperaceae), subepidermale Zellen, inneres parenchymatisches Gewebe (Mesembryanthemaceae), Rindenparenchym (Cactaceae)

Wasserversorgung unter Extrembedingungen

Cactaceae durchschnittlich 2 Jahre bei voller Speicherung

Leptadenia pyrotechnica, „Ocotillo“ (Asclepiadaceae), Sahara, ca. 160 cm hoch, Wurzeltiefe >11 m, 10 m horizontal in die Peripherie, Wurzelmasse bedeckt 850 m² Fläche mit max. verfügbarem H₂O-Gehalt von 23 t.

Wasserverbrauch jährlich 5,7 t, folglich ist Versorgung auch nach nur einmaligem ausgiebigem Regen 4 Jahre lang möglich.

Prosopis juliflora, „Mesquite tree“ (Sonora-Wüste) Tiefwurzler bis -30m, beginnt sein baumförmiges Wachstum erst mit Erreichen des Grundwasserspiegels

Retama raetam, „Rtam“ (Fabaceae) hat eine extreme Transpirationsrate, beträgt zwischen März und Oktober 98% H₂O

Formen der Sukkulenz

1. Stammsukkulenz bei Kakteenähnlicher Morphologie

Cactaceae (Neotropis), Asclepiadaceae, Crassulaceae, Euphorbiaceae, u.a. (Palaeotropis)

Blätter zu Dornen reduziert, Längsrippen am Stamm mit Blasebalgmechanismus zur Anpassung des Stammvolumens an den Wasservorrat.

H₂O speicherndes Rindenparenchym (= Hydrenchym)

Stamm-Morphologie an der SW-Seite differenziert, da ungünstigere Verhältnisse für Wasserhaushalt, daher xeromorphe Organe, kräftigere Leitbündel und engere Abstände der Rippen. Blütenbildung bevorzugt auf der SW-Seite.



Rippenflanken mit unterschiedlicher Sonnenexposition; entlang der Rippen aufsteigender Luftstrom hat unterschiedliches thermisches Potential und auf die Epidermis kühlende Wirkung.





Cactaceae

200 Gattg., 2.000 Arten von Kanada bis Patagonien, 2/3 in den Trockengebieten Amerikas.

Umwandlung von Blättern zu Blattdornen

Reduktion der Seitentriebe zu Haarpolstern aus verdornten Blättern (Areole)

Stauchung der Achse bis zur Kugelform

Rippenfaltung der Oberfläche

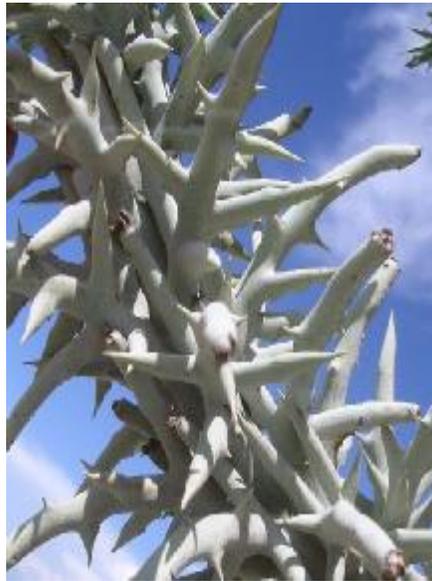


Riesenkaktus *Carnegiea gigantea* („Saguaro“)



Höhe 12-17,5 m!, Alter 150 - 200 Jahre,
Gewicht (mit max. Wasserkapazität bis 3 t)
Wasserspeicherung reicht für 1-(2) Jahre,
Flachwurzler, radiär bis 30m Entfernung,
Blüten 12 cm lang, 6 cm Durchmesser,
Bestäubung durch Bienen, (Fledermäuse ?)

SW-USA bis Mexiko (Sonora)



Euphorbiaceae

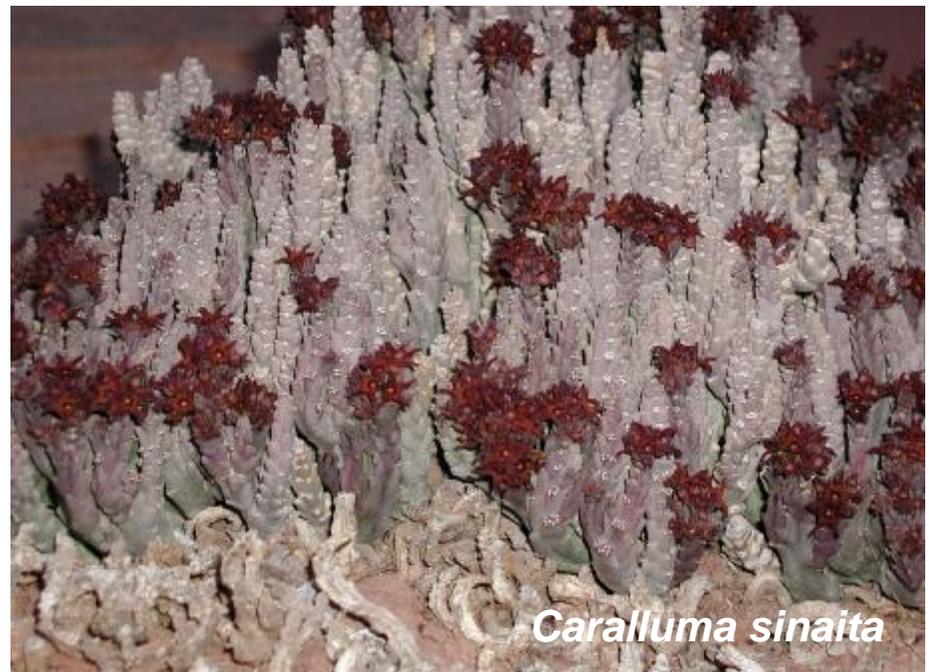
etwa 600 Arten, viele in Trockengebieten von Afrika u. Madagaskar. Grosse morphologische und physiologische Konvergenz zu Kakteen





Asclepiadaceae

sehr artenreich, viele in Trockengebieten Afrikas, z.T. extrem giftig. Gattungen *Caralluma*, *Larryleachia*, *Stapelia* mit morphologischen Konvergenzen zu Kakteen. Blüten mit starkem Aasgeruch, Bestäubung durch Fliegen



Stammsukkulenz



Euphorbiaceae



Apocynaceae



Adenium obesum



**Liliaceae
*Nolina
longiflora***



**Liliaceae
*Dracaena brevifolia***



Asteraceae
Senecio
stapeliformis

Stammsukkulenz



Asteraceae
***Kleinia* sp.**

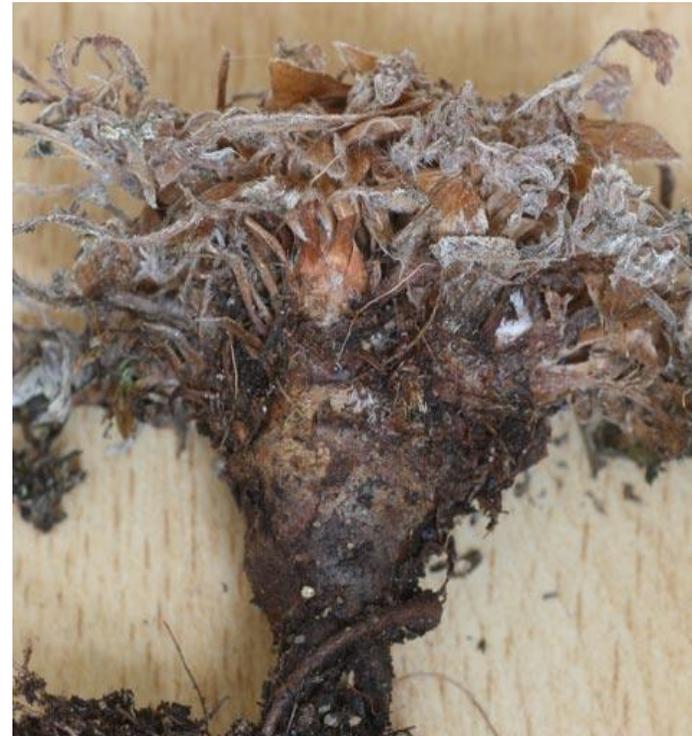


Dioscoraceae
Testudinaria
elephantipes

Vitaceae
***Cyphostemma* sp.**



Stamm- und Wurzelsukkulenz innerhalb einer Familie



Pelargonium sp.

S-Afrika ist das Zentrum der Geraniaceae, viele Arten bewohnen Trockengebiete und weisen häufig (Blatt-), Stamm- und/oder Wurzelsukkulenz auf.

2. Blattsukkulenz

besonders Crassulaceae, viele Compositen, halophytische Chenopodiaceae und Monocotyle (Aloe, Agave u.a.)

Beispiel bei Aizoaceae (*Aizoon*): Ausbildung von in das Substrat eingesenkten „Fensterblättern“ mit klaren, lichtdurchlässigen Zellen. Licht gelangt so in die chlorophyllhaltigen Zonen am Blattboden, ist ein Schutz vor allzu großem Wasserverlust.

3. Wurzelsukkulenz

verbreitet bei Cucurbitaceae, Apiaceae, Asclepiadaceae, Vitaceae u.a.).

Wasserspeicherung in verdickten Wurzeln, bilden daher einen Großteil der Phytomasse.

Der Sukkulenzgrad ist ein allgemeines Maß für die Sukkulenz

Mesembryanthemaceae, Blattsukkulenz mit Fensterblättern



Lithops sp. „lebende Steine“
Namibia

Blattsukkulenz



Anpassungen von Wüstenpflanzen an Salzbelastung

Salzstandorte entstehen durch

Eindampfen nacheiszeitlicher Seen (z.B. Great Salt Lake, USA, Lake Eyry Australien)

Abrinnen von Niederschlägen in abflußlose Becken, dadurch Bildung von Verdunstungspfannen (*Sebkas*)

Freilegung fossiler mariner Salzlager

Förderung von Salzstandorten durch Aridität (Evaporation > Niederschlag), lösliche Salze (NaCl als Halit, CaSO_4 , Na_2SO_4 , MgSO_4) lagern sich verstärkt im Oberboden an.

Zahlreiche anatomische, morphologische und physiologische Anpassungen zur Überwindung des physiologischen Stresses und zur Begrenzung der Salzkonzentration in der Pflanze.

Einerseits Mindestmaß an Salzen für ein bestimmtes osmotisches Potential in der Zelle nötig, andererseits limitiert Empfindlichkeit des Protoplasmas höhere Konzentrationen.



Chenopodiaceae, *Anabasis articulata*

Halophyten 1

Salzregulierung durch Gesamtorganismus:

Regulation der Ionen- und Salzaufnahme:

a. osmotische Anpassung: tiefe osmot. Potentiale der Bodenlösung veranlassen Halophyten zur Anreicherung von Ionen und löslichen KH (Saccharose, Monosaccharide) zur Wasserversorgung durch noch tiefere osmot. Potentiale

b. Modifikation der Ionen-Aufnahmesysteme: zur Selektion wichtiger Nährionen (K, NO_3) auch bei Überschuß von Salzionen

c. Eindämmung des passiven Salztransportes:

Wurzelfiltration über spezif. Lipidmuster der Membranen zum Schutz transpirierender Organe

Salzverdünnung: durch Sukkulenz stark quell-fähiger, wasserspeichernder Zellen von Blättern, Stamm, (Wurzeln) unter Na und Cl – Einfluß, dadurch geringere Wasserabgabe und Verringerung des passiven Ionenstromes

Halophyten 2

Salzregulation auf zellulärer Ebene:

Kompartimentierung: Unterteilung der Zelle in Reaktionsräume mit versch. starker Anreicherung von Salzionen

Ausfällung von Ionen: als Kristalle. (Ca-Oxalat, NA-Oxalat)

Bildung von „compatible solutes“: wasserlösliche, osmotisch wirksame Prolin-Verbindungen (Betaine, Sorbit, Cyclite) für die zelluläre Osmoregulation. Zelle baut durch Salzionen ein tiefes osmotisches Potential auf, compatible solutes wirken ausgleichend.

Salzdrüsen u. Salzausscheidung

Drüsen typisch ist starke Cutinisierung der Zellwände nur Kontaktstellen zur Sammelzelle ohne Cuticula; Salzexkretion durch aktive Pumpvorgänge.

Blasenhaare hohl, Abwurf mit Füllung, auch Abwurf alter Blätter

Retranslokation aus den Blättern über die Wurzeln wieder ins Medium

Zusammenhang Transpiration und Photosynthese

Spezialisierte Anpassung an Hitze, Trockenheit und Wasserknappheit

C₄-Metabolism

CO₂-Fixierung über PEP-C bzw. RuBP-C zeitlich getrennt.

Im Mesophyll arbeitet PEP-C, Transport des gebildetes Malat in die Gefäßbündelscheidenzellen, wird dort zerlegt und CO₂ weiter über RUBISCO in den Calvin-Zyklus eingeschleust.

Zwei anatomisch-morphologisch Zelltypen „Kranz-Typus“ des Blattbaues.

Durch sehr hohe CO₂-Affinität von PEP kann auch bei geringem Öffnungswinkel und kurzer Öffnungszeit der Spaltöffnungen genügend C erworben werden. → Ersparnis unnötiger, transpirationsbedingter Wasser-Verluste bei hoher Produktivität der Photosynthese.

In ariden Gebieten 80% aller Gräser, viele Chenopodiaceen, Polygonaceen, (Euphorbiaceen), Sommerannuelle

CAM - Crassulacean Acid Metabolism

CO₂-Fixierung zeitlich getrennt.

Sukkulente können über Nacht große Mengen an Säuren speichern, die tagsüber wieder abgebaut werden.

CO₂-fixierender Abschnitt des Dicarboxylat-Zyklus erfolgt in der Nacht bei geöffneten Spaltöffnungen, Lagerung in Malat in großen Mesophyllzellen. PEP wird dabei durch Dissimilation von Stärke bereit gestellt. Tagsüber erfolgt Entleerung des Malatspeichers im decarboxilierenden Teil des C₄-Weges und endgültige Assimilation von CO₂ wegen hoher Lichtenergie trotz geschlossener Stomata (kein Wasserverlust).

Salz-, Trockenstress und hohe Strahlung induzieren CAM, typisch für versch. Familien typ. z.B. bei Aizoaceen, Cactaceen, Mesembryanthemeceen, Bromeliaceen

Wüstengräser

Xerophytische Pioniere in Sandwüsten als sandstauende Horste mit ständigem Wachstum aus Rhizomen und Stengelbasen.

Einrollvermögen der Blätter bei starker Trockenheit verringert Evapotranspiration um 30-85% (siehe auch die heimischen Federgräser der Gattung *Stipa*)

„Tussocks“,
extrem xerophytische
Horstgräser (versch. Arten)
bedecken weite Flächen der
Trockengebiete Australiens.

Kugelfg. Wuchs ist mikrokli-
matisch günstig, stechende
Spitzen verhindern Fraß



Artenarmut von Wüsten am Beispiel der Sahara

Auf einer Flächengröße Europas gesamt-saharisch **1.200 Arten Blütenpflanzen** aber klimaregional große Unterschiede: extrem aride Gebiete S-Lybiens 7 Arten auf 150.000 km², in der zentralen Sahara auf 4 Mio km² 480 Arten, in den „Bergoasen“ des Tassili 340 Arten auf 100.000 km² und Tibesti 568 Arten auf 200.000 km². (in Europa + Mediterran 1.000-2.000/1.000 km²)

Versch. **Phytogeographische Einheiten**, überwiegend aber der **saharo-sindischen Region**

Refugialzentren in den Gebirgen zeugen von ehem. anderen Klimaten mit anderer Vegetationszusammensetzung, z.B. **Reliktorkommen** von *Cupressus dupreziana* u.a. im Tassili S-Algeriens auf 1.800-2.000 m NN



Endemismus

Welwitschia mirabilis (Welwitschiaceae) Paläoendemit der Namib und Angolas mit Vorfahren bereits in Jura/Kreide. Gymnosperme mit Windbestäubung, 2 bandfg., meterlange xerophytische Blätter mit endlosem Wachstum, regelmäßiger Abwurf der mit Ballastionen beladenen Blattenden, kurzer Stammstrunk, mehrere m lange Pfahlwurzel.

Blätter unbenetzbar, Korkgewebe am Stamm saugt den Nachttau auf wie ein Schwamm.

Alter großer Pflanzen wird mit 5-600 Jahren angenommen

