

**Hundert Jahre unerschrockener Zwergriese
Die Auferstehungspflanze *Chamaegigas intrepidus* Dinter
und ihre Anpassung an ihren extremen Standort
in Zentralnamibia**

Hermann Heilmeyer & Wolfram Hartung

ZUSAMMENFASSUNG

Chamaegigas intrepidus (Scrophulariaceae) ist eine winzige, vor 100 Jahren von Dinter entdeckte, Auferstehungspflanze, welche in kurzfristig gefüllten flachen Wannen auf Granitkuppen in Namibia wächst. Sie ist komplexen Stressbedingungen ausgesetzt: (1) sich wiederholt abwechselnde völlige Eintrocknung und Wiederbefeuchtung sowie totale Austrocknung während der Trockenperiode im Winter (bis zu 11 Monate), (2) intensive Sonneneinstrahlung zusammen mit hohen Temperaturen, (3) drastische pH-Schwankungen im Verlauf eines Tages (bis zu 6 pH-Einheiten), (4) extremer Nährstoffmangel. In diesem Übersichtsartikel werden anatomische, biochemische und physiologische Anpassungen an diese extremen und komplexen Umweltbedingungen beschrieben, wie kontraktive Tracheiden, die Akkumulation von Abscisinsäure, Dehydrinen und Zuckern sowie die Rolle von Ammonium, Aminosäuren, Harnstoff und Urease für die Stickstoffernährung. Ein weiterer interessanter Aspekt ist die Populationsbiologie der für Zentralnamibia endemischen Art. Die einzelnen Populationen von *Ch. intrepidus* auf ihren jeweiligen Inselbergen sind genetisch stark voneinander isoliert. Andererseits ist der Genfluss zwischen den Teilpopulationen in verschiedenen Becken einer Granitkuppe überraschend hoch, und die höchste genetische Diversität findet sich innerhalb der Teilpopulation eines Beckens. Dies ist wahrscheinlich auf die Bestäubung durch mehrere Insektenarten (Hymenopteren und Coleopteren) zurückzuführen. Die dargestellten anatomischen, biochemisch-physiologischen und populationsbiologischen Anpassungen zeichnen die aquatische Auferstehungspflanze *Chamaegigas* als einzigartigen Vertreter der poikilohydrn Angiospermen aus.

ABSTRACT

Chamaegigas intrepidus (Scrophulariaceae) is a tiny, most remarkable resurrection plant growing endemically in ephemeral rock pools on granite outcrops in Central Namibia. Habitat conditions are characterised by (1) frequent and fast desiccation and rehydration during the rainy summer season and complete dehydration during the dry winter season lasting up to 11 months, (2) intensive solar irradiation and high temperatures during the dry season, (3) diurnal oscillations of pH in the pool water up to 6 units, (4) extreme nutrient

deficiencies, especially nitrogen. Anatomical, biochemical and physiological adaptations to this complex of extreme environmental conditions are discussed such as contractive xylem, accumulation of abscisic acid, dehydrins and carbohydrates during desiccation, and the role of ammonium, amino acids, urea and urease for nitrogen nutrition. Studies on the population biology of this species endemic to Central Namibia revealed a very high degree of genetic isolation between populations on different outcrops. On the other hand, gene flow between sub-populations from different pools on one inselberg is rather high, with maximum genetic diversity occurring within one pool. This is probably caused by outcrossing due to insect pollination (2 species of hymenoptera and coleopteran each). The adaptations on the anatomical, biochemical-physiological, life-history and population biology level of the aquatic resurrection plant *Chamaegigas* are unique within all poikilohydric spermatophytes.

Stichworte: Austrocknungsresistenz, Poikilohydrie, Abscisinsäure, Dehydrine, Stickstoff, Anatomie, Populationsbiologie, Genfluss

Einleitung

Am 11. April des Jahres 1909 entdeckte Kurt Dinter, der damalige Regierungsbotaniker Südwest-Afrikas, 12 km östlich von Okahandja eine der bemerkenswertesten Pflanzen des südlichen Afrikas (Giess, 1969), von der er im Jahr 1918 ohne Nennung eines wissenschaftlichen Namens im Zusammenhang mit Wasserpflanzen berichtet.

„Außerdem haben noch die Scrophulariaceen, unter denen es eine ganze Menge an Sumpf- und Wasserpflanzen gibt, eine reizende kleine Pflanze, deren Gattung leider noch nicht feststeht, aber höchstwahrscheinlich ein ganz neues Genus darstellt, in kleinen flachen Wasserbecken, die auf heißen, fast kahlen Gneishügeln in der Nähe Okahandjas liegen, zur Wassersukkulente ausgebildet“ (Dinter 1918)¹.

Am Ende dieser Arbeit beschreibt er die Pflanze und ihre Wachstumsbedingungen detailliert:

“ Ein nicht minder wichtiges Beispiel einer Wassersukkulente bietet eine winzige, überaus zarte Scrophulariacee, Dtr. 952, die ich wie schon oben erwähnt, in kleinen natürlichen Felsbecken auf den Gipfeln einer Gneisbergkuppe 12 km östlich Okahandja entdeckte. Schon die Natur ihres Fundortes auf den heißen, fast kahlen Hügeln in Becken, deren größtes nur etwa 1 cbm Regenwasser fasst, ist über alle Maßen merkwürdig. Der stets ganz horizontale Boden dieser Becken ist von Ende Mai ab stets durchaus trocken und mit einer 1-2 cm dicken Schicht Quarzsandkörner, gemischt mit Algenwatten, Flohkrebsleichen, Pavianmist und dem bisschen aus dem alten zentimetergroßen Schwimtblättchen der Scrophulariacee bestehenden Humus bedeckt, der die winzigen, Stecknadelkopfgröße kaum überschreitenden Knöllchen des Pflänzchens dicht eins neben dem andern enthält. Man sollte meinen, drei Tage Sonnenglut im Oktober müssten schon genügen, um die Becken mit ihrem dünn-schichtigen Inhalte zu durchglühen und geradezu keimfrei zu machen. Dem ist aber nicht so. Obwohl die fast völlig wasserdampffreie Luft von spätestens Ende Mai bis in den Dezember, manchmal auch bis in den Februar hinein, über die kahlen Höhen hinwegfegte und das letzte Atom [sic]

Wasser den leblosen Stoffen entzog und die Sonne von Oktober ab täglich die Felsen bis auf 50° erhitzte, gelang es diesen mächtigen Faktoren nicht, das latente Leben der winzigen Scrophulariaceenknöllchen zu ertönen, denn wenige Minuten nach dem ersten Sommerregen, der die kleinen Becken füllte, ist deren Boden dicht gespickt mit einer lückenlosen Decke pfriemenförmiger, saftgrüner Blättchen von etwa Zentimeterlänge und schon am zweiten Tage darauf flottieren an den langen, fadendünnen Stielen zierliche etwa 8 mm große rosaviolette Blüten in der Mitte der aus vier einen Zentimeter großen, glänzenden, ovalen Schwimtblättern gebildeten Rosetten umher.“

Von demselben Standort schickt Dinter im Jahr 1922 desikkiertes Material nach Hamburg, Berlin, Bautzen und Zürich, wo die Rosetten erfolgreich bis zur Blüte kultiviert werden können (Dinter 1923). Volk (pers. Mitteilung) gelang es, vier Jahre alte, staubtrockene Rosetten bis zur Blütenbildung zu kultivieren. Bei sechs Jahre altem Material bildeten sich nach Wasserzugabe zwar vital aussehende Rosetten, eine Blütenbildung erfolgte jedoch nicht mehr (eigene Versuche).

Dinter gibt der Pflanze voller Bewunderung den Namen *Chamaegigas intrepidus*, Unerschrockener Zwergriese. Fischer (1992) zufolge ist dieser Name aufgrund anatomischer Kriterien gültig, das frühere Synonym *Lindernia intrepidus* Obermeyer (Obermeyer 1967) ist seitdem nicht mehr in Gebrauch. Walther (1967) geht ausführlich auf die Typisierung von *Chamaegigas intrepidus* und die erste Veröffentlichung von Dinter über diese Art vor genau 100 Jahren (Dinter 1909) sowie nachfolgende Publikationen, unter anderem die Namensgebung (Dinter 1923), ein.

Nach ihrer Entdeckung beschäftigten sich nur zwei Autoren intensiv mit anatomischen Anpassungen von *Chamaegigas intrepidus* an ihren extremen Standort, Heil (1924, 1927) und Hickel (1967). Smook (1969) veröffentliche eine detaillierte Studie über die Entwicklung von *Chamaegigas* von der Keimung bis zur adulten Pflanze. Gaff (1977) stellt den überaus kurzen Verlauf der Austrocknung und Wiederbefeuchtung von *Ch. intrepidus* im Vergleich zu 35 anderen von ihm untersuchten Wiederauferstehungspflanzen des südlichen Afrikas heraus. Ein Beitrag zur Ökophysiologie (exakter Zeitverlauf der Austrocknung und Wiederbefeuchtung) sowie zu den Standortverhältnissen (Zeitspanne der Wasserführung der temporären Becken, Nährstoff- und Temperaturverhältnisse) mit detaillierten Originaldaten zu *Ch. intrepidus* im Vergleich zu anderen austrocknungsfähigen, aquatischen Gefäßpflanzen erschien 1986 in der Zeitschrift *Dinteria* (Gaff und Giess, 1986). Im Jahr 1995 begannen neue intensive Untersuchungen vor allem zur Stressphysiologie, Anatomie und Populationsbiologie seitens der Autoren, welche sich über 10 Jahre hinzogen. Sie wurden von einem Pionier der namibianischen Botanik, Herrn Prof. Dr. O. H. Volk (1903-2000), angeregt². Die wissenschaftliche Beschäftigung mit dieser einmaligen Pflanze lehrt uns, über welche Strategien Pflanzen verfügen müssen, die in einem extremen, sich verändernden Klima unter komplexen Umweltbedingungen bestehen müssen. Sie sind gerade in einem Land wie Namibia, dessen Landwirtschaft von stressresistenten und –toleranten Pflanzen abhängt, von Interesse und großer praktischer Bedeutung,

Die geographische Verbreitung von *Chamaeigigas intrepidus*

Chamaeigigas intrepidus wächst endemisch in Zentral-Namibia. Sie gehört zu den Lindernieae (Scrophulariaceae), mit etwa 170 Arten in Afrika (Fischer 1992). Abb.1 zeigt die *Chamaeigigas* betreffende Seite aus dem Prodrromus einer Flora von Südwestafrika von Merxmüller (1967) aus dem Besitz von Prof. Volk mit ergänzenden Angaben zu weiteren Fundstellen. *Chamaeigigas* findet sich an der Südwest-Ecke des afrikanischen Verbreitungsgebietes der Lindernieae. Verbreitungskarten wurden von Giess (1969) und Fischer (1992) publiziert. Heilmeyer et al. (2005) veröffentlichten eine bis heute aktuelle Verbreitungskarte mit den bis dahin publizierten Standorten sowie denen eigener Sammlungsexkursionen. Als östlichste Fundstelle wird, auch von Volk (siehe oben), der Waterberg angegeben; die Autoren dieser Arbeit wurden dort jedoch nicht fündig. Die meisten Fundstellen befinden sich in den Eron-obergen und dem Omaruru-District.

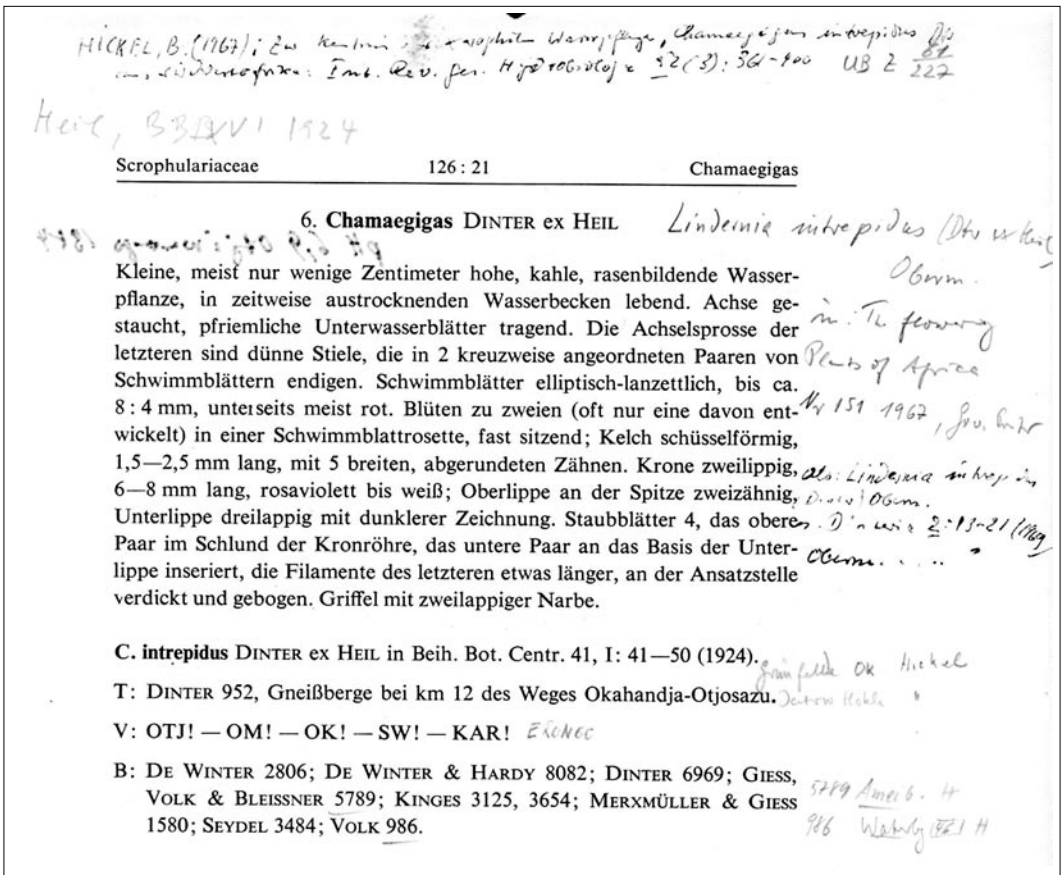


Abb. 1.: Seite aus dem Prodrromus einer Flora von Südwestafrika von Merxmüller (1967), *Chamaeigigas intrepidus* betreffend, aus dem Besitz von Prof. Volk mit dessen ergänzenden Angaben zu weiteren Fundstellen.

Der typische Standort von *Chamaegigas intrepidus*

Die frühen oben zitierten Beschreibungen von Dinter charakterisieren den typischen Standort von *Chamaegigas* sehr genau. *Chamaegigas* wächst ausschließlich in flachen Pfützen auf Inselbergen („Granitglätzen“) der Übergangszone Halbwüste-Savanne in einer Höhe bis ca. 1500 m üNN. (Abb. 2). Die jährlichen Niederschläge betragen 160-570 mm, mit Regenfällen ist an 20-70 Tagen während des Sommers (November bis April) zu rechnen.



Abb. 2c: Granitglätzen auf der Farm Otjua (Omaruru-Distrikt) im Savannen-Übergangsgürtel Zentralnamibias.



Abb. 2a: Blühendes Exemplar von *Chamaegigas intrepidus* (Scrophulariaceae) mit Polstern aus lanzettlichen Unterwasserblättern (ca. 8 - 15 mm lang) an kurzen Rhizomstücken, zwei Paaren gegenständiger Schwimmblätter an einem ca. 10 cm langen Stiel und zwei Blüten in der Schwimmblattrosette (siehe Smook 1969 und Fischer 1992).



Abb. 2b: Temporär wassergefülltes Granitbecken („Affenbadewanne“) während der Sommerregenperiode (Ende März) mit extrem dichter Bedeckung von *Ch. intrepidus*. Der maximale Wasserstand ist durch Blaualgenbildung am Rand des Beckens gekennzeichnet.

Die Pfützen mit Vorkommen von *Ch. intrepidus*, von den einheimischen Bewohnern auch Affenbadewannen genannt, sind maximal 10-15 cm tief. Sie können innerhalb weniger Tage völlig austrocknen. Die Fläche der Pfützen beträgt ca. 0,4 - 100 m² (Heilmeyer et al. 2005). Der Grund der Pfütze ist von einer dünnen Schicht aus verrottenden Pflanzen, Algen, Daphnien und tierischen Faeces bedeckt. Neben *Chamaegigas* findet sich in tieferen Pfützen (ab ca. 15 cm Wassertiefe) *Limosella grandiflora* – eine homoiohydriche Wasserpflanze. Weiterhin sind große Mengen an Kaulquappen zu beobachten. Überdüngte Pfützen, z.B. durch Deposition von tierischen Fäkalien, sind stets frei von *Chamaegigas*. Hier ist ein starkes Algenwachstum (*Spirogyra*-Arten) zu beobachten. Ansonsten trifft die oben zitierte Beschreibung von Dinter exakt zu. Heilmeyer et al (2005) haben die auf der Farm Otjua

(21°10' Süd, 16° Ost) befindlichen Pfützen vermessen und detailliert beschrieben. Die mit *Chamaegigas* bewachsenen Pfützen zeigten im Gegensatz zur zufälligen Verbreitung aller Pfützen auf einem Granit-Inselberg eine geklumpete Vorkommensverteilung.

In schmalen Erdspalten der Granitglatzen sowie an deren Rand sind weitere poikilohydrische Angiospermen zu finden (Bornefeld und Volk 2002), nämlich *Craterostigma plantagineum*, *Xerophyta humilis* sowie das austrocknungstolerante Gras *Eragrostis nindensis*. Außerdem finden sich mehrere poikilohydrische Vertreter der Marchantiales (*Exormothea bulbigenai*, sowie die *Riccia*-Arten *R. angolesis*, *atropurpurea*, *crinita*, *nigrella*, *okahandiana*, *rosea* und *runnsoriensis*).

***Chamaegigas intrepidus* – eine vom Aussterben bedrohte Art?**

In der „IUCN Red List of Threatened Species“ (www.iucnredlist.org/search/details.php/46854/summ) wird *Chamaegigas* mit folgenden Argumenten als nicht bedroht bezeichnet:

1. Die Standorte sind nur wenigen Menschen bekannt.
2. In einem Becken wachsen mehrere Tausend Exemplare.

Aus der Sicht der Autoren kann diese Feststellung nicht unwidersprochen bleiben. In der Mehrzahl der Becken wachsen nur wenige Exemplare, oft weniger als 10. Ein gewisses Gefährdungspotential sehen die Autoren in der hohen Stickstoffempfindlichkeit der Pflanzen. Viele der Standorte befinden sich auf beweidetem Farmgelände. Die Becken werden von Weidetieren als Tränke besucht, was oft mit einer für *Chamaegigas* unverträglichen Fäkalien-deposition und somit Überdüngung verbunden ist. Eine weitere Gefährdungsursache könnte das Vorkommen dieser Art auf teilweise weit voneinander entfernten Inselbergen und die damit einhergehende mögliche genetische Isolation, die oft mit einem Verlust genetischer Diversität sowie Abnahme der Heterozygotie verbunden ist, darstellen.

Umweltbedingungen

Meteorologische Daten

Im Verlauf unserer Untersuchungen auf der Farm Otjua (Omaruru District) in den Jahren 1995-2002 betragen die jährlichen Niederschläge 180 - 450 mm, überwiegend gegen Ende des Sommers im März und April. An regenfreien Tagen erreichte die Lufttemperatur tagsüber Werte um 50°C, die Luftfeuchtigkeit sank bis auf 10-20%, nachts lag sie bei 70-100%. Die Niederschlagsmenge wurde mit einem klassischen Regenmesser nach HELLMANN, Lufttemperatur und -feuchtigkeit mit digitalen Sensoren (Tinytalk, Gemini Data Loggers Ltd., Chichester, UK) kontinuierlich gemessen und elektronisch gespeichert.

Wassertiefe, Leitfähigkeit und pH-Wert

Die Wassertiefe der untersuchten Becken (Fläche 1,3 bis 7,7 m²) lag zwischen 2 und 15 cm, die Leitfähigkeit war nach dem Regen kleiner als 50 µS cm⁻¹. Im Verlauf des Eintrocknens führte eine Halbierung der Wassertiefe zu einem deutlichen Anstieg der Leitfähigkeit (Abb. 3a, gemessen mit einer Leitfähigkeitselektrode). Die Leitfähigkeitswerte in den wassergefüllten Becken sind mit denen temporär gefüllter Pools im Namib-Naukluft-Park vergleichbar (Kok und Grobbelaar, 1985).

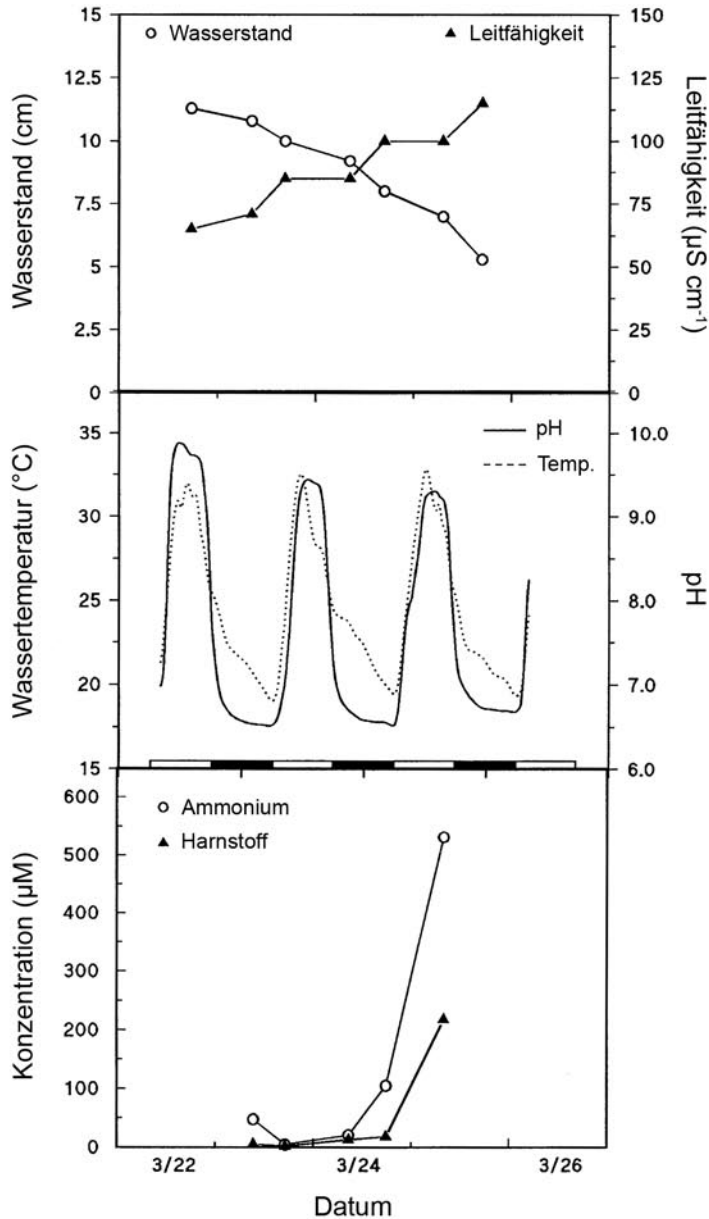


Abb. 3: Zeitverlauf der (a) Wassertiefe, elektrischen Leitfähigkeit, (b) Wassertemperatur und pH-Wert, (c) Konzentration an Ammonium und Harnstoff während der Austrocknungsphase in einem temporär wassergefüllten Becken auf einer Granitkuppe der Farm Otjua (Omaruru District). Die Wasseroberfläche war zu ca. einem Viertel mit Schwimmblättern von *Chamaegigas intrepidus* bedeckt. Helle Balken geben die Tagesstunden, dunkle die Nachtstunden an (verändert nach Schiller et al. 1997 und Heilmeier & Hartung, 2001)

Die Wassertemperatur erreichte im Verlauf eines Tages Werte von beinahe 35°C und sank nachts auf knapp unter 20°C (Abb. 3b). Parallel zum Anstieg der Wassertemperatur erfolgte ein Anstieg des pH-Wertes von morgendlichen Werten von etwa 6,5 auf nachmittägliche Werte von etwa 10,0 (Abb. 3b). In einigen Fällen konnten pH-Werte von 12,0 gemessen werden. Die pH-Schwankungen (kontinuierlich gemessen mit einer Glaselektrode und mit einem Datalogger elektronisch gespeichert) lassen sich durch Veränderungen der CO₂- und HCO₃⁻-Konzentration erklären. Durch die Erwärmung des Wassers nimmt die CO₂-Löslichkeit ab, zusätzlich wird bei Anwesenheit von photosynthetisierenden Wasserpflanzen weiteres CO₂ dem Wasser durch Assimilation entzogen.

Die Versorgung mit mineralischen Nährstoffen

Die chemische Zusammensetzung der Becken ist detailliert bei Heilmeier & Hartung (2001) beschrieben. Die mittels Hochdruckflüssigkeitschromatographie (HPLC) und Ionenchromatographie (IC) ermittelten Konzentrationsbereiche vieler Kationen (Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium) und Anionen (Chlorid, Sulfat, Phosphat) waren etwa 2- bis 40-fach niedriger als die von Kok und Grobbelaar (1980, 1985) für temporäre Gewässer der Namib angegebenen Werte. Gemäß Kok und Grobbelaar (1980) können die für die *Chamaeigigas-Becken* vorgefundenen Konzentrationsverhältnisse ($\text{Na}^+ > \text{Ca}^{2+} > \text{K}^+ = \text{Mg}^{2+}$; $\text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-}$) durch die Einträge dieser Ionen mit Niederschlägen erklärt werden; nur Na⁺ and Cl⁻ sollten dem Ferntransport von Meerwasser entstammen. Na⁺ and Cl⁻ könnten jedoch auch von tränkenden Tieren mittels Urin in die Becken eingebracht werden.

Bemerkenswert ist der niedrige Gehalt an stickstoffhaltigen Verbindungen. Nitrat ist im Gegensatz zu temporären Felsbecken im Namib-Naukluft-Park (Kok und Grobbelaar, 1985) mit den üblichen Analysemethoden nicht nachweisbar. Ammonium hingegen erreicht Konzentrationen bis 0,6 mM. Ammoniumionen können im Tagesverlauf starken Schwankungen unterworfen sein, insbesondere weil am späten Nachmittag unter stark alkalischen Bedingungen Ammoniak in die Atmosphäre entweichen kann. Ammonium stammt überwiegend von Harnstoff, welcher im Urin von Wild- und Weidetieren in die Pfützen abgegeben wird. Urease, ein extrem hitzestabiles Exoenzym, befindet sich in ausreichender Menge im Sediment der Wannen und kann aus dem Harnstoff Ammonium freisetzen. Dies erfolgt vor allem während der Austrocknung der Becken, weshalb in diesen Phasen die Ammoniumkonzentration stärker ansteigt als die Harnstoffkonzentration (Abb. 3c).

Unter Bedingungen sehr niedriger Ammonium- und Harnstoffkonzentrationen können Aminosäuren als N-Quelle bedeutsam werden (Bardgett, 2005; dort ist auch weitere Literatur zitiert), so auch in den mit Wasser gefüllten flachen Granitbecken. Wie auch in der Bodenlösung anderer naturbelassener Habitats (z. B. Böden borealer Wälder, Prairie, Tundraböden; Bardgett 2005) finden sich hier vor allem die Aminosäuren Glycin und Serin im niedrigen mikromolaren Konzentrationsbereich (Bestimmung mittels HPLC).

Anatomisch-morphologische Besonderheiten

Blätter Die meisten poikilohydrischen Pflanzen zeigen keine charakteristischen xeromorphen anatomischen Anpassungen. Meist ermöglichen biochemisch-physiologische Mechanismen

die extreme Austrocknungstoleranz. Die Unterwasserblätter von *Chamaegigas* jedoch zeigen eine extreme Fähigkeit, in Längsachse um bis zu 90% zu schrumpfen, während die Schwimmblätter im ausgetrockneten Zustand nur 10-20% schrumpfen.

Heil (1924), Hickel (1967) und Schiller et al. (1999) zeigten, dass das drastische Schrumpfen durch kontraktive Tracheiden ermöglicht wird. Diese Xylemelemente besitzen breite bänderförmige Spiralverstärkungen, welche im Verlauf des Schrumpfens sich wie eine Ziehharmonika zusammenziehen. Die unverdickten longitudinalen Wände legen sich dabei in Falten. In den Leitbündeln der bifazialen Schwimmblätter und in den Wurzeln fehlen die kontraktiven Tracheiden.

Wurzeln Heilmeier et al. (2002) untersuchten die Wurzeln von *Chamaegigas* und beobachteten eine 10-15%ige longitudinale und eine 30-35%ige laterale Schrumpfung während des Austrocknens. Im Unterschied zu Heil (1924) und Hickel (1967) wurde das Rindengewebe nicht als Aerenchym erkannt. Die Rinde wird von einer Schicht sehr großlumiger, extrem dünnwandiger Zellen gebildet (Abb. 4): Während diese Rindenzellen auch im desiktierten Zustand keine Formveränderung zeigen und sich durch eine außerordentliche Stabilität auszeichnen, schrumpfen die Rhizodermis und Hypodermis der absolut wurzelhaarfreien Wurzeln zu einer der Rinde dicht anliegenden Schicht. Die äußerste Lage der Hypodermis liegt als Kurzzellenexodermis vor, ähnlich wie sie von Luftwurzeln der Orchideen und einigen Wurzeln der Asclepiadiaceen bekannt ist. Die äußeren Zellwände der Kurzzellen (=Durchlasszellen) zeigen charakteristische polsterartige Verdickungen, die im Verlauf des Austrocknens die Durchlasszelle wie ein Ventil verschließen. Auf diese Weise wird nach Auffassung von Heil (1924) und Hickel (1967) der Wasserverlust verlangsamt.

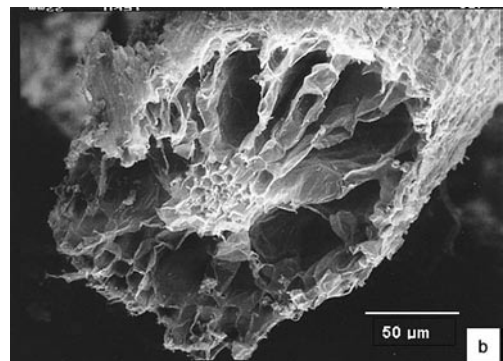
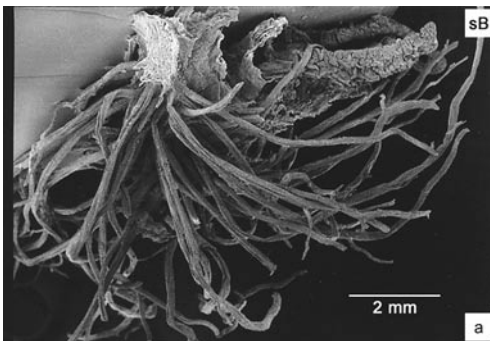


Abb. 4: Rasterelektronenmikroskopische Abbildung (a) des Wurzelsystems von *Chamaegigas intrepidus* (beachte die fehlenden Wurzelhaare; „SB“: submerses Blatt) und (b) eines Wurzelquerschnittes in desiktiertem Zustand mit großlumigen, dünnwandigen Rindenzellen. Rhizodermis und Hypodermis bilden eine der Rinde dicht anliegende Schicht.

Morphologie von Blüten und Samen - Bestäubungsbiologie

Die zygomorphen, intensiv duftenden Blüten haben auf ihrer Unterlippe einen dichten Besatz von kurzstieligen Drüsenhaaren ($400\text{-}1600\text{ mm}^{-2}$) ähnlich wie die der von Vogel (1974) beschriebenen Ölblumen. Durka et al. (2004) entdeckten mithilfe molekularer, populationsgenetischer Methoden eine unerwartet hohe genetische Variabilität von *Chamaeigigas intrepidus* innerhalb einzelner Becken. Sie schlossen daraus, dass *Chamaeigigas* durch Insekten bestäubt werden muss. In der Tat konnten vier potentielle Bestäuber beobachtet werden, zwei Hymenopteren, *Apis mellifera* und *Liotrigona bottegoi*, sowie zwei Käfer der Gattung *Condylops* (*C. erongoensis* und eine neue Art mit bis zu 50 Tieren pro m^2). An ihren Hinterbeinen sowie den Flügeldecken von *Liotrigona* und *Condylops* wurden die kugelförmigen, tricolpaten Pollen von *Chamaeigigas* nachgewiesen (Woitke et al. 2006). Es liegt nahe, dass diese Insekten bei der Befruchtung von *Chamaeigigas intrepidus* eine wichtige Rolle spielen.

Samen Die 12-kantigen Samen ($1150\text{ }\mu\text{m} \times 350\text{ }\mu\text{m}$) mit leicht konkaven Flächen zwischen den Kanten besitzen im Endosperm Aleuron- und Stärkekörner sowie Lipidtröpfchen. Sie wurden detailliert von Heil (1927) beschrieben. Hickel (1966) zeigt Querschnitte durch Blütenknospen, Fruchtknoten und Antheren.

Anpassungen an die extremen Umweltbedingungen

Trockenheit Wüstenbewohnende Tiere sind oft nachtaktiv und vermeiden die extrem heißen und trockenen Bedingungen während des Tages durch eine unterirdische Lebensweise (Brown 1968, Seely 1990). Pflanzen sind dazu aufgrund ihrer immobilen Lebensweise im allgemeinen nicht in der Lage. Nicht so *Chamaeigigas*. Während die Schwimmblätter über eine nur schwache Austrocknungstoleranz verfügen, ziehen sich die extrem desikkationstoleranten Unterwasserblätter fast vollständig in das Sediment zurück und sind so insbesondere vor der extrem hohen Lichtintensität ($> 2000\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) mit einem aufgrund der Meereshöhe sehr hohen und potentiell sehr schädlichen UV-Anteil perfekt geschützt. Dies wird durch das oben beschriebene extreme Schrumpfen, welches durch die kontraktiven Tracheiden bewirkt wird, ermöglicht. Prof. Volk hat diese kontraktiven Tracheiden sehr anschaulich als „Modell Fleischwolf, aber hohle Achse“ bezeichnet (Abb. 5).

Die auf der anderen Seite extreme Stabilität der auf den ersten Blick sehr fragil erscheinenden Cortex-Zellen der Wurzeln zusammen mit der Kurzzellenexodermis trägt ebenfalls höchstwahrscheinlich zur hohen Austrocknungstoleranz der Wurzel bei.

Physiologisch-biochemische Aspekte Eine wichtige Rolle spielt das pflanzliche Stresshormon Abscisinsäure (ABA). Seine Biosynthese wird in Pflanzen bei eintretender Trockenheit drastisch gefördert. Nach ihrem Transport, oft im Xylem, zu den Schließzellen bewirkt sie deren Verschluss und minimiert so den Wasserverlust durch Transpiration. Bei *Chamaeigigas* scheint eine stomatäre Regulation durch Abscisinsäure eine geringere Rolle zu spielen, insbesondere da ausdifferenzierte Stomata der Schwimmblätter immer geöffnet zu sein scheinen.

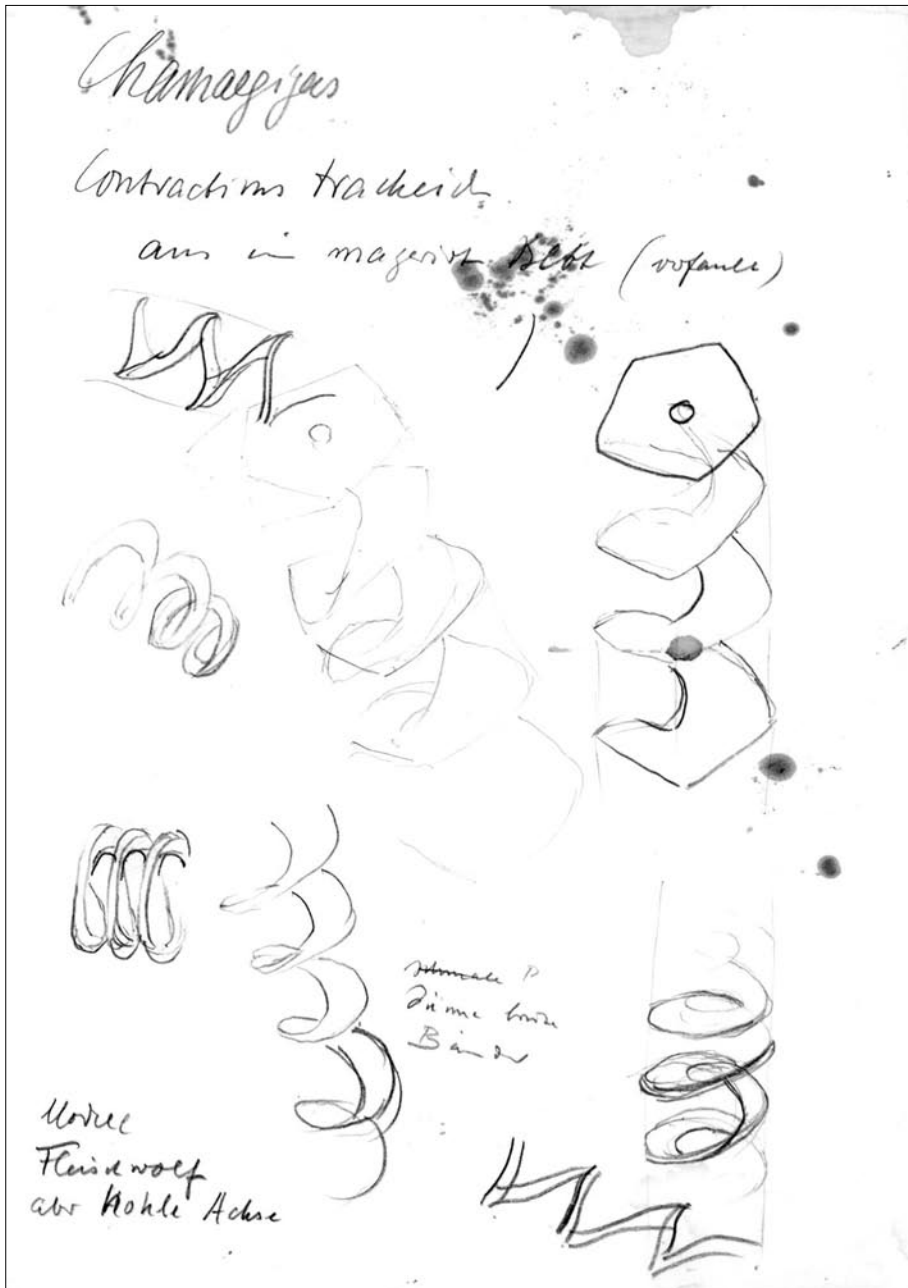


Abb. 5: Originaldarstellung von Handzeichnungen von Prof. Volk, die die kontraktiven Tracheiden von *Chamaeigas intrepidus* darstellen, mit der Bezeichnung „Modell Fleischwolf, aber hohle Achse“ (aus dem Nachlass von Prof. Volk, gefunden als Beilage in dessen Privatexemplar des Prodromus einer Flora von Südwestafrika von Merxmüller (1967))

Auferstehungspflanzen wie *Craterostigma*, *Myrothamnus* oder *Xerophyta* weisen immer einen hohen ABA-Gehalt auf, welcher nur geringen Schwankungen unterworfen ist. Die ABA-Gehalte in den Geweben hydrierter *Chamaeigigas*-Pflanzen sind dagegen niedrig, vergleichbar mit vielen anderen mesophytischen Pflanzen (Messung mittels enzymgebundenem Antikörpertest, ELISA). Der Anstieg im Verlauf des Eintrocknens ist bei den extrem austrocknungstoleranten Geweben (Wurzeln, submerse Blätter) sehr hoch (20- bis 30-fach), bei den nur schwach austrocknungstoleranten Schwimmblättern maximal 5-fach (Abb. 6).

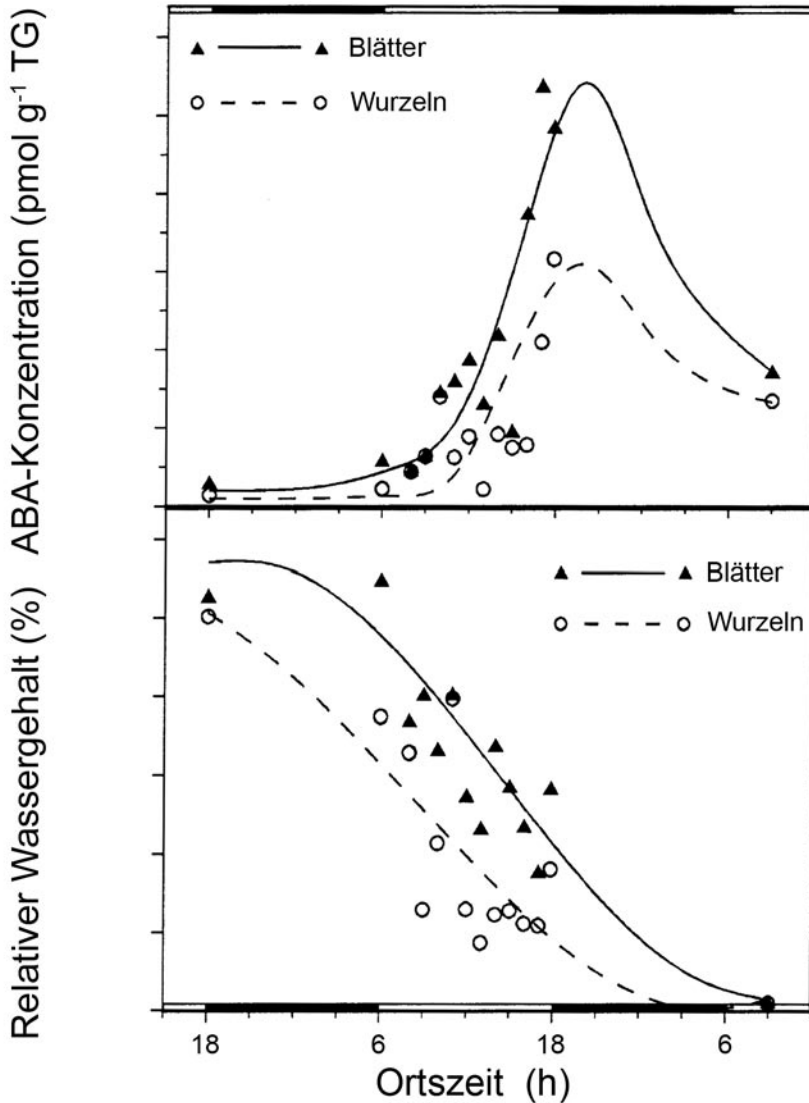


Abb.6: Konzentration an (a) Abscisinsäure in Unterwasserblättern und Wurzeln sowie (b) des relativen Wassergehaltes im Verlauf der Austrocknung von *Chamaeigigas intrepidus* (verändert nach Schiller et al. 1997)

Gewebe von *Chamaegigas* verfügen über Mechanismen, den Abscisinsäuregehalt in den Zellen hoch zu halten. So ist der oxidative Abbau der ABA zu den Metaboliten Phaseinsäure (PA) und Dihydrophaseinsäure (DPA) etwa 10 mal langsamer als beispielsweise in der mesophytischen Rosettenpflanze *Valerianella locusta*. Eine Konjugation der Abscisinsäure um physiologisch inaktiven ABA-Glukoseester ist ebenfalls viel schwächer ausgeprägt als in nicht-aquatischen Auferstehungspflanzen (Hartung, unpublizierte Daten).

Für viele mesophytische Pflanzen konnte früher wiederholt gezeigt werden, dass ABA, dem sogenannten Anionenfallenmechanismus folgend, sich leicht von sauren Kompartimenten (Vakuole, Apoplast) in alkalische Kompartimente (Cytosol, Chloroplasten) verlagert. Im Falle von *Chamaegigas*, welcher ja wie oben gezeigt im Verlauf eines Tages pH-Werten bis 12 ausgesetzt sein kann, würde dies zu einer schwerwiegenden Verarmung der Gewebe an ABA führen. *Chamaegigas*-Rosetten, welche mit radioaktiver ABA beladen wurden, verloren, im Gegensatz zu mesophytischen Pflanzen, nur geringe Mengen an ABA. Die Plasmalemmen, insbesondere der Wurzelgewebe, haben offensichtlich eine sehr geringe Permeabilität für ABA. Zusätzlich könnte die Kurzelleneperidermis, deren Durchlasszellen durch ventilähnliche Zellwandpolster verschlossen werden können, als effektive Barriere den ABA-Efflux minimieren.

Die Funktion der ABA in poikilohydrischen Angiospermen. Pflanzliche Gewebe synthetisieren bei Wasserverlust unter der Kontrolle der ABA eine Gruppe von Proteinen, welchen eine protektive Rolle unter Trockenbedingungen zugestanden wird. Zu diesen gehören die Dehydrine, von denen vermutet wird, dass sie austrocknungsempfindliche Enzyme im Cytosol schützen. Solche Dehydrine werden in Wurzeln von *Chamaegigas* im Verlauf des Austrocknens sowie nach ABA-Behandlung gebildet (Nachweis mittels spezifischer Antikörper). Unterwasserblätter enthalten auch im voll hydrierten Zustand große Mengen an Dehydrinen (Schiller et al. 1997). Eine stressphysiologische Funktion der ABA könnte in der Induktion der Dehydrin-Synthese in der Wurzel liegen.

Kohlehydrate. Poikilohydrische Angiospermen besitzen große Mengen an Zuckern, insbesondere Saccharose, Fruktose und Glukose. *Myrothamnus* enthält zusätzlich Glucopyranosyl- β -glycerin und Trehalose. In *Craterostigma* wird während des Eintrocknens Octulose in Saccharose umgewandelt. *Chamaegigas* besitzt neben Saccharose als dominierendem Zucker das Trisaccharid Stachyose. Raffinose liegt in nur geringen Mengen vor. Glukose- und Fruktosegehalte sind insbesondere in den Blättern hoch. Im Verlauf des Eintrocknens nehmen die Monosaccharide bei gleichzeitiger Akkumulation von Saccharose und Stachyose ab (Abb. 7; HPLC-Analyse). Lufttrockene Wurzeln enthalten bis zu 26% ihrer Trockenmasse Saccharose und Stachyose, in Blättern nehmen sie 14% des Trockengewichtes ein. Stachyose, Raffinose und Saccharose unterdrücken die Kristallisation cytoplasmatischer Bestandteile durch Glasbildung (Hartung et al. 1998). Im Glasstadium besitzt eine Flüssigkeit eine hohe Viskosität. Chemische Reaktionen sind stark verlangsamt und Interaktionen zwischen Zellbestandteilen finden nicht statt. Das Glasstadium ist ideal für das Überstehen einer Austrocknung. Zusätzlich können die hohen Zuckergehalte als Speichersubstanzen dienen und so das dramatisch starke Wachstum von Blättern und Blüten nach der Wiederbefeuchtung ermöglichen.

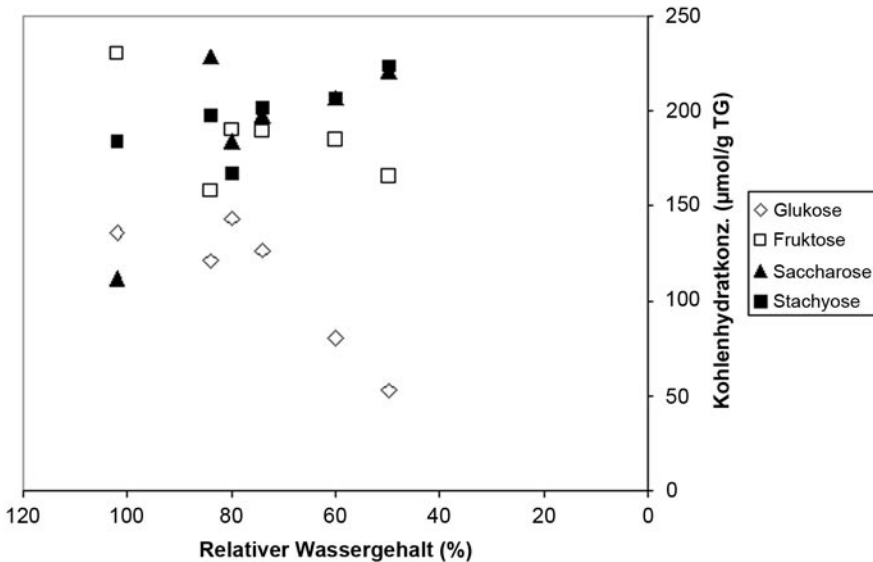


Abb.7: Konzentration der Kohlehydrate Fruktose, Glukose, Saccharose und Stachyose in Unterwasserblättern von *Chamaeigias intrepidus* mit abnehmendem relativen Wassergehalt während der Austrocknung (verändert nach Heilmeier & Hartung 2001).

Anpassung an extreme pH-Schwankungen *Chamaeigias* ist am Standort drastischen pH-Schwankungen, bis pH 10, in Extremfällen sogar bis pH 12 ausgesetzt. Mithilfe der ³¹P-NMR-Spektroskopie konnte festgestellt werden, dass bei pH 10 eine nur vernachlässigbare Alkalisierung des Cytosols der Wurzeln auftritt (Schiller et al. 1998a). Entwässerung verursachte eine sehr geringe Alkalisierung der Mesophyllvakuolen. Diese Daten weisen auf eine ungewöhnlich effektive pH-Regulation der zellulären Kompartimente hin. Die NMR-Spektren zeigten außerdem, dass Dehydrierung die Phosphat- und Phosphocholinegehalte in den Zellen nicht erhöht. Dies weist auf eine hohe Stabilität der Membranen bei erniedrigten Wasserpotentialen hin. Normalerweise werden Membranschäden von einem Anstieg an Phosphat und Phosphocholin begleitet.

Anpassung an extremen Stickstoffmangel *Chamaeigias* wächst am Originalstandort unter extremen Stickstoffmangelbedingungen. Harnstoff, Ammonium und die Aminosäuren Glycin und Serin kommen in sehr geringen Konzentrationen vor, Nitrat ist nicht nachweisbar (HPLC- und IC-Analysen). Experimente mit ¹⁴C- und ¹⁵N-markiertem Harnstoff zeigten, dass diese Verbindung von den Wurzeln nicht aufgenommen werden kann. In Anwesenheit von Urease, also nach Abspaltung von ¹⁵N-Ammonium, konnten die Wurzeln ¹⁵N in Form von NH₄⁺ aufnehmen und in Glutamin und Glutamat einbauen (Heilmeier et al. 2000a). Urease spielt daher eine zentrale Rolle bei der Nutzung von Stickstoff durch *Chamaeigias*.

Dieses Exoenzym ist von bemerkenswerter Stabilität. Nach einer mehrmonatigen Trockenperiode bei Temperaturen bis zu 60° und hoher UV-Einstrahlung verliert die Urease nicht an Aktivität (Heilmeier et al. 2000b). Sie stellt einen Schlüsselfaktor für das Überleben von *Chamaegigas* an einem von Wildtieren dominierten Standort dar.

Die Konzentration an Ammonium, welches wie gezeigt überwiegend tierischer Herkunft ist, kann in den gefüllten Becken sehr stark absinken, da es als Ammoniak aus den extrem alkalischen Becken in die Atmosphäre entweichen kann. Unter diesen Bedingungen nützt *Chamaegigas* die Aminosäuren Glycin und Serin, welche im niedrigen mikromolaren Konzentrationsbereich im Wasser nachzuweisen sind. Um diesen organisch gelösten Stickstoff (DON-dissolved organic nitrogen) nutzen zu können, verfügen die Plasmalemmen der Wurzelzellen über ein hoch affines Aufnahmesystem ($K_M = 16 \mu\text{M}$), welches allerdings sein pH-Optimum im Sauren hat (Schiller et al. 1998b). Die N-Nutzung aus DON erfolgt demnach nur während des Vormittags. Die Metabolisierung in Wurzeln und Rosetten von *Chamaegigas* wurde von Hartung und Ratcliffe (2002) mithilfe der ^{15}N - und ^{13}C -NMR-Spektroskopie untersucht.

Von arktischen und alpinen Pflanzen sowie für eine große Anzahl australischen Wildpflanzen ist bekannt, dass sie Glycin und andere Aminosäuren als N-Quelle nutzen (Neff et al. 2003). *Chamaegigas* ist bislang der erste bekannt gewordene aquatische Kormophyt, für den Glycin und Serin eine wichtige N-Quelle darstellen.

Photosynthese Heilmeier & Hartung (2001) bestimmten die Sauerstoffkonzentration im Wasser eines zu 25% mit Schwimmblättern bedeckten Beckens. Sie zeigte deutliche diurnale Schwankungen mit einem starken Anstieg während der frühen Morgenstunden und einem Plateau von 8 - 16 Uhr. Da *Chamaegigas* zur Photosynthese in der Lage ist, selbst wenn das Medium frei von CO_2 ist, schließen die Autoren, dass *Chamaegigas* Bikarbonat als Kohlenstoffquelle nutzt. Messungen der Chlorophyllfluoreszenz beider Blatttypen am Originalstandort wurden von Woitke et al. (2004) so interpretiert, dass 75% der Photosynthese und damit des Kohlenstoffgewinns in den Schwimmblättern stattfindet. Die Gründe für das bessere photosynthetische Leistungsvermögen der Schwimmblätter können vielfältig sein, i) eine bessere CO_2 Versorgung (CO_2 -Diffusionskoeffizient in Luft 10^4 -fach höher im Vergleich zum wassergelösten CO_2), zudem sind die Stomata der Schwimmblätter kontinuierlich geöffnet, vergleichbar der von Lemnaceen (Heilmeier & Hartung 2001), ii) höhere und durchaus konstantere PPFD im Vergleich zum räumlich weitaus heterogeneren Lichtklima der Unterwasserblätter, das durchschnittlich nur 10% der eingestrahelten Lichtmenge an der Wasseroberfläche erreicht, und iii) die gleichermaßen schnelle wie vollständige Erholung der Schwimmblätter nach vollständiger Austrocknung und iv) keine wesentlichen Unterschiede während der Austrocknung im Vergleich zu den Unterwasserblättern.

In der Tat zeigten auch die Schwimmblätter, im Gegensatz zu früheren Berichten, eine gewisse Austrocknungstoleranz innerhalb von 1-2 Tagen. Ob jedoch diese Fähigkeit über längere Zeiträume weiter besteht, wie dies bei den submersen Blättern der Fall ist (im Extremfall 4 bis 6 Jahre), muss stark bezweifelt werden.

Genetische Diversität innerhalb und zwischen den Populationen

Chamaeigigas intrepidus kommt als endemische Pflanze nur in einem sehr kleinen Verbreitungsgebiet in Zentralnamibia vor. Üblicherweise leiden derartige Populationen im Vergleich zu weit verbreiteten Arten an einer genetischen Verarmung, d. h. an einer geringen Anzahl polymorpher Genorte und einem Verlust an Allelen. Durch Inzuchteffekte innerhalb kleiner Populationen (genetische Drift) kann es zu einem verringerten Heterozygotiegrad und zu einer Fixierung von schädlichen Allelen kommen. Zusätzlich kann das isolierte Vorkommen von *Ch. intrepidus* auf den im Mittel ca. 25 km voneinander entfernten Inselbergen den genetischen Austausch (Genfluss) beispielsweise durch Samenverbreitung oder Pollentransfer stark einschränken.

Wie jedoch molekulargenetische Untersuchungen („genetischer Fingerabdruck“) mittels AFLP-Markern (amplified fragment length polymorphism) zeigten, ist die genetische Diversität innerhalb einer Population auf einer Granitkuppe überraschend hoch, und der Großteil der genetischen Variabilität findet sich sogar innerhalb der Individuen eines Beckens (Durka et al. 2004). Der größte Anteil der genetischen Differenzierung ist durch das Vorkommen auf den einzelnen Granitglätzen zurückzuführen, obwohl der genetische Abstand zwischen den Populationen nicht mit der geographischen Distanz korreliert war. So kann es zwischen den Inselbergen anscheinend doch zu einem Austausch von Individuen kommen, möglicherweise durch Windverdriftung sowie Transport von Samen in den Hufen und Klauen von Weide- und Wildtieren. Die hohe genetische Vielfalt in den geklumpt vorkommenden Becken auf einer Granitglätze ist auf die Bestäubung durch die oben erwähnten Insektenarten zurückzuführen.

Somit kann nicht davon ausgegangen werden, dass diese endemische Art in ihrem derzeitigen Verbreitungsgebiet genetisch verarmt ist. Ein hoher Genfluss und mutmaßlich auch eine durch die große Meereshöhe erhöhte Ultraviolettstrahlung, welche zahlreiche Mutationen bewirken sollte, sind wahrscheinlich für die hohe genetische Variabilität verantwortlich. Somit könnte trotz der vermutlich geringen generativen Fortpflanzungsrate (Heilmeyer et al. 2005) die genetische Grundlage für eine erfolgreiche Anpassung an die extremen Habitatbedingungen, deren hohe zeitliche Variabilität und die ausgeprägte Isolation der Standorte gegeben sein.

Schlussbemerkung

Unter den bislang bekannten poikilohydrischen Angiospermen gehört *Chamaeigigas intrepidus* sicherlich zu den ausgefallensten Vertretern, allein schon durch die Tatsache, dass es sich um eine aquatische Pflanze handelt. Die anatomischen Anpassungen von submersen Blättern und Wurzeln sind im Pflanzenreich einzigartig, und auf physiologisch-biochemischer Ebene zeigt die Pflanze perfekte, aufeinander abgestimmte Überlebensstrategien, welche eine Existenz unter diesen extremen und komplexen Umweltbelastungen ermöglicht. Dinter (1918) endigt seine Abhandlung über *Chamaeigigas* mit folgenden Worten, denen nichts hinzugefügt werden muss und mit denen auch diese Arbeit endigen soll:

„... Dies ist wohl das rührendste mir bekannte Beispiel des erzieherischen Kampfes der erbarmungslosen Natur gegen ihre eigenen Kinder. In dem diese aber Sieger sind.“

Danksagung

Die Untersuchungen, die dieser Arbeit zugrunde liegen, wären ohne die enthusiastische Hilfe vieler namibianischer Farmer nicht möglich gewesen. Vertretend für alle sollen hier Frau Eva-Maria Arnold aus Omaruru und Jutta und Karl-August Gaerdes (Otjua Farm) genannt werden. Die Hilfe und das Interesse von Herrn Dr. Strohbach (National Botanical Research Institute, Windhoek) und Herrn D. Morsbach (Ministry of Wildlife and Tourism, Windhoek) trugen zum Erfolg unserer Arbeit bei. Frau M. Wartinger und Herr Dr. Enno Brinckmann leisteten wertvolle Hilfe während unserer ersten Exkursion im Jahr 1995 (M.W., E.B.) sowie im Jahre 1998 (M.W.). Frau B. Dierich und Frau B. Roeger führten kompetent und zuverlässig die notwendigen analytischen Arbeiten in Würzburg durch. Finanziell wurde unser Forschungsvorhaben in großzügiger Weise von der A.F.W. Schimper Stiftung (Hohenheim) und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (SFB 251) gefördert. Ihnen allen gilt unser herzlicher Dank.

Literatur

- BARDGETT, R. 2005. The Biology of Soil. Oxford University Press, Oxford.
- BORNEFELD, T. & VOLK, O.H. 2002. Annotations to a collection of liverworts (Hepaticae, Marchantiales) from Omaruru district, Namibia, during summer 1995. *Dinteria* 27, 13-17.
- BROWN, G.W.Jr. (Ed.) 1968. Desert Biology. Academic Press, New York, London
- DINTER, K. 1909. Deutsch-Südwest-Afrika. Flora. Forst- und landwirtschaftliche Fragmente. Theodor Oswald Weigel Leipzig. p.20.
- DINTER, K. 1918. Botanische Reisen nach Deutsch-Südwest-Afrika. *Repertorium Speciarum Novarum Regni Vegetabilis*. Beiheft 3. p. 124, 168-169.
- DINTER, K. 1923. Succulentenforschung in Südwestafrika. Erlebnisse und Ergebnisse meiner Reise im Jahre 1922. *Repertorium Speciarum Novarum Regni Vegetabilis*. Beiheft 23. p.7-8.
- DURKA, W., WOITKE, M., HARTUNG, W., HARTUNG, S. & HEILMEIER, H. 2004. Genetic diversity in *Chamaegigas intrepidus* (Scrophulariaceae). In: Breckle, S.W., Schweizer, B., Fangmeier, A. (Eds) Results of worldwide ecological studies Proc. 2nd Symp. Schimper Foundation. Verlag Günter Heimbach, Stuttgart, pp. 257-265.
- FISCHER, E. 1992. Systematik der afrikanischen Lindernieae (Scrophulariaceae). *Tropische und subtropische Pflanzenwelt* 81, Fritz Steiner Stuttgart.
- GAFF, D.F. 1977. Desiccation tolerant plants of Southern Africa. *Oecologia* 31, 95-109.
- GAFF, D.F. & GIESS, W. 1986. Drought resistance in water plants in rock pools of Southern Africa. *Dinteria* 18, 17-36.
- GIESS, W. 1969. Die Verbreitung von *Lindernia intrepidus* (Dinter) Oberm (*Chamaegigas intrepidus* Dinter) in Südwestafrika. *Dinteria* 2, 23-27.
- HARTUNG, W., SCHILLER, P. & DIETZ, K.J. 1998. Physiology of poikilohydric plants. *Progress in Botany* 59, 299-327

- HARTUNG, W. & RATCLIFFE, R.G. 2002. The utilization of glycine and serine as nitrogen sources in roots of *Zea mays* and *Chamaegigas intrepidus*. *Journal of Experimental Botany* 53, 2305-2314.
- HEIL, H. 1924. *Chamaegigas intrepidus* Dtr., eine neue Auferstehungspflanze. Beihefte Botanisches Zentralblatt 41, 41-50.
- HEIL, H. 1927. Vergleichend-anatomische Studien an Samen von *Chamaegigas* und verwandten Gattungen. *Mitteilungen der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 45, 555-561.
- HEILMEIER, H. & HARTUNG, W. 2001. Survival strategies under extreme and complex environmental conditions: The aquatic resurrection plant *Chamaegigas intrepidus*. *Flora* 196, 245-260.
- HEILMEIER, H., WARTINGER, A., WARTINGER, M. & HARTUNG, W. 2000a. Ökophysiologie der namibianischen Auferstehungspflanze *Chamaegigas intrepidus*. In: Breckle, S.W., Schweizer, B., Arndt, U. (Eds.). *Ergebnisse weltweiter ökologischer Forschung. Beitr. 1. Symp. Schimper-Stiftung, 1998*. Verlag Günter Heimbach, Stuttgart, pp. 301-311.
- HEILMEIER, H., RATCLIFFE, R.G. & HARTUNG, W. 2000b. Urea - a nitrogen source of the aquatic resurrection plant *Chamaegigas intrepidus* Dinter. *Oecologia* 123, 9-14.
- HEILMEIER, H., WOLF, R., WACKER, R., WOITKE, M. & HARTUNG, W. 2002. Observations on the anatomy of hydrated and dehydrated roots of *Chamaegigas intrepidus* Dinter. *Dinteria* 27, 1-12.
- HEILMEIER, H., DURKA, W., WOITKE, M., HARTUNG, W. 2005. Ephemeral pools as stressful and isolated habitats for the endemic aquatic resurrection plant *Chamaegigas intrepidus*. *Phytocoenologia* 35, 449-468.
- HERRE, H. 1927. Die interessanteste Wasserpflanze der südafrikanischen Wüstengebiete. *Gartenflora* 76, 301-303.
- HICKEL, B. 1966. Zur Kenntnis einer xerophilen Wasserpflanze: *Chamaegigas intrepidus* DTR. aus Südwestafrika. Diss. Univ. Kiel
- HICKEL, B. 1967. Zur Kenntnis einer xerophilen Wasserpflanze: *Chamaegigas intrepidus* DTR. aus Südwestafrika. *Internationale Revue Ges. Hydrobiologie* 52, 361-400.
- KOK, O.B., GROBBELAAR, J.U. 1980. Chemical properties of water-holes in the Kuiseb River Canyon, Namib Desert. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa* 6, 82-84.
- KOK, O.B., GROBBELAAR, J.U. 1985. Notes on the availability and chemical composition of water from the gravel plains of the Namib-Naukluft Park. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa* 11, 66-70.
- MERXMÜLLER, H. 1967. *Prodromus einer Flora von Südwestafrika. Chamaegigas Dinter ex Heil*, 126:21
- NEFF, J.C., CHAPIN, F.S.III, VITOUSEK, P.M. 2003. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 205-211.
- OBERMEYER, A.A. 1967. *Lindernia intrepidus*, South West Africa. In: *The flowering plants of Africa*. 38, Pretoria.

- SCHILLER, P., HEILMEIER, H. & HARTUNG, W. 1997. Abscisic acid (ABA) relations of the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* under naturally fluctuating environmental conditions. *The New Phytologist* 136, 603-611.
- SCHILLER, P., HARTUNG, W. & RATCLIFFE, R.G. 1998a. Intracellular pH stability in the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* under the extreme environmental conditions that characterise its natural habitat. *The New Phytologist* 140, 1-7.
- SCHILLER, P., HEILMEIER, H. & HARTUNG, W. 1998b. Uptake of amino acids by the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* and its implication for N-nutrition. *Oecologia* 117, 63-69.
- SCHILLER, P., WOLF, R. & HARTUNG, W. 1999. A scanning electronmicroscopical study of hydrated and desiccated submerged leaves of the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* Dinter. *Flora* 194, 97-102.
- SEELY, M.K. (ed.) 1990. *Namib Ecology*. Transvaal Museum Monograph No. 7. Transvaal Museum, Pretoria.
- SMOOK, L. 1969. Some observations on *Lindernia intrepidus* (Dinter) Oberm (= *Chamaeigigas intrepidus* Dinter). *Dinteria* 2, 13-21.
- VOGEL, S. 1974. *Ölblumen und ölsammelnde Bienen*. Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz. Franz Steiner Verlag GmbH, Wiesbaden.
- WALTHER, K. 1967. Zur Typisierung von *Chamaeigigas intrepidus* Dinter. *Mitt. Staatsinstitut Allg. Bot. Hamburg* 12, 187-190.
- WOITKE, M., HARTUNG, W., GIMMLER, H. & HEILMEIER, H. 2004. Chlorophyll fluorescence of the submerged and floating leaves of the aquatic resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus*. *Functional Plant Biology* 31, 53-62.
- WOITKE, M., WOLF, R., HARTUNG, W. & HEILMEIER, H. 2006. Flower morphology of the resurrection plant *Chamaeigigas intrepidus* Dinter and some of its potential pollinators. *Flora* 201, 281-286.

(Fußnoten)

¹ Hinsichtlich des Datums der Entdeckung von *Chamaeigigas intrepideus* gibt es widersprüchliche Angaben. Herre (1927) zufolge fand Dinter *Chamaeigigas* bereits im Jahr 1904, Heil (1924) gibt das Jahr 1906 an. Bereits 1909 (Dinter, 1909) beschreibt er eine Pflanze, bei der es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um *Chamaeigigas* handelt: „... hier... [fanden wir]... zwei weitere [Wasserpflanzen] in den Granitbecken.... Die eine ist ein kleines zartes Pflänzchen mit an langen Stielen schwimmenden, rosa violetten Blüten und wasserlinsengroßen Blättern, eine Scrophulariacee, deren Namen noch unbestimmt ist“. Bei der zweiten Pflanze handelte es sich um *Aponogeton Dinteri*.

² Details zu den hier zusammengefassten Ergebnissen (Methoden, Versuchsbedingungen im Labor, statistische Analysen) sind in den zitierten Arbeiten der Autoren zu finden. Sie wurden, der besseren Lesbarkeit wegen, in diesem Text nur kurz zitiert.

Biographie der Autoren:

Hermann Heilmeier

(geb. 25. 9. 1956 in Niederhatzkofen, Kreis Landshut/Bayern), Studium der Biologie an den Universitäten München und Bayreuth, Promotion und Habilitation (Botanik) an der Universität Bayreuth. Wiederholte Forschungsaufenthalte im Ausland (Israel: Prof.-Michael-Evenari Farm for Runoff and Desert Ecology Research; Großbritannien: Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen; Spanien: Universidad de Salamanca; USA: University of Colorado, Boulder; Namibia). Wissenschaftlicher Oberassistent am Institut für Bodenkunde und Standortslehre der Technischen Universität Dresden, seit 1996 Leiter der AG Biologie/Ökologie am Interdisziplinären Ökologischen Zentrum der TU Bergakademie Freiberg. Zusammenarbeit mit Prof. Hartung seit 1987.



Wolfram Hartung

(geb. 27.5.1944 in Fulda): Studium der Biologie, Chemie und Geographie, Promotion und Habilitation (Botanik) an der Universität Würzburg. Wiederholte Forschungsaufenthalte im Ausland (Großbritannien: Universities of Exter, Oxford, Lancaster; Österreich: Univ. Bodenkultur Wien; Australien: CSIRO, CLIMA, Perth; USA: USDA Cotton Research Institute, Arizona; Namibia und Israel). Prof. seit 1986. Zusammenarbeit mit Prof. Heilmeier seit 1987.



Adresse der Autoren:

Prof. Dr. Hermann Heilmeier
AG Biologie/Ökologie
Interdisziplinäres Ökologisches Zentrum
TU Bergakademie Freiberg
Leipziger Straße 29, D-09599 Freiberg / Sachsen
Germany
E-mail: heilmei@ioez.tu-freiberg.de

Prof. Dr. W. Hartung
Lehrstuhl Botanik I der Universität Würzburg
Julius von Sachs Platz 2, D 97080 Würzburg
Germany
E-mail: hartung@botanik.uni-wuerzburg.de