Till Biskup

Botanik

Morphologie, Physiologie
Ökologie, Systematik

Band II

Physiologie

1. Auflage

Botanik

Morphologie, Physiologie
Ökologie, Systematik

Band I
Histologie, Anatomie, Morphologie

Band II
Physiologie

Band III
Systematik und Evolution

1. Auflage
© 2003 Till Biskup

Version 0.0.21a
12. Januar 2011

gesetzt mit LaTeX 2ε
unter Verwendung von MakeIndex, GlossTeX und BibTeX
Formeln mit AMS–LaTeX

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Autors unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Kontakt: till@till-biskup.de
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/

1 Molekulare und genetische Grundlagen

2 Signalaufnahme und Transduktion

3 Phytohormone

4 Von der Einzelzelle zur Pflanze

5 Bau und Funktion pflanzlicher Zellwände

6 Fortpflanzung und Vermehrung

7 Bewegungsphysiologie

8 Gentechnische Ansätze

9 Photosynthese: Pigmente und Membranen

10 Photosynthese: Lichtreaktionen

11 Photosynthese: Dunkelreaktionen

12 Photosynthese: Physiologische Parameter

13 Katabole Stoffwechselwege

14 Sekundäre Pflanzenstoffe

15 Nah– und Ferntransport

16 Mineralernährung

17 Abiotische Umweltfaktoren

18 Biotische Umweltfaktoren

19 Streß

All jenen, die das Staunen noch nicht verlernt haben,
die den Blick haben für die großen Zusammenhänge.

Vorwort

Vorwort des Autors

Im Zeitalter der Sequenzierung ganzer Genome wird deutlich, welch herausragende Rolle die Information gerade in der belebten Natur spielt. Leben wird zu einem wesentlichen Teil durch die hochgradig regulierte Verarbeitung von Information bestimmt.

Seit Mendels bahnbrechenden Entdeckungen in seinem Garten hat sich ein Prinzip in der Biologie fest etabliert: Wachstum, Entwicklung und Reaktion auf Umwelteinflüsse werden selbst beim einfachsten Mikroorganismus durch die programmierte Expression seiner Gene bestimmt. [265]

Aber was ist die Genexpression anders als die Realisierung auf dem Genom codierter Information?

Letztlich wird das Charakteristikum des Lebens, Information auf vielfältige Art zu verarbeiten, zum Bindeglied zwischen allen verschiedenen Disziplinen der *Life Science*. Von den "klassischen" Disziplinen wie Physiologie angefangen über die "moderneren" Disziplinen Genetik, Molekularbiologie und Biochemie bis hin zur Bioinformatik und Theoretischen Biologie zieht sich wie ein rotes Band die Frage nach der Art und Weise, wie Lebewesen mit Information umgehen.

Berlin, im Oktober 2003 Till Biskup

Zur Gliederung des II. Bandes

Der erste Teil, **Entwicklungsphysiologie**, geht inhaltlich hauptsächlich auf die Vorlesung "Entwicklungsbiologie der Pflanzen" von Dr. Zoglauer zurück. Er schlägt einen Bogen von den allgemeinen Grundlagen der Entwicklung über ihre Regulation bis zur Fortpflanzung und Vermehrung. Inbegriffen sind die Kapitel Phytohormone, Musterbildung und Bewegungsphysiologie.

Einen großen Bereich des zweiten Abschnittes (**Stoffwechselphysiologie**) nimmt das Kapitel Photosynthese ein, das aus der gleichnamigen Vorlesung von Frau Prof. Rank hervorging. Die weiteren Kapitel stammen zum Teil aus der VL Biochemie der Pflanzen von Prof. Lockau (Katabole Stoffwechselwege, Sekundäre Pflanzenstoffe), der Rest aus dem entsprechenden Abschnitt der Pflanzenphysiologie–Hauptvorlesung von Prof. Buckhout.

Den Abschluß bildet die **Ökophysiologie**, eine Mischung der Vorlesungen Ökologische Biochemie von Dr. Dreier und des Abschnittes Streßphysiologie von Prof. Buckhout in der Pflanzenphysiologie–Hauptvorlesung.

Vorwort zur Herausgabe der Skriptreihe "Botanik"

Drei Jahre sind mittlerweile seit meiner ersten Botanik–Vorlesung — damals noch bei Professor Hoffmann — vergangen, und das, was einmal mit dem Abtippen der Mitschriften begann, hat sich zu einem großen Projekt entwickelt. Das vor zwei Jahren erschienene Skript "Allgemeine Botanik" ist sozusagen erwachsen geworden.

Was einmal als einbändiges Werk begann (die Vorlesungsmitschrift zur "Speziellen Botanik" wurde von mir nie bis zur Veröffentlichung gebracht), hat sich mittlerweile, zwei Jahre später und nach zahlreichen Vorlesungen aus dem gesamten Bereich der Botanik, Pflanzenphysiologie und pflanzlichen Biochemie, zu einer dreibändigen Serie entwickelt:

Band I	Histologie, Anatomie, Morphologie
Band II	Physiologie
Band III	Systematik und Evolution

Der erste und vorliegende Band bildet den Auftakt, die Bände II und III werden voraussichtlich im Laufe des Jahres 2002 erscheinen.

Vieles hat sich verändert, auch an diesem Skript: Jedes Kapitel bekam die interne Gliederung als Übersicht noch einmal vorweggestellt, am Ende habe ich eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Lehrinhalte, Fragen zum Stoff und zuweilen auch weiterführende Literatur angefügt. Am Beginn jedes Kapitels und teilweise auch vor größeren Abschnitten innerhalb eines Kapitels finden sich "Mini–Glossare", die die im Text vorkommenden Fachbegriffe definieren. Alle diese Begriffe sind noch einmal am Ende im Glossar zusammengefaßt.

Das Konzept ist geblieben: Durch den Stichwortcharakter soll der rasche Zugriff auf die Informationen gewährleistet werden, die konsequente Angabe der Quellen — auch wenn es sich um Aussagen von Dozenten aus Vorlesungen handelt — wurde beibehalten, um in Zweifelsfragen besser entscheiden und nachvollziehen zu können.

Mein besonderer Dank gilt an dieser Stelle all jenen Dozenten, deren Vorlesungen ich besuchte und die mein Interesse am Fachgebiet geweckt haben. Ohne diese Motivation wäre ich nie auf den Gedanken gekommen, ein solches Projekt zu starten.

Berlin, im Oktober 2001 Till Biskup

Danksagung

Danken möchte ich allen, die zur Entstehung dieses Skriptes auf die eine oder andere Weise beigetragen haben. Mein besonderer Dank gilt den Dozenten der HU Berlin, die mir vom ersten Semester an die Botanik näher brachten und mein Interesse immer wieder neu weckten. In der "historischen" Reihenfolge

Prof. Hoffmann, Allgemeine Botanik
Prof. Köhler, Spezielle Botanik
Prof. Rank, Allgemeine Botanik
Dr. Brückner, Spezielle Botanik
Prof. Ehwald, Pflanzenphysiologie
Prof. Lockau, Biochemie
Prof. Buckhout, Angewandte Botanik
Dr. Dreier, Biochemie
Dr. Zoglauer, Entwicklungsbiologie
Prof. Grimm, Pflanzenphysiologie

Mein Dank gilt ferner allen anderen Dozenten, deren Vorlesungen meinen Horizont erweiterten und mit dazu beitrugen, "das große Bild" der Biologie zu erahnen.

Berlin, im Juni 2003 Till Biskup

Hinweise zur Benutzung

Ein wesentliches Anliegen des vorliegenden Skriptes ist, dem Studenten einen möglichst schnellen Zugriff auf die gesuchten Informationen zu geben. Dazu wurde eine ganze Reihe von Elementen entwickelt, die dabei helfen sollen.

Mini–Glossar

Jedes Kapitel beginnt mit einem **Mini–Glossar**, einer Box, in der die wichtigsten Begriffe, die im Kapitel auftauchen, definiert werden. Alle Begriffe, die in einem solchen Mini–Glossar auftauchen, erscheinen ebenfalls im Gesamt–Glossar am Ende des Skriptes.

BOX 9.2: ***Methoden — Gefrierätztechnik***

Hintergründe, Methoden, Techniken, die für das bessere Verständnis des Kontextes von Bedeutung sind, sich aber schwer thematisch eingliedern lassen, erscheinen in Boxen. Optisch durch einen andere Hintergrund hervorgehoben, fallen sie auch beim Durchblättern schnell ins Auge und lassen sich so gut wiederfinden.

CONCEPT CHECK **9.8**

Am Ende eines jeden Abschnittes befindet sich eine Box mit dem Titel "Concept Check". Sie dient dazu, die wesentlichsten Konzepte des vorangegangenen Abschnittes noch einmal zusammenzufassen. Die hier aufgeführten Punkte stellen das Minimum dessen dar, was von diesem Thema behalten werden sollte.

✎ **Begriffe, Regeln, Sätze** erscheinen mit einem kleinen vorangestellten Dreieck. Die weitere Beschreibung erscheint eingerückt und setzt sich damit deutlich vom umgebenden Text ab.

■ **Beispiele** und praktische Anwendungen sind durch ein vorangestelltes Quadrat gekennzeichnet. Sie zeigen den Bezug zur Praxis auf und stammen häufig direkt aus der zur Vorlesung gehörenden Computerübung.

☞ Hinweise auf wichtige **Fehlerquellen**, Tips und Querverweise werden durch einen Pfeil kenntlich gemacht.

Wichtige Begriffe wurden auf dem äußeren Rand notiert, um ihr Auffinden im Kontext zu erleichtern. *wichtige Begriffe*

Ungewöhnliche oder besonders wichtige Eigenschaften oder Feststellungen sind durch ein Symbol am Rand markiert. Ein Beispiel ist das Vorkommen von Lipid–*Mono*layern in den Antennen von Grünen Bakterien.

[94] bzw. Häder [94]

Literaturverweise in dieser Form verweisen in der Regel auf das allgemeine Literaturverzeichnis am Ende des Skriptes, sind aber zum Teil auch am Ende eines jeden Kapitels aufgeführt.

Zusammenfassung und Wiederholung

Jedes Kapitel schließt mit einem größeren Block, der **Zusammenfassung und Wiederholung**. Hier werden die wesentlichen Aspekte und Konzepte des vorangegangenen Kapitels noch einmal in Stichpunkten wiederholt. Zusammen mit den sich weiter unten anschließenden **Fragen** können sie gut für Prüfungsvorbereitungen verwendet werden.

Fragen

Zum Teil stammen diese Fragen aus realen Klausuren zur Pflanzenphysiologie, zu einem größeren Teil habe ich sie selbst auf der Basis des im jeweiligen Kapitel dargestellten Stoffes entworfen. Ziel dieser Fragen ist es, eine Möglichkeit der Überprüfung des persönlichen Wissensstandes auf einfachem Weg zu ermöglichen. Im Rahmen einer Prüfungsvorbereitung sollte jede dieser Fragen zumindest im Groben beantwortet werden können.

weiterführende Literatur

Oft gibt es speziellere Literatur zu einem bestimmten Thema, die zwar auch im allgemeinen Literaturverzeichnis am Ende des Skriptes aufgeführt ist, sich dort aber dem thematisch orientierten Zugriff entzieht. Andererseits ist hier auch Literatur aufgeführt, die nicht im allgemeinen Literaturverzeichnis auftaucht.

zitierte Literatur

Spezielle Literatur, die im Kapitel zitiert wurde, insbesondere Originalartikel oder aktuelle Reviews, sind hier aufgeführt.

Kurzinhalt

Teil I Wachstum und Entwicklung 6

1 Molekulare und genetische Grundlagen der Entwicklung 8

2 Signalaufnahme und Transduktion 42

3 Phytohormone 84

4 Von der Einzelzelle zur Pflanze 146

5 Bau und Funktion pflanzlicher Zellwände 168

6 Fortpflanzung und Vermehrung 188

7 Bewegungsphysiologie 224

8 Gentechnische Ansätze in der Molekularen Pflanzenphysiologie 236

Teil II Stoff– und Energiewechsel 250

9 Photosynthese: Pigmente und Membranen 252

10 Photosynthese: Lichtreaktionen 274

11 Photosynthese: Dunkelreaktionen 310

12 Photosynthese: Physiologische Parameter 320

13 Katabole Stoffwechselwege 346

14 Nah– und Ferntransport 356

15 Mineralernährung 380

Teil III Interaktion mit der Umwelt 414

16 Abiotische Umweltfaktoren 416

17 Biotische Umweltfaktoren 426

18 Sekundäre Pflanzenstoffe 434

19 Streß 450

Anhang 460

A Klausurfragen 462

B Lösungen 466

Inhaltsverzeichnis

Teil I Wachstum und Entwicklung 6

1 Molekulare und genetische Grundlagen der Entwicklung 8

1.1 Die DNA: Träger der genetischen Information 9

1.1.1 Die DNA ist Träger der genetischen Information 9

1.1.2 Die DNA ist ein doppelhelikales Molekül 9

1.1.3 Der genetische Code besteht aus Tripletts der vier Buchstaben 9

1.2 Pflanzliche Genome 11

1.2.1 Die Genomgröße bei Pflanzen variiert stark 13

1.2.2 Polyploidie ist ein typisch pflanzliches Phänomen 14

1.2.3 Nach ihrer Funktion können homöotische und Strukturgene unterschieden werden 15

1.2.4 Transposons sind mobile genetische Elemente 16

1.3 Zellzyklus 16

1.4 DNA–Replikation und Mitosezyklus 17

1.4.1 Die DNA–Replikation ist semikonservativ 17

BOX 1.1: *Hintergründe* — MESELSON–STAHL–*Experiment* 18

1.4.2 Morphologisch: Mitose und Teilungswachstum 19

1.5 Differenzielle Genexpression 21

1.5.1 Die Hauptsätze der Molekularbiologie geben die Richtung des Informationsflusses wieder 22

1.5.2 Die Transkription ist das Umschreiben der genetischen Information von DNA auf mRNA 24

1.5.3 Die Transkription wird durch RNA–Polymerasen vermittelt 25

1.5.4 Die Transkription läuft in vier Schritten ab 27

1.5.5 Posttranskriptionelles Processing 29

1.5.6 An der Translation sind zwei Komponenten beteiligt . . 29

1.5.7 Die Translation läuft in drei Schritten ab 29

1.5.8 Posttranslationelles Processing 32

1.6 Regulation der Genexpression und des Stoffwechsels 32
1.6.1 Die Transkription ist die am stärksten regulierte Phase der Genexpression 32
1.6.2 mRNA–Turnover im Zellkern ermöglicht posttranskriptionelle Kontrolle 36
1.6.3 Translationelle Kontrolle wird durch verschiedene Faktoren ausgeübt 37
1.6.4 Posttranslationelle Kontrolle ist durch Protein–Turnover und Protein–Modifikationen möglich 37

2 Signalaufnahme und Transduktion 42
2.1 Übersicht, allgemeine Prinzipien 44
2.1.1 Signaltransduktionswege sind hochspezifisch und zeigen einen hohen Grad an Plastizität 45
2.1.2 Pflanzen nehmen eine Vielzahl exogener und endogener Signale wahr 46
2.2 Rezeptoren der Signalaufnahme 47
2.2.1 Die große Mehrheit der Rezeptoren ist membrangebunden 47
2.2.2 Membrangebundene Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen 47
BOX 2.1: *Methoden — Library screening & multiple alignment* 47
BOX 2.2: *Methoden — Two–hybrid system* 48
2.2.3 Zweikomponenten–Rezeptoren wurden erst kürzlich in Eukaryoten entdeckt 49
2.2.4 Receptor–like Proteinkinasen (RLK) sind verwandt mit tierischen Receptor Tyrosine Kinasen (RTK) 52
2.3 Zyklische Nukleotide 54
2.3.1 cAMP ist der Prototyp des *second messengers* 54
BOX 2.3: *Methoden — Komplementation in Hefe* 54
2.3.2 Die Rolle von cAMP in Pflanzen ist immer noch umstritten 55
2.3.3 cGMP könnte in Pflanzen eine wichtigere Rolle spielen als cAMP 56
2.4 Die Rolle des Calciums 58
2.4.1 Calcium ist an vielen Signaltransduktionswegen in der Pflanze beteiligt 58
2.4.2 Signaltransduktion durch Ca^{2+} besteht aus zwei Schritten 59
BOX 2.4: *Methoden — Photoreaktive ("caged") Moleküle* 60

2.4.3 Ca^{2+}–bindende Proteine besitzen meist mindestens ein "EF–hand" Motiv 62

2.4.4 Die Spezifität des Calciums liegt in seiner räumlichen und zeitlichen Verteilung in der Zelle 63

2.5 G–Proteine 65

2.5.1 G–Protein–gekoppelte Rezeptoren (GPCRs) weisen sieben Transmembran–Domänen auf 65

2.5.2 Heterotrimere G–Proteine fungieren als molekulare Schalter 66

2.5.3 Mittlerweile wurden alle Untereinheiten heterotrimerer G–Proteine in Pflanzen identifiziert 66

2.5.4 Heterotrimere G–Proteine scheinen in Pflanzen an einigen Signalwegen beteiligt zu sein 67

2.5.5 Monomere G–Proteine nehmen in Pflanzen eine Schlüsselstellung als molekulare Schalter ein 68

2.5.6 Der Zyklus kleiner GTPasen unterscheidet sich von dem heterotrimerer G–Proteine 69

2.5.7 ROP ist die einzige Familie an der Signaltransduktion beteiligter monomerer G–Proteine *in planta* 70

2.6 Phospholipide 72

2.6.1 Die verschiedenen Klassen von Phospholipasen unterscheiden sich durch ihre Schnittstellen 72

2.6.2 Die Ziele des PL–Signalwegs *in planta* scheinen sich von tierischen Systemen zu unterscheiden 73

2.7 MAP–Kinasen 75

2.7.1 Die MAPK–Kaskade wurde bei Tieren entdeckt und gut untersucht 75

2.7.2 In Pflanzen ist die MAPK–Kaskade mit ungewöhnlichen Rezeptortypen kombiniert 75

2.7.3 Die MAPK–Kaskade: Beispiel für die Netzwerk–Struktur pflanzlicher Signaltransduktions–Wege 77

3 Phytohormone 84

3.1 Einführung 85

3.1.1 Die Zahl von Phytohormon–Kandidaten hat in den letzten zwei Jahrzehnten stark zugenommen 86

3.1.2 Phytohormone zeichnen sich durch ihre multiple Wirkung aus 87

3.1.3 Die Mechanismen der Wirkung von Phytohormonen liegen großenteils noch im Dunkeln 88
3.1.4 Analyse von Hormonwirkungen 90
3.2 Auxine 92
3.2.1 Chemische Konstitution und Nachweis der Auxine 92
3.2.2 Biosynthese und Metabolismus von Auxin 94
BOX 3.1: *Methoden — Radio Immuno Assay (RIA)* 94
3.2.3 Transport von Auxin 96
3.2.4 Physiologische Effekte von Auxin: Zellstreckung 98
3.2.5 Physiologische Effekte von Auxin: Phototropismus und Gravitropismus 99
3.2.6 Effekte von Auxin auf die Entwicklung 101
3.2.7 Signaltransduktions–Wege von Auxin 103
3.3 Gibberelline 107
3.3.1 Entdeckung und Nachweis der Gibberelline 107
3.3.2 Die Biosynthese der Gibberelline ist ein Ast des Terpenoid–Stoffwechselweges 108
3.3.3 Gibberelline haben großen Einfluß auf Wachstum und Entwicklung 111
3.3.4 Die Mechanismen GA–induzierten Wachstums werden an Zwergmutanten untersucht 111
3.3.5 Die Aleuronschicht ist ein gutes Versuchsobjekt zur Erforschung der GA–Signaltransduktion 111
3.4 Cytokinine 112
3.4.1 Cytokinine wurden auf der Suche nach zellteilungsfördernden Substanzen entdeckt 112
3.4.2 Biosynthese und Metabolismus 114
3.4.3 Cytokinine spielen eine herausragende Rolle als Regulatoren des pflanzlichen Zellzyklus 116
3.4.4 Cytokinine haben weitere Funktionen in Pflanzen 118
3.4.5 Die Signaltransduktion der Cytokinine ähnelt den bakteriellen Zweikomponenten–Systemen 119
3.5 Abscisinsäure 120
3.5.1 Vorkommen, chemische Konstitution und Nachweis . . . 120
3.5.2 Biosynthese, Metabolismus und Transport 121
3.5.3 Physiologische Funktionen der ABA 122

3.5.4 Signaltransduktion . . . 123
3.6 Ethylen . . . 125
3.6.1 Die "triple response" ist das klassische Nachweisverfahren für Ethylen . . . 125
3.6.2 Biosynthese . . . 126
3.6.3 Physiologische Funktionen des Ethylens . . . 128
3.6.4 Signaltransduktion . . . 130
3.7 Brassinosteroide . . . 131
BOX 3.2: *Zusammenfassung — Brassinosteroide* . . . 131
3.8 Jasmonsäure . . . 132
BOX 3.3: *Zusammenfassung — Jasmonsäure* . . . 132
3.9 Salicylsäure . . . 133
BOX 3.4: *Zusammenfassung — Salicylsäure* . . . 133
3.10 Systemin . . . 134
BOX 3.5: *Zusammenfassung — Systemin* . . . 134
BOX 3.6: *Hintergründe — Florigen: Das hypothetische Blühhormon* . . . 134

4 Von der Einzelzelle zur Pflanze 146
4.1 Organisationstyp Embryophyta . . . 147
4.1.1 Vergleich der Generationswechsel . . . 147
4.1.2 Embryonalentwicklung . . . 149
4.1.3 Bau des Sporophyten . . . 150
4.2 Zellteilung, Differenzierung . . . 150
4.2.1 Typen mitotischer Zellteilungen . . . 151
4.2.2 Determination und Differenzierung . . . 152
4.2.3 Steuerung der Zelldifferenzierung . . . 153
BOX 4.1: *Hemmfeld–Theorie/Sperrfeld–Theorie* . . . 154
4.3 Organogenese und Wachstum von Organen . . . 154
4.3.1 Polarität . . . 154
4.3.2 Streckungswachstum . . . 156
4.3.3 Morphogenese aus Meristemen . . . 158

5 Bau und Funktion pflanzlicher Zellwände 168
5.1 Die Zellwand als Kompartiment der Pflanzenzelle . . . 169
5.2 Ontogenese . . . 169

5.3 Aufbau der Zellwand bei höheren Pflanzen 172
5.3.1 Komponenten der Zellwandmatrix bei Angiospermen . . 172
5.3.2 Wasser in der Zellwand 174
5.4 Die Zellwand als Polyelektrolyt und Kationenaustauscher 177
5.5 Mechanische Eigenschaften der Zellwand 180
5.6 Zellwandwachstum 181
5.6.1 Säure–Wachstums–Theorie 181
5.6.2 Streckungswachstum 182

6 Fortpflanzung und Vermehrung 188
6.1 Vegetative Vermehrung 191
6.1.1 Formen vegetativer Vermehrung bei Einzellern 192
6.1.2 Formen vegetativer Vermehrung bei Mehrzellern 192
6.2 Generative Vermehrung 193
6.2.1 Amphimixis 194
6.2.2 Apomixis 197
6.3 Kernphasen– und Generationswechsel 199
6.3.1 Haupttypen des Kernphasenwechsels 200
6.3.2 Lebenszyklen und Kernphasenwechsel 201
6.4 Reproduktionsprozeß der Angiospermen 202
6.4.1 Blüte 202
6.4.2 Bestäubung 204
6.4.3 Coevolution mit Tieren 206
6.4.4 Doppelte Befruchtung bei Angiospermen 209
6.4.5 Samen– und Fruchtbildung 212
6.4.6 Apomiktische Embryonenentstehung und Parthenocarpie 214
6.4.7 Samen– und Fruchtverbreitung 214
6.4.8 Samenruhe und Keimung 216
6.4.9 Reservestoffspeicherung 218
6.5 genetische Regulation der Blütenentwicklung 220

7 Bewegungsphysiologie 224
7.1 Bewegungsmechanismen 225
7.1.1 Quellungs– und Entquellungsbewegungen 225
7.1.2 Kohäsionsbewegungen 226

7.1.3 Explosionsbewegungen . . . 227
7.1.4 Turgorbewegungen . . . 228
7.1.5 Wachstumsbewegungen . . . 229
7.1.6 Bewegung durch kontraktile Proteinkomplexe . . . 230
7.2 Reizvorgänge . . . 231
7.3 Tropismen . . . 232
7.3.1 Phototropismus . . . 232
7.3.2 Gravitropismus (= Geotropismus) . . . 232
7.3.3 Chemotropismus und andere Tropismen . . . 233
7.4 Nastien . . . 233
7.4.1 Seismonastie und Thigmonastie . . . 233
7.4.2 Weitere Nastien . . . 233
7.5 Taxien . . . 234
7.5.1 Phototaxis . . . 234
7.5.2 Chemotaxis . . . 234
7.6 Reizbewegungen in Zellen . . . 234

8 Gentechnische Ansätze in der Molekularen Pflanzenphysiologie 236

8.1 Entwicklung in der Pflanzenzüchtung und pflanzlichen Genetik . 237
8.1.1 Züchtungsverfahren . . . 237
8.1.2 Züchtungsziel . . . 237
8.1.3 Bedeutung der Gentechnik . . . 238
8.2 Methoden der modernen Pflanzenzüchtung und Gentechnik . . . 238
BOX 8.1: *Stichwort: Arabidopsis thaliana* . . . 238
8.2.1 Allgemeine Methoden . . . 238
8.2.2 Spezielle Methoden . . . 239
8.2.3 Transformation der Pflanzenzelle . . . 239
8.3 Zielsetzungen: Neue Eigenschaften, Optimierung, Resistenzen . . 241
BOX 8.2: *Stichwort: Horizontaler/lateraler Gentransfer* . . . 242
BOX 8.3: *Stichwort: Goldener Reis (Golden Rice)* . . . 243
BOX 8.4: *Stichwort: BT–Toxin* . . . 244
BOX 8.5: *Stichwort: Markersysteme* . . . 245
8.4 Risiken der Gentechnik in der Pflanzenzüchtung . . . 246
8.4.1 Risiken . . . 246

8.4.2 Freisetzungsproblematik 246
8.4.3 Sicherheitsforschung 246

Teil II Stoff– und Energiewechsel 250

9 Photosynthese: Pigmente und Membranen 252

9.1 Einleitung 253
9.1.1 Die Photosynthese ist fundamental für das Leben auf der Erde 253
9.1.2 Die Photosynthese läßt sich funktional in zwei Abschnitte untergliedern 254
9.2 Pigmente 255
9.2.1 Physikalische Anforderungen an die Pigmente 255
9.2.2 Tetrapyrrole sind die primär photosynthetisch aktiven Pigmente 255
9.2.3 Akzessorische Pigmente sind für die Funktion des Photosyntheseapparates unerläßlich 256
9.2.4 Physik der Anregung: Termschema des Chlorophylls . . . 257
9.2.5 Energietransfer zwischen Pigmenten 260
9.3 Strukturen 262
9.3.1 Die Purpurmembran der Halobacterien ist die einfachste mögliche Nutzung der Lichtenergie 262
9.3.2 Bakterien und Cyanobakterien besitzen nur Thylakoide und keine Plastiden 263
9.3.3 Plastiden bei eukaryotischen Algen 267
9.3.4 Chloroplasten bei höheren Pflanzen 269
BOX 9.1: *Methoden — Gefrierätztechnik* 270

10 Photosynthese: Lichtreaktionen 274

10.1 Bau der Reaktionszentren 276
10.1.1 Der Bau der RCs unterliegt funktionalen Anforderungen 276
10.1.2 Detailstruktur von PS I 279
10.1.3 Detailstruktur von PS II 280
10.1.4 Vergleich der Reaktionszentren 280
10.2 Ladungstrennung und Elektronentransport 282

10.2.1 Absorption, Ladungstrennung und Elektronentransport besitzen unterschiedliche Zeitskalen . . . 282
10.2.2 Bei der oxygenen Photosynthese sind zwei Photosysteme in Reihe geschaltet . . . 283
10.2.3 Die Elektronentransportkomponenten sind in drei integralen Membrankomplexen zusammengefaßt . . . 283
10.2.4 Vier Mn–Atome sind an der Funktion des wasserspaltenden Komplexes wesentlich beteiligt . . . 285
10.2.5 Phäophytin und zwei Chinone sind die Elektronenakzeptoren des PSII . . . 285
10.2.6 Der cyt b_6f–Komplex vermittelt zwischen PSII und PSI und transportiert zusätzliche Protonen . . . 286
10.2.7 Plastochinon und Plastocyanin sind die mobilen Elektronencarrier zwischen PSII und PSI . . . 287
10.2.8 Die Ladungstrennung im PSI läuft über eine Reihe von FeS–Zentren . . . 287
10.2.9 Zyklischer Elektronentransport . . . 288
10.3 Photophosphorylierung . . . 290
10.3.1 Bau und Funktion der ATP–Synthase . . . 290
10.3.2 Stöchiometrie der Kopplung . . . 290
BOX 10.1: *Hintergründe — Chemiosmotische Theorie* . . . 290
10.4 Primäre Produkte der Lichtreaktion und Energiebilanz . . . 292
10.5 State transition ist wichtig für die Balance zwischen PSII und PSI. . . . 293
10.5.1 Die Balance der Aktivität von PSII und PSI ist notwendig, um Schäden zu vermeiden . . . 293
10.5.2 PSI und PSII sind in den Thylakoiden räumlich getrennt angeordnet . . . 293
10.5.3 Mögliche Mechanismen des state transition werden aktuell diskutiert . . . 293
10.6 Fluoreszenz als weitere Verwertung der Anregungsenergie . . . 294
10.6.1 Spektral und zeitlich aufgelöste Messungen der Fluoreszenz 294
10.6.2 PAM–Verfahren zur Fluoreszenzmessung . . . 296
10.6.3 Definition charakteristischer Parameter . . . 296
10.7 Mechanismen der Fluoreszenzlöschung (Quenching) . . . 298
10.7.1 Energieabhängiges Quenching (q_E) . . . 298
10.7.2 Transition–abhängiges Quenching (q_T) . . . 299

10.7.3 Photoinhibitorisches Quenching (q_I) 302
10.7.4 Fluorescence imaging 305

11 Photosynthese: Dunkelreaktionen 310

11.1 Calvinzyklus 311
11.2 Oxygenasereaktion der Rubisco und Photorespiration 312
11.3 CO_2–konzentrierende Mechanismen 314
11.3.1 CAM–Metabolismus 314
11.3.2 C_4–Metabolismus 314
11.3.3 Vergleich C_3/C_4/CAM 316
11.3.4 Isotopendiskriminierung 316
11.3.5 CO_2–konzentrierende Mechanismen bei Wasserpflanzen . 317

12 Photosynthese: Physiologische Parameter 320

12.1 Optische Eigenschaften der Blätter, Lichtabhängigkeit der Photosynthese 321
12.1.1 Blattanatomie und optische Eigenschaften 322
12.1.2 Methoden zur Messung von Reflexion, Transmission und Absorption von Blättern 323
12.1.3 Anteil von Fluoreszenz, Wärmedissipation und photochemischer Nutzung am absorbierten Licht 323
12.1.4 Lichtkurven der Photosynthese 323
12.1.5 Lichtkompensation und Sättigung 323
12.1.6 Einfluß der Lichtbedingungen auf die Ausbildung der Blätter 324
12.1.7 Intermittierendes Licht zur Unterdrückung der LHC–Ausbildung 325
12.2 Photosynthese und CO_2 327
12.2.1 CO_2–Fixierung in der Photosynthese 327
12.2.2 Verfügbarkeit des CO_2 für die Plastiden 327
12.2.3 Rolle des CO_2/O_2–Verhältnisses 328
12.2.4 CO_2–Widerstände 328
BOX 12.1: *Hintergründe — Der Diffusionsprozeß* 328
12.2.5 CO_2–Abhängigkeit der Photosyntheserate 330
12.2.6 CO_2–Kompensationskonzentration 330
12.2.7 Änderungen der CO_2–Konzentration in der Erdatmosphäre 330

12.2.8 Auswirkungen der gegenwärtigen CO_2–Anreicherung . . 330
12.3 Photosynthese und O_2 332
12.3.1 Vorkommen von O_2 in der Erdatmosphäre 332
12.3.2 Mehler–Reaktion 332
12.3.3 Bildung aktivierter Sauerstoffspecies 332
12.3.4 Wirkung der aktivierten O_2–Species in der Zelle 333
12.3.5 Antioxidative Schutzsysteme insbesondere der Plastiden . 333
12.4 Photosynthese als Angriffsort für Herbizide 337
12.4.1 Hemmstoffe des Elektronentransports 337
12.4.2 Elektronenakzeptoren 337
12.4.3 Deregulation der Chlorophyllbiosynthese durch ALA . . 337
12.4.4 Radikalbildner 337
12.4.5 Hemmstoffe der Carotinoid–Biosynthese 337
12.4.6 Hemmstoffe der Aminosäure–Biosynthese 337
12.4.7 Herbizidresistenz 337
12.5 Photosynthese und Temperatur, Wasser und Mineralstoffversorgung 338
12.5.1 Chilling–sensitive und resistente Pflanzen 338
12.5.2 Gleitendes Temperaturoptimum der Photosyntheserate . 339
12.5.3 Dürreresistente und sensitive Pflanzen (CAM–Pflanzen) . 339
12.5.4 Water–use–efficiency 339
12.5.5 Konsequenzen von Wasserstreß auf die Photosynthese . . 339
12.5.6 Wirkungsorte ausgewählter Mineralstoffe in der Photosynthese 339
12.5.7 Beziehung von CO_2–, S– und N–Assimilation 339
12.6 Biomassebildung und Ertrag 340
12.6.1 Definitionen: Apparente Photosynthese, Netto–, Bruttophotosyntheserate 340
12.6.2 Primärproduktion 341
12.6.3 Photosynthese und Biomassebildung bei Einzelpflanzen . 342
12.6.4 Source–sink–Beziehungen 342
12.6.5 Photosynthese und Biomassebildung in Pflanzenbeständen 342
12.6.6 Bestandesarchitektur 342
12.6.7 Harvest index 343
12.6.8 Lokale und globale Effizienz der Sonnenenergiekonversion 343

13 Katabole Stoffwechselwege **346**

13.1 Übersicht 347

13.2 Metabolismus der Speicherstoffe 348

13.2.1 Natur und Lokalisierung 348

13.2.2 Metabolismus von Speicherfetten 349

13.2.3 Metabolismus von Speicherpolysacchariden 349

13.2.4 Metabolismus von Speicherproteinen 350

13.3 Mobilisierung von Reservefetten 350

13.4 Besonderheiten der pflanzlichen Atmung 350

13.4.1 Besonderheiten der Atmungskette 350

13.4.2 Thermogenese 351

13.5 Wechselbeziehungen von Photosynthese und Atmung 351

14 Nah– und Ferntransport **356**

14.1 Physikalische Grundlagen und Energetik des Wassertransportes 357

14.1.1 Wasserpotential 357

14.1.2 Zelle und Osmose 358

14.2 Regulation und Energetik der Transpiration 358

14.3 Transport von Wasser und Ionen im Boden 358

14.4 Apoplastischer und symplastischer Transport in Wurzel und Blatt358

14.5 Mechanismen des Xylemtransportes 358

14.5.1 Mechanismen 358

14.5.2 BÖHM–Kohäsionstheorie 359

BOX 14.1: *The Cohesion-Tension Theory at Work* 361

14.6 Physikalische und biochemische Grundlagen des Phloemtransportes 364

14.6.1 Leitbahnen 365

14.6.2 Transportmoleküle 369

14.7 Zum Mechanismus des Siebröhrentransportes 369

14.7.1 source — Beladung 369

14.7.2 sink — Entladung 371

14.7.3 Die Druckstromhypothese 372

14.7.4 Die Volumenstromhypothese 373

14.8 Regulation der Assimilatverteilung in der Pflanze 374

14.9 Zusammenhang zwischen Xylem– und Phloemtransport (Nährstoffzirkulation) . . . 375

15 Mineralernährung 380

15.1 Nährstoffaufnahme . . . 381
15.1.1 Benötigte Nährelemente . . . 381
15.1.2 Verfügbarkeit der Nährelemente . . . 381
15.1.3 Aufnahme der Nährelemente . . . 381
15.1.4 Transport der Mineralstoffe . . . 381
15.1.5 Bedeutung der mineralischen Nährelemente für die Pflanze 381
15.1.6 Mineralsalze als Standortfaktoren . . . 382
15.2 Kalium . . . 382
15.2.1 Kalium–Mangel . . . 383
15.2.2 K^+/Na^+–Wechselwirkung . . . 383
15.2.3 K^+–Kanäle und K^+–Transport . . . 384
15.3 Stickstoff . . . 386
15.3.1 Stickstoffmangel . . . 386
15.3.2 NO_3^-– und NH_4^+–Aufnahme in Wurzeln . . . 387
15.3.3 N–Assimilation . . . 390
15.3.4 N-Transport in der Pflanze . . . 393
15.4 Phosphor . . . 393
15.4.1 Phosphormangel . . . 393
15.4.2 Aufnahme und Assimilation von Phosphat . . . 394
15.5 Schwefel . . . 396
15.5.1 Schwefelmangel . . . 396
15.5.2 Aufnahme und Assimilation von Sulfat . . . 398
15.6 Eisen . . . 400
15.6.1 Eisenmangel . . . 400
15.6.2 Aufnahme und Assimilation von Eisen im Mono– und Dikotyledonen . . . 402
15.7 Schwermetall–Toleranz . . . 406
15.7.1 Schwermetalltoleranz . . . 406
15.7.2 Phytochelatine . . . 407
15.7.3 Metallbindung . . . 409

Teil III Interaktion mit der Umwelt 414

16 Abiotische Umweltfaktoren 416

16.1 Wasser . . . 418

16.2 Strahlung und Temperatur . . . 421

16.2.1 Sonnen– und Schattenpflanzen . . . 421

16.3 Lebensdauer und Lebensform . . . 422

16.3.1 Einteilung der Pflanzen nach Lebensdauer . . . 422

16.3.2 Lebensformen nach RAUNKIAER . . . 423

17 Biotische Umweltfaktoren 426

17.1 Ernährungsbedingungen . . . 427

17.2 Symbiosen . . . 429

17.2.1 Wurzelknöllchen (Actinorhiza) . . . 429

17.2.2 Mykorrhiza . . . 429

17.3 Parasitismus . . . 432

17.4 Carnivorie . . . 432

17.5 Allelopathie und Verteidigung gegen Herbivore . . . 432

18 Sekundäre Pflanzenstoffe 434

18.1 Einführung . . . 435

18.1.1 Funktionen der pflanzlichen Sekundärstoffe . . . 435

18.2 Isoprenoide (Terpenoide) . . . 436

18.2.1 Mevalonat–Weg . . . 437

18.2.2 DOXP–Weg . . . 437

18.3 Phenole und Phenolderivate . . . 439

18.3.1 Einteilung . . . 439

18.3.2 Biosynthese . . . 440

18.3.3 Einzelne Gruppen der Phenolderivate . . . 443

18.4 Alkaloide . . . 443

18.4.1 Derivate von Ornithin und Lysin . . . 443

18.4.2 Derivate von Phenylalanin und Tyrosin . . . 443

18.4.3 Derivate von Tryptophan . . . 443

18.4.4 Purin–Alkaloide . . . 443

18.5 Tetrapyrrole (Porphyrine und offene Tetrapyrrole) . . . 444

18.5.1 Biosynthese von Chlorophyllen und Cytochromen 444

19 Streß **450**

19.1 Streß als Störung und Syndrom 451
19.2 Abiotische Streßfaktoren 453
19.2.1 Wassermangel und Trockenheit 453
19.2.2 Hitzestreß und Hitzeschock 454
19.2.3 Kälte und Frost 455
19.2.4 Salzstreß 455
19.2.5 Sauerstoffmangel im Boden 456
19.2.6 Strahlungsstreß 456
19.3 Wirt–Pathogen–Interaktionen 457
19.3.1 457
19.4 Anthropogene Streßfaktoren 457

Anhang **460**

A Klausurfragen **462**

A.1 Entwicklungs– und Bewegungsphysiologie — Prof. Ehwald . . . 462
A.2 Stoffwechselphysiologie — Prof. Lockau 463

B Lösungen **466**

B.1 Entwicklungs– und Bewegungsphysiologie — Prof. Ehwald . . . 466
B.2 Stoffwechselphysiologie — Prof. Lockau 478

Literaturverzeichnis **489**

Glossar **509**

Index **512**

Abbildungsverzeichnis

1 Stellung der Physiologie innerhalb der Biologie; aus Mohr und Schopfer [187] 2

1.1 Typischer Aufbau eines eukaryotischen Gens (schematisch). . . . 13

1.2 Phasen des Zellzyklus 17

1.3 1. Hauptsatz der Molekularbiologie ("Zentrales Dogma") 22

1.4 Schema der Realisierung der auf den Genen codierten Information. 23

1.5 Eukaryotische Genexpression (schematisch). 24

1.6 Die Regulation der eukaryotischen Genexpression kann auf vielen Ebenen erfolgen. 33

2.1 Allgemeines Schema der Signaltransduktion. 45

2.2 Membrangebundene Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen. 48

2.3 Die Rezeptoren (His–Kinasen) der Zwei–Komponenten–Systeme agieren als Homodimere. 50

2.4 Schematische Darstellung und grundlegende Eigenschaften der *simple* und der *multistep two-component signaling systems*. . . . 51

2.5 Strukturen von cAMP und cGMP. 54

2.6 Die cAMP–vermittelte Signaltransduktion im tierischen Organismus: Ein Modell auch für Pflanzen? 55

2.7 Allgemeine Übersicht über die Ca^{2+}–Signaltransduktion. 59

2.8 Modell des Ca^{2+}/Calmodulin–vermittelten Signal–Netzwerkes in Pflanzen. 61

2.9 Strukturen von Calmodulin. 62

2.10 Strukturen verschiedener heptahelicaler (7–TMS) Rezeptoren. . 66

2.11 Der Zyklus der heterotrimeren G–Proteine bei Säugetieren. . . . 67

2.12 Der Zyklus der monomeren G–Proteine. 69

2.13 Funktionale Diversität des monomeren G–Proteins Rop als Signalmolekül in Pflanzen. 70

2.14 Spezifische Schnittstellen der verschiedenen Gruppen von Phospholipasen am Glycerophospholipid–Molekül. 73

2.15 Die MAPK–Kaskade als zentrales Signaltransduktions–Modul bei Tieren: ein brauchbares Modell für Pflanzen? 76

3.1 Vereinfachtes Übersichtsschema der Signalwege in der Pflanze. . 86

3.2 Wirkungsmechanismen pflanzlicher Hormone 89

3.3 Strukturformeln einiger wichtiger natürlicher Auxine. 92

3.4 Strukturformeln einiger synthetischer Auxine. 93

3.5 Strukturformeln zweier wichtiger natürlicher Gibberelline, Gibberellin A_1 (GA_1) und Gibberellinsäure (*gibberellic acid*, GA_3). . 107

3.6 Biosynthese des Gibberellins ausgehend von Geranylgeranyl–diphosphat. 109

3.7 Regulation des Biosynthese–Weges der Gibberelline. 110

3.8 Strukturformeln von Adenin, Kinetin und zweier wichtiger natürlicher Cytokinine, trans–Zeatin und Dihydrozeatin. 113

3.9 Abbau von Cytokininen durch Cytokinin–Oxidase. 116

3.10 Biosynthese von Abscisinsäure (ABA) durch oxidative Spaltung von Violaxanthin. 121

3.11 Methionin–Zyklus (Yang–Zyklus) und Biosynthese von Ethylen am Beispiel des Apfels (*Malus sylvestris*). 126

3.12 Fruchtreifung einer klimakterischen Frucht am Beispiel des Apfels. 129

3.13 Strukturformeln der Steroidhormone Brassinolid und Oestradiol. 131

3.14 A current model for the systemic signaling pathway for defensive genes in tomato plants that are activated by herbivore attacks (wounding). 135

4.1 Der Begriff "Entwicklung" und seine Untergliederung. Nach Schopfer und Brennicke [246] 147

4.2 Vergleich des Generations– und Kernphasenwechsels bei Embryophyta 148

4.3 Lebenszyklus einer Zelle 151

5.1 Model of the primary plant cell wall, showing major structural polymers and their likely arrangement in the wall. 173

5.2 The egg–box model. 175

5.3 The Structure of Rhamnogalacturonan I (RG I) 176

5.4 The Structure of Rhamnogalacturonan II (RG II) 177

5.5 The Glycosyl Residues of Plant Cell Wall Polymers. 178

5.6 RG-II exists as a borate cross-linked dimer 179

5.7 Formation of the borate ester cross link. 179

5.8 Schema der Zellwandlockerung und –verfestigung im *steady state* 181

6.1 mögliche apomiktische Vorgänge, aus [126] 198

6.2 Wege der asexuellen Embryoentwicklung in Gefäßpflanzen in der Natur und *in vitro* verglichen mit dem normalen Sexualzyklus. . 198

6.3 Typen der Samenanlage 211

6.4 Vereinfachtes Modell der Blühinduktion 220

6.5 Vereinfachtes Schema der genetischen Hierarchie der Regulation und Realisierung des Blühens bei *Arabidopsis thaliana*. 221

9.1 Strukturformeln einiger wichtiger Carotenoide aus Thylakoiden. 257

9.2 Jablonski–Diagramm der für die Schutzfunktion gegen Triplettzustand und $^1O_2$ wichtigen Carotinoide 257

9.3 Jablonski–Diagramm (Termschema) der Chlorophylle. 259

9.4 Schematische Darstellung des Mechanismus der Energietransferprozesse. 261

9.5 Schematische Darstellung der Excitonen–Wechselwirkung zwischen zwei identischen Monomeren. 261

9.6 Strukturelle Biogenese der Plastiden 270

10.1 Detailstruktur des PS I (schematisch) 279

10.2 Detailstruktur des PS II (schematisch) 280

10.3 Energietransfer im PS II 280

10.4 Z-scheme of photosynthesis. 284

10.5 Schema der photosynthetischen Wasseroxidation durch eine Folge univalenter Oxidationsschritte (Kok–Zyklus) 285

10.6 Photosynthetic Q cycle. 287

10.7 Cyclic electron transport. 288

10.8 Photosynthetischer Elektronentransport, Aufbau eines Protonengradienten und Phosphorylierung (schematisch). 289

10.9 Stöchiometrie des Elektronentransportes und der ATP–Synthese in der Photosynthese. 289

10.10Sequence of a typical fluorescence trace. 295

10.11Fluoreszenzinduktions–Kurven an Chloroplasten mit und ohne DCMU. 296

10.12Parameter der Pulsamplituden–modulierten Fluoreszenz (PAM) 297

10.13Quantitative Korrelation des VAZ–Pools mit der Strahlungsintensität am Blatt 299

10.14The Xanthophyll Cycle 300

10.15Modell der funktionellen Anordnung von PS II als Dimer. 300

10.16Proposed model to explain how the structures of the xanthophyll cycle pigments influence binding to protonated chlorophyll binding proteins of the PSII inner antenna to cause nonphotochemical quenching of PSII Chl *a* fluorescence. 300

10.17A summary model for qE. 301

10.18Chl fluorescence measurement from an Arabidopsis leaf. 302

10.19Schmema des state transition 302

10.20A model of the conformational changes associated with the D1 turnover due to photoinduced damage of PSII as postulated by Barbato et al (1992). 303

10.21Relationship between the maximal photosynthetic efficiency of PSII(F_v/F_m) and the number of functional PSII reaction centres (expressed as a fraction of initial values) in high–light peas. . . . 303

10.22Working model for 'pigment–carrier' function proposed for ELIPs.303

11.1 Carboxylierende und oxygenierende Funktion der Rubisco 312

11.2 Verlaufsschema des Glykolatweges bei der Photorespiration der C_4–Pflanzen. 313

12.1 Abhängigkeit der Assimilationsrate von der CO_2–Konzentration. 330

12.2 Bonding in the diatomic oxygen molecule 332

12.3 Mechanisms of oxygen activation 333

12.4 Structure of PS I reaction center showing the photoreduction of oxygen and fate of the superoxide anion radicals produced in the thylakoid membranes and the stroma. 333

12.5 Photosynthetic formation of singlet oxygen 334

12.6 ROS scavenging in chloroplasts involving SOD 334

12.7 FENTON–Reaktion / HABER–WEISS–Reaktion 335

12.8 Thylakoid–associated protective events involving ascorbate . . . 335

12.9 The chloroplast ascorbate–glutathione cycle 336

12.10Angriffspunkte von Hemmstoffen und von künstlichen Elektronendonatoren und –akzeptoren im photosynthetischen Elektronentransport. 337

12.11Wirkungsweise von Paraquat (PQ)/Methylviologen (MV) 339

13.1 Schema der Glykolyse 352
13.2 Schema des Citrat–Cyclus 353

16.1 Toleranzbereich euryöker und stenöker Organismen 418
16.2 Lichtsättigungskurven einer Sonnen– und einer Schattenpflanze. 422

18.1 Structure of various triterpenes. 438
18.2 The shikimic acid pathway. 441
18.3 Detailed Chemical Structure of a Portion of a Lignin Molecule. . 442
18.4 The biosynthetic pathway of chlorophyll. 445

B.1 Photosynthetisches Elektronentransportsystem in der Thylakoidmembran 479
B.2 Pyruvat 485
B.3 PEP 485
B.4 Oxalacetat 485

Tabellenverzeichnis

1.1 Der genetische Code. Diese Tabelle identifiziert die Aminosäuren, die von jedem Triplett codiert werden. Zum Beispiel codiert das Codon 5' AUG 3' auf der mRNA für Methionin. UAA, UAG und UGA sind Terminationssignale. AUG ist Teil des Initiationssignals, zusätzlich zu seiner Codierung für interne Methioninreste. Aus Berg et al. [20] 10

1.2 Die Nucleotidverteilung an den drei Codonpositionen für die translatierte Exonsequenz in *A. thaliana*. Das nicht organismenspezifische Leserahmen–Muster "G/nicht–G" der ersten beiden Codonpositionen ist klar sichtbar. Aus Hebsgaard et al. [103] . . 11

1.3 Übersicht über DNA–bindende Motive. 36

2.1 Einige physiologische Reize, die die cytosolische Calcium–Konzentration in Pflanzenzellen erhöhen. 58

3.1 Die Beteiligung von Phytohormonen an Entwicklungsprozessen . 87

3.2 Möglichkeiten der Hemmung der Ethylen–Bildung und der Atmung bei der Lagerung von Obst, Gemüse und Schnittblumen. . 129

6.1 Übersicht über die Keimzellen und die Organisation der sie bildenden Zellen und Gewebe. 190

9.1 Energetisches Gefälle zwischen Antennenkomplexen und Reaktionszentren. 261

10.1 Vergleich der Reaktionszentren der verschiedenen Gruppen photosynthetisch aktiver Organismen. 278

10.2 Energetik der Lichtnutzung in der Photosynthese 292

10.3 Überblick über die verschiedenen Prozesse Fluoreszenzlöschung (quenching) bei Chl. 298

10.4 Vergleich der photochemischen Prozesse bei der Fluoreszenz–Löschung (Quenching). 304

11.1 Untergruppen der C_4–Arten hinsichtlich der Art und des Schicksals des primären Fixierungsproduktes der Photosynthese. . . . 314

11.2 C_3– und C_4–Pflanzen unter Getreidearten (*Poaceae*). 316

11.3 Reaktionen des Kohlenstoff–Zyklus der C_4–Photosynthese. . . . 317

12.1 A contemporary vocabulary of photoinhibitory and photorespiratory processes 324

12.2 Unterschiede zwischen starklichtadaptierten Blättern und Schattenblättern. 326

12.3 Energieverluste im Verlauf der Kohlenstoffassimilation in Pflanzen. 342

15.1 Klassifizierung der mineralischen Pflanzennährstoffe nach ihren biochemischen Funktionen 411

17.1 Wirtsbereich von Rhizobien 430

18.1 Übersicht über die Gruppen der Terpenoide. 437

Einführung und Definitionen

Das Wesen der Physiologie

✎ **Physiologie** *physiology*, (gr. *φύσις* Natur, Wesen) Teilgebiet der Biologie, das sich mit den Lebensvorgängen und Lebensäußerungen der Lebewesen befaßt. [107]

Ziel der Physiologie ist die Formulierung von Funktionstheorien in generellen Sätzen im Sinne einer Gesetzes–Wissenschaft.

Methoden der Physiologie umfassen physikalische, chemische und biochemische Experimente. Sie dienen der Kausalanalyse von Lebensvorgängen.

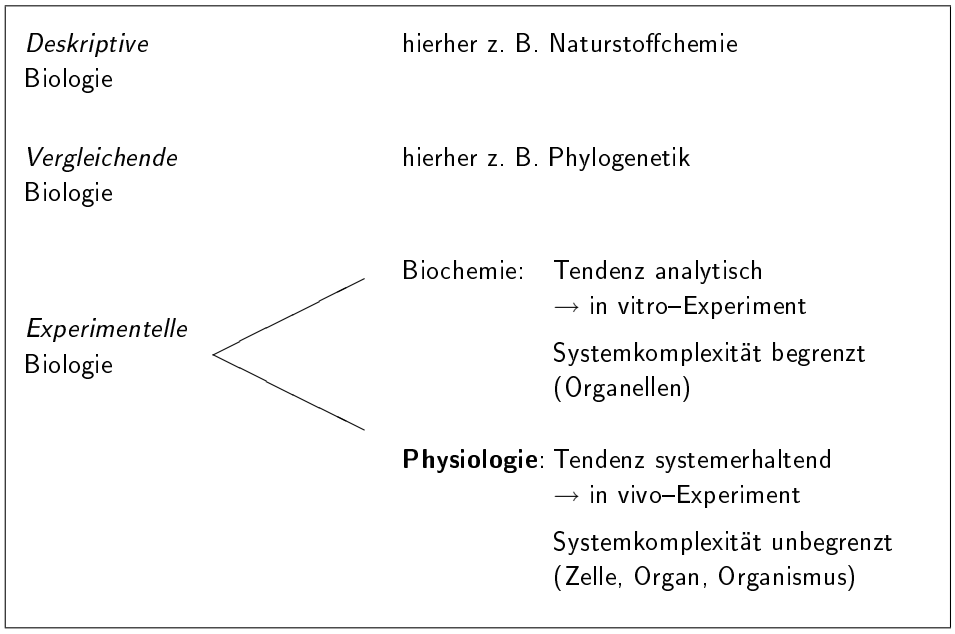


Abb. 1: Stellung der Physiologie innerhalb der Biologie; aus Mohr und Schopfer [187]

- Die Abgrenzung der Physiologie gegen die Biochemie wie von Mohr und Schopfer [187] ausgeführt (vgl. Abb.) ist durch die rasante Entwicklung der Molekularbiologie und die Anwendung molekularbiologisch/biochemischer Methoden gerade auch bei physiologischen Fragestellungen hinfällig geworden.

- In der Praxis bedient sich die Erforschung physiologischer Fragestellungen der in der Biochemie, Molekularbiologie und Genetik insbesondere in den letzten 50 Jahren entwickelten Methodik.
- Die Biochemie ist heute als Grundlage der modernen Physiologie unabdingbar. Fundierte Grundkenntnisse auf diesem Gebiet sind daher für eine erfolgreiche Arbeit auf physiologischem Gebiet unabdingbar.

Entwicklung

✎ **Entwicklung** ist die koordinierte Änderung von Merkmalen in Raum und Zeit [187].

Entwicklung = Wachstum + Differenzierung

Mini–Glossar

Ontogenese Individualentwicklung; Prozeß der Entstehung und Veränderung von der Keimzelle bis zum Tod eines Organismus[a]

Wachstum bei der Entwicklung erfolgende Zunahme von meßbaren Größen bei Zellen, Organen und ganzen Pflanzen[b]

Differenzierung Ausbildung struktureller und funktioneller Unterschiede bei der Entwicklung

Entwicklung Summe aus Wachstum und Differenzierung

genetische Potenz im Genom der betreffenden Pflanze gegebene Möglichkeiten der Entwicklung

[a] alle Definitionen, soweit nicht anders vermerkt, aus Jacob et al. [126]

[b] natürlich kann Wachstum auch allgemein für Lebewesen definiert werden, die hier gegebene Definition steht dagegen ganz im Kontext der Pflanzenphysiologie

Die unterschiedlichen Wachstumsprozesse

1. **Zellwachstum**
   - Untergliederung nach Sitte et al. [252]
     (a) Plasmawachstum
     (b) Streckungswachstum
2. **Organwachstum**
   - Zellteilung
   - Wachstumszonen; Verlauf des Wachstums

Zellvermehrung Vergrößerung der Zellzahl durch Teilung

Plasmawachstum Vermehrung der lebenden Substanz

Streckungswachstum Vergrößerung der Wand und Bildung von Zellsaftvakuolen (Vakuolisierung)

Verlauf des Wachstums

basal

interkalar

Messung des Wachstums

absolute Wachstumsrate $\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t$ zur Zeit t (G_t ist die Zahl lebender Zellen zum Zeitpunkt t). Bei exponentiellem Wachstum dem Produkt aus Gesamtmenge lebender Substanz bei Versuchsbeginn (G_0) und dem Wachstumsfaktor k proportional:

$$\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t = G_0 \cdot k$$

relative Wachstumsrate *Wachstumskonstante*, k, Quotient aus absoluter Wachstumsrate und zur gleichen Zeit vorhandener Menge lebender Substanz:

$$\frac{\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t}{G_\mathrm{t}} = k$$

Wachstum und Entwicklung

I

1 Molekulare und genetische Grundlagen der Entwicklung

2 Signalaufnahme und Transduktion

3 Phytohormone

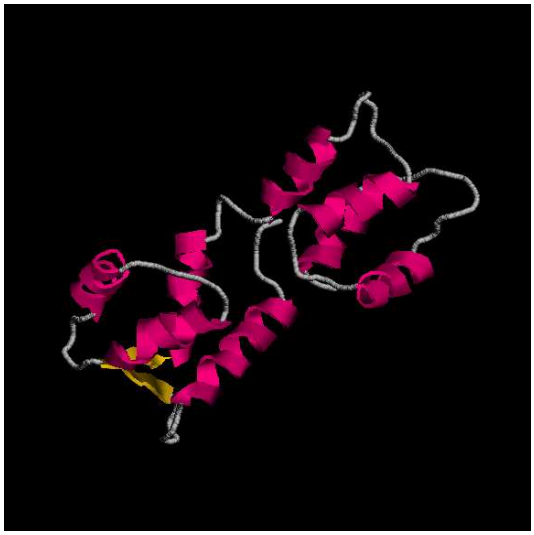
4 Von der Einzelzelle zur Pflanze

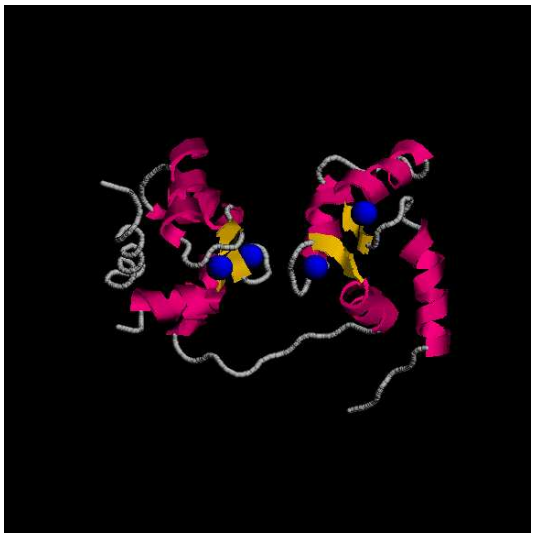
5 Bau und Funktion pflanzlicher Zellwände

6 Fortpflanzung und Vermehrung

7 Bewegungsphysiologie

8 Gentechnische Ansätze in der Molekularen Pflanzenphysiologie





Leben ist Informationsverarbeitung.

Molekulare und genetische Grundlagen der Entwicklung

1

Seit Mendels bahnbrechenden Entdeckungen in seinem Garten hat sich ein Prinzip fest etabliert: Wachstum, Entwicklung und Reaktion auf Umwelteinflüsse werden selbst beim einfachsten Mikroorganismus durch die programmierte Expression seiner Gene bestimmt.

Taiz und Zeiger [265]

1.1 Die DNA: Träger der genetischen Information

1.2 Pflanzliche Genome

1.3 Zellzyklus

1.4 DNA–Replikation und Mitosezyklus

1.5 Differenzielle Genexpression

1.6 Regulation der Genexpression und des Stoffwechsels

Ein gutes Verständnis der grundlegenden Prozesse bei der Realisierung der auf den Gegen codierten Information und den zahlreichen Regulationsmöglichkeiten dieses Prozesses ist Grundlage und Schlüssel zugleich für die zunehmend biochemisch–molekularbiologische Herangehensweise auch an die Pflanzenphysiologie.

Der Weg zu einem mechanistischen Verständis der Vorgänge ist noch weit. Doch es zeichnet sich bereits ab: Alle Lebensvorgänge lassen sich mit Prozessen der Genexpression in Zusammenhang bringen. Leben wird zu einem wesentlichen Teil durch die hochgradig regulierte Verarbeitung von Information bestimmt.

Diese im eigentlichen Sinne biochemisch/molekularbiologisch/genetische Ebene löst zunehmend die klassischen Methoden der Physiologie ab. Sie ist Fundament und Bindeglied aller Disziplinen der Life Science *bis hin zur Bioinformatik.*

Mini–Glossar

differentielle Genexpression Ausprägung eines bestimmten, im genetischen Material verankerten Merkmalskomplexes im Verlauf der Entwicklung; Folge einer differentiellen Genaktivierung oder –inaktivierung

Gen DNA–Abschnitt, der eine Polypeptidkette codiert [155]

Genom Gesamtheit aller Gene eines Organismus

Processing posttranskriptionelle (mRNA) bzw. posttranslationelle (Proteine) Veränderung von mRNA und Proteinen durch Verkürzung etc.

Promoter Regulationselement eines Gens, initiiert Funktion der RNA–Polymerase [106]

Splicing Schneiden des primären RNA–Transkriptes; führt zum endgültigen RNA–Transkript

1.1 Die DNA: Träger der genetischen Information

1.1.1 Die DNA ist Träger der genetischen Information

- Mendel (1850er): Es gibt diskrete Informationseinheiten im Erbgut, die getrennt voneinander vererbt werden (→ Gene)
- Avery (1940er): Die DNA ist Trägerin der genetischen Information

1.1.2 Die DNA ist ein doppelhelikales Molekül

- Watson/Crick 1953: Die DNA ist ein doppelhelikales Molekül
  - Gleichzeitig mit der Struktur postulieren die beiden einen Replikationsmechanismus.

> We wish to suggest a structure for the salt of deoxyribose nucleic acid (D.N.A.). This structure has novel features which are of considerable biological interest...
>
> This structure has two helical chains each coiled round the same axis ... each chain consists of phosphate diester groups joining β–D–deoxyribofuranose residues with 3',5' linkages. The two chains (but not their bases) are related by a dyad perpendicular to the fibre axis. Both chains follow righthanded helices, but woing to the dyad the sequences of the atoms in the two chains run in opposite directions. Watson und Crick [288]

1.1.3 Der genetische Code besteht aus Tripletts der vier Buchstaben

- 1960er?: Der genetische Code besteht aus Tripletts der 4 Buchstaben der Nukleinsäuren

First position (5' end)	Second position				Third position (3' end)
	U	C	A	G	
U	Phe	Ser	Tyr	Cys	U
	Phe	Ser	Tyr	Cys	C
	Leu	Ser	STOP	STOP	A
	Leu	Ser	STOP	Trp	G
C	Leu	Pro	His	Arg	U
	Leu	Pro	His	Arg	C
	Leu	Pro	Gln	Arg	A
	Leu	Pro	Gln	Arg	G
A	Ile	Thr	Asn	Ser	U
	Ile	Thr	Asn	Ser	C
	Ile	Thr	Lys	Arg	A
	MET	Thr	Lys	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gly	U
	Val	Ala	Asp	Gly	C
	Val	Ala	Glu	Gly	A
	Val	Ala	Glu	Gly	G

Tab. 1.1: Der genetische Code. Diese Tabelle identifiziert die Aminosäuren, die von jedem Triplett codiert werden. Zum Beispiel codiert das Codon 5' AUG 3' auf der mRNA für Methionin. UAA, UAG und UGA sind Terminationssignale. AUG ist Teil des Initiationssignals, zusätzlich zu seiner Codierung für interne Methioninreste. Aus Berg et al. [20]

- Es gibt 64 verschiedene Tripletts, aber nur 20 verschiedene von diesen codierte Aminosäuren.

  → **Degeneration** des genetischen Codes; führt zu Phänomenen wie *codon bias* und *GC skew*

- Wobble–Hypothese

☞ Der dritte Buchstabe eines Tripletts des genetischen Codes ist nach der Wobble–Hypothese flexibel und gewährt größere Freiheit bei der Erkennung durch die tRNA als die ersten beiden Buchstaben. [106]

Codierungspotential

Codierungspotential

✎ **Codierungspotential** *coding potential*, spezifische Muster der Codon–Verwendung, die sich von den Triplett–Häufigkeiten nichtcodierender Regionen unterscheidet. [79]

Es existiert eine Korrelation zwischen dem Codierungspotential und der Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei einer bestimmten DNA–Region um eine Protein–codierende Sequenz handelt. Aus diesem Grund ist das Codierungspotential der Kern vieler Genidentifizierungs–Programme, um ORFs grob zu lokalisieren. [116]

biologische Hintergründe Die unterschiedlichen Häufigkeiten von Nukleotiden für jede Position in einem Triplett (Codierungspotential) haben ihre Ursache im genetischen Code und der (ebenfalls nicht zufälligen) Anordnung und Häufigkeit von Aminosäuren in Proteinen. Folgende Häufigkeiten und biologische Begründungen lassen sich festhalten:

- **1. Position im Triplett**: `G`

  Häufig in Proteinen auftretende Aminosäuren werden mit `G` an der 1. Stelle des Codons im genetischen Code codiert.

- **2. Position im Triplett**: `A/T`

  Die zweite Position des Codons entscheidet meist darüber, ob die betreffende Aminosäure hydrophil oder hydrophob ist.

- **3. Position im Triplett**: relativ variabel

  Die dritte Stelle des Codons ist für die Aminosäure–Codierung meist redundant. Sie dient daher der Anpassung an das Milieu auf der DNA (`GC`–reich oder `AT`–reich).

Weiter kommt hinzu, daß nicht alle tRNA–Species in allen Organismen verhanden sind. Das führt zu sogenannten **codon usage statistics** [103], Abweichungen der Codonhäufigkeiten in codierenden Bereichen von den mittleren Häufigkeiten, die ihrerseits als schwaches Signal zur Identifizierung von Genen herangezogen werden können.

codon usage statistics

CONCEPT CHECK	1.1
✓	

1.2 Pflanzliche Genome

✎ **Gen** Als Gen bezeichnen wir einen DNA–Abschnitt, der eine Polypeptidkette codiert [155]. Manche Autoren schließen in diesen Begriff die codierenden Sequenzen für rRNAs und tRNAs mit ein [246].

Tab. 1.2: Die Nucleotidverteilung an den drei Codonpositionen für die translatierte Exonsequenz in *A. thaliana*. Das nicht organismenspezifische Leserahmen–Muster "G/nicht–G" der ersten beiden Codonpositionen ist klar sichtbar. Aus Hebsgaard et al. [103]

Nucleotide	Position 1	Position 2	Position 3
A	0.29	0.31	0.23
C	0.19	0.23	0.21
G	0.34	0.18	0.23
T	0.18	0.28	0.33

- Begriff Genom
  - "Im Gegensatz zu dem Begriff "*Genom*", der kurz nach dem ersten Weltkrieg vom deutschen Botaniker Hans Winkler [293, 22] geprägt wurde, ist der Begriff "*Proteom*" vergleichsweise jung: Er taucht zum ersten mal in Papers von Mark Wilkins and Keith Williams [292] in der wissenschaftlichen Literatur auf." [12, p. 16]
- Proteom

  > Proteom–Analyse beschäftigt sich nicht ausschließlich mit der Bestimmung von Sequenz, Lokation und Funktion von Protein–codierenden Genen, sondern ist genauso eng befaßt mit der Erforschung des präzisen biochemischen Zustandes jedes Proteins in seiner posttranslationalen Form. Diese aktiven und funktionalen Formen der Proteine wurden in einigen Fällen erfolgreich durch die Nutzung von *machine–learning techniques* vorhergesagt. [12, p. 16]

Die DNA von Eukaryoten weist gegenüber der von Prokaryoten eine Reihe von Besonderheiten auf:

- **Promotoren**
  Die Promotoren sind nur schwach konserviert und sehr variabel.
- **regulatorische Proteine**
  Viele regulatorische Proteine binden an die DNA (Aktivatoren, Repressoren; Enhancer, Silencer), und das teilweise bis zu 85 kb vom regulierten Gen entfernt.
- **räumliche Struktur**
  Die räumliche Struktur der DNA spielt eine große Rolle.
- **alternatives Splicen**
  Möglichkeit zur Aufklärung der Differenz zwischen der Zahl der Vorhergesagten Gene und der der cDNAs.

  cDNA: copy DNA bzw. complementary DNA, entsteht aus Rückschreiben der mRNA mittels reverser Transkriptase und enthält deshalb keine Introns mehr.
- **repeats**
  Bis zu 50% des eukaryotischen Genoms bestehen aus repetitiven Sequenzen (*repeats*): Satelliten–DNA, dispersed repeats (SINEs, LINEs), low–complexity regions, microsatellites, triplett diseases
- **wenig codierende Sequenzen**
  Nur 1–2 % des gesamten Genoms sind Protein–codierend. Das macht die Genidentifikation extrem schwierig

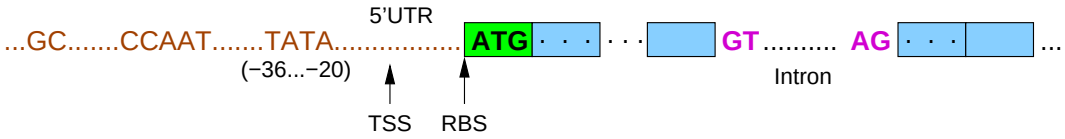


Abb. 1.1: Typischer Aufbau eines eukaryotischen Gens (schematisch). Die Besonderheit des eukaryotischen Gens sind die langen Introns, die die codierenden Abschnitte (Exons) eines Gens unterbrechen. TSS — *Transcription start sequence*, RBS — *ribosome binding site*. Die mittlere Länge eines Exons beträgt ca. 150 bp (z.T. nur 9 bp), die eines Introns 50 bp . . . 100 kb.

- **Intronlänge**
  Die Introns sind typischerweise *wesentlich länger* als Exons.

- **Komparimentierung**
  Das genetische Material der Eukaryoten ist sowohl im Kern als auch in Plastiden und Mitochondrien lokalisiert. Zwischen den einzelnen Kompartimenten findet ein Austausch von genetischem Material und Informationsübertragung statt.

1.2.1 Die Genomgröße bei Pflanzen variiert stark

☞ Die Genomgröße in Pflanzen variiert stärker als in jeder anderen Gruppe von Eukaryoten. [265]

☞ Gegenwärtiger Konsens ist, daß die Genome der meisten Pflanzen zwischen 20.000 und 30.000 Genen enthalten. [265]

Zoglauer

- Größe und Komplexität des Genoms
  - DNA–Menge im Kerngenom
    - Pflanzen: $10^9 - 10^{11}$ bp
      - Mais: $5.5 \cdot 10^7$ bp / haploides Genom $\triangleq$ 5.5 pg
      - *Arabidopsis thaliana* 0.07 pg
      - *Fritillaria davisii* 98.35 pg
  - Anzahl der Gene
    - *Arabidopsis*: 25.000
    - allgemein: 28–32.000

    → wichtige Proteine werden durch Multigenfamilien codiert
  - Korrelation zwischen Genomgröße und Komplexität der Organismen

        - C–Wert–Paradoxon: Es gibt keine direkte Beziehung zwischen der Größe eines Genoms und der Komplexität des Organismus [30]
        - C–Wert basale DNA–Menge
    - hochrepetitive DNA
        - $10^5 - 10^6$ Kopien
    - mittelrepetitive DNA
        - $10^2 - 10^4$
        - mtDNA, ptDNA, tRNA/rRNA–Gene
    - unique/single copy DNA
        - $1 - 10^2$ Kopien

- *Arabidopsis*
    - Ackerschmalwand, Brassicaceae
    - Vorteile
        - kurze Generationsfolge
            - im Labor sechs Wochen
        - Größe des Genoms
            - kleinstes Genom unter den höheren Pflanzen
            - 25.000 Gene

              The genome contains 25,498 genes encoding proteins from 11,000 families, similar to the functional diversity of Drosophila and Caenorhabditis elegans — the other sequenced multicellular eukaryotes. [6]
            - $7 \cdot 10^7$ bp
            - nur ca. 10% des Genoms hochrepetitive DNA

  Arabidopsis has many families of new proteins but also lacks several common protein families, indicating that the sets of common proteins have undergone differential expansion and contraction in the three multicellular eukaryotes. This is the first complete genome sequence of a plant and provides the foundations for more comprehensive comparison of conserved processes in all eukaryotes, identifying a wide range of plant-specific gene functions and establishing rapid systematic ways to identify genes for crop improvement. [6]

1.2.2 Polyploidie ist ein typisch pflanzliches Phänomen

Polyploidie

Wir sprechen von **Polyploidie**, wenn ganze Chromosomensätze mehrfach in demselben Genom vorliegen. Es gibt prinzipiell zwei Formen der Polyploidisierung:

1. **Autopolyploidie**
   Vervielfachung des eigenen Chromosomensatzes; tritt spontan auf oder wird künstlich in der Züchtung hervorgerufen

2. **Allopolyploidie**
   Genome verschiedener Pflanzenarten verschmelzen in einer Pflanze miteinander. Bsp.: Brassica ... × ...

Allopolyploide Pflanzen sind oft steril, weil durch die verschiedenen Genome die Chromosomenpaarung in der Meiose gestört ist. Das kann in der Züchtung durch einen Trick behoben werden: Durch künstlich erzeugte Tetraploidie (z.B. durch Colchizin) kommt es zur Paarung der Chromosomen mit sich selbst.

Allopolyploidie ist bei normalen Wildpflanzen weit verbreitet. Der Raps ist z.B. vor ca. 2000 Jahren spontan im Mittelmeerraum entstanden. Aber: Allopolyploide Hybride sind oft weniger fertil.

Das Phänomen der Allopolyploidie führt dazu, daß die Artdefinition bei Pflanzen anders als bei Tieren nicht über die Kreuzbarkeit mit fertilen Nachkommen geführt werden kann ("bei Pflanzen kreuzt alles mögliche durcheinander").

☞ Pflanzen bilden im Gegensatz zu Tieren **keine exklusiven Fortpflanzungsgemeinschaften**.

Ein weiteres nur bei Pflanzen auftretendes Phänomen ist die **Polysomatie**: In derselben Pflanze kommen (somatische) Zellen mit unterschiedlichen Ploidiestufen vor.[1]

Polysomatie

1.2.3 Nach ihrer Funktion können homöotische und Strukturgene unterschieden werden

Zoglauer

- zwei Gruppen von Genen
  (a) Strukturgene/Effektorgene
  (b) Regulatorgene
    - homöotische Gene
    - codieren für Transkriptionsfaktoren
    - Beispiel: Zellidentitätsgene, Meristem–/Organidentitätsgene
- Steuerung der Zelldifferenzierung

[1] Strenggenommen gilt das zumindest für alle Angiospermen: In der Samenanlage entsteht das *triploide* Endosperm durch Verschmelzung der beiden verbleibenden Kerne der Embryosackmutterzelle und eines Spermakerns aus dem Pollen; vgl. Kap. 6.4.4, S. 211.

1. induzierendes Signal und Signalwahrnehmung
2. Expression von Genen, die die Zellidentität spezifizieren
3. Expression von Genen, die für die spezifische Funktion der Struktur der differenzierten Zelle verantwortlich sind
4. Genprodukte entfalten ihre Wirksamkeit, verändern die Zellstruktur, so daß die Zelle im ausdifferenzierten Zustand ihre Funktion erfüllen kann

- homöotische Gene
  - dramatische Beeinflussungen der ganzen Entwicklung durch Mutationen
    → homöotische Mutationen
  - Bsp.: gefüllte Blüten
    "falsches Organ zur falschen Zeit am falschen Ort"
  - Begriff ursprünglich aus der Drosophila–Genetik

1.2.4 Transposons sind mobile genetische Elemente

Zoglauer

- Transposoms — springende Gene
  - entdeckt von Barbara McClintock[179] (1940er, Nobelpreis 1983)
  - in riesigen Mengen im Genom vorhanden
    * Schätzung bei Menschen: 10% des Genoms
  - meiste harmlos und stabil, nur wenige mit hoher Frequenz des Ein– und Ausbaus

CONCEPT CHECK	1.2
✓	

1.3 Zellzyklus

- Zellteilung i.d.R. nur bei weitgehend undifferenzierten Zellen
- Zellen verlassen zur Differenzierung den Zellzyklus (sind arretiert)
- vgl. Abb. 1.2

CONCEPT CHECK	1.3
✓	

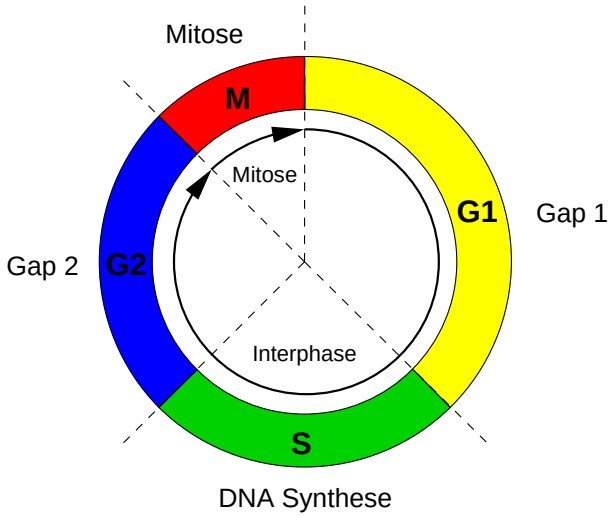


Abb. 1.2: Phasen des Zellzyklus. Mikroskopische Untersuchungen ergaben zwei eindeutige Zustände: (1) die durch Kondensation der Chromosomen und Kernteilung charakterisierte Mitose und (2) die Interphase, in der die Chromosomen diffus erscheinen und sich die Zelle nicht teilt. Die Entdeckung, daß die DNA–Synthese in der Interphase abläuft, führte zur Identifikation von vier Phasen des Zellzyklus: Mitose (M), DNA–Synthese (S) und zwei Lückenphasen (Gap–Phasen, G1 und G2), die diese beiden Ereignisse voneinander trennen. [30]

1.4 Zellteilung: DNA–Replikation und Mitosezyklus

1.4.1 Die DNA–Replikation ist semikonservativ

- semikonservative Replikation von Watson und Crick schon 1953 postuliert [288, 287]

  It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material. [288]

  Despite these uncertainties we feel that our proposed structure for deoxyribonucleic acid may help to solve one of the fundamental biological problems—the molecular basis of the template needed for genetic replication. The hypothesis we are suggesting is that the template is the pattern of bases formed by one chain of the deoxyribonucleic acid and that the gene contains a complementary pair of such templates.

- Okazaki–Cairns Modell
- ...

BOX 1.1: *Hintergründe* — MESELSON–STAHL–*Experiment*

Einfaches wie geniales Experiment zum Nachweis der semikonservativen Replikation der DNA (1957) [182].
Methodik: Anzucht von Zellen zunächst auf ^{15}N–Medium mit anschließender Dichtegradienten–Zentrifugation, danach Anzucht auf ^{14}N–Medium und Massebestimmung nach einer und zwei Zellteilungszyklen.
Ergebnisse: Bei der ersten Zentrifugation existiert eine Bande "schwere" DNA, bei der zweiten eine Bande "mittelschwere" DNA. Ab der dritten Zentrifugation existieren zwei Banden mit "leichter" und "mittelschwerer DNA".
Interpretation: Die DNA–Replikation läuft semikonservativ, d.h. je an einen parentalen Strang wird ein (komplementärer) neuer Strang ansynthetisiert.

Die Ergebnisse decken sich mit dem von WATSON und CRICK schon 1953 postulierten [288, 287] Replikationsmechanismus der DNA.

Mibi–Skript

- semikonservativ
- Auftrennung der beiden DNA–Stränge
  - Voraussetzung für die Replikation
  - relativ komplizierter Vorgang
  - unter Beteiligung von Enzymen
    - Topoisomerasen
    - Helicase
      - zieht Helix der DNA auseinander
- Synthese der Tochterstränge
  - durch/an DNA–Polymerasen
  - Replikationsgabel
    - *replication fork*
    - Ort der Neusynthese der Tochterstränge
  - Chemie
    - Phosphodiesterbindung schließt eine hydrophile Attacke des 3'–OH–Endes des letzten Nucleotids auf das 5'–Ende der Triphosphatkette ein
    - Freisetzung von Polyphosphat
  - Nucleotid
    - Base + Zucker (Desoxyribose) + Phosphatrest
  - Vorgang an den DNA–Polymerasen
    1. Transphosphorylierung
    2. Hydrolyse des Pyrophosphates
- Vorwärts–Strang

  - *leading strand*
  - wird von der Polymerase III in einem Zug synthetisiert

- Rückwärts–Strang
  - *lagging strand*
  - Synthese in Abschnitten
    - **Okasaki–Fragmente**
    - ein Abschnitt ca. 2000 bp
  - Grund
    - Synthese nur in 3'–5'–Richtung möglich

  → semikonservative Replikation

- Aufgabe der DNA–Polymerase I
  - Abbau der RNA–Primer
  - Ersetzung durch DNA–Sequenzen
- Ligase
  - verbindet Einzelstücke (Okasaki–Fragmente) des langing strand

1.4.2 Morphologisch: Mitose und Teilungswachstum

- Pflanzen bestehen bis auf die Meristeme aus nicht mehr teilungsbereiten ausdifferenzierten Zellen.
- Meristeme stellen die große Ausnahme dar: Sie bestehen aus teilungsbereiten Zellen, deren Aufgabe es ist, durch Zellteilungen neue Zellen zu produzieren. (vgl. Band 1, Kap. **??**, S. **??**)

Achtung: Bei Pflanzen gibt es *keine* Centriolen!

Prophase

- Beginn der Kondensation des Chromatins (2 Schwesterchomatiden werden sichtbar)
- Nucleolus löst sich auf
- Beginn der Ausbildung der Mitosespindel außerhalb des Zellkerns
- Die *Centriolen*, die sich schon vor Beginn der S–Phase zu teilen begonnen haben, organisieren die Teilungsspindel (Mitosespindel).
  - cytoplasmatische Mikrotubuli (MT) des Cytoskeletts werden depolymerisiert; → die Zelle rundet sich ab

- aus dem entstandenen Reservoir an Tubulinuntereinheiten Aufbau der MT der Spindel
  - zunächst sternförmig um die Centriolen angeordnet (→ *Astral–MT, Aster*)
- ein Centriolenpaar wandert auf die gegenüberliegende Seite des Zellkerns

  → zwei Aster sichtbar
- Centriolen bilden nun die beiden Pole der Kernteilungsspindel
- Die *Pol–MT* erstrecken sich von einem Pol bis über den Spindeläquator hinaus und überlappen ein Stück weit mit den vom anderen Pol ausstrahlenden MT
- Reife Kinetochoren (Proteinkomplexe, s. u.) bilden sich an der Centromerregion jeder Schwesterchromatide

Prometaphase

- Auflösung der Kernhülle; ihre Überreste unterscheiden sich morphologisch kaum vom ER
- Spindel dringt ins Nucleoplasma ein
- Ausbildung der *Kinetochore*
- Spindelmikrotubuli (*Kinetochor–Mikrotubuli*) setzen an den senkrecht zur Chromosomenachse und parallel zu den Polfasern stehenden Kinetochoren an
- gleitende Bewegung zwischen den MT bewegt die Chromosomen

Metaphase

- Die Chromosomen sind unter dem Einfluß der Kinetochor–MT in der Metaphaseplatte senkrecht zur Spindel angeordnet.
- Zugkräfte zu beiden Polen gleich

Anaphase

- plötzliche Trennung der Schwesterchromatiden, die bisher noch an den Centromeren zusammenhingen
- Verkürzung der Kinetochor–Mikrotubuli:
  - Chromosomen werden zu den Spindelpolen gezogen

  - Kinetochoren gehen voran und ziehen die Arme der Chromosomen nach
  - Bewegungsgeschwindigkeit ca. 1 μm pro min. (zum Vergleich: ø Zellkern ca. 5–7 μm)

- *Pol–MT* werden länger und gleiten aneinander vorbei; dadurch werden die Pole voneinander weggestoßen

Telophase

- Die Tochterchromatiden sind an den Zellpolen angekommen.
- Die *Kinetochor–Mikrotubuli* werden zunehmend kürzer, depolymerisieren
- Die Pol–MT verlängern sich zunächst weiter (→ Pole weichen noch weiter auseinander) und werden dann bis auf einen Rest abgebaut.
- Bildung der Kernhüllen; Chromatin dekondensiert; Nucleoli bilden sich

CONCEPT CHECK	1.4
✓	

1.5 Zelldifferenzierung: Realisierung der genetischen Information durch differenzielle Genexpression

✎ **differentielle Genexpression** Ausprägung eines bestimmten, im genetischen Material verankerten Merkmalskomplexes im Verlauf der Entwicklung; Folge einer differentiellen Genaktivierung oder –inaktivierung.

Gene können nach der Art ihrer Expression unterschieden werden:

(a) Gene, deren Produkte für grundlegende Funktionen der Zelle essentiell sind, werden permanent exprimiert, man spricht auch von **konstitutiver Expression**.

(b) Gene, die in der Entwicklung und Differenzierung einer Zelle eine wichtige Rolle spielen, sind hochgradig **reguliert**. Sie werden nur in wohldefinierten Stadien der Entwicklung exprimiert.

☞ Entwicklungsbiologische Studien haben gezeigt, daß jedes pflanzliche Organ eine große Zahl organspezifischer mRNAs enthält. [265]

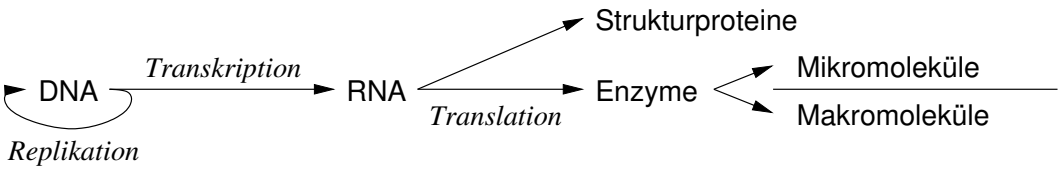


Abb. 1.3: 1. Hauptsatz der Molekularbiologie ("Zentrales Dogma", CRICK, 1958, vgl. Crick [47]): Der Fluß genetischer Information ist nur von DNA zu DNA oder von DNA über RNA zum Protein möglich. Aus Czihak et al. [52]

1.5.1 Die Hauptsätze der Molekularbiologie geben die Richtung des Informationsflusses wieder

1. Hauptsatz der Molekularbiologie, Zentrales Dogma

> *DNA steuert ihre eigene Replikation und ihre Transkription zu RNA, die ihrerseits ihre Translation zu Proteinen steuert. [283]*

- "zentrales Dogma"[2], CRICK (1958)

2. Hauptsatz der Molekularbiologie

> *Eine umgekehrte Informationsübertragung ist nur von RNA auf DNA, nicht von Proteinen auf RNA möglich.*

$$\text{DNA} \rightleftharpoons \text{RNA} \rightarrow \text{Proteine}$$

- notwendig geworden durch die Entdeckung der Reversen Transkriptase
  - *reverse transcriptase*, RNA–abhängige DNA–Polymerase
  - Enzym, das RNA in DNA (zurück–)schreiben kann
  - Entdeckung: TEMIN [269] und BALTIMORE [13] (1970), unabhängig voneinander
    dafür zusammen mit RENATO DULBECCO Nobelpreis für Medizin 1975

[2] Die eigenartige Verwendung des Wortes "Dogma", das u.a. definiert werden kann als "eine religiöse Lehre, die der wahre Gläubige nicht anzweifeln kann", rührt von einem Mißverständnis her: Als Crick das Zentrale Dogma formulierte, stand er unter dem Eindruck, daß das Wort Dogma soviel bedeute wie "eine Idee für die es keinen angemessenen Beweis gibt". [283]

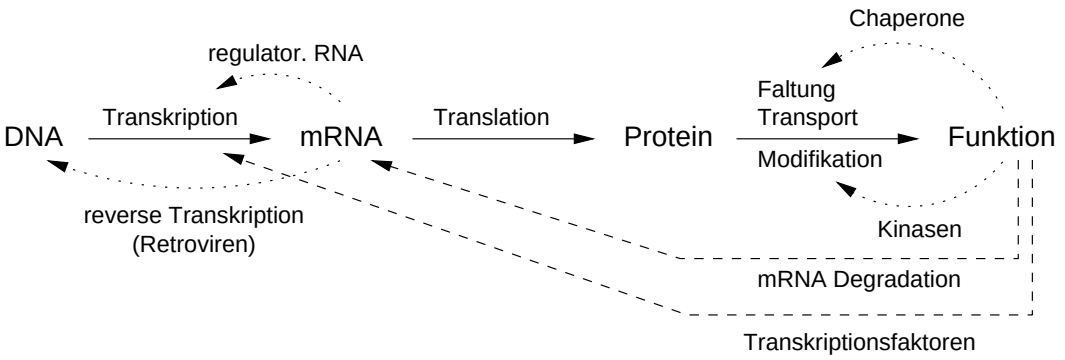


Abb. 1.4: Schema der Realisierung der auf den Genen codierten Information. Dem Schema zugrunde liegt das Zentrale Dogma der Molekularbiologie (*Central Dogma*, Crick [48]), daß der Informationsfluß immer von der DNA über die RNA zum Protein hin gerichtet ist. Erst mit der Entdeckung der Reversen Transkriptase 1970 [269, 13] wurde die Grundlage für heute in der Genomforschung wichtige Verfahren (z.B. cDNA) gelegt.

> Die Entdeckung der reversen Transkriptase erregte unter den Biochemikern einiges Aufsehen: Sie wurde von manchen als Häresie gegen das Zentrale Dogma der Molekularbiologie wahrgenommen. Doch es gibt kein thermodynamisches Verbot der Reaktion der Reversen Transkriptase. Tatsächlich kann unter bestimmten Bedingungen Pol I in ähnlicher Weise RNA Templates kopieren. [283]

- Eine Informationsübertragung von Proteinen auf RNA findet biochemisch tatsächlich nicht in der Weise statt, daß die in der Aminosäure–Sequenz codierte Information auf RNA zurückgeschrieben würde. Das ist wegen der Degeneriertheit des genetischen Codes (eine Aminosäure kann von mehreren Codons codiert werden[3]) nicht möglich.

- Eine Informationsübertragung von Proteinen auf RNA und DNA im Sinn einer Regulation ist dagegen essentiell für die differentielle Genexpression (vgl. Abb. 1.4).

Die reverse Transkriptase ist das Schlüsselenzym wichtiger molekularbiologischer Untersuchungen

DNA hat gegenüber der RNA einen entscheidenden Vorteil: Sie ist stabil und langlebig.

- RNA ist aufgrund ihrer Einsträngigkeit thermodynamisch instabiler als DNA.

[3] Dabei ist es *nicht* egal, welches Codon verwendet wird: Z.B. dient die hohe Variabilität insbesondere der dritten Codonposition auf DNA–Ebene der Anpassung des GC–Gehaltes. Außerdem sind nicht alle tRNA–Species gleich häufig.

- RNAsen zersetzten die RNA hocheffektiv.
  Sie dienen dem Schutz vor fremdem Erbgut und sind z.B. bei Menschen auf allen Körperoberflächen vorhanden. Das macht das Arbeiten mit RNA im Labor extrem aufwendig.

Durch Rückschreiben von RNA in cDNA mittels reverser Transkriptase und anschließende PCR können bequem entwicklungsspezifische Expressionsmuster von Genen untersucht werden.

Die aus eukaryotischer mRNA rückgeschriebene cDNA hat den Vorteil, nur noch codierende Sequenzabschnitte zu enthalten (keine Introns mehr). In cDNA–Datenbanken hinterlegte Sequenzen von cDNAs ermöglichen daher eine effiziente und treffsicherere Suche nach homologen Genen ausgehend von extrahierter mRNA eines Organismus.

1.5.2 Die Transkription ist das Umschreiben der genetischen Information von DNA auf mRNA

✎ **Transkription** Der erste Schritt der Genexpression ist die Transkription, die Synthese einer mRNA–Kopie des DNA–Templates, das ein Protein codiert [3, 165].

- Unterschied zur Replikation
  - RNA
  - nur ein Strang
- Definitionen

  template strand dient als Matrize

  coding strand entspricht der mRNA–Sequenz

  Transkriptionseinheit zu RNA transkribierte DNA, die am Promoter beginnt und am Terminator endet
- Transkriptionseinheit immer länger als das Transkriptionsprodukt
- Promoter[4]
  - bestimmte Basensequenz

[4] Achtung: Promot**e**r, nicht Promot**o**r!

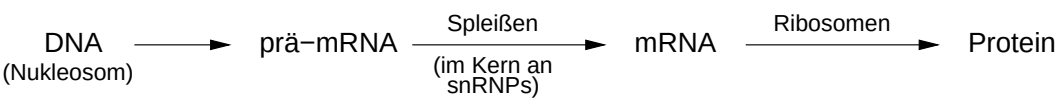


Abb. 1.5: Eukaryotische Genexpression (schematisch). Die Besonderheit der Eukaryoten ist das Spleißen (*splicing*) der prä–mRNA im Zellkern, d.h. das Herausschneiden der Introns.

  - Protein–DNA–Wechselwirkung
    * dient der Anheftung der RNA–Polymerase
  - Prokaryoten
    * −35– und −10–Region

- Terminator
  - Stop–Signal für Transkription

Eukaryotische Transkription unterscheidet sich in drei Punkten von prokaryotischer Transkription

1. Es gibt drei verschiedene RNA–Polymerasen (I, II, III)
   - RNA–Polymerase I dient der Synthese der meisten ribosomalen RNAs. Sie ist im Nucleolus lokalisiert.
   - RNA–Polymerase II ist verantwortlich für die prä–mRNA–Synthese. Sie ist im Kernplasma lokalisiert.
   - RNA–Polymerase III synthetisiert kleine RNAs wie tRNA und 5S rRNA. Sie ist ebenfalls im Kernplasma lokalisiert.
2. Eukaryotische RNA–Polymerasen benötigen zusätzliche Proteine, sogenannte **allgemeinen Transkriptionsfaktoren** (*general transcription factors*), für die Positionierung an der korrekten Startposition.
   - Der große, aus vielen Untereinheiten bestehende Komplex von Transkriptionsfaktoren und RNA–Polymerase wird als **Transkriptions–Initiations–Komplex** (*transcription initiation complex*) bezeichnet.
3. Eukaryotische Promotoren sind wesentlich komplexer als ihre prokaryotischen Counterparts.
   - Eukaryotische Promotoren können in zwei Teile, den **Kern**– oder **minimalen Promoter** und zusätzliche **regulatorische Sequenzen** unterteilt werden.
   - Der minimale Promoter stellt die minimale *upstream* gelegene Sequenz dar, die für die Genexpression notwendig ist.
   - Die regulatorischen Sequenzen kontrollieren die Aktivität des Kernpromoters.

1.5.3 Die Transkription wird durch RNA–Polymerasen vermittelt

Aufbau der (prokaryotischen) RNA–Polymerase

- bei Prokaryoten nur eine RNA–Polymerase (RNA–P)
  - durch verschiedene Gene codiert
    → verschiedene Untereinheiten
- 4 verschiedene Untereinheiten
  - α, β, β'
    * konstante Größe in den einzelnen Species
  - σ
    * stark abweichende Größe bei einzelnen Bakterienspecies
- aktives Zentrum
  - in β–β'–Komplex
- Core: 2 α, β, β'
  - hohe Affinität zueinander
  - reicht zur Bindung an die DNA
    * aber: nicht spezifisch
      → Promoter
- σ–Faktor
  - bestimmt Spezifität der DNA–Bindung
    → Erkennung eines bestimmten Promoters

eukaryotische RNA–Polymerasen

- 3 RNA–Polymerasen
- einzelne RNA–Polymerasen aus wesentlich mehr Untereinheiten
- vielfältige Transkriptionsfaktoren
  - analog zum σ–Faktor
- Hefe–RNA–Polymerase
  - meist Gruben mit Nucleinsäure–Bindungsstellen
  - untere Grube
    * 25 Å breit, 5–10 Å tief
    * Bindungsstelle für DNA
  - oberer Kanal
    * 12–15 Å weit, 20 Å tief
    * Bindungsstelle für RNA

1.5.4 Die Transkription läuft in vier Schritten ab

Stadien der Transkription

1. Erkennung spezifischer Matrizen–Sequenzen
   - RNA–P bindet an den DNA–Doppelstrang
   - DNA wird im Promoterbereich entwunden
2. Initiation
   - Ketten von 2–9 bp (Oligopeptide) werden synthetisiert und freigesetzt
   - bei Überschreitung der kritischen Kettenlänge von 9 bp Elongation
3. Elongation
   - RNA–P "gleitet" auf dem DNA–Strang entlang
     → Transkriptionsfaktor wird gelöst
   - "Gleiten"
     - ruckartiges Gleiten
     - diskontinuierliches Vorwärtsschreiten
     - daher bei der Initiation 9–10 bp synthetisierbar
       * obwohl die RNA–P festsitzt
   - RNA wird durch Basenpaarung mit einem DNA–Strang ("Matrizenstrang", template strand) synthetisiert
   - DNA–Blase
     - *Transkriptionsblase*
     - entwundene DNA
     - begleitet RNA–P
   - RNA–P erreicht das Ende des Gens
4. Termination
   - RNA–P und RNA werden freigesetzt
   - Wiederherstellung des DNA–Doppelstrangs

Promoter

- typischerweise 3 Komponenten
  1. Consensus–Sequenzen
     - bei -35 und -10
  2. Startpunkt der Transkription

3. Window
   - zwischen −35 und −10
   - 16–19 bp lang

- Stärke des Promoters
  - korreliert mit Häufigkeit des Ablesens
  - hängt mit Ähnlichkeit zu konservierten Sequenzen der −35– und −10–Region zusammen
  - starke Promotoren
    → starke Transkription
    → hohe Effektivität/Ausbeute (→ wichtig in der Gentechnik)

intrinsische Terminatoren

- in der DNA vorgegeben (codiert)
- mechanisch aufgrund der Struktur der mRNA ausgelöst
- G–C–reiche Region
  - gefolgt von U
- schließen Palindrom–Strukturen mit ein

  Palindrome Erkennungssequenzen aus vier, fünf oder sechs Basenpaaren [80]

  A palindrome is a word, phrase, number or any other sequence of units (like a thread of DNA) which has the property of reading the same in either direction (the adjustment of spaces between letters is generally permitted). The word palindrome comes from the Greek words palin (back) and dramein (to run) meaning running back. [...] In genetics, a palindromic DNA sequence can form a hairpin. `http://www.wikipedia.org/wiki/Palindrome`

  - Ausbildung von Haarnadelstrukturen
  - 7–20 bp

hier sagt sich die RNA–P: "Halt, was soll das ganze, diese Struktur hindert mich am Weitergleiten", und macht erst mal eine Denkpause

- Haarnadel–/Bäumchenstruktur von neusynthetisierter mRNA gebildet
  - nie von DNA, dort nur codiert
- echte und Pseudo–Terminatoren
  - echte Terminatoren
    * rho–unabhängig
  - rho–abhängiger Terminator

Jetzt kann dieser rho–Faktor, der egtl. immer zu spät kommt, aufschließen.

    * rho–Protein unterstützt Ablösung der RNA–Polymerase am Terminator

☞ Transkriptionsfaktoren haben allgemein drei gemeinsame Strukturmerkmale: Eine DNA–Bindungs–Domäne, eine transkriptionsaktivierende Domäne und eine Ligandenbindungs–Domäne. [265]

☞ Betrachten wir die große Zahl der Kontroll–Elemente, die die Aktivität eines einzelnen Promoters beeinflussen können, dann erscheint die Zahl der Möglichkeiten der differentiellen Genexpression bei Eukaryoten nahezu unendlich groß. [265]

1.5.5 Posttranskriptionelles Processing

✎ **Processing** posttranskriptionelle (mRNA) bzw. posttranslationelle (Proteine) Veränderung von mRNA und Proteinen durch Verkürzung etc.

1.5.6 An der Translation sind zwei Komponenten beteiligt

tRNA

- Acceptorstelle für Aminosäuren
- Anticodon
  - Kontaktstelle für genetischen Code
- Aminoacyl–tRNA–Synthetase
  1. Aktivierung der Aminosäure
  2. kovalente Bindung an tRNA

Ribosom

- 2 Bindungsstellen für beladene tRNA
  - P = Peptidyl–Bindungsstelle, P–site
  - A = Aminoacyl–Bindungsstelle, A–site

1.5.7 Die Translation läuft in drei Schritten ab

Adaptorhypothese

✎ **Adaptorhypothese** [289] *adaptor hypothesis*, von Crick 1955 [283] zur Erklärung des Übersetzungsvorganges von Nucleinsäure–Sequenz in Aminosäure–Sequenz auf der Basis rein theoretischer Überlegungen entwickelte Hypothese.

Die Hypothese beinhaltet die folgenden Postulate:

Aminosäuren binden nicht direkt an die Nucleotide des entsprechenden Codons.

- Ein Adaptormolekül stellt die spezifische Bindung an das Codon her. Es enthält Nucleotide, die sich mit dem Codon über H–Brücken paaren können (→ Erkennungsmechanismus über Basenpaarung).
- Es existiert ein hochgradig spezifisches Enzym, das die Aminosäure an den entsprechenden Adaptor bindet.

Der experimentelle Befund bestätigte diese Hypothese in allen Punkten: Als Adaptormolekül wurde die *transfer–RNA* (tRNA), als spezifische Enzyme die Aminoacyl–tRNA–Synthetasen gefunden.

Wobble-hypothese

✎ **Wobblehypothese** [289] *wobble hypothesis* (von engl. *wobble*, wackeln), von CRICK zur Erklärung der Degeneration des Genetischen Codes (*genetic code degeneracy*) aufgestellte Hypothese. [283]

Postuliert, daß viele tRNAs an zwei oder drei unterschiedliche Codons binden, da die Basenpaarung des dritten Nucleotids eines Codons weniger spezifisch ist als diejenige der ersten beiden.

Sogenannte *isoaccepting tRNAs*, unterschiedliche tRNAs, die für die gleiche Aminosäure codieren und an verschiedene Codons binden.

Initiation

- erfordert 30S–Untereinheit und IF 3 (Initiationsfaktor 3)
- nur fMET–RNA entert den partiellen P–Site an der 30S–UE
  - fMET = Formyl–Methionin, nur bei Prokaryota
- Ribosomen–Bindungsstelle
  - mRNA
    - AGGAGG
    - hochkonserviert[5]: vor jedem Gen maximal 1–2 Basen ausgetauscht
  - 16S–rRNA
    - am 3'–Ende CCTCCT
    - 3'–Ende Anticodon zur Ribosomen–Bindungsstelle der mRNA
- polycistronische mRNA

[5] Dieser Begriff impliziert die evolutive Sicht, die betreffende Sequenz habe sich innerhalb der postulierten mehr als 2 Mrd. Jahre nur extrem wenig verändert. Sie wird vom Verfasser *nicht* geteilt.

polycistronische mRNA *polycistronischer Messenger*, mRNA, die das Transkript mehrerer Gene trägt [106]

- i. d. R. jedes Gen getrennt translatiert

Elongation

[289]

1. Bindung der entsprechenden Aminoacyl–tRNA
   - Codon–Erkennung
   - durch Elongationsfaktor
     - Protein
     - nicht permanent mit dem Ribosom gebunden
   - Bindung an die Aminoacyl–tRNA–Bindungsstelle
   - Energiebereitstellung durch Hydrolyse von GTP zu GDP
2. Bildung der Peptidbindung
   - durch Peptidyltransferase
     - integraler Bestandteil der großen Ribosomenuntereinheit
3. Translokation
   (a) unbeladene tRNa verläßt P–Bindungsstelle
   (b) Peptidyl–tRNA wird von der A– auf die P–Stelle verschoben
   (c) mRNA verschiebt sich um drei Basen
   - mindestens ein weiterer Elongationsfaktor beteiligt
     - benötigt GTP als Energiequelle

Termination

[289]

- an Stopcodons
  - UAA, UGA, UAG
  - normalerweise keine tRNA–Moleküle mit entsprechenden Anticodons
    * Ausnahme: sog. *Nonsense–Suppression*
  - Stopcodons werden von Terminationsfaktoren erkannt
- Bindung eines Terminationsfaktors

  - an das Stopcodon
  - aktiviert Peptidyltransferase
    * hydrolysiert Bindung zwischen tRNA und Polypeptid

    → Polypeptid löst sich vom Ribosom

- Ribosom dissoziiert in seine beiden Untereinheiten

1.5.8 Posttranslationelles Processing

CONCEPT CHECK	1.5
✓	

1.6 Regulation der Genexpression und des Stoffwechsels

☞ Genregulation in Eukaryoten ist weit komplexer als in Prokaryoten. Diese größere Komplexität ermöglicht die Differenzierung von Zellen und Geweben und ist die Voraussetzung für die verschiedenen Lebenszyklen von Pflanzen und Tieren. [265]

In Prokaryoten ist die Translation mit der Transkription gekoppelt: Noch während der Transkription binden an die entstehende mRNA Ribosomen und beginnen mit der Translation. [265]

In Eukaryoten trennt die Kernhülle das Genom von der Translations–Maschinerie. Das Transkript muß erst in das Cytoplasma exportiert werden, bevor die Translation stattfinden kann. Diese Passage der Kernhülle ist eine zusätzliche Ebene der Kontrolle gegenüber Prokaryoten. [265]

Für eine Übersicht über die verschiedenen Regulationsprozesse und die Ebenen der Regulation der Genexpression vgl. Abb. 1.6, S. 33.

1.6.1 Die Transkription ist die am stärksten regulierte Phase der Genexpression

Eukaryotischen RNA–Polymerasen benötigen zahlreiche Transkriptionsfaktoren zur korrekten Bindung an die DNA

- Wie schon beschrieben benötigen eukaryotische RNA–Polymerasen zusätzliche Proteine, die sogenannten **allgemeinen Transkriptionsfaktoren** (*general transcription factors*), für die Positionierung an der korrekten Startposition.

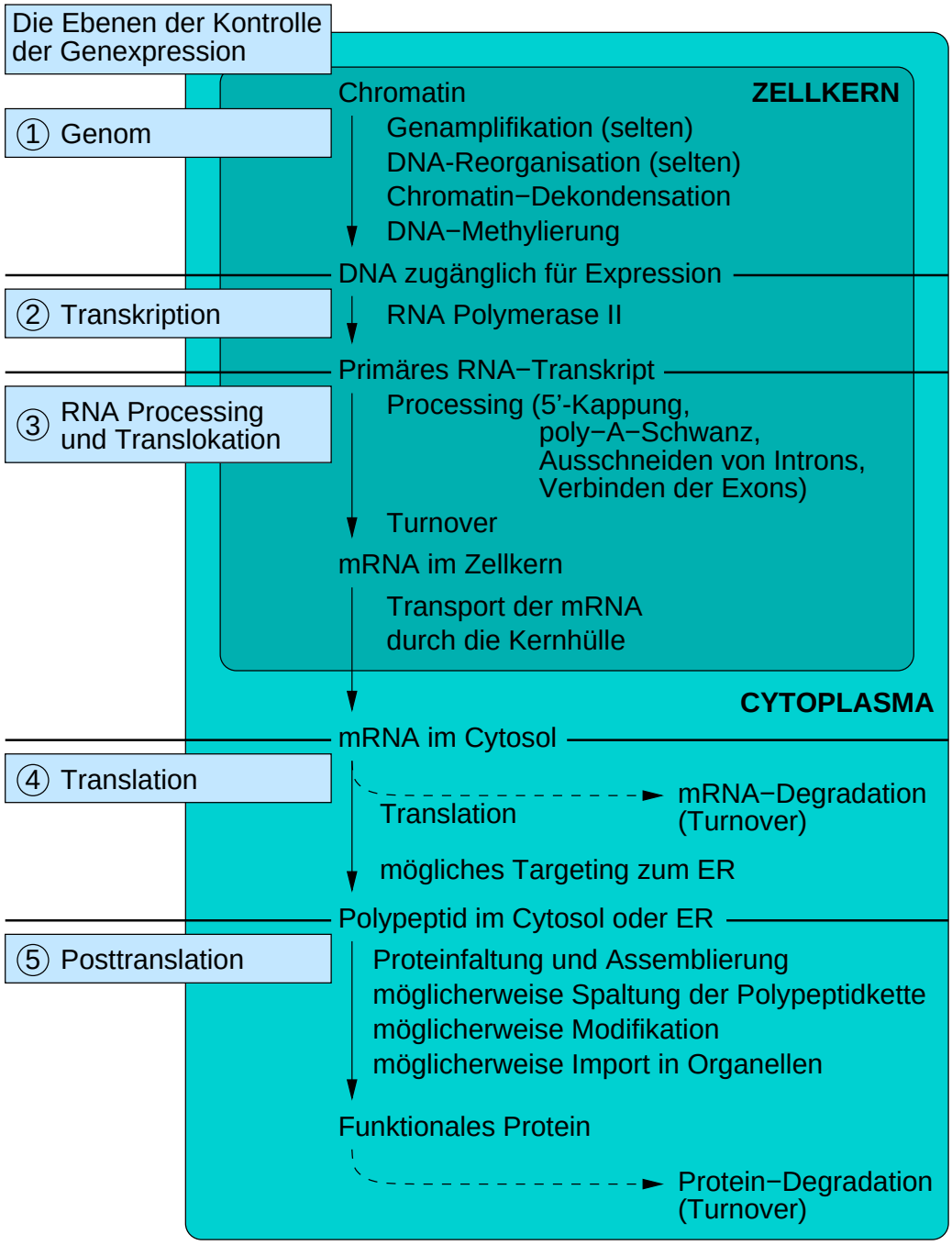


Abb. 1.6: Die Regulation der eukaryotischen Genexpression kann auf vielen Ebenen erfolgen: (1) Regulation auf Genom–Ebene durch Genamplifikation, DNA–Reorganisation, Chromatin–Dekondensation oder –Kondensation oder DNA–Methylierung; (2) Regulation auf Transkriptions–Ebene; (3) RNA–Prozessierung und RNA–Turnover im Zellkern, Transport der RNA über die Kernporen in das Cytosol; (4) Regulation auf Translations–Ebene (inklusive Bindung an das ER in manchen Fällen); (5) posttranslationale Regulation durch mRNA–Turnover im Cytosol, Faltung, Assemblierung Modifikation und Import von Proteinen in Organellen. Nach Becker et al. [16] aus Taiz und Zeiger [265], verändert.

  - Der große, aus vielen Untereinheiten bestehende Komplex von Transkriptionsfaktoren und RNA–Polymerase wird als **Transkriptions–Initiations–Komplex** (*transcription initiation complex*) bezeichnet. Er besteht bei der RNA–Polymerase II z.B. aus sieben allgemeinen Transkriptionsfaktoren.

Eukaryotische Promotoren werden durch zahlreiche *cis*–acting sequences reguliert.

- Die eukaryotischen Promotoren lassen sich in den Kern– oder minimalen Promoter und die regulatorischen Sequenzen unterteilen. Letztere kontrollieren die Aktivität des Kernpromoters.

  Der Promoter ist dabei die DNA–Sequenz, an die spezifische Proteine, die Transkriptionsfaktoren, binden.

  - Die Promotoren jeder der drei RNA–Polymerasen unterscheiden sich voneinander.
  - Ein typischer minimaler Promoter der RNA–Polymerase II erstreckt sich ca. 100 bp *upstream* der Transkriptions–Initiations–Stelle. Er enthält verschiednene Sequenzelemente, die sogenannten **proximalen Promoter–Sequenzen**: die TATA–Box, die CAAT–Box und die GC–Box.
  - Die TATA–Box befindet sich ca. 25–35 bp *upstream* vom Transkriptionsstart. Sie spielt eine entscheidende Rolle in der Transkription: Hier wird der Transkriptions–Initiations–Komplex assembliert.
  - Die CAAT–Box und GC–Box sind zusätzliche regulatorische Sequenzen. Hier binden Transkriptionsfaktoren, die die Transkriptionsrate dadurch erhöhen, daß sie die Assemblierung des Initiations–Komplexes unterstützen.

☞ Die TATA–Box spielt eine entscheidende Rolle in der Transkription: Hier wird der Transkriptions–Initiations–Komplex assembliert.

- Die regulatorischen Sequenzen auf der DNA werden ***cis*–acting sequences** genannt, da sie in der Nähe der durch sie regulierten Transkriptionseinheiten liegen.
- Die Transkriptionsfaktoren, die an die regulatorischen Sequenzen auf der DNA binden, heißen ***trans*–acting factors**, da die Gene, die sie codieren, an anderen Stellen im Genom liegen, fernab der durch die Genprodukte regulierten Gene.
- Neben den *cis*–acting sequences des proximalen Promoters existieren noch zahlreiche andere regulatorische Sequenzen weiter *upstream* innerhalb eines Bereiches von 1000 bp vor der Transkriptions–Initiations–Sequenz, die sogenannten **distalen regulatorischen Sequenzen**.

✎ **distale regulatorische Sequenzen** *distal regulatory sequences* Außerhalb des proximalen Promoters liegende regulatorische Sequenzen innerhalb eines Bereiches von 1000 bp vor dem Transkriptionsstart. Die hier bindenden Transkriptionsfaktoren werden **Aktivatoren** (*activators*) bzw. **Repressoren** (*repressors*) genannt, je nach ihrer Wirkung auf die Transkription. [265]

☞ Die Regulation der Genexpression durch pflanzliche Hormone und Phytochrome schließt vermutlich die Deaktivierung von Repressor–Proteinen ein.

- *Cis*–acting sequences, die an der Genregulation durch Hormone oder andere Signale beteiligt sind, werden auch als **response elements** bezeichnet. Zahlreiche solcher Sequenzen wurden in Pflanzen identifiziert.
- Zusätzlich zu den regulatorischen Sequenzen im Promoter selbst existieren noch Kontroll–Elemente, die zehntausende von Basenpaaren vom Transkriptionsstart eines Gens entfernt liegen. Solche regulatorischen Sequenzen werden auch als **Enhancer** bezeichnet, wenn sie die Transkription positiv beeinflussen. Sie können sowohl *upstream* als auch *downstream* vom Promoter lokalisiert sein.

  Sundaresan et al. [259] haben nachgewiesen, daß viele für die Entwicklung wichtige Gene in Pflanzen durch solche Enhancer reguliert werden.
- Die Einflußnahme all dieser teilweise sehr weit vom Transkriptionsstart entfernt liegenden regulatorischen Sequenzen auf die Transkription eines Gens wird durch die Schleifenbildung der DNA zwischen dem Kernpromoter und den am weitesten entfernten regulatorischen Sequenzen ermöglicht. [265]

Transkriptionsfaktoren enthalten charakteristische Strukturmotive

-

Eukaryotische Gene können koordiniert reguliert werden

1.6.2 mRNA–Turnover im Zellkern ermöglicht posttranskriptionelle Kontrolle

mRNA–Turnover

Die Turnover–Raten der mRNA unterscheiden sich von RNA zu RNA und von Gewebe zu Gewebe, abhängig von den physiologischen Bedingungen. [265]

- **Expression von SSU5B in den Wurzeln von *Lemna gibba*** Ein Beispiel für die Regulation der Genexpression über mRNA Turnover ist die Expression von SSU5B in den Wurzeln von *Lemna gibba*. SSU5B codiert für eine kleine Untereinheit der Rubisco. Es konnte gezeigt werden, daß die im Vergleich zu den Blättern niedrige Expressionsrate von SSU5B in Wurzeln von *Lemna gibba* durch eine hohe Turnover Rate der prä–mRNA des SSU5B–Gens im Zellkern verursacht wird. [212]

Tab. 1.3: Übersicht über DNA–bindende Motive. Obwohl die Bindung eines Transkriptionsfaktors an die DNA individuell ist, existiert eine kleine Zahl hochkonservierter Strukturmotive, die die Bindung des Faktors an die DNA vermitteln.

Name	Beispiele	Schlüsselstrukturen
Helix–turn–helix	Transkriptionsfaktoren, die Gene in der Anthocyanin–Biosynthese regulieren	Zwei α–Helices, durch eine Windung (*turn*) in der Polypeptidkette getrennt; funktioniert als Dimer
Zinc finger	COP1 in *Arabidopsis*	Verschiedene Strukturen, in denen Zink eine wichtige strukturelle Rolle spielt; binden als Mono– oder Dimere an die DNA
Helix–loop–helix	GT Element–bindendes Protein der Phytochrom–regulierten Gene	Eine kurze α–Helix ist durch eine Schleife an eine längere α–Helix gebunden; funktioniert als Dimer
Leucine zipper	Fos und Jun	Eine α–Helix von ca. 35 Aminosäuren, die Leucin an jeder 7. Position enthält; Dimerisierung entlang der hydrophoben Oberfläche
Basic zipper (bZip)	Opaque 2 Protein in Mais, G–Box Faktoren Phytochrom–regulierter Gene, Transkriptionsfaktoren, die ABA Response–Elemente binden	Variation des Leucine zipper Motivs, in dem andere hydrophobe Aminosäuren Leucin ersetzen

1.6.3 Translationelle Kontrolle wird durch verschiedene Faktoren ausgeübt

Translatierbarkeit (*translatability*) der mRNA

RNAs können sich durch Basenwechselwirkungen zu Molekülen mit unterschiedlicher Sekundär– und Tertiärstruktur falten. Diese Faltung kann die Zugänglichkeit des Startcodons der Translation (AUG) für die Ribosomen beeinflussen. [265]

codon usage

Wie schon angesprochen codieren verschiedene Tripletts für dieselbe Aminosäure (Degeneriertheit des genetischen Codes). Jede Zelle hat eine charakteristische Konzentrationsverteilung der verschiedenen tRNA–Species, auch **codon bias** genannt. Enthält ein Transkript überwiegend Codons, deren zugehörige tRNA–Species nur in geringer Konzentration in der Zelle vorhanden sind, verringert das die Translationsgeschwindigkeit. [265]

codon bias

zelluläre Lokalisation

Der Ort der Translation einer mRNA scheint die Geschwindigkeit der Translation entscheidend zu beeinflussen: Die Geschwindigkeit der Translation an freien Polysomen unterscheidet sich deutlich von der an Polysomen, die an das ER gebunden sind.

Für jede dieser verschiedenen Regulationsmöglichkeiten gibt es experimentelle Befunde. Trotzdem gilt:

☞ Die Expression der meisten eukaryotischen Gene scheint, wie ihr prokaryotisches Gegenstück, auf der Ebene der Transkription reguliert zu werden. [265]

1.6.4 Posttranslationelle Kontrolle ist durch Protein–Turnover und Protein–Modifikationen möglich

Ubiquitin reguliert den Protein–Turnover

Ubiquitin ist ein kleines Polypeptid von 76 AS Länge.

Ubiquitinierung eines Enzyms markiert dieses Molekül für den Abbau durch einen großen ATP–abhängigen proteolytischen Komplex, das **26S–Proteasom**, der das markierte Enyzm spezifisch erkennt [45].

Über 90% der kurzlebigen Proteine in eukaryotischen Zellen werden über den Ubiquitin–Weg abgebaut [148].

Der Turnover cytosolischer Proteine in Pflanzen wird ebenfalls über den Ubiquitin–Weg reguliert [249].

> Auxin signalling may represent yet another plant–specific mode of signalling, with protein degradatio through the ubiquitin–proteasome pathway preceding altered gene expression. [6]

Enzyme können u.a. durch ihren Phosphorylierungszustand in ihrer Aktivität reguliert werden

☞ Jeder Schritt der eukaryotischen Genexpression kann potentiell den Anteil des Genproduktes in der Zelle zu jeder Zeit regulieren. [265]

CONCEPT CHECK	1.6
✓	

Zusammenfassung und Wiederholung

Die DNA: Träger der genetischen Information

DNA–Replikation und Mitosezyklus

Pflanzliche Genome

Differentielle Genexpression

Zellzyklus

Regulation der Genexpression und des Stoffwechsels

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel1.html

Fragen

Die DNA: Träger der genetischen Information

1.

DNA–Replikation und Mitosezyklus

1.

Pflanzliche Genome

1.

Differentielle Genexpression

1.

Zellzyklus

1.

Regulation der Genexpression und des Stoffwechsels

1.

weiterführende Literatur

Buchanan B, Gruissem W, Jones R, (Hg.) (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants, American Society of Plant Physiologists, Rockville

Hennig W (1998) Genetik, Springer, Berlin Heidelberg, 2. Aufl

Lewin B (1997) Genes VI, Bd. 6, John Wiley & Sons, New York

Madigan MT, Martinko JM, Parker J (1997) Brock Biology of Microorganisms, Prentice Hall, New Jersey, eighth edition Aufl

Taiz L, Zeiger E (2002) Plant Physiology, Sinauer Associates, Sunderland, 3. Aufl

zitierte Literatur

Arabidopsis Genome Initiative (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana. Nature **408**(6814):796–815

Baldi P, Brunak S (2001) Bioinformatics, Adaptive Computation and Machine Learning, MIT Press, Massachusetts, 2. Aufl

Baltimore D (1970) RNA-dependent DNA polymerase in virions of RNA tumour viruses. Nature **226**(252):1209–11

Bernardi G (1995) The human genome: Organization and evolutionary history. Annu Rev Genet **29**:445–476

Crick F (1970) Central dogma of molecular biology. Nature **227**:561–563

McClintock B (1945) Neurospora. I. Preliminary observations of the chromosomes of Neurospora crassa. Am J Bot **32**:671–678

Meselson M, Stahl FW (1958) The replication of DNA in *Escherichia coli*. Proc Natl Acad Sci **44**:671–682

Taiz L, Zeiger E (2002) Plant Physiology, Sinauer Associates, Sunderland, 3. Aufl

Temin H, Mizutani S (1970) RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. Nature **226**(252):1211–3

Theißen G, Kim JT, Saedler H (1996) Classification and Phylogeny of the MADS-Box Multigene Family Suggest Defined Roles of MADS-Box Gene Subfamilies in the Morphological Evolution of Eukaryotes. J Mol Evol **43**:484–516

Voet D, Voet JG (1995) Biochemistry, Wiley & Sons, New York, etc., 2. Aufl

Watson J, Crick F (1953) A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid. Nature **171**:737–738

Watson J, Crick F (1953) Genetical implications of the structure of desoxyribonucleic acid. Nature **171**:964–967

Williams KL, Gooley AA, Packer NH (1996) Proteome: Not just a made–up name. Todays Life Sciences S. 16–21

Winkler H (1920) Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreich, Fischer, Jena

Signalaufnahme und Transduktion

2

Today, signal transduction research contributes to all aspects of plant science, linking many fields of study in much the same way that signal transduction pathways link myriad cellular processes.

Anthony Trewavas [30]

Eine Vielzahl interner Signale sind notwendig für die Koordination der Expression von Genen während der Entwicklung ebenso wie für die Fähigkeit der Pflanze, auf Umweltreize zu reagieren. Solche internen (wie externen) Signalstoffe bewirken ihre Effekte typischerweise durch biochemische Reaktionsketten: ***Signaltransduktionswege****, die das ursprüngliche Signal hochgradig verstärken und letztlich zur Aktivierung oder Hemmung von Genen führen. [265]*

Der Signalaufnahme kommt in der Pflanze eine besondere Bedeutung durch ihre sessile Lebensweise zu. Da sie sich in aller Regel nicht wegbewegen kann, muß sie sich mit ihrer Umwelt arrangieren. Dazu gehört ein umfangreiches System zur Signalaufnahme und –verarbeitung, um angemessen auf Veränderungen der Umwelt reagieren zu können.

Lange Zeit waren die Signaltransduktionswege in planta *nur sehr oberflächlich bekannt. Das hat sich im letzten Jahrzehnt langsam gewandelt, und mittlerweile wurden z.B. fast alle Komponenten des Ethylen–Signalweges aufgeklärt. Trotzdem sind wir noch weit von einem Verständnis der Zusammenhänge entfernt, da ihre Komplexität* (cross–talking) *gerade bei den Pflanzen immens ist.*

2.1 Übersicht, allgemeine Prinzipien

2.2 Rezeptoren der Signalaufnahme

2.3 Zyklische Nukleotide

2.4 Die Rolle des Calciums

2.5 G–Proteine

2.6 Phospholipide

2.7 MAP–Kinasen

Mini–Glossar

Acylrest (engl. *acyl group*) R–CO–; Grundskelett der Carbonsäurederivate

Aleuronschicht (gr. aleuron, Mehl) eigene Gewebsschicht in Samen oder Fruchtwänden, die häufig von Reservezellen mit Aleuronkörnern gebildet wird. [107]

amphipathisch *amphiphil*, Bez. für Moleküle, die aus zwei funktionellen Teilen aufgebaut sind. [107]

cross talk Verknüpfung mehrerer Signaltransduktionswege miteinander

epigenetisch Bez. für Information, die nicht auf der primären Ebene des genetischen Materials, sondern auf einem untergeordneten Niveau niedergelegt wird.

Epistase *epistasis*; Überdeckung der phänotypischen Manifestation eines Gens durch ein anderes, das nicht zum gleichen Genpaar gehört. [110]

Kinasen Transferasen, die die Übertragung von Phosphorylgruppen von Nukleosidphosphaten (meist ATP) katalysieren [110]

kooperativ in Zusammenarbeit wirkend

Lysophospholipide *lysophospholipids* Phospholipide, von denen ein Acylrest abgespalten wurde

Mitogen die Zellteilung induzierende Substanz

Perzeption *Signal–*, Aufnahme bzw. Wahrnehmung von Signalen; wird durch einen Rezeptor verwirklicht

Pleiotropie *pleiotropism*; gleichzeitige Beeinflussung und Ausprägung mehrerer bis vieler Merkmale durch ein Gen [110]

second messenger kurzlebige Moleküle, die in vielen Signaltransduktionswegen auftreten und das ursprüngliche Signal hochgradig verstärken.

synergistisch zusammenwirkend mit dem Effekt gegenseitiger Verstärkung

Transduktion *Signal–*, Weiterleitung des Signals

Turgor *Zellinnendruck*, entsteht durch den osmotischen Druck der Vakuole. Wesentlicher Faktor für die Stabilität insbesondere krautiger Pflanzen.

Die Vorstellung des ersten vollständig sequenzierten pflanzlichen Genoms (*Arabidopsis thaliana*, [6]) im Jahr 2000 setzt eine Zäsur in der molekularen Pflanzenbiologie. Plötzlich ist es möglich geworden, die Genome der großen Organismenreiche zu vergleichen und auf Gemeinsamkeiten hin zu untersuchen. Damit lassen sich erstmals Aussagen über die Existenz von Homologen bestimmter wichtiger Elemente tierischer Signaltransduktions–Ketten in Pflanzen treffen.

Bei aller Euphorie sollte aber nicht übersehen werden, daß der Vergleich von Genomen auf Sequenzbasis im Detail oft keine Aussage über die biologische Funktion der betreffenden Gene erlaubt. Eine biochemische Charakterisierung der an einer Signalkette beteiligten Enzyme und Komplexe wird durch das vorliegende erste vollständig sequenzierte Pflanzengenom zwar erleichtert, ist aber nach wie vor essentieller Bestandteil der Erforschung der Vorgänge in Pflanzenzellen auf molekularer Ebene.

Obwohl in den vergangenen Jahren viele Fortschritte bei der Erforschung pflanzlicher Signaltransduktion gemacht wurden, sind die meisten Systeme in Einzellern bzw. bei Tieren zuerst entdeckt worden. Daher werden in der folgenden Darstellung viele Systeme zunächst an nichtpflanzlichen Beispielen beschrieben und wo immer möglich Verbindungen zu adäquaten Systemen in Pflanzen gezogen. Dabei sollte nicht aus dem Blick geraten, was die Autoren der Publikation des *Arabidopsis*–Genoms schrieben:

> Die vergleichende Genomanalyse zwischen *Arabidopsis*, *C. elegans* und *Dro-*

sophila stützt die Vorstellung, daß Pflanzen ihre eigenen Signaltransduktions–Wege entwickelt[1] haben. [6]

2.1 Übersicht, allgemeine Prinzipien

Die Signalaufnahme und Transduktion umfaßt **drei Teilaspekte**: die Signalperzeption (Wahrnehmung), die Signaltransduktion (Weiterleitung) und die Signalantwort (Response), vgl. Abb. 2.1. Signale werden molekular von einem Rezeptor perzipiert, der daraufhin direkt oder über Zwischenglieder, sogenannte *second messenger* (sekundäre Botenstoffe), Veränderungen in der Zelle initiiert.

✎ **second messenger** kurzlebige Moleküle, die in vielen Signaltransduktionswegen auftreten und das ursprüngliche Signal hochgradig verstärken. Die häufigsten *second messenger* sind cAMP, cGMP, NO, cADPR, DAG, IP_3 und Ca^{2+} [265]

Typischerweise bewirkt das Signal eine Veränderung des Genexpressionsmusters der Zelle. Es können aber auch physiologische Reaktionen wie das Schließen der Stomata oder die Reaktion der Fiederblätter von *Mimosa pudica* auf Reize ausgelöst werden, die über eine Modifikation vorhandener Enzyme verwirklicht werden (und wesentlich schneller ablaufen als die Genexpression).

☞ Das Endresultat einer Signaltransduktionskette ist typischerweise die Regulation eines Transkriptionsfaktors, der wiederum die Genexpression reguliert. [265]

Historisch wurden kurz– und langfristige Antworten auf Reize völlig unabhängig voneinander betrachtet. Mit der zunehmenden Aufdeckung der molekularen Hintergründe der Signaltransduktion stellt sich diese Trennung als künstlich und falsch heraus: Langsamen und schnellen Reizantworten liegen die gleichen molekularen Mechanismen der Signaltransduktion zugrunde. [30]

Verkompliziert wird die Betrachtung der Signaltransduktion dadurch, daß es (Regulator–)Gene gibt, die ihrerseits andere Gene in ihrer Expression beeinflussen. Diese Gene lassen sich in zwei Gruppen einteilen: Die Genprodukte **epistatischer Gene** beeinflussen die Expression unabhängig von ihnen vererbter Gene und können dadurch deren Phänotyp überdecken. **Pleiotrope Gene** beeinflussen gleichzeitig viele Merkmale. Sie nehmen oft eine Schlüsselstellung in der Entwicklung eines Organismus ein.

Diese Ebene der Information, die Beeinflussung der Expression bestimmter Gene durch die Genprodukte anderer Gene, wird auch als **epigenetische Ebene**

[1] Inwiefern Pflanzen diese Signaltransduktions–Wege (evolutionär) entwickelt haben, sei hier nicht diskutiert. Wichtig ist hier die Feststellung, daß Pflanzen sich in ihrem Signalsystem deutlich von Tieren zu unterscheiden scheinen.

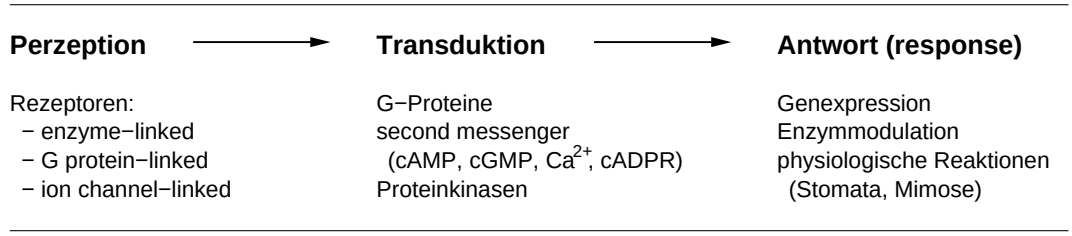


Abb. 2.1: Allgemeines Schema der Signaltransduktion. Die Aufnahme und Weiterleitung läßt sich in drei Teilaspekte untergliedern: Signalperzeption (Wahrnehmung), Signaltransduktion (Weiterleitung) und Signalantwort (Response).

bezeichnet. Im Gegensatz dazu steht die *genetische Ebene*, die auf den Genen direkt codierte Information.

✎ **epigenetisch** gr. $\varepsilon\pi\iota$, auf, $\gamma\varepsilon\nu\varepsilon\tau\eta$ Geburt; Bezeichnung für Information, die nicht auf der primären Ebene des genetischen Materials, sondern auf einem untergeordneten Niveau niedergelegt wird. Von C. H. Waddington 1940 eingeführter Begriff. [106]

Die Besonderheit an dieser Ebene der Information ist, daß sie erst im Zusammenspiel der verschiedenen Elemente der Signaltransduktion zur Wirkung kommt. Der isolierten Betrachtung einzelner Signaltransduktions–Wege sind daher Grenzen bei der Erforschung der Zusammenhänge gesetzt, die z.B. deutlich bei der Erforschung der MAPK–Kaskade in Pflanzen zutage treten (vgl. Abschnitt 2.7.3, S. 2.7.3).

2.1.1 Signaltransduktionswege sind hochspezifisch und zeigen einen hohen Grad an Plastizität

Signaltransduktionswege sind zu einem hohen Grad gewebespezifisch. Zudem reagieren Zellen unterschiedlich auf dasselbe Signal in Abhängigkeit von ihrem Entwicklungszustand, den Umweltbedingungen und ihrer endogenen Uhr.

Diese Spezifität wird sowohl durch die An– oder Abwesenheit der Rezeptoren als auch derer nachgeschalteten (*downstream*) Elemente vermittelt.

☞ Gewebespezifische Signaltransduktionswege werden nicht nur durch An– oder Abwesenheit von Rezeptoren festgelegt, sondern auch durch die An– oder Abwesenheit nachgeschalteter (*downstream*) Elemente. [30]

Signale wirken synergetisch oder kooperativ: Sie verstärken sich entweder gegenseitig (synergistisch) oder sie sind aufeinander angewiesen, damit eine bestimmte Zellantwort hervorgerufen wird (kooperativ).

Die Sensitivität der Zelle für ein bestimmtes Signal ist variabel. Zum einen kann die Konzentration der Rezeptoren variiert werden, was zu einer Veränderung der Dosis–Wirkungs–Kurve führt. Zum anderen variiert die Signalwirkung abhängig von den Umweltbedingungen, der endogenen Uhr (→ *Phasenresponse Kurve* [PRC]; vgl. Skriptum “Nichtlineare Dynamik”) und dem Alter der Zel-

Dosis–Wirkungs–Kurve

le/des Organismus.

Proteinkinasen

Große Bedeutung für die Regulation der Signaltransduktionswege kommt auch der Aktivierung einzelner Elemente durch Phosphorylierung zu. Die diese Phosphorylierung katalysierenden Enzyme, die **Proteinkinasen** (PK), gehören zu einer der größten Proteinklassen der Pflanzen. Wahrscheinlich codieren mehr als 3% aller proteincodierenden *Arabidopsis*–Gene für Kinasen[2]. Die überwiegende Mehrheit der Elemente der Signaltransduktion werden negativ (d.h. über Inhibierung durch Inhibitor–Moleküle) reguliert.

☞ Die Bestandteile der Signalketten sind vorwiegend negativ reguliert.

2.1.2 Pflanzen nehmen eine Vielzahl exogener und endogener Signale wahr

exogene Signale

Signalperzeption ist besonders bei sessilen Organismen (Pflanzen) wichtig. Zu den exogenen (äußeren) Signalen, die auf die Pflanze einwirken, gehören die **Schwerkraft**, das **Licht**, das in Qualität und Quantität (Photoperiode, Wellenlänge) wahrgenommen wird und sowohl als Energiequelle als auch Signal dient, **Mikroorganismen** (Pathogene, Symbionten), **Mineralien** (toxische, Nährstoffe), **Wasser** und eine Reihe von **Gasen**, darunter das Hormon Ethylen und CO_2.

Mit Ausnahme der Schwerkraft ändern sich alle diese Stimuli ständig. Die Zeitskalen der Variation der Reize schwankt dabei zwischen Sekunden (z.B. Licht unter Bäumen) und bis zu einem Jahr (z.B. Photoperiode).

endogene Signale

Neben den exogenen gibt es auch noch eine Reihe endogener Signale: Hormone, Kohlenhydrate, allgemein bestimmte Metabolite und der Turgor (Wasserstatus).

CONCEPT CHECK 2.1

- ✓ Die Signalaufnahme und –weiterleitung (Transduktion) läßt sich in drei Teilaspekte untergliedern: Signalperzeption (Wahrnehmung), Signaltransduktion (Weiterleitung) und Signalantwort.
- ✓ Die auf die Pflanze einwirkenden Stimuli variieren (mit Ausnahme der Schwerkraft) ständig auf verschiedenen Zeitskalen.
- ✓ Proteinkinasen kommt große Bedeutung in der intrazellulären Signalgebung durch die Aktivierung nachgeschalteter Elemente zu.
- ✓ Die Bestandteile der Signalkette sind vorwiegend negativ reguliert.

[2] Allein die Gruppe der pflanzlichen RLKs umfaßt ca. 2.5% aller proteincodierenden Gene von Arabidopsis [250].

2.2 Rezeptoren der Signalaufnahme

Der erste Schritt in der Signaltransduktion ist die Perzeption (Wahrnehmung) des Signals. Sie wird durch Rezeptoren vermittelt. Entsprechend der großen Vielfalt von Signalen gibt es gleichfalls eine große Vielfalt von Rezeptoren.

2.2.1 Die große Mehrheit der Rezeptoren ist membrangebunden

Meist handelt es sich bei den Rezeptormolekülen um Proteine. Allgemein können membrangebundene von intrazellulären Rezeptoren unterschieden werden. Erstere stellen die überwiegende Mehrheit dar. Es sind amphipathische Moleküle, die aus (hydrophilen) extra– und intrazellulären sowie (hydrophoben) Transmembran–Domänen aufgebaut sind.

intrazelluläre Rezeptoren

Die prominentesten Vertreter **intrazellulärer Rezeptoren** sind bei Tieren die Steroid–Rezeptoren. Mittlerweile wurden auch bei Pflanzen Steroidhormone entdeckt, ihre bekanntesten Vertreter sind die Brassinolide (vgl. Kap. 3.7, S. 131). Im Gegensatz zu den tierischen Steroiden sind die Rezeptoren pflanzlicher Steroide membrangebundene Rezeptoren [17].

Allerdings gibt es biophysikalische Studien, die darauf hindeuten, daß bei der Perzeption von Abscisinsäure (ABA) in den Schließzellen von Stomata intrazelluläre Rezeptoren eine Rolle spielen [86].

2.2.2 Membrangebundene Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen

G protein–linked receptors

Die erste Gruppe sind die **G protein–linked receptors**, Moleküle mit sieben Transmembran–Domänen. Sie werden daher häufig auch als *seven–spanning*, *seven–pass* oder *serpenine receptors* bezeichnet. Sie interagieren mit **heterotrimeren G–Proteinen**, GTP–bindenden regulatorischen Proteinen, die das Signal weiterleiten, indem sie ein Effektor–Enzym aktivieren [265], vgl. Abschnitt 2.5, S. 65.

BOX 2.1: ***Methoden — Library screening & multiple alignment***

Durch den jüngsten Fortschritt bei der Sequenzierung von Pflanzengenomen wie z.B. *Arabidopsis* und Reis ist es möglich geworden, Computer zur Suche nach DNA–Sequenzen, die den Aminosäure–Sequenzen von Proteinen anderer Organismen entsprechen, zu nutzen. [265]

Beim *library screening*, auch *alignment approach* genannt, wird eine Sequenz–Datenbank nach passenden homologen Sequenzen zur gegebenen Sequenz durchsucht. Die diesem Ansatz zugrundeliegende Technik ist das *multiple alignment*: Mehrere Sequenzen (> 2) werden miteinander durch einen Algorithmus verglichen und der Grad der Übereinstimmung (*alignment score*) ermittelt.

Durbin R, Eddy SR, Krogh A, Mitchison G (1998) Biological sequence analysis, Cambridge University Press, Cambridge

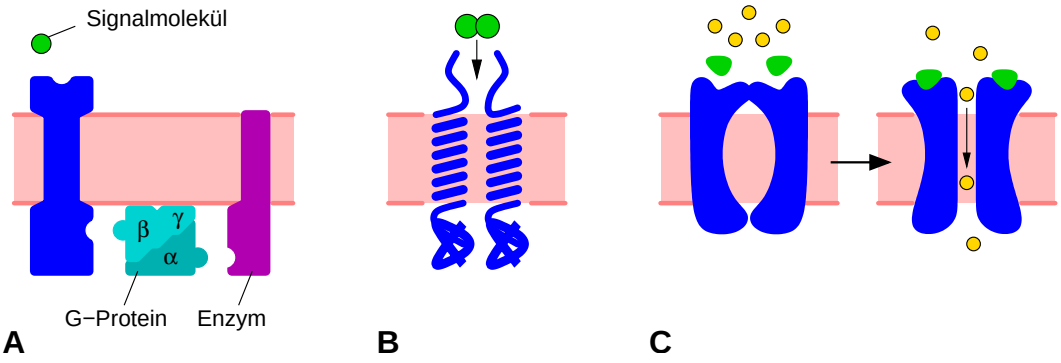


Abb. 2.2: Membrangebundene Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen. (A) G protein–linked receptors; (B) enzyme–linked receptors; (C) ion channel–linked receptors. Für Details vgl. den Text. Stark schematisierte Darstellung. Nach [30], verändert.

enzyme–linked receptors

Eine zweite, große Gruppe stellen die **enzyme–linked receptors** (auch: *catalytic receptors*) dar. Diese Rezeptoren sind strukturell typischerweise durch eine einzige Transmembrandomäne gekennzeichnet. Sie interagieren nicht mit heterotrimeren G–Proteinen.

In tierischen Organismen können sechs Hauptklassen solcher katalytischen Rezeptoren unterschieden werden: (1) receptor tyrosine kinases, (2) receptor tyrosine phosphatases, (3) receptor serine/threonine kinases, (4) tyrosine kinase–linked receptors, (5) receptor guanylate cyclases und (6) cell surface proteases [265].

Bisher wurden keine receptor tyrosine kinases (RTK) in Pflanzen identifiziert [265]. Stattdessen existieren hier sogenannte receptor–like kinases (RLK), die in ihrer grundlegenden Struktur tierischen RTKs ähneln [285, 250], vgl. Abschnitt 2.2.4, S. 52.

Prinzipiell gehören auch die His–Kinasen der Zwei–Komponenten–Systeme (*two–component systems*) zu dieser Gruppe der katalytischen Rezeptoren. Sie unterscheiden sich allerdings in Struktur und Funktion grundlegend von der Superfamilie der eukaryotischen Serin/Threonin/Tyrosin Kinasen (ePKs).

BOX 2.2: *Methoden — Two–hybrid system*

Wichtige Methode zum Auffinden und zur Untersuchung von Protein–Protein–Interaktionen.

Prinzip Transkriptionsfaktoren besitzen zwei wichtige Domänen: die DNA–Bindungsdomäne (DBD) und die Aktivierungsdomäne (AD). Durch Fusionierung dieser Domänen mit je einem der beiden zu untersuchenden Proteine kann die erfolgreiche Interaktion durch die Expression eines Reportergens mit zur DBD passenden Regulationssequenz nachgewiesen werden.

Praxis Als Reportergen kommt entweder lacZ oder ein Gen der Aminosäure–Synthesewege (LEU2, HIS3) zum Einsatz.
Das Protein, zu dem ein unbekanntes interagierendes Protein gesucht wird, wird mit der DBD– oder AD–Domäne kombiniert, die Insert–DNA einer cDNA–Bibliothek mit der komplementären Domäne. Beide Komponenten werden zusammen mit dem Reportergen in Hefezellen (*Saccharomyces cerevisiae*) transfiziert und anschließend auf die Funktion des Reportergens selektiert.

ion channel–linked receptors

Die **ion channel–linked receptors** bilden die letzte Gruppe membrangebundener Rezeptoren. Prominente Beispiele sind die verschiedenen Klassen der Calcium–Kanäle, die sowohl am Plasmalemma als auch an intrazellulären Membranen lokalisiert sind und eine wichtige Rolle in zahlreichen Signaltransduktions–Prozessen spielen.

2.2.3 Zweikomponenten–Rezeptoren wurden erst kürzlich in Eukaryoten entdeckt

Das typische Signalsystem der Prokaryoten besteht aus zwei funktionalen Elementen, einem Sender (*transmitter*) und einem Empfänger (*receiver*). Daher kommt auch die Bezeichnung Zwei–Komponenten–Systeme (*two–component systems*) für diese Form der Signaltransduktion.

Die Existenz solcher Systeme in Eukaryoten wurde erstmalig zu Beginn der 90er Jahre des 20. Jahrhunderts beschrieben [38, 245, 209] und kam einer Sensation gleich [166]. Mittlerweile ist eine ganze Reihe von pflanzlichen His–Kinasen beschrieben worden [vgl. 280, 281, 166], darunter Rezeptoren für Ethylen und Cytokinin und der Phytochrom–Photorezeptor. Einen sehr guten Überblick über die Zwei–Komponenten–Systeme in Pro– und Eukaryoten, ihre Strukturen und Funktionen liefert der Übersichtsartikel von Stock et al. [256].

charakteristische Merkmale

Die Zwei–Komponenten–Systeme zeichnen sich durch drei Merkmale gegenüber allen anderen Signaltransduktions–Systemen aus: das Vorkommen von **Histidin–Kinasen** (im Gegensatz zu Ser/Thr– und Tyr–Kinasen in sonstigen eukaryot. Systemen), **keine Signalverstärkung** innerhalb des Systems (im Gegensatz zu MAPK–Kaskaden und *G protein–linked receptors*) und den **His → Asp Phosphotransfer**.

Der aktive Rezeptor (die His–Kinase) ist ein Homodimer, bei dem jedes Monomer das andere phosphoryliert [30], vgl. Abb. 2.3.

In Prokaryoten sind die einfacheren *singlestep two–component systems* weit verbreitet

Die einfachste Form der *two–component systems* besteht ausschließlich aus zwei Teilen, der Histidin–Kinase (*His Kinase*) und dem *Response Regulator* (vgl. Abb. 2.4A). Die meisten prokaryotischen Zwei–Komponenten–Systeme sind diesen Typs.

Die Signalübertragung läuft in diesen Systemen dabei nach dem folgenden Schema ab:

1. Die Histidin–Kinase wird durch Umwelt–Stimuli reguliert und autophosphoryliert an einem Histidin–Rest.

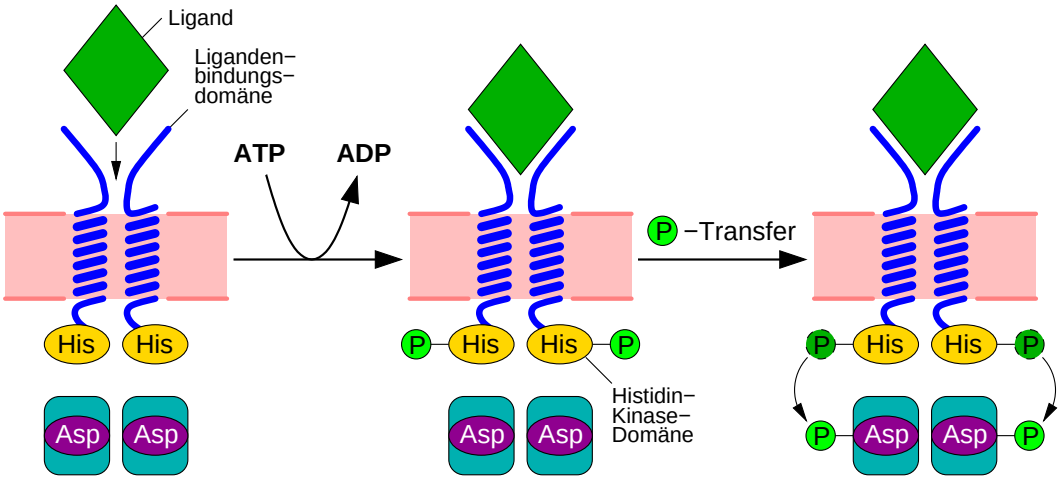


Abb. 2.3: Die Rezeptoren (His–Kinasen) der Zwei–Komponenten–Systeme agieren als Homodimere. Bindet ein Ligand an den Rezeptor, wird dieser aktiviert und die beiden Monomere phosphorylieren einen bestimmten His–Rest am jeweils anderen Monomer. Anschließend wird der Phosphatrest auf einen konservierten Aspartrest eines *response regulator* Proteins übertragen. Dieser *response regulator* trägt häufig eine DNA–bindende Domäne und agiert als Transkriptionsfaktor. Bei den (in eukaryotischen Organismen ausschließlich vorkommenden) Hybrid–Kinasen ist die His–Kinase mit einer *response regulator*–Domäne verschmolzen. Ein weiterer *response regulator* ist typischerweise notwendig, um das Signal weiterzugeben. Nach [30], verändert.

2. Der energiereiche Phosphat–Rest wird auf einen konservierten Aspartat–Rest im *response regulator* übertragen.
   Die damit verbundene Konformationsänderung der regulatorischen Domäne führt zur Aktivierung der assoziierten Domäne, die die Antwort (*response*) bewirkt. Mögliche Antworten sind z. B. die Interaktion mit anderen Proteinen oder die Bindung an DNA.

Der entscheidende Schritt der Signaltransduktion ist also die **Übertragung eines energiereichen Phosphat–Restes** von der His–Kinase auf den Asp–Rest des Response Regulators (vgl. Abb. 2.4A). Von der ausschließlichen Beteiligung zweier Komponenten und des notwendigen einen Schrittes leitet sich auch die Bezeichnung *singlestep two–component system* für diese Form der Signalübertragung ab.

In Pflanzen existieren fast ausschließlich die komplizierteren *multistep two–component systems*

Während in Prokaryoten die einfacheren *singlestep two–component systems* in ihrer Zahl überwiegen (bei *E. coli* sind nur 5 von 30 Zweikomponenten–Systemen *multistep*–Systeme, [186]), existieren in Eukaryoten fast ausschließlich die komplizierteren *multistep two–component systems*. Die einzige bekannte Ausnahme ist der *Arabidopsis* ERS Rezeptor [120] (ERS = *ethylene response sensor*, [96]).

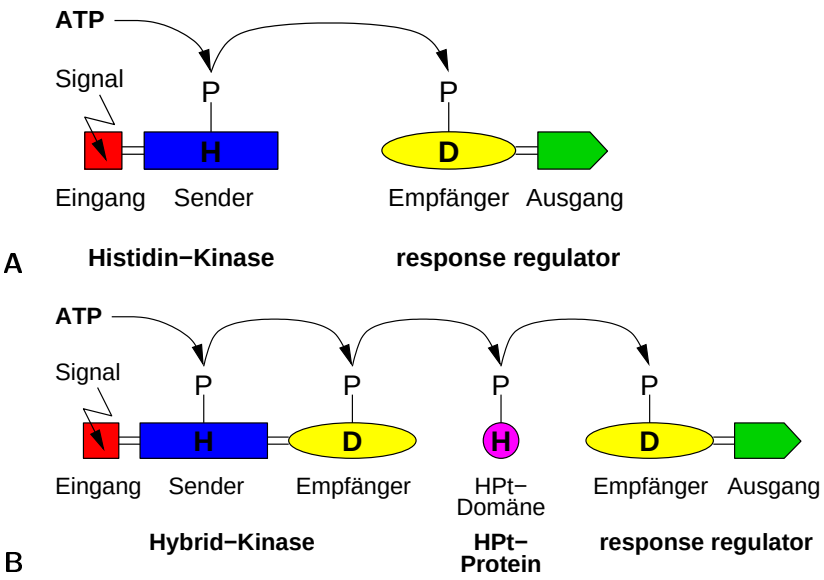


Abb. 2.4: Schematische Darstellung und grundlegende Eigenschaften der *simple* (A) und der *multistep* (B) *two-component signaling systems*. Signalperzeption durch die Eingangsdomäne (*input domain*) der His– oder Hybrid–Kinase induziert Autophosphorylierung des Transmitters an einem konservierten His–Rest (H). Das Phosphat (P) wird an einen konservierten Asp–Rest (D) weitergegeben, der entweder auf dem Empfänger (*receiver*) des verwandten *response regulator* lokalisiert ist (A) oder, im Fall der Hypbrid–Kinasen, auf einer angehängen Empfänger–Domäne (*receiver domain*) (B). Beim *multistep, two-component signaling system* dienen His–tragende Phosphotransfer–Domänen–Proteine (*Hiscontaining phosphotransfer (HPt) domain proteins*) als Phospho–His–Intermediate zwischen den Hybrid–Kinasen und dem *response regulator*. Aus Lohrmann und Harter [166], verändert.

Diese *multistep*–Systeme stellen die Erweiterung der *singlestep, two component signaling systems* dar. Als zusätzliche Elemente existieren hier zusätzliche Proteine mit phosphorylierbaren Asp– oder His–Resten. Der zweite Asp–Rest ist wieder in einem Empfängermodul (*receiver module*) lokalisiert. In Pflanzen ist das zusätzliche Empfängermodul oft carboxyterminal an der His–Kinase gebunden, man spricht in diesem Fall von einer **Hybrid–Kinase** (*hybrid kinase*). *Hybrid–Kinase*

Der zweite His–Rest ist in einer HPt–Domäne (*HPt domain*) lokalisiert (HPt = Histidine–containing phosphotransfer domain). Die HPt–Domäne ermöglicht den Transfer eines Phosphat–Restes zwischen zwei Empfängermodulen. In Prokaryoten sind viele HPt–Domänen physikalisch an andere Elemente des ST–Weges gebunden, in *Arabidopsis* dagegen existieren alle HPt als individuelle Proteine. *HPt–Domäne*

Die *multistep two–component systems* erlauben einen höheren Grad an Regulation.

Warum gibt es die *multistep two–component systems*? Die Signalverstärkung kommt als möglicher Grund nicht in Betracht: Das Signal wird innerhalb eines *two–component system* als Phosphat–Rest strikt eins–zu–eins übertragen.

Hierin existiert kein Unterschied zwischen *single* und *multistep two–component system*.

☞ Das Signal wird innerhalb eines *two–component system* als Phosphat–Rest strikt eins–zu–eins übertragen. Es findet also im Gegensatz zu allen anderen Signaltransduktions–Ketten **keine Verstärkung** statt.

Eine mögliche Erklärung ist die in Eukaryoten durch die Kompartimentierung des genetischen Materials gegenüber Prokaryoten komplizierte **Signaltransduktion vom Cytosol zum Zellkern**. Manche *response regulators* haben DNA–Bindestellen und fungieren daher (vermutlich) als Transkriptionsfaktoren. Die Signalperzeption durch die Kinase erfolgt jedoch in der Regel am Plasmalemma. Diese räumliche Distanz kann durch die Signalübertragung von der Histidin–Kinase zum Response Regulator über HPt–Proteine überbrückt werden.

cross talk

Die **erhöhte Fähigkeit zum cross talk** (wörtl. "Wortgefecht", netzwerkartige Verknüpfung mehrerer Signaltransduktionswege miteinander) ist eine zweite und wahrscheinlich bedeutsamere Erklärung für die Existenz der *multistep two–component systems*. Bisher haben wir nur erste Einblicke in die Netzwerk–Struktur der pflanzlichen Signaltransduktions–Wege. Aber schon jetzt ist klar: *cross talk* zwischen den verschiedenen Signaltransduktionswegen hat mit ziemlicher Sicherheit große funktionale Auswirkungen [166].

Vermutlich trägt die Fähigkeit der *multistep two–component systems* zum *cross talk* zu einem komplexen Signaltransduktions–Netzwerk bei, das mit der Fähigkeit zur Wahrnehmung, Verrechnung und Integration eines breiten Bereiches von Signalen ausgestattet ist. Diese Notwendigkeit ist eine Folge der sessilen Lebensweise der Pflanzen: Jede Zelle muß eine Vielfalt an Signalen (im weitesten Sinne) überwachen und einbeziehen, um eine fein ausbalancierte Entscheidung zu treffen, wie sie auf zellulärer und organismischer (die ganze Pflanze betreffender) Ebene reagiert.

2.2.4 Receptor–like Proteinkinasen (RLK) sind verwandt mit tierischen Receptor Tyrosine Kinasen (RTK)

Pflanzliche *receptor–like* Kinasen (RLK) sind Proteine mit einer vorhergesagten Signalsequenz, einer einzigen transmembranen Region und einer cytoplasmatisch gelegenen Kinase–Domäne [250]. Sie gehören zu einer großen Genfamilie mit 610 Mitgliedern bei *Arabidopsis thaliana*, entsprechend ca. 2.5% aller Protein–codierenden Gene dieser Pflanze [250] (diese Daten stützen sich auf eine Analyse der kompletten Sequenz des *Arabidopsis*–Genoms).

Die pflanzlichen RLKs weisen strukturelle Ähnlichkeiten zu tierischen Rezeptor–Tyrosin–Kinasen (RTK) auf [285]. Beide Gruppen unterscheiden sich in ihren katalytisch aktiven Aminosäure–Resten: Während alle bislang identifizierten pflanzlichen RLKs Serin/Threonin–Kinasespezifität aufweisen, gehören die be-

kannten tierischen RTKs bis auf eine Ausnahme (TGF–β) zur Gruppe der Tyrosin–Kinasen [250]. Hinzu kommt, daß sich beide Klassen in ihren extrazellulären Domänen voneinander unterscheiden.

RLKs sind als Homodimere aktiv, die sich nach ihrer Aktivierung zunächst gegenseitig (**Autophosphorylierung**) und anschließend nachgeschaltete (*downstream*) Komponenten phosphorylieren. Strukturell sind sie, wie schon angesprochen, durch drei Merkmale charakterisiert: eine große außercytoplasmatische Domäne, eine membrandurchziehende Domäne und eine C–terminale Domäne mit Proteinkinase–Aktivität.

Autophosphorylierung

☞ Dimerisierung könnte ein allgemeiner Mechanismus der Aktivierung von Zelloberflächenrezeptoren sein, die nur eine Transmembrandomäne aufweisen. [265]

Primär auf der Grundlage der Struktur ihrer extrazellulären Domäne [265] können die *Receptor–like Kinases* (RLKs) in drei Gruppen eingeteilt werden [30]: (1) die S receptor kinases (SRK), (2) die leucine–rich repeat kinases (LRR) und (3) die EGF–like RLKs.

Die LRR–Rezeptoren gehören zur großen Familie der LRR–Proteine. Das am stärksten konservierte Element der LRR–Domäne codiert eine β–Faltblatt–Struktur, die an der Protein–Protein–Interaktion beteiligt ist [31]. Diese Interaktion stellt einen nachgeschalteten Schritt der Signaltransduktions–Wege dar [261].

LRR–Proteine

CONCEPT CHECK 2.2

✓ Die meisten Rezeptoren sind membrangebunden. Die membrangebundenen Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen: G protein–linked receptors, enzyme–linked receptors und ion channel–linked receptors.

✓ Die Zweikomponenten–Signaltransduktion ist typisch für Prokaryoten und wurde erst kürzlich in Eukaryoten (Hefe und Pflanzen) entdeckt. In Pflanzen kommt fast ausschließlich die kompliziertere Form der *multistep*–Systeme vor.

✓ Pflanzliche *receptor–like* Kinasen (RLK) stellen das Pendant der tierischen Rezeptor–Tyrosin Kinasen (RTK) dar. Die RLKs sind Serin/Threonin–Kinasen, RTKs im Gegensatz dazu Tyrosin–Kinasen.

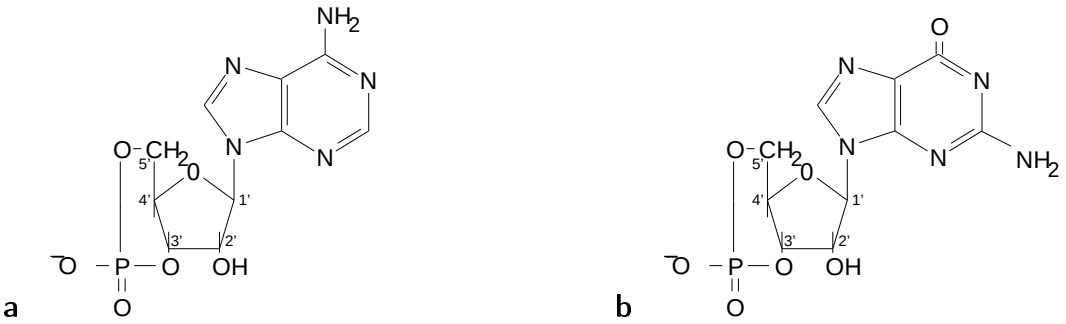


Abb. 2.5: Strukturen von cAMP und cGMP. (a) 3,5–cyclisches AMP (cAMP), (b) 3,5–cyclisches GMP (cGMP).

2.3 Zyklische Nukleotide

Zwei zyklische Nukleotide, cAMP und cGMP, spielen als *second messenger* eine große Rolle in vielen Signaltransduktions–Prozessen. cAMP ist ein wichtiges Signalmolekül sowohl bei Prokaryoten als auch bei Tieren. Seine Bedeutung bei Pflanzen war lange Zeit umstritten. cGMP ist bei wesentlich weniger verbreitet als cAMP, scheint aber bei Pflanzen eine größere Rolle zu spielen.

2.3.1 cAMP ist der Prototyp des *second messengers*

cAMP ist der Prototyp des *second messengers* [190]. Es wird ausschließlich durch Adenylyl–Cyclase synthetisiert und durch cAMP–Phosphodiesterase zu AMP abgebaut. Es spielt eine Schlüsselrolle als *second messenger* in lebenden Organismen von Prokaryoten über Algen und Pilze bis zum Menschen [8]. Auch wenn seine Rolle in Pflanzen in den letzten Jahren heiß diskutiert wurde, scheint sich mittlerweile abzuzeichnen, daß es auch in Pflanzen eine ähnliche Rolle spielt (vgl. Abschnitt 2.3.2).

Unter Normalbedingungen wird die intrazelluläre Konzentration von cAMP durch das cAMP abbauende Enzym cAMP–Phosphodiesterase sehr niedrig gehalten. Die Adenylyl–Cyclase (AC), die cAMP aus ATP synthetisiert, kann durch heterotrimere G–Proteine aktiviert werden. Das führt zu einer Erhöhung der intrazellulären cAMP–Konzentration.

BOX 2.3: *Methoden — Komplementation in Hefe*

Komplementation *complementation* (lat. *complementum*, Ergänzung) Kompensation eines Phänotyps durch ein in die Zelle eingeführtes genetisches Element (Virus, Plasmid), das die notwendige genetische Information mitbringt [110].

Bedeutung Die Komplementation in Hefe dient der funktionellen Charakterisierung von Genen/Genprodukten anderer Organismen. Viele Genprodukte pflanzlicher oder tierischer Systeme haben analoge Funktionen zu Hefe–Genen. Daher kann durch Komplementation einer entsprechenden Defekt–Mutante von Hefe mit dem zu untersuchenden Gen dessen Funktion untersucht werden: Komplementiert das Gen den Mutanten–Phänotyp, hat es eine dem (bekannten) Hefe–Gen analoge Funktion.

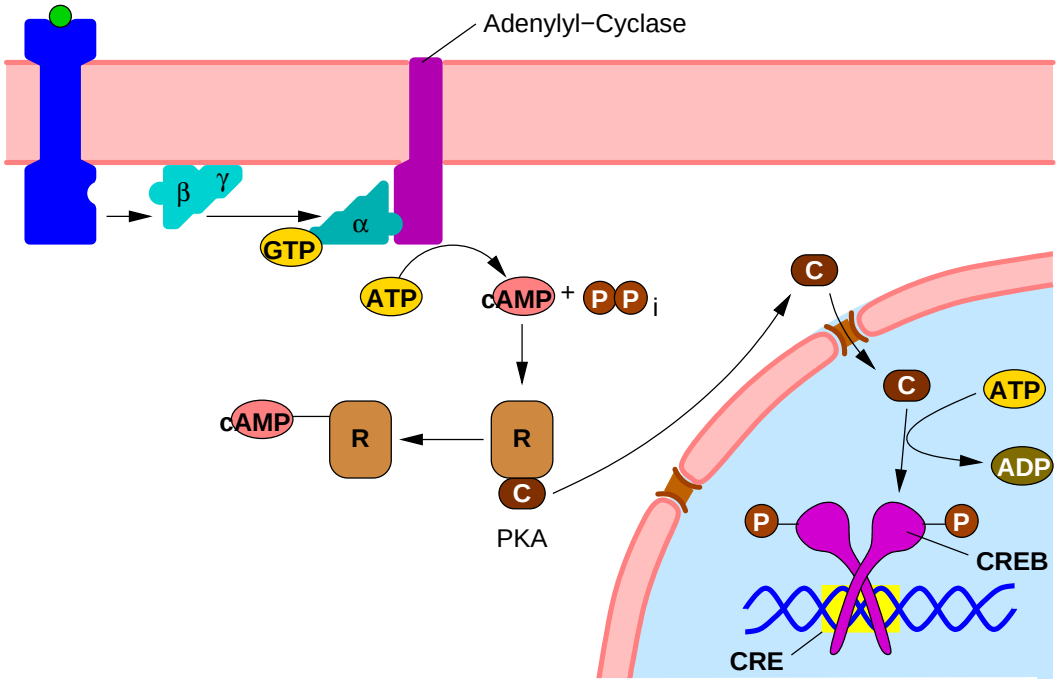


Abb. 2.6: Die cAMP–vermittelte Signaltransduktion im tierischen Organismus: Ein Modell auch für Pflanzen? Die Adenylyl–Cyclase (AC) wird durch ein heterotrimeres G–Protein aktiviert und synthetisiert cAMP aus ATP. Das cAMP bindet an die regulatorische Untereinheit (R) der Proteinkinase A (PKA), die daraufhin dissoziiert und die katalytische Untereinheit der PKA freigibt. Die katalytische Untereinheit (C) der PKA wandert in den Zellkern und phosphoryliert dort den Transkriptionsfaktor CREB (*cAMP response element–binding protein*), der daraufhin an die CRE–Sequenz (*cAMP response element*) im Promoter–Bereich cAMP–regulierter Gene bindet. Nach Buchanan et al. [30], verändert.

Proteinkinase A (PKA)

cAMP aktiviert die **Proteinkinase A** (PKA), indem es an die inhibitorischen Untereinheiten der PKA bindet. In der Folge dissoziieren diese inhibitorischen Untereinheiten und die katalytische Untereinheit der PKA wird in den Zellkern transportiert. Dort phosphoryliert sie den Transkriptionsfaktor CREB (*cyclic AMP response element–binding protein*). CREB bindet an eine spezifische DNA–Sequenz, das CRE (*cAMP response element*), das in der Promoter–Region spezifischer (cAMP–regulierter) Gene lokalisiert ist (vgl. Abb. 2.6).

Eine weitere Funktion von cAMP neben der Aktivierung der PKA ist die Interaktion mit spezifischen cAMP–regulierten Ionenkanälen. Ein solcher *cyclic nucleotide-gated* (cng) *non-selective cation channel* wurde mittlerweile auch in *Arabidopsis* identifiziert, geklont und funktional charakterisiert [152].

2.3.2 Die Rolle von cAMP in Pflanzen ist immer noch umstritten

Die Kriterien, die cAMP als *second messenger* in Pflanzen erfüllen muß, sind einfach [8]:

- cAMP muß in Pflanzen vorhanden sein.

- Die *in vivo*–Konzentration von cAMP sollte ausreichend sein, um biologische Reaktionen auszulösen.

- Die cAMP–Konzentration sollte sich als Antwort auf den auslösenden Reiz verändern.

- Enzyme der cAMP–Synthese und des cAMP–Katabolismus sollten in Pflanzen ebenso wie Zielmoleküle der cAMP–Regulation vorhanden sein.

Mittlerweile wurden einige Komponenten des cAMP–Signalweges auch in Pflanzen identifiziert, so zur PKA (Proteinkinase A) analoge Kinasen und CREBs (*cAMP response element–binding proteins*) [190]. Erst kürzlich wurde dann auch eine Adenylyl Cyclase (AC) in Pollen von *Agapanthus umbellatus* (*Liliaceae*) charakterisiert [190][3].

Es gibt mehrere Gründe, warum die Identifikation einer potentiellen Adenylyl–Cyclase (AC) in Pflanzen so lange auf sich warten ließ. Zum einen ist da die hohe Diversität der Sequenzen bekannter ACs, die eine Identifizierung über Homologie–Suche und Sequenzvergleich erschwert. [190].

Ein weiterer möglicher Grund ist, daß die in pflanzlichen Geweben gemessenen cAMP–Konzentrationen meist an der Nachweisgrenze der Methoden lagen. Das wiederum könnte damit zusammenhängen, daß cAMP nur in wenigen speziellen Zellen der Pflanze eine Rolle spielt. Den Durchbruch zur Identifizierung einer vermutlichen AC in Pflanzen erzielten Moutinho et al. [190] deshalb u.a. durch den Einsatz von Fluoreszenz–Techniken und Einzelzell–Untersuchungen.

2.3.3 cGMP könnte in Pflanzen eine wichtigere Rolle spielen als cAMP

Lange Zeit war die Rolle zyklischer Nucleotide in Pflanzen umstritten, bis 1994 gleich drei bahnbrechende Ergebnisse publiziert wurden: Die Beteiligung von cGMP am NO–Signalweg in Nadeln von *Picea abies* [213], am Phytochrom A (PhyA) Signalweg in Tomaten (*Lycopersicon esculentum*) [27] und die Rolle von cAMP in den Schließzellen von *Vicia faba* [158].

Mittlerweile ist cGMP ein akzeptierter *second messenger* in Pflanzen. Es wird von Guanylyl–Cyclase aus GTP synthetisiert. Es spielt eine Rolle als Regulator von Ionenkanälen sowie in der pflanzlichen Pathogenabwehr, beim programmierten Zelltod und im Signalweg verschiedener Phytohormone wie Gibberellinsäure (GA) [30] und Auxin sowie bei den Phytochromen [196]. Für eine Übersicht vgl. [184]

[3] Der Nature–Artikel von Ichikawa et al. [122], auf den auch noch Taiz und Zeiger [265] in ihrer aktuellen Auflage verweisen, wurde von den Autoren ein Jahr später zurückgezogen [123]

CONCEPT CHECK 2.3

- ✓ Zwei zyklische Nukleotide spielen als *second messenger* in vielen Signaltransduktions–Prozessen eine Rolle: cAMP und cGMP.
- ✓ Die Rolle der zyklischen Nukleotide in Pflanzen war lange Zeit umstritten.
- ✓ Das "klassische" Bild cAMP–vermittelter Signaltransduktion bei Tieren beinhaltet heterotrimere G–Proteine, Aktivierung der PKA per cAMP und die Genregulation über CREBs.
- ✓ cGMP scheint in Pflanzen eine größere Rolle zu spielen als cAMP. Es ist an zahlreichen Signalwegen von Ionenkanälen über Pathogenabwehr bis zu pflanzlichen Hormonen beteiligt.

2.4 Die Rolle des Calciums

Calcium ist ein allgegenwärtiger *second messenger* in Pflanzen, der eine entscheidende Rolle während des Wachstums und der Entwicklung spielt. [306] Intrazelluläre Ca^{2+}–Konzentrationen werden von verschiedenen Signalen beeinflußt, u.a. durch Hormone, Licht, mechanische Störungen, abiotischen Streß und pathogene Elicitoren [223]. Die in den kurzlebigen Ca^{2+}–Signalen enthaltene Information wird durch verschiedene intrazelluläre Ca^{2+}–Sensoren entschlüsselt, die das Ca^{2+}–Signal in ein breites Spektrum biologischer Reaktionen übersetzen [168, 239].

In der Abwesenheit eines Stimulus liegt die cytosolische Ca^{2+}–Konzentration $[Ca^{2+}]_{Cyt}$ in Pflanzenzellen bei ca. 100 nM. Die Ca^{2+}–Konzentration in extra– und intrazellulären Speichern liegt im millimolaren Bereich. [298] Das entspricht in etwa einem Verhältnis der Konzentrationen zwischen freiem cytosolischem und in Kompartimenten gespeichertem Ca^{2+} von 10^4 (1 : 10 000).

2.4.1 Calcium ist an vielen Signaltransduktionswegen in der Pflanze beteiligt

Veränderungen in der Konzentration freien Calciums im Cytosol, $[Ca^{2+}]_{Cyt}$, sind offensichtlich bei einer sehr breiten Vielfalt abiotischer und biotischer Signale. Unter den abiotischen Reizen sind das Licht, tiefe und hohe Temperaturen, Berührung, hyperosmotischer und oxidativer Streß zu nennen. Zu den biotischen Reizen, die mit einer Erhöhung der cytosolischen Ca^{2+}–Konzentration einhergehen, zählen die Hormone Abscisinsäure (ABA) und Gibberellin, zu den Pilzen gehörende Elicitoren (*fungal elicitors*) und *nodulation* (NOD) *factors* (Nodulation = Knöllchenbildung). [239] Eine Übersicht über einige Reize gibt

Tab. 2.1: Einige physiologische Reize, die die cytosolische Calcium–Konzentration in Pflanzenzellen erhöhen, unterteilt in abiotische und biotische Faktoren. Aus Sanders et al. [238]

Reiz	Beispiel der Antwort	Referenz
abiotisch		
Rotlicht	Photomorphogenese	Shacklock et al. [248]
Salzstreß/Trockenheit	Prolin–Synthese	Knight et al. [136]
Hypoosmotischer Streß	Osmoadaptation	Taylor et al. [268]
Berührung	Verlangsamung des Wachstums	Knight et al. [137]
Kälte	*KIN1* Genexpression	Knight et al. [135]
Hitzeschock	Thermotoleranz	Gong et al. [90]
Oxidativer Streß	Induktion von Radikalfängern	Price et al. [217]
biotisch		
Abscisinsäure	Schließen der Stomata	McAinsh et al. [177]
Gibberellin	α–Amylase–Sekretion	Bush und Jones [35]
Fungal elicitors	Phytoalexin–Synthese	Knight et al. [137]
NOD Faktoren	Kräuseln der Wurzelhaare	Ehrhardt et al. [66]

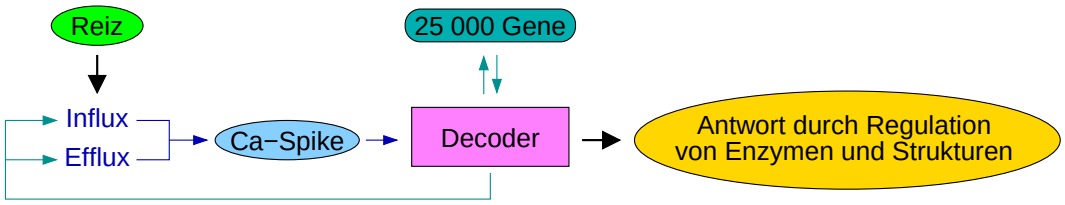


Abb.2.7: Allgemeine Übersicht über die Ca^{2+}–Signaltransduktion. Codierung von Calcium–Signalen erfolgt über die Regulation von Influx und Efflux von Ca^{2+}. Das führt zu einem definierten Ca^{2+}–Spike. Decodierung von Calcium–Signalen führt zu spezifischen Antworten auf zellulärer Ebene. Verschiedene Rückkoppelungs–Mechanismen des Calcium–Sensors ("Decoders") sind möglich, z.B. die Regulation von Calcium–Spikes über die Kontrolle von Calcium–permeablen Kanälen oder über die Kontrolle der Pump–Aktivität. Aus [239], verändert.

Tab. 2.1.

Calcium liegt im Cytoplasma in extrem niedriger Konzentration vor

Die Grundlage der Signaltransduktion über Calcium ist die extrem niedrige cytoplasmatische Ca^{2+}–Konzentration ($[Ca^{2+}]_{Cyt}$). Diese niedrige Konzentration wird durch aktiven Transport des Calciums über das Plasmalemma oder in intracelluläre Kompartimente (ER, Zellkern, Plastiden, Mitochondrien, Vakuole) hinein aufrechterhalten.

Der Grund für die niedrige cytoplasmatische Ca^{2+}–Konzentration ist das geringe Löslichkeitsprodukt von Calcium mit Orthophosphat (P_i). Da P_i für den gesamten Stoffwechsel essentiell ist, muß die $[Ca^{2+}]_{Cyt}$ entsprechend niedrig gehalten werden. [238]

✎ **Löslichkeitsprodukt** *solubility product*, Löslichkeitskonstante; Produkt der Konzentrationen (bzw. Aktivitäten) der Kationen und Anionen eines Elektrolyten in einer gesättigten wässrigen Lösung. [247]

Die niedrige $[Ca^{2+}]_{Cyt}$ prädestiniert das Calcium geradezu für seine Funktion als Signalstoff: Die Erhöhung der $[Ca^{2+}]_{Cyt}$ um den Faktor 10 oder 20 kann wesentlich schneller ablaufen als das bei in millimolaren Konzentrationen vorliegenden Ionen oder anderen gelösten Substanzen möglich wäre. [238]

2.4.2 Signaltransduktion durch Ca^{2+} läuft in zwei Schritten ab

Prinzipiell läßt sich die Signalübertragung über Calcium in zwei Prozesse unterteilen: (1) die Codierung (*encoding*) des Calcium–Signals, d.h. die Generierung eines Ca^{2+}–Spikes, und (2) die Decodierung (*decoding*) des Calcium–Signals durch Bindung des Calciums an Sensoren.

Calcium–Signale werden durch die Öffnung von Ionenkanälen erzeugt

Cytosolische Ca^{2+}–Signale können als Resultat zweier einander entgegengesetzter Vorgänge verstanden werden: dem Einstrom (*influx*) in und den Ausstrom (*efflux*) aus dem Cytosol [238], vgl. Abb. 2.7. Die primär von den Eigenschaften der Transportsysteme bestimmte Dynamik des Ca^{2+}–Signals wird in der Praxis durch Ca^{2+}–bindende Proteine erheblich verändert [238].

Da die cytosolische Calcium–Konzentration ($[Ca^{2+}]_{Cyt}$) im Vergleich zu den umgebenden Kompartimenten extrem niedrig ist, führt die Öffnung von Ca^{2+}–permeablen Kanälen zum Einstrom von Calcium entlang des Konzentrationsgefälles.

Die daran beteiligten Kanäle sollten besser als "Ca^{2+}–permeable Kanäle" denn als "Ca^{2+}–Kanäle" bezeichnet werden, da wahrscheinlich auch unspezifische Ionenkanäle an der Erzeugung von Calcium–Signalen beteiligt sind [239].

Aktive Calcium–Transporter erfüllen entscheidende Funktionen im Ca^{2+}–Haushalt

Die aktiven Ca^{2+}–Transportsysteme erfüllen im wesentlichen drei für den Ca^{2+}–Haushalt entscheidende Aufgaben [239]:

1. Sie stellen die Ruhelage der $[Ca^{2+}]_{Cyt}$ wieder ein.

   Gleichzeitig beendet das das vorausgegangene Ca^{2+}–Signal.

2. Sie beladen intrazelluläre Kompartimente mit Calcium.

   Diese Kompartimente (z.B. Vakuole, ER) werden als Quelle regulierter Ca^{2+}–Freisetzung genutzt.

3. Sie beliefern verschiedene Organellen mit Ca^{2+} für biochemische Reaktionen.

   Z.B. wird eine erhöhte Ca^{2+}–Konzentration im ER benötigt, um verschiedene Proteine des sekretorischen Weges exakt zu prozessieren [62].

BOX 2.4: *Methoden — Photoreaktive ("caged") Moleküle*

Wann ist Ca^{2+} in Signaltransduktion beteiligt?

- beobachtbarer Wechsel in einer zellulären Reaktion nach Erhöhung der Ca^{2+}–Konzentration oder Veränderung des Ca^{2+}–Fluxes
- Wenn die Reaktion mit gebundenem Ca^{2+} nachahmbar ist (nach Dekomplexierung)
- Versuche mit freisetzbaren Molekülen zur Aktivität von Signaltransduktions–Ketten
  - mit IP_3 in Guardzellen (Schließzellen)
  - mit Ca^{2+} (anfänglich an EDTA gebunden)

Madigan et al. [169], pp. 318–20, Buchanan et al. [30], p. 951

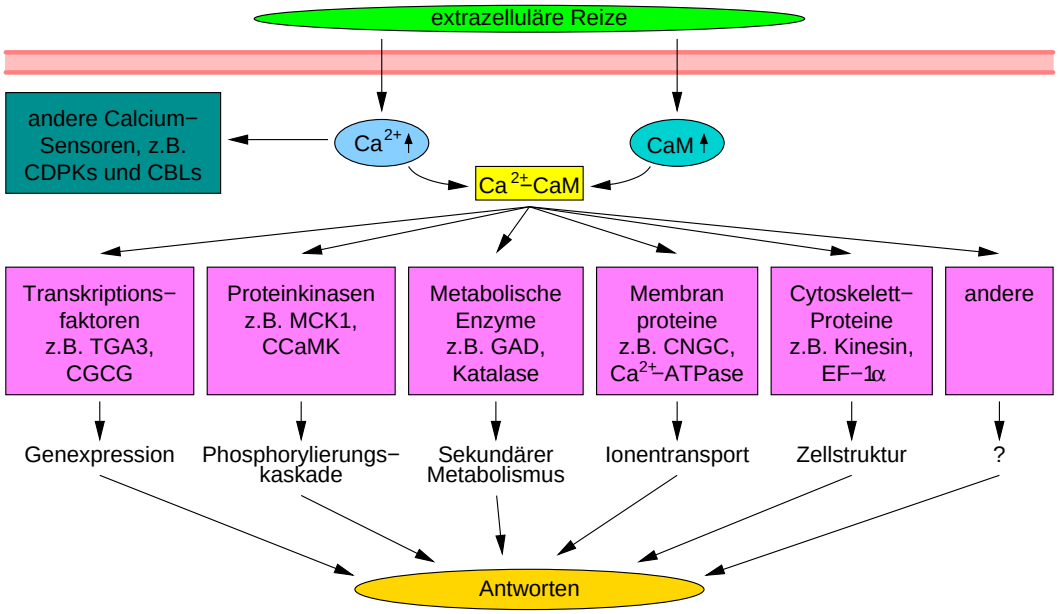


Abb. 2.8: Modell des Ca^{2+}/Calmodulin–vermittelten Signal–Netzwerkes in Pflanzen. Veränderungen des Ca^{2+}–Signals werden durch Entwicklungs– oder Umweltsignale oder durch Hormone verursacht. Diese "Calcium–Signaturen" werden durch Ca^{2+}–Sensoren wie Calmodulin (CaM), Calcium–abhängige Protein–Kinasen (CDPK) und Calcineurin B–ähnliche Proteine (CBL) decodiert. Außerdem wird die Expression einiger CaM–Gene ebenfalls durch diese Signale induziert. Der aktivierte Ca^{2+}/CaM–Komplex bindet an eine Vielzahl von Zielproteinen und verändert deren Aktivität. Zu diesen Zielproteinen gehören Transkriptionsfaktoren ebenso wie Proteinkinasen, metabolische Enzyme, Ionenkanäle und Transporter sowie Proteine des Cytoskeletts. Im Endeffekt führt das Ca^{2+}/CaM–vermittelte Signal–Netzwerk zu physiologischen Reaktionen wie Zellwachstum oder Differenzierung, Streß–Toleranz oder Wachstumshemmung und Zelltod. Aus Yang und Poovaiah [298], verändert.

Eine grundlegende, offene Frage ist, inwieweit diese aktiven Ca^{2+}–Transporter dazu beitragen, die dynamische Form des Ca^{2+}–Signals auszuprägen. Damit trügen sie auch zur Festlegung der im Signal codierten Information bei. Versuche in nicht–pflanzlichen Systemen konnten zeigen, daß den für den Ausstrom (*efflux*) zuständigen aktiven Ca^{2+}–Transportern eine Rolle bei der Ausprägung des Signals zukommt. Daher sollte diese Rolle auch *in planta* in Erwägung gezogen werden. [239]

Bindung von Calcium an spezifische Sensoren ist der erste Schritt der Ca^{2+}–Signalperzeption (Decodierung)

Der erste Schritt der Perzeption des intrazellulär erzeugten Ca^{2+}–Signals ist die Bindung des freien Calciums an spezifische Sensoren [239]. Diese Sensoren können funktional in zwei große Gruppen eingeteilt werden: (a) die *sensor relays* (etwa "sensorische Schalter") und (b) die *sensor responders* (etwa "sensorische Antwortelemente").

Die *sensor relays* verändern ihre Konformation, wenn sie Calcium binden, und geben diese Konformationsänderung an ein zweites Molekül über bimolekulare

Abb. 2.9: Strukturen von Calmodulin. Der Vergleich der Strukturen von (**A**) Apo–CaM (**B**) und Ca^{2+}–CaM macht die Konformationsänderung des Proteins durch Ca^{2+}–Bindung deutlich. Das (**C**) proteingebundene Ca^{2+}–CaM weist eine nochmals deutlich verschiedene Konformation auf. Das Ca^{2+}–CaM umschließt das gebundene Peptid (im Bild nicht gezeigt). Die *Protein Data Bank* (PDB) *accession numbers* für die drei Proteine sind 1CFC (Apo–CaM), 1CLL (Ca^{2+}–CaM) und 1CFF (proteingebundenes Ca^{2+}–CaM).

Interaktionen weiter. Ein prominenter Vertreter dieser Gruppe ist das Calmodulin (CaM). Die *sensor responders* arbeiten dagegen über intramolekulare Interaktionen: Calcium–Bindung führt auch hier zu einer Konformationsänderung, die dann aber die katalytische Aktivität des Sensors selbst verändert. Hierzu gehören die Ca^{2+}–abhängigen Protein–Kinasen (CDPK).

2.4.3 Ca^{2+}–bindende Proteine besitzen meist mindestens ein "EF–hand" Motiv

Die kurzlebigen Erhöhungen der Ca^{2+}–Konzentration im Cytoplasma werden durch verschiedene Ca^{2+}–Sensoren oder Ca^{2+}–bindende Proteine perzipiert. Die meisten dieser Proteine besitzen ein strukturell stark konserviertes Motiv,

EF–hand motif

das sogenannte "EF–hand" Motiv (EF — elongation factor), eine *helix–loop–helix* Struktur [298, 223].

Bis heute wurden auf der Basis der Zahl und Organisation ihrer EF–hands und der Ähnlichkeit ihrer Aminosäure–Sequenzen drei große Klassen von EF–hand Ca^{2+}–Sensoren in Pflanzen charakterisiert [298]: Calmodulin (CaM) [223, 309], Calcium–abhängige Protein–Kinasen (CDPK) [99, 41] und *calcineurin B–like* Proteine (CBL) [168].

CaM und CBL gehören zur funktionellen Gruppe der *signal relays*, die CDPK zu den *signal responders*. Eine vierte Gruppe sind die Ca^{2+}–bindenden Proteine ohne EF–hand Motive [223].

Calmodulin bindet Ca^{2+} und reguliert die Aktivität von Enzymen

Calmodulin (CaM) ist ein hochkonservierter, gut charakterisierter und allgegenwärtiger Ca^{2+}–Rezeptor in Eukaryoten [230, 254]. Es ist ein kleines saures Protein aus 148 Aminosäuren mit vier *EF–hand motifs*, das insgesamt vier Ca^{2+}–Ionen binden kann [223]. Aus der Kristallstruktur von CaM geht hervor, daß es an den Enden zwei jeweils aus einem Paar von EF–hands bestehende globuläre Domänen besitzt, die durch eine zentrale Helix verbunden sind [10], vgl. Abb. 2.9A und B.

Die Bindung von Ca^{2+} an CaM führt zu einer Konformationsänderung: Die hydrophoben Domänen des CaM werden an den globulären Enden präsentiert und können dann mit Zielproteinen interagieren [206], vgl. Abb. 2.9B und C.

In Pflanzen gibt es viele CaM–Gene, die entweder für identische Proteine codieren oder wenige konservative Änderungen enthalten [309, 254]. Diese kleinen Veränderungen in der Sequenz könnten dazu beitragen, daß jede CaM–Isoform differenziert mit spezifischen Zielproteinen interagiert [223]. Es gibt gute Hinweise darauf, daß die verschiedenen CaM–Gene als Antwort auf unterschiedliche Reize differentiell exprimiert werden [309, 254].

Ca^{2+}–abhängige Protein–Kinasen (CDPKs) sind gleichzeitig Ca^{2+}–Sensoren und Effektoren dieser sensorischen Aktivität

Die Einzigartigkeit der Calcium–abhängigen Proteinkinasen (CDPK) besteht in ihrer doppelten Funktion: Mit ihrer CaM–ähnlichen Domäne agieren sie als Ca^{2+}–Sensoren. Sie besitzen aber gleichzeitig eine katalytische Domäne, die durch die Ca^{2+}–Bindung an die CaM–ähnliche Domäne aktiviert wird [230, 99].

Diese Gruppe von Kinasen wurde zuerst in Pflanzen entdeckt [100]. Mittlerweile wurden strukturell ähnliche Kinasen in alveolaten Protisten gefunden, jedoch nicht bei anderen Organismen (insbesondere Tieren).

2.4.4 Die Spezifität des Calciums liegt in seiner räumlichen und zeitlichen Verteilung in der Zelle

Wie kann ein einfacher nicht–proteinogener Botenstoff in so viele Signaltransduktions–Wege involviert sein und dennoch spezifische Reize innerhalb eines weiten Bereiches von Signalwegen übermitteln? Es gibt eine Zahl sich gegenseitig nicht ausschließender Antworten auf diese Frage [239]:

1. Das Ca^{2+}–Signal könnte ein notwendiger, aber nicht hinreichender Auslöser für die Antwort sein.

   Effektive Signaltransduktion findet in diesem Fall nur statt, wenn sich parallel mit dem Calcium ein anderes Signal ebenfalls verändert.

2. Die räumliche Verteilung des Calcium–Signals spielt eine entscheidende Rolle.

   Das Signal kann kompartimentiert sein (z.B. im Zellkern anstatt im Cytosol) oder aber die Quelle des Ca^{2+}–Signals kann selektiv bestimmte *response elements* triggern.

3. Die dynamischen Eigenschaften des Ca^{2+}–Signals könnten die Effektivität beeinflussen, mit der die Antwort ausgelöst wird.

4. Die zugehörigen *response elements* müssen natürlich in der spezifischen Zelle vorhanden sein.

Ein Calcium–Signal wird also nicht nur durch die Ca^{2+}–Konzentration repräsentiert, sondern zusätzlich durch seine räumliche und zeitliche Information

[77, 115, 57, 157, 277]. Die Kombination der Veränderungen in allen Ca^{2+}–Parametern, die durch ein bestimmtes Signal hervorgerufen wird, wird als "Ca^{2+}–Signatur" (Ca^{2+} *signature*) [168] oder Ca^{2+}–Fingerabdruck (Ca^{2+} *fingerprint*) [278] bezeichnet.

Es zeichnet sich ab, daß in Pflanzen bestimmte CaM/CBL–Proteine Bindungsdomänen besitzen, die ihre Lokalisation in der Zelle einschränken. Das könnte ein Mechanismus sein, der lokale Signaltransduktionswegen in der Zelle ermöglicht und spezifische zelluläre Antworten hervorruft [168].

Die Tendenz der Mehrheit der Calcium–Ionen, mit cytosolischen Proteinen zu assoziieren, führt dazu, daß sich der effektive Diffusionskoeffizient von Calcium im Cytosol merklich verringert [272].

☞ Die geringe Diffusionsrate von $[Ca^{2+}]_i$ führt zur definierten räumlichen Verteilung von Ca^{2+} in der Zelle und ist die Grundlage für die Spezifität der Signaltransduktion über Ca^{2+}.[30]

CONCEPT CHECK 2.4

- ✓ Calcium ist ein allgegenwärtiger *second messenger* in Pflanzen, der an einer großen Zahl intrazellulärer Signalprozesse beteiligt ist.
- ✓ Die Grundlage der Signaltransduktion über Calcium ist die extrem niedrige cytoplasmatische Ca^{2+}–Konzentration.
- ✓ Die Signaltransduktion über Calcium kann in zwei Prozesse untergliedert werden: (1) Codierung (*encoding*) und (2) Decodierung (*decoding*) des Calcium–Signals.
- ✓ An der Entstehung eines Ca^{2+}–Spikes sind zwei Prozesse beteiligt: Einstrom und Ausstrom von Ca^{2+} in das und aus dem Cytoplasma.
- ✓ Die meisten Ca^{2+}–bindenden Proteine besitzen mindestens ein *EF–hand motif*, das der Ca^{2+}–Bindung dient. Es gibt drei Klassen solcher Proteine: Calmodulin (CaM), Calcineurin–B ähnliche Proteine (CBL) und Ca^{2+}–abhängige Proteinkinasen (CDPK).
- ✓ Die Spezifität des Ca^{2+}–Signals wird durch die räumliche und zeitliche Verteilung des Ca^{2+} in der Zelle codiert.

2.5 G–Proteine

In Pflanzen gibt es vermutlich drei Klassen GTP–bindender Proteine (auch: GTPasen, G–Proteine): Die kleinen (monomeren) G–Proteine (*small G proteins*), die heterotrimeren G–Proteine (*heterotrimeric G proteins*) und möglicherweise einige einzigartige Arten GTP–bindender Proteine, die zu keiner der beiden anderen Klassen gehören, sogenannte "unkonventionelle" G–Proteine (*unconventional G proteins*) [9].

Viele Einzelheiten des Signalweges über heterotrimere G–Proteine wurden durch Forschung an Säugetieren entdeckt [9]. Daher soll hier zunächst der dort entdeckte Mechanismus vorgestellt werden, um den Kontext und ein Bezugssystem für Vergleiche herzustellen.

2.5.1 G–Protein–gekoppelte Rezeptoren (GPCRs) weisen sieben Transmembran–Domänen auf

Die klassischerweise mit heterotrimeren G—Proteinen assoziierten Rezeptoren (*G protein–coupled receptors*, GPRCs) weisen als charakteristisches Strukturmerkmal sieben Transmembran–Domänen auf. Sie werden daher auch als heptahelicale oder 7–TMS Rezeptoren bezeichnet [9].

Ihre allgemeine Struktur ähnelt der des bakteriellen Enzyms Bacteriorhodopsin von *Halobacterium halobium* und dem Pigment des Sehapparates der Vertebraten, dem Rhodopsin [265] (vgl. Abb. 2.10).

Obwohl bisher keine den bei Säugern vorhandenen GPCRs sequenzverwandten Proteine bei Pflanzen gefunden wurden, heißt das nicht, daß solche Rezeptoren nicht auch *in planta* existieren. Zum einen gibt es drei Sequenzen bei *Arabidopsis*, die als mutmaßliche GPCRs in Frage kommen. Zum anderen weisen selbst entfernt verwandte Mitglieder der GPCR–Familie bei Säugern lediglich Sequenzähnlichkeiten von 20–25% auf. Deshalb besteht die Möglichkeit, daß Produkte von Genen, die jetzt noch nicht näher beschrieben sind, diese Funktionen *in planta* wahrnehmen [9].

☞ Die Schwierigkeiten bei der Identifizierung der Komponenten des pflanzlichen G–Protein–Signalweges zeigen deutlich die Grenzen der Genidentifikation durch Sequenzvergleich (*alignment*) und Identifikation homologer Sequenzen auf: Strukturell sehr ähnliche Proteine können ganz verschiedene Aminosäure– und damit ihre Gene völlig verschiedene Nukleotidsequenzen aufweisen.

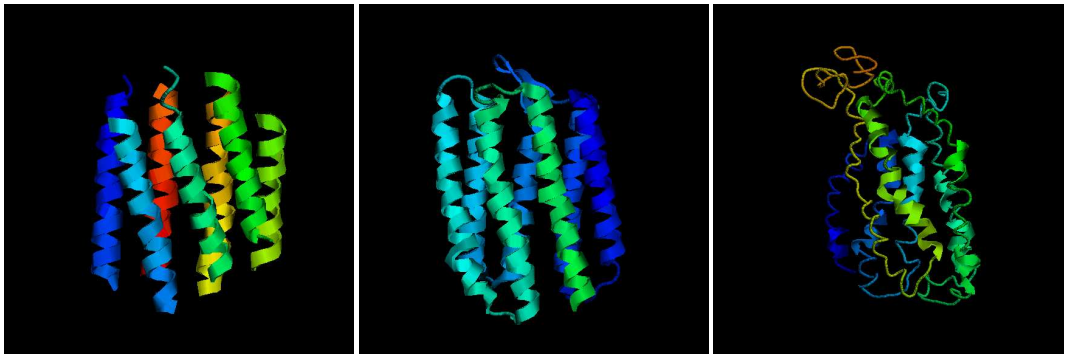


Abb. 2.10: Strukturen verschiedener heptahelicaler (7–TMS) Rezeptoren. (**A**) Der Photorezeptor Bacteriorhodopsin aus *Halobacterium halobium*. (**B**) Die A–Kette des Photorezeptor Sensory Rhodopsin II aus *Natronomonas pharaonis*. (**C**) Die A–Kette dunkeladaptierten Rinder–Rhodopsins. Bei allen drei Molekülen sind die charakteristischen sieben Transmembran–Domänen erkennbar. Die *Protein Data Bank* (PDB) *accession numbers* für die drei Proteine sind 1BRD (Bacteriorhodopsin), 1GU8 (Sensory Rhodopsin II, Chain A) und 1JFP (Bovine Rhodopsin, Chain A).

2.5.2 Heterotrimere G–Proteine fungieren als molekulare Schalter

Heterotrimere G–Proteine sind GTPasen. Sie bestehen aus drei Untereinheiten, α, β und γ. Sie sind klassischerweise mit in der Plasmamembran verankerten Rezeptoren (7TMS–Rezeptoren, GPRCs, s.o.) assoziiert.

Zunächst zum allgemeinen Zyklus heterotrimerer G–Proteine in Säugern [9] (vgl. Abb. 2.11): Wird der Rezeptor durch Bindung eines Liganden aktiviert, aktiviert dieser das G–Protein: Der Rezeptor veranlaßt den Austausch von GDP durch GTP an der α–Untereinheit des G–Proteins. Daraufhin dissoziiert das G–Protein vom Rezeptor und Gα von G$\beta\gamma$. Beide Teile des G–Proteins, $G\alpha$ und/oder G$\beta\gamma$ können nun mit Effektor–Proteinen in Wechselwirkung treten. Eine endogene GTPase–Aktivität von Gα spaltet P_i vom gebundenen GTP, inaktiviert damit Gα und sorgt für die Reassoziation des Trimers.

molekulare Schalter

☞ Heterotrimere G–Proteine existieren in zwei Zuständen (aktiv/inaktiv), zwischen denen sie hin– und herwechseln. Damit fungieren sie als **molekulare Schalter**.

2.5.3 Mittlerweile wurden alle Untereinheiten heterotrimerer G–Proteine in Pflanzen identifiziert

Inzwischen wurden alle drei Untereinheiten der heterotrimeren G–Proteine (α, β, γ) auch in Pflanzen identifiziert (für eine Übersicht vgl. Assmann [9]). Für Arabidopsis sind z.B. je eine α– und β–Untereinheit sowie zwei γ–Untereinheiten bekannt.

Interessant sind an dieser Tatsache allerdings zwei Dinge: (1) Das mittler-

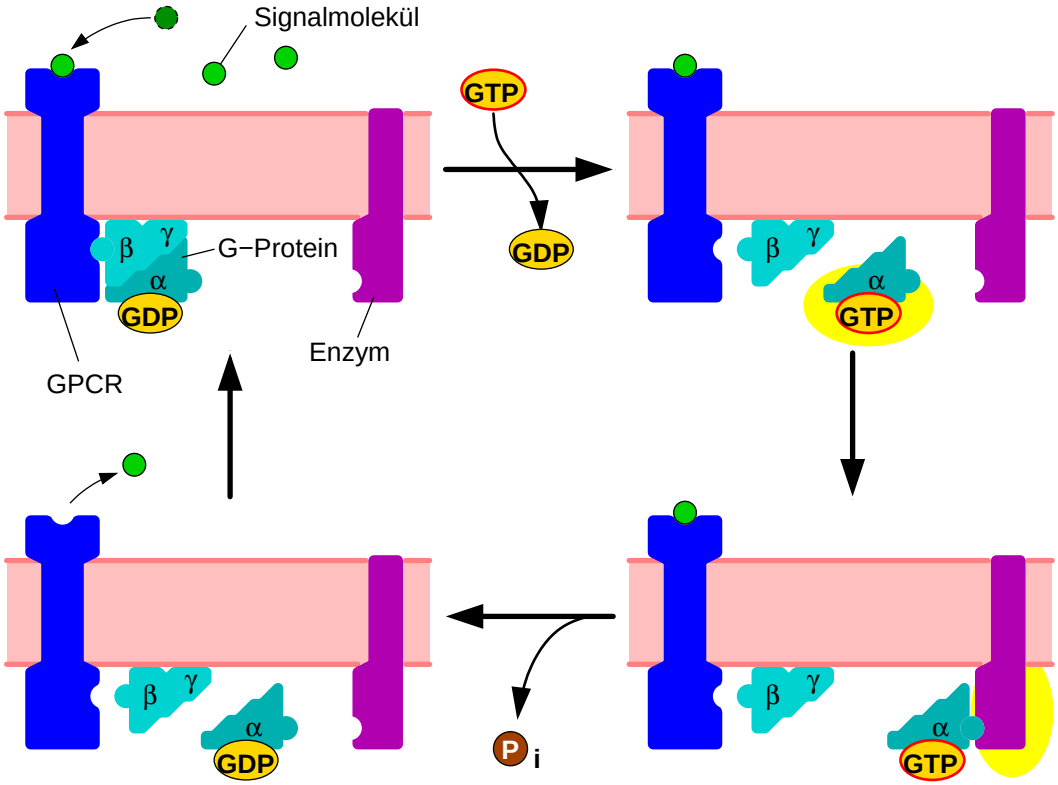


Abb. 2.11: Der Zyklus der heterotrimeren G–Proteine bei Säugetieren — Vorbild auch für Pflanzen? Aktivierung des Rezeptor durch Bindung eines Liganden aktiviert das G–Protein durch den induzierten Austausch von GDP durch GTP an der α–Untereinheit des G–Proteins. Daraufhin dissoziiert das G–Protein vom Rezeptor und Gα von G$\beta\gamma$. Gα und/oder G$\beta\gamma$ können nun mit Effektor–Proteinen in Wechselwirkung treten. Eine endogene GTPase–Aktivität von Gα spaltet P_i vom gebundenen GTP, inaktiviert damit Gα und sorgt für die Reassoziation des Trimers. Nach [30], verändert.

weile komplett sequenzierte Genom von *Arabidopsis* enthält nach Analysen nur jeweils einen potentiellen Kandidaten für eine α– und β–Untereinheit und zwei für eine γ–Untereinheit. (2) Null–Mutationen der Gene für die α– und β–Untereinheit sind nicht lethal. [9]

Die naheliegende Schlußfolgerung aus diesen Tatsachen ist, daß es in Pflanzen andere Proteine gibt, die den von Tieren bekannten G–Proteinen nicht sequenzhomolog sind, aber deren Funktionen übernehmen [9].

2.5.4 Heterotrimere G–Proteine scheinen in Pflanzen an einigen Signalwegen beteiligt zu sein

Zu den Signaltransduktionsprozessen, für die die Beteiligung von G–Proteinen in Betracht gezogen wurde, gehören der Auxin–Signalweg, die Regulation der Zellteilung, der Brassinoid–Signalweg und die Kontrolle der Blattgestaltung. Ebenso in der Antwort auf Gibberellinsäure (GA) in Monocotylen, der Regulation der α–Amylase–Expression und Sekretion im Aleuron und der Inhibition der GA–Wirkung im Aleuron durch Abscisinsäure (ABA). Weiterhin zu nennen

sind Antworten auf Lichtsignale (Blaulicht, Rotlicht) und die Pathogenabwehr. Für eine detailliertere Übersicht vgl. Assmann [9].

Auf einen interessanten Aspekt bezüglich der Rolle heterotrimerer G–Proteine in Pflanzen macht Assmann [9] aufmerksam: Viele der Studien wurden gemacht, bevor entsprechende pflanzliche Gene geklont wurden. Sie basieren daher großenteils auf pharmakologischen Methoden.

Mittlerweile ergaben z.B. Sequenzanalysen der pflanzlichen Gene für Gα, daß dieser Untereinheit bei Pflanzen die typische Bindungsstelle für ein pharmakologisch zu seiner Identifikation verwendetes Agens (Pertussis–Toxin, PTX) fehlt. Dieser Befund erlaubt unterschiedliche Interpretationen bis hin dazu, daß vielleicht in Realität in Pflanzen G–Proteine an wesentlich weniger Prozessen beteiligt sind als bisher angenommen.

Eventuell übernehmen in Pflanzen die monomeren G–Proteine einige Schlüssel–Funktionen (wie die des molekularen Schalters), die bei Tieren den heterotrimeren G–Proteinen zukommen (vgl. Yang [299]).

2.5.5 Monomere G–Proteine nehmen in Pflanzen eine Schlüsselstellung als molekulare Schalter ein

Monomere G–Proteine sind kleine GTPasen (*small GTPases*) von 21 bis 30 kD Größe. Sie gehören zur Gruppe der Guaninnucleotid bindenden Proteine und sind mit der α–Untereinheit heterotrimerer G–Proteine verwandt. Alle diese Proteine gehören einer Protein–Superfamilie an, der Ras Superfamilie. [299]

Alle Mitglieder dieser Protein–Superfamilie haben einige Strukturmerkmale gemeinsam, darunter vier Guaninnukleotid–Bindungsdomänen und eine Effektor–Bindungsdomäne [307, 266].

Analysen ergaben, daß das Genom von *Arabidopsis* 93 Kandidaten für kleine GTPasen enthält [299]. Verglichen mit der geringen Zahl mutmaßlicher heterotrimerer G–Proteine in Pflanzen (vgl. [9]) verwundert es nicht, daß sich monomere G–Proteine als **wichtige molekulare Schalter** der Signalwege *in planta* abzeichnen.

Von den fünf bekannten Familien der Superfamilie der kleinen GTPasen (Ras, Rho, Rab, Arf, Ran) werden drei (Rab, Arf, Ran) normalerweise wegen ihrer Funktion in grundlegenden zellulären Prozessen (Rab: Transport und Andocken spezifischer Vesikel; Arf: Abschnüren von Vesikeln des sekretorischen Systems; Ran: Transport von RNA und Proteinen durch die Kernporen) nicht zu den Signalproteinen gezählt, die extrazelluläre Signale übermitteln. Alle drei wurden wie erwartet in Pflanzen identifiziert. Sie scheinen dort an denselben fundamentalen Vorgängen beteiligt zu sein. [299]

Ras und Rho sind echte Signalproteine im Sinne der Signaltransduktion extrazellulärer Signale. Überraschenderweise wurden beide Proteinfamilien bisher nicht in Pflanzen gefunden. Stattdessen besitzen Pflanzen eine nur hier vor-

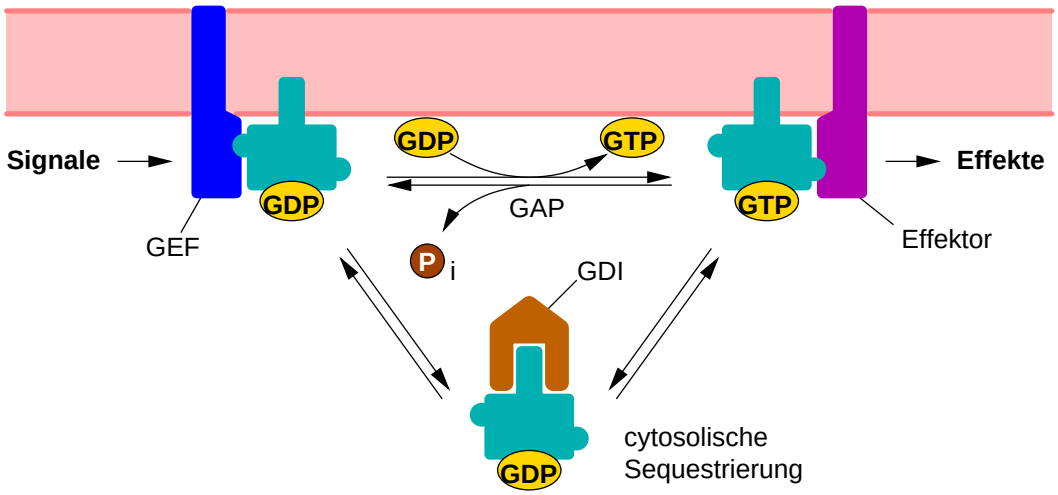


Abb. 2.12: Der Zyklus der monomeren G–Proteine. Ein Signal stimuliert den Guaninnukleotid–Austauschfaktor (*guanine nucleotide exchange factor*, GEF), der daraufhin das monomere G–Protein durch GDP/GTP–Austausch aktiviert. Das GTP–gebundene aktive G–Protein interagiert mit seiner Effektordomäne mit einem oder mehreren spezifischen nachgeschalteten Effektorproteinen. Das an der aktiven Form gebundene GTP wird durch Bindung eines GTPase–aktivierenden Proteins (*GTPase–activating protein*, GAP) zum GDP hydrolysiert und das G–Protein inaktiviert. Die Sequestrierung (Ablösung von der Membran) der GTPase durch den *guanine nucleotide dissociation inhibitor* (GDI) reguliert die GTPasen negativ, da nur membrangebundene monomere G–Proteine durch den GEF aktiviert werden können. Nach Yang [299], verändert.

kommende Protein–Familie: ROP (für *Rho–related GTPase from plants*). [299]

2.5.6 Der Zyklus kleiner GTPasen unterscheidet sich von dem heterotrimerer G–Proteine

Die Unterschiede in der Signalisierung zwischen heterotrimeren und monomeren G–Proteinen betreffen sowohl die Regulation der GTPasen durch vorgeschaltete Elemente als auch die Aktivierung nachgeschalteter Ziele.

Wird ein Guaninnukleotid–Austauschfaktor (*guanine nucleotide exchange factor*, GEF) durch ein vorgeschaltetes Signal stimuliert, aktiviert er das monomere G–Protein durch Austausch des GDP mit GTP. Das GTP–gebundene aktive G–Protein interagiert mit seiner Effektordomäne mit einem oder mehreren spezifischen nachgeschalteten Effektorproteinen.

Die aktive GTP–gebundene Form besitzt eine schwache GTPase–Aktivität für die GTP–Hydrolyse, die durch Bindung eines GTPase–aktivierenden Proteins (*GTPase–activating protein*, GAP) zur effektiven Desaktivierung des G–Proteins führt.

Zusätzlich durchlaufen die meisten monomeren G–Proteine noch einen Zyklus zwischen membrangebundenen und cytosolischen Formen. Nur membrangebundene monomere G–Proteine können durch den GEF aktiviert werden, weshalb die Ablösung von der Membran durch einen cytosolischen Faktor (*guanine*

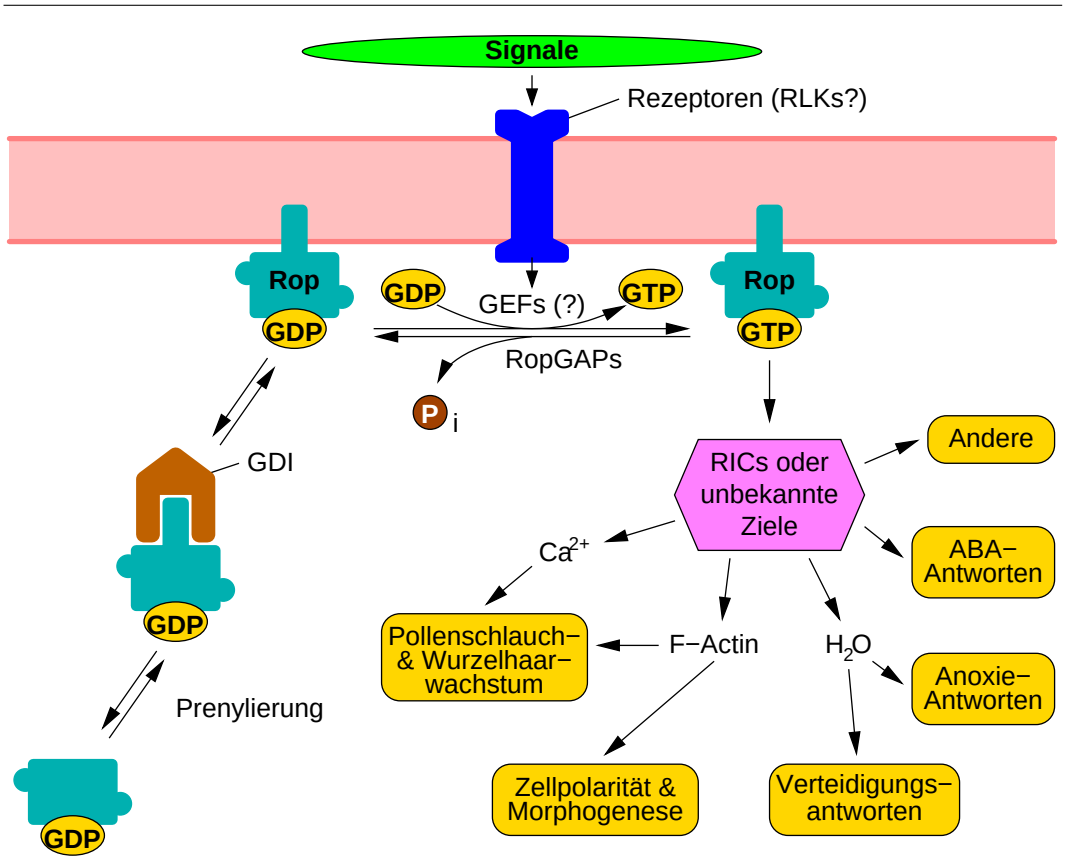


Abb. 2.13: Funktionale Diversität des monomeren G–Proteins Rop als Signalmolekül in Pflanzen. Der Signalweg über Rop kontrolliert viele Prozesse und schließt viele mit Rop interagierende Proteine mit ein. Verschiedene Rops interagieren eventuell verschiedenen mit verschiedenenen Rop–Regulatoren und Zielproteinen: Dadurch entstehen funktional verschiedene Rop–Signalwege. Die Regulation von Rop erfolgt nicht nur durch Aktivierung (unbekannter Mechanismus) und Deaktivierung durch RopGAPs und Rop GDIs, sondern auch durch Kompartimentierung in spezifischen Membranen oder Membrandomänen. Abkürzungen: GEF — *guanine nucleotide exchange factor*; GAP — *GTPase–activating protein*; GDI — *guanine nucleotide dissociation inhibitor*; RIC — *ROP–interacting CRIB–containing protein*; RLK — *receptor–like kinase*; ABA — *abscisic acid*. Nach Yang [299], verändert.

nucleotide dissociation inhibitor, GDI) diese GTPasen negativ reguliert. [299]

2.5.7 ROP ist die einzige Familie an der Signaltransduktion beteiligter monomerer G–Proteine *in planta*

Die in Hefe und in Tieren nachgewiesenen Proteinfamilien Ras und Rho sind echte Signalproteine im Sinne der Signaltransduktion extrazellulärer Signale. Überraschenderweise wurden beide Proteinfamilien bisher nicht in Pflanzen gefunden [6]. Stattdessen besitzen Pflanzen eine nur hier vorkommende Protein–Familie: ROP (für *Rho–related GTPase from plants*). [299]

Mittlerweile zeichnet sich ab, daß die ROP GTPasen eine wichtige Rolle als molekulare Schalter in der Signaltransduktion *in planta* spielen und an vielen verschiedenen Signalwegen beteiligt sind ([299], vgl. Abb. 2.13). Jeder ROP–

abhängige Signaltransduktionsweg wird wahrscheinlich durch einen eindeutigen ROP–Signalkomplex kontrolliert [299].

CONCEPT CHECK 2.5

- ✓ In Pflanzen gibt es vermutlich drei Klassen von G–Proteinen: monomere und heterotrimere sowie eine Klasse nur in Pflanzen vorkommender "unkonventioneller" G–Proteine.
- ✓ Sowohl monomere als auch heterotrimere G–Proteine fungieren als molekulare Schalter.
- ✓ Mittlerweile wurden alle drei Untereinheiten der heterotrimeren G–Proteine auch in Pflanzen identifiziert.
- ✓ Pflanzen besitzen ROP anstelle von Ras und Rho als an der Signaltransduktion beteiligte monomere G–Proteine.

2.6 Phospholipide

Phospholipide sind nicht nur Bestandteile der zellulären Membranen. Manche von ihnen können auch als Signalsubstanzen an der Grenze zwischen Zelle und Umwelt fungieren. Zunächst wurde diese Funktion für das Phospholipid Phosphatidylinositol–4,5–bisphosphat [PtdIns(4,5)P_2] nachgewiesen. Es wird von einer Phosphoinositid–spezifischen Phospholipase C (PI–PLC) zu Inositol–1,4,5–trisphosphat [Ins(1,4,5)P_3] und Diacylglycerol (DAG) hydrolysiert. Beide Hydrolyseprodukte agieren als *second messenger*. [193]

✎ **Acylglycerole** *acylglycerols*, Glyzeride; Ester aus Glyzerin (Glycerol) und Fettsäuren. Nach der Zahl der veresterten alkoholischen Gruppen des Glyzerins werden Mono–, Di– und Triglyceride unterschieden.

Ins(1,4,5)P_3 ist wasserlöslich und wird in das Cytoplasma abgegeben, wo es Ca^{2+}–Kanäle und darüber indirekt Ca^{2+}– und Calmodulin–abhängige Enzyme reguliert. DAG bleibt in der Membran und aktiviert dort (in tierischen System) die Proteinkinase C (PKC), die ihrerseits durch Phosphorylierung zahlreiche Proteine (Enzyme, Rezeptoren, Transporter und Cytoskelett–Elemente) in ihrer Aktivität beeinflußt. [23, 198, 193]

2.6.1 Die verschiedenen Klassen von Phospholipasen unterscheiden sich durch ihre Schnittstellen

Es gibt vier Klassen von Phospholipasen, PLA_1, PLA_2, PLC und PLD, die sich durch ihre unterschiedlichen Spaltungsstellen am Glycerophospholipid–Molekül unterscheiden (vgl. Abb. 2.14). Zumindest für PLA_2, PLC und PLD wurden mittlerweile Funktionen in Pflanzen nachgewiesen oder durch Experimente nahegelegt.

PLC

Für die meisten Komponenten des **PLC**–Signalweges wurden strukturell oder funktional äquivalente Elemente in Pflanzen identifiziert. Die Nachweise dafür, daß diese an der Signaltransduktion *in planta* beteilgt sind, nimmt zu. Allerdings ist nicht klar, ob sie in Pflanzen ähnliche Signalantworten auslösen wie in Tieren. [193]

PLD

Obwohl **PLD** schon lange als spezifisch pflanzliches Enzym bekannt ist, wurde erst spät entdeckt, daß es Ausgangspunkt einer Signaltransduktions–Kette ist [192]. Eine Beteiligung von PLD in Pflanzen konnte für viele physiologische Prozesse gezeigt werden, darunter Seneszenz, Alterung, Fruchtreifung, Streß, Verletzungen und Pathogenabwehr [193].

PLD existiert in verschiedenen Isoformen in Pflanzen, die differentiell exprimiert werden und an verschiedenen Orten in der Zelle lokalisiert sind. Das läßt auf ebenfalls verschiedene Funktionen dieses Enzyms in der Zelle schließen [193]. *In vivo* scheinen Verwundungen oder Pathogenbefall PLD zu aktivieren [237, 236, 304].

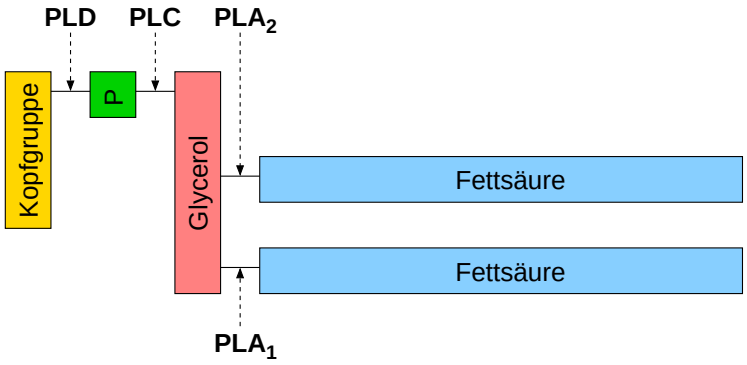


Abb. 2.14: Spezifische Schnittstellen der verschiedenen Gruppen von Phospholipasen am Glycerophospholipid–Molekül. Die hydrophobe Komponente des Moleküls ist Diacylglycerol (DAG), das aus einem Glycerolrückgrad besteht, an das zwei langkettige Fettsäuren durch Esterbindungen gebunden sind. Dieser Teil des Moleküls ist durch eine Phosphodiester–Bindung an verschiedene polare Kopfgruppen gebunden, die die verschiedenen Klassen von Phospholipiden definieren. Eingezeichnet sind die spezifischen Spaltungsstellen für die Phospholipasen A_1, A_2, C und D. Nach Munnik et al. [193], verändert.

Bei der Hydrolyse von Glyerophospholipiden durch **PLA_2** entstehen Lysophospholipide und freie Fettsäuren. Im Vergleich mit tierischen Systemen ist wenig über die Rolle von PLA_2 in Pflanzen bekannt. Sie scheint aber eine Rolle in der durch Auxin und Pathogene aktivierten Signaltransduktions–Kaskade zu spielen. [193] *PLA_2*

✎ **Lysophospholipide** *lysophospholipids* Phospholipide, von denen ein Acylrest abgespalten wurde

2.6.2 Die Ziele des PL–Signalwegs *in planta* scheinen sich von tierischen Systemen zu unterscheiden

Das klassische Beispiel für die Aktivierung von Kinasen durch Lipide ist die Proteinkinase C (PKC) im tierischen System, die durch Ca^{2+} und DAG aktiviert wird und demzufolge dem Signalweg über PLC nachgeschaltet ist. Die Suche nach einem der PKC analogen Enzym in Pflanzen ist so alt wie die Entdeckung der PKC in Tieren. Nach Jahren des Zweifels und der kontroversen Diskussion konnte mittlerweile ein PKC–analoges Enzym in Pflanzen identifiziert und biochemisch charakterisiert werden [37].

Eine Gruppe von Substanzen, die für die pharmakologische Untersuchung der PKC und mit ihr verbundener Signalwege von großer Bedeutung sind, sind die Phorbolester. Sie binden an die PKC und aktivieren das Enzym dadurch dauerhaft.

✎ **Phorbolester** *phorbol esters* pflanzliche Produkte, die an die PKC binden und diese dauerhaft aktivieren. Tumorpromotoren in tierischen Zellen. Ein prominenter Vertreter ist das Phorbol–12–myristat–13–acetat (PMA),

das bei pharmakologischen Untersuchungen der PKC–Aktivität eingesetzt wird.

Es wurden aber auch eine Reihe anderer Lipid–aktivierter Kinasen in Pflanzen gefunden []. Das legt den Schluß nahe, daß verschiedene Proteinkinasen als nachgeschaltete Elemente der Phospholipid–Signalwege agieren [193]. Auch hier zeichnet sich wieder ab, daß in Pflanzen nicht zwangsläufig den in Tieren gefundenen Enzymen sequenzverwandte Elemente dieselbe Funktion übernehmen, sondern daß Pflanzen in der Signaltransduktion durchaus eigene Wege beschreiten [6, 178].

☞ Die vergleichende Genomanalyse stützt die Annahme, daß Pflanzen ihre eigenen Signaltransduktions–Wege besitzen [6].

Um mit Munnik et al. [193] zu sprechen: "*It is time to stop lamenting the lack of a PKC in plants and establish which enzymes are being activated by lipid signals.*"

CONCEPT CHECK 2.6

- ✓ Phospholipide sind nicht nur Membranbestandteile: Einige von ihnen [z.B. Ins(1,4,5)P_3 und DAG] spielen als Signalsubstanzen eine wichtige Rolle.
- ✓ Es gibt vier Klassen von Phospholipasen, die sich durch ihre unterschiedlichen Spaltungsstellen am Glycerophospholipid–Molekül unterscheiden: PLA_1, PLA_2, PLC und PLD.
- ✓ PLD ist ein nur in Pflanzen vorkommendes Enzym. Seine Bedeutung als Ausgangspunkt eines Signaltransduktions–Weges wurde erst kürzlich erkannt.

2.7 MAP–Kinasen

Die MAPK–Kaskaden (MAPK = *mitogen activated protein kinase*) sind universelle Signaltransduktions–Module in Eukaryoten. Sie verbinden extrazelluläre Stimuli mit einer großen Zahl zellulärer Antworten. Die Signaltransduktion erfolgt durch die **Phosphorylierung** der nachgeschalteten Elemente der Kaskade an zwei Serin/Threonin–Resten in einem konservierten Motiv (SxxxS/T bei Tieren, S/TxxxxxS/T bei Pflanzen) [295].

Phosphorylierung

☞ Protein–Phosphorylierung ist einer der wichtigsten Mechanismen zur Regulation der Eigenschaften von Struktur– und katalytischen Proteinen [193].

Eine wichtige Eigenschaft von Proteinkinasen ist ihre **Signalverstärkung**. Einmal aktiviert, können sie sehr viele Zielproteine phosphorylieren. Die einzige bekannte Ausnahme stellen die His–Kinasen des Zweikomponenten–Signalsystems dar (vgl. Abschnitt 2.2.3, S. 49).

Signalverstärkung

☞ Ein einziges Proteinkinase–Molekül kann viele hundert Enzyme phosphorylieren. Dadurch wird ein anfänglich schwaches Signal hochgradig verstärkt. [30]

2.7.1 Die MAPK–Kaskade wurde bei Tieren entdeckt und gut untersucht

Ein Standard–Schema der MAPK–Kaskade bei Tieren ist in Abb. 2.15 wiedergegeben: Das monomere G–Protein Ras wird von einen Rezeptor (über heterotrimere G–Proteine) aktiviert und phosphoryliert die MAPK Kinase Kinase (MAPKKK). Die MAPKKK phosphoryliert ihrerseits die MAPK Kinase (MAPKK), diese die MAP–Kinase (MAPK). Die MAPK phosphoryliert schlußendlich einen Transkriptionsfaktor (TF), der in den Zellkern einwandert, dort an den Promoter eines spezifischen Gens bindet und das Gen auf diese Weise aktiviert.

Das **konservierte Element** dieses Signaltransduktions–Weges ist die **MAPK–Kaskade**, die als Signaltransduktions–Modul an vielen Signalwegen der Zelle beteiligt ist. Die restliche Signalkette kann je nach Signal variieren. So kann z.B. die MAPK selbst in den Zellkern wandern und dort im Kernplasma Transkriptionsfaktoren aktivieren.

2.7.2 In Pflanzen ist die MAPK–Kaskade mit ungewöhnlichen Rezeptortypen kombiniert

Elemente der MAPK–Kaskade sind in Pflanzen weit verbreitet: 23 [270] bzw. 24 [295] MAPK–Gene wurden in Arabidopsis gefunden, mehr als in jedem anderen bis dahin sequenzierten eukaryotischen Organismus [6]. Dazu kommen

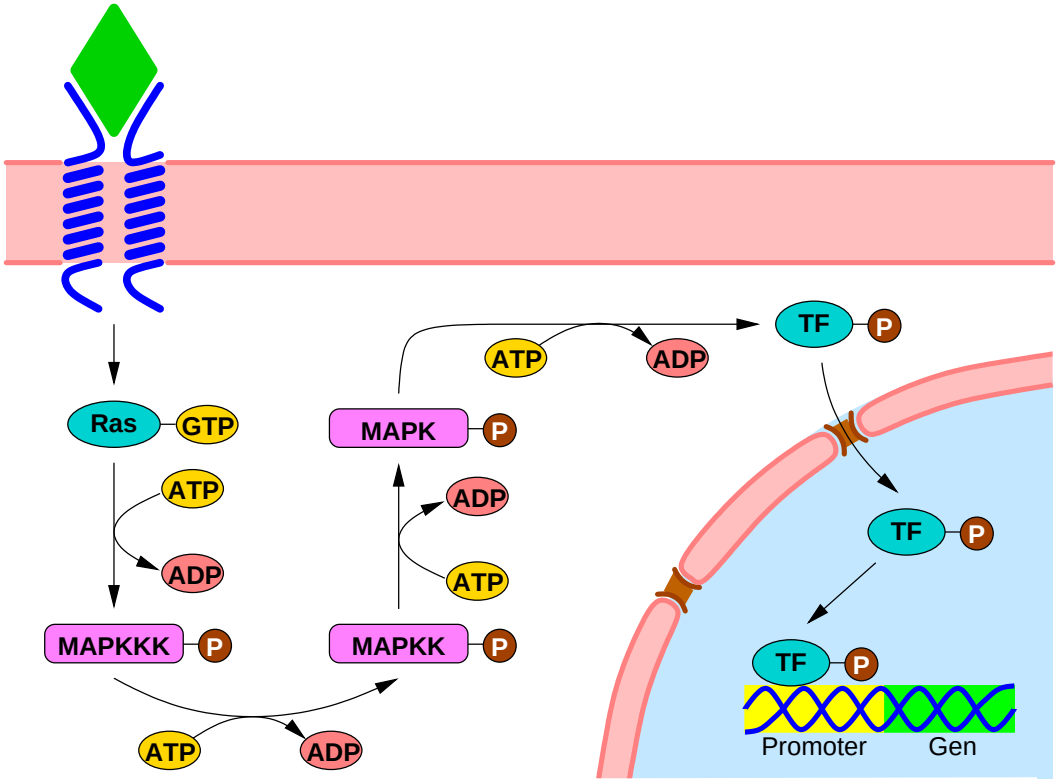


Abb. 2.15: Die MAPK–Kaskade als zentrales Signaltransduktions–Modul bei Tieren: ein brauchbares Modell für Pflanzen? Ein Rezeptor aktiviert (über heterotrimere G–Proteine) das monomere G–Protein Ras, das daraufhin die MAPK Kinase Kinase (MAPKKK) phosphoryliert. Die MAPKKK phosphoryliert ihrerseits die MAPK Kinase (MAPKK), diese die MAP–Kinase (MAPK). Die MAPK phosphoryliert schließlich einen Transkriptionsfaktor (TF), der in den Zellkern einwandert, und dort durch Bindung an den Promoter eines spezifischen Gens dessen Expression reguliert. Nach [30], verändert

10 Gene von MAPKKs und 45 Gene mutmaßlicher MAPKKKs [295]. Diese Zahlen geben Anlaß dazu, den MAPK–Kaskaden in Pflanzen große Bedeutung zuzumessen.

☞ MAPK–Kaskaden spielen eine der wichtigsten Rollen in der pflanzlichen Signaltransduktion von der Zellteilung bis zum Zelltod [270].

Pflanzliche MAPKs werden durch Hormone, abiotischen Streß, Pathogene und von Pathogenen stammende Elicitoren ebenso aktiviert wie in bestimmten Stadien des Zellzyklus [270, 112]. Sie gehören alle einer einzigen Familie eukaryotischer MAPKs an, der sogenannten *extracellular signal–regulated kinase* (ERK) Familie. Mitglieder dieser Familie sind in Tieren hauptsächlich am Zellzyklus beteiligt, bei Pflanzen scheinen sie dagegen einen wesentlich größeren Bereich von Reizen weiterzuleiten. [270]

Interessanterweise scheint es in Pflanzen kein Ras–Analogon zu geben. Das legen die Ergebnisse der Sequenzierung von *Arabidopsis* nahe: Es wurde kein Gen mit einer zu Ras aus Säugetieren homologen Sequenz gefunden [6].

Dafür mehren sich Hinweise auf eine Verbindung der Zweikomponenten–Signal-

systeme mit den MAPK–Kaskaden: Der Ethylen–Rezeptor ist eine Zweikomponenten–His–Kinase, dessen nachgeschaltete Elemente schließlich physisch mit CTR1 (*constitutive triple response 1*) interagieren. Dieses Enzym ist eine mit Raf/MAPKKK verwandte Kinase. [6]

☞ Pflanzen scheinen einzigartige Signalwege zu besitzen, die die (aus dem tierischen System bekannte) MAP–Kinase–Kaskade mit "neuen" Rezeptortypen kombiniert. [6]

2.7.3 Die MAPK–Kaskade: Beispiel für die Netzwerk–Struktur pflanzlicher Signaltransduktions–Wege

Bis jetzt wurde noch keine pflanzliche MAPK–Kaskade in dem Umfang charakterisiert, daß eine funktionale Beziehung zwischen drei aufeinanderfolgenden Kinasen gezeigt werden konnte [19, 98]. Zudem wurden bislang die meisten in Pflanzen identifizierten MAPK–Proteine mit einer bestimmten biologischen Antwort nur aufgrund ihrer Aktivierung während dieser Antwort in Verbindung gebracht [19]. Dieses Bild beginnt sich zu wandeln.

> Die intrazellulären Signalwege werden zunehmend als ein Netz gesehen. Dessen Knoten sind Proteine, die jeweils fähig sind, Eingänge von vielen Partnern und Signalwegen zu empfangen. Über– oder Unterstimulation eines bestimmten Knotens oder Verlust eines einzelnen Knotens kann anormale Aktivität in benachbarten Regionen des Netzes auslösen. Diese abnormen Aktivitäten können einen defekten Knoten funktional ersetzen (genetische Redundanz). Genauso können sie aber auch zu einem ungewöhnlichen Phänotyp führen, der die Wissenschaftler, die nach der normalen Funktion des Knotens oder Proteins suchen, in die Irre führt. [19]

In seinem durchaus kritischen Kommentar zeigt Bent [19] auf, daß die Betrachtung einzelner isolierter Signaltransduktions–Wege gerade bei MAPK–Kaskaden zuweilen mehr Verwirrung stiftet als daß sie klare Ergebnisse liefert. Unter anderem scheint die Konkurrenz verschiedener Signale um MAPK–Kaskaden im Zusammenhang mit Signaltransduktion über Jasmonsäure/Salicylsäure eine entscheidende Rolle für die Ausprägung der pflanzlichen Antworten zu spielen [225, 215, 242].

☞ Es hat den Anschein, als ob antagonistische MAPK–Kaskaden in derselben Zelle existieren und die endgültige physiologische Antwort mehr vom Gleichgewicht zwischen den qualitativen und quantitativen Aktivitäten der multiplen MAPK–Kaskaden abhängt als von einer einfachen ein/aus–Entscheidung. [270]

CONCEPT CHECK 2.7

- ✓ MAPK–Kaskaden sind universelle Signaltransduktions–Module in Eukaryoten. Sie verbinden extrazelluläre Stimuli mit einer großen Zahl zellulärer Antworten.
- ✓ Protein–Phosphorylierung ist einer der wichtigsten Mechanismen zur Regulation der Eigenschaften von Struktur– und katalytischen Proteinen.
- ✓ In *Arabidopsis* wurden mehr MAPK–Gene gefunden als in jedem anderen bisher sequenzierten Organismus. Das legt eine große Bedeutung dieses Signalweges für Pflanzen nahe.
- ✓ Pflanzen scheinen einzigartige Signalwege zu besitzen, die die (aus dem tierischen System bekannte) MAP–Kinase–Kaskade mit "neuen" Rezeptortypen kombiniert.
- ✓ Wechselwirkungen verschiedener MAPK–Kaskaden und *cross talk* mit anderen Signaltransduktions–Wegen scheinen eine große Rolle für die Signalisierung über MAPK–Kaskaden zu spielen.

Zusammenfassung und Wiederholung

Übersicht, allgemeine Prinzipien

- Die Signalaufnahme und –weiterleitung (Transduktion) läßt sich in drei Teilaspekte untergliedern: Signalperzeption (Wahrnehmung), Signaltransduktion (Weiterleitung) und Signalantwort.
- Die auf die Pflanze einwirkenden Stimuli variieren (mit Ausnahme der Schwerkraft) ständig auf verschiedenen Zeitskalen.
- Proteinkinasen kommt große Bedeutung in der intrazellulären Signalgebung zu.
- Die Bestandteile der Signalkette sind vorwiegend negativ reguliert.

Rezeptoren der Signalaufnahme

- Die meisten Rezeptoren sind membrangebunden. Die membrangebundenen Rezeptoren lassen sich in drei Klassen einteilen: G protein–linked receptors, enzyme–linked receptors und ion channel–linked receptors.
- Die Zweikomponenten–Signaltransduktion ist typisch für Prokaryoten und wurde erst kürzlich in Eukaryoten (Hefe und Pflanzen) entdeckt. In Pflanzen kommt fast ausschließlich die kompliziertere Form der *multi-step*–Systeme vor.
- Pflanzliche *receptor–like* Kinasen (RLK) stellen das Pendant der tierischen Rezeptor–Tyrosin Kinasen (RTK) dar. Die RLKs sind Serin/Threonin–Kinasen, RTKs im Gegensatz dazu Tyrosin–Kinasen.

Zyklische Nukleotide

- Zwei zyklische Nukleotide spielen als *second messenger* in vielen Signaltransduktions–Prozessen eine Rolle: cAMP und cGMP.
- Die Rolle der zyklischen Nukleotide in Pflanzen war lange Zeit umstritten.
- Das "klassische" Bild cAMP–vermittelter Signaltransduktion bei Tieren beinhaltet heterotrimere G–Proteine, Aktivierung der PKA per cAMP und die Genregulation über CREBs.
- cGMP scheint in Pflanzen eine größere Rolle zu spielen als cAMP. Es ist an zahlreichen Signalwegen von Ionenkanälen über Pathogenabwehr bis zu pflanzlichen Hormonen beteiligt.

Die Rolle des Calciums

- Calcium ist ein allgegenwärtiger *second messenger* in Pflanzen, der an einer großen Zahl intrazellulärer Signalprozesse beteiligt ist.
- Die Grundlage der Signaltransduktion über Calcium ist die extrem niedrige cytoplasmatische Ca^{2+}–Konzentration.
- Die Signaltransduktion über Calcium kann in zwei Prozesse untergliedert werden: (1) Codierung (*encoding*) und (2) Decodierung (*decoding*) des Calcium–Signals.
- An der Entstehung eines Ca^{2+}–Spikes sind zwei Prozesse beteiligt: Einstrom und Ausstrom von Ca^{2+} in das und aus dem Cytoplasma.
- Die meisten Ca^{2+}–bindenden Proteine besitzen mindestens ein *EF–hand*

motif, das der Ca^{2+}–Bindung dient. Es gibt drei Klassen solcher Proteine: Calmodulin (CaM), Calcineurin–B ähnliche Proteine (CBL) und Ca^{2+}–abhängige Proteinkinasen (CDPK).

- Die Spezifität des Ca^{2+}–Signals wird durch die räumliche und zeitliche Verteilung des Ca^{2+} in der Zelle codiert.

G–Proteine

- In Pflanzen gibt es vermutlich drei Klassen von G–Proteinen: monomere und heterotrimere sowie eine Klasse nur in Pflanzen vorkommender "unkonventioneller" G–Proteine.
- Sowohl monomere als auch heterotrimere G–Proteine fungieren als molekulare Schalter.
- Mittlerweile wurden alle drei Untereinheiten der heterotrimeren G–Proteine auch in Pflanzen identifiziert.
- Pflanzen besitzen ROP anstelle von Ras und Rho als an der Signaltransduktion beteiligte monomere G–Proteine.

Phospholipide

- Phospholipide sind nicht nur Membranbestandteile: Einige von ihnen [z.B. Ins(1,4,5)P_3 und DAG] spielen als Signalsubstanzen eine wichtige Rolle.
- Es gibt vier Klassen von Phospholipasen, die sich durch ihre unterschiedlichen Spaltungsstellen am Glycerophospholipid–Molekül unterscheiden: PLA_1, PLA_2, PLC und PLD.
- PLD ist ein nur in Pflanzen vorkommendes Enzym. Seine Bedeutung als Ausgangspunkt eines Signaltransduktions–Weges wurde erst kürzlich erkannt.

MAP–Kinasen

- MAPK–Kaskaden sind universelle Signaltransduktions–Module in Eukaryoten. Sie verbinden extrazelluläre Stimuli mit einer großen Zahl zellulärer Antworten.
- Protein–Phosphorylierung ist einer der wichtigsten Mechanismen zur Regulation der Eigenschaften von Struktur– und katalytischen Proteinen.
- In *Arabidopsis* wurden mehr MAPK–Gene gefunden als in jedem anderen bisher sequenzierten Organismus. Das legt eine große Bedeutung dieses Signalweges für Pflanzen nahe.
- Pflanzen scheinen einzigartige Signalwege zu besitzen, die die (aus dem tierischen System bekannte) MAP–Kinase–Kaskade mit "neuen" Rezeptortypen kombiniert.
- Wechselwirkungen verschiedener MAPK–Kaskaden und *cross talk* mit anderen Signaltransduktions–Wegen scheinen eine große Rolle für die Signalisierung über MAPK–Kaskaden zu spielen.

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel2.html

Fragen

Übersicht, allgemeine Prinzipien

1. Nennen Sie die drei Teilaspekte der Signaltransduktion und erläutern Sie sie an einem selbstgewählten Beispiel.
2. Was sind *second messenger*? Nennen Sie mindestens sechs Beispiele.
3. Was ist typischerweise das Ende einer Signaltransduktions–Kette? Welche alternativen Möglichkeiten gibt es sonst noch?
4. Zählen Sie einige endogene und exogene Signale auf, die auf eine Pflanze einwirken. Auf welchen Zeitskalen schwanken diese Stimuli?

Rezeptoren der Signalaufnahme

1.

Zyklische Nukleotide

1. Beschreiben Sie das allgemeine Modell der Signaltransduktion über cAMP, wie es für den tierischen Organismus entwickelt wurde.
2. Welche Kriterien müssen erfüllt sein, um sicher sein zu können, daß cAMP auch in Pflanzen eine Rolle als *second messenger spielt*?
3. Nennen Sie mögliche Gründe, warum die Rolle von cAMP in Pflanzen so lange umstritten war und immer noch diskutiert wird.

Die Rolle des Calciums

1.

G–Proteine

1.

Phospholipide

1.

MAP–Kinasen

1.

weiterführende Literatur

Arabidopsis Genome Initiative (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana. Nature **408**(6814):796–815

Rezeptoren allgemein

Becraft PW (2001) Plant steroids recognized at the cell surface. Trends in Genetics **17**(2):60–62

Giraudat J (1995) Abscisic acid signaling. Curr Opin Cell Biol **7**:232–238

Plant RLKs

Morris ER, Walker JC (2003) Receptor-like protein kinases: the keys to response. Current Opinion in Plant Biology **6**(4):339–342

Shiu SH, Bleecker AB (2001) Receptor–like kinases from Arabidopsis form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. PNAS **98**(19):10763–10768

Walker JC (1994) Structure and function of the receptor–like protein kinases of higher plants. Plant Mol Biol **26**:1599–

1609

Zwei–Komponenten–Systeme

Chang C, Kwok S, Bleecker A, Meyerowitz E (1993) Arabidopsis ethylene response gene ETR1: similarity of product to two–component regulators. Science **262**:539–544

Hua J, Chang C, Sun Q, Meyerowitz EM (1995) Ethylene Insensitivity Conferred by Arabidopsis ERS Gene. Science **269**(5231):1712–14

Lohrmann J, Harter K (2002) Plant Two–Component Signaling Systems and the Role of Response Regulators. Plant Physiol **128**:363–369

Mizuno T (1997) Compilation of all genes encoding two-component phosphotransfer signal transducers in the genome of Escherichia coli. DNA Res **4**(2):161–8

Ota I, Varshavsky A (1993) A yeast protein similar to bacterial two–component regulators. Science **262**:566–569

Schneider-Poetsch H (1992) Signal transduction by phytochrome: Phytochromes have a module related to the transmitter modules of bacterial sensor proteins. Photochem Photobiol **56**:839–846

Stock AM, Robinson VL, Goudreau PN (2000) Two–Component Signal Transduction. Annu Rev Biochem **69**:183–215

Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2000) Two-component systems in plant signal transduction. Trends in Plant Science **5**(2):67–74

Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2001) Plant Histidine Kinases: An Emerging Picture of Two-Component Signal Transduction in Hormone and Environmental Responses. Sciences stke S. 1–4

Zyklische Nukleotide

Moutinho A, Hussey PJ, Trewavas AJ, Malho R (2001) cAMP acts as a second messenger in pollen tube growth and reorientation. PNAS **98**(18):10481–10486

Minorsky PV (2003) The Hot and the Classic. Plant Physiology **131**:1578–1579

Pfeiffer S, Janistyn B, Jessner G, Pichorner H, Ebermann R (1994) Gaseous nitric oxide stimulates guanosine–3',5'–cyclic monophosphate (cGMP) formation in spruce needles. Phytochemistry **36**:259–262

Bowler C, Neuhaus G, Yamagata H, Chua N (1994) Cyclic GMP and calcium mediate phytochrome phototransduction. Cell **77**:73–81

Li W, Luan S, Schreiber S, Assmann S (1994) Cyclic AMP stimulates K^+ channel activity in mesophyll cells of *Vicia faba*. Plant Physiol **106**:957–961

Calcium/Calmodulin

Duval FD, Renard M, Jaquinod M, Biou V, Montrichard F, Macherel D (2002) Differential expression and functional analysis of three calmodulin isoforms in germinating pea (*Pisum sativum* L.) seeds. Plant J **32**(4):481–481

Harper JF (2001) Dissecting calcium oscillators in plant cells. Trends in Plant Science **6**(9):395–397

Luan S, Kudla J, Rodriguez-Concepcion M, Yalovsky S, Gruissem W (2002) Calmodulins and Calcineurin B-like Proteins: Calcium Sensors for Specific Signal Response Coupling in Plants. Plant Cell **14**(90001):S389–400

Roberts D, Harmon A (1992) Calcium-modulated proteins: targets of intracellular calcium signals in higer

plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **43**:375–414

Roberts D (1993) Protein kinases with calmodulin-like domains: novel targets of calcium signals in plants. Curr Opin Cell Biol **5**:242–246

Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF (2002) Calcium at the Crossroads of Signaling. Plant Cell **14**(90001):S401–417

Trewavas AJ, Malhó R (1998) Ca^{2+} signalling in plant cells: the big network! Current Opinion in Plant Biology **1**(5):428–433

Yang T, Poovaiah B (2003) Calcium/calmodulin–mediated signal network in plants. Trends in Plant Science **8**(10):505–512

Zhang L, Lu YT (2003) Calmodulin–binding protein kinases in plants. Trends in Plant Science **8**(3):123–127

Zielinski RE (1998) Calmodulin and Calmodulin-Binding Proteins in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **49**:697

G–Proteine

Assmann SM (2002) Heterotrimeric and Unconventional GTP Binding Proteins in Plant Cell Signaling. Plant Cell **14**(90001):S355–373

Fujisawa Y, Kato H, Iwasaki Y (2001) Structure and Function of Heterotrimeric G Proteins in Plants. Plant Cell Physiol **42**(8):789–794

Mason MG, Botella JR (2000) Completing the heterotrimer: Isolation and characterization of an Arabidopsis thaliana G protein gamma -subunit cDNA. PNAS **97**(26):14784–14788

Mason MG, Botella JR (2001) Isolation of a novel G-protein gamma-subunit from Arabidopsis thaliana and its interaction with Gbeta. Biochim Biophys Acta **1520**(2):147–53

Phospholipide

Munnik T, Irvine R, Musgrave A (1998) Phospholipid signalling in plants. Biochimica et Biophysica Acta **1389**:222–272

Munnik T (2001) Phosphatic acid: an emerging plant lipid second messenger. TRENDS in Plant Science **6**(5):227–233

MAP–Kinasen

Tena G, Asai T, Chiu WL, Sheen J (2001) Plant mitogen–activated protein kinase signaling cascades. Curr Opin Plant Biol **4**:392–400

Wrzaczek M, Hirt H (2001) Plant MAP kinase pathways: how many and what for? Biology of the Cell **93**:81–87

Bent AF (2001) Plant mitogen–activated protein kinase cascade: Negative regulatory roles turn out positive. Proc Natl Acad Sci USA **98**(3):784–786

Phytohormone

3

In higher plants, regulation and coordination of metabolism, growth, and morphogenesis often depend on chemical signals from one part of the plant to another. This idea originated in the nineteenth century with the German botanist Julius von Sachs.

Angus Murphy [265]

3.1 Einführung
3.2 Auxine
3.3 Gibberelline
3.4 Cytokinine
3.5 Abscisinsäure
3.6 Ethylen
3.7 Brassinosteroide
3.8 Jasmonsäure
3.9 Salicylsäure
3.10 Systemin

Phytohormone sind eine chemisch stark divergente Gruppe organischer Substanzen, die sich durch ihre physiologische Wirksamkeit schon in kleinsten Mengen auszeichnen. Ähnlich wie bei Tieren sind Bildungs– und Wirkort meist voneinander verschieden.

Die Besonderheit der Phytohormone ist ihre multiple Wirkung: Ein und dasselbe Hormon kann in Abhängigkeit anderer physiologischer Parameter in ein und derselben Zelle sehr verschiedene Wirkungen hervorrufen.

Mini–Glossar

basipetal zur (physiologischen) Basis hin gerichtet

Columella *hier:* Zentralzylinder der Wurzelhaube

Effektorzelle Zielzelle einer Hormonvermittelten Signalkaskade, die eine physiologische Reaktion zeigt.

Kompetenz Fähigkeit, auf ein Signal (Hormon, Reiz i. allg.) zu reagieren

lateral seitlich

multiple Wirkung Eigenschaft der Phytohormone, in Abhängigkeit anderer physiologischer Parameter sehr verschiedene Wirkungen in ein und derselben Zelle hervorrufen zu können.

PGR siehe *plant growth factors*

plant growth factors Wachstumsregulatoren; entweder den Phytohormonen wirkungsanaloge synthetische Verbindungen *oder* Inhibitoren der Hormonwirkungen (Begriff in beiden Bedeutungen gebraucht).

Positionsinformation Information, die einer Zelle aufgrund ihrer Position im Zellverband zukommt.

Regulatorgene ...

Regulatorproteine siehe *Transkriptionsfaktoren*

Transkriptionsfaktoren Proteine (meist Enzyme), die durch Wechselwirkung mit der DNA die Genexpression regulieren.

Wachstumsregulatoren WR, siehe *plant growth factors*

3.1 Einführung

Die **pflanzliche Entwicklung/Morphogenese** ist das Ergebnis der differenziellen Realisierung der genetischen Information unter mehr oder weniger starker Modifikation durch die Umwelt. Das ihr zugrundeliegende System ist genetisch reguliert und umfaßt die Gesamtheit der Differenzierungen von Zellen (zeitlich und räumlich geordnete Auswahl aus der genetischen Gesamtinformation).

Für die Differenzierung einer Pflanzenzelle scheint (im Gegensatz zum tierischen System) die **Positionsinformation** wichtiger zu sein als ihre Abstammung. Das bedeutet, daß das Entwicklungsschicksal einer Pflanzenzelle von den äußeren Faktoren (Hormone, andere interzelluläre Signale) dominiert wird.

Positionsinformation

☞ Die **Positionsinformation** scheint für die Differenzierung einer Pflanzenzelle wichtiger zu sein als ihre Abstammung.

Ein großer Teil der für die Morphogenese bedeutsamen interzellulären Kommunikation läuft über Hormone ab.

✎ **Hormone** *hormones* (gr. *ορμᾶν*, antreiben, erregen) chemische Signalstoffe, die meist in anatomisch abgegrenzten und histologisch definierten Strukturen des Organismus produziert werden, über Transportsysteme ihre Erfolgsorgane erreichen und bereits in sehr geringen Konzentrationen deren Stoffwechsel in charakteristischer Weise beeinflussen. [110]

Hormone

Der Vorteil hormoneller Faktoren liegt auf der Hand: Sie sind im Gegensatz zu den (i.d.R.) intrazellulär wirksamen Regulatorproteinen tauglich für den Lang-

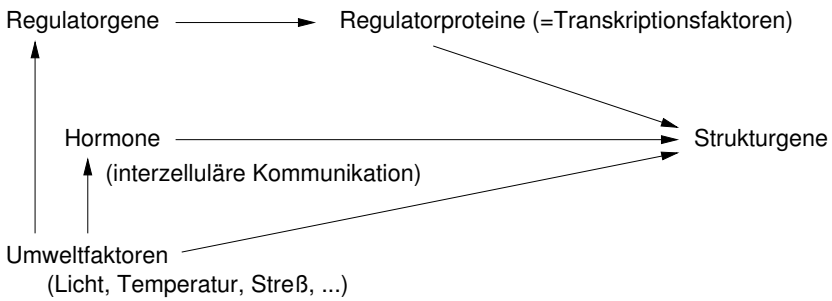


Abb. 3.1: Vereinfachtes Übersichtsschema der Signalwege in der Pflanze. *Pfeile* stehen für die Regulation. **Anmerkung:** Regulatorproteine (Transkriptionsfaktoren) oder die entsprechenden mRNAs stellen natürlich auch Signale dar, können aber *nicht* über längere Strecken transportiert werden. Verändert nach ZOGLAUER

streckentransport und erlauben daher eine Kommunikation über die gesamte Pflanze.

3.1.1 Die Zahl von Phytohormon–Kandidaten hat in den letzten zwei Jahrzehnten stark zugenommen

Hormone sind stoffliche Faktoren, die im vielzelligen Organismus zur Übermittlung von Steuersignalen dienen. Sie sind sowohl für die Koordination von Stoffwechsel– und Entwicklungsprozessen als auch für die Übermittlung von Umweltreizen zuständig. Chemisch betrachtet bilden sie eine heterogene Gruppe niedermolekularer Substanzen.

Historisch gesehen können die Phytohormone in zwei große Gruppen eingeteilt werden: Die allgemein anerkannten Phytohormon–Klassen sind die Auxine, Gibberelline, Cytokinine, die Abscisinsäure und das Ethylen. Zu den erst in jüngerer Vergangenheit charakterisierten und als potentielle Phytohormon–Kandidaten diskutierten Verbindungen gehören die Brassinosteroide, die Jasmonsäure und Salicylsäure, die Polyamine und das Systemin. Als besonders aussichtsreiches pflanzliches Organ für die Suche nach neuen Phytohormonkandidaten haben sich Pollen herausgestellt.

Insgesamt gibt es also zehn Klassen von Phytohormonen, von denen fünf allgemein anerkannt sind. Bei den anderen fünf Klassen wird teilweise noch ihr Status als echte Phytohormone diskutiert. Zuweilen werden sie daher in der Literatur auch als hormonähnliche Signalstoffe (*hormonelike signaling agents*) bezeichnet [265].

Zwei Phytohormongruppen unterscheiden sich in einem wesentlichen Aspekt von allen anderen Hormonen und Signalstoffen: Auxin und Cytokinin sind essentiell für das Überleben des pflanzlichen Organismus. Bisher konnten keine Knockout–Mutanten mit schweren Defekten im Metabolismus eines dieser beiden Phytohormone gefunden werden — ein starker Hinweis auf die essentielle Bedeutung dieser Substanzen. Die anderen Phytohormone und Signalstoffe

scheinen dagegen eher als Mediatoren und Schalter spezifischer Entwicklungsprozesse zu fungieren. [265]

3.1.2 Phytohormone zeichnen sich durch ihre multiple Wirkung aus

Bei tierischen Hormonen kommt es eher selten vor, für pflanzliche Hormone ist es geradezu charakteristisch: ihr breites Wirkungsspektrum, auch **multiple Wirkung** genannt. Diese Eigenschaft äußert sich in zweierlei Weise: *multiple Wirkung*

1. Ein bestimmtes Phytohormon beeinflußt verschiedene Prozesse.

2. Ein betrachteter Prozeß kann durch verschiedene Phytohormone beeinflußt werden.

Die daraus resultierende hohe Komplexität pflanzlicher Signalwege spiegelt sich auf der molekularen Ebene in einer Interaktion der verschiedenen Signaltransduktions–Mechanismen wieder (vgl. Kapitel 2, insbes. Abschnitt 2.7.3, S. 77).

Die Wirkung eines Hormons hängt von einer Reihe von physiologischen Parametern ab, darunter dem Ort der Wirkung, der Empfängerzelle, dem Entwicklungszustand (sowohl der Zelle als auch der Pflanze) und dem Konzentrationsverhältnis zu anderen Hormonen.

Deshalb hat jedes Phytohormon viele Funktionen (bezogen auf den Organismus als ganzes), die sich in Abhängigkeit von der **Kompetenz der Empfängerzelle** und dem Wechselverhältnis zu anderen Hormonen realisieren. Dabei ist *Kompetenz*

Tab. 3.1: Die Beteiligung von Phytohormonen an Entwicklungsprozessen (•). Im Einzelfall kann das betreffende Hormon fördern oder hemmen oder je nach seiner Konzentration beides; aus Heß [109]

Prozeß	Phytohormongruppe				
	AUX	GA	CK	ABA	ETH
Zellstreckung	•	•		•	•
Zellteilung	•	•	•		•
Induktion primärer Gefäße	•		•		
Induktion sekundärer Gefäße	•	•	•		
Anlage von Wurzeln und Sprossen	•	•	•	•	•
Brechen der Keimruhe	•	•	•	•	•
Seneszenz	•	•	•	•	•
Blüten–, Blatt– und Fruchtfall	•	•	•	•	•
Fruchtentwicklung	•	•	•		•
Anlage der Sexualorgane	•	•			•
Kontrolle der Spaltöffnungen			•	•	•

die Wirkung auf eine bestimmte Zelle zu einer bestimmten Zeit immer wohl definiert!

✎ **Kompetenz** Fähigkeit einer Zelle, auf ein Signal (Reiz, Phytohormon etc.) zu reagieren. Setzt die Existenz von Rezeptoren für das Signal und nachgeschalteter Signaltransduktions–Elemente voraus.

3.1.3 Die Mechanismen der Wirkung von Phytohormonen liegen großenteils noch im Dunkeln

Auch wenn an vielen Stellen die molekularbiologischen Details der Wirkung der Phytohormone noch nicht bekannt sind, lassen sich zu ihrer Funktion allgemeine physiologische Aussagen treffen. Grundsätzlich lassen sich zwei allgemeine Schemata der **Funktionsweise pflanzlicher Hormone** unterscheiden (vgl. Abb. 3.2).

Fernwirkung

Das klassische und zunächst für das tierische System entwickelte Konzept geht von räumlich und funktionell getrennten Geweben für Synthese und Wirkung der Hormone aus (**Fernwirkung**, Abb. 3.2a). Das Hormon wird hier vom Syntheseort über lange Distanzen durch den Organismus zum Zielgewebe transportiert. Zwar ist dieses Bild in manchen Fällen auch auf Pflanzen übertragbar, hier trifft aber häufig ein alternatives Konzept besser.

Nahwirkung

In diesem zweiten Konzept liegen Bildungs– und Wirkort des Hormons im selben Gewebe (**Nahwirkung**, Abb. 3.2b). Ein äußerer Stimulus löst die Bildung des Hormons aus, das dann über Zellgrenzen hinweg im Gewebe als Botenstoff fungiert. Für beide Konzepte essentiell ist die Annahme, daß das Hormon durch Abbau oder Ausscheidung schnell vom Wirkort entfernt wird. [246]

Auch bei den **Mechanismen der Hormonwirkung** lassen sich zwei Möglichkeiten unterscheiden: die Variation der Hormonkonzentration oder der Empfindlichkeit der Effektorzelle. Dabei spielt die zweitere Möglichkeit eher die Rolle einer Langzeitanpassung oder der Erlangung einer Kompetenz der Zelle zur Perzeption dieses Hormonsignals. Da Hormone schon in teils sehr geringen Konzentrationen wirksam sind, spielt eine empfindliche Regulation der Konzentration auf jeden Fall eine große Rolle.

Definition Hormonrezeptor

Die Voraussetzung für die Funktion eines Hormons ist seine Erkennung durch kompetente Zellen (durch Bindung an einen Rezeptor). Das führt direkt zur **funktionellen Definition eines Hormonrezeptors** (bisher wurden erst wenige Rezeptoren für Phytohormone charakterisiert). Ein solcher Rezeptor muß zwei Kriterien erfüllen: (1) die spezifische, hochaffine und reversible Bindung des Hormonmoleküls und (2) die Fähigkeit, durch den entstehenden Hormon–Rezeptor–Komplex eine biochemische Signalkette in Gang zu setzen, die ihrerseits letztlich zu physiologischen Folgereaktionen führt.

Rezeptoren

Vom tierischen System her kommend gibt es auch für die grundsätzlichen Typen von **Rezeptoren** wieder zwei Möglichkeiten: membrangebunden am Plas-

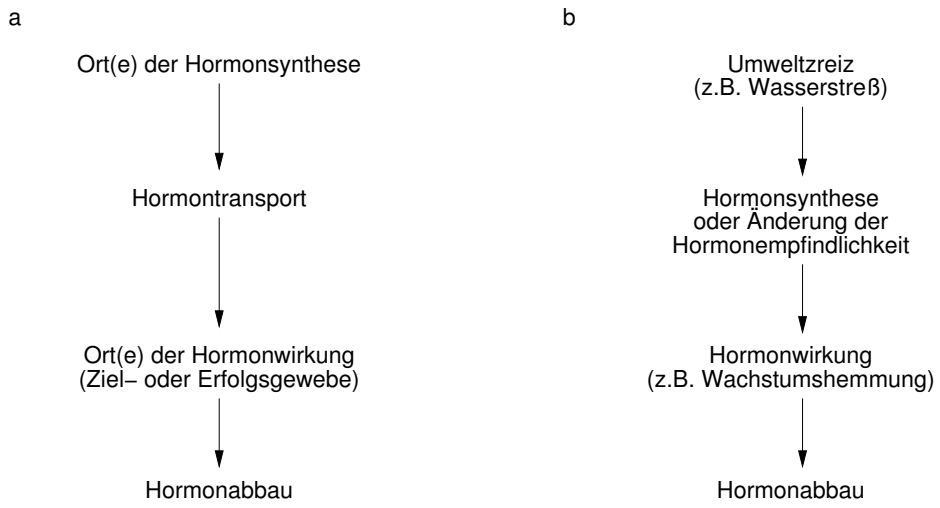


Abb. 3.2: Zwei allgemeine Schemata zur Funktion pflanzlicher Hormone. **a** Nach diesem zunächst für Tiere entwickelten Konzept sind Hormone regulatorische Botenstoffe, die an einem bestimmten Bildungsort synthetisiert, über Transportbahnen transportiert und an einen vom Syntheseort verschiedenen Wirkort gelangen. Obwohl in manchen Fällen anwendbar, ist dieses Bild unvollkommen. **b** Pflanzliche Hormone sind oft autochthone Signalüberträger innerhalb eines Gewebes oder Organs. Bildungs– und Wirkort fallen hier zusammen. Durch einen Umweltreiz wird die Hormonsynthese oder alternativ eine Empfindlichkeitsänderung für das Hormon ausgelöst. Beide Schemata gehen von einer schnellen Entfernung des Hormons vom Wirkort (Abbau, Ausscheidung) aus. Nach Schopfer und Brennicke [246]

malemma oder intrazellulär. Für intrazelluläre Rezeptoren gibt es bei Pflanzen bisher keine eindeutigen Befunde (vgl. Kapitel 2.2.1). Grundsätzlich werden Plasmalemma–gebundene Rezeptoren vorwiegend für hydrophile schwer membrangängige Hormone diskutiert.

Intrazelluläre Rezeptoren kommen eigentlich nur dann in Betracht, wenn das Hormon entweder hydrophob und damit membrangängig ist oder wenn spezifische Transportmöglichkeiten über die Membran existieren. Eine Beteiligung sowohl membrangebundener als auch intrazellulärer Rezeptoren wird für das Auxin IAA diskutiert [133].

Signaltransduktionswege

Die **Signaltransduktionswege** und damit die Wirkungsweise auf molekularer Ebene sind bisher nur lückenhaft aufgeklärt worden. Für manche Phytohormone konnte noch kein Rezeptor identifiziert werden, andererseits gibt es Rezeptoren, für die noch keine auslösenden Signalstoffe identifiziert wurden [6]. Am weitesten ist die Aufklärung bisher beim Ethylen fortgeschritten. Das ist sicherlich auch im Zusammenhang mit dem einfachen Nachweis des Ethylens über Gaschromatographie zu sehen.

Eventuell handelt es sich bei den Signaltransduktionswegen um verzweigte Ketten. Auch wenn ein Netzwerk die typische Darstellungsvariante ist, wenn keine ausreichenden Kenntnisse vorliegen (K. Zoglauer, pers. Bem.), scheint sich mehr und mehr die Erkenntnis durchzusetzen, daß die Signalwege weitaus komplizierter sind als bisher vermutet (vgl. insbes. Abschnitt 2.7.3 und [19]).

Grundsätzlich sind die Mechanismen der Signaltransduktion ausgehend von Hormonen aber mit der Signalwirkung abiotischer Umweltfaktoren identisch. Sie wurden im vorangegangen Kapitel 2 ausführlich behandelt.

3.1.4 Analyse von Hormonwirkungen

Zur Analyse der Wirkung der Phytohormone gibt es eine ganze Palette von biochemischen, pharmakologischen bis hin zu molekulargenetischen Untersuchungsmethoden:

- Analyse der Homonkonzentration/Hormondynamik

  Untersuchung der Wirkung verschiedener Konzentrationen bzw. der biologischen Dynamik des Hormons. Aber: Die Wirkung kann Folge veränderter Konzentrationen oder veränderter Empfindlichkeiten sein. Das ist im Experiment nicht unterscheidbar und führt zuweilen zu sehr merkwürdigen, schwer interpretierbaren Ergebnissen.

- Hemmstoffe

  Pharmakologischer Ansatz mit spezifischen Hemmstoffen des Transportes, der Wirkung oder der Biosynthese des zu untersuchenden Hormons.

- Hormonmutanten

  Zum Einsatz kommen zur Untersuchung der Biosynthese Mangelmutanten ("Substitutionstherapie") und hormonüberproduzierende Mutanten. Für Experimente zur Wirkung sind hormoninsensitive bzw. hormonhypersensitive Mutanten von Interesse.

- transgene Pflanzen

  Hier gibt es zwei Ansätze: Entweder werden den Pflanzen eigene Gene in Antisense–Konformation eingeschleust, um die Expression eines Gens weitgehend zu unterdrücken. Die andere Methode ist die Einschleusung spezieller Reportergene, die unter Kontrolle hormoninduzierter Promotoren stehen und im Rahmen der Hormonantwort exprimiert werden.

Für Details zu den molekulargenetischen Methoden vgl. die Darstellung in Kap. 8. Eine weitere Möglichkeit ist die Untersuchung über hochspezifische Antikörper, z.B. im Rahmen eines *radio immuno assay* (RIA, vgl. Box 3.2.1) oder ELISA (*enzyme–linked immunosorbent assay*).

CONCEPT CHECK 3.1

- ✓ Phytohormone haben eine multiple Wirkung: Dasselbe Hormon kann ganz unterschiedliche Reaktionen am Wirkort auslösen.
- ✓ Phytohormone transportieren Information.
- ✓ Voraussetzung für die Wirkung von Hormonen ist die Existenz von Rezeptoren am Wirkort. Dieses Phänomen wird auch Kompetenz genannt.
- ✓ Hormone lösen Signaltransduktions–Ketten aus, an deren Ende meist die Modifikation der Genexpression steht.
- ✓ Phytohormone können schnelle und langsame Reaktionen auslösen. Beiden liegen letztlich dieselben molekularen Prozesse (Signaltransduktion, Variation der Genexpression und Enzymaktivität) zugrunde.
- ✓ Die physiologische Wirksamkeit der Phytohormone hängt von einer Reihe von Faktoren ab, u.a. Hormonkonzentration, Sensitivität des Zielgewebes und Wechselwirkungen mit anderen Faktoren und Signaltransduktionswegen.

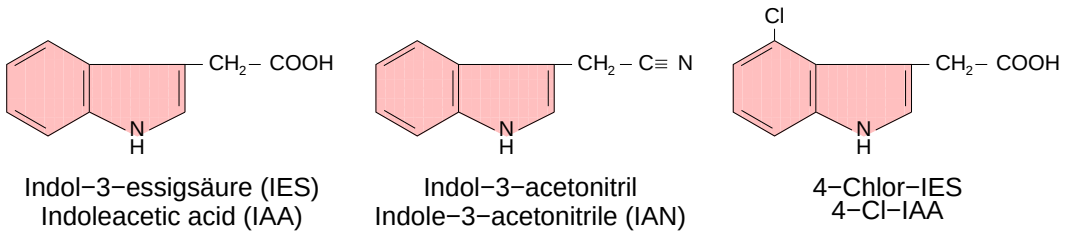


Abb. 3.3: Strukturformeln einiger wichtiger natürlicher Auxine. Das mit Abstand am weitesten verbreitete und physiologisch wichtigste Auxin ist die Indol–3–Essigsäure (IAA).

3.2 Auxine

Auxin ist das erste Pflanzenhormon, das entdeckt wurde. Erste Versuche im Zusammenhang mit dem Phototropismus, die die Existenz eines transportablen chemischen Signals nahelegen, wurden in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts von Charles und Francis Darwin durchgeführt [53].

Der Durchbruch bei der Entdeckung des wachstumsinduzierenden chemischen Prinzips gelang Frits Went 1926 in einem berühmt gewordenen Versuch mit Hafer–Koleoptilen (*Avena sativa*) [290], der als Avena–Krümmungstest immer noch zum hochspezifischen quantitativen Auxin–Nachweis genutzt wird.

Wegen seiner primären Wirkung, der Induktion der Zellstreckung, wurde die entdeckte Substanz "Auxin" genannt, abgeleitet vom griechischen Verb für "wachsen lassen" ($\alpha\upsilon\xi\alpha\nu\omega$).

3.2.1 Chemische Konstitution und Nachweis der Auxine

Nachdem die Versuche von Went eindeutig die chemische Natur des wachstumsinduzierenden Prinzips gezeigt hatten, ließ die Aufklärung der chemischen Zusammensetzung nicht lange auf sich warten.

Indol–3–Essigsäure (IAA) ist das wichtigste Auxin höherer Pflanzen

IAA

Chemische Analysen der aus Koleoptil–Spitzen extrahierten wachstumsfördernden Substanz zeigten, daß es sich bei Auxin um **Indol–3–Essigsäure** (*indole–3–acetic acid*, IAA) handelt, ein Indol–Derivat mit chemischer Verwandtschaft zur Aminosäure Tryptophan (vgl. Abb. 3.3). Obwohl einige andere Auxine in höheren Pflanzen entdeckt wurden, blieb IAA das am weitesten verbreitete und physiologisch wichigste Auxin.

Aufgrund der relativ einfachen Struktur von IAA war es schnell möglich, künstliche Derivate und Stoffe mit Auxin–Aktivität im Labor herzustellen. Einige dieser Substanzen (2,4–D, dicamba, vgl. Abb. 3.4) werden als Herbizide im Garten– und Ackerbau eingesetzt.

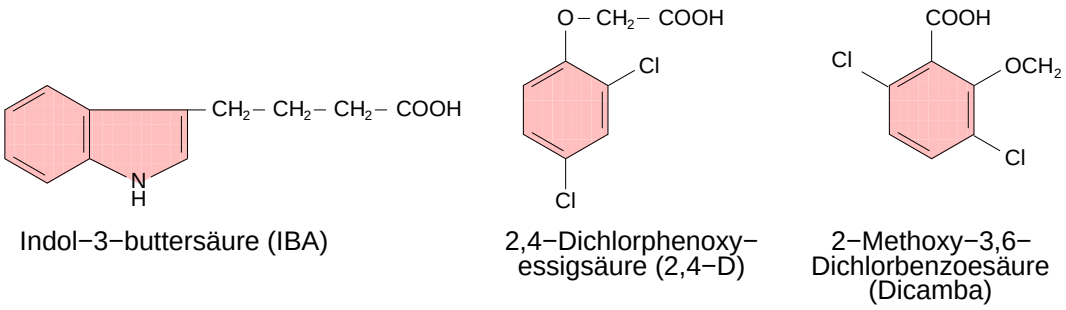


Abb. 3.4: Strukturformeln einiger synthetischer Auxine. Besondere Bedeutung im Garten– und Ackerbau kommt 2,4–D und dicamba als Herbizide gegen dicotyle Unkräuter zu.

Eine Gemeinsamkeit aller IAA–aktiven Substanzen ist der definierte Abstand einer partiell positiven Ladung in einem aromatischen Ringsystem von einer negativen Ladung einer Carboxylgruppe von ca. 0.5 nm. [265]

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, Auxin in biologischen Proben zu quantifizieren

Je nach Zielstellung können der Gehalt und/oder die Identität von Auxinen in pflanzlichen Proben durch eine von drei verschiedenen Klassen von Methoden bestimmt werden: Bioassays, Massenspektrometrie und ELISA (*enzyme–linked immunosorbent assay*).

Avena–Krümmungstest (*Avena coleoptile curvature test*) Dieses Bioassay geht auf die Versuche von Frits Went zurück: Ein Auxin enthaltender Agar–Block wird einseitig auf eine Hafer–Koleoptile aufgesetzt, der die Spitze entfernt wurde. Infolge der einseitigen Auxin–Applikation kommt es zur einseitigen Wachstumsförderung auf dieser Seite und die Koleoptile krümmt sich in die von der Applikation abgewandten Richtung (**differentielles Wachstum**).

differentielles Wachstum

Die Krümmung der Koleoptile ist innerhalb eines bestimmten Konzentrationsbereiches des aufgetragenen Auxins proportional der Auxin–Konzentration. Das erlaubt die quantitative Bestimmung des Auxin–Gehaltes. Die Vorteile dieses Ansatzes sind seine hohe Spezifität und Empfindlichkeit.

Avena–Sektionstest Ein weiteres Bioassay, das den Effekt von Auxin auf die Streckung von Koleoptil–Segmenten mißt, die von einer Auxin–haltigen Lösung umflossen werden.

Aus Avena–Koleoptilen werden Zylinder definierter Länge kurz unter der Koleoptil–Spitze entnommen und die Primärblätter entfernt. Die resultierenden Hohlzylinder zeigen innerhalb bestimmter Konzentrationsgrenzen in IAA–Lösung zur Konzentration proportionales Streckungswachstum.

Der Vorteil dieses Ansatzes gegenüber dem Avena–Krümmungstest ist seine

leichtere Durchführbarkeit. Nachteilig ist dagegen die geringere Empfindlichkeit und die unspezifische Ursache des Effektes (das Streckungswachstum ist auch mit Zucker durchführbar).

Massenspektrometrie (*mass spectrometry*) Will man sowohl die chemishce Strukur als auch die Menge von IAA in einer Probe bestimmen, ist die Massenspektrometrie die Methode der Wahl. Sie erlaubt die genaue Quantifizierung und Identifizierung von Auxinen bis herunter zu Mengen von 10^{-12} g (1 Pikogramm).

ELISA Eine der RIA (*radio immuno assay*) verwandte Technik, die statt des radioaktiv markierten Metabolits das an ein Enzym (üblicherweise eine alkalische Phosphatase) gekoppelte Metabolit verwendet. Für die RIA vgl. Box 3.2.1.

3.2.2 Biosynthese und Metabolismus von Auxin

Die Haupt–Syntheseorte von Auxin sind sich rasch teilende, entwickelnde Gewebe, insbesondere junge, sich entwickelnde Blätter. Trotzdem sind auch alle anderen Teile junger Pflanzen prinzipiell zur *de novo*–Synthese von Auxin fähig, wenn auch in weit geringeren Mengen als die vorgenannten Gewebe. [162]

IAA kann auf mehreren Wegen biosynthetisiert werden

Aufgrund struktureller Ähnlichkeiten zwischen IAA und Tryptophan (Trp) wurde Trp schon früh als Precursor (Vorläufer–Substanz) diskutiert. Auch wenn ein direkter Nachweis der Umwandlung markierten Tryptophans in IAA schwierig nachzuweisen ist, gibt es mittlerweile viele Hinweise auf verschiedene von Trp ausgehende IAA–Biosynthesewege in Pflanzen.

Zusätzlich zu diesen Tryptophan–abhängigen Synthesewegen wurden in jüngerer Zeit noch Trp–unabhängige Synthesewege für IAA in Pflanzen entdeckt [294, 202, 15]. Ihre Existenz wurde schon lange wegen der geringen Umwandlungsrate radioaktiv markierten Tryptophans zu IAA vermutet, konnte aber erst durch genetische Ansätze verifiziert werden [265].

☞ Die Existenz mehrerer Wege für die Biosynthese von IAA macht es nahezu unmöglich für Pflanzen, über kein Auxin zu verfügen. Diese Tatsache spiegelt möglicherweise die essentielle Rolle dieses Hormons in der pflanzlichen Entwicklung wieder. [265]

BOX 3.1: ***Methoden — Radio Immuno Assay (RIA)***

bla

Der Gehalt freien Auxins in der Zelle wird streng reguliert

Der größte Teil der in der Pflanze vorhandenen IAA liegt in gebundener Form vor. Die IAA ist sowohl mit nieder– als auch mit hochmolekularen Verbindungen konjugiert. Dieses gebundene Auxin wird als biologisch inaktiv betrachtet. Es wurde in allen höheren Pflanzen identifiziert.

Zu dem mit niedermolekularen Verbindungen konjugierten Auxin gehören Ester der IAA mit Glucose oder *myo*–Inositol und Amid–Verbindungen wie IAA–N–Aspartat. In die hochmolekularen Verbindungen sind z.B. Glucan (7–50 Glucose–Einheiten pro IAA–Molekül) und Glycoproteine involviert. Letztere wurden hauptsächlich in Getreidesamen gefunden.

Die Verbindungen, an die IAA konjugiert ist, sowie der Anteil gebundenen Auxins hängt von den spezifischen konjugierenden Enzymen ab. Die höchste Konzentration freien Auxins findet sich wie erwartet in den Apikalmeristemen von Sprossen und in jungen Blättern. Diese sind gleichzeitig die primären Syntheseorte des Auxins und die Orte mit einer der höchsten Zellteilungsaktivitäten.

Es gibt mehrere Wege für den Abbau von IAA

enzymatische Oxidation

Genauso wie für die Biosynthese scheint es auch für den enzymatischen Abbau (Oxidation) von IAA mehrere Wege zu geben. Nachdem sich die vorerst vermutete Beteiligung von in Pflanzen weit verbreiteten Peroxidasen nicht bestätigte [203], wurden über Isotopen–Markierung und Identifizierung von Metaboliten zwei andere potentielle IAA–Abbauwege identifiziert. Das Endprodukt dieses enzymatischen Abbaus ist Oxindol–3–Essigsäure (*oxindole–3–acetic acid*, OxIAA).

Photooxidation

In vitro kann IAA auch nichtenzymatisch durch Bestrahlung mit Licht hoher Intensität (insbesondere UV) oxidiert werden. Diese Photodestruktion kann durch pflanzliche Pigmente wie Riboflavin gefördert werden. Obwohl die Produkte dieser Reaktion auch in Pflanzen gefunden wurden, wird die Rolle der Photooxidation *in vivo* als eher gering eingeschätzt [265].

Pflanzliche Zellen besitzen zwei subzelluläre Reservoirs für IAA

Die Verteilung von IAA in der Zelle wird maßgeblich durch ihren Protonierungszustand und damit durch den pH–Wert reguliert. Die deprotonierte Form (IAA^-) ist hydrophil und daher nicht membranpermeabel, die protonierte Form (IAAH) kann Membranen dagegen leicht überwinden. Aus diesem Grund tendiert IAA dazu, in den alkalischeren intrazellulären Kompartimenten zu akkumulieren.

Untersuchungen an Tabak–Zellen ergaben, daß etwa ein Drittel des in einer Zelle vorhandenen IAA in den Chloroplasten lokalisiert ist. Der verbleibende Teil befindet sich im Cytosol, wo er entweder konjugiert oder abgebaut wird.

Konjugiertes IAA liegt nur im Cytosol vor. Der Anteil von IAA im Chloroplasten wird allerdings durch den Gehalt freier IAA im Cytosol reguliert, mit dem er im Gleichgewicht steht. [251]

3.2.3 Transport von Auxin

Daß Auxin in der Pflanze transportiert wird, ist schon seit den ersten Versuchen von CHARLES und FRANCIS DARWIN klar: Sie erkannten, daß der Ort der Reizperzeption an der Koleoptilspitze lag, die Effektorregion (wo sich die Koleoptile krümmte) dagegen einige Millimeter darunter. Damit war hier schon ein wesentliches Kriterium für den Status des wachstumsinduzierenden Prinzips als Hormon nach klassischem Verständnis gelegt: Die Trennung von Synthese– und Effektorgewebe.

Neben dem für diesen beobachteten Effekt des *differentiellen Wachstums* (s.o.) essentiellen polaren Transport gibt es auch noch den nichtpolaren Auxin–Transport über das Phloem.

Der polare Auxin–Transport ist energieabhängig und schwerkraftunabhängig

Der polare Transport des Auxins im Hypokotyl von Keimlingen wurde intensiv durch die *Donor–Receiver* Agarblock–Methode untersucht. Dabei wird die eine Seite des Hypokotyl–Abschnittes Agar–Blöckchen mit radioaktiv markiertem Auxin versehen, die andere Seite mit einem "frischen" Agar–Blöckchen. Durch diese Versuche konnte gezeigt werden, daß der Transport des Auxins immer nur in Richtung der morphologischen Unterseite (*basipetal*) erfolgt, und zwar unabhängig von der Orientierung des Hypokotyl–Abschnittes im Gravitationsfeld der Erde.

Der polare Auxin–Transport findet mehr von Zelle zu Zelle statt über den Symplasten statt: Auxin verläßt die Zelle über die Plasmamembran (*Auxin–Efflux*), diffundiert durch die Mittellamelle und tritt in die darunterliegende (basipetale) Zelle durch die Plasmamembran ein (*Auxin–Influx*). Der gesamte Prozeß benötigt Stoffwechselenergie, was durch die Sensitivität gegenüber O_2–Mangel und metabolischen Hemmern gezeigt werden kann.

Geschwindigkeit des polaren Auxintransports

Die **Geschwindigkeit** des polaren Auxintransports beträgt zwischen 5 und 20 cm pro Stunde und ist damit schneller als die Diffusion — ein zusätzlicher Hinweis auf die Beteiligung aktiver Prozesse. Außerdem ist der polare Transport spezifisch für aktive Auxine (natürliche wie künstliche). Das führt zu der Annahme, daß an diesem Transport spezifische Protein–Carrier der Plasmamembran beteilgt sind, die Auxin und seine Homologe spezifisch erkennen kann.

Das chemiosmotische Modell des polaren Auxintransports postuliert zwei Prozesse: Influx und Efflux

Nach dem mittlerweile breit akzeptierten **chemiosmotischen Modell des polaren Auxintransportes** wird der Auxin–Influx durch die *proton motive force* (PMF, $\Delta E + \Delta\text{pH}$) über die Plasmamembran getrieben, während der Efflux alleine durch das Membranpotential (ΔE) getrieben wird.

Wesentlich für dieses Modell des polaren Transportes ist die **asymmetrische Verteilung der Auxin–Efflux–Carrier**: Sie sind, wie Immunofluoreszenz–Experimente zeigen, ausschließlich an den basalen Enden der am Transport beteiligten Zellen lokalisiert.

Influx Gemäß dem Modell kann Auxin aus jeder Richtung auf zwei möglichen Wegen in die Zelle hineingelangen:

1. durch passive Diffusion der protonierten (IAAH) Form über die Plasmamembran,
2. durch sekundär aktiven Transport der dissoziierten (IAA^-) Form über $2H^+$–IAA^- Symporter.

Der Grund für diesen zweifachen Weg liegt darin begründet, daß die Fähigkeit zur passiven Aufnahme von Auxin stark vom apoplastischen pH–Wert (und damit vom Dissoziationszustand der extrazellulären IAA) abhängt. [265]

Das Modell ist mittlerweile durch Experimente gut gestützt [vgl. 167, 18, 171].

Efflux Sobald das Auxin in das Cytosol kommt, wird es wegen des vorherrschenden pH–Wertes (7.2 bei einem $pK_a = 4.75$ von Auxin) vollständig dissoziiert. Aufgrund der geringen Membranpermeabilität des dissoziierten Auxins (IAA^-) akkumuliert es in der Zelle. Es wird durch sogenannte *auxin anion efflux carrier*, die vom innen negativen Membranpotential getrieben werden, aus der Zelle ausgeschleust.

Wie schon bemerkt liegt der Schlüssel zum polaren Transport in der Verteilung der Efflux–Carrier: Sie müssen hauptsächlich am basalen Teil der Plasmamembran lokalisiert sein. Es konnte eine Familie mutmaßlicher Auxin–Efflux–Carrier (die sogenannten PIN Proteine) in *Arabidopsis* gefunden werden, die genau diese Verteilung aufweisen. Es handelt sich bei ihnen um membranständige Proteine mit 10 bis 12 Transmembranregionen — ein Charakteristikum bakterieller und eukaryotischer Transporter. [210]

PIN Proteine

Auxin kann auch nichtpolar im Phloem transportiert werden

Neben dem oben dargestellten polaren Transport des Auxins gibt es auch noch einen **nichtpolaren Transportweg** über das Phloem. Das meiste in ausge-

nichtpolarer Auxintransport

wachsenen Blättern produzierte Auxin wird beispielsweise über das Phloem zu den anderen Teilen der Pflanze transportiert. Der Phloem–Transportweg ist wesentlich schneller als der polare Transport und erfolgt weitestgehend passiv.

Zwar ist noch nicht klar, welche Bedeutung dem nichtpolaren Transport im Vergleich zum polaren Transport des Auxins in der Pflanze zukommt, aber es scheint, als ob er eine Rolle bei der Kontrolle u.a. der Zellteilungsrate im Kambium und der Ausbildung von Seitenwurzeln spielt. [265]

Außerdem sind polarer und nichtpolarer Auxin–Transport nicht völlig unabhängige Phänomene: Wie mit radioaktiv markierter IAA gezeigt werden konnte, kann Auxin durchaus aus dem Phloem in Gewebe transportiert werden, die ihrerseits das Auxin polar weitertransportieren.

3.2.4 Physiologische Effekte von Auxin: Zellstreckung

Die Förderung der Zellstreckung durch Auxin (das differentielle Wachstum im Zusammenhang mit dem Phototropismus) war der erste mit dieser Substanz in Zusammenhang gebrachte physiologische Effekt. Das wird auch an der Namensgebung (gr. $\alpha\upsilon\xi\alpha\nu\omega$, wachsen lassen) deutlich.

Auxin fördert das Wachstum von Sproßachse und Koleoptilen und hemmt das Wachstum in Wurzeln

Auxin wird in der Sproßspitze (insbesondere im Sproßmeristem) produziert und basipetal transportiert. Der dadurch hervorgerufene stetige Auxinstrom ist notwendig für das Streckungswachstum der subapikal gelegenen jungen Gewebe.

Da die Auxin–Konzentration *in vivo* in diesen Geweben quasi optimal ist, zeigt zusätzliche Applikation von Auxin keine wachstumsfördernde, sondern im Gegenteil insbesondere bei den gegen überoptimale Auxinkonzentraionen empfindlicheren Dunkelkeimern hemmende Wirkung.

Durch Experimente an Keimlingen, denen die Sproßspitze und damit die Auxinquelle entfernt wurde, konnte die ideale Auxin–Konzentration mit $10^{-6} - 10^{-5}$ M bestimmt werden. In Wurzeln liegt die notwendige Konzentration um einige Größenordnungen darunter, etwa bei $10^{-10} - 10^{-9}$ M. Höhere Auxin–Konzentrationen in der Wurzel hemmen deren Wachstum vollständig.

Die hemmende Wirkung zu hoher Auxin–Konzentrationen wird mit der von Auxin ebenfalls induzierten Ethylen–Produktion in Zusammenhang gebracht. Ethylen zeigt grundsätzlich eher hemmende Wirkung, insbesondere schon in geringen Konzentrationen auf das Wurzelwachstum.

Die **Zielgewebe der Auxin–Wirkung** konnten für dikotyle Sproßachsen durch ein einfaches Experiment aufgezeigt werden: Wurden etiolierte Erbsenkeimlinge der Länge nach aufgeschnitten und in Puffer inkubiert, bogen sich die beiden Hälften nach außen. Wurde dem Puffer Auxin zugesetzt, bogen sie

sich nach innen. Das zeigt deutlich, daß die äußeren Zellschichten, die äußere Rinde (*outer cortex*) und die Epidermis, Zielgewebe des Auxins sind.

Auxin erhöht innerhalb kurzer Zeit die Dehnbarkeit der Zellwand

Die Induktion der Zellstreckung als Reaktion auf Auxin–Applikation erfolgt schon nach etwa 10 Minuten. Diese Zeit kann durch Temperatursenkung verlängert, durch Temperaturerhöhung aber nicht verkürzt werden. Außerdem läßt sich die Reaktion sowohl durch metabolische Hemmstoffe oder Inhibitoren der Protein– und RNA–Synthese innerhalb von Minuten stoppen.

Diese Ergebnisse zeigen, daß für die Auxin–induzierte Zellstreckung sowohl Stoffwechselenergie als auch die Neusynthese von Proteinen eine Rolle spielt. Die sehr kurze Reaktionszeit auf die Auxin–Applikation läßt sich über die **Säurewachstums–Theorie des Zellwandwachstums** (vgl. Abschnitt 5.6.1) erklären. Die zwischen dem Auxin und der Zellwandlockerung vermittelnden Zwischenprodukte sind Protonen, die durch eine H^+–ATPase in der Plasmamembran in den Apoplasten gepumpt werden und die Zellwand ansäuern.

Säurewachstums–Theorie

Grundsätzlich gibt es zwei Möglichkeiten, wie Auxin die Protonenabgabe in den Apoplasten fördern kann: Entweder durch die Aktivierung existierender H^+–ATPasen oder durch die Induktion der Neusynthese zusätzlicher solcher Protonenpumpen. Experimentell konnte die direkte fördernde Wirkung des Auxins auf H^+–ATPasen gezeigt werden [134]. Die Hemmung der Auxin–induzierten Zellwandlockerung durch Inhibitoren der Proteinbiosynthese (z.B. Cycloheximid) deutet allerdings darauf hin, daß auch die Neusynthese von H^+–ATPasen durch Auxin stimuliert wird.

3.2.5 Physiologische Effekte von Auxin: Phototropismus und Gravitropismus

Krümmungsbewegungen als Reaktion auf Licht oder Schwerkraft (Phototropismus, Gravitropismus) haben ihre Ursache in der lateralen Umverteilung von Auxin in den reizperzipierenden Geweben. Dieser laterale Transport von Auxin ist das Kernstück einer Hypothese zur Erklärung von Tropismen, die ursprünglich unabhängig voneinander von Nicolai Cholodny und Frits Went in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts entwickelt wurde. Sie ist als **Cholodny–Went–Modell** in die Literatur eingegangen.

Cholodny–Went–Modell

Phototropismus wird durch einen lateralen Gradienten autophosphorylierter Phototropine vermittelt

Nach dem Modell von Cholodny und Went müssen die Spitzen von Gras–Koleoptilen drei spezialisierte Funktionen haben: (i) die Produktion von Auxin, (ii) die Perzeption eines einseitigen Lichtreizes und (iii) die Fähigkeit zum lateralen Auxin–Transport als Antwort auf den Lichtreiz.

Phototropine

Als Photorezeptoren für die phototrope Bewegung der Sprosse fungieren zwei Flavoproteine, die **Phototropine 1** und **2**. Sie sind die Photorezeptoren des Blaulicht–Signaltransduktionsweges und reagieren sowohl auf Stark– als auch auf Schwachlicht. [28]

Diese Phototropine sind autophosphorylierende Proteinkinasen, deren Phosphorylierungszustand durch die Lichtperzeption bestimmt wird. Ein einseitiger Lichtreiz führt zu einem lateralen Gradienten phosphorylierter Phototropine, der nach der gegenwärtigen Hypothese den lateralen Transport von Auxin induziert. [265]

Gravitropismus des Hypocotyls geht mit der lateralen Verteilung spezifischer mRNAs (SAURs) einher

Vergleichbar der lateralen Verteilung phosphorylierter Phototropine bei der Lichtperzeption in Koleoptilspitzen ist die laterale Verteilung kleiner Auxin–stimulierter mRNAs (*small auxin up–regulated RNAs*, SAURs) im Hypocotyl von Bohnen [180]. Im vertikal orientierten Keimling ist die Genexpression der SAUR–Gene gleichverteilt. Wird der Keimling dagegen horizontal ausgerichtet, sammeln sich die SAURs an der Unterseite an. Dieser SAUR–Gradient ist der indirekte Hinweis auf einen vorangegangenen lateralen Auxin–Gradienten.

Für die Perzeption der Schwerkraft werden Statolithen benötigt

Im Gegensatz zum Licht bildet die Gravitation keine wahrnehmbaren Gradienten innerhalb einer Zelle oder eines Organs. Die einzige Möglichkeit, sie trotzdem zu perzipieren, ist über ausreichend dichte Strukturen, die sich durch die Schwerkraft immer am Boden einer Zelle sammeln. [265]

Statolithen

Schon vor mittlerweile 100 Jahren wurden die dichten, stärkegefüllten Amyloplasten der Columella–Zellen der Wurzelhaube höherer Pflanzen als die eigentlichen Schwerkraft–perzipierenden Strukturen diskutiert [93, 195, 54]. Von dieser Funktion ist auch ihre Bezeichnung als "**Statolithen**" und die der sie beherbergenden Zellen als "**Statocysten**" abgeleitet.

In der Sproßachse übernimmt die sogenannte Stärkescheide (*starch sheath*) die Aufgabe der Columella–Zellen in der Wurzelhaube. Die Stärkescheide ist die Fortsetzung der Endodermis des Wurzelzylinders, enthält aber im Gegensatz zu den Endodermiszellen Amyloplasten (daher der Name). Sie umgibt die Leitbündel des Sprosses.

Ob die Statocyte schon die Bewegung des Statoliths oder erst dessen endgültige Position am Boden der Zelle perzipiert, ist bislang noch nicht aufgeklärt. [265]

tensegrity model

Aktuelle Untersuchungen schlagen ein neues Modell des Gravitropismus vor, das sogenannte **tensegrity model** [302], das die Beteiligung des Actin–Cytoskeletts sowie von Ca^{2+}–Kanälen und eines speziellen Teils des ER, des sogenannten "nodalen ER" (*nodal ER*), an der Perzeption der Gravitation postu-

liert.

3.2.6 Effekte von Auxin auf die Entwicklung

Obwohl Auxin ursprünglich im Zusammenhang mit dem Wachstum entdeckt wurde, beeinflußt dieses Phytohormon nahezu jedes Stadium des pflanzlichen Lebenszyklus von der Keimung bis zur Seneszenz [265]. Der Effekt, den Auxin hervorruft, hängt vom Zielgewebe, dessen entwicklungsspezifischem genetischem Programm und dem Einfluß anderer Faktoren und Hormone ab.

☞ Wechselwirkung zwischen zwei und mehr Phytohormonen ist ein wiederkehrendes Motiv in der pflanzlichen Ontogenese. [265]

Apikaldominanz

Apikaldominanz

Ein schon lange gut bekanntes Phänomen ist die **Apikaldominanz**: Die Hauptknospe hindert Seitenknospen am Austreiben. Schon bald nach der Entdeckung des Auxins konnte gezeigt werden, daß Auxin den Effekt der Apikaldominanz aufrechterhalten kann, wenn die Hauptknospe abgeschnitten und auf die Schnittstelle Auxin aufgetragen wird.

Wie verhindert Auxin das Auswachsen der Seitenknospen? Das ursprüngliche Modell der direkten Inhibition (*direct inhibition model*) von Kenneth V. Thimann und Folke Skoog konnte durch Experimente nicht bestätigt werden. Die beiden hatten vorgeschlagen, daß die von den Seitenknospen zum Auswachsen benötigte Auxinkonzentration wesentlich niedriger sei als die normalerweise im Sproß vorherrschende. Direkte physikalische Messungen von Auxin zeigten allerdings eine starke Auxin–Zunahme in den Seitenknospen infolge des Verlustes der Hauptknospe.

Wahrscheinlich sind andere Phytohormone, speziell Cytokinine und ABA, am Phänomen der Apikaldominanz beteiligt. Die hohe Auxinkonzentration in der Sproßspitze macht diese wahrscheinlich zu einer Senke für Cytokinine. Werden Seitenknospen künstlich mit Cytokininen behandelt, führt das bei vielen Arten zum Austreiben. Weiterhin konnte ein hoher Gehalt von ABA in ruhenden Seitenknospen gemessen werden, der bei Verlust der Hauptknospe abnimmt, bevor die Seitenknospen austreiben.

Bildung von Seiten– und Adventivwurzeln

Auxin hemmt das Wachstum der Hauptwurzel, wenn es in Konzentrationen höher als 10^{-8} M vorliegt. Allerdings wirken diese hohen Konzentrationen stimulierend auf Induktion und Wachstum von Seiten– und Adventivwurzeln. Seitenwurzeln entstehen aus kleinen Regionen teilungsbereiter Zellen im Perizykel, die von diesen hohen Auxin–Konzentrationen zur Zellteilung angeregt werden.

Durch Experimente mit *Arabidopsis*–Mutanten (den *alf*–Mutanten) konnte ein Modell entwickelt werden, das die Beteiligung von Auxin an zwei Schritten der Seitenwurzel–Entwicklung postuliert [36]: (i) Akropetal gerichteter IAA–Transport ist notwendig für die Induzierung der Zellteilung im Perizykel. (ii) IAA ist notwendig für die Zellteilung und die Lebensfähigkeit der sich entwickelnden Seitenwurzel.

Anventivwurzeln sind Wurzeln, die aus Nicht–Wurzelgewebe entstehen, beispielsweise an einem Sproß oder einem Blattstiel. Sie entstehen aus ausdifferenzierten Zellen, die remeristematisieren. Die Entstehung ist in einigen Punkten der Entstehung von Seitenwurzeln aus Zellen im Perizykel ähnlich.

Verzögerung des Blattfalls

Der Blattfall (Abscission) wird durch die Bildung eines Abscissionsgewebes eingeleitet. Dieses Gewebe bildet sich meist am Grund des Blattstiels. Während der Seneszenz der Blätter werden die Zellwände der Zellen dieses Gewebes abgebaut, so daß das Blatt schon bei geringer mechanischer Belastung abfällt. Gleiches gilt für seneszente Blüten und Früchte.

Experimente mit künstlicher Auxin–Applikation an einem Blattstiel, dessen zugehörige Blattspreite entfernt wurde, zeigen den Effekt dieses Hormons auf die Abscission: Der Blattstiel bleibt fest mit der Pflanze verbunden. Damit in Übereinstimmung stehen die Messungen von Auxin in jungen und alten Blättern. Je älter ein Blatt ist, desto weniger Auxin produziert es.

Aus diesen Experimenten lassen sich zwei Schlußfolgerungen bezüglich der Rolle des Auxins bei der Abscission von Pflanzenorganen ziehen: (i) Das vom Blatt produzierte und abwärts transportierte Auxin verhindert normalerweise die Abscission. (ii) Abscission wird während der Blattalterung ausgelöst, wenn kein Auxin mehr produziert wird.

Zusätzlich spielt das Phytohormon Ethylen als fördernder Regulator eine entscheidende Rolle bei der Abscission.

Regulation der Blütenknospen–Entwicklung

Auch bei der Entwicklung der Blüte scheint Auxin eine wesentliche Rolle zu spielen. Sowohl die Behandlung von *Arabidopsis* mit einem spezifischen Hemmer des Auxin–Transports (*1–N–naphthylphtalamic acid*, NPA) als auch die *pin1*–Mutante zeigen einen abnormen Blüten–Phänotyp. Die *pin1*–Mutante hat einen Defekt in einem Auxin–Efflux–Carrier in den Sproßgeweben. [143]

Förderung der Fruchtentwicklung

Es gibt viele Hinweise auf die Beteiligung von Auxin an der Fruchtbildung und –entwicklung. Es wird in Pollen, im Endosperm und im Embryo sich ent-

wickelnder Samen produziert. Nach der Befruchtung hängt das Fruchtwachstum eventuell von dem in den sich entwickelnden Samen produzierten Auxin ab. Experimente mit Erdbeeren bestätigen diese Vermutung: Werden die Früchtchen (die Achänen) entfernt, entwickelt sich die Erdbeere (der Blütenboden) nicht richtig. Der normale Phänotyp kann durch künstliche Auxin–Applikation wieder hergestellt werden.

Aktuelle Forschungsergebnisse an Tomaten (*Lycopersicon esculentum*) bestätigten eine Rolle von Auxin in der Regulation der Fruchtentwicklung [11].

Induktion der Differenzierung von Leitgefäßen

Leitgewebe (Xylen und Phloem) differenzieren von meristematischen Zellen, Prokambium und Gefäßkambium (*vascular cambium*). Auxin, aber auch Cytokinin, spielen bei diesem Prozeß eine entscheidende Rolle, wie aktuelle molekulare und genetische Analysen bestätigen [5, 301]. Dabei wirkt ein hoher Auxin–Gehalt besonders fördernd auf die Ausbildung von Xylemelementen.

Künstliche Auxine werden seit Jahrzehnten erfolgreich im Garten– und Ackerbau eingesetzt

Auxine haben ein breites Anwendungsgebiet im Gartenbau und in der Landwirtschaft: Angefangen von der Verhinderung des Blatt– und Fruchtfalls über die Förderung der Blüte (Ananas) bis zur Induktion parthenokarper Früchte und der Bewurzelung von Stecklingen.

Ein weiteres Einsatzgebiet künstlicher Auxine ist die Verwendung als Herbizide, speziell gegen zweikeimblättrige "Unkräuter". Hier kommen vorwiegend 2,4–D und dicamba zum Einsatz. Sie bewirken bei Zweikeimblättrigen ein übermäßiges Wachstum, zeigen dagegen bei Einkeimblättrigen (Getreide!) keine Effekte und eignen sich daher ideal als Totalherbizide im Getreideanbau.

3.2.7 Signaltransduktions–Wege von Auxin

Es ist klar, daß Auxin im Zellkern eine enorme Kette von Ereignissen einleitet, die zur differentiellen Expression von hunderten von Genen führt. Trotzdem ist der der Auxin–Perzeption zugrundeliegende Mechanismus bislang nur wenig verstanden. [133]

Existieren viele verschiedene Signaltransduktions–Wege? Oder ist es ein einziger, der vom räumlichen, zeitlichen und entwicklungsspezifischen Kontext abhängt, in dem Auxin perzipiert wird? Oder trifft beides zu? All diese und andere große Fragen der Auxin–Signaltransduktion bleiben gegenwärtig ungeklärt. [133]

Bislang wurde erst ein mutmaßlicher Auxin–Rezeptor charakterisiert

Es scheint, als ob das Auxin–bindende Protein ABP1 (*auxin–binding protein 1*) als Auxin–Rezeptor in manchen Signaltransduktions–Wegen fungiert. Homologe dieses Proteins wurden in einer Reihe mono– und dicotyler Pflanzen identifiziert. Knockout–Mutanten dieses Proteins sind lethal, weniger schwere Mutationen führen zu einer veränderten Entwicklung [40]. Das weist auf die zentrale Rolle des Auxins in der Entwicklung der Pflanzen hin.

Es ist klar, daß ABP1 an der Zelloberfläche als Auxin–Rezeptor fungiert, da anti–ABP1–Antikörper, die nicht in die Zelle eindringen können, die Fähigkeit des Auxins, entsprechende Reaktionen auszulösen, stören können [133]. Trotzdem gibt es zunehmend Hinweise auf eine intrazelluläre Perzeption des Auxins. Zumal ABP1 paradoxerweise größtenteils im ER lokalisiert ist [275].

Diese Hinweise beruhen auf Untersuchungen an Mutanten, die Defekte in einem Auxin–Uptake–Carrier (AUX1) haben. Diese Mutanten sind resistent gegenüber dem membranimpermeablen künstlichen Auxin 2,4–D, reagieren aber normal auf das membranpermeable Auxin Naphthylessigsäure (NAA) [296].

Es gibt zwei Klassen Auxin–induzierter Gene: frühe und späte

Eine wichtige Funktion der Auxin–induzierten Signaltransduktions–Wege ist die Aktivierung einer Gruppe von Transkriptionsfaktoren, die ihrerseits spezifische Gene aktivieren. Gene, die durch solche schon vorher existierenen und durch das Signal aktivierten Transkriptionsfaktoren aktiviert werden, werden **primäre Antwortgene** (*primary response genes*) oder **frühe Gene** (*early genes*) genannt. [265]

primäre Antwortgene

Ein Hinweis auf diese Art der Genaktivierung ist, daß die Expression dieser Gene nicht durch typische Hemmstoffe der Proteinbiosynthese wie Cycloheximid gehemmt werden können. Als Konsequenz dieser Aktivierung über aktivierte Transkriptionsfaktoren kann die Zeit bis zur Genexpression sehr kurz sein, von einigen Minuten bis zu wenigen Stunden [1].

Es wurden fünf große Klassen primärer Auxin–gesteuerter Antwortgene identifiziert [265]:

- Gene, die in durch Auxin reguliertes Wachstum und Entwicklung involviert sind
  1. die *AUX/IAA* Genfamilie
  2. die *SAUR* Genfamilie
  3. die *GH3* Genfamilie
- Streß–Antwort–Gene
  4. Glutathion–S–Transferase (GST) codierende Gene

5. ACC–Synthase codierende Gene[1]

Ubiquitinierung von Proteinen scheint eine zentrale Rolle im Auxin–Signalweg zu spielen

Eine zentrale Rolle in der Aktivierung der Transkriptionsfaktoren (ARFs, *auxin response factors*) für die primären Antwortgene scheint der durch Auxin induzierte proteolytische Abbau der spezifischen Inhibitoren dieser ARFs zu sein [265].

☞ Es sieht so aus, als ob regulierte Protein–Degradation von zentraler Wichtigkeit für die meisten Aspekte der Auxinantwort ist. [133]

Wie aktuelle Untersuchungen zeigen, binden einige Proteine der *AUX/IAA* Familie an die ARFs. Da die AUX/IAA–Gene selbst zur Gruppe der primären Antwortgene gehören, entspricht das einer negativen Feedback–Schleife. Es wird diskutiert, daß Auxin die spezifische Markierung der AUX/IAA–Proteine mit Polyubiquitin über einen Ubiquitin–Ligase–Komplex (SCF^{TIR1}) vermittelt und damit deren Abbau im 26S–Proteasom initiiert [91, 133].

☞ Ubiquitin–vermittelte Proteolyse hat sich als ebenso fundamental wichtig herausgestellt wie die Phosphorylierung, betrachtet man ihre Mitwirkung an verschiedenen zellulären Prozessen. [133]

[1] ACC (1–Aminocyclopropan–1–carboxylsäure–Synthase) ist das Schlüsselenzym der Ethylen–Biosynthese, vgl. Abschnitt 3.6.2 und Abb. 3.11, S. 126

CONCEPT CHECK 3.2

- ✓ Auxin ist ein Indol–Derivat mit Verwandtschaft zur Aminosäure Tryptophan. Seine prominenteste Eigenschaft ist die Förderung der Zellstreckung.
- ✓ Die klassiche Nachweismethode ist der Avena–Krümmungstest, der auf dem Auxin–induzierten differentiellen Wachstum beruht. Moderne Nachweistechniken sind Massenspektrometrie und RIA/ELISA sowie immunologische Techniken.
- ✓ Auxin kann sowohl über Tryptophan als auch über einen Trp–unabhängigen Biosyntheseweg synthetisiert werden.
- ✓ Der polare Auxintransport ist schwerkraftunabhängig und benötigt Stoffwechselenergie. Er ist der dem differentiellen Wachstum zugrundeliegende Mechanismus.
- ✓ Auxin spielt eine wichtige Rolle bei Photo– und Gravitropismus.
- ✓ Weitere Effekte von Auxin auf die Entwicklung sind die Förderung der Apikaldominanz, die Bildung von Seiten– und Adventivwurzeln, Verzögerung des Blattfalls, Förderung der Fruchtentwicklung und Induktion der Xylembildung.
- ✓ Im Auxin–Signalweg spielen die Induktion früher und später Gene sowie die Proteindegradation über Ubiquitinierung eine wichtige Rolle.

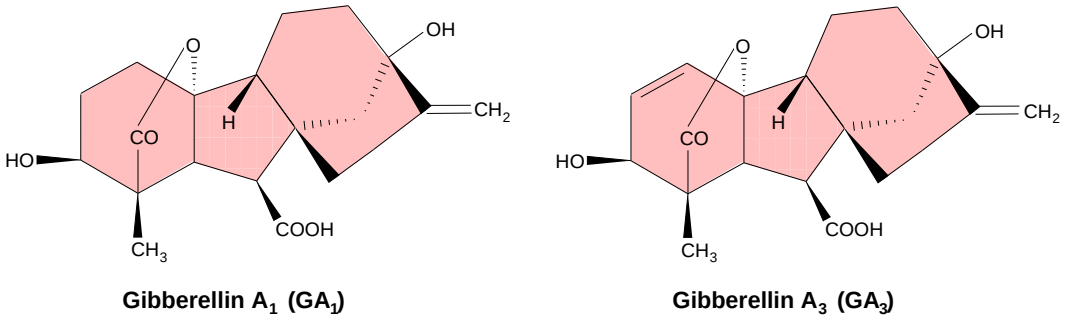


Abb. 3.5: Strukturformeln zweier wichtiger natürlicher Gibberelline, Gibberellin A_1 (GA_1) und Gibberellinsäure (*gibberellic acid*, GA_3). Beide gehören zur Gruppe der C_{19}–GAs, da sie gegenüber dem Gibberellan–Grundskelett das C_{20}–Atom verloren haben. Sie unterscheiden sich nur in der Bindung zwischen den C–Atomen C_1 und C_2. GA_1 ist das biologisch aktive Gibberellin, das das Streckungswachstum der Sproßachse auslöst, GA_3 wird in großem Stil synthetisiert und kommerziell eingesetzt.

3.3 Gibberelline

Gibberelline sind eine große Gruppe miteinander verwandter chemischer Verbindungen. Im Gegensatz zu den Auxinen sind sie über ihre chemische Verwandtschaft und nicht über ihre physiologischen Funktionen definiert. Heute sind mehr als 125 Gibberelline bekannt. Zwei der wichtigsten Gibberelline sind in Abb. 3.5 gezeigt. Zur Vereinfachung der Nomenklatur wurden die Gibberelline in der Reihenfolge ihrer Entdeckung numeriert (GA_1, GA_2, ...).

Zu den bekanntesten physiologischen Wirkungen der Gibberelline gehört die Förderung des Streckungswachstums der Sproßachse, besonders bei **Zwergmutanten** (*dwarf mutants*) und Rosettenpflanzen. Sie sind aber auch an der Kontrolle verschiedener Aspekte der Samenkeimung und am Ablauf der Fortpflanzung beteiligt.

Chemisch gesehen handelt es sich bei den Gibberellinen um Diterpene. Ihre Biosynthese geht meist vom Geranylgeranyl–diphosphat aus, das erste für den Syntheseweg der Gibberelline charakteristische Intermediat ist das *ent*–Kauren.

3.3.1 Entdeckung und Nachweis der Gibberelline

Die Gibberelline wurden schon in den dreißiger Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts, von der westlichen Wissenschaft weitestgehend unbemerkt, von japanischen Forschern entdeckt. Sie isolierten mehrere Gibberelline als aktives Prinzip der Sekrete des Pilzes *Gibberella fujikuroi*, der bei Reispflanzen Kleinwuchs auslöst.

Unabhängig davon wurden in den 50er Jahren von britischen und amerikanischen Forschern Gibberelline aus Kulturfiltraten von Pilzkulturen extrahiert und deren Struktur aufgeklärt. Die unabhängige Entdeckung der Gibberelline

durch japanische und angelsächsische Forscher ist ein gutes Beispiel dafür, wie wichtig die internationale Kommunikation und eine einheitliche Sprache für die Wissenschaft sind.

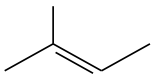
Bioassays wurden durch hochsensible physikalische Techniken als Nachweismethoden abgelöst

In der Anfangszeit der Erforschung der Gibberelline (in den 50er Jahren des 20. Jahrhunderts) waren Bioassays noch von großer Bedeutung für den Nachweis der Gibberelline. Hier kamen insbesondere Zwergmutanten (*dwarf mutants*) von Reis und anderen Monokotylen zum Einsatz. Mittlerweile wurden sie vollständig von hochsensiblen und spezifischen physikalischen Methoden (HPLC mit anschließender Gaschromatographie und Massenspektroskopie) abgelöst.

3.3.2 Die Biosynthese der Gibberelline ist ein Ast des Terpenoid–Stoffwechselweges

Die Gibberelline bilden eine große Gruppe von Diterpen–Säuren. Sie werden über einen Ast des Terpenoid–Stoffwechsels in Pflanzen synthetisiert. Aufgrund ihrer verwirrenden Vielfalt wurde die Aufklärung des Biosynthese–Weges erst mit der Entwicklung entsprechend sensitiver und spezifischer Nachweismethoden möglich. Trotz ihrer großen Vielfalt (über 125 verschiedene Gibberelline wurden mittlerweile identifiziert) sind die meisten Vertreter biologisch inaktiv.

Der Biosyntheseweg der Gibberelline läuft in drei Etappen ab



Isopren

Die Gibberelline sind tetrazyklische Diterpenoide, die aus vier Isoprenoid–Einheiten aufgebaut werden. Terpene sind Verbindungen, deren Grundbausteine, die Isoprene, aus je fünf C–Atomen bestehen. Das Ausgangsmolekül der Synthese, das Geranylgeranyl–diphosphat (GGPP), wird über den normalen Terpenoid–Weg synthetisiert.

Der gesamte Syntheseweg der Gibberelline konnte durch die Verwendung verschiedener radioaktiver Vorläufermoleküle (*precursor*) und Zwischenprodukte und durch die Untersuchung der anderen Verbindungen des Weges in Samen und vegetativen Geweben verschiedener Arten aufgeklärt werden [140].

Der Biosynthese–Weg kann in drei Etappen eingeteilt werden, die jede in einem anderen Zellkompartiment ablaufen [105] (vgl. Abb. 3.6).

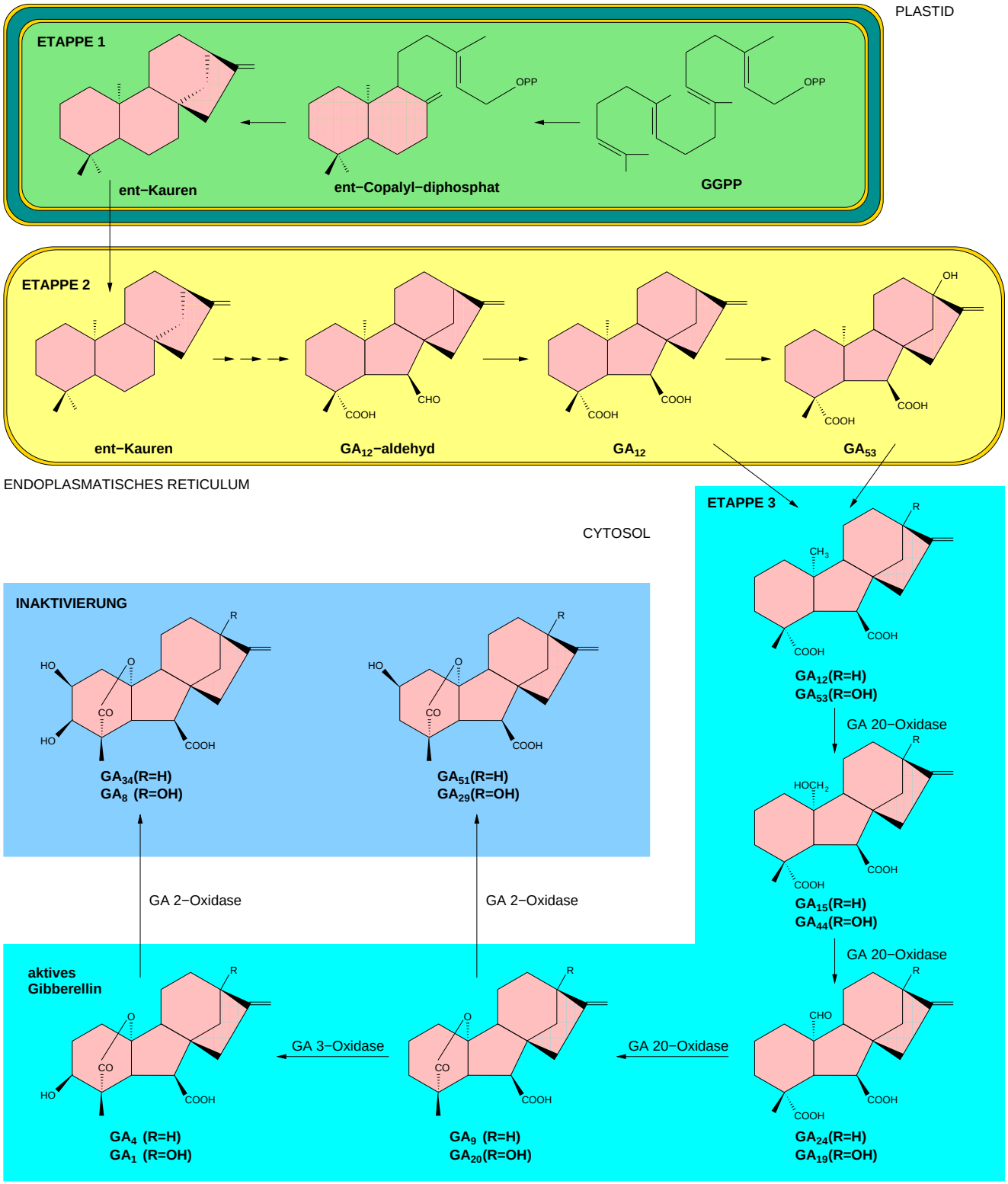


Abb.3.6: Biosynthese des Gibberellins ausgehend von Geranylgeranyl–diphosphat (GGPP). Nach [265], verändert.

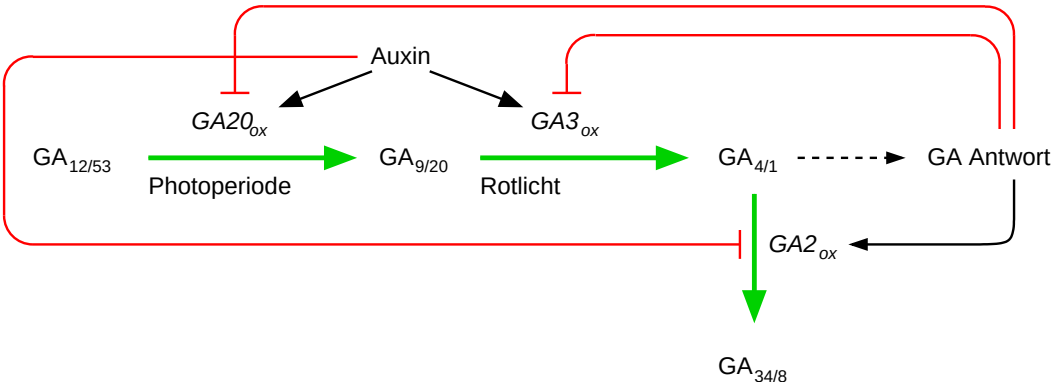


Abb. 3.7: Regulation des Biosynthese–Weges der Gibberelline. Die dicken Pfeile stehen für viele Gene mit differentieller Expression. Angegeben sind die Gene für die metabolischen Enzyme und die Wege, auf denen sie reguliert werden. Aus [265], verändert.

Drei Enzyme spielen eine zentrale Rolle in Biosynthese und Metabolismus der Gibberelline

- **GA 20–Oxidase** katalysiert alle Reaktionen, die die schrittweise Oxidation des C_{20} von GA_{53} bis zum GA_{20} betreffen, einschließlich der Abspaltung des C_{20} als CO_2.

- **GA 3–Oxidase** ist eine 3β–Hydoxylase: Sie addiert eine Hydroxylgruppe an das C_3 und katalysiert damit die Umwandung des GA_{20} in die aktive Form GA_1.

- **GA 2–Oxidase** *inaktiviert* GA_1 durch die Addition einer Hydroxylgruppe an das C_2–Atom.

Gibberelline regulieren ihren eigenen Metabolismus

Der Gibberellin–Gehalt in einem Gewebe reguliert den Metabolismus des Gibberellins über positive und negative Rückkoppelung (*feed–forward* –, *feedback regulation*). Auf diese Weise wird der GA–Gehalt in einem sehr engen Bereich konstant gehalten — vorausgesetzt, die Vorläufermoleküle sind in ausreichender Menge vorhanden.

Auf diese Weise können die Effekte sowohl der exogenen Gibberellin–Applikation als auch Mutanten–Phänotypen in einem bestimmten Rahmen ausgeglichen werden. Das konnte experimentell gezeigt werden [105, 70].

Die Expression der Gene der GA–Biosynthese wird durch Umweltreize beeinflußt

3.3.3 Gibberelline haben großen Einfluß auf Wachstum und Entwicklung

GAs stimulieren sowohl Zellteilung als auch Zellstreckung

.

GAs erhöhen die Zellwand–Extensibilität ohne Ansäuerung

.

GAs regulieren den Zellzyklus interkalarer Meristeme

.

3.3.4 Die Mechanismen GA–induzierten Wachstums werden an Zwergmutanten untersucht

.

3.3.5 Die Aleuronschicht ist ein gutes Versuchsobjekt zur Erforschung der GA–Signaltransduktion

.

CONCEPT CHECK	3.3
✓	

3.4 Cytokinine

Zusammen mit den Auxinen nehmen die Cytokinine eine besondere Stellung unter den Phytohormonen ein: Sie sind für die Existenz der Pflanzen essentiell notwendig [265]. Das haben zahlreiche Versuche mit Auxin– und Cytokinin–Knockout–Mutanten gezeigt.

Obwohl Cytokinine viele zelluläre Prozesse regulieren, ist ihre **Kontrolle der Zellteilung** zentral für Wachstum und Entwicklung der Pflanze. Deshalb wird sie auch als diagnostisches Merkmal für die Cytokinine als Klasse der Phytohormone genutzt. [265]

✎ **Cytokinine** Phytohormone, die die Zellteilung und Zelldifferenzierung fördern [188]

3.4.1 Cytokinine wurden auf der Suche nach zellteilungsfördernden Substanzen entdeckt

Pflanzenzellen lassen sich in Zellkulturen ähnlich einfach wie Bakterien vermehren. Meist ist dazu nur ein Minimalmedium ohne Zugabe jeglicher Phytohormone notwendig. Mit einer Ausnahme: Isolierte Gewebe aus der Sproßachse können im Gegensatz zu Wurzelgewebe nicht in einem hormonfreien Medium kultiviert werden. Selbst die Zugabe von Auxin zeigt bei diesen Zellen keine große Wirkung.

Daher begaben sich um die Mitte des 20. Jahrhunderts viele Wissenschaftler auf die Suche nach Stoffen, die die Zellteilung und das Wachstum dieser Kulturen fördern können. Diese Suche führte schließlich zur Entdeckung der Cytokinine.

Cytokinine sind Derivate des Adenins

Kinetin

Die erste Substanz, die die Zellteilung von Kalluskulturen förderte und die isoliert werden konnte, war das **Kinetin** (vgl. Abb. 3.8), ein Derivat des Adenins [183, 253]. Wie sich herausstellte, handelte es sich bei der identifizierten Substanz um ein Artefakt: Kinetin ist zwar strukturell ein Cytokinin, kommt aber nicht natürlich in Pflanzen vor.

Die natürlichen Cytokinine sind wie das Kinetin Derivate des Adenins (vgl. Abb. 3.8). Sie lassen sich anhand der Konfiguration ihrer N^6–Seitenkette als Isoprenoid– oder aromatische Cytokinine klassifizieren. [188]

trans–*Zeatin*

Die häufigsten Vertreter sind die Cytokinine mit ungesättigter Isopren–Seitenkette. Am weitesten verbreitet sind das ***trans*–Zeatin** und seine Derivate mit einer *trans*–hydroxylierten N^6–Seitenkette. Auch Dihydrozeatin (mit gesättigter Isopren–Seitenkette) wurde bei vielen Arten gefunden. [188] Obwohl zunächst angenommen wurde, daß nur Isopren–Cytokinine natürlich vorkämen,

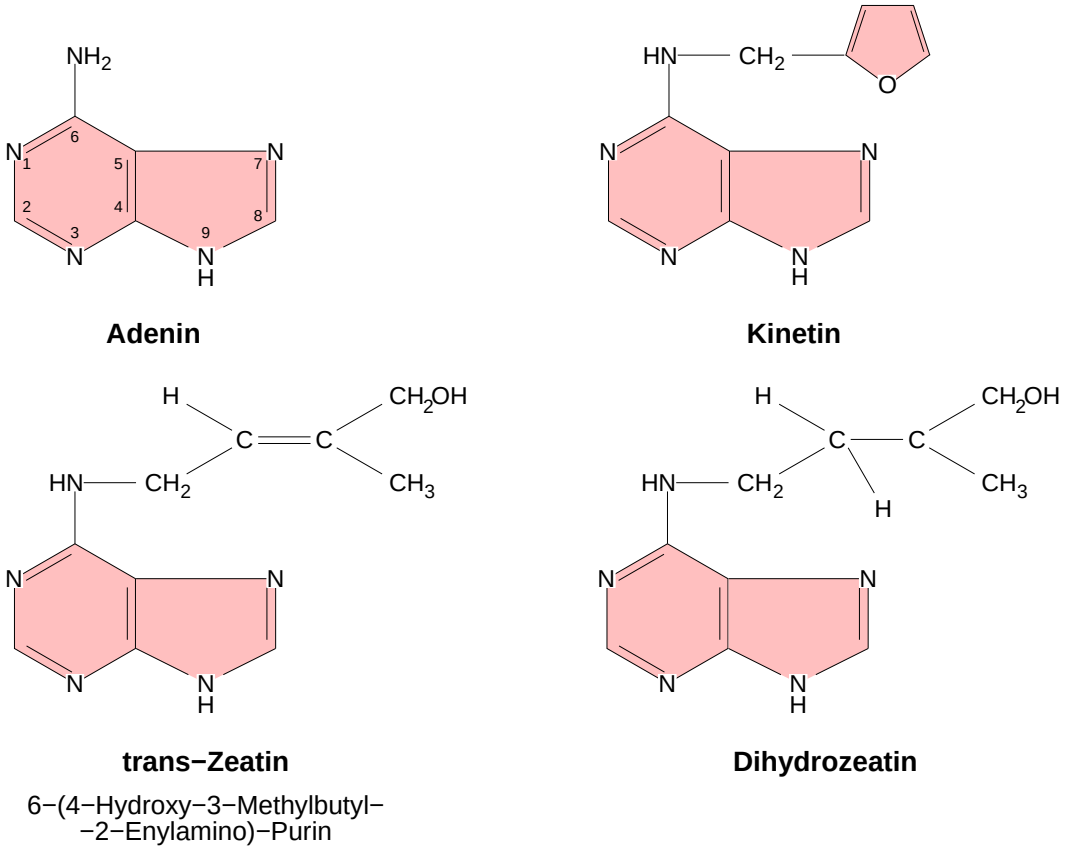


Abb. 3.8: Strukturformeln von Adenin, Kinetin und zweier wichtiger natürlicher Cytokinine, trans–Zeatin und Dihydrozeatin. Die Cytokinine sind Derivate des Adenins. Ihre Seitenketten sind Isopren–Derivate, die entweder über den Mevalonsäure–Weg oder über Pyruvat/3–Phosphoglycerat synthetisiert werden. Das Kinetin ist das erste entdeckte Cytokinin. Es stellte sich als Artefakt aus dem Abbau von DNA heraus, führte aber trotzdem zur Entdeckung einer Reihe natürlicher Cytokinine mit ähnlicher chemischer Struktur.

wurde später auch ein Vertreter der Phenyl–Cytokinine, das N^6–Benzyladenin (BA), als natürliches Cytokinin identifiziert.

Phenylharnstoffe

Die **Phenylharnstoffe** stellen dagegen eine Gruppe rein synthetischer Cytokinine dar, die als Harnstoffderivate keine strukturelle Ähnlichkeit mit den Cytokininen vom Adenin–Typ besitzen. Erstaunlicherweise zeigen sie jedoch teilweise eine erstaunlich hohe biologische Aktivität. Wichtige Vertreter dieser Gruppe sind das CPPU (N–phenyl–N'–[2–chloro–4–pyridyl]–Harnstoff) und Thidiazuron (TDZ). [188]

☞ Es gibt bisher keine Hinweise darauf, daß Phyenylharnstoff–Cytokinine natürlicherweise in Pflanzengeweben vorkommen. [188]

Manche mit Pflanzen interagierende Bakterien und Tiere produzieren freie Cytokinine

Cytokinine kommen in gebundener Form in der tRNA der meisten Organismen vor. Pflanzen besitzen im Gegensatz dazu aber auch einen bedeutenden Anteil freier Cytokinine. [92]

Eine Ausnahme sind manche Bakterien und Pilze, die eng mit höheren Pflanzen assoziiert sind: Viele dieser Mikroorganismen produzieren in ihren Sekreten zu einem großen Anteil Cytokinine und/oder bringen die Pflanzenzellen dazu, Phytohormone einschließlich der Cytokinine zu produzieren. [265]

Die Folge sind die Induzierung von Zellteilungen im betroffenen Gewebe und nicht selten die Entstehung charakteristischer Strukturen. Neben dem vielleicht bekanntesten Beispiel *Agrobacterium tumefaciens* — dem Erreger der Wurzelhals–Tumoren — gibt es noch eine Reihe anderer Organismen mit dieser Fähigkeit: *Corynebacterium fascians* ist zum Beispiel der Auslöser der sogenannten "Hexenbesen" bei Nadelbäumen, einem besenartigen Auswachsen der Seitenknospen an der infizierten Stelle.

Auch für die Entstehung von Gallen durch Insekten, die ihre Eier darin ablegen, wird eine Beteiligung von Cytokininen diskutiert [71].

3.4.2 Biosynthese und Metabolismus

Die biologische Aktivität der Cytokinine wird wesentlich durch die Konformation ihrer Seitenkette am N^6–Atom des Purinrings bestimmt: Während beispielsweise das *trans*–Zeatin eine hohe biologische Aktivität in Bioassays aufweist, îst diese bei seinem Isomer, dem *cis*–Zeatin, deutlich geringer. [92]

Grundsätzlich gilt, daß pflanzliche Gewebe verschiedene Typen von Cytokininen und ihrer modifizierten Formen beinhalten. Deren Verteilung variiert stark sowohl zwischen den einzelnen Arten als auch zwischen den Geweben und Organen. Das hat bisher die genaue Bestimmung der Rolle einzelner Cytokinine *in vivo* sehr erschwert.

☞ Aufgrund der Schwierigkeiten bei der Quantifizierung der verschiedenen Cytokinin–Species *in vivo* in den verschiedenen Geweben ist das Wissen über die Rolle dieser einzelnen Cytokinine und ihrer modifizierten Formen *in vivo* momentan noch sehr begrenzt [92].

Biosynthese

Ursprünglich wurde der Abbau von tRNA als möglicher Mechanismus der Cytokinin–Synthese diskutiert [92]. Das freiwerdende *cis*–Zeatin kann anschließend durch das Enzym cis–trans–Isomerase in das biologisch wesentlich aktivere *trans*–Zeatin umgewandelt werden [188]. Die geringe Umsatzrrate der

tRNA ist jedoch bei weitem nicht ausreichend, um den hohen Cytokinin–Gehalt pflanzlicher Gewebe zu erklären.

Mittlerweile gilt die Konversion eines Adenosinphosphates und Dimethylallyl–Diphosphates (DMAPP) zu Isopentenyladenosin–5'–Phosphat, katalysiert über das Enzym **Isopentenyl–Transferase (IPT)**, allgemein als erster Schritt der Cytokinin–Biosynthese.

Isopentenyl–Transferase (IPT)

Das beteiligte Enzym IPT wurde zuerst in *Dictyostelium discoideum* gefunden, später zeigte sich, daß das *ipt*–Gen von *Agrobacterium tumefaciens* eine ähnliche Aktivität codiert [92]. Kandidaten für die korrespondierenden Gene in Pflanzen wurden mittlerweile in *Arabidopsis thaliana* durch einen *in silico*–Ansatz identifiziert [130, 267] und teilweise experimentell durch Expression in *E. coli* charakterisiert [267].

Überraschenderweise nutzen diese pflanzlichen Enzyme als Substrat hauptsächlich ATP und ADP [130]. Die gut charakterisierte IPT von *Agrobacterium tumefaciens* nutzt dagegen das AMP als Adenosinphosphat.

Metabolismus

So gut wie alle Cytokinine liegen in Pflanzen sowohl in freier Form als auch als korrespondierende Nukleoside und Nukleotide vor. Die N^7– und N^9–glycolysierten Cytokinine sind normalerweise in Bioassays inaktiv, nicht jedoch die N^3–glycolysierten Cytokinine. Es wird angenommen, daß erstere Modifikationen die Cytokinine irreversibel inaktivieren. Die genaue Funktion der so glycolysierten Cytokinine *in vivo* ist allerdings unklar. [92, 188]

N^6–O–glycosylierte Cytokinine sind ebenfalls häufig in allen Pflanzen. Da sie resistent gegenüber der Abspaltung der N^6–Seitenkette durch Cytokinin–Oxidasen sind, wird ihnen eine Funktion als inaktive stabile Speicherform mit wichtiger Rolle bei der Ausbalancierung der intrazellulären Cytokinin–Konzentration zugesprochen. [92]

Abbau

Freie Cytokinine mit ungesättigten N^6–Seitenketten werden durch Cytokinin–Oxidasen irreversibel abgebaut. Diese Enzyme spalten die Isoprenoid–Seitenkette vom Purinkörper ab. Cytokinin–Oxidasen wurden in vielen Pflanzen gefunden und kürzlich auch geklont und funktional charakterisiert.

Durch die Konstruktion transgener Tabakpflanzen (*Nicotiana tabacum*, [291]) mit erhöhter Cytokinin–Oxidase–Aktivität konnten erstmals die phänotypischen Konsequenzen veränderter Cytokinin–Konzentrationen *in vivo* untersucht werden. Es konnte gezeigt werden, daß die verringerte Cytokinin–Konzentration in Wurzel– und Sproßgeweben gegensätzliche Effekte hat und sich auf die Zellzahlen in den Apikalmeristemen auswirkt. Diese Befunde sind konsistent mit einer Rolle der Cytokinine in der Regulation der Zellteilung. [92]

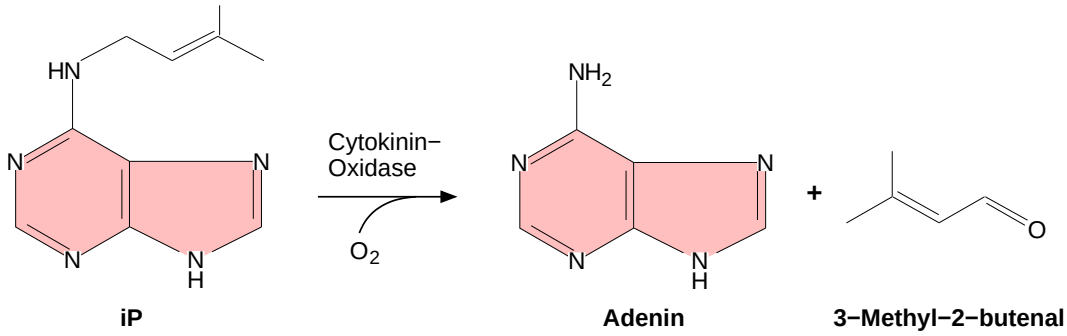


Abb. 3.9: Abbau von Cytokininen durch Cytokinin–Oxidase. Das Enzym Cytokinin–Oxidase baut Cytokinine mit ungesättigter Isoprenoid–Seitenkette irreversibel ab.

Transport

Die Wurzelspitze ist ein Hauptort der Biosynthese von Cytokininen in Pflanzen. Zusammen mit der Erkenntnis, daß Cytokinine im Xylemsaft vorkommen, führte das zu der Annahme, daß Cytokinine hauptsächlich in der Wurzel synthetisiert und durch das Xylem in die oberirdischen Pflanzenteile transportiert werden. Mittlerweile wurde auch ein mutmaßlicher Purin–Transporter in *Arabidopsis* identifiziert (AtPUP1) und in Hefe funktional charakterisiert [84].

Dazu etwas im Widerspruch stehende Pfropf–Experimente [74] legen die Schlußfolgerung nahe, daß die Cytokinine als **parakrine Signale** agieren, gerade auch im Zusammenhang mit der Apikaldominanz und der Blattseneszenz. [92]

parakrin

✎ **parakrin** *paracrine* in die unmittelbare Umgebung absondernd [110]; Signal, das nur in der unmittelbaren Umgebung wirkt.

3.4.3 Cytokinine spielen eine herausragende Rolle als Regulatoren des pflanzlichen Zellzyklus

Trotz der Fülle von Informationen zur Chemie und Physiologie der Cytokinine ist der Übergang von beschreibenden Studien zur molekularen Biologie verglichen mit anderen Phytohormonen, insbesondere Gibberellinen und Ethylen, verhältnismäßig langsam. [188]

Das liegt begründet in einigen den Cytokininen eigenen Schwierigkeiten: Obwohl für Gewebekulturen wohldefiniert, ist die Antwort ganzer Pflanzen auf Cytokinine breit und unspezifisch. Dazu kommt, daß die Aktivität von Cytokininen oft durch Interaktionen mit anderen Hormonen überdeckt wird. [188]

Zellteilung und Entwicklung bei Pflanzen

Pflanzenzellen gehen aus primären oder sekundären Meristemen hervor. Sind sie einmal ausdifferenziert, teilen sie sich gewöhnlich nicht mehr. Im Gegensatz

zu tierischen Zellen sind (fast alle) Pflanzenzellen jedoch fähig, wieder zu reembryonalisieren (remeristematisieren) und sich erneut zu teilen. Diese Fähigkeit kommt besonders bei Verwundungen und beim Laubabfall zum Tragen.

✎ **Meristem** *meristem* auch: Bildungsgewebe; Verband teilungsbereiter Zellen, die ständig den Zellzyklus durchlaufen. Charakteristisch sind die geringe Zellgröße, der im Verhältnis dazu große Kern (→ hohe Syntheserate) und die kleinen Vakuolen. *Meristem*

Cytokinine haben entgegengesetzte Wirkungen auf Wurzeln und Sprosse

Durch Experimente mit transgenen Tabak–Pflanzen, die ein Gen für eine Cytokinin–Oxidase überexprimieren, konnte der unterschiedliche Effekt der Cytokinine auf die Wurzel– und Sproßgewebe erstmals *in vivo* nachgewiesen werden [291].

In Sprossen führte die erhöhte Konzentration des Cytokinin–abbauenden Enzyms zu einem verringerten Wachstum, was sich durch histologische Untersuchungen eindeutig auf eine verringerte Zellzahl im Sproßmeristem zurückführen ließ. Im Gegensatz dazu stimulierte die künstlich verringerte Cytokinin–Konzentration das Wurzelwachstum. Auch hier war nachweislich die Zellzahl im Meristem verändert: Nur wies das Wurzelmeristem im Gegensatz zum Sproßmeristem eine erhöhte Zellzahl auf.

Cytokinine regulieren Komponenten des Zellzyklus

Durch molekularbiologische Untersuchungen konnte mittlerweile nachgewiesen werden, daß Cytokinine für die Regulation des Zellzyklus entscheidende Enzyme, die **CDKs** (***cyclin–dependent protein kinases***), regulieren. In teilungs–synchronisierten Tabak–Zellkulturen konnten erhöhte Konzentrationen des Cytokinins Zeatin am Ende der S–Phase, der Mitose und der G_1–Phase des Zellzyklus nachgewiesen werden (vgl. Abschnitt 1.3). [265] *CDK*

Schon länger ist bekannt, daß die Expression des Gens für die maßgebliche CDK, **Cdc2** (***cell division control 2***), durch Auxin induziert wird [128]. Diese Auxin–induzierte CDK ist allerdings inaktiv. Inzwischen wurde die Aktivierung einer Cdc25–ähnlichen Phosphatase durch Cytokinin nachgewiesen [305]. Diese Phosphatase aktiviert die Cdc2–Kinase. Damit ist eine mögliche Verbindung zwischen Auxinen und Cytokininen bei der Regulation des Zellzyklus hergestellt. *Cdc2*

Weiterer Hinweis auf die Rolle der Cytokinine bei der Regulation des Zellzyklus ist die von Cytokininen stimulierte Expression des ***CYCD3***–**Gens** [255, 228]. *CYCD3* codiert ein D–Typ Cyclin. Diese Gruppe von Cyclinen spielt in Tieren eine zentrale Rolle bei der Passage der G_1–Phase und der Entscheidung zwischen einer erneuten Zellteilung oder der Differenzierung. Die D–Typ–Cycline *CYCD3*

nehmen damit die Schlüsselstellung bei der Zellproliferation ein. [265]

Das Auxin/Cytokinin–Verhältnis reguliert die Morphogenese in Gewebekulturen

Die Entdeckung, daß das Verhältnis der beiden Phytohormone Auxin und Cytokinin das Entwicklungsschicksal von Geweben bestimmt und nicht deren Absolutmengen, geht auf den Entdecker der Cytokinine, FOLKE SKOOG, zurück. Im Verhältnis zu Cytokininen hohe Auxin–Konzentrationen führen zur Stimulation des Wurzelwachstums, während das umgekehrte Verhältnis das Sproßwachstum fördert. Etwa gleiche Konzentrationen beider Phytohormone führen zum Wachstum undifferenzierten Kallus–Gewebes.

Diese Effekte konnten später auch durch Mutationen der T–DNA von *Agrobacterium tumefaciens* gezeigt werden [2]: Defekte im *tmr*–Lokus (das *ipt*–Gen für die Isopentenyl–Transferase, vgl. Abschnitt 3.4.2) führen zu verringerter Cytokinin–Konzentration und zum Wurzelwachstum anstelle des Kallus. Analog dazu führen Mutationen in den Genen für die Auxin–Synthese (*tms*–Lokus) zur Ausbildung von Sprossen. [83]

3.4.4 Cytokinine haben weitere Funktionen in Pflanzen

Neben ihrer herausragenden Rolle in der Regulation des Zellzyklus beeinflussen die Cytokinine noch eine Reihe anderer Prozesse in der pflanzlichen Entwicklung. Diese Effekte wurden großenteils an transgenen Pflanzen untersucht, die durch Transformation mit dem *ipt*–Gen von *Agrobacterium tumefaciens* eine erhöhte Cytokinin–Produktion aufweisen. Zu diesen Effekten gehören [265]:

- Die Sproßmeristeme dieser Pflanzen produzieren mehr Blätter.
- Die Blätter haben einen höheren Chlorophyll–Gehalt.
- Adventivsprosse können aus Blattadern und –Stielen gebildet werden.
- Die Blattseneszenz wird verzögert.
- Extreme Phänotypen sind verkrüppelt und haben stark verkürzte Internodien.
- Das Wurzelwachstum und die Bewurzelung von Sproßstecklingen ist reduziert.

Cytokinine beeinflussen die Apikaldominanz und fördern das Austreiben von Seitenknospen

.

Cytokinine verzögern die Blattseneszenz

.

Cytokinine fördern die Nährstoff–Mobilisierung

.

Cytokinine fördern die Chloroplasten–Entwicklung

.

3.4.5 Die Signaltransduktion der Cytokinine ähnelt den bakteriellen Zweikomponenten–Systemen

.

Der Cytokinin–Rezeptor ähnelt bakteriellen Sensor–His–Kinasen

.

Cytokinine induzieren die Expression von *response regulator*–Genen

.

CONCEPT CHECK 3.4

- ✓ Cytokinine sind Derivate des Adenins, an deren C6–Atom eine vom Isoprenoid abstammende Seitenkette hängt.
- ✓ Die wichtigste Funktion und gleichzeitig Testkriterium im Bioassay ist die Förderung der Zellteilung durch Regulation des Zellzyklus.
- ✓ Weitere wichtige Funktionen sind die Verzögerung der Seneszenz von Blättern, die Nährstoff–Mobilisation und die Förderung der Chloroplasten–Entwicklung.

3.5 Abscisinsäure

Während die drei bisher besprochenen Phytohormone, Auxine, Gibberelline und Cytokinine, als grundsätzlich fördernd zusammengefaßt werden können, wirken die beiden folgenden, Abscisinsäure und Ethylen, in vieler Hinsicht hemmend auf die pflanzliche Entwicklung oder fördern spezifisch mit der Seneszenz zusammenhängende Prozesse.

Die Abscisinsäure (*abscisic acid*, ABA) reguliert wichtige Aspekte der pflanzlichen Entwicklung, z.B. die Aufrechterhaltung der Samen– und Knospenruhe. Sie ist aber auch von Bedeutung für einige physiologische Antworten auf veränderte Umweltbedingungen, allen voran das Schließen der Stomata bei Trocken– und Salzstreß.

Der eigentlich namensgebende Prozeß, die Abscission der Früchte der Baumwolle, ist kein direkt durch ABA verursachter Prozeß. Er wird von der durch ABA stimulierte Ethylen–Produktion ausgelöst. Wie wir noch sehen werden, ist das eigentliche Phytohormon des Blatt– und Fruchtfalls eben das Ethylen.

3.5.1 Vorkommen, chemische Konstitution und Nachweis

Die Abscisinsäure ist ein in allen Gefäßpflanzen verbreitetes Phytohormon. Innerhalb der Pflanzen kommt sie in jedem großen Organ vor. Quasi jede Zelle, die Chloro– oder Amyloplasten besitzt, produziert ABA.

Chemisch ist die ABA eine Verbindung aus 15 C–Atomen, die den Enden mancher Carotenoide ähnelt (vgl. Abb. 3.10). Die Carboxylgruppe am C2 legt die *trans*– oder *cis*–Form fest. Fast alle natürlich vorkommende Abscisinsäure liegt in der *cis*–Form vor, und per Konvention steht der Name Abscisinsäure ausschließlich für diese Form.

Enantiomere

Zusätzlich besitzt die ABA noch ein optisch aktives Zentrum am 1′–C–Atom des Ringes. Dieses entscheidet zwischen dem *S*– und *R*–Enantiomer (+ und −). Natürlich kommt nur das *S*–Enantiomer vor. Im Labor synthetisierte ABA ist dagegen ein Racemat mit gleichen Anteilen beider Formen. In Versuchen konnte gezeigt werden, daß nur die *S*–Form die schnellen Reaktionen von ABA auslösen kann. Bei den Langzeit–Antworten gibt es dagegen keinen Unterschied zwischen beiden Formen. Das ist ein Hinweis darauf, daß an der Perzeption des ABA–Signals mehr als ein Rezeptor beteiligt ist (vgl. Abschnitt 3.5.4).

✎ **Enantiomer** *enantiomer* optisches Isomer; durch ein optisch aktives C–Atom verursachte Existenz zweier Isomere, die sich zueinander wie Spiegelbilder verhalten. Enantiomere weisen im biologischen Kontext wegen der räumlichen Dimension der Enzym–Substrat–Wechselwirkung häufig unterschiedliche Aktivitäten auf.

Zum Nachweis der Abscisinsäure wurden zahlreiche verschiedene Bioassays verwendet, u.a. die Hemmung des Koleoptilwachstums und der Keimung oder

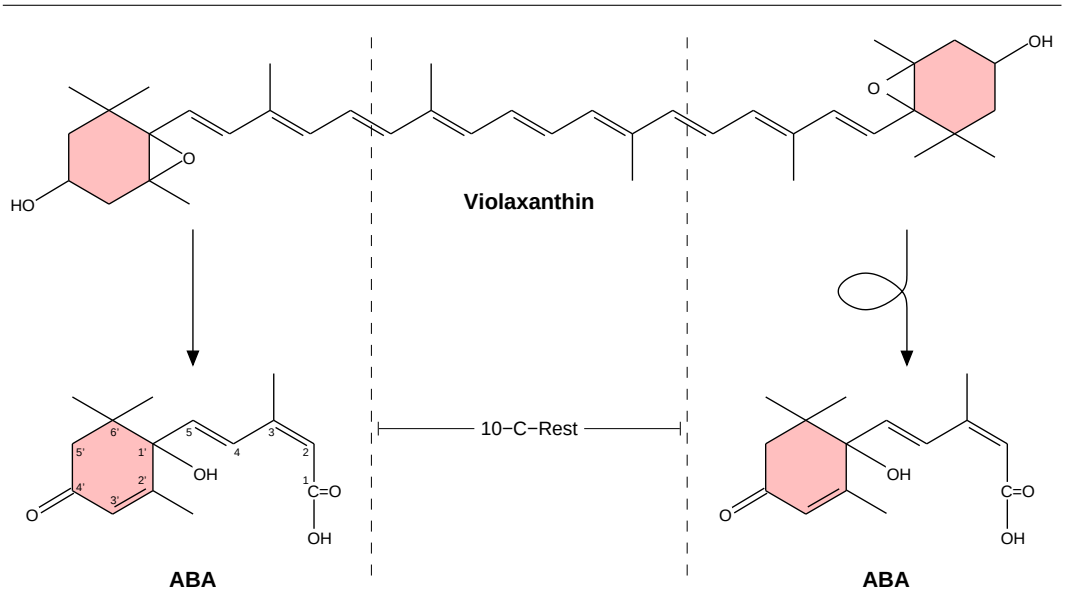


Abb. 3.10: Biosynthese von Abscisinsäure (ABA) durch oxidative Spaltung von Violaxanthin. Der Übersichtlichkeit wegen wurden die Zwischenschritte zwischen Violaxanthin und ABA nicht angegeben. Nach [109]

die Förderung des Schließens der Stomata. Inzwischen werden physikalische Techniken wie Gaschromatographie und HPLC aufgrund ihrer extremen Empfindlichkeit und Zuverlässigkeit genutzt. Auch Immunoassays kommen wegen ihrer hohen Empfindlichkeit und Spezifität zum Einsatz. [265]

3.5.2 Biosynthese, Metabolismus und Transport

Wie bei allen anderen Hormonen hängt die Antwort der Pflanze auf die Abscisinsäure stark von deren Konzentration im Gewebe und der Empfindlichkeit des Gewebes für das Hormon ab. Biosynthese, Katabolismus, Kompartimentierung und Transport tragen alle ihren Beitrag zur Konzentration des aktiven Hormons im Gewebe während eines bestimmten Stadiums der Entwicklung bei. [265]

Die Biosynthese von ABA läuft über die Xanthophylle

vgl. Abb. 3.10

Metabolismus

.

ABA wird in den Leitbündeln transportiert

- Transport aus den Wurzeln in die Blätter über das Xylem

- Transport aus den Blättern in die Wurzel über das Phloem

3.5.3 Physiologische Funktionen der ABA

Die Prozesse, an deren Regulation die Abscisinsäure direkt und entscheidend beteiligt ist, sind die Initiierung und Aufrechterhaltung der Samen– und Knospenruhe und die Antwort von Pflanzen auf Streß, insbesondere Wasserstreß. Darüber hinaus beeinflußt die ABA viele weitere physiologische Vorgänge, hier maßgeblich als Antagonist, zusammen mit den weiteren Phytohormonen Auxin, Cytokinin, Gibberellin, Ethylen und den Brassinosteroiden. [265]

Die Samenentwicklung läuft in drei Phasen ab

Die Samenentwicklung läßt sich in drei Phasen einteilen, die alle ungefähr gleich lange dauern und nacheinander ablaufen [265]:

1. Die erste Phase ist durch Zellteilungen und Gewebedifferenzierung charakterisiert. Die Zygote durchläuft die Embryogenese und das Endosperm teilt sich.

2. In der zweiten Phase setzen sich die Zellteilungen fort und Speicherstoffe akkumulieren.

3. In der Schlußphase wird der Embryo tolerant gegenüber Austrocknung. Der Keimling dehydriert und verliert dabei bis zu 90% seines Wassers. In der Folge kommt der Stoffwechsel zum Erliegen. Der Keimling tritt in eine Ruhephase ein. Im Gegensatz zu sich in Samenruhe (Dormanz) befindenden Keimlingen keimen ruhende Samen bei Bewässerung aus.

Das Ergebnis der Samenentwicklung ist ein Same, der Wochen oder Jahre bis zur Auskeimung ruhen kann und mit allen nötigen Nährstoffen für die Keimung ausgestattet ist.

Die Konzentration an ABA in Samen variiert während der Embryogenese in definierter Weise: Zu Beginn ist sie sehr niedrig, erreicht ihr Maximum etwa auf der Hälfte der Samenentwicklung und fällt von hier langsam, aber stetig wieder ab.

ABA spielt eine herausragende Rolle in der Samenentwicklung

In sich entwickelnden Samen ist ABA wesentlich die Erlangung der Austrocknungsresistenz verantwortlich. In der mittleren bis späten Phase der Samenentwicklung akkumulieren spezifische, größtenteils durch ABA induzierte, mRNAs, die die sogenannten **late–embryogenesis–abundant (LEA) Proteine** codieren.

LEA Proteine

Des weiteren ist ABA vermutlich auch an der Akkumulation der Speicherstoffe in den Samen während der mittleren bis späten Phase ihrer Entwicklung beteiligt. Darüber hinaus sorgt die Abscisinsäure auch dafür, daß die Samen in ihrer Ruhephase bleiben, bis die Umweltbedingungen für die Auskeimung ideal sind.

Dormanz wird vermutlich durch die Samenschale oder durch den Embryo erzwungen

.

Dormanz wird durch das Verhältnis von ABA zu GA bestimmt

Die Induktion und Aufrechterhaltung der Samenruhe ist ein weiteres Beispiel dafür, daß nicht die Absolutkonzentrationen, sondern vielmehr das Verhältnis antagonistisch wirkender Faktoren entscheidend ist. Das konnte in einem eleganten Versuch mit den ersten identifizierten ABA–Mangelmutanten von *Arabidopsis* gezeigt werden [142]: Keimlinge einer Gibberellin–Mangelmutante, die in Abwesenheit von Gibberellinen nicht auskeimen konnten, wurden auf sogenannte **Revertanten** untersucht. Die isolierten und untersuchten Revertanten stellten sich als Mutanten der ABA–Biosynthese heraus.

Revertante

✎ **Revertante** *revertant* Mutante, die nicht mehr den Phänotyp der ursprünglichen Defektmutation aufweist. Ursache ist eine Rückmutation des betreffenden Gens.

ABA vermittelt das Schließen der Stomata als Reaktion auf Wasserstreß

.

ABA fördert die Blattseneszenz

.

3.5.4 Signaltransduktion

CONCEPT CHECK 3.5

- ✓ Abscisinsäure (ABA) ist maßgeblich an der Samen– und Knospenruhe sowie an der Antwort auf Wasserstreß beteiligt.
- ✓ Die Biosynthese von ABA geht vom Isopren aus und läuft über die Xanthophylle. Sie findet quasi in jeder Zelle statt, die über Chloro– oder Amyloplasten verfügt.
- ✓ Die ABA–Konzentration im Gewebe schwankt stark in Abhängigkeit von Entwicklungsstadium und Umwelteinflüssen.
- ✓ ABA übt sowohl kurz– als auch langfristige Kontrolle über die pflanzliche Entwicklung aus.

3.6 Ethylen

Ethylen (C_2H_4) ist das chemisch einfachste Phytohormon. Seine Entdeckung reicht bis in das 19. Jahrhundert zurück: Das zu dieser Zeit verwendete Leuchtgas (Stadtgas) enthielt Ethylen. Durch undichte Stellen in den Leitungen konnte es in kleinen Mengen austreten und zeigte charakteristische Wirkungen auf Pflanzen (vorzeitige Seneszenz und Laubfall). Als aktives Prinzip des Leuchtgases wurde Ethylen 1901 von dem russischen Studenten DIMITRY NELJUBOV identifiziert. [241]

Als dann gut dreißig Jahre später gezeigt werden konnte, daß Pflanzen selbst Ethylen produzieren, war seine Stellung als Phytohormon begründet. Unter anderem wegen der zunächst nicht verfügbaren Untersuchungsmöglichkeiten und der allgemeinen Annahme, daß die Effekte von Ethylen letztlich durch Auxin vermittelt würden, begann die Erforschung des Ethylens als wichtiges Phytohormon erst mit der Einführung der Gaschromatographie 1959. [33]

3.6.1 Die "triple response" ist das klassische Nachweisverfahren für Ethylen

Etiolierte Erbsenkeimlinge zeigen eine charakteristische Reaktion schon auf Spuren von Ethylen, die als **"triple response"** in die Literatur eingegangen ist. Diese drei Merkmale sind: *triple response*

1. die Reduktion des Längenwachstums,
2. das Anschwellen der Sprosse im subapikalen Bereich und
3. der Verlust des geotropen Reaktionsvermögens

Früher wurde die "triple response" als Nachweis für Ethylen verwendet. Mit der Einführung der Gaschromatographie war das nicht mehr notwendig. Trotzdem behielt diese typische Reaktion ihre Bedeutung: im Mutanten–Screening. [241]

Zwar beeinflußt Ethylen viele Prozesse während Wachstum und Entwicklung der Pflanzen, aber die meisten lassen sich nur sehr schwer für die Suche nach Mutanten verwenden. Ganz anders die "triple response": Die Keimlinge können bequem in Petrischalen angezogen werden und die Antwort ist so eindeutig, daß Mutanten auf einen Blick aussortiert werden können.

Auf diese Weise konnten zwei Klassen von Ethylen–Mutanten gefunden werden: (i) Mutationen, die Pflanzen Ethylen–insensitiv machen und (ii) Mutationen, die zu einer konstitutiven "triple response" führen. [241]

Auch wenn mittlerweile mit großer Wahrscheinlichkeit alle lebensfähigen "loss–of–function"–Mutationen gefunden wurden, ist die "triple response" immer noch Gegenstand weiterer Mutanten–Screens durch Verfeinerung der Screening–Kriterien. So ist es z.B. möglich, nach Veränderung nur einer der drei Antworten zu suchen. [241]

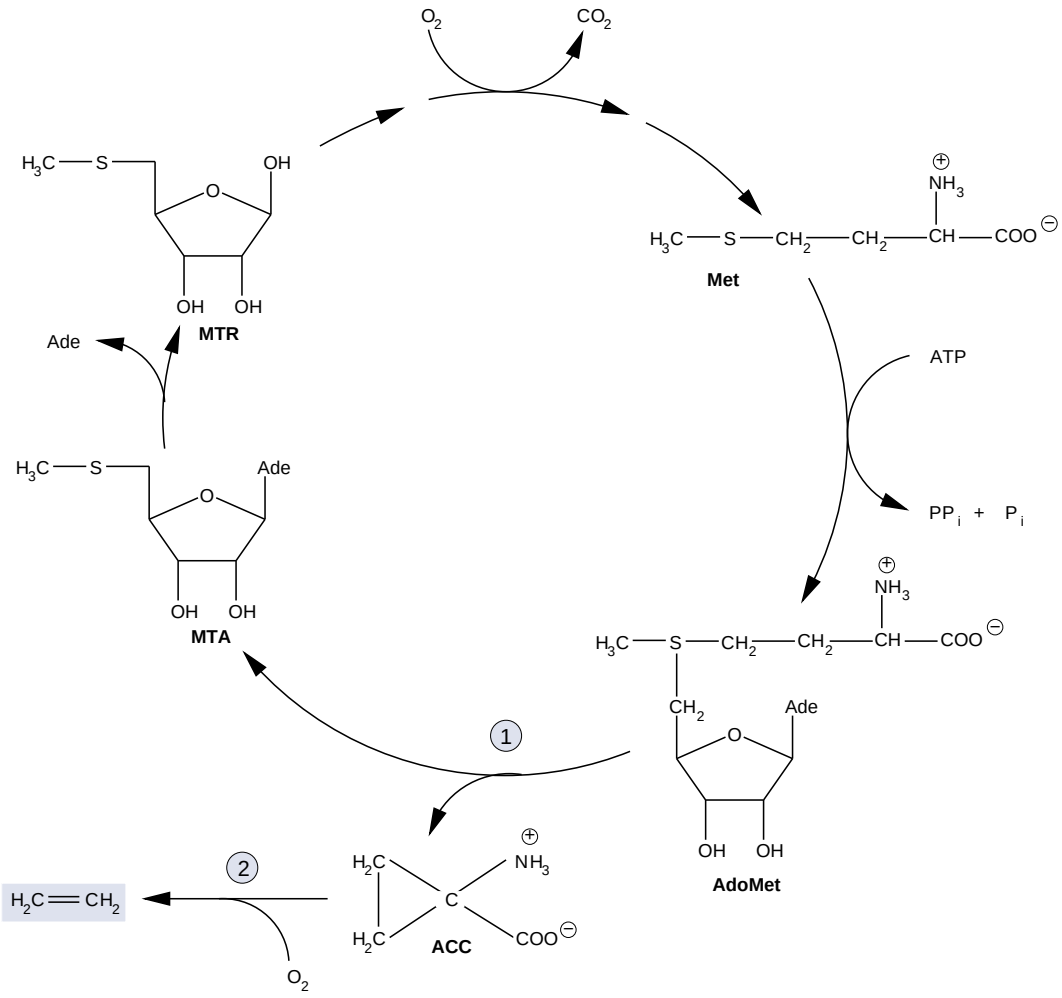


Abb. 3.11: Methionin–Zyklus (Yang–Zyklus) und Biosynthese von Ethylen am Beispiel des Apfels (*Malus sylvestris*). Es bedeuten: Met = Methionin, AdoMet = S–Adenosylmethionin, ACC = 1–Amino–cyclopropan–1–carboxylsäure, MTA = Methylthioadenosin, Ade = Adenin, MTR = Methylthioribosid. Die Zahlen in Kreisen stehen für Schlüssel–Enzyme der Ethylen–Synthese: 1 = ACC–Synthase, 2 = ACC–Oxidase. Nach [109], verändert.

3.6.2 Biosynthese

Quasi alle Teile höherer Pflanzen sind dazu befähigt, Ethylen zu synthetisieren. Die Rate tatsächlich produzierten Ethylens hängt allerdings stark vom Gewebetyp und dessen Entwicklungsstadium ab. Allgemein weisen meristematische Regionen die höchste Ethylen–Syntheseraten auf. [265]

Die Ethylenproduktion wird deutlich erhöht während der Fruchtreifung, des Blattfalls und der Seneszenz von Blüten. Ebenso kann jede Art von Verwundungen sowie physiologische Streßfaktoren wie Überflutung, Frost, Erkrankungen, Temperatur und Trockenheit eine erhöhte Ethylenkonzentration nach sich ziehen. [265]

Zwei Schlüsselenzyme regulieren die Ethylen–Biosynthese

Die Ethylen–Biosynthese wurde durch eine Reihe eleganter Studien, maßgeblich von Yang und Mitarbeitern, aufgedeckt [297, 132]. Der Ausgangspunkt ist die Aminosäure Methionin (Met). Aus diesem Grund heißt der der Synthese zugrundeliegende Zyklus auch Methionin– oder nach seinem maßgeblichen Entdecker Yang–Zyklus (vgl. Abb. 3.11).

Das Methionin wird in einem ersten Schritt von der AdoMet–Synthetase zu S–Adenosylmethionin (AdoMet) umgesetzt. AdoMet dient als Intermediat für eine ganze Reihe von Biosynthesen einschließlich der der Polyamine. Der erste für die Ethylen–Synthese charakteristische Schritt ist die Umwandlung des AdoMet zur **1–Aminocyclopropan–1–carboxylsäure (ACC)** durch das Enzym **ACC–Synthase (ACS)**. Dieser Schritt ist gleichzeitig ratenlimitierend für die gesamte Synthese. Das kann dadurch gezeigt werden, daß die Zugabe von ACC zu Keimlingen die charakteristische "triple response" auslösen kann, da die ACC sofort zu Ethylen umgesetzt wird.

ACC–Synthase (ACS)

Der letzte Schritt der Biosynthese des Ethylens ist letztlich die Oxidation des ACC zum Ethylen durch die **ACC–Oxidase (ACO)**. Dieses Enzym hat wahrscheinlich eine regulierende Fuinktion in der Ethylen–Biosynthese, besonders bei hohen Ethylen–Konzentrationen [241].

ACC–Oxidase (ACO)

Die Ethylen–Biosynthese wird durch eine Reihe anderer Faktoren moduliert

Zu den identifizierten Faktoren, die einen Einfluß auf die Synthese von Ethylen in einem bestimmten Gewebe haben, gehören die Phytohormone Auxin, Cytokinin, die Brassinosteroide und Ethylen selbst. Andere Faktoren sind Ozon, Kupfer, mechanische Reize, Pathogene und Verwundungen. [241]

Es gibt spezifische Hemmstoffe der Ethylensynthese und –Wirkung

Zwei prominente Hemmstoffe der Ethylen–Biosynthese sind das **Aminoethoxy–vinylglycin (AVG)** und die **Aminooxyessigsäure (AOA)**. Beide blokkieren die ACC–Synthase. Sie sind allgemein als Hemmer von Enzymen bekannt, die als Cofaktor Pyridoxalphosphat nutzen. Ein weiterer Hemmstoff der Synthese von Ethylen ist das Kobalt–Ion (Co^{2+}). Es blockiert die Umwandlung des ACC zum Ethylen durch die ACC–Oxidase. [265]

Die meisten Effekte des Ethylens können aber auch durch spezifische Inhibitoren der Ethylenwirkung gehemmt werden. Sehr spezifisch in ihrer Wirkung sind **Silberionen** (Ag^+), die in Form von Silbernitrat ($AgNO_3$) oder Silberthiosulfat [$Ag(S_2O_3)_2^{3-}$, STS] eingesetzt werden. Ihre Wirkung kann durch kein anderes Metallion ersetzt werden. [265]

Auch CO_2 kann in sehr hoher Konzentration (5–10%) hemmend auf viele Effekte des Ethylens wirken. Das wird insbesondere bei der Lagerung von Früchten

genutzt, zumal CO_2 im Gegensatz zu Ag^+ ungiftig und einfach zu handhaben ist. Die extrem hohen notwendigen Konzentrationen von CO_2 sprechen allerdings dagegen, daß es ein natürlicher Inhibitor der Ethylenwirkung ist. [265]

3.6.3 Physiologische Funktionen des Ethylens

Ethylen wurde zwar ursprünglich wegen seiner Wirkung auf Keimlinge und das Reifen von Früchten entdeckt. Es ist jedoch an einer ganzen Reihe weiterer physiologischer Vorgänge in Pflanzen beteiligt. Dazu gehören u.a. die Keimung, Zellstreckung, Zelldifferenzierung, Blüte, Seneszenz und die Abscission von Organen. [265]

Ethylen fördert die Reifung klimakterischer Früchte

Quelle: Zoglauer [310]

- Förderung der Fruchtreifung
- Förderung der Organseneszenz
- Förderung der Abscision
- Hemmung des Längen– und Förderung des Dichenwachstums (Zellen, Sproßachsen)
- Blühinduktion bei Bromeliaceae
- Bildung ♀ Blüten anstelle ♂ Blüten bei Cucurbidaceae (Geschlechtsumwandlung)
- Förderung der Wurzelhaaarbildung
- Hemmung des Auxin–Transportes
- Vermittlung von Streßwirkungen ("Streßhormon") (z.B. verstärktes Dickenwachstum von Achsen, Adventivwurzelbildung, Synthese von Enzymen der Pathogenabwehr u.a.)

Fruchtreifung

- Unterscheidung klimakterische/nichtklimakterische Früchte
  - **klimakterische Früchte**
    - Vertreter: Apfel, Birne, Banane, Tomate, Avocado, ...
    - **autokatalytische Ethylen–Bildung**

      $$C_2H_4^{\uparrow\uparrow} \longrightarrow \text{Atmung}^{\uparrow\uparrow}$$
  - **nichtklimakterische Früchte**
    - Vertreter: Citrusfrüchte, Erdbeeren, Aprikosen, Kirschen, ...
    - Applikation von Ethylen fördert die Atmung
    - aber: *keine* autokatalytische Ethylen–Bildung
    - *keine* Förderung der Fruchtreifung

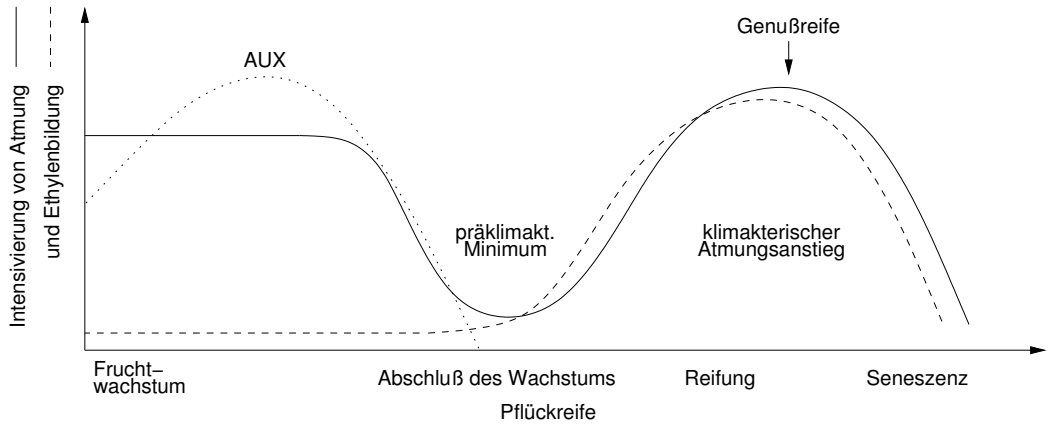


Abb. 3.12: Fruchtreifung einer klimakterischen Frucht am Beispiel des Apfels.

Ethylen in der Lagerung von Obst, Gemüse, Schnittblumen

- Ethylen fördert Reifung, Atmung, Seneszenz

  → Hemmung der Ethylenbildung und ggf. der Atmung erforderlich

  - Möglichkeiten des Eingreifens vgl. Tab. 3.2, S. 129

  – CA–Lagerung

  - CA — *controlled atmosphere*
  - $[O_2]\downarrow$, $[CO_2]\uparrow$, Temperatur ↓, Luftfeuchte 100%

  – gentechnische Veränderungen von Pflanzen mit dem Ziel, die Fruchtreifung oder Teilprozesse zu verzögern

  - Übertragung eines SAM–Hydrolase–Gens

    und/oder

Tab. 3.2: Möglichkeiten der Hemmung der Ethylen–Bildung und der Atmung bei der Lagerung von Obst, Gemüse und Schnittblumen.

Maßnahme	Wirkung
Temperatur ↓ $(-1 \cdots +5°C)$	↓ alle Prozesse
$[O_2]$ ↓	↓ Ethylen–Biosynthese, Ethylen–Wirkung
$[CO_2]$ ↑ (5–10%)	↓ Atmung, Etylen–Wirkung
Vakuum	beschleunigte Diffusion von Ethylen aus dem Gewebe
Hemmstoffe der Ethylen–Biosynthese (AVG) oder –Wirkung (Ag^{2+})	↓ alle Prozesse
Entfernen von Ethylen aus der Lageratmosphäre	↓ alle Prozesse

* eines Polygalacturonase–Antisense–Gens (Tomate, Erdbeere)

  und/oder
* eines ACC–Desaminase–Gens

  oder
* ACC–Synthase–Antisense–Gens

3.6.4 Signaltransduktion

.

.

Ethylen zeigt ausgeprägten cross–talk mit den Signaltransduktionswegen anderer Phytohormone

Ethylen agiert als Regulator des Wachstums und in der Antwort auf biotische und abiotische Faktoren. Es beeinflußt beispielsweise die Effekte vieler anderer Phytohormone und fungiert hier als "second messenger". In der Vergangenheit hat das zu Mißverständnissen bezüglich der Rolle des Ethylens und seiner primären Effekte geführt. [241]

Es wäre falsch, Ethylen nur als nachgeschaltetes Element der Signaltransduktionsketten anderer Phytohormone zu sehen. In vielen Fällen ist Ethylen ein gleichwertiger Partner. Die physiologischen Antworten sind hier das Resultat komplizierter Wechselwirkung zwischen den verschiedenen Signaltransduktionswegen. [241]

Besonders deutlich wird dieser Aspekt beim Zusammenspiel von Ethylen, Jasmonsäure (JA) und Salicylsäure (SA) bei der Pathogenabwehr. Durch das gemeinsame Wirken dieser drei Signalstoffe ist es der Pflanze möglich, durch sorgfältige Regulation der Signalmoleküle mit einer genau abgestimmten Verteidigungsantwort auf das bestimmte Pathogen zu reagieren. [241]

CONCEPT CHECK	3.6
✓	

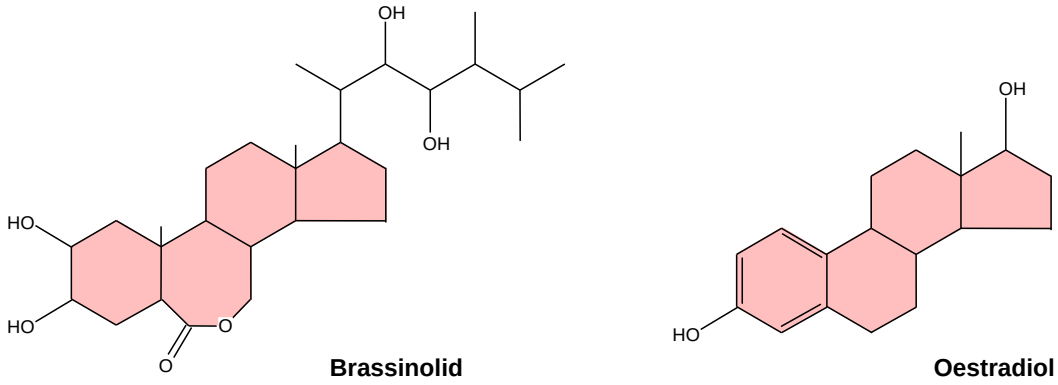


Abb. 3.13: Strukturformeln der Steroidhormone Brassinolid und Oestradiol. Das Brassinolid (BL) ist das erste in Pflanzen identifizierte Steroidhormon. Es weist deutliche strukturelle Ähnlichkeiten zu tierischen Steroidhormonen auf. Hier ist als Vergleich das Sexualsteroidhormon Oestradiol gezeigt.

3.7 Brassinosteroide

Quelle: Heß [109], S. 367ff.

BOX 3.2: ***Zusammenfassung — Brassinosteroide***

Chemische Konstitution

- Steranderivat

Biosynthese

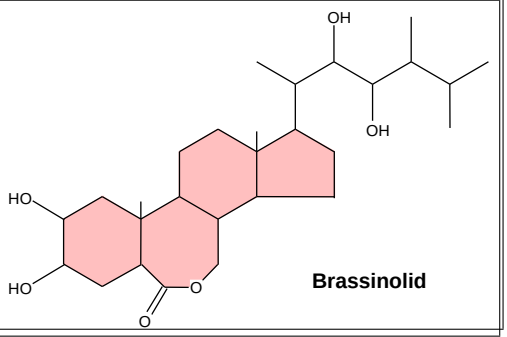
- noch nicht in allen Details bekannt

Physiologische Funktionen

- Förderung des Sproßwachstums
- Förderung der Synthese von Ethylen
- Hemmung der Entwicklung und des Wachstums von Wurzeln

Wichtige Vertreter

- BR_1



CONCEPT CHECK 3.7

✓

3.8 Jasmonsäure

Jasmonate spielen eine Schlüsselrolle in der Gen– und Stoffwechselregulation, bei der Verteidigung gegen Pathogene, bei Verwundungen, in der Reproduktion und möglicherweise bei der Kommunikation zwischen Pflanzen [161]. Von zentraler Bedeutung sind die Jasmonate in der Antwort auf Verwundung und der Verteidigung gegen Pathogenangriffe.

Quelle: Heß [109], S. 367ff.

BOX 3.3: ***Zusammenfassung — Jasmonsäure***

Chemische Konstitution

- Fettsäure

Biosynthese

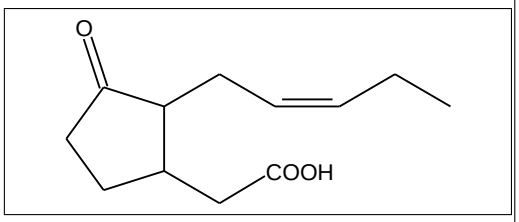
- aus Linolensäure durch oxidativen Abbau

Physiologische Funktionen

- Streßabwehr
- zentrale Rolle in der Wundantwort[a] [153]

Wichtige Vertreter

- JA, MeJA



[a] "the central role for jasmonic acid in plant responses to wounding is well established"

CONCEPT CHECK 3.8

✓

3.9 Salicylsäure

Obwohl eine ganze Reihe von Effekten der Salicylsäure (SA) und ihrer Derivate auf Pflanzen nachgewiesen werden konnte, scheinen nur wenige davon physiologische Relevanz zu besitzen. Hierher gehören die Regulation der Thermogenese u.a. beim Aronstab sowie die Rolle der SA in der pflanzlichen Pathogenabwehr. [30]

Quelle: Heß [109], S. 367ff.

BOX 3.4: ***Zusammenfassung — Salicylsäure***

Chemische Konstitution

- Phenolcarbonsäure

Biosynthese

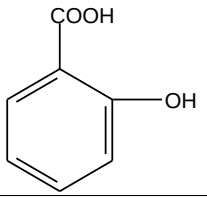
- von Phenylalanin über Zimtsäure und Benzoesäure

Physiologische Funktionen

- Resistenz gegen Pathogene

Wichtige Vertreter

- SA, MeSA



CONCEPT CHECK 3.9

✓

3.10 Systemin

Polypeptidhormone sind schon lange als wichtige Regulatoren in Tieren und bei der Hefe bekannt. Ihre Erforschung begann mit der Entdeckung des Insulins 1922. Die Entdeckung von Polypeptiden als wichtige Signale in der pflanzlichen Abwehr, dem Wachstum und der Entwicklung ist dagegen eine Neuerung des letzten Jahrzehnts. [235]

Vielleicht das bekannteste, jedenfalls das erste in Pflanzen entdeckte Polypeptid–Hormon ist das Systemin der Tomaten. Es wurde während der Suche nach dem systemischen Wundsignal entdeckt, das die Expression von Verteidigungsgenen in Tomatenblättern als Antwort auf Insektenfraß oder andere mechanische Verwundung auslöst [211].

Allerdings sind die Systemine nicht die einzigen pflanzlichen Polypeptidhormone: Mittlerweile wurden in anderen Pflanzen noch eine Reihe weiterer solcher Hormone identifiziert, die unterschiedliche Wirkungen auf Wachstum, Entwicklung und Differenzierung zeigen. [235]

Quelle: Heß [109], S. 367ff.

BOX 3.5: ***Zusammenfassung — Systemin***

Chemische Konstitution

- Polypeptid (18 AS)

Biosynthese

- aus Prosystemin

Physiologische Funktionen

- systemische Abwehr [109]

Primärstruktur

Ala–Val–Gln–Ser–Lys–Pro–Pro–Ser–Lys–Arg–Asp–Pro–Pro–Lys–Met–Gln–Thr–Asp–COO^-

A V Q S K P P S K R D P P K M Q T D

CONCEPT CHECK **3.10**

✓

BOX 3.6: ***Hintergründe — Florigen: Das hypothetische Blühhormon***

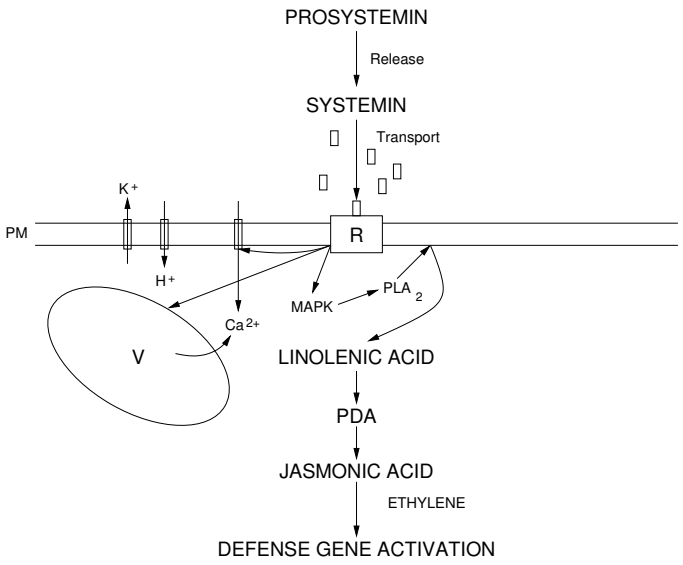


Abb.3.14: A current model for the systemic signaling pathway for defensive genes in tomato plants that are activated by herbivore attacks (wounding). The interaction of systemin with its membrane receptor initiates intracellular ervents that activate a PLA_2. The phospholipase releases LA from membranes, the production of JA, and the activation of defensive genes. From Ryan [233]

Zusammenfassung und Wiederholung

Phytohormone allgemein

- Phytohormone sind niedermolekulare Substanzen, die Wachstum und Entwicklung beeinflussen und schon in geringsten Konzentrationen wirksam sind (Jacob et al.).
- Phytohormone zeichnen sich durch begrenzten Informationsgehalt, geringe Wirkungsspezifität und multiple Wirkung aus (Jacob et al.).
- Auxine, Gibberelline und Cytokinine sind hauptsächlich an Wachstum, Aufbau und Fortpflanzung beteiligt.
- Abscisinsäure und Ethylen treten im Zusammenhang mit Reifung, Abbau und Alterung auf.
- Voraussetzung für die Wirkung von Hormonen ist die Existenz von Rezeptoren am Wirkort. Dieses Phänomen wird auch Kompetenz genannt.
- Hormone lösen Signaltransduktions–Ketten aus, an deren Ende meist die Modifikation der Genexpression steht.
- Phytohormone können schnelle und langsame Reaktionen auslösen. Beiden liegen letztlich dieselben molekularen Prozesse (Signaltransduktion, Variation der Genexpression und Enzymaktivität) zugrunde.
- Die physiologische Wirksamkeit der Phytohormone hängt von einer Reihe von Faktoren ab, u.a. Hormonkonzentration, Sensitivität des Zielgewebes und Wechselwirkungen mit anderen Faktoren und Signaltransduktionswegen.

Auxine

- Auxin ist ein Indol–Derivat mit Verwandtschaft zur Aminosäure Tryptophan. Seine prominenteste Eigenschaft ist die Förderung der Zellstreckung.
- Die klassiche Nachweismethode ist der Avena–Krümmungstest, der auf dem Auxin–induzierten differentiellen Wachstum beruht. Moderne Nachweistechniken sind Massenspektrometrie und RIA/ELISA sowie immunologische Techniken.
- Auxin kann sowohl über Tryptophan als auch über einen Trp–unabhängigen Biosyntheseweg synthetisiert werden.
- Der polare Auxintransport ist schwerkraftunabhängig und benötigt Stoffwechselenergie. Er ist der dem differentiellen Wachstum zugrundeliegende Mechanismus.
- Auxin spielt eine wichtige Rolle bei Photo– und Gravitropismus.
- Weitere Effekte von Auxin auf die Entwicklung sind die Förderung der Apikaldominanz, die Bildung von Seiten– und Adventivwurzeln, Verzögerung des Blattfalls, Förderung der Fruchtentwicklung und Induktion der Xylembildung.
- Im Auxin–Signalweg spielen die Induktion früher und später Gene sowie die Proteindegradation über Ubiquitinierung eine wichtige Rolle.

Gibberelline

- Gibberelline sind Diterpene, die vom Geranylgeranyl–Diphosphat (GGPP) ausgehend in drei Etappen in den Chloroplasten, dem ER und dem Cytosol synthetisiert werden.

- Zu ihren physiologischen Funktionen gehört die Förderung der Zellteilung in den Rippenmeristemen (z.B. Förderung des Schossens), der Zellteilung in den interkalaren Meristemen, der Samenkeimung, des Austriebs von Ruheknospen (Ersatz von Licht– und/oder Kältereizen, in Wechselwirkung mit ABA) und der Entwicklung samenloser Früchte (Parthenokarpie).
- Weiterhin induzieren sie die Synthese hydrolytischer Enzyme im Samen (z.B. α–Amylase in den Aleuronzellen von Getreidekaryopsen).

Cytokinine

- Cytokinine sind Derivate des Adenins, an deren C6–Atom eine vom Isoprenoid abstammende Seitenkette hängt.
- Die wichtigste Funktion und gleichzeitig Testkriterium im Bioassay ist die Förderung der Zellteilung durch Regulation des Zellzyklus.
- Weitere wichtige Funktionen sind die Verzögerung der Seneszenz von Blättern, die Nährstoff–Mobilisation und die Förderung der Chloroplasten–Entwicklung.

Abscisinsäure

- Abscisinsäure (ABA) ist maßgeblich an der Samen– und Knospenruhe sowie an der Antwort auf Wasserstreß beteiligt.
- Die Biosynthese von ABA geht vom Isopren aus und läuft über die Xanthophylle. Sie findet quasi in jeder Zelle statt, die über Chloro– oder Amyloplasten verfügt.
- Die ABA–Konzentration im Gewebe schwankt stark in Abhängigkeit von Entwicklungsstadium und Umwelteinflüssen.
- ABA übt sowohl kurz– als auch langfristige Kontrolle über die pflanzliche Entwicklung aus.

Ethylen

- Ethylen ist das chemisch einfachste Phytohormon, ein Alken.
- Ethylen wirkt wie ABA überwiegend hemmend bzw. fördernd auf Alterungsprozesse.
- Wichtige physiologische Funktionen des Ethylens sind die Förderung der Fruchtreifung, Organseneszenz und Abscision, die Hemmung des Längen– und Förderung des Dickenwachstums bei Zellen und Sproßachsen, Förderung der Wurzelhaarbildung und Hemmung des Auxin–Transportes.
- Ethylen spielt eine Rolle bei der Vermittlung von Streßwirkungen.

Brassinosteroide

- Brassinoide sind die pflanzlichen Steroidhormone.

Jasmonsäure

- Die Jasmonsäure ist eine Fettsäure, die durch oxidativen Abbau aus Linolensäure synthetisiert wird.
- Wichtige physiologische Funktionen der Jasmonsäure sind die Streßabwehr und eine zentrale Rolle in der Wundantwort.

Salicylsäure

-

Systemin

-

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel3.html

Fragen

1. Nennen Sie die wichtigsten Gruppen der Phytohormone und je einen Vertreter, geben Sie an, von welchen biochemischen Grundbausteinen sie abgeleitet sind, geben Sie für jede Gruppe eine charakteristische Wirkung an!

2. Erläutern Sie drei Fälle, in denen das Verhältnis verschiedener Phytohormone ausschlaggebend für die Auswahl des Entwicklungsprogrammes ist!

3. Erläutern Sie die autokatalytische Wirkung des Ethylens bei der Fruchtreifung und die hormonelle Grundlage der Apikaldominanz!

4. Erläutern Sie die korrelative Beziehung zwischen der Samenanlage und dem Fruchtfleisch beim Wachstum und bei der Abscission von Früchten!

5. Erläutern Sie stichpunktartig den basipetalen Auxintransport und die Modulation des Streckungswachstums durch Auxin bei der Koleoptile der Gräser!

6. Erläutern Sie die Wirkungen von Cytokininen, Auxinen und Abscisinsäure auf die Entwicklung der Seitenknospen in einer Sproßachse!

7. Erläutern Sie die Wirkung von Phytohormonverhältnissen auf die Wurzel–Sproß–Korrelation und bei der *in vitro*–Morphogenese in Kallusgewebe!

8. Wie wirken Phytohormonverhältnisse auf die Geschlechtsausprägung der Blüten verschiedener zwittriger Pflanzen, welche Veränderungen im Phytohormonstatus ergeben sich bei Streßeinwirkung und bei der Induktion der Dormanz?

9. Erläuten Sie die Voraussetzungen, die erfüllt sein müssen, um einen Wirksstoff als Hormon zu bezeichnen!

10. Stellen Sie experimentelle Befunde vor, die eine Beteiligung von Phytohormonen bei der Blühinduktion beweisen!

Cytokinine

1. Wo und in welcher Form kommen Cytokinine auch in Tieren vor?

Auxin: The Growth Hormone

1. What is a bioassay and how did bioassays lead to the discovery of auxin?

2. Where are auxins synthesized in the plant, and what role do they play in leaf vascular development?

3. Diagram the pathways of auxin biosynthesis in plantsand bacteria. How do these pathways differ? Which is the most common pathway in plants?

4. Discuss the relationship between IAA conjugation andIAA oxidation.

5. What are the main features of the chemisosmotic modelfor polar auxin transport? Which components of the model have been identified in plants? What is the evidence in support of the model?

6. What are some inhibitors of polar transport, and how are they thought to work? What compounds might act as endogenous inhibitors of polar transport in plants?

7. Discuss the role of polar auxin transport in overall plant development. (Hint: Include a discussion of embryogenesis as discussed in Chapter 16, p. 364).

8. What is the acid growth hypothesis of auxin action, and what is the evidence that supports it?

9. Compare and contrast the acivation hypothesis vs. the synthesis hypothesis for auxin-induced proton extrusion.

10. What is the Cholodny-Went model for phototropism and gravitropism? What evidence supports the model in both cases?

11. What structure or structures act as gravity receptors in plant cells? Where are these structures located in shoots and roots?

12. Discuss the cellular pathways and molecular mechanisms of auxin movement in root tips during gravitropism. Which components of the pathway seem to be able to respond to gravity?

13. Discuss the evidence for the role of auxin in the following physiological phenomena: apical dominance, lateral and adventitious roots, leaf abscission, floral bid development, fruit development, and vascular differentiation.

14. What is ABP1? Which auxin responses does it seem to regulate?

15. What are the five major classes of early auxin-responsive genes?

16. Diagram and discuss the current model for the role of the AUX/IAA gene family in regulating the early auxin-responsive genes.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Gibberellins: Regulators of Plant Height

1. How were gibberellins discovered? Give several examples of the effects of gibberellins on plant development. Have any of these responses been used commercially?

2. What are the common chemical features of gibberellins, and to what general class of compounds are they related? What is the first commited step for gibberellin biosynthesis?

3. Evaluate the following statement: "Gibberellin biosynthesis occurs entirely within plastids."

4. Are all gibberellins biologically active? (Cite the evidence for your answer from studies with peas.)

5. What reactions cause gibberellin inactivation? In what cellular compartment do they occur?

6. What conclusion has been inferred from the fact that the enzymes GA 3-oxidase and GA 20-oxidase are specifically localized in young, actively growing shoot tissues?

7. Discuss experimental results that indicate that gibberellin biosynthesis can be regulated by light, photoperiood, and temperature.

8. Evaluate the following statement: "The pathways for auxin and gibberellin biosynthesis and metabolism are entirely independent of each other."

9. What is the lag period for gibberellin-induced growth in deep-water rice, and how does it compare with that for auxin-induced growth in coleoptiles? Are the mechanisms of cell elongation the same for the two hormones?

10. What effects has GA been shown to have on the cell cycle of rosette plants

and intercalary meristems of deepwater rice? How might GA be working at the molecular level?

11. What three classes of gibberellin response mutants have been identified?

12. Evaluate the following statement: "Mutations at different sites in the same GA regulatory protein always produce the same phenotype."

13. Evaluate the following statement: "The effect of gibberellin on gene expression is analogous to a double negative in English grammar." (Cite specific genetic and molecular evidence for your answer.) What role does the SPINDLY gene play in gibberellin action?

14. Discuss the structure and function of cereal aleurone layers. What role does gibberellin play in aleurone physiology?

15. What is the evidence that gibberellin stimulates alpha-amylase gene expression as well as alpha amylase secretion? What signal transduction pathways have been implicated in this process? (Cite specific evidence.)

16. Drawing on data from studies on growth and enzyme synthesis, diagram and discuss an overall model for gibberellin action in barley aleurone cells.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Cytokinins: Regulators of Cell Division

1. What role did serendipity play in the discovery of cytokinin?

2. Which plant diseases are associated with cytokinin overproduction? What are the major symptoms of these diseases?

3. Compare the plant and microbial pathways of cytokinin biosynthesis. What are the naturally occurring cytokinins in plants?

4. Which enzyme catalyzes the first step in cytokinin biosynthesis? What is known about the gene(s) encoding this enzyme?

5. Where is cytokinin synthesized in plants?

6. Compare the long distance transport of cytokinins with that of auxins and gibberellins.

7. Evaluate the following statement: "Genetic studies have revealed a lack of cross-talk between the root and shoot regarding cytokinin responses and metabolism."

8. What has been learned about the role of cytokinin in plant development from the overexpression of cytokinin oxidase?

9. Cite evidence that cytokinins stimulate cell division by affecting a specific step in the cell cycle. Which gene has been implicated?

10. Name and discuss at least five developmental processes regulated by cytokinins.

11. To investigate the role of cytokinins in senescence, tobacco plants were transformed with the ipt gene driven by a senescence-specific promoter. What was the result? Why was it necessary to use a senescence-specific promoter in these experiments?

12. Discuss the significance of the auxin/cytokinin ratio in plant tissue culture and crown gall tumor morphology.

13. Compare and contrast the simple vs. phosphorelay types of two-component systems in bacteria and plants, respectively. Which genes encode components of the cytokinin two component system, and how were they discovered?

14. Diagram and discuss the current model for the signal transduction cascade during cytokinin-regulated gene expression and responses. Which component moves from the cytoplasm to the nucleus?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Ethylene: The Gaseous Hormone

1. The study of what developmental phenomena led to the discovery of ethylene?

2. What is the function of the Yang Cycle during ethylene biosynthesis? Is energy required? If so, for what steps?

3. What two key enzymes are rate-limiting for ethylene biosynthesis, and what reactions do they catalyze?

4. Which intermediate of ethylene biosynthesis builds up in roots during flooding, and why? What is the physiological consequence of this build-up?

5. For the two enzymes indicated in questions #2, discuss their regulation by environmental factors.

6. How is ethylene biosynthesis promoted by other hormones, such as auxin and cytokinin?

7. What are some specific inhibitors of ethylene biosynthesis and ethylene action, and how do they work?

8. Evaluate the following statement: "Exposure to high levels of carbon dioxide would probably inhibit ripening in apples, but not in grapes."

9. What are the symptoms of the "triple response" in peas and *Arabidopsis*? In what way are microtubules involved?

10. Discuss five physiological responses regulated by ethylene.

11. Discuss the interaction of auxin and ethylene during leaf abscission.

12. Discuss the domain structures of the five known ethylene receptor proteins. To what general class of receptors do they belong? What is the role of copper?

13. Explain why a missense mutation at the ethylene binding site of only one of the five ethylene receptors gives a dominant negative phenotype, while disruptions in the regulatory domains of three or more of the ethylene receptors results in a constitutive ethylene response.

14. What are the implications of the ctr1 and ein2 mutations for the ethylene signal transduction pathway?

15. How have epistatic studies helped to elucidate the mechanism of ethylene action?

16. Diagram and discuss the current model for the ethylene signal transduction pathway.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Abscisic Acid: A Seed Maturation and Anti-Stress Signal

1. How did abscisic acid get its name? Does the name accurately reflect the hormone's physiological role in plants?

2. Describe the pathway for ABA biosynthesis. In which organelle is the pathway located?

3. Evaluate the following statement: "The level of ABA in plant tissues remains constant under a variety of environmental conditions."

4. How might the pH of the xylem sap regulate the uptake of ABA in leaf mesophyll cells, thus helping the leaf to adapt to water stress?

5. What is the role of ABA during embryogenesis?

6. Discuss various types of seed dormancy. What three environmental factors can often effect a release from seed dormancy?

7. What is the evidence that the ABA:GA ratio controls certain types of seed dormancy?

8. Vivipary is a natural feature of many mangrove species, such as Bruguiera, Ceriops, Kandelia, and Rhizophora. Based on work with viviparous mutants of maize and *Arabidopsis*, speculate on the physiological mechanism of naturally occurring vivipary.

9. Discuss how ABA affects the root:shoot ratio under well-watered versus dehydrating conditions. How is ethylene involved in this response?

10. Evaluate the following statement: "The ABA receptor in guard cells has been localized on the plasma membrane." Cite evidence to support your answer.

11. What is the evidence that calcium plays an important role as a second messenger during ABA-induced closure of stomatal guard cells? What further insights about calcium levels have been gained by expressing the calcium indicator protein yellow cameleon in guard cells? Where does the calcium come from?

12. Discuss the roles of the membrane potential, ion channels, and the plasma membrane proton pump in bringing about stomatal closure in response to ABA. Which occurs first, cation efflux or anion efflux?

13. What additional second messengers have been implicated in ABA-induced calcium oscillations in guard cells?

14. Discuss the roles of protein kinases and protein phosphatases in the ABA response.

15. What is the likely basis of the ABA antagonism of gibberellin-induced α-amylase in barley aleurone layers?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Allgemein

Hooykaas P, Hall M, Libbenga K, (Hg.) (1999) Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones (New Comprehensive Biochemistry), Elsevier

Lake J, Woodward FI, Quick WP (2002) Long–distance CO_2 signalling in plants. J Exp Bot **53**:183–193

Léon J, Rojo E, Sánchez-Serrano J (2001) Wound signalling in plants. J Exp Bot **52**(354):1–9

Li L, Li C, Howe GA (2001) Genetic Analysis of Wound Signaling in Tomato. Evidence for a Dual Role of Jasmonic Acid in Defence and Female Fertility. Plant Physiol **127**:1414–1417

Ryan CA (2000) The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. Biochim Biophys Acta **1477**:112–121

Auxine

Bartel B (1997) Auxin biosynthesis. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:51–66

Kepinski S, Leyser O (2002) Ubiquitination and Auxin Signaling: A Degrading Story. Plant Cell **14**(90001):S81–95

Normanly J (1997) Auxin metabolism. Physiol Plant **100**:431–442

Gibberelline

Hedden P, Kamiya Y (1997) Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:431–460

Lange T (1998) The molecular biology of gibberellin synthesis. Planta **204**:409–419

Cytokinine

Haberer G, Kieber JJ (2002) Cytokinins. New Insights into a Classic Phytohormone. Plant Physiol **128**(2):354–362

Hutchison CE, Kieber JJ (2002) Cytokinin Signaling in Arabidopsis. Plant Cell **14**(90001):S47–59

Mok DW, Mok MC (2001) Cytokinin Metabolism and Action. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **52**(1):89–118

Abscisinsäure

Cutler AJ, Krochko JE (1999) Formation and breakdown of ABA. Trends Plant Sci **4**(12):472–478

Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD (2002) Abscisic Acid Signaling in Seeds and Seedlings. Plant Cell **14**(Suppl.):S15–S45

Giraudat J (1995) Abscisic acid signaling. Curr Opin Cell Biol **7**:232–238

Leung J, Giraudat J (1998) Abscisic acid signal transduction. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **49**:199–222

Ethylen

Kende H (1993) Ethylene Biosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **44**(1):283–307

Schaller GE, Kieber JJ (2002) Ethylene, in C Somerville, E Meyerowitz, (Hg.) The Arabidopsis Book, American Society of Plant Biologists, Rockville

Wang KLC, Li H, Ecker JR (2002) Ethylene Biosynthesis and Signaling Networks. Plant Cell **14**(90001):S131–151

Brassinosteroide

Clouse SD, Sasse JM (1998) Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **49**:427–451

Yokota T (1997) The structure, biosynthesis and function of brassinosteroids. Trends Plant Sci **2**:137–143

Jasmonsäure

Creelman A, Mullet JE (1997) Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:355–381

Liechti R, Farmer EE (2002) The Jasmonate Pathway. Science **296**:1649–1650

Turner JG, Ellis C, Devoto A (2002) The Jasmonate Signal Pathway. Plant Cell **14**(90001):S153–164

Salicylsäure

Durner J, Shah J, Klessig DF (1997) Salicylic acid and disease resistance in plants. Trends Plant Sci **7**:266–274

Pierpoint WS (1994) Salicylic acid. Adv Bot Res **20**:163–235

Systemin

Pearce G, D. S, Johnson S, Ryan C (1991) A polypeptide from tomato leaves induces wound–inducible inhibitor proteins. Science **253**:895–898

Ryan CA (2000) The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. Biochim Biophys Acta **1477**:112–121

Schaller A, Ryan CA (1996) Systemin—A polypeptide signal in plants. Bioessays **18**:27–33

Polyamine

Kumar A, Altabella T, Taylor MA, Tiburcio AF (1997) Recent advances in polyamine research. Trends Plant Sci **2**:124–130

Tiburcio AF, Altabella T, Borrell A, Masgrau C (1997) Polyamine metabolism and its regulation. Physiol Plantarum **100**:664–674

Von der Einzelzelle zur Pflanze

4

The secrets that engage me—that sweep me away—are generally secrets of inheritance: how the pear seed becomes a pear tree, for instance, rather than a polar bear.

Cynthia Ozick (1989)

4.1 Organisationstyp Embryophyta

4.2 Zellteilung, Differenzierung

4.3 Organogenese und Wachstum von Organen

Blabla

Mini–Glossar

antiklin (engl./neudt. *antiklinal*)

basipetal

Chimären (engl. *chimeras*) intraapicale Heterohistonten, Pflanzen mit verschiedenartigen Geweben innerhalb des Apex (der Sproßspitze)

Determination ...

Differenzierung ...

Hemmfeld–Theorie ...

Kompetenz ...

periklin (engl./neudt. *periklinal*)

Photomorphogenese (gr. $\varphi\omega\tau\acute{o}\varsigma$, Licht, $\mu o\rho\varphi\acute{\eta}$, Gestalt, $\gamma\acute{\varepsilon}\nu\varepsilon\sigma\iota\varsigma$, Entstehung) Entwicklung der Pflanze im Licht

Phytomer ...

Polarität ...

Skotomorphogenese (gr. $\sigma\kappa\acute{o}\tau o\varsigma$, Finsternis, $\mu o\rho\varphi\acute{\eta}$, Gestalt, $\gamma\acute{\varepsilon}\nu\varepsilon\sigma\iota\varsigma$, Entstehung) Entwicklung (der Pflanze) im Dunkeln

- Was ist Entwicklung?
  - vgl. Abb. 4.1, S. 147
  - Wachstum
    - irreversible Größenveränderung und Volumenzunahme
  - Entwicklung
    - Betrachtung des Sporophyten
    - Gametophyt wird meist ausgeklammert

4.1 Organisationstyp Embryophyta

4.1.1 Vergleich der Generationswechsel

- **isospore Farne**
  - homopolarer Embryo
  - sekundäre Homorrhizie

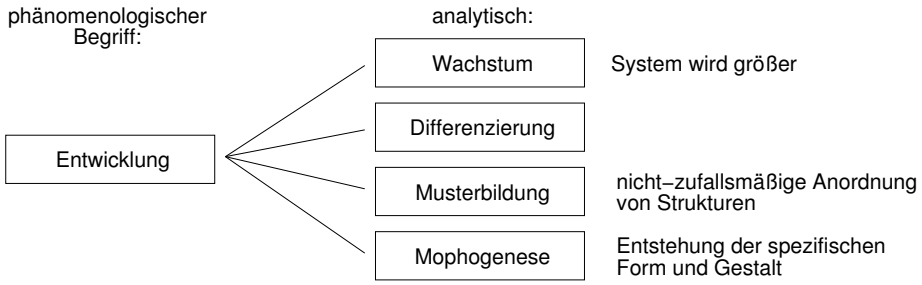


Abb. 4.1: Der Begriff "Entwicklung" und seine Untergliederung. Nach Schopfer und Brennicke [246]

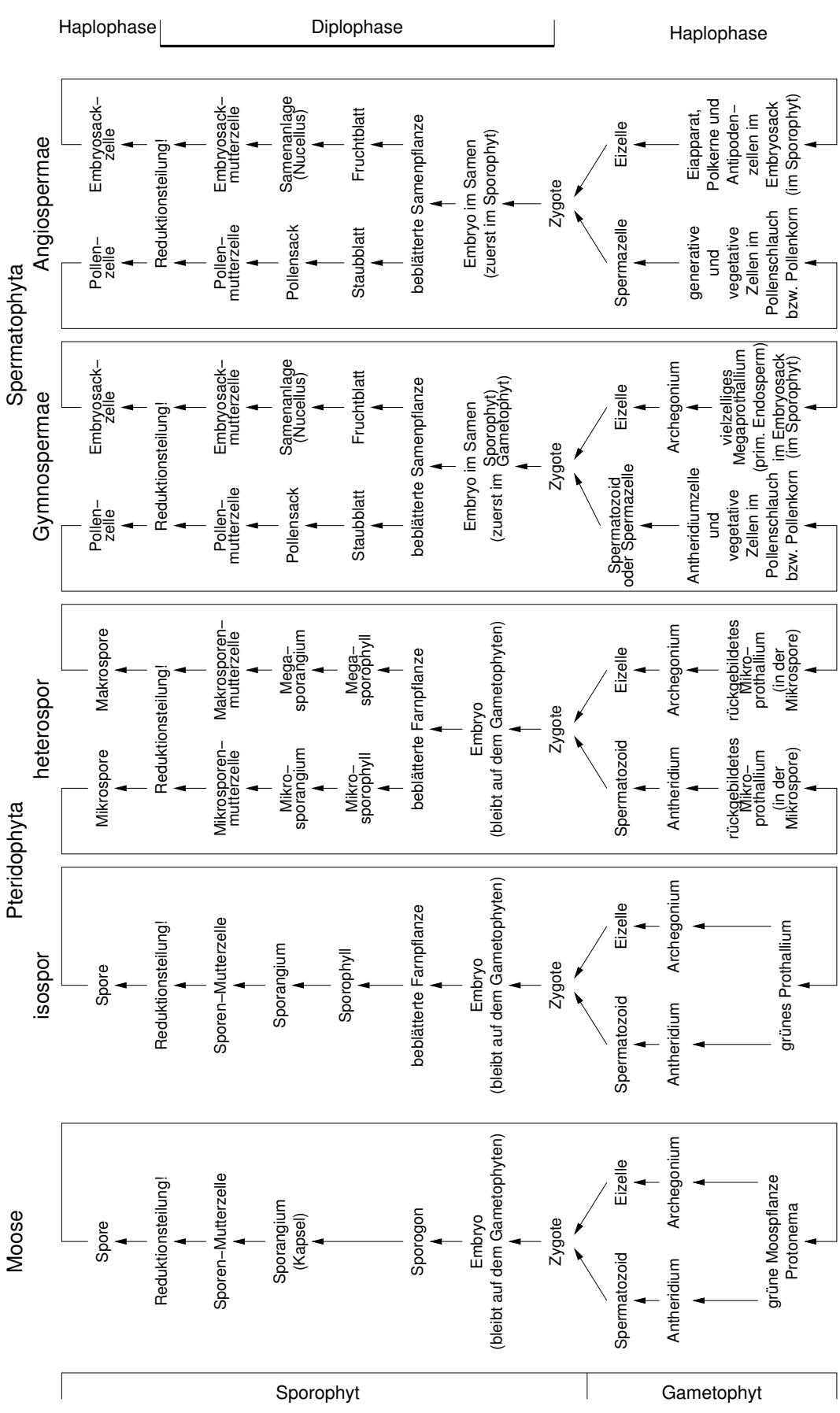


Abb. 4.2: Vergleich des Generations– und Kernphasenwechsels bei Embryophyta. Homologe Entwicklungsphasen, Fortpflanzungszellen und –organe stehen jeweils auf gleicher Höhe. Nach Sitte et al. [252]

    - Wurzeln entstehen sekundär durch das Sproßmeristem
    - keine eigentliche Keimwurzel

- **heterospore Farne**
  - geschlechtlich getrennte Gametophyten
    - Selbstbefruchtung unterbunden (Problem bei isosporen Farnen)
- **Gymnospermen**
  - Endosperm
    - haploid
    - eigentlich Gametophytengewebe
  - langer Generationswechsel
    - Beispiel: Kiefer (2 a)
- **Angiospermen**
  - kein Generationswechsel länger als 1 a
    - schnellster: *Arabidopsis* (6 Wochen)
  - Endosperm
    - nur nach erfolgter (doppelter) Befruchtung angelegt
    - triploid

4.1.2 Embryonalentwicklung

- Untersuchungsobjekte
  - *Arabidopsis* (Ackerschmalwand) [Brassicaceae] Bild?
- Endosperm
  1. **triploides Endosperm**
     - bei *Ricinus*
     - gut entwickeltes triploides Endosperm
     - Endosperm wird mobilisiert
       - Aufnahme der Nährstoffe durch den Embryo *nur* diffusiv
         → *keine* Verbindung des Embryos mit dem Endosperm
       - mobilisierte Stoffe: Zucker–Monomeren
       - Fette nur im lebenden Endosperm
  2. **Perisperm**
     - bei *Piper nigrum*
     - stammt vom Nucellus ab
     - diploid

3. **Speicherung im Embryo**
   - bei *Vicia faba*
   - Speicher–Kotyledonen
   - Vertreter: Fabaceae, Asteraceae
   - speichernde Achse beispielsweise bei Paranüssen

- Meristeme
  - Sproß–Meristem = Plumula–Meristem
  - Wurzel–Meristem = Radicula–Meristem

4.1.3 Bau des Sporophyten

- modularer Aufbau
  - "**Phytomer**"
    - Blatt, Knoten, Internodium, Knospe
  - bei Gymnospermen nicht immer alle Teile
    - Internodien können fehlen

- Besonderheiten der Embryonalentwicklung bei Gymnospermen
  - Teilungs–/Spaltungs–Polyembryonie
    - 4 Embryonen
    - 1 setzt sich durch
      - "der am besten ernährte"
    - nicht bei allen Gymnospermen
      - Vertreter: Kiefern, Fichten
    - Verhältnis von Embryo zu Suspensor ca. 1:100

CONCEPT CHECK	4.1
✓	

4.2 Zellteilung, Differenzierung

- embryonale/meristematische Zellen
  - teilungsbereit
- adulte/differenzierte Zellen

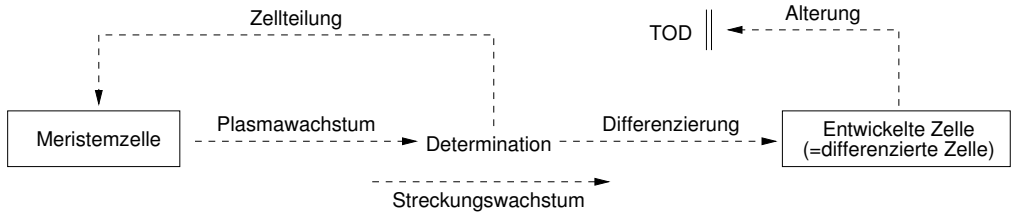


Abb. 4.3: Lebenszyklus einer Zelle

  - nicht mehr teilungsbereit
  - funktionell spezialisiert

- Umdifferenzierungen sind möglich, Remeristematisierung ist möglich
- Unterscheidung embryonale — meristematische Zellen
  - in der Literatur Begriffe weitestgehend synonym gebraucht
  - Unterscheidung hier von ZOGLAUER
  - embryonale Zellen
    * Zellen eines Embryos
    * machen in der Regel Embryonalentwicklung
  - meristematische Zellen
    * determiniert
    * bilden Meristeme

4.2.1 Typen mitotischer Zellteilungen

- **proliferative Zellteilung**
  - beide Tochterzellen behalten denselben "embryonalen" Differenzierungszustand wie ihre Mutterzelle
  - Beispiele:
    * Wachstumszentrum eines Meristems
    * Tumorzellen
- **quantale Zellteilung**
  - eine der Tochterzellen verläßt den Zellzyklus und erfährt eine Differenzierung, die mit der G_0–Phase beginnt

    → Entstehung von Dauergeweben
- **äquale Zellteilung**
  - Teilung in (annähernd) gleiche Tochterzellen mit gleichem Differenzierungszustand

→ proliferative Zellteilungen sind naturgemäß äqual

- **inäquale Zellteilung**
  - die Tochterzellen unterscheiden sich physiologisch, meist auch morphologisch (aber nie genetisch!)
    * Ungleichverteilung von Cytoplasma, Organellen
  - die kleinere Zelle bildet häufig ein Meristemoid

4.2.2 Determination und Differenzierung

- die **Differenzierung** (="Zellentwicklung") ist der grundlegende Entwicklungsprozeß
- die **Determination** ist der entscheidende Steuer– und Regelprozeß der Individualentwicklung
  - Festlegung der Differenzierungsrichtung jeder Zelle
- für das Einschlagen jeder Differenzierungsrichtung sind unterschiedliche Protein–, insbesondere Enzymausstattungen notwendig
- Determination
  - Prozesse, die festlegen, welche Auswahl aus der Anzahl der genetischen Informationen in der Zelle getroffen wird
    → differentielle Genaktivierung, Transkriptionskontrolle
  - kann programmiert sein (endogen gesteuerte Genexpressionsprogramme) oder durch verschiedene äußere Faktoren hervorgerufen werden (Nachbarzellen, Hormone, Faktoren der äußeren Umwelt)
  - Festlegung der Kompetenz für Faktoren (z.B. Hormone, Licht)
  - auch noch spät in der Differenzierung möglich
    * Differenzierung ein mehrstufiger, zeitabhängiger Prozeß
- Determination durch Hormone: z.B. Auxin/Cytokinin–Gradient
  - viel Auxin → Wurzelmeristem
  - viel Cytokinin → Sproßmeristem
  - viel Auxin + Cytokinin → proliferative Zellteilungen
- manche Determinationen sind sehr stabil
  - Beispiele: Sproß– und Wurzelmeristeme
- andere sind reversibel (Dedifferenzierung)

  - Beispiel: Epidermiszellen
    (bei Verletzung der Pflanze, in Gewebekultur → Auxin/Cytokinin–Verhältnis steuert...)

- **Kompetenz**
  - Reaktionsfähigkeit (z.B. einer Zelle) gegenüber einem bestimmten Signal
  - hängt von Gen(aktivitäts)mustern der Zelle ab
    * den in der Zelle ausgeprägten "Antwortstrukturen" (Pigmente, Rezeptoren, Signalketten, ...)
    * den durch die Signalwirkung regulierbaren Strukturen
  - Beispiel
    * eine Zelle, der lichtabsorbierende Pigmente fehlen, kann nicht auf Licht reagieren
    * eine Zelle, der ein bestimmtes Rezeptorprotein fehlt, kann nicht auf ein Hormon reagieren

4.2.3 Steuerung der Zelldifferenzierung

- Stadien der Steuerung der Zelldifferenzierung
  1. Auslösendes (induktives) Signal + Signalwahrnehmung (–perzeption)
  2. Expression von Genen, die die Zellidentität bestimmen (Zellidentitätsgene) regulative Funktion
  3. Expression von Genen, die für die speziellen Funktionen oder Strukturen der differenzierten Zelle erforderlich sind (funktionelle Gene)
  4. Genprodukte entfalten ihre Wirksamkeit und verändern die Zellstruktur, so daß die Zelle im ausdifferenzierten Zustand ihre Funktion erfüllen kann

- Experiment von Ray (1963) mit Tabak–Markzellen
  - viel Auxin → Wurzelbildung
  - viel Cytokinin → Sproßbildung

- Beispiel für programmierte Determinationen: das "Entstehen" von Schließzellen
  - wichtig
    * inäquale Zellteilung vorher festgelegt
    * spätere Zellteilungsebene aus der Lage des Präprophasebandes erkennbar

- morphogenetischer Gradient
  - ∗ verhindert identischen Differenzierungsprozeß in der Nähe
    → **Hemmfeld–Theorie**
- Cytoskelett von entscheidender Bedeutung für die Zellteilung

BOX 4.1: *Hemmfeld–Theorie/Sperrfeld–Theorie*

Aussage Die Zelle verhindert in unmittelbarer Nachbarschaft Entstehung ihr gleichender oder auf ähnliche Weise sich bildender Zellen (sie bildet *Störfelder*)

Folge

- Gebilde halten unter sich bestimmte Abstände ein
- entstehendes Muster nicht so regelmäßig wie bei endonom programmierter Determination[a]
  - Blattepidermis vieler *Monocotyledoneae*

Ursache (Vermutung)

1. Vorliegen von Hemmstoffen in der Umgebung des Hemmzentrums
2. Verarmung von Stoffen in diesem Bereich, die zur Differenzierung notwendig sind

Quelle: Sitte et al. [252]

[a] Determination durch intrazelluläre Faktoren; Gegenteil: *aitionome Determination*, durch außerhalb der Zelle liegende Faktoren

CONCEPT CHECK 4.2

✓

4.3 Organogenese und Wachstum von Organen

4.3.1 Polarität

- Formen der Polarität
  - apikal/basal
  - axiale Symmetrie
- Polarität ist vom Anfang der Entwicklung an dominierend
- Polarität den Organen innewohnend
  - nicht von der Schwerkraft unabhängig
  - bei Ringelung reagiert jedes Teilstück polar
    → Signalfluß im Rindenbereich (polarer Auxintransport)
  - Polarität bis in die einzelne Zelle der Sproßachse

- bereits Eizelle polar
  - Kern einseitig
  - erste Teilung inäqual → polar
  - Position in der Samenanlage legt Polarität fest
    - nicht basal/apikal, sondern Embryo/Suspensor
  - Polarität apikal/basal erst bei Herzformstadium des Embryos
    → Sproß– und Wurzelmeristem
- Modellorganismen
  - Farnsporen
  - Algen–Zygoten (*Fucus* [Braunalge])
- Einflußfaktoren
  - Licht
    - dominierender Faktor in natürlichen Systemen
  - pH–Gradient
  - elektrische Felder
  - Ionengradient
- bei Fehlen von Gradienten zufällige Polarisierung
  - bei *Fucus* z.B. in Richtung der Eintrittsstelle des Spermatozoids
- Etappen
  1. Polarisierung (s.str.) (*polarization*)
     - reversibel
       → Depolarisierung (*depolarization*)
     - Verlagerung von Ca^{2+}–Kanälen
     - Ca^{2+}–Flux
  2. Fixierung (*fixation of polarity*)
  3. Zellteilung (*cell division*)

  - Untersuchung mit spezifischen Hemmstoffen
    (z.B. der Proteinsynthese, Mikrofilamente)
    - Cycloheximid
      - *cycloheximide*
      - Antibiotic which acts as an inhibitor of protein synthesis in eukaryotes but not prokaryotes.[1]

[1] Quelle: http://www.agscientific.com/

        - hemmt Rhizoidbildung, aber nicht die Polarisierung
      - Cytochalasin B
        - A fungal metabolite that acts as a microtubule inhibitor. Also induces cellular DNA Fragmentation.[2]
        - verhindert Stabilisierung

- Polarisierung höherer Pflanzen
  - polarer Ca^{2+}–Strom
  - Verlagerung von Ca^{2+}–Kanälen
  - polare Anordnung des Cytoskeletts, Festlegung der Zellteilungsebene, Wanderung des Kerns
  - polare Verteilung von Membran–/Transportproteinen
  - polarer Auxintransport
    - Frage: Ursache oder Folge der Polarisierung?
    - IAA wird an der Basis der Zelle aktiv exportiert (Carrier–Proteine)
    - ca. 90% werden basipetal transportiert
    - Zusammenfassung
      - Auxintransport sorgt für Polarisierung von Zellen
      - polare Anordnung der Carrier sorgt für polaren Transport
    - Polarität der Carrier
      - vermutlich in der Zellwand verankert
      - Protoplasten nicht polarisiert, Carrier hier frei beweglich

4.3.2 Streckungswachstum

- nur bei Pflanzen, nicht bei Tieren
- sehr effizient
  - wenig Biomasseverbrauch, hohe Zellgröße
- Steckung von Meristemzellen bis zu 1000fach
- sehr schnelles Wachstum
  - Bambus: bis zu 40 cm/d
- besserer Begriff: Volumenwachstum

  → Streckungswachstum ist Volumenausdehnung
- Voraussetzungen für Streckungswachstum

[2] Quelle: http://www.agscientific.com/

1. Lockerung der Wand (wird plastisch verformbar)
2. Wasseraufnahme
3. Regulation/Ausgleich des Turgordruckes (Osmoregulation)
4. Synthese und Einbau von Zelllwandmaterial

- Arten des Wachstums

1. Zellteilungs– und Plamawachstum meristematischer Zellen
2. Streckungswachstum

3. Spitzenwachstum
   - extrem lange Auswüchse von Zellen
   - Beispiele: Pollenschläuche, Wurzelhaare

- mit Zellwandausdehnung wächst gleichzeitig das Plasmalemma und der Tonoplast

  → riesige Syntheseleistungen

- Zellen strecken sich in den Streckungszonen
  - in der Phase des Primärwandstadiums; zeitgleich mit der Differenzierung
  - zeitlich und räumlich eng abgegrenzt
  - Streckungszonen
    * angrenzend an die Meristeme
    * auch um Folgemeristeme
      → sekundäres Dickenwachstum

Zellwand

- vgl. ausführlich in Kap. 5
- vier Gruppen von Molekülen in der Primärwand

1. Cellulose–Mikrofibrillen (Grundgerüst)
2. Hemicellulosen
3. Pektine
4. Strukturproteine
   - Monocotyledonen: 1%, Dicotyledonen: 10%

- Fibrillen selbst nicht dehnbar
  - Dehnung wie Scherengitter

  - Lage der Fibrillen legt Richtung der Dehnbarkeit fest

- Positionierung der Mikrofibrillen
  - durch Cellulose–Synthase–Komplexe
    * sind in der Membran beweglich
    * mit membranständigen Mikrotubuli assoziiert

- Matrix–Substanzen
  - finden ihre Position zwischen den planmäßig angeordneten Mikrofibrillen wahrscheinlich spontan
  - in der Zellwand keine organisierenden Elemente mehr

- Multinetzhypothese der Primärwandstruktur
  - Wandneubildungen immer von innen

- Bedeutung der Mikrotubuli für das Wachstum der Zellen
  - durch Colchizin–Behandlung nachweisbar
    → desorganisierte Cellulose–Mikrofibrillen
  - bei Zellstreckung mit Colchizin Kugelgestalt

4.3.3 Morphogenese aus Meristemen

✎ **Meristem** (gr. *μερίζειν* teilen) *Bildungsgewebe*, Verband teilungsbereiter pflanzlicher Zellen. Meristeme haben charakteristische kleine Zellen, die vom großen Zellkern dominiert werden (→ hohe Syntheseleistung).

- wichtig zum Verständnis des prinzipiellen Aufbaus des Pflanzenkörpers
- Typen von Meristemen
  1. filamentöse Organismen (Algen)
     - einschneidige Scheitelzellen
  2. flächig wachsende Organismen (Moose)
     - zweischneidige Scheitelzelle
       → flächiges Gewebe
       * Prothallien, Moosblättchen
  3. dreidimensionales Wachstum
     - dreischneidige Scheitelzellen
     - Farne, Moosstämmchen
  4. komplexe, vielzellige Meristeme
     - Gruppe von Initialzellen

  - Beispiel: Angiospermen
  - Tunica — Mantelschichten
    * meist zwei
      · zum Teil mehr, bei Gymnospermen nur eine
    * antikline Zellteilungen
      · bei Gymnospermen anti– *und* perikline Zellteilungen
  - Corpus
    * anti– und perikline Zellteilungen

- Scheitelzellen
  - dreischneidig
    * Achse bei Moosen, Farnen, Schachtelhalmen
  - vierschneidig
    * Wurzelspitze bei Farnen
- für eine ausführliche Behandlung vgl. Band 1, Kap. **??**, S. **??**

Sproßmeristem bei Angiospermen

- Aufbau des Angiospermen–Sproßmeristems
  - apikale Initialen in der zentralen Zone
  - periphere Zone
  - Blattprimordien
  - Rippenmeristem
- Schichten des Angiospermen–Sproßmeristems
  - L_1
    * teilt sich nur antiklin
      → flächige Ausbreitung
      · bildet Epidermis
  - L_2
    * teilt sich ab und zu auch periklin Abb.
    * bildet subepidermale Schicht
    * kann mehrlagig sein
    * Bildungen
      · obere Lange des Palisadenparenchyms
      · untere Lage des Schwammparenchyms
      · **generative Zellen**
  - L_3

        * bildet alle voluminösen Gewebe
        * anti– und perikline Zellteilungen
        * Bildungen
            · innerer Bereich des Schwamm– und Palisadenparenchyms
            · **Adventivwurzeln**

- intensivste Teilungen um die zentrale Zone herum
- zentrale Zone
    - "ruhendes Zentrum"
    - Zellzyklus bis >100 h
- Apikalmeristeme sind sehr autonom
    - **Apikale Autonomie** *apical autonomy*
    - hoher Grad an Selbstregulation
    - können völlig autonom eine komplette Pflanze regenerieren
        * einzige Voraussetzung: Heterotrophie
    - Meristeme heterotroph
    - Bedeutung
        * Viruselimination in der Pflanzenzucht durch Meristemkulturen
- Meristemkultur
    - ab Ende der 1950er Jahre
    - möglich durch die hohe Autonomie der Apikalmeristeme
    - wichtig für die Viruselimination bei vegetativer Vermehrung
    - bei generativer Vermehrung meist Viren ausgeschaltet
- Viruselimination in der Pflanzenzucht
    - viele Sorten werden klonal vermehrt
    - pathogene Viren werden von Vermehrung zu Vermehrung meh

      → ausgeprägte Symptome, meist Ertragsminderung
    - Möglichkeiten zum **Virennachweis**
        * traditionell durch Indikator–Pflanzen
            · Indikator–Pflanzen zeigen schnell starke Reaktion auf das Virus
        * immunologische Tests
        * PCR
    - Warum sind die Viren nicht im Meristem?
        * Viren werden durch Blattläuse über das Phloem verteilt

        * Phloem endet weit entfernt vom Apikalmeristem
            · aber: Viren codieren moving–Proteine
          → Entfernung eigentlich kein Hindernis
        * trotzdem: in der Praxis sind Meristeme meist ± virenfrei

- Axillar–Meristeme
  - *axillar meristemes*
  - exakte Reproduktion des Apikalmeristems (primären Meristems)
    * L_1, L_2, L_3 am Aufbau beteiligt

- Anlage der Blätter
  - *leaf initiation*
  - an der Sproßspitze
  - Blattprimordien (*leaf primordium/–a*)
  - Blattstellung
    * artspezifisch
    * exaktes Muster
    * Vermutung: Hemmfeld/Sperrfeld
      · muß stofflicher Natur sein (→ durch Diffusionsbarriere störbar)

- experimentelle Studien am Sproßapex
  - Teilung des Sproßmeristems führt zur Bildung zweier neuer Apikalmeristeme
    → dichotome Verzweigung
    * kommt auch in der Natur vor

- Bau des Blattes
  - L_1 → Epidermis + Anhänge (Haare, Schließzellen)
  - L_2 → Randgebiete der Parenchyme
  - L_3 → innerer Bereich des Schwammparenchyms, Leitgewebe

  → genau festgelegt, welche Schicht was bildet

Sproßmeristem bei Gymnospermen

- Bau
  - apikale Initialgruppe
  - Oberflächenlage
  - periphere Zone (Flankenmeristem)

  - Rippenmeristem

- geringere Organisierung als bei Angiospermen
  - keine klare Schichtung
  - Grobunterteilung Tunica–Corpus möglich

Chimären

✎ **Chimären** (engl. *chimeras*) intraapicale Heterohistonten, Pflanzen mit verschiedenartigen Geweben innerhalb des Apex (der Sproßspitze)

- Chimären–Typen
  - periklinal
    - eine Schicht abweichend
  - sektorial
    - ein Sektor abweichend
  - meriklinal
    - ein Sektor einer Schicht abweichend
- Vorteil
  - morphologisches Schicksal einzelner Zellen gut verfolgbar
  - Gartenbau: Zierpflanzen
- generative Zellen entstehen in der Regel aus der L_2

  → aus Samen entstehen nie chimäre Strukturen

  → Chimären nur vegetativ vermehrbar
- Monocotyledonen

Abb.
  - nur L_1 und L_2 am Blattaufbau beteiligt
  - L_3 nicht immer beteiligt (oft zweifelhaft)

    → Streifenmuster
- Ploidie–Chimären
  - Zellkern und meist auch Zellen größer als normal

    → übernormales Wachstum

    → Verwerfungen der Struktur
- theoretisch inexistente Chimären
  - grüner Blattrand mit weißer Blattfläche

→ L_1 bildet den ganzen Blattrand (würde das Weiß in der Mitte überdecken)

- variegate Pflanzen
  - *variegated plants*
  - *keine* Chimären
  - Beispiele
    - *Tiefenbachia*
    - Araceae
    - *Euphorbia marginata*
      - typisches Chimären–Muster, aber entwicklungsbedingt
    - *Pilea cadieri*
      - *aluminium plant*
      - Luftblasen unter der Epidermis (→ silbriges Schimmern)
- Erzeugung von Chimären (peri–/meriklinale Chimären)
  - mutierte Meristemzellen
    - bei Chlorophyll–Biosynthese viele Gene beteiligt
      → gute Trefferquote bei künstlicher Mutagenese
  - grundsätzlich: immer Einzelzellen betroffen
    → aus Einzelzelle muß eine ganze Pflanze regeneriert werden
- determinante Pflanzen
  - vin vorneherein im Wachstum eingeschränkt
- indeterminante Pflanzen
  - wachsen unbeschränkt weiter
- Bedeutung von Chimären
  - praktisch: Zierwert (*ornamentals*)
  - wissenschaftlich: Untersuchung des Schicksals einzelner Zellen
    - optisch gut unterscheidbar
- Vermehrung der Chimären
  - *propagation of chimeras*
  - nur vegetativ über Axillarmeristeme
    - Schichtung $L_1 \rightarrow L_2 \rightarrow L_3$ bleibt erhalten
    - Entmischung bei Adventivsprossen

Wurzelmeristeme

- *root meristems*
- Pteridophyta
  - drei–/vierschneidige Scheitelzellen
- Gymnospermen
  - keine klare Schichtung
- Angiospermen
  - klare Schichtung
  - geringe Unterschiede zwischen Mono– und Dicotyledonen
- Aufbau des Angiospermen–Wurzelmeristems
  - innerster Bereich immer Ruhezone
  - höchste Teilungsaktivität zu Beginn der Differenzierungszone
  - Seitenwurzeln beginnen immer am Perizykel/Perikambium

CONCEPT CHECK	4.3
✓	

Zusammenfassung und Wiederholung

- Pflanzen vermehren sich generativ und vegetativ. Die Sexualität ist weniger stark fixiert als bei Tieren. Pflanzen haben **keine Keimbahn**.
- Pflanzen sind polar und axial gebaut.
- Pflanzen sind modular aufgebaut. Die "Module" (Phytomere) werden durch Apikalmeristeme gebildet.
- Apikalmeristeme angiospermer Pflanzen sind vielzellig und (im Sproß in drei deutlich abgegrenzte Zonen — L_1, L_2, L_3) **gegliedert**
- Apikalmeristeme des Sprosses haben hohe Autonomie. Isolierte Meristeme können sich zu vollständigen Sprossen/Pflanzen entwickeln.
- Pflanzenzellen sind **totipotent** — aus Einzelzellen können vollständige Pflanzen regeneriert werden (über Adventivsproßbildung und somatische Embryogenese).
- Pflanzliche Morphogenese/Entwicklung ist das Ergebnis der differentiellen Realisierung der genetischen Infomrationen unter mehr oder weniger starker Modifikation durch die Umwelt.

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel4.html

Fragen

1. In what fundamental ways does plant development differ from that of animals?
2. Given that plant species are characterized by a variety of sizes, and that all plants eventually die, what is the true meaning of the term "indeterminate growth"?
3. What are the four main stages of embryogenesis in *Arabidopsis*?
4. What essential features of the mature plant are established during embryogenesis, and at what stage in embryogenesis is each feature determined?
5. Using a diagram, show how the apical-basal organization of tissues in *Arabidopsis* seedlings is derived from earlier embryonic stages.
6. Using a diagram, show how the radial pattern of tissue organization in *Arabidopsis* seedlings is derived from earlier embryonic stages.
7. Based on the phenotypes of their respective mutants, what basic developmental features are controlled by the following genes: GNOM, MONOPTEROS, SHORT ROOT, SCARECROW, HOBBIT, and SHOOTMERISTEMLESS?
8. What is meant by "stereotypic cell division pattern"? Is a stereotypic cell division pattern required for axial and radial patterning? Cite the evidence.
9. What protein does the *Arabidopsis* KNOLLE gene encode, and what is its function in the cell?
10. Evaluate the following statement: "The phenotype of knolle mutants is different from that of ton (fass) mutants, yet the two mutations have the same effect on cytokinesis."

11. What is meant by the term "stem cells"? In what specific tissues are stem cells found?

12. Discuss the structure of the shoot apical meristem.

13. What is a "phytomere," and what is its significance?

14. Describe the three major stages of leaf development.

15. What is meant by "phyllotaxy," and what are the five main types of phyllotaxy found in plants?

16. Describe the four main developmental zones of root tips, and indicate what developmental processes occur in each zone.

17. What is the "quiescent center" and where is it located? What is known about the function of the quiescent center?

18. How does root development in seed plants differ from that in primitive vascular plants, such as ferns?

19. Evaluate the following statement: "In *Arabidopsis*, the entire root is derived from a single set of stem cells."

20. What is meant by the term "totipotent"? Are all plant cells totipotent?

21. Describe the changes that occur during the differentiation of tracheary elements. How would microtubule poisons, such as colchicines, affect this process, and why?

22. Compare and contrast "gain-of-function" mutations versus "loss-of-function" mutations.

23. What are MADS box genes and what is their function?

24. What is the phenotype of the original kn1 mutant of maize? What does the phenotype suggest about the function of the KN1 gene? To what broad family of regulators does the KN1 protein belong? Are such genes found in *Arabidopsis*?

25. What is the primary function of the CLAVATA1 (CLV1) gene, and what type of protein does it encode? Diagram a model for CLV1 action and regulation at the molecular level. What is the nature of the extracellular signal regulating CLV1?

26. Evaluate the following statement, "As in animals, cell lineage plays an important role in determining cell fate during plant development."

27. Discuss the significance of the interaction between the SHOOTMERISTEMLESS (STM) and ASYMMETRIC LEAVES1 (AS1) genes during embryogenesis in Arabiodpsis.

28. Discuss the significance of the interaction between the WUSCHEL (WUS) and CLAVATA3 (CLV3) genes in the shoot apical meristem.

29. What are the three main types of cell-to-cell signaling agents that regulated development in plants? Give an example of each type, and describe the developmental process they regulate.

30. What is the evidence that the gene SHORTROOT generates a mobile signal in the *Arabidopsis* root tip that regulates the expression of the gene SCARECROW in adjacent tissues?

31. Define the term "growth" as applied to plants. How can plant growth be measured?

32. What is meant by a "kinematic" analysis of plant growth? Illustrate the concept using a hypocotyl hook as example.

33. Compare and contrast the concepts of "absolute growth rate" and "relative

elemental growth rate." Which gives a more accurate picture of metabolism, and why?

34. Define the terms "senescence," "programmed cell death," and "apoptosis." Is senescence synonomous with "necrosis" (death)? Explain your answer.

35. Discuss various types of senescence that can occur during plant development.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Marcotrigiano M (1997) Chimeras and Variegation: Patterns of Deceit. HortScience **32**(5):773–784

Bau und Funktion pflanzlicher Zellwände

5

5.1 **Die Zellwand als Kompartiment der Pflanzenzelle**

5.2 **Ontogenese**

5.3 **Aufbau der Zellwand bei höheren Pflanzen**

5.4 **Die Zellwand als Polyelektrolyt und Kationenaustauscher**

5.5 **Mechanische Eigenschaften der Zellwand**

5.6 **Zellwandwachstum**

Die pflanzliche Zellwand ist kein totes Gebilde. Sie ist ein Kompartiment der Pflanzenzelle, von ihrer Variabilität in etwa vergleichbar mit der Vakuole. Sie legt die Form der Zelle fest, ist für die Zellteilung essentiell notwendig.

Neben der mechanischen Stabilisierung erfüllen pflanzliche Zellwände noch zahlreiche andere Aufgaben. Sie sind beteiligt an der Zell–Zell–Kommunikation, dienen sowohl dem Schutz vor Pathogenen als auch der Erkennung potentieller Symbionten. Schließlich dient sie der Pflanze dazu, eigene von fremden Zellen zu unterscheiden.

Diese Vielfalt der Funktionen spiegelt sich in der Variabilität des Aufbaues wieder.

Mini–Glossar

Extensin "Glycoprotein of the plant cell wall, characterized by its high hydroxyproline content. Carbohydrate sidechains are composed of simple galactose residues and oligosaccharides containing 1-4 arabinose residues. Part of a larger class of hydroxyproline-rich glycoproteins. Function uncertain." [http://www.mblab.gla.ac.uk/~julian/dict2.cgi?2269] "can form covalent bonds with other extensin proteins through the amino acid tyrosine. In extensin, the tyrosines are evenly spaced and when they bond with tyrosine on another extensin molecule, the can wrap around other cell wall constituents "knitting" the wall together." [http://sunflower.bio.indiana.edu/~rhangart/courses/b373/lecturenotes/cellwall/cellwall.html]

5.1 Die Zellwand als Kompartiment der Pflanzenzelle

- Zellwand **nicht tot**
  - etwa so variabel wie die Vakuole
  - nicht nur Exkretionsprodukt des Protoplasten
- Zellwand **für die Zellteilung essentiell notwendig**
  - Protoplasten nicht kultivierbar, da nicht teilungsfähig
- Grundfunktion der Eukaryoten–Zellwand
  - Bildung eines porösen und gleichzeitig dehnungsfesten Außenskeletts
  - energetisch günstiger als pulsierende Vakuolen oder dergleichen

5.2 Ontogenese

- Zellfäden bei Grünalgen
  - mehrfach geschichtete Zellwand
  - nur innerste schicht Produkt der jüngsten Tochterzellen
- Phragmoplast
  - bei höheren Pflanzen
  - Ursprung jeder Zellwandentwicklung
  - Zellwandwachstum durch Apposition (Auflagerung)
    - nicht durch Intussuszeption (Zwischenlagerung)

    - ∗ von Phragmoplasten ausgehend
  - Entstehung von Interzellularen
    - ∗ an den T–junctions
    - ∗ Auflösung der Mittellamelle
    - ∗ Zellwand in Interzellularen anders gestaltet (andere Oberfläche)
      → geringere Benetzbarkeit mit Wasser (hydrophobe Schicht)
      → erhöhte Gasaufnahme–Fähigkeit
  - Unterschied Primär– und Sekundärwand
    - ∗ Primärwand noch dehnungsfähig, nicht sekundär verfestigt

- prinzipieller Aufbau der pflanzlichen Primärwand
  - 80% H_2O
  - Cellulose–Mikrofibrillen
    - ∗ Abstand ca. 50 nm
  - Hemicellulosen
    - ∗ meist Xyloglucane, Xylane
    - ∗ bilden oft Rinde auf Fibrillen
    - ∗ sorgen für mechanische Verbindung der Mikrofibrillen

- Bedeutung der Polymerkonformation
  - Fibrillen neigen zur Kristallbildung
    → hochgeordnet, sehr reißfest
  - Xyloglucane, Xylane
    - ∗ einseitige Seitenketten
    - ∗ bandförmige Konformation
    - ∗ können skelettale, kristalline Skelettstrukturen verbinden
    - ∗ Homogalacturonan–Regionen
      - · Ca–bindend
      - · vernetzungsfähig
    - ∗ Gele der pflanzlichen Zellwände technisch bedeutsam
      - · Agarose–Gele
      - · Agar
      - · Pectin
        (aus dem Aerenchym der Citrusfruchtschale und aus Äpfeln)

- wandbildende Polysaccharide mit unterschiedlicher Konformation bei den Eukaryoten
  - skelettale bzw. fibrilläre Polysaccharide

s auf Abb.

        * β–1,4–Glucan (Zellulose)
            · Mannan
            · Xylan
            · Aminoglucan
              (Chitin, Chitinosan)
        * Matrix–Polysaccharide
            · bandförmig
            · z.B. Xylose, Xyloglucan, Polygalacturonsäure
    – Synthesekomplexe am Plasmalemma

- Funktion der Strukturbestandteile der Zellwand
    – Fibrillen
      (aus kristallinen oder helicalen Homopolysacchariden)
        * Dehnungsfestigkeit
        * Polarität des Wachstums
    – interfibrilläre Matrix
      (aus bandförmigen, helicalen oder verzweigten Homo– und Heteropolysacchariden und Glykoproteinen)
        * Dehnungsfestigkeit, Druckübertragung, Ultrafiltration
        * Konvektionshemmung
        * Zell–Zell–Erkennung, Zellaggregation
        * Immobiliisierung und Regulation von apoplastischen oder periplasmatischen Enzymen
        * Ionenaustausch, Ionenspeicherung
        * Regulation von Enzymaktivitäten

- Fibrillen–Synthese
    – vgl. Heß [109]

- skeletale Polysaccharide bei Eukaryoten
    – Cellulose: viele Algen, Moose, Gefäßpflanzen
    – Chitin, β–1,3–Glucan: Ascomyceten, Basidiomyceten, Diatomeen
    – Chitosan: einige Zygomyceten, bestimmte Chlorellen
    – β–1,3–Xylan: Algen (z.B. Caulerpaceae, Brysidaceae)
    – β–1,4–Mannan: Algen (Codiaceae, Dasycladaceae)

- Vielfalt der Zellwandpolysaccharide
    – häufig saure Gruppen in der Matrix

- schematischer Aufbau der Zellwand bei *Saccharomyces cerevisiae*

  - β–1,3/1,6–Glucan
    - mit den Fibrillen assoziiert
  - β–1,3–Glucan
    - säureempfindlich
  - Mannoprotein
  - Matrixkomponenten im allgemeinen leicht hydrolysierbar
  - fibrilläre Komponenten sehr schwer hydrolysierbar

- Wandkomponenten von Chlorella
  -

- Rotalgen
  - Galactane dominieren
    - sowohl D– als auch L–Galactane
  - Matrixkomponente: Agar
    - Agarose
      - regelmäßige, elektroneutrale Gele
      - sehr gut für Gelelektrophorese geeignet
    - Agar
      - besonders weitporige Gele (auch für Proteine durchlässig)
      - Polysaccharide selbst helical verknüpft
    - Thermogele
      - durch H–Brücken gebildet
      - Bsp.: Agarose, Agar
    - meist auch saure Komponenten
      - durch Schwefelsäure–Halbester

5.3 Aufbau der Zellwand bei höheren Pflanzen

5.3.1 Komponenten der Zellwandmatrix bei Angiospermen

- Komponenten der Zellwandmatrix bei Angiospermen
  - Hemicellulose
    a) ± eng mit den Cellulosefibrillen assoziiert
       (a) Xyloglucane, Xylane
    b) ± eng mit Pectinstoffen verknüpft
  - Pectinstoffe

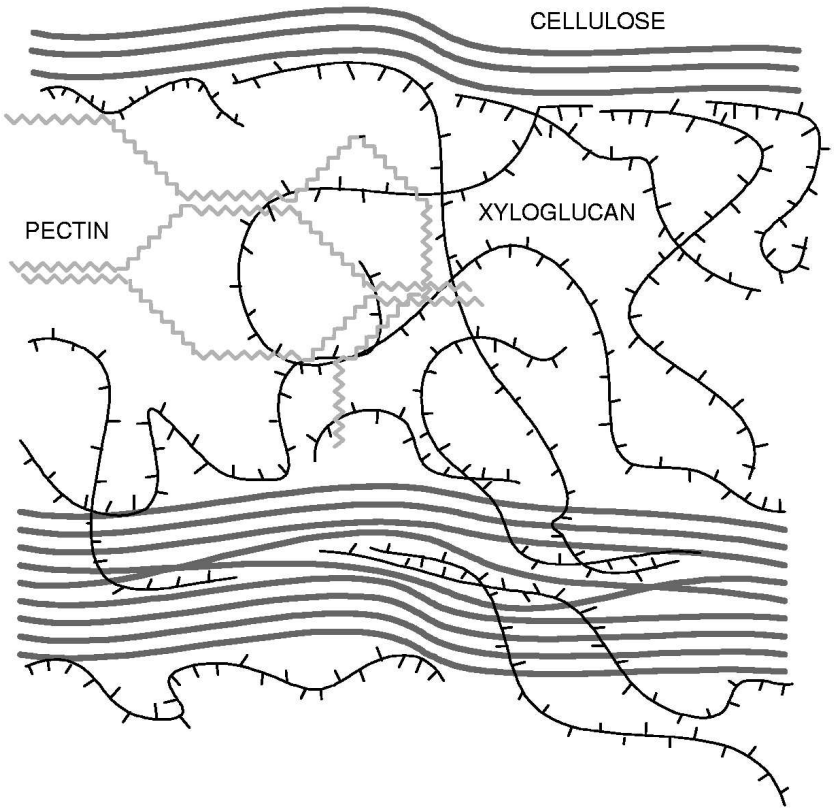


Abb.5.1: Model of the primary plant cell wall, showing major structural polymers and their likely arrangement in the wall. Cellulose microfibrils contain noncrystalline regions that may be formed by entrapment of hemicelluloses such as xyloglucan. Xyloglucan can also bond to the surface of cellulose and may link two microfibrils together. Although the side chains of xyloglucan interfere with bonding of the glucan backbone to other glucans, they may twist such that short regions of the backbone form a planar configuration suitable for bonding to cellulose. Pectins form a space-filled hydrophilic gel between microfibrils. From: Cosgrove [44]

1. Homogalacturonan
2. Rhamnogalacturonan I

- Vernetzung des Pectins über Ca
  - Strukturen: "*egg box–junctions*"
- Seitenketten des Pectins am Rhamnogalacturonan
  - vorwiegend aus Arabinan und Galactan
  - "*hairy regions*"
  - gehören zur Hemicellulosefraktion
    - → Klassifizierung von der Analytik kommend
      - funktionell Gelbildner
- chemische Eigenschaften von Pectin
  - durch Kochen in neutraler Lösung fragmentierbar

        * β–Eliminierungsreaktion, Oxidation
        * Grundlage, warum Gemüse beim Kochen weich wird

- Rhamnogalacturonan II
    - Pektinase–resistent
    - Struktur hochkonserviert
    - Molekulargewicht ca. 4.800
    - Funktion
        * Verknüpfung durch Boratester an Apiose
            · Boratesterdimer
            · dRGII–B(–Ca)
            · Ca–Bindung stärkste Ca–Bindung in der Zellwand

- Polymere der Zellwand ± einzeln
    - nicht miteinander verknüpft
    - Ausnahme: Bidnung (Ester–)Cellulose–Pektin
        * auf der letzten Tagung ± gesichert[1]
    - Arabinocalactan–Homogalacturonan
        * Ca–Brücken
    - Extensine
        * Zellwand–Proteine
        * i. allg. Hydroxyprolinreich
        * Funktion
            · Zellwand–Verfestigung
        * oft mechanisch "verfilzt"
            · nicht mehr experimentell trennbar
            · oft Problem, daß die (nach der Trennung) erhaltenen Komponenten wahrscheinlich nicht mehr nativ sind

5.3.2 Wasser in der Zellwand

- Zellwand hat ionenabhängiges Quellverhalten
    - je mehr Ionen, desto geringer der H_2O–Gehalt
- H_2O–Gehalt ca. 80%
- Matrixpotential

[1] persönliche Bemerkung von Prof. Ehwald

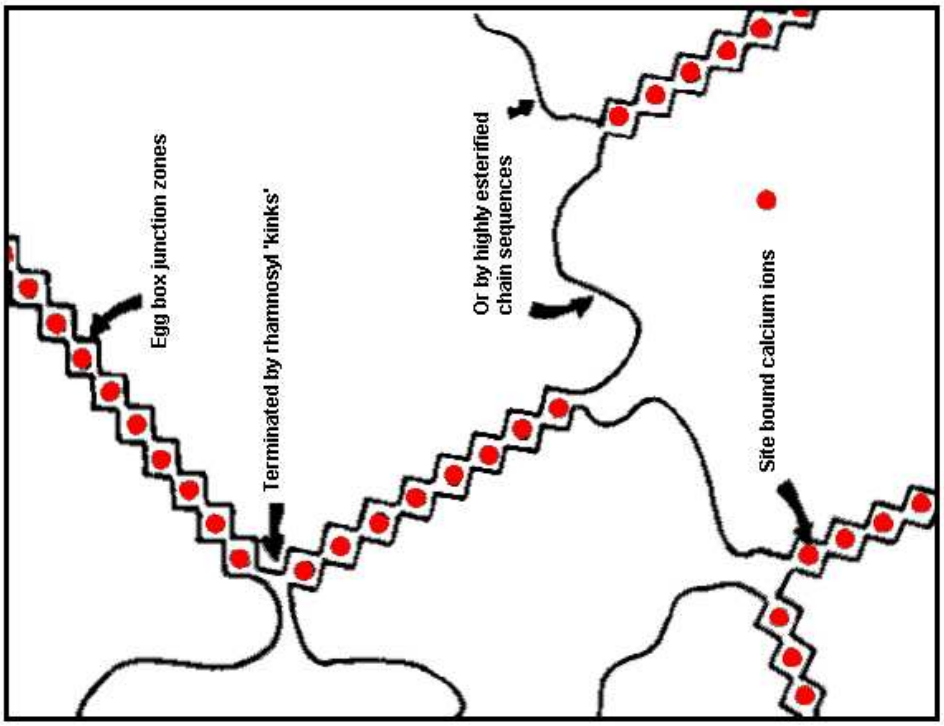


Abb. 5.2: The egg–box model.

  - volumenbezogene Energie, die benötigt wird, um die Flüssigphase in die Maschen der Zellwand zu drücken(???)

- Polyethylenglykol (PEG)
  - in der Pflanze häufig verwendet
- Zellwand permeabel
  - alerdings anderer Größenbereich als Plasmalemma
- Cytorrhyse
  - Zellwand schrumpft mit
  - durch H_2O–Entzug aus der ZEllwand
  - gleicher Prozeß wie Schrumpfung an der Luft durch Austrocknung
- Grenzporenweite der Zellwand
  - schwankt stark
    - Moose z. T. <1 nm
    - höhere Pflanzen 6–10 nm (STOKESsche Radien)
      - Vergleich: Dicke des Plasmalemmas: 8 nm
- Methoden der Untersuchung der Ultrafilterwirkung der Zellwand

1. Übergang von Plasmolyse zu Cytorrhyse

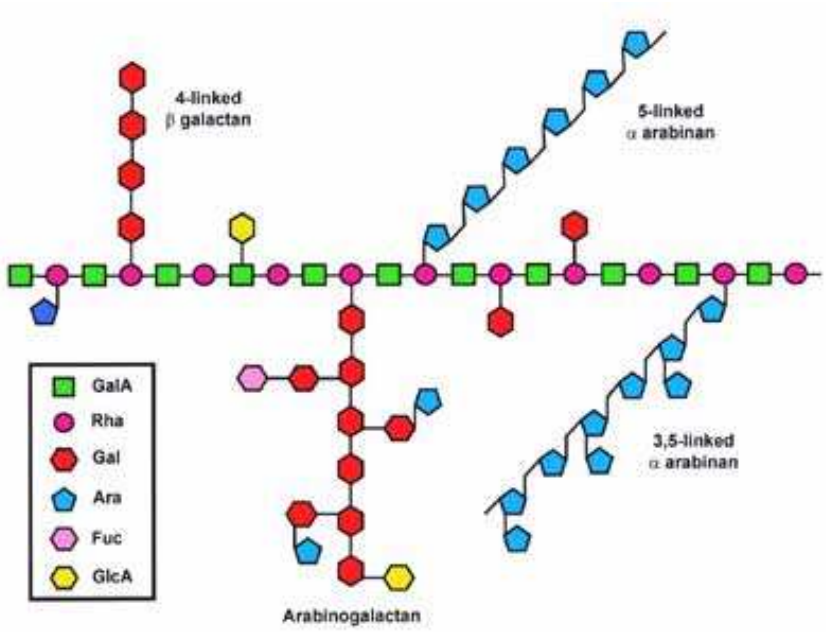


Abb. 5.3: The Structure of Rhamnogalacturonan I (RG I). Rhamnogalacturonans (RGs) are a group of closely related cell wall pectic polysaccharides that contain a backbone of the repeating disaccharide:
4)-α-D-Gal*p*A-(1,2)-α-L-Rha*p*-(1,
The term rhamnogalacturonan I (RG-I) is typically used to refer to this pectic polysaccharide Between 20 and 80% of the Rhap residues are, depending on the plant source and the method of isolation, substituted at C-4 with neutral and acidic oligosaccharides. The oligosaccharides contain linear and brancehd α-L-Araf and β-D-Galp residues. Some of these side chains may be terminated with α-L-Fucp, β-D-GlcpA, and 4-O-methyl β-D-GlcpA residues (see right figure).
The backbone GalpA is not typically substituted with oligosaccharides, although this residue has been reported to be substituted with a β-D-GlcpA in sugar beet RGs. In contrast the backbone GalpA residues are O-acetylated in RGs from many plants. The side chains of RGs from the Chenopodiaceae are often esterified with ferulic and coumaric acids.

   - (Carpita et al. 1979)
2. Verteilungsraum von Makromolekülen in pflanzlichen Zellwand–Präparaten
   - (Tepfer and Taylor 1981)

- Pektin–Matrix bestimmt die eigentlichen Ultrafiltrations– und Porengrößen–Eigenschaften
  - stark von der Ionenstärke des Mediums abhängig
    - hohe Ionenstärke: permeabel für Polyanionen
    - geringe Ionenstärke: *im*permeabel für Polyanionen
- reversible Permeabilisierung von Zellwänden für Makromoleküle, Einschluß von Polymeren in Zellwandkapseln (ZWK)
  1. Überführen der ZWK in organische Flüssigkeit
  2.

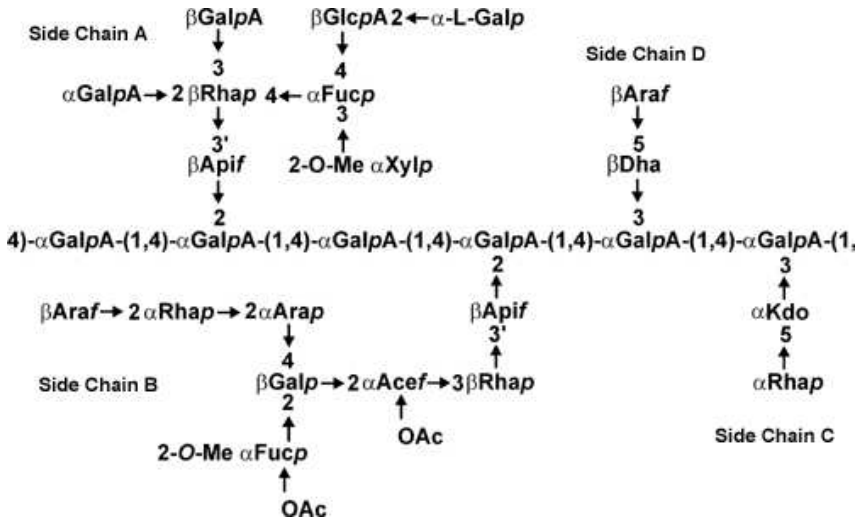


Abb. 5.4: The Structure of Rhamnogalacturonan II (RG II). RG-II is a low molecular mass (5 - 10Kd) pectic polysaccharide that is solubilized by treating a cell wall with endopolygalacturonase. RG-II contains eleven different glycosyl residues (see Figure 1). The structures of the individual glycosyl residues are shown here
The backbone of RG-II contains at least 8 1,4-linked α-D-Gal*p*A residues. Two structurally distinct disaccharides (C and D) are attached to C-3 of the backbone and two structurally distinct oligosaccharides (A and B) are attached to C-2 of the backbone[282, 87] (2, 3):

3.

→ Zellwand besitzt schaltbare/steuerbare Permeabilität

  * Möglichkeit, den Turgor in toten Zellen künstlich zu erzeugen

5.4 Die Zellwand als Polyelektrolyt und Kationenaustauscher

- Durchschnitts–Konzentration meist im Bereich 200–400 μmol/ml H_2O
  - sehr hohe Kationenleitfähigkeit in der Zellwand
  - Diffusibilität der Kationen in der Zellwand hoch
  - DONNAN–Gleichgewicht/–Potential
- Zellwand hat im toten Zustand sauren pH
  - Hydrionium–Ionen verhalten sich wie übrige Kationen
  - $\Delta pH_{max} = 2 - 3$
- zwei Typen von Angiospermen–Zellwänden
  1. Typ 1
     - Nicht–Gräser

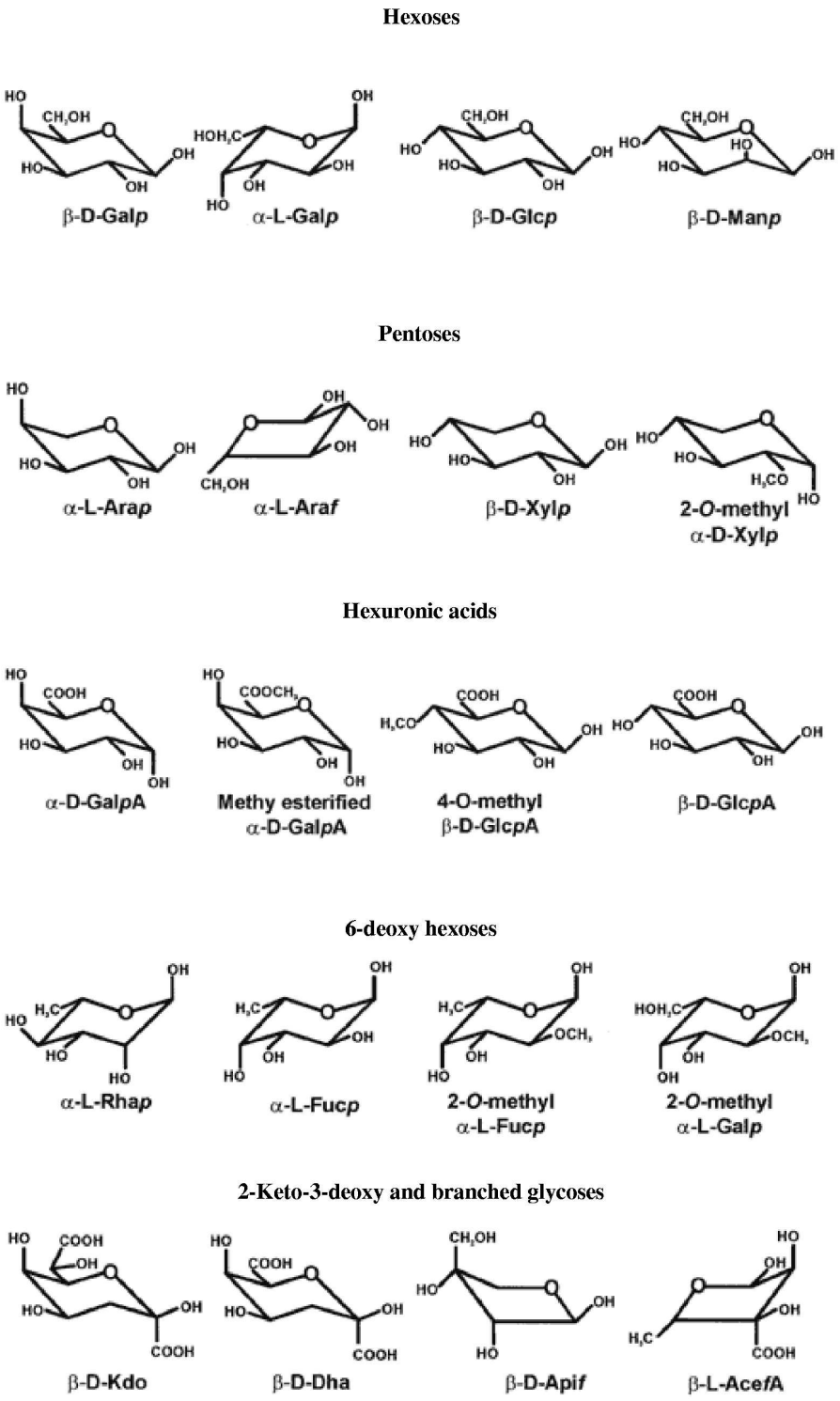


Abb. 5.5: The Glycosyl Residues of Plant Cell Wall Polymers.

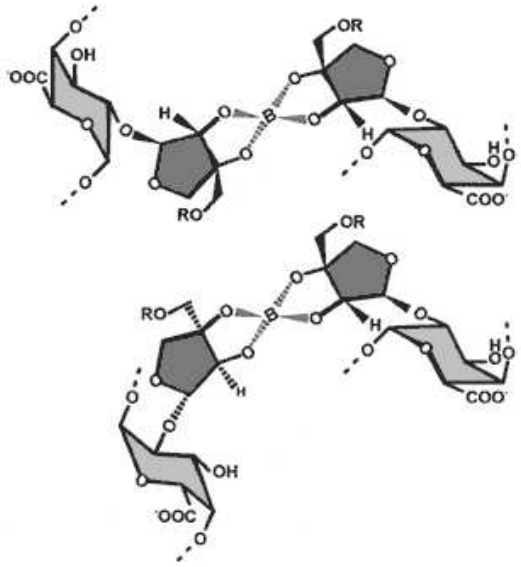


Abb. 5.6: RG-II exists as a borate cross-linked dimer. RG-II exists in the primary wall as a dimer that is cross linked by a 1:2 borate-diol diester[138] (4).
Subsequently, research at the CCRC showed that the dimer contains a single borate diester cross link and that the ester is formed between the apiosyl residue in side chain A of each monomer subunit[207, 125] (5, 6). The borate atom is chiral and thus two diasteroisomers can form (see figure on the right).
It is not known which of the two isomers is present in naturally occuring RG-II[124] (7)

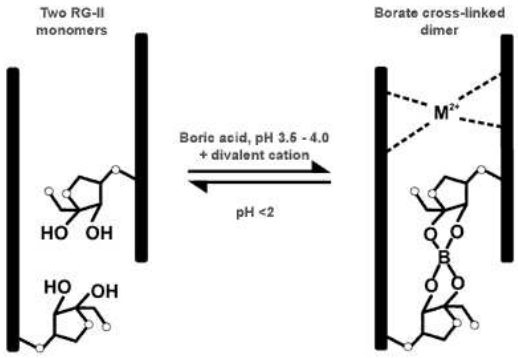


Abb. 5.7: Formation of the borate ester cross link. Research at the CCRC has shown that the monomer and dimer are readily interconverted in vitro. The dimer is converted to the monomer at low pH (pH 1 for 30 min). The monomer is partially converted to the dimer when reacted with boric acid at pH 3.5 for 24 h.
Divalent cations (e.g. Sr, Pb, and Ba) with ionic radii >1.0Å dramatically increase the rate of this reaction - 95% of the monomer is converted to the dimer in 30 - 60 min[207, 125] (5, 6). The cation is likely to stabilize the cross-link because the ester is partially cleaved by calcium chelators[139, 76] (11, 12).
There is evidence that in muro calcium stabilize the borate cross link[139, 76] (11, 12).

2. Typ 2
   - Gramineen
   - wenig Pektin
     → weniger Ladungen
     * Kationendichte 70–100 μmol/ml
   - wenig Xyloglucan
   - Glucuronoarabinoxylan (GAX)

- Zellwand verhält sich bezüglich der Diffusibilität kleiner Moleküle wie eine *ungerührte* Wasserschicht
  - aber
    * *kein* freier Diffusionsraum
    * *kein* Gleichgewicht zwischen Apoplast und Außenmedium
    * Anionen in Diffusion um Zellen stark gehindert

5.5 Mechanische Eigenschaften der Zellwand

- Elastizität
  - elastische Dehnung = reversibel (ideal)
  - Volumenelastizitätsmodul ε

$$\varepsilon = \frac{\mathrm{d}P \cdot V}{\mathrm{d}V}$$

    * je größer der Wert, desto steifer die Zellwand
    * experimenteller Bereich bei 0.2 MPa (2 Atm)
  - Volumenelastizitätsmodul bei wachsenden Zellen hauptsächlich von Matrix bestimmt
    → nicht durch Cellulosefibrillen

- Visko–Elastizität
  - irreversibler Dehnungsanteil
  - Dissipation von Energie
  - Hysteresis

- Orientierung der Cellulosefasern
  - wichtig für Dehnung der Zellwand
  - beeinflußt Form
  - ungerichtete Anordnung → Kugelgestalt
    * so bei Störung der Mikrotubuli durch Colchizin während der Zellwandsynthese

Abb. 5.8: Schema der Zellwandlockerung und –verfestigung im *steady state*

  - meiste Achsenorgane
    * Vorzugsrichtung der Zellulosefasern
    * quer zur Dehnungsrichtung
      → Umfang ändert sich kaum (fast gar nicht)
      · Länge ändert sich deutlich
    * Längenelastizitätsmodul stark von der Ausrichtung der inneren Cellulosefibrillen abhängig
  - Multinetzhypothese/–theorie der Primärwandstruktur
    * Fibrillen ± senkrecht zur Dehnungsrichtung angeordnet

- Zellwandextensibilität
  - rein plastische Verformbarkeit
  - Expansine
    * kleine Proteine (23 kDa)
    * in allen Pflanzen
    * funktionieren auch bei Filterpapier
    * Wirkort: H–Brückenbindungen
    * Wirkung stark pH–abhängig (<4.5)
      → Säurewachstumstheorie
  - XET — Xyloglucanendotransglucosidasen
    * schneiden Xyloglucanbänder auf (Glycolyse) und verknüpfen sie wieder
      → Transglucosidierung
    * direkte Abhängigkeit des Streckungswachstums von der Aktivität der XET nicht sehr gut bewiesen
      · zum Thema: neuer Taiz/Zeiger: Kapitel von Cosgrove

- Zellwandlockerung und –Verfestigung im *steady state*
  - sonst wegen viskoelastischen Systems exponentielles Wachstum
  - vgl. Abb. 5.8, S. 181

5.6 Zellwandwachstum

5.6.1 Säure–Wachstums–Theorie

- fünf Vorhersagen [265]

1. Saure Puffer fördern kurzzeitiges Wachstum, vorausgesetzt, daß die Cuticula entfernt wurde und die Protonen direkten Zugang zur Zellwand haben.
2. Auxin erhöht die Rate der Protonenabgabe in die Zellwand (Ansäuerung der Zellwand); die Kinektik der Protonenabgabe korreliert eng mit der des Auxin–induzierten Wachstums.
3. Neutrale Puffer inhibieren das Auxin–induzierte Wachstum.
4. Andere Verbindungen, die die Protonenabgabe in die Zellwand fördern, fördern ebenfalls das Wachstum.
5. Die Zellwände enthalten einen "Wandlockerungs–Faktor" mit einem sauren pH–Optimum.

- Aussage
  - Auswirkung der Auxin–Wirkung auf das Streckungswachstum
  - experimentelle Grundlage
    - sehr schnelle Reaktion
      → Modulation, nicht Modifikation der genetischen Expression
  - IES → Auxin–Rezeptor → Säurestoffwechsel → Kationen/H^+–Austausch in der Zellwand → Extensibilitätserhöhung
    - Schopfer/Brennicke: anderer Meinung, einzige
  - reine Säurewirkung durch Säurewirkung
    - ohne Verzögerungszeit
    - nicht so schnell reversibel

5.6.2 Streckungswachstum

- Ablauf
  1. Zellwandlockerung
  2. Osmoregulation
  3. Polymersynthese
- osmotischer *steady state* beim Streckungswachstum nach Lockhart [164]

[1965]

$$\frac{\mathrm{d}l}{\mathrm{d}t \cdot l} = \frac{E_g \cdot C}{E_g + C}(\Delta\Psi_\pi - p_{\mathrm{krit}})$$

$$\Delta\Psi = \frac{\mathrm{d}l}{\mathrm{d}t \cdot l \cdot c} = \frac{\Delta\Psi_\pi - p_{\mathrm{krit}}}{1 + \frac{C}{E_g}}$$

E_g	—	Extensibilität
C	—	Leitfähigkeit
$\Delta\Psi_\pi$	—	osmotische Druckdifferenz
$\Delta\Psi$	—	wachstumsbedingte Saugspannung
p_{krit}	—	kritischer Turgor

- Streckungswachstum von allen Wachstumsprozessen am stärksten vom Wasserpotential abhängig
- Beendigung des Streckungswachstums
  - in der Regel durch Sekundärwand
  - Lignin amphiphil
    - schlechte Benetzbarkeit mit Wasser
    - aber: Zellwand durch Lignin nicht vollständig H_2O–impermeabel (→ Quellung)
    - Hauptaufgabe: Druckfestigkeit
- Cutin
  - aus sehr langkettigen ungewöhnlichen Fettsäuren
    - werden insbesondere in Mitchondrien der Epidermis–Zellen synthetisiert
- Cuticula mit hydrophilen Poren durchsetzt
  - nur permeabel im gequollenen Zustand
    → Gasaustausch sonst gut unterbunden
- Suberin
  - vernetzte Matrix zwischen den Zellwand–Lamellen
  - Ektodesmen
  - Suberinwachse
    - sehr viele Phenole → oxidativ vernetzt
      → noch schwerer hydrolysierbar als Cutin
  - Vorkommen
    - Casparyscher Streifen, Exodermis
    - Aerenchyme

· auch in Interzellularräumen

- Sporopollenin
  - Vorstufen von den Tapetum–Zellen des Pollensacks gebildet
  - Sporopollenin *nicht* mit Cellulosewand verbunden

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel5.html

Fragen

1. Evaluate the following statement: "Plant cells are unique in that they are surrounded by a rigid cell wall."

2. Cite five distinct functions of plant cell walls.

3. How can one distinguish between the major compenents of plant cell walls: cellulose microfibrils, pectins, hemicelluloses, and proteins? Give examples of the types of molecules that make up each of these major structural components, and how they are arranged in the cell wall.

4. Where in the cell is cellulose synthesized? Discuss the nature of the enzyme involved, its appearance in the electron microscope, and its interactions with components of the cytoskeleton. What role does this interaction play during microfibril deposition?

5. In dinoflagellate algae, cellulose is secreted to the cell surface in the form of crystalline scales via large, flattened golgi vesicles. Compare and contrast this mode of cellulose synthesis with that found in plants. What components of the cell wall are secreted via the golgi in plant cells?

6. The structural components of plant cell walls are interconnected and cross-linked by various types of bonds, including hydrogen bonds, ionic bonds, and covalent bonds. Give specific examples of each of these types of interactions found in plant cell walls.

7. How might a boron deficiency affect the structure of the plant cell wall?

8. Evaluate the following statement: "Following synthesis and secretion, cell wall polymers aggregate to form the cell wall exclusively by a process of self-assembly."

9. Compare and contrast the structures, compositions, architectures, and functions of primary versus secondary cell walls.

10. Discuss the occurrence and function of cell expansion by tip growth versus diffuse growth in the typical plant life cycle.

11. What effects do microtubule poisons usually have on the directionality of plant cell expansion, and why?

12. Would a specific inhibitor of cellulose synthesis be expected to have the same effect on cell expansion as a microtubule poison? How might their effects be different?

13. Discuss the meaning and significance of the term "stress relaxation" in relation to the process of plant cell expansion. Why is stress relaxation crucial for the process of plant growth?

14. Compare and contrast the two equations that govern the rate of plant cell expansion with respect to their specific parameters and what they actually measure. Why do plant physiologists use two different equations to describe the growth rate?

15. Evaluate the following statement: "When the two growth equations are plotted together on the same graph, wall expansion and water uptake show similar responses to changes in turgor pressure."

16. What is the significance of the point of intersection between the curves for the two equations in question #15?

17. What is meant by "acid growth?" Describe experiments that led to the elucidation of the mechanism of acid growth.

18. What chemical factors govern the cessation of cell expansion as plant cells reach maturity?

19. What are oligosaccharins, and what physiological roles do they play?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Cosgrove DJ (1997) Assembly and Enlargement of the Primary Cell Wall in Plants. Annu Rev Cell Dev Biol **13**:171–201

Ehwald R, Fleischer A, Schneider H, O'Neill M (2002) Stability of the borate–ester cross–link in rhamnogalacturonan II at low pH and calcium activity *in muro* and *in vivo*, in [89]

Goldbach HE, Rerkasem B, Wimmer MA, Brown PH, Thellier M, Bell RW, (Hg.) (2002) Boron in Plant and Animal Nutrition, Kluwer academic publishers

Nobel PS (1991) Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Academic Press, San Diego

Preston F.R.S. RD (1974) The Physical Biology of Plant Cell Wall, Chapman and Hall, London

Fortpflanzung und Vermehrung 6

6.1 Vegetative Vermehrung

6.2 Generative Vermehrung

6.3 Kernphasen– und Generationswechsel

6.4 Reproduktionsprozeß der Angiospermen

6.5 genetische Regulation der Blütenentwicklung

Dieses Kapitel ist noch aus dem allerersten Botanik–Skript übernommen und inzwischen hierher in die Entwicklungsphysiologie verlagert worden. An sich stellt es einzelne Teile des vorherigen Kapitels ("Entwicklungszyklus der Pflanzen") genauer dar.

Der Grund, diesen Teil in einem eigenen Kapitel abzuhandeln, ist hauptsächlich die ansonsten schwere Gliederbarkeit der Blütenentwicklung.

Mini–Glossar

Gonite Keimzellen; durch Meiose *oder* Mitose entstanden; Unterscheidung in Sporen und Gameten [126]

- **Sporen** ohne Kopulation entwicklungsfähige Gonite
- **Gameten** nur nach Kopulation entwicklungsfähige Gonite [126]

Gone durch Meiose gebildete Keimzellen [126]

Cyste Zelle [126]

Gonitocysten Goniten bildende Zellen; Unterscheidung analog der Gonite [126]

- **Sporocysten** Sporen bildende Zellen
- **Gametocysten** Gameten bildende Zellen

Eizellen *Gynogameten*, *Megagameten*, unbewegliche ♀ Gameten

Oogonium Eizellen bildende Gonitocyste [126]

Einführung

Grundlegende Definitionen

- Vermehrung
  - Vergrößerung der Anzahl der Individuen
    → auch ungeschlechtlich
- Fortpflanzung
  - Generationsfolge haploid–diploid
  - Austausch und Rekombination von Genen

Altern und Tod

- Procaryota
  - genetische Kontinuität
  - potentiell unsterblich [252]
- *Eucaryota*
  - Tod Preis für komplexere Systeme [114]
- zeitliches Altern [252]
  - jede zeitabhängige Veränderung
    → auch bei Einzellern
- physiologisches Altern [252]
  - Entwicklungsvorgang

  - führt unweigerlich zum Tod
    * wenn nicht gestoppt oder umgekehrt

  → nicht bei isoliertem Einzeller
    * aber: z. B. Einzellerkultur
      · Tod durch Ansammlung toxischer Stoffe

- Gonitangium [126]
  - Zusammenschluß mehrerer Gonitocysten
  - mit Hülle aus sterilen Zellen
    * Gonitangienwand
  - Auflösung der Gonitocystenwandungen vor der Entlassung der Gonite

    → Gonite zur Reife nur von der mehrzelligen Gonitangienwand umgeben
    * Unterscheidung
      1. Sporangien [126]
         · sporenbildende Gonitangien
      2. Gametangien [126]
         · gametenbildende Gonitangien

- Gonitogonie [126]

Tab. 6.1: Übersicht über die Keimzellen und die Organisation der sie bildenden Zellen und Gewebe. Grundsätzlich lassen sich nach der Art der sie erzeugenden Zellteilung Sporen (mitotisch) und Gameten (meiotisch) unterscheiden. Die Unterscheidung in weiblich ♀ und männlich ♂ kommt von der Analogie aus dem Tierreich: Der jeweils größere (und evtl. unbewegliche) Part wird als ♀, der kleinere als ♂ angesprochen.

Organisations–einheit	mitotisch		meiotisch	
	♀	♂	♀	♂
Gonitangien	Sporangium		Gonitangium	
	Megasporangium	Mikrosporangium	Oogonien Archegonien	Spermatogonien Antheridien
Gonitocysten	Sporocysten		Gametocysten	
	Megasporocyste	Mikrosporocyste	Oocyste	Spermatocyste
Gonite	Sporen		Gameten/Gone	
	Megaspore	Mikrospore	Gynogameten Megagameten Oocyte	Androgameten Mikrogameten Spermatocyte

  - *Schizogonie*
  - mehrere Teilungen innerhalb der Gonitocyste
  - Gonite werden gleichzeitig frei

- Cytotomie [126]
  - bei Mehrzellern
  - Teilungsprodukte einer vegetativen Zelle bleiben durch Mittellamelle verbunden
  - wohl von der Gonitogonie abgeleitet
    * durch vorzeitigen Abschluß der Teilungen

- Gametangien
  - ein– oder mehrzellige Behälter bzw. Bildungsorte der Gameten [252]
  - bei Niederen Pflanzen meist nur von einer Zellwand begrenzt
    1. Oogonien (weiblich)
    2. Spermatogonien (Spermatangien, männlich)
  - Gameten der ursprünglichen Embryophyten (Moose und Farne)
    1. Archegonien
       * weiblich
       * mit einer Eizelle
    2. Antheridien
       * männlich
       * mit vielen Spermien

- Generationswechsel
  - Wechsel zwischen haploider (1n, *Gametophyt*) und diploider (2n, *Sporophyt*) Phase.
  - dient dem Erhalt des artspezifischen Chromosomensatzes.

6.1 Vegetative Vermehrung

✎ **Vegetative Vermehrung** *vegetative, asexuelle, ungeschlechtliche Fortpflanzung*, Fortpflanzungskörper werden mitotisch von einem Mutterorganismus abgegliedert und entsprechen diesem in ihren genetischen Anlagen [107]

- relativ leicht möglich
- altersabhängig

6.1.1 Formen vegetativer Vermehrung bei Einzellern

Quelle: Jacob et al. [126]

1. **Spaltung**
   - quer zur Längsachse
   - mit irisblendenartiger Zell–Durchschnürung [126]
     - von außen nach innen fortschreitend
   - bei Prokaryonten
2. **Schizotomie**
   - Längsteilung
   - bei monadalen[1] Algen und Pilzen (Flagellaten)
3. **Sprossung**
   - bei Hefen
4. **Gonitogonie**
   - Exosporen–Bildung einiger Bakterien
   - s. o.

6.1.2 Formen vegetativer Vermehrung bei Mehrzellern

Quelle: Jacob et al. [126]

1. **Konidienbildung**
   - Abschnürung einzelner Zellen [126]
   - Konidien
     - einzeln und exogen abgeschnürte Agameten [252]
     - bei Pilzen [126]
       * Oberbegriff für vegetative und ungeschlechtliche Sporen
2. **Fragmentation**
   - Zerfall von Coenobien[2] oder Thalli in Bruchstücke
     - werden zu neuen Pflanzen

[1] monadale, monadoide Organisationsstufe: auch vegetativ begeißelte Einzeller, von Pellicula (Außenmembran) oder fester Zellwand umhüllt [107]

[2] unspezifische Form eines Zellverbandes; umfaßt Tochterindividuen von Einzellern, die durch gemeinsame Gallerthülle oder die Zellwand der Ursprungszelle zusammengelagert bleiben [107]

3. **Brutkörperbildung**, Brutknospen (*Bulbillen*)
    - Brutkörper
        - wenig– bis vielzelliger vegetativer Fortpflanzungskörper [107]
            - einfach gegliederte Thallus– bzw. Sproßteile oder Seitensprosse
        - bei Braunalgen, Rotalgen und Moosen
    - Bulbillen
        - knotig verdickte Brutknospen [107]
        - bei vielen Gefäßplanzen
        - drei Formen
            (a) in Blattachseln
            (b) aus durchwachsenen Blüten
            (c) adventiv an Blattrippen oder am Blattrand
4. **Dividuenbildung**
    - Selbständigwerden der Äste von Erdsprossen
        - durch das Absterben der verbindenden älteren Teile
    - Beispiele:
        - Rhizomäste von *Iris*
        - Ausläufer der Erdbeere
        - Sproßknollen der Kartoffel
        - Tochterzwiebeln des Knoblauchs
        - Wurzelsprosse der Pappel
        - Sprosse der Wasserlinse
        - überwinterungsknospen von Wasserpflanzen
    - *Rameten*
        - Teilungsprodukte klonaler Pflanzen
        - Gegenteil: *Geneten*
            - durch Befruchtung entstehende neue Organismen

CONCEPT CHECK	6.1
✓	

6.2 Generative Vermehrung

✎ **Generative Vermehrung** *sexuelle, geschlechtliche, generative Fortpflanzung*, durch Meiose und Karyogamie als Mechanismen der Rekombination und Neukombination von Genen gekennzeichneter Typ der Fortpflanzung [107]

- Bedeutung [252]
  - Rekombination der Erbanlagen verschiedener Individuen
    → Verbesserung der Voraussetzungen für Anpassung und Evolution[3]
  - Vermehrung weniger wichtig
    * bei Hologamie (s. u.) zunächst sogar Verringerung der Individuenzahl
- Einteilung
  1. Amphimixis
     - Fremdbefruchtung
     (a) Planogamie
        - Befruchtung durch begeißelte Gameten
     (b) Aplanogamie
        - Befruchtung durch unbegeißelte Gameten
  2. Apomixis
     - Selbstbefruchtung

6.2.1 Amphimixis

✎ **Amphimixis** (gr. $\alpha\mu\varphi\iota$ auf beiden Seiten; zwei–, beid–, doppel, $\mu\iota\xi\iota\sigma$ Mischung) *Fremdbefruchtung*, A. Weismann, Verschmelzung ♂ und ♀ Gameten unterschiedlicher Individuen; umfaßt sowohl Plasmo– als auch Karyogamie [107]

- *Fremdbefruchtung* [52]
- führt zur Mischung unterschiedlicher Genome

Bildung der Gameten [252]

- Hologamie[4]
  - ganze Individuen werden zu Geschlechtszellen
    → nur bei Einzellern möglich

[3] Die Rekombination der Erbinformation ist die Voraussetzung für Variation und damit Selektion. Selektion innerhalb von Biozönosen ist ein beobachtbarer Vorgang. Der Schluß Darwins, über die Mechanismen der Selektion eine "Höherentwicklung" der Organismen über die Artschranken und über die Grundtypen hinweg postulieren zu können, ist dagegen rein spekulativer Natur (trotz seiner Suggestionskraft).

[4] gr. $o\lambda\omega\varsigma$ alles, ganz

- Merogamie[5]
  - ein Einzeller oder eine bzw. mehrere Zellen eines Vielzellers werden zu Gametangium

Planogamie [126]

- Befruchtung durch begeißelte Gameten

  Planogameten (gr. $\pi\lambda\alpha\nu\eta\varsigma$ umherschweifend), *Zoogameten*, begeißelte Geschlechtszellen (Gameten) [107]

- Formen (gemäß phylogenetischer Progressionstendenz[6] [126])

  1. **Isogamie**
     - Gameten morphologisch gleichgestaltet, gleich groß
     - begeißelt oder frei amöboid [126]
     - nur physiologisch (bzw. genetisch) als (+)– bzw. (–)–Gameten determiniert [252]
  2. **Anisogamie**
     - konträrgeschlechtliche Gameten nicht in Gestalt, aber Größe verschieden [252]

       → Mikro– und Makrogameten
     - ♀ Gameten
       * *Gynogameten*, *Megagameten*; *Makrogameten* [252]
       * größer als die ♂ Gameten

         → weniger beweglich
     - ♂ Gameten
       * *Androgameten*, *Mikrogameten*
       * kleiner als ♀ Gameten

         → beweglich
     - beide begeißelt
     - Erkennung des Partners chemotaktisch
  3. **Oogamie**
     - Androgameten [252]
       (a) Spermatozoide
           * *Spermien*
           * mit Geißeln
       (b) Spermatiden

[5] gr. $\mu\epsilon\rho\varsigma$ Teil

[6] bei phylogenetischen Progessionstendenzen handelt es sich immer um Interpretationen, vgl. Vorbemerkung; sie haben daher bestenfalls systematisierenden Charakter

        - *Spermazellen*
        - unbegeißelt
    - Gynogameten
        - *Eizelle*n
        - wesentlich größer als Androgameten
            - als typische Eizelle um Vielfaches größer als männliche Zelle [252]
        - unbegeglich
        - verbleiben im Oogonium

Aplanogamie [126]

- Befruchtung durch unbegeißelte Gameten

  Aplanogameten unbegeißelte Geschlechtszellen (Gameten) [107]

- Formen

  1. **Zygogamie** [126]
     - *Konjugation*
     - bei Jochalgen[7]
     - amöboide Isogameten werden nicht frei
         - gelangen durch Kopulationsbrücke zueinander
  2. **Cystogamie** [126]
     - in einem oder beiden Geschlechtern keine Ausbildung von Gameten
     - Fusionierung der Protoplasten ein– bis vielkerniger Zellen (*Gamocysten*)
         - miteinander oder mit Gameten
         - ohne vorhergehende Gonitogonie
     - **Spermatiogamie**
         - Sonderform der Cystogamie
         - unbewegliche Spermatien (♂) verschmelzen mit Gynogamocyste (*Ascogon*, *Karpogon*) oder mit Empfängnishyphe
         - Bildungsorte der Spermatiden
         (a) Spermatocysten
             - bei *Rhodophyta* (Rotalgen)
         (b) Spermogonien
             - bei Pilzen
  3. **Somatogamie** [126]
     - *Pseudomixis* [107]

[7] Zygnematophyceae, Conjugatae [126]

- bei vielen *Ascomycetes* und allen *Basidiomycetes* [252]
- keine Ausbildung von Gametangien [252]
- weder Ausbildung von Gameten noch von Gamocysten[8] [126]
- gewöhnliche Körperzellen (somatische Zellen) zur Kopulation mit dem anderen Geschlecht befähigt [126]

→ vegetative Zellen übernehmen die Funktion der Geschlechtszellen [252]

* Verschmelzen somatischer Zellen miteinander
  · beim Kontakt verschiedengeschlechtlicher Hyphen
* Plasmogamie und Karyogamie meist zeitlich getrennt

→ Dikaryophase

4. **Gametangiogamie** [52]
   - *Zygogamie* [107]
   - überbrückung des räumlichen Abstandes zwischen den Geschlechtern durch Fusion der ganzen Geschlechtsorgane (Gametangien)
   - freie Beweglichkeit und damit Abhängigkeit vom Wasser durch chemotropisch gerichtete Wachstumsprozesse der Gametangien ersetzt

- phylogenetische Einteilung
  - primäre Aplanogamie [126]
    * bei echten Pilzen und Rotalgen
      · in [126] als *Planobiota* zusammengefaßt
    * Geißeln fehlen ganz
  - sekundäre Aplanogamie [126]
    * von der Planogamie abgeleitet
    * Reduktion

6.2.2 Apomixis

✎ **Apomixis** (gr. $\alpha\pi o$ ab, weg) völlige Degeneration und Verlust der sexuellen Fortpflanzung [252]

- ungeschlechtlicher Vermehrungsprozeß [52]
  - nicht mit Zell– und Gametenverschmelzung verbunden
- zwei Formen

(a) Gametophyt und Geschlechtsorgane bleiben erhalten [252]

[8] Protoplasten ein– bis vielkerniger Zellen; vgl. Cystogamie

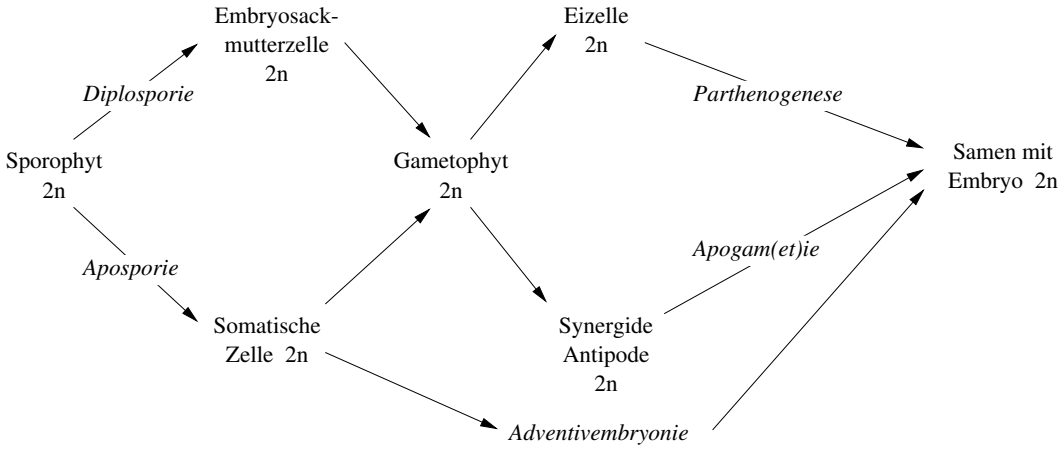


Abb. 6.1: mögliche apomiktische Vorgänge, aus [126]

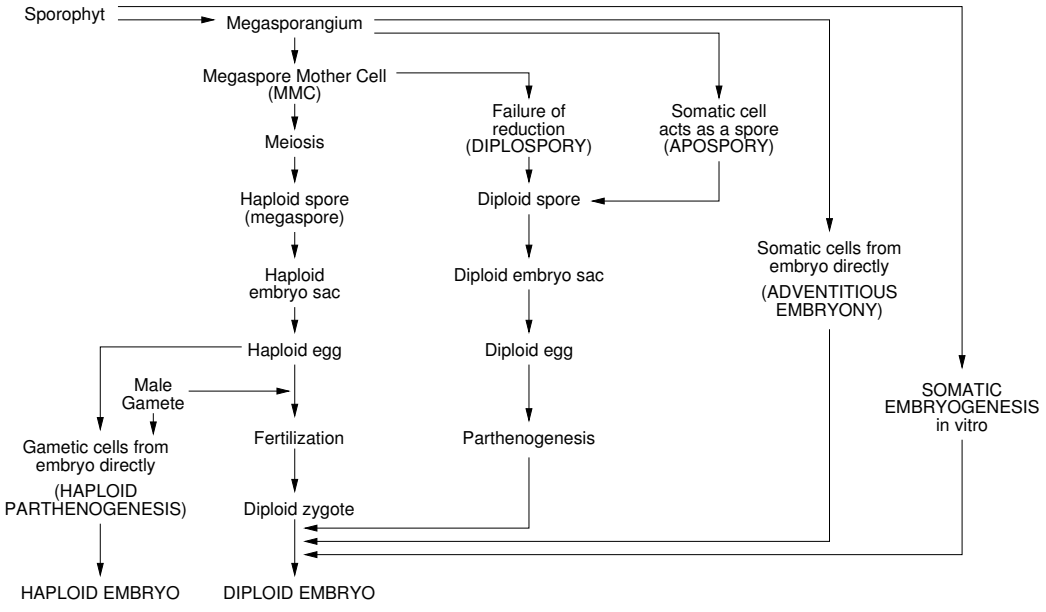


Abb. 6.2: Wege der asexuellen Embryoentwicklung in Gefäßpflanzen in der Natur und *in vitro* verglichen mit dem normalen Sexualzyklus. Aus ZOGLAUER, verändert nach Thorpe [274]

  - Syngamie[9] und normale Meiose entfallen
  - → Entwicklung auf die normale Diplophase beschränkt

(b) Ersatz durch rein vegetative Vermehrung [252]

- führt zum Verlust der genetischen Rekombination [252]
- ermöglicht unveränderte und fortdauernde Vermehrung konkurrenzfähiger Biotypen [252]
- Ursachen [52]
  - bei apomiktischen Arten stets schwere Störungen im Ablauf der Meiose
    - sowohl in Pollen als auch in Embryosackmutterzellen
  - deutliche Tendenz, aus einer Meiose eine Mitose zu machen
    - Umgehung der Reduktion der Chromosomenzahl
    - Ersetzung durch eine mitotische Teilung
    - durch das Auftreten mehrerer Teilungstypen gekennzeichnet
      - zeichnen sich durch steigende Abweichung vom Normalfall aus
  - bei vielen Arten genetisch fixiert
  - in anderen Fällen durch Bastardisierung schwere Störungen in der Gametenbildung
  - beide Faktorenkomplexe durch äußere Faktoren variierbar
    - Temperatur
    - Wasserhaushalt
    - Ernährungszustand der Pflanzen

CONCEPT CHECK	6.2
✓	

6.3 Kernphasen– und Generationswechsel

- Sexualzyklus der Pflanzen
  1. Fusion der Gameten → Zygote (2n)
  2. Zygote → Mitosen → Sporophyt (2n)
  3. Sporenbildung → Meiosen → Sporen (1n)

[9] Vereinigung zweier Geschlechtszellen (Gameten) bei der sexuellen Fortpflanzung [107]

4. Sporen: Mitosen → Gametophyt (1n)
5. Gametenbildung (1n) → 1.

- antithetischer Generationswechsel
  - *heterophasischer Generationswechsel*
  - spezielle Form des Generationswechsels bei Pflanzen
  - Wechsel zwischen haploider (1n) und diploider (2n) Phase
- Archegoniaten
  - überbegriff für Farne und Moose

6.3.1 Haupttypen des Kernphasenwechsels

Quelle: Jacob et al. [126]

1. **zygotisch**
   - Meiose
     - bei der Keimung der Zygote
   - Mitose
     - nur in der Haplophase
2. **intermediär**
   - diploide Sporophyten–Generation
     - Ausbildung nach der Zygotenkeimung
       → Mitosen
     - bildet *Meiosporen*
   - haploide Gametophyten–Generation
     - entwickelt sich aus Meiosporen
       → Mitosen
     - bildet Gameten

   → Mitosen in Haplo– und Diplophase
   - *antithetischer* oder *heterophasischer Generationswechsel*
3. **gametisch**
   - Meiose
     - bei der Gametenbildung
   - Mitose
     - nur in der Diplophase
   - Vorkommen
     - *Oomycetes*, einige Algen (*Bacillariophyceae*, *Bryopsiales*, *Fucales*)
     - eigenartigerweise nicht bei den Samenpflanzen [126]

6.3.2 Lebenszyklen und Kernphasenwechsel

Quelle: Jacob et al. [126]

1. **Haplont**
   - Kernphasenwechsel zygotisch
     → Diplophase auf Zygote beschränkt
2. **Haplo–Diplont**
   (a) heteromorpher Generationswechsel, Haplophase überwiegt
   - insbes. bei Moosen (*Bryophyta*)

   (b) isomorpher Generationswechsel
   - Haplophase ≈ Diplophase

   (c) heteromorpher Generationswechsel, Diplophase überwiegt
   - phylogenetische Tendenz im Pflanzenreich
     → *Pteridophyta*
     → *Spermatophyta*
   - Vorteile [126]
     – diploider Sporophyt genetisch besser ausbalanciert
     – in der Diplophase Rezessivität und Dominanz möglich
3. **Diplont**
   - gametischer Kernphasenwechsel
     – Vorkommen s. o.
4. **Haplo–Dikaryont**
   - starke zeitliche Trennung von Plasmo– und Karyogamie
   - Plasmogamie
     – *Plasmafusion*
     – beim Verschmelzen zweier haploider Hyphen
       → Dikaryon
       ∗ zwei Kerne nebeneinander in den Zellen der Hyphen
     – in den Hyphen konjugierte (gekoppelte) Kernteilungen
   - Karyogamie
     – *Fusion der Kerne*
     – erst direkt vor der Sporenbildung
   - Vorkommen
     – meiste *Asco–* und *Basidiomycetes*

- Wechsel zweier Generationen nicht immer mit Kernphasenwechsel verbunden
  - Bsp.: meiste *Rhodophyta*
    - zwei diploide Sporophytengenerationen wechseln mit einer haploiden Gametophytengeneration ab

CONCEPT CHECK 6.3

✓

Mini–Glossar

Allogamie *Fremdbestäubung*, Oberbegriff für ↑Geitonogamie und ↑Xenogamie und Gegenteil zur ↑Autogamie

Androeceum (A), *Stamen*, Staubblatt

Autogamie Selbstbestäubung

Blüte Gestauchter Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind. [29]

Calyx (K), *Sepalen*, Kelch, entsteht durch Differenzierung der Perigonblätter

Corolle (C), *Petalen*, Krone, entsteht durch Differenzierung der Perigonblätter

Dichogamie zeitliche Trennung der Reife der ♀ und ♂ Blütenorgane

Geitonogamie *Nachbarschafts–Bestäubung*, Bestäubung einer anderen Narbe auf derselben Pflanze (demselben Individuum)

Gynoeceum (G), *Karpell*, Fruchtblatt

Herkogamie verstärkte räumliche Trennung von Narbe und Staubblättern

Heterostylie zwei (dimorph–heterostyl) oder drei (trimorph–heterostyl) Griffellängen und Staubblattpositionen

Inkompatibilität biochemisches Phänomen, Hemmung der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums[126]

Kleistogamie Sonderform der ↑Autogamie, bei der sich die Blüten nicht öffnen

Perianth

Perigon *Tepalen*, Blütenhülle

Protandrie *Vormännigkeit*, Form der Dichogamie, bei der erst die ♂ Blütenorgane heranreifen

Protogynie *Vorweiblichkeit*, Form der Dichogamie, bei der erst die ♀ Blütenorgane heranreifen

Xenogamie *Fremdbestäubung*, Bestäubung einer Narbe auf einer anderen Pflanze der gleichen Art (ein anderes Individuum)

6.4 Reproduktionsprozeß der Angiospermen

6.4.1 Blüte

Blüte Gestauchter Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind.

[29]

- Blüten metamorphisierte Sprosse
  - Blütenstände → Blatt
- vgl. Band 3, Kap. 9.1, S. 163

Blütenbau

1. Perianth
   - ursprünglich
     - Perigon (P)
       - Tepalen
       - Blütenhülle
   - durch Differenzierung der Perigonblätter
     - Calyx (K)
       - Sepalen
       - Kelch
     - Corolle (C)
       - Petalen
       - Krone
2. Androeceum (A)
   - Stamen, pl. Stamina
   - Staubblatt
3. Gynoeceum (G)
   - Karpell
   - Fruchtblatt

- Symbolik
  - $*$ radiärständig
  - $\downarrow$ zygomorph (monosymmetrisch)
  - $\cdot|\cdot$ disymmetrisch
  - $\times$ in der Phylogenie verlorengegangen
  - ∞ große, unbestimmte Zahl
  - @ schraubig
  - () Verwachsung

- Phylogenie
  - Kelchblätter
    - ∗ Hochblätter, die in die Blütenregion gerückt sind
  - Kronblätter / Blütenblätter
    (a) gefärbte Blätter zur Anlockung
    (b) aus Staubblatt
    → *Nymphaea, Rosa*
    · alle übergänge zwischen Staub– und Kronblatt

6.4.2 Bestäubung

Formen der Bestäubung

1. **Autogamie**[10]
   - *Selbstbestäubung*
   - nur bei Zwittern
   - relativ selten
     → Rekombination selektiver Vorteil
   - Kleistogamie [126]
     - Blüten öffnen sich nicht
     - Bsp.: manche Veilchenblüten
2. **Geitonogamie**
   - *Nachbarschafts–Bestäubung*
   - Bestäubung einer anderen Narbe auf derselben Pflanze (demselben Individuum)
3. **Xenogamie**
   - *Fremdbestäubung*
   - Bestäubung einer Narbe auf einer anderen Pflanze der gleichen Art (ein anderes Individuum)

   (a) **Anemogamie**
   - *Windbestäubung*

   (b) **Zoidiogamie**
   - *Pollenübertragung durch Tiere*

[10] Begriffsbildungen inzwischen auch mit dem Suffix –philie, da sonst die Gefahr der Verwechselung von Bestäubung und Befruchtung besteht [126]

i. Entomogamie
   - *durch Insekten*

ii. Ornithogamie
   - *durch Vögel*

iii. Chiropterogamie
   - *durch Fledermäuse*

(c) **Hydrogamie**
- *Pollenübertragung durch Wasser*
- selten [126]
- Bsp.: Seegras

Verhinderung der Selbstbestäubung

1. **Inkompatibilität**
   - biochemisches Phänomen
   - Hemmung der Pollenkeimung und des Pollenschlauchwachstums [126]
     - durch *Selbststerilitätsgene*
   - verhindert Keimung bzw. Pollenschlauchbildung
     - sowohl von Pollen anderer Arten
     - als auch von Pollen derselben Pflanze
   - erzwingt Allogamie (Fremdbestäubung)
   - Überbegriff für Geitono– und Xenogamie
   - hat bei einigen Angiospermen zur *Heterostylie* (s. u.) geführt [252]
2. **Herkogamie** [252]
   - verstärkte räumliche Trennung von Narbe und Staubblättern
3. **Dichogamie** [252],[126]
   - zeitliche Trennung der Reife der ♀ und ♂ Blütenorgane
   - **Protandrie**
     - *Vormännigkeit*
     - Bsp.: *Asteraceae*
   - **Protogynie**
     - *Vorweiblichkeit* [252]
     - frühere Narbenreife
     - Bsp.: *Plantago* (Wegerich), *Arum maculatum* (Aronstab)
4. **Heterostylie** [252]

- zwei oder drei unterschiedliche Griffellängen und Staubblattpositionen
  - infolge gekoppelter Genunterschiede auf verschiedene Individuen verteilt
- *dimorph–heterostyle* bzw. *trimorph–heterostyle* Formen
- Blütenbesucher dringen immer gleich tief in die Kronröhre
  - übertragen Blütenstaub hochsitzender Staubblätter auf hochsitzende Narben
  - übertragen Blütenstaub tieferer Staubblätter auf tief stehende Narben

Mini–Glossar

Gynostegium	**Rostellum** *Klebkörper*
Pollinium Gesamtheit aller Pollen	**Caudicula** *Stielchen*
Pollinarium	**Theka**

6.4.3 Coevolution mit Tieren

Lockmittel [252]

1. **Pollen**
   - ursprünglich

   → Pollenblumen
   - Bsp.:
     - *Winteraceae* (*Victoria*, *Anemone*, *Papaver*)
2. **Nektar**
   - zuckerhaltiger Saft
   - bei den meisten heutigen tierblütigen *Angiospermae*

   → Nektarblumen
3. **Lipide**
   - fette öle
   - Bsp.:
   - *Lysimachia* (*Primulaceae*)
   - *Calceolaria* (Pantoffelblumen, *Scrophulariaceae*)
4. **Ausnutzung des Fortpflanzungstriebs der Bestäuber**

= Feige?

- *Ficus carica*

  - krugförmig ausgehöhlte Blütenstände
  - dreierlei Blüten
    (a) ♂ Blüten
    (b) kurzgriffelige ♀ Blüten
      * dienen der Gallwespe *Blastophaga psenes* zur Eiablage
    (c) langgriffelige ♀ Blüten
      * bilden Samen
- *Yucca* (*Agavaceae*)
  - Yuccamotte (*Tegiticula yuccasella*)
    * bestäubt Blüten
    * legt Eier in den Fruchtknoten
  - Larven ernähren sich von einem Teil der heranwachsenden Samen
- *Ophrys* (*Orchidaceae*)
  - imitieren durch Form, Behaarung und Duft Weibchen bestimmter Bienen bzw. Grabwespen
    → veranlaßen Männchen zu Kopulationsversuchen und Bestäubung

5. **Täuschblumen**

- führen Besuch der Bestäuber ohne Gegengabe herbei
- Bsp.:
  - *Ophrys* (s. o.)
  - Fallenblumen
    * *Arum* (s. u., →Thermogenese)
    * *Cypripedum* (Frauenschuh)

Reizmittel

1. Blütenfarben [114]

- rot – blau
  - *Anthocyane*
  - pH–abhängig
    → Änderung der Blütenfarbe bei *Boraginaceae*
- gelb – rot
  - *Carotinoide*
- weiß
  - *Totalreflexion*
- schwarz

- *Totalabsorption*

2. Duftstoffe [252]
   - ± artspezifisch
   - Nachteil
     - Verbreitung unregelmäßig
       → Annäherung der Tiere unregelmäßig, weniger sicher

spezielle mechanische Einrichtungen

1. *Asclepiadaceae*
   - Klemmfallenblüten
   - *Gynostegium*
     - Verwachsung der Antheren mit dem Narbenkopf
     - Pollenkörner
       * meist zu *Pollinien* verklebt
       * von gemeinsamer Exine umgeben [126]
     - meist je zwei Pollinien miteinander verbunden durch
       * "Klemmkörper" (Narbengewebe)
       * bügelartige "Translatoren"
2. *Orchidaceae*
   - *Pollinarium*
     - Verwachsung des Polliniums mit dem Narbenlappen
     - wird vom Bestäuberinsekt mit dem Klebkörper herausgezogen
     - Pollinium
       * Gesamtheit aller Pollen
     - Narbenlappen
       * Rostellum (*Klebkörper*) mit Stielchen (*Caudicula*)
   - Verhältnis Pollen : Samenanlagen = 1 : 1 [126]
     - Bestäubung durch Pollinarium nahezu perfekt
   - Gatt. *Catasetum* [126]
     - Pollinarium wird zielgerichtet auf das Insekt abgeschossen
3. *Salvia pratensis* [252]
   - Salbei
   - Hebelmechanismus
     - zwei Staubblätter
       * Konnektiv zu langem Hebel ausgezogen

        * mit kurzem Filament durch Torsionsgelenk verbunden
    - fertile Theka
        * am längeren Arm des Hebels
    - sterile Theka
        * mit der des anderen Staubblattes zu Platte verbunden
        * verdeckt Nektar
    - Mechanismus
        * Bestäuberinsekt (Hummel) drückt gegen Platte
        * längere Enden der Hebel werden hinabgebogen
        * Theken mit dem Pollen werden dem Rücken des Tieres angedrückt
        * in älteren Blüten Narbe in der gleichen Lage wie herabgebogene Theken

Thermogenese

- bei Kolbenpflanzen
    - insbes. *Arum*–Arten
- Wärmeproduktion [107]
    - durch Dissimilation
    - schneller, entkoppelter Abbau von Speicherstoffen [252]
    - bei *Arum italicum* ca. 20K über Umgebungstemperatur
    - *alternative Atmungskette*, vgl. Kap. 13.4.1, S. 350
- im Dienste der Anlockung von Insekten zur Bestäubung [107]
- zur Funktion der *Reusenfallenblume* vgl. Band 3, Kap. 8.2.1, S. 136

6.4.4 Doppelte Befruchtung bei Angiospermen

Gameten

- Tetrade
    - Gruppe von vier Zellen
    - entsteht durch meiotische Teilung aus der Sporenmutterzelle
- Sporopollenin
    - Hüllstoff der Pollenkörner
    - sehr resistent

→ Bedeutung in der Palaeontologie und Palynologie[11] (vgl. Band 3, Kap. 5, S. 8)

- ♂ **Gametophyt**
  - *Pollenkorn*
  - zwei Kerne
  - vegetativer Kern wird bei der Ausbildung des Pollenschlauches "verschlissen" [114]
  - generativer Kern teilt sich (Mitose)
    * Verschmelzung eines Kerns mit der Eizelle
    * Verschmelzung des anderen Kerns mit den beiden Polzellen
      → triploides Endosperm (vgl. Kap. 6.4.4, S. 211)
- ♀ **Gametophyt**
  - *Embryosackmutterzelle*
  - Entstehung
    1. Tetrade durch Reduktionsteilung (R!)
    2. drei der vier Zellen der Tetrade sterben ab
       → *Embryosackmutterzelle*
       * Megaspore
       * verbleibende Zelle
       * bildet Gametophyt
    3. (meist) drei mitotische Teilungen der Embryosackmutterzelle
       → 8 Kerne
       * je drei Kerne wandern an die Enden der Zelle
         · zunächst nur von einfacher Membran, später von Zellwand umgeben [252]
  - diploides sekundäres Endosperm
    * von den verbleibenden, verschmelzenden Kernen gebildet
    * bildet durch Verschmelzung mit einem Spermakern triploides Endosperm
      → Nährgewebe, vgl. Kap. 6.4.4, S. 211
  - Eiapparat
    * Zellen am distalen (oberen) Ende
    * größte Zelle wird zur *Eizelle*
    * andere werden *Synergiden*
      · Helferzellen
  - Antipoden

[11] Palynologie: Pollenforschung

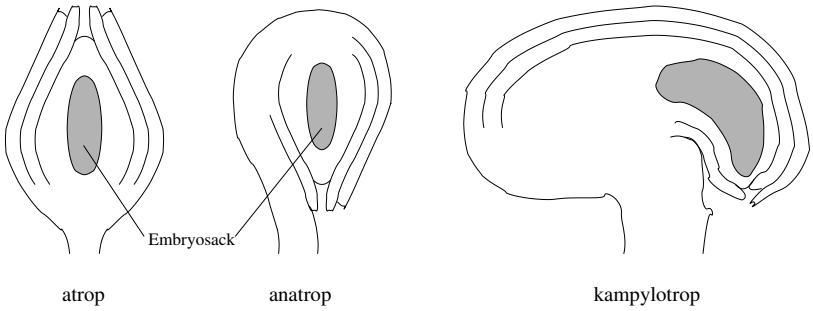


Abb. 6.3: Typen der Samenanlage: Stellung des Nucellus, nach [126]

    - ∗ von Zellen am proximalen (unteren) Ende gebildet
  - viele Abweichungen im Bau
    - ∗ Kernzahl kann auf 4 reduziert sein
    - ∗ bei Gräsern bis zu 300 Antipoden

Stellung des Nucellus in der Blüte [126]

✎ **Nucellus** Von ein oder zwei Integumenten umgebener Gewebekern der Samenanlage bei Höheren Pflanzen. In ihm teilt sich die Megasporenmutterzelle (Embryosack–Mutterzelle). Der Nucellus ist somit dem Megasporangium der heterosporen Farnpflanzen homolog. [107]

- atrop
  - aufrecht
  - bei *Gymnospermae* einzige Form
- anatrop
  - herabgebogen
- kampylotrop
  - in sich gekrümmt

Nährgewebe

- Endosperm
  - Nährgewebe
  - Voraussetzung für die Einlagerung von Reservestoffen [114]
    - ∗ für die Entwicklung des Embryos
  - Formen [252]

    - primäres Endosperm
        - bei *Gymnospermae*
        - haploides ♀ Prothallium
        - vor der Befruchtung angelegt
    - sekundäres Endosperm
        - bei *Angiospermae*
        - meist triploid
        - entsteht erst nach der (doppelten!) Befruchtung (s. o.)

- Perisperm
    - aus dem Nucellus entstandenes Nährgewebe [126]

6.4.5 Samen– und Fruchtbildung

Mini–Glossar

Samen der Arterhaltung und Verbreitung dienendes komplexes Organ der Samenpflanzen; besteht im reifen Zustand aus dem jungen Sporophyten (Keimling, Embryo), dem Nährgewebe (Endosperm) und einer mehr oder weniger festen Samenschale (Testa) [107]

Frucht Organ, das die Samen bis zur Reife umschließt und dann zu ihrer Ausbreitung dient; geht aus dem Fruchtknoten, häufig aber auch unter zusätzlicher Beteiligung anderer Blütenteile und sogar von Hochblättern und Zusatzbildungen oder auch aus Blütenständen hervor [107]

Samen

- Regulation der Entwicklung: Ruheperiode
    - überwinterung
    - Verhinderung der Auskeimung vor der Verbreitung des Samens
- Samenschale
    - entwickelt sich aus den Integumenten

Frucht

- Blüte im Zustand der Samenreife [126]
- Grundlage für Fruchtformen
    - Blütenbau
    - → Frucht entwickelt sich aus den Gynoeceen

1. **Einzelfrucht**

   - geht aus einzelnem oder coenokarpem Gynoeceum hervor
   - Streufrucht
     - Hülsen, Schoten, ...
   - Schließfrucht
     - Steinfrüchte, Beeren, Karyopsen, Achaenen
     - Fruchtwand
       * *Perikarp* [126]
       * Gliederung
         (a) Exokarp
         (b) Mesokarp
         (c) Endokarp
     - Karyopse
       * kein nackter Same, sondern Frucht
       * Bsp.: Getreide
     - Achaene
       * einsamig
       * endospermlos
       * Bsp.: *Asteraceae*

2. **Sammelfrucht**

   - aus chorikarpem Gynoeceum
   - können aus mehreren Bälgen, Steinfrüchten etc. bestehen
   - Bsp.:
     - Apfel
       * Achsengewebe um die Frucht
     - Erdbeere
       * Früchte als Nüßchen auf dem Achsengewebe

3. **Fruchtstände**

   - gehen aus Blütenstand hervor
   - werden als ganzes verbreitet
   - Bsp.:
     - Ananas, Maulbeere, Feige, Klette, Wacholderbeere

- vgl. Band 3, Kap. 10.2.3, S. 194 und Band 3, Kap. 9.2, S. 170

6.4.6 Apomiktische Embryonenentstehung und Parthenocarpie

1. **Apomixis**
   - vgl. Kap. 6.2.2, S. 197
   - völlige Degeneration und Verlust der sexuellen Fortpflanzung [252]

   (a) **Parthenogenese**
   - *Jungfernzeugung*
   - Entwicklung des Sporophyten aus unbefruchteter Eizelle

   (b) **Apogamie**
   - Entwicklung des Sporophyten aus anderer Zelle des Gametophyten

2. **Adventivembryonie** [252]
   - direkte Embryobildung aus somatischen Zellen der Samenanlage
   - z. B. Nucellarembryonie

3. **Parthenokarpie**
   - *Jungfernfrüchtigkeit* [107]
   - Fruchtbildung ohne vorherige Befruchtung [252] und Samenbildung [107]

6.4.7 Samen– und Fruchtverbreitung

1. **Anemochorie**
   - *Windausbreitung*

2. **Zoochorie**

Bsp!
   - *Tierausbreitung*

   (a) **Endozoochorie**
   - Diasporen werden gefressen und wieder ausgeschieden [252]

   (b) **Epizoochorie**
   - Diasporen haften an der Tieroberfläche [252]

   (c) **Myrmekochorie**
   - *Ameisenausbreitung*
   - nur Diasporen–Anhängsel werden gefressen [252]

3. **Hydrochorie**

uß, Man-

- *Wasserausbreitung*
- meist als Transport von Diasporen

4. **Anthropochorie**

- Samen– und Fruchtausbreitung durch den Menschen
- "Unkräuter" unabsichtlich verschleppt mit Saatgut, Wolle und Viehfutter
- Kulturpflanzen absichtlich weltweit verbreitet
  - teilweise gegenüber der heimischen Flora dominant
- z. T. durch botanische Gärten

5. **Autochorie**

- *Selbstausbreitung*

(a) unspezialisierte Diasporen

- fallen einfach zu Boden
- Bsp.:
  - *Aesculus hippocastanum* (Roßkastanie)

(b) Selbststreuer

- Diasporen aktiv ausgeschleudert
- Mechanismen

evtl. Abb./Schemata?

i. Turgor
   - *Impatiens* (Springkraut)
     - Explosionskapseln
   - *Oxalis* (Sauerklee)
     - Rückstoßschleudern
   - *Ecballium* (Spritzgurke)
     - schleudert Samen bis über 12 m weit [252]

ii. hygroskopische Bewegungen
   - Hülsenfrüchte, *Dictamnus* (Diptam)
     - Torsion (Verdrehung der Hülse)
   - *Geranium* (Storchschnabel)
     - Katapultkapseln
   - *Viola*–Arten (Veilchen)
     - Quetschschleudern

6. **Selbstableger**

- aktive Wachstumsbewegungen
  - *Cymbalaria muralis* (Zimbelkraut)
    - deponiert Früchte in Felsspalten

  - *Arachis Hypogaea* (Erdnuß), *Trifolium subterraneum* (Klee)
    * versenken Früchte im Boden
  - *Erodium* (Reiherschnabel), *Stipa* (Federgras)
    * Bohrfrüchte

6.4.8 Samenruhe und Keimung

- pflanzliche Entwicklungsprozesse [126]
  - weisen Wechsel von Ruhe und Aktivität auf
  - entsprechen häufig dem Wechsel klimatischer Bedingungen
    * insbes. Temperatur und Feuchtigkeit
- Dormanz [126]
  - *Ruhezustand*
  - aitionom
    * durch Außenfaktoren aufgezwungen
  - autonom
    * durch pflanzeneigene Faktoren gesteuert
  - Kennzeichen
    * verminderte Stoffwechselaktivität
    * erhöhte Widerstandsfähigkeit gegenüber ungünstigen Umweltbedingungen
  - ermöglicht überdauern von Trocken– und Kälteperioden
    → positiver Selektionswert der Mechanismen zur Regulation und Kontrolle des Aktivitätswechsels
- Samenruhe [126]
  - beginnt mit der Samenreife
  - wasserarmer Zustand latenten Lebens
  - verhindert die Keimung
- Ursachen der Samenruhe [114]
  - morphologische Unreife
  - physiologische Unreife
  - Keimungshemmstoffe
  - Undurchlässigkeit der Samenschale
  - mechanisch widerständsfähige Samenschale
- Ursachen der autonomen Samenruhe [126]

(a) Undurchlässigkeit der Samenschale oder Fruchtwand
  - für Wasser bzw. O_2
  - Bsp.:
    * Leguminosen, *Xanthium* (Spitzklette)
  - Aufhebung der Hemmung
    * natürliche Korrosion durch klimatische und mikrobielle Faktoren

(b) Keimungshemmstoffe des Samens oder der Fruchtwand
  - Stoffe
    * Zimtsäurederivate u. a. Aromate
    * Abscisinsäure
  - Aufhebung der Hemmung
    * beschleunigter chemischer oder enzymatischer Abbau durch Stratifikation
    * Auswaschung
    * Entfernen von Samen–Hüllschichten
    * Keimung auf hemmstoffabsorbierender Unterlage

(c) Unreife von Samen oder Embryo
  - Bsp.: *Fraxinus excelsior* (Esche)
    * Embryo erst im folgenden Frühjahr vollständig entwickelt
  - Aufhebung der Hemmung
    * nicht möglich

(d) Embryoruhe
  - bei morphologisch kompletten Samen
  - ohne bestimmbare Gründe
  - eventuell Genexpression oder Ausdruck innerer Rhythmik
  - Aufhebung der Hemmung
    * Stratifikation

- Stratifikation [126]

  Stratifikation (lat. *stratus* ausgebreitet, geschichtet, *ficare* bilden) Brechen der Samenruhe durch die Einwirkung einer Periode niedriger Temperatur; nur bei gequollenem Samen möglich [107]

  - niedrige Temperaturen
    * 0–10°C
  - feuchte Lagerung
  - beschleunigt Nachreife

- Beendigung der Samenruhe / Induktion der Keimung [114]

1. Nachreifung
2. Veränderung der Samenschale
3. Beseitigung von Hemmstoffen
4. keimungsinduzierte Substanzen
   - evtl. Gibbereline [126], Cytokinine[109]
5. Licht
   - gequollene Samen lichtempfindlich [126]
   - Phytochrom [126]
     * Borthwick[26] (1952)
     * Lichtreaktionssystem
     * steuert die Morphogenese aller grünen und maßgeblich grünen Pflanzen
   - Unterscheidung
     (a) Lichtkeimer
     * *Nicotiana tabacum* (Tabak)
     * *Epilobium hirsutum* (Weidenröschen)
     * *Lactuca sativa* (Lattich)

     (b) Dunkelkeimer
     * *Cucurbita pepo* (Kürbis)
     * *Phacelia tanacetifolia* (Büschelschön)
     * *Nigella sativa* (Schwarzkümmel)
6. Temperatur

- Dauer der Keimfähigkeit [126]
  - wenige Wochen
    * *Salix* (Weide)
    * *Populus* (Pappel)
    * *Hevea brasiliensis* (Kautschukbaum)
  - einige Jahre
    * Getreidearten
  - bis über 100 Jahre
    * einige Leguminosen
    * *Nelumbo nucifera* (Lotosblume)

6.4.9 Reservestoffspeicherung

Formen

1. **Perisperm**

- aus dem Nucellus entstandenes Nährgewebe

2. **Endosperm**

   - innerhalb des Embryosackes gebildet

   (a) primäres Endosperm

   - bei *Gymnospermae*
   - haploides ♀ Prothallium
   - vor der Befruchtung angelegt

   (b) sekundäres Endosperm

   - bei *Angiospermae*
   - meist triploid
     - Entstehung
       * aus dem sekundären diploiden Endosperm
         · vgl. Kap. 6.4.4, S. 210
       * durch Verschmelzung mit dem einen generativen Spermakern
         → doppelte Befruchtung
         · vgl. Kap. 6.4.4, S. 209
   - ruminiertes Endosperm
     - z. B. bei Muskatnuß und *Areca*–Palme
     - Gewebewucherungen
       * wachsen in das Endosperm ein
       * durchfurchen es
       * faltenartig
       * vom Nucellus oder den Integumenten ausgehend
       * auffällig durch Farbe und Inhalt

3. **Speicherkotyledonen** [126]

   - Keimblätter des Embryos
   - dickfleischig
   - nehmen Nährstoffe schon bei der Samenbildung auf

Entwicklung des sekundären Endosperms

1. nucleär

   - zunächst freie Kernteilungen

2. zellulär

   - von Anfang an mit Zellwandbildungen

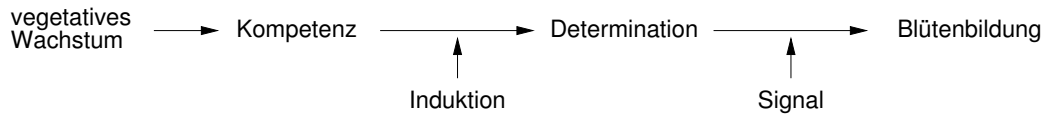


Abb. 6.4: Vereinfachtes Modell der Blühinduktion

3. helobial
   - im basalen Teil zellulär
   - im apikalen Teil nucleär

CONCEPT CHECK	6.4
✓	

6.5 genetische Regulation der Blütenentwicklung

Zoglauer

- genetische Regulation der Blütenentwicklung
  - vgl. Abb. 6.4, S. 220
  - Induktion durch
    - Photoperiode
    - Zahl von Internodien (Bsp.: Obstbäume)
      → Größe
  - Signal
    - Hormon?
      → Florigen
        · wahrscheinlich nicht universelles Hormon

CONCEPT CHECK	6.5
✓	

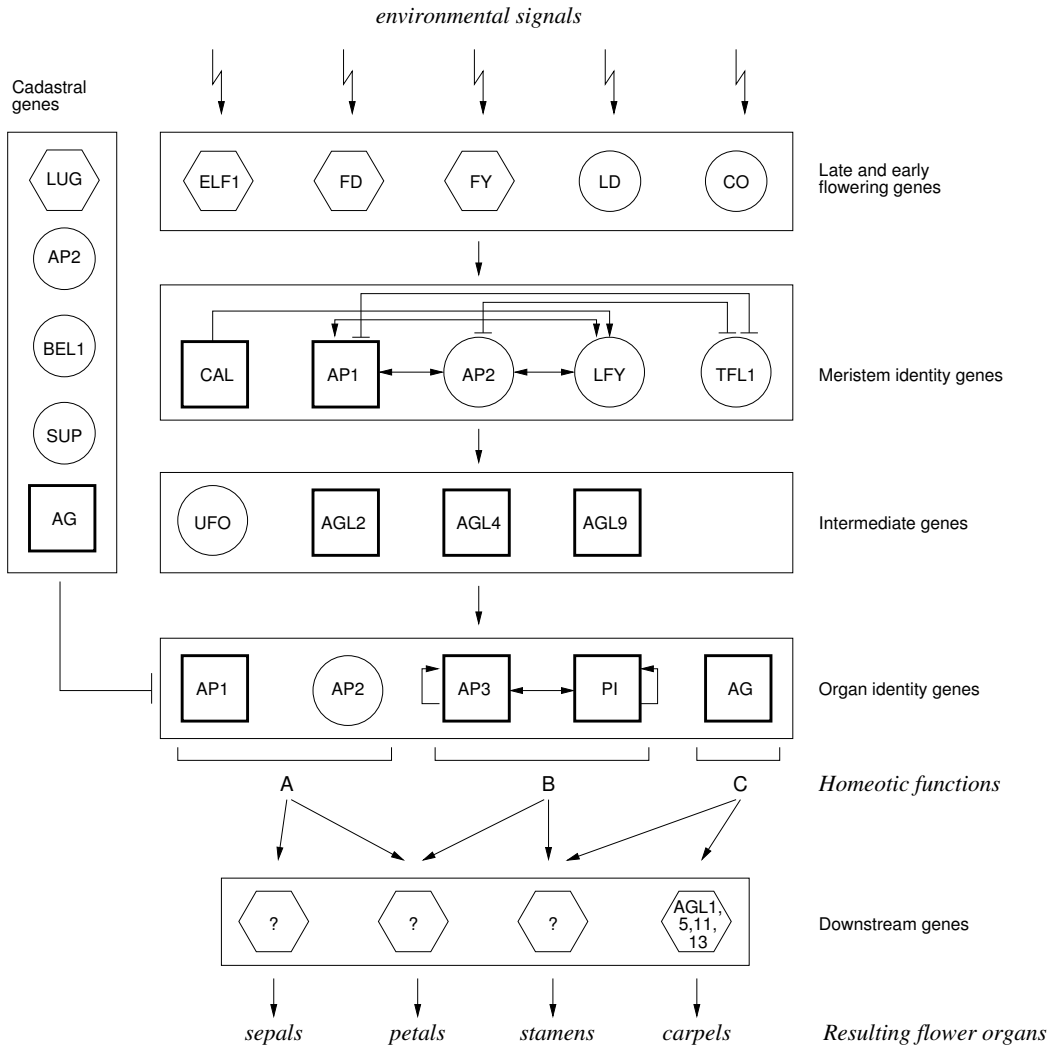


Abb. 6.5: Vereinfachtes Schema der genetischen Hierarchie der Regulation und Realisierung des Blühens bei *Arabidopsis thaliana*. MADS–Box–Gene sind als *Quadrate*, Nicht–MADS–Box–Gene als *Kreise* und nichtsequenzierte Gene als *Sechsecke* dargestellt. Regulatorische Interaktionen zwischen verschiedenen Genen oder Blöcken sind durch *Pfeile* (Aktivierung), *Doppelpfeile* (Synergistische Interaktion) oder *Linien mit Querbalken* (Hemmung, antagonistische Interaktion) dargestellt. Für eine bessere Übersicht sind nicht alle beteiligten Gene gezeigt. Auch die Interaktionen zwischen den verschiedenen Hierarchie–Ebenen sind nur global abgebildet. Viele Interaktionen sind auf unterschiedliche Gewebe beschränkt. Abkürzungen: ABC, homöotische Genfunktionen; BEL1, BELL1; CO, CONSTANTS; ELF1, EARLY FLOWERING 1; LFY, LEAFY; LD, LUMINYDEPENDENS; LUG, LEUNIG; SUP, SUPERMAN; TFL1, TERMINAL FLOWER1; UFO, UNUSUAL FLORAL ORGANS. Verändert nach Theißen et al. [271]

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel6.html

Fragen

Allgemeines

1.

Vegetative Vermehrung

1.

Generative Vermehrung

1.

Kernphasen– und Generationswechsel

1.

Reproduktionsprozeß der Angiospermen

1.

The Control of Flowering

1. What is meant by "floral evocation?"

2. Distinguish between a floral meristem and an inflorescence meristem. Which type or types are present in *Arabidopsis*?

3. Which general type of regulatory gene would be implicated in the following mutations:

   (a) a mutation causing the formation of an extra whorl of stamens.

   (b) a mutation delaying or preventing the transition from vegetative to reproductive meristem.

   (c) a mutation causing the formation of petals where stamens normally develop.

4. What are homeotic mutations, and how did their study contribute to an understanding of the genetic control of floral development? How do floral homeotic genes differ those of Drosophila? (Hint: review Web Chapter 14)

5. Discuss the known floral homeotic genes in terms of the ABC model for the determination of floral organ identity.

6. The regulation of the transition to flowering may be internal, external, or a combination of the both internal and external cues. What terms are used to describe these different alternatives?

7. What is meant by "phase change?" Where in the plant does phase change occur? Why are the effects of phase change more marked in trees?

8. What is meant by "determination?" How can one experimentally demonstrate that a shoot meristem is florally determined?

9. What are circadian rhythms, and what are their characteristic features?

10. Evaluate the following statement: "Raising the ambient temperature by 10°C should reduce the period length of a circadian rhythm by approximately 50%."

11. Evaluate the following statement: "In the absence of zeitgebers, circadian rhythms become free-running until they are entrained."

12. Discuss how the phenomenon of phase-shifting adjusts circadian rhythms to different day-night cycles.

13. Which pigments are responsible for light entrainment of circadian rhythms in plants? Which of these pigments also participates in animal circadian rhythms?

14. What is photoperiodism, and what ecological factors led to its evolution?

15. How did the tobacco mutant Maryland Mammoth lead to the discovery of photoperiodism in plants?

16. Name and describe five categories of photoperiodic plants, and give an example of each.

17. Which is more important in photoperiodism, day length or night length? (Cite the evidence.)

18. Photoperiodic time-keeping has been hypothesized to involve a circadian clock. Describe the "Coincidence Model" for photoperiodism as it applies to both short day plants and long day plants.

19. What part of the plant perceives the photoperiodic stimulus? (Cite the evidence.)

20. Evaluate the following statement: "Phytochrome regulation of flowering in short days plants is an HIR response."

21. What is "vernalization" and where is the vernalization signal perceived in the plant?

22. Discuss the relationship between vernalization and the gene FLOWERING LOCUS C (FLC).

23. What is "florigen?" Discuss the controversy over the existence of florigen, citing evidence pro and con.

24. What have grafting studies established about the nature of the leaf-derived floral stimulus in photoperiodism?

25. What is the evidence for "antflorigen?"

26. Evaluate the following statement: "Although many of the known plant hormones can strongly influence flowering, none of them can qualify as florigen." Show how the gene AGAMOUS-LIKE 20 (AGL20) integrates signals from multiple pathways to control flowering in *Arabidopsis*.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Borthwick HA, Hendricks SB, Parker MW, Toole EH, Toole VK (1952) A reversible photoreaction controlling seed germination. Proc Natl Acad Sci USA **38**:662–666

Thorpe TA, (Hg.) (1995) In vitro embryogenesis in plants, Bd. 20 von *Current plant science and biotechnology in agriculture*, Kluwer, Dordrecht, 2. Aufl

Bewegungsphysiologie

7

7.1 Bewegungsmechanismen

7.2 Reizvorgänge

7.3 Tropismen

7.4 Nastien

7.5 Taxien

7.6 Reizbewegungen in Zellen

Unter der Bewegungsphysiologie werden Bewegungen sowohl der Pflanzen als Organismus als auch zellinterne Bewegungen gerechnet.

Lange waren die zugrundeliegenden biochemischen Mechanismen gänzlich unbekannt. Daher orientiert sich diese Darstellung mehr an klassisch physiologischen Experimenten, während das Kapitel über Signaltransduktion (Kap. 2) die biochemischen und teils genetischen Hintergründe näher beleuchtet.

Die Darstellung gründet z. Zt. maßgeblich auf [126]

Mini–Glossar

Dinesen Plasmaströmungsbewegungen, die durch äußere Reize ausgelöst oder in ihrer Geschwindigkeit verändert werden. [126]

Hygrochasie (griech. *υγρός* feucht) durch Trockenheit (Entquellung) hervorgerufene Bewegung; vgl. Xerochasie

Nastien Krümmungsbewegungen, bei denen die anatomischen Voraussetzungen (nicht der auslösende Reiz) die Bewegungsrichtung bestimmen. [126]

Phobotaxis *phobische Reaktion*, Taxie, bei der die veränderte Reizstärke als Folge einer Bewegung als Signal erkannt wird. Führt zu Änderung in Richtung und Ablauf der Bewegung ohne Bezug zur Reizrichtung. [126]

Taxien durch Reize beeinflußte freie Ortsbewegungen. [126]

Topotaxis Taxie, bei der die Richtung des einwirkenden Reizes die Bewegungsrichtung steuert. [126]

Tropismen Krümmungsbewegungen, bei denen der Reiz die Bewegungsrichtung bestimmt. [126]

Xerochasie (griech. *ξηρός* trocken, dürr; *χάσις* Spaltung) durch Feuchtigkeit (Quellung) hervorgerufene Bewegung (insbes. Kapselöffnung u.ä. zur Samen– und Fruchtverbreitung); vgl. Hygrochasie

7.1 Bewegungsmechanismen

Übersicht ... ?...?

7.1.1 Quellungs– und Entquellungsbewegungen

- Zellwände sind quellungsfähig
  - aufgrund ihres Gehaltes an Pectin und Cellulose
- Quellungsbewegungen
  - hygroskopische Bewegungen
  - dienen häufig der Samen– und Sporenverbreitung
  - reversible Prozesse
  - meist in den Wänden toter Zellen
- anisotrope Quellung
  - geringere Ausdehnung in Faserrichtung als quer dazu
  - durch Anordnung der Cellulosefibrillen in der Zellwand
    → Quertextur
- Krümmungsbewegungen
  - Ursache

        * fest verbundene Schichten mit unterschiedlichem Quellungs– bzw. Entquellungsvermögen
    - Widerstandsschicht
        * Zell– oder Wandschicht mit der geringeren Ausdehnung
    - Bewegungsschicht/–gewebe
        * entscheidend für die Krümmung
        * durchläuft starke Längenänderung
    - Torsion
        * schraubige Krümmung
        * durch schräg verlaufende Texturen hervorgerufen

- Unterscheidung nach Bedingung

griech. Herleitung

    - **Xerochasie**
        * Bewegung durch Feuchtigkeit (Quellung) hervorgerufen (insbes. Kapselöffnung u.ä. zur Samen– und Fruchtverbreitung)

griech. Herleitung

    - **Hygrochasie**
        * Bewegung durch Trockenheit (Entquellung) hervorgerufen (insbes. Kapselöffnung u.ä. zur Samen– und Fruchtverbreitung)

Beispiele

- Beugungsmechanismen
    - Öffnung der Sporenkapseln von Laubmoosen
    - Aufrichten der Flughaare von Samen und Früchten (*Clematis*, *Salix*)
    - Spreizen der Zapfenschuppen (*Pinus*)
- Torsionsmechanismen
    - Reiherschnabel (*Erodium*)
    - Hülsen vieler Fabaceae

7.1.2 Kohäsionsbewegungen

- verursacht durch Zellschrumpfung infolge Verdunstung von Innenwasser
    - Außenluft kann nicht in das Zellinnere eindringen
        → Unterdruck
            · zieht unverdickte Wände in das Zellinnere
            · Widerstand durch verdickte Wände
- Zerreißen der wäßrigen Lösung in der Zelle

  - Entstehung eines mit Wasserdampf oder auch Außenluft gefüllten Raumes

    → schlagartige Entspannung der einzelnen Zellen

- auftretende Zugspannungen überwinden nicht die Kohäsion reinen Wassers
  - liegt bei über −1000 bar
  - wird durch die intermolekularen Kräfte der Wassermoleküle verursacht[1]
  - überwinden "nur" Zugfestigkeit des wässrigen Zellinhaltes
    * ca. −300 bar
    * bedingt durch gelöste und suspendierte Substanzen gegenüber dem Wert reinen Wassers erniedrigt

Beispiele

- Farn–Anulus
  - das Sporangium von Polypodiaceae umgebender medianer Ring
  - besteht zu ca. Zweidrittel aus Zellen mit verdickten Innen– und Radiärwänden, aber unverdickten Außenwänden

    → tangentialer Zug durch Austrocknung

    → reißt die Sporenkapsel (das Sporangium) auf
- Fangblase von *Utricularia* (Wasserschlauch)
  - an den Blattzipfeln der untergetauchten Blätter
  - zum Beutefang (carnivor!)
  - Unterdruck gegenüber dem Außenwasser
    * durch aktiven Austransport von K^+, Na^+ und Cl^- aus der Blasenwand
  - Beute wird bei Berührung der Klappe schlagartig eingeschluckt

7.1.3 Explosionsbewegungen

- zugrundeliegender Mechanismus
  - Turgeszenz der Zellen, Gewebespannung
- irreversible "Turgorbewegung"

  → Unterschied zu reversiblen "Turgorbewegungen"

[1] van–der–Waals–Wechselwirkungen (Dipol–Dipol–Wechselwirkungen) und Wasserstoffbrückenbindungen

- Folge plötzlicher Beseitigung einer Hemmung des Ausgleichs einer Gewebespannung oder Zellausdehnung
- führen häufig zur Zerstörung der beteiligten Zellen oder Gewebe
- Funktion
  - Sporen–, Pollen– und Samenverbreitung
- Auslöser
  - Turgoranstieg, Reifeprozesse, mechanischer Anstoß
- "Entfaltungsbewegungen"
  - ebenfalls einmalig, aber nicht explosionsartig
  - bei Blüten z.B. von Caryophyllaceae und Gramineae

Beispiele

- *Ecballium elaterium* (Spritzgurke)
  - inneres Schwellgewebe kann Drücke bis zu 15 bar erzeugen
  - bei Reife löst sich die abwärts gekrümmte Frucht vom Stiel und zerreißt dabei das Schwellgewebe
    → Samen oft meterweit geschleudert
- *Impatiens* (Springkraut)
  - Hebelschleuder der Früchte

7.1.4 Turgorbewegungen

- Turgeszenz der Zellen
  - mechanische Mittel für reversible und regelbare Turgorbewegungen
    → **Variationsbewegungen**
  - unterliegt der Wasserpotentialgleichung (osmotischen Zustandsgleichung)
- Ursache der Turgorbewegungen
  - sinkender Turgor im Bewegungsgewebe durch Wasserabgabe bzw.
  - damit verbundene Abnahme des Zellvolumens
- Ursache der Wasserabgabe
  - schnell erhöhte Permeabilität des Plasmalemmas

        * Zellsaft mit gelösten Stoffen (Cl^-, K^+) tritt in die Interellularen aus
            · kann zur Turgorerhöhung der Nachbargewebe beitragen
        * u.a. durch Ca^{2+}–Ionen reguliert
    - ursprüngliche Turgeszenz wird durch aktive Ionenaufnahme wiederhergestellt
        * nach Wiederherstellung der Ausgangspermeabilität des Plasmalemmas
        * durch osmotische Wasseraufnahme als Folge der Ionenaufnahme
    - Bildung osmotisch wirksamer Substanzen kann ebenfalls Bewegungsursache sein
        * Beispiele osmotisch wirksamer Substanzen: Zucker aus Stärke

- Turgorbewegungen vielzelliger Organe werden maßgeblich durch die Gewebespannung benachbarter Gewebe beeinflußt
    - Aisdehnung dieser Gewebe kann maßgeblich zum schnellen Bewegungsablauf beitragen
    - Bsp.: *Dionaea*, *Mimosa*

- Turgorbewegungen können sowohl autonom als auch durch äußere Reize induziert sein.

Beispiele

- *Mimosa punica*
    - senkt bei Reizung oder autonom (am Abend) die Blattstiele und Blattfiedern
    - Fiederblättchen werden paarweise nach oben zusammengeklappt

- *dionaea muscipula* (Venusfliegenfalle)
    - nach oben zusammenschlagende Klappfalle

- Spaltöffnungsbewegungen

7.1.5 Wachstumsbewegungen

- Wachstums– oder Nutationsbewegungen
    - lat. *nutare* nicken
    - entstehen durch unterschiedlich starkes Streckungswachstum gegenüberliegender Flanken von Einzelzellen oder Organen

- Circumnutation
  - Folge des einseitig geförderten Wachstums
  - bei Ranken und Keimpflanzen
- Wachstum nur bei Richtungsänderung als Bewegung bezeichnet
  - nicht bei geradlinigem Verlauf
- können autonom oder durch Reize ausgelöst sein
- irreversibel
  - durch Gegenkrümmung aber in der Richtung korrigierbar

Beispiele

- Krümmung von Koleoptilen und Achsenorganen
  - durch ungleiche Verteilung von die Zellstreckung fördernden Stoffen (z.B. Auxin)

7.1.6 Bewegung durch kontraktile Proteinkomplexe

- Bewegungsmechanik analog der Muskelbewegung von Tieren
  - Gleitfilament–Modell
  - Actin–Myosin–System
- Mikrotubuli
  - bildung durch MTOC (*microtubule organizing centres*)
- Regulation
  - Ca^{2+} bzw. Calmodulin (bindet Ca^{2+})
- aktive Ortsveränderungen
  - auch Bewegung ohne Richtungsänderung als Bewegung bezeichnet
    → Gegensatz zum Wachstum
  - unabhängig von der Induktion (autonom oder von außen)
- Bewegungsvermögen meist autonom
  - kann durch Außenfaktoren in der Geschwindigkeit modifiziert werden

Beispiele

- Plasmabewegung
- Kompartiment–/Organellbewegungen
- Geißelbewegungen

7.2 Reizvorgänge

- Reiz
  - Einfluß der Umwelt, der zu Reaktionen des Wachstums,d er Entwicklung, des Stoffwechsels oder der Bewegung führt, wenn er von einer lebenden Zelle als Signal aufgenommen wird.
- Energie für die Reizaufnahme
  - stammt aus dem Organismus
  - Energiezufuhr aus dem Reiz
    - dient nur der Auslösung der Reaktion
    - kann genauso eine Unterbrechung einer Energiezufuhr sein (z.B. Verdunkelung)
- Reizbarkeit
  - Irritabilität
  - für physikalische Faktoren
    - Licht, Temperatur, Schwerkraft, Erschütterung, Berührung
  - für chemische Faktoren
    - organische Nährstoffe, Hormone, Salzionen, Sauerstoff, flüchtige organische Stoffe
- Reizaufnahme
  - Perzeption
  - Voraussetzungen
    - Vorhandensein eines geeigneten Perzeptionssystems (Rezeptors) in der Zelle
    - zur Weiterleitung des Reizes geeignete plasmatische Strukturen
      - Details vgl. Kap. 2, S. 42

7.3 Tropismen

✎ **Tropismen** Krümmungsbewegungen, bei denen der Reiz die Bewegungsrichtung bestimmt. [126]

- Formen
  - **positiver Tropismus**
    - Bewegung auf die Reizquelle zu
  - **negativer Tropismus**
    - Bewegung von der Reizquelle weg
  - **Plagiotropismus**
    - Bewegung schräg zur Reizrichtung
  - **Dia–/Transversaltropismus**
    - Bewegung senkrecht zur Reizrichtung

7.3.1 Phototropismus

- **Vorkommen**
  –
- **Perzeption**
  –
- **Reaktion**
  –

7.3.2 Gravitropismus (= Geotropismus)

- **Vorkommen**
  –
- **Perzeption**
  –
- **Reaktion**
  –

7.3.3 Chemotropismus und andere Tropismen

- **Vorkommen**

  –

- **Perzeption**

  –

- **Reaktion**

  –

7.4 Nastien

✎ **Nastien** Krümmungsbewegungen, bei denen die anatomischen Voraussetzungen (nicht der auslösende Reiz) die Bewegungsrichtung bestimmen. [126]

7.4.1 Seismonastie und Thigmonastie

- **Vorkommen**

  –

- **Perzeption**

  –

- **Reaktion**

  –

7.4.2 Weitere Nastien

- **Chemonastie**

  –

- **Photonastie**

  –

- **Thermonastie**

  –

- **Spaltöffnungsbewegungen**

  –

7.5 Taxien

✎ **Taxien** durch Reize beeinflußte freie Ortsbewegungen. [126]

7.5.1 Phototaxis

- **Vorkommen**

  –

- **Perzeption**

  –

- **Reaktion**

  –

7.5.2 Chemotaxis

- **Vorkommen**

  –

- **Perzeption**

  –

- **Reaktion**

  –

7.6 Reizbewegungen in Zellen

Zusammenfassung und Wiederholung

Bewegungsmechanismen

Nastien

Reizvorgänge

Taxien

Tropismen

Reizbewegungen in Zellen

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel7.html

Fragen

1.

weiterführende Literatur

Gentechnische Ansätze in der Molekularen Pflanzenphysiologie

8

8.1 Entwicklung in der Pflanzenzüchtung und pflanzlichen Genetik

8.2 Methoden der modernen Pflanzenzüchtung und Gentechnik

8.3 Zielsetzungen: Neue Eigenschaften, Optimierung, Resistenzen

8.4 Risiken der Gentechnik in der Pflanzenzüchtung

Dieses Kapitel wird sich im wesentlichen am letzten Vorlesungsteil der Pflanzenphysiologie–Hauptvorlesung, gehalten von Prof. Grimm, orientieren.

Mini–Glossar

...

8.1 Entwicklung in der Pflanzenzüchtung und pflanzlichen Genetik

8.1.1 Züchtungsverfahren

- klassisch
  - Herkunft des Gens aus Pflanzen eng verwandter Arten
- Gentechnik
  - Herkunft des Gens aus Pflanzen, Bakterien, Pilzen, Viren
- Vorteile der neuen Techniken
  - schnelleres und operativeres Vorgehen bei der Züchtung von Pflanzen mit neuen Eigenschaften

8.1.2 Züchtungsziel

- klassisch
  - Ertragssteigerung
- heute durch Gentechnik
  - Erhaltung und Erweiterung der genetischen Diversität
  - Steigerung der Widerstandsfähigkeit
    - Pflanzengesundheit, Streßtoleranz
  - Verbesserung des Nährstoffaneignungsvermögens
    - Effizienzsteigerung
  - Erhöhung der biologischen Stoffbildung
    - Photosynthese vs. Atmung
    - für einzelne Schritte möglich, aber wohl nicht für gesamte Photosynthese
      → viel zu komplex

    → bleibt hehres, aber theoretisches Ziel

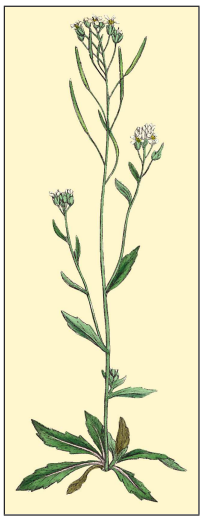
8.1.3 Bedeutung der Gentechnik

- Definierte Eigenschaften erwerbbar durch *gezieltes* Einbringen von einem oder wenigen Genen
  - klassisch: Mischung kompletter Genome, zufällige Rekombination
- *keine* Artgrenzen
- transgene Pflanzen als Bioreaktoren
- Untersuchung der Wirkweise von Genen und Genprodukten
- Konflikt Ökonomie und Ökologie

8.2 Methoden der modernen Pflanzenzüchtung und Gentechnik

BOX 8.1: *Stichwort: Arabidopsis thaliana*

Warum *Arabidopsis*? *Arabidopsis thaliana* oder Ackerschmalwand ist ein einjähriges Unkraut, welches an Strassenrändern und an Gartenmauern wächst. Sie ist mit der Familie der Kraut- und Senfpflanzen verwandt. *Arabidopsis* hat sich zu einem wichtigen experimentellen Organismus entwickelt, weil es ein kleines Genom hat, leicht im Labor zu züchten ist und sehr viele Samen produziert. Sie wächst auch in diversen Habitaten: von der Arktis bis zum Äquator. Diese Anpassungsfähigkeit ist für die Forschenden von grossem Interesse.[a]



[a] Quelle: "Kleine Pflanze, grosser Fortschritt. Europäische, amerikanische und japanische Forschende entziffern das erste Pflanzengenom", Pressemitteilung der Europäischen Kommission, Brüssel, 13. November, 2000, http://europa.eu.int/comm/research/press/2000/pr1312de.html

8.2.1 Allgemeine Methoden

- Restriktionsendonukleasen
  - Zerlegung von DNA–Molekülen in definierte Fragmente
- Southern Blot und Hybridisierung
  - spezifischer Nachweis von DNA–Sequenzen
- PCR

  - spezifische Vermehrung geringster Mengen an DNA
- DNA–Sequenzierung
  - Bestimmung der Basenabfolge in der DNA
- Klonierung von DNA in speziellen Plasmiden
- Nachweismethoden mit Antikörpern

8.2.2 Spezielle Methoden

- Analyse von Restriktions–Längenpolymorphismen
  - Identifizierung von Markern für bestimmte Genorte
- Genomanalyse
  - vollständige Aufklärung der genetischen Information von Nutzpflanzen
- Transposon–Mutagenese
  - Herstellung von Mutanten
- Transkriptionsanalyse
  - Untersuchung der gebildeten mRNAs
- Proteomanalyse
  - Analyse der Gesamtheit der exprimierten Gene

8.2.3 Transformation der Pflanzenzelle

- drei Methoden
  1. *Agrobacterium tumefaciens*–Transformation
  2. biolistische Transformation
  3. Protoplasten–Transformation

Agrobacterium tumefaciens–Transformation

- mittlerweile zunehmend auch mit Gymnospermen und Monokotylen möglich
- Monokotylen: zwei Probleme
  1. Gewebe detektieren, das Pflanzen regenerieren kann (in Gewebekultur)
  2. ???

Leaf Disc Transformation

- Blattscheiben juveniler Blätter werden mit *Agrobacterium* inkubiert und daraus Pflanzen regeneriert
- *Agrobacterium* muß nach erfolgter Transformation ausgeschaltet werden
  - → sonst Gefahr horizontalen Gentransfers
- Regeneration unter selektiven Bedingungen
  - → damit nur transformierte Pflanzen wachsen
  - – heute Bestrebungen, die Resistenz aus den regenerierten Pflanzen herauszuholen
    - ∗ bisher aber noch methodische Probleme

Particle Gun

- >Funktionsprinzip<
- Partikelgeschwindigkeit: 1300 m/s
  - – 3–4fache Schallgeschwindigkeit
  - → Problem: viele Artefakte
    - ∗ keine saubere Insertion
      - · später schlecht wirtschaftlich verwertbar, da Nachweis der sauberen Insertion aufwendig
- sehr einfache Klonierungsvektoren: PUC, PBR
- in Pflanzen keine homologe Rekombination möglich
  - – gilt generell für Eukaryoten

Nachweis erfolgter Transformation

- Promoter–Reporter–Konstrukte
  - – erste: Luciferase–Gen
    - ∗ durch Zugabe von O_2 und Luciferin nachweisbar
  - – GUS–Assays
    - ∗ β–Glucuronidase
  - – gleiche Methoden jetzt zur Untersuchung der Promoter–Aktivität genutzt
    - ∗ Vorteil: *in situ*–Nachweis der Aktivität möglich
- GFP

  - Vorteil
    * nicht nur Bedingung der Expression und Lokalisation im Gewebe möglich, sondern Kompartiment–Lokalisation in Zellen
  - Konstrukt
    * Promoter — untersuchtes Gen — GFP

- Antisense–RNA
  - nie knock–out
  - immer nur quantitative Veränderung der Translationsprodukte

8.3 Zielsetzungen: Neue Eigenschaften, Optimierung, Resistenzen

- Veränderung der Aminosäure–Zusammensetzung
- Veränderung des Gehalts und der Zusammensetzung der Lipide und Öle
  - Laurinsäure, Kettenlänge, Sättigungsgrad, Thioesterasen, Desaturasen, Hydroxylasen
- Modifizierung des Phenylpropanoid–Stoffwechsels
  - Flavonoide, ... (→ sekundäre Stoffwechselprodukte)
- Beeinflussung des KH–Metabolismus
  - Stärke, Fructane
  - Gehalt Amylose/Amylopectin, abbaubare Kunststoffe: Polyhydroxybuttersäuren
- Modifizierung des Isoprenoidstoffwechsels
  - Carotinoide, Terpene, Tocopherol
  - bis zu 5000 Substanzen aus dem Isoprenoid–Stoffwechsel ableitbar

    → "Goldener Reis"
- Erhöhung der Toleranzen gegen biotischen und abiotischen Streß
- Produktion von Polyhydroxyfettsäuren
  - Eigenschaften entsprechen denen von PP
  - Problem: Zwergwuchs, langsames Wachstum
- Production of vaccines (Impfstoffen) and antibodies (Antikörpern) in transgenic plants

  - Probleme: müssen direkt in Blutbahn gelangen (bei oraler Applikation)

  - bisher: mehr zur Gewinnung der Impfstoffe

    * Pflanzen: Tabak, Kartoffel

- grundsätzlich zwei Bereiche unterscheidbar:

  - Food

  - Non Food

BOX 8.2: ***Stichwort: Horizontaler/lateraler Gentransfer***

Der horizontale Gentransfer ist die Weitergabe bzw. Aufnahme genetischen Materials außerhalb der sexuellen Fortpflanzungswege und unabhängig von bestehenden Artgrenzen. Abhängig von bestimmten Voraussetzungen ist ein horizontaler Gentransfer - etwa von einer Pflanze auf ein Bodenbakterium - grundsätzlich möglich, aber ein unter natürlichen Bedingungen seltenes Ereignis.

Bei der Sicherheitsbewertung gentechnisch veränderter Pflanzen sollte die Möglichkeit der Weitergabe eines Fremdgens über einen horizontalen Gentransfers berücksichtigt werden - unabhängig von der Wahr- scheinlichkeit des Eintretens. So könnten etwa als Markergen verwendete Antibiotikaresistenzgene von einer transgenen Pflanze an Boden- oder Darmbakterien weitergegeben werden.

Quelle: TransGen, `http://www.transgen.de/Lexikon/gentransfer.html`

BOX 8.3: ***Stichwort: Goldener Reis (Golden Rice)***

Nährstoffanreicherung: In Zürich ist eine Reissorte mit mehreren neu eingeführten Genen entwickelt worden: Sie weist nicht nur einen um das Doppelte erhöhten Eisengehalt aus, sondern ist zudem mit Vitamin-A angereichert. Reis enthält wenig Eisen und kaum Vitamin-A. Die Folge sind Mangelerkrankungen (Erblindung), besonders häufig in den Regionen, wo Reis die Hautnahrungsquelle ist. Der transgene, nährstoffangereicherte Reis (Golden Rice) soll in den kommenden Jahren in viele, an die jeweiligen lokalen Bedingungen angepassten Reissorten eingekreuzt werden. Die beteiligten Unternehmen haben weitgehend auf ihre Patentansprüche verzichtet. An Kleinbauern soll die neue Sorte kostenlos abgegeben werden. Der Anbau von Golden Rice ist in Indien für 2005 geplant. US-Forscher haben einen Reis entwickelt der das Muttermilch- Protein Lactoferrin bildet, er soll damit produzierte Babynahrung aufwerten. Obwohl er bereits im Tierversuch getestet wurde, ist er noch nicht zugelassen. Grund: Das Allergierisiko ist noch nicht abschätzbar.

Quelle: TransGen `http://www.transgen.de/?link=/Suchen/transgen_db.php?id=64`

Literatur

Beyer P, Al-Babili S, Ye X, Lucca P, Schaub P, Welsch R, Potrykus I (2002) Golden Rice: Introducing the beta-Carotene Biosynthesis Pathway into Rice Endosperm by Genetic Engineering to Defeat Vitamin A Deficiency. J Nutr **132**(3):506S–510

Burkhardt P, Beyer P, Wünn J, Klöti A, Armstrong G, Schledz M, von Lintig J, Potrykus I (1997) Transgenic rice (*Oryza sativa*) endosperm expressing daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) phytoene synthase accumulates phytoene, a key intermediate of provitamin A biosynthesis. The Plant Journal **11**(5):1071–1078

Ye X, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, Potrykus I (2000) Engineering the Provitamin A (-Carotene) Biosynthetic Pathway into (Carotenoid-Free) Rice Endosperm. Science **287**(5451):303–305

BOX 8.4: *Stichwort: BT–Toxin*

Das Bt-Toxin ist ein Protein, das natürlicherweise von Bacillus thuringiensis-Bodenbakterien gebildet wird. Dieses Protein hat die Eigenschaft, die Darmwand einiger Fraßinsekten zu zerstören. Mikrobielle Bt-Präparate werden seit längerem als biologische Pflanzenschutzmittel angewandt; sie sind auch im Ökologischen Anbau zugelassen. Es gibt verschiedene Bt-Toxin-Varianten, die spezifisch gegen bestimmte Insektengruppen wie z.B. Käfer oder Schmetterlinge wirken. In der Regel werden Nützlinge wenig beeinträchtigt.

Die Gentechnik hat die Möglichkeit eröffnet, das bakterielle Gen auf Pflanzen zu übertragen. Diese produzieren jetzt das Bt-Toxin und damit ihr eigenes Pflanzenschutzmittel.

Insektenresistente Bt-Pflanzen bieten unter gewissen Voraussetzungen im Vergleich zu Spritzpräparaten einen verbesserten Schutz. Im Idealfall kann mit dem Einsatz von Bt-Pflanzen auf zusätzliche Insektizidspritzungen gänzlich verzichtet werden.

Bt-Mais (gegen den Maiszünsler), Bt-Baumwolle (besonders gegen den Baumwollkapselkäfer) und auch Bt-Kartoffeln (gegen den Kartoffelkäfer) werden bereits großflächig in Nordamerika angebaut.

Vor allem bei einem großflächigen Anbau von Bt-Pflanzen ist mit der Entstehung von resistenten Insekten zu rechnen, die sich stark ausbreiten können. Damit würden sowohl Bt-Pflanzen wie auch das klassische Bt-Präparat unwirksam. Um diesen Prozess zu verlangsamen, sind Strategien für ein Resistenzmanagement entwickelt worden.

Das Bt-Toxin gilt als gesundheitlich unbedenk- lich. Da die meisten Bt-Toxine im menschlichen Magen-Darmtrakt schnell abgebaut werden, können die Toxine vermutliche keine Allergien auslösen.

Allerdings gibt es zumindest eine Bt-Variante (Cry9c), die im menschlichen Magen längere Zeit stabil bleibt. Aus diesem Grund war ein insektenresistenter Mais (StarLink-Mais) mit diesem Bt-Toxin in den USA nur als Tierfutter, nicht aber als Nahrung für den Menschen zugelassen. Als dieser Mais dennoch in Lebensmitteln gefunden wurde, mussten eine Vielzahl von maishaltigen Produkten aus dem Handel zurückgerufen werden.

Quelle: TransGen, `http://www.transgen.de/Lexikon/bt_toxin.html`

BOX 8.5: ***Stichwort: Markersysteme***

Markergene werden in einem frühen Stadium der Entwicklung gentechnisch veränderter Pflanzen zur Selektion benötigt. Dazu werden vielfach Antibiotika-Resistenzgene verwendet.
Das Einschleusen von Genen ist in der Regel sehr ineffektiv und nur bei wenigen Pflanzenzellen erfolgreich. Man benötigt ein Hilfsmittel, mit dem man möglichst einfach die Zellen, die das neue Gen in ihr Erbgut aufgenommen haben, markieren und sie so aus Tausenden anderer, nicht veränderter Zellen heraussuchen kann. Hierzu finden Markergene Verwendung.
Auch bei der Vervielfältigung des zur Übertragung vorgesehenen Gens in Bakterien werden Markergene benötigt.
Zu diesem Zweck wird das Gen, das der Pflanze die neue Eigenschaft geben soll, mit einem Markierungsgen, dem Selektionsmarker, gekoppelt. Oft werden zu diesem Zweck Antibiotika-Resistenzgene verwendet.
Das Wirkungsprinzip von Selektionsmarkern beruht darauf, dass die veränderten Zellen Substanzen entgiften können, die eigentlich für sie tödlich wären. So sind Pflanzenzellen mit Antibiotika-Resistenzgenen unempfindlich gegenüber dem entsprechenden Antibiotikum. Wenn man nach der Gen-Übertragung die Zellen mit dem Antibiotikum behandelt, überleben nur diejenigen, die das Resistenzgen aufgenommen haben - und damit auch das gewünschte Gen. Aus diesen Zellen werden die transgenen Pflanzen herangezogen. Das Resistenzgen ist in den heranwachsenden Pflanzen noch vorhanden, hat aber keine Funktion mehr
Die meisten der gegenwärtig genutzten gentechnisch veränderten Pflanzen besitzen noch Antibiotika- Resistenzgene als Marker. Davon stehen verschiedene zu Verfügung, etwa Markergene mit einer Resistenz gegen das Antibiotikum Kanamycin oder solche mit einer Resistenz gegen Ampicillin.
Antiobiotika-Resistenzgene stehen in der Kritik, da befürchtet wird, sie könnten von Mikroorganismen aufge- nommen werden - auch von solchen, die Infektionskrank- heiten auslösen und in der Tier und Humanmedizin mit Antibiotika bekämpft werden. Ein derartiger horizontaler Gentransfer ist höchst unwahrscheinlich, jedoch grund- sätzlich nicht ausgeschlossen. Hintergrund der Besorgnis ist das verstärkte Auftreten antibiotika- resistenter Krankheitserreger. Die Ursachen ist eine übermäßige Verwendung von Antibiotika in der Medizin und als Tierfutterzusatz.
Derzeit wird an der Entwicklung alternativer Markergen- Systeme gearbeitet. Es ist auch möglich, einen Gentransfer ohne besonderen Marker durchzuführen oder die Marker im Nachhinein wieder zu entfernen.

Quelle: TransGen, `http://www.transgen.de/Lexikon/marker.html`

Literatur

Zhu Y, Dai J, Fuerst PG, Voytas DF (2003) Controlling integration specificity of a yeast retrotransposon. PNAS **100**(10):5891–5895

8.4 Risiken der Gentechnik in der Pflanzenzüchtung

8.4.1 Risiken

Gefahren für Umwelt und Ökosystem

- Unkontrollierte Ausbreitung von Pflanzen
  - Notwendigkeit der ökologischen Begleitforschung
- toxische Effekte transgener PFlanzen auf Tiere im Ökosystem
  - Bsp.: Monarchfalter und Bt–Mais
    - aber: Monarchfalter leben nur unter Laborbedingungen auf Blättern von Mais
    - Entwicklung des Mail–Pollens zu anderer Zeit als die Raupenentwicklung des Monarchfalters
      → Bilder suggestiv [Science]
- Übertragung von Transgenen durch Pollen (Alternativen)

Gefahren für den Menschen

- Übertragung von Antibiotikaresistenz auf pathogene Mikroorganismen
- Allergien durch Genprodukte eingebrachter Transgene
- ungewollte toxische Substanzen in transgenen Pflanzen

8.4.2 Freisetzungsproblematik

8.4.3 Sicherheitsforschung

- Nachweis der Übertragung von Transgenen durch Pollen
- Untersuchung zur Persistenz von DNA im Boden
- Untersuchungen zur Übertragung von Pflanzengenen auf Mikroorganismen im Boden
  - horizontaler Gentransfer, Antibiotika–Resistenz
  - nicht ausgeschlossen, theoretisch denkbar
  - bisheriger Status: noch nicht bekannt geworden
    - aber: Negation nicht falsifizierbar, daher schwaches Argument
- Analyse der möglichen Aufnahme von Transgenen mit der Nahrung

– Darm, Bakteriophage

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel8.html

Fragen

1.

weiterführende Literatur

Beyer P, Al-Babili S, Ye X, Lucca P, Schaub P, Welsch R, Potrykus I (2002) Golden Rice: Introducing the beta-Carotene Biosynthesis Pathway into Rice Endosperm by Genetic Engineering to Defeat Vitamin A Deficiency. J Nutr **132**(3):506S–510

Burkhardt P, Beyer P, Wünn J, Klöti A, Armstrong G, Schledz M, von Lintig J, Potrykus I (1997) Transgenic rice (*Oryza sativa*) endosperm expressing daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) phytoene synthase accumulates phytoene, a key intermediate of provitamin A biosynthesis. The Plant Journal **11**(5):1071–1078

Kempken F, Kempken R (2000) Gentechnik bei Pflanzen. Chancen und Risiken, Springer, Heidelberg, guter Überblick über die Thematik mit zusammenfassenden Textboxen zu jedem Kapitel

Ye X, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, Potrykus I (2000) Engineering the Provitamin A (-Carotene) Biosynthetic Pathway into (Carotenoid-Free) Rice Endosperm. Science **287**(5451):303–305

Zhu Y, Dai J, Fuerst PG, Voytas DF (2003) Controlling integration specificity of a yeast retrotransposon. PNAS **100**(10):5891–5895

Stoff– und Energiewechsel II

9 Photosynthese: Pigmente und Membranen

10 Photosynthese: Lichtreaktionen

11 Photosynthese: Dunkelreaktionen

12 Photosynthese: Physiologische Parameter

13 Katabole Stoffwechselwege

14 Nah– und Ferntransport

15 Mineralernährung

Da wir gerade so schön beim Labern sind, machen wir hier gleich weiter damit, denn auch so ein wichtiger Teil wie die Stoffwechselphysiologie kann es ganz gut vertragen, wenn man ihr ein paar einleitende Worte voranstellt.

Nun kommt das ganze Gelabere natürlich nicht richtig zur Geltung, wenn es nicht gleich mehrere Absätze sind, und außerdem hat es dann überhaupt keinen Sinn mehr, denn der einzige vielleicht noch vertretbare Sinn ist doch schließlich der, eine Masse an Text zu haben, die nicht nur aus einfallslosen Buchstabenaneinanderreihungen besteht, sondern zumindest aus Wörtern, wenn auch schon nicht aus Worten.

Besondere Bedeutung bekommt dieses Gesülze eigentlich nur als Voranstellung zum Teil Evolution/Systematik, da da tatsächlich einige Vorbemerkungen notwendig sind, aber vielleicht ist diese Struktur ja auch an anderen Stellen von Nutzen...

Photosynthese: Pigmente und Membranen

9

Leben auf der Erde hängt letztendlich von der Sonnenenergie ab. Die Photosynthese ist der einzige Prozeß von biologischer Bedeutung, der diese Energie nutzen kann. Noch dazu resultiert ein großer Teil der Energiereserven unseres Planeten aus der Photosyntheseaktivität sowohl der Gegenwart als auch der Vergangenheit.

Robert E. Blankenship (2002)

9.1 Einleitung

9.2 Pigmente

9.3 Strukturen

Die Photosynthese ist der biochemische Prozeß auf der Erde, der mit Hilfe der Lichtenergie anorganische Substrate in organische Produkte umsetzt. Somit stehen die Pflanzen als Produzenten im gewissen Sinne an der Basis des Stoff– und Energiekreislaufes der Natur, auch wenn es etwas schwierig ist, bei einem Kreislauf von einer Basis zu sprechen.

Mini–Glossar

Absorptionsspektrum *absorption spectrum* Auftragung der von einem Molekül oder einer Substanz absorbierten Lichtenergie als Funktion der Wellenlänge des Lichtes

Excitonen weitergeleitete Energieeinheiten [109]

Fluoreszenz Emission von Licht schon während der Anregung oder innerhalb einer sehr kurzen Zeit von 10^{-8} s danach [257]

Frequenz *frequency* (ν) Zahl der Wellenkämme (oder –Täler) einer Welle in einer bestimmten Zeit

HOMO *highest occupied molecule orbital* höchstes besetztes Molekülorbital

LUMO *lowest unoccupied molecule orbital* niedrigstes unbesetztes Molekülorbital

Phosphoreszenz Nachleuchten in einer endlichen Zeit nach Abschalten der Anregung [257]

Photon ($h\nu$) Lichtteilchen; respräsentiert den Teilchencharakter des Lichtes und besitzt eine definierte Energie, das Quant [265]

Quant *quantum* Energie eines Photons

Wellenlänge *wave length* (λ) Abstand zweier aufeinanderfolgender Wellenkämme (oder Wellentäler)

Wirkungsspektrum *action spectrum* Auftragung der Antwort eines biologischen Systems auf Licht als Funktion der *siehe* Wellenlängees Lichtes. Über das W. kann häufig auf das beteiligte Chromophor (Pigment) geschlossen werden.

9.1 Einleitung

Die Entdeckung und Erforschung der Photosynthese reicht über zweihundert Jahre zurück. Ende des achtzehnten Jahrhunderts entdeckten Forscher, daß grüne Pflanzen Sauerstoff produzieren und fanden heraus, daß bei diesem Prozeß Licht eine wesentliche Rolle spielt.

Heute sind wir im Verständnis der Mechanismen der Photosynthese auch auf molekularer Ebene wesentlich weiter. Trotzdem gilt: Von einer vollständigen Erklärung sind wir noch sehr weit entfernt. Zu komplex und zu vielfältig sind die Prozesse, die ablaufen. Zu schwierig die Klärung ausstehender Fragen auf molekularer und mechanistischer Ebene.

9.1.1 Die Photosynthese ist fundamental für das Leben auf der Erde

Es ist schon angeklungen: Das ganze Leben auf diesem Planeten hängt letztlich von der Sonnenenergie ab. In einem Universum, in dem der Zweite Hauptsatz der Thermodynamik gilt, ist der Aufbau von Strukturen (und damit die Entropiesenkung) nur durch Energiezufuhr möglich.

Der einzige bekannte biochemische Prozeß, der die im Übermaß vorhandene Lichtenergie der Sonne nutzt, um sie in chemische Energie zu verwandeln, ist die Photosynthese. Die Umwandlung läuft dabei nach der folgenden **Bruttogleichung** ab:

Bruttogleichung Photosynthese

$$6\,CO_2 + 6\,H_2O \longrightarrow C_6H_{12}O_6 + 6\,O_2$$

Die anorganischen Verbindungen Kohlendioxid (CO_2) und Wasser (H_2O) werden also zu organischer Materie aufgebaut. Oder anders formuliert: CO_2 wird mit Hilfe von Sonnenenergie zum Kohlenhydrat $(CH_2O)_n$ reduziert. Diese Fähigkeit gibt der Photosynthese gleichzeitig ihre fundamentale Bedeutung für das gesamte Leben.

9.1.2 Die Photosynthese läßt sich funktional in zwei Abschnitte untergliedern

Ganz allgemein betrachtet lassen sich die Vorgänge der Photosynthese in zwei Abschnitte einteilen:

1. die lichtabhängigen Reaktionen, d.h. die Umwandlung von Licht– in chemische Energie (Photochemie) und
2. die lichtunabhängigen anschließenden Reaktionen, bei der oxygenen Photosynthese, konkret die Reduktion von Kohlendioxid zu Kohlenhydraten.

Lichtreaktionen

Erstere werden auch als **Lichtreaktionen** bezeichnet. Hierzu gehören in ihrer Reihenfolge die Anregung der Pigmente und die Weiterleitung der Anregungsenergie in das Reaktionszentrum, die Ladungstrennung im Reaktionszentrum, der Aufbau eines Protonengradienten und schließlich die Umwandlung der Licht– bzw. Anregungsenergie in chemische Energie.

Der erste Teil der Dunkelreaktionen, die Physik der Pigmentanregung und der Weiterleitung der Anregungsenergie, wird in diesem Kapitel, der zweite Teil, Aufbau und Prozesse in den Reaktionszentren und in der Thylakoidmembran, im folgenden Kapitel 10 behandelt.

Dunkelreaktionen

Die an die Lichtreaktionen anschließenden Reaktionen heißen **Dunkelreaktionen** oder besser Kohlenstoff–Reaktionen (*carbon reactions*), da Schlüsselenzyme lichtreguliert sind. Hier handelt es sich im Wesentlichen um die Reduktion von Kohlendioxid zu Kohlenhydraten. Sie werden im Detail in Kapitel 11 behandelt.

CONCEPT CHECK 9.1

- ✓ Die Photosynthese ist der einzige biologische Prozeß, der die Lichtenergie in chemische Energie umwandeln kann. Alle anderen Lebewesen und Lebensvorgänge hängen von der in den Produkten der Photosynthese gespeichterten chemischen Energie ab.
- ✓ Die Bruttogleichung der oxygenen Photosynthese beschreibt die Verwandlung von CO_2 und H_2O zu Kohlenhydraten (allg. $(CH_2O)_n$, hier $C_6H_{12}O_6$) und O_2.
- ✓ Die Photosynthese läßt sich funktional in zwei Abschnitte einteilen: Die Licht– und die Dunkelreaktionen.

9.2 Photosynthesepigmente werden durch Lichtenergie angeregt

Die bekanntesten Pigmente der Photosynthese sind die grünen **Chlorophylle**, die eine zentrale Rolle sowohl bei der Absorption als auch bei der Umwandlung der Lichtenergie in chemische Energie spielen. Es gibt aber auch noch eine Reihe anderer Pigmente, die ebenfalls für einen funktionierenden Photosyntheseapparat notwendig sind. Hierzu gehören die **Carotinoide**.

9.2.1 Physikalische Anforderungen an die Pigmente

Für die Anregung von Atomen und Molekülen gilt ein Grundsatz: Je kleiner die chromophore Gruppe ist, desto höher ist der notwendige Energiebedarf der Strahlung zur Anregung. Da die Energie E der Strahlung proportional ihrer Frequenz ν (und umgekehrt proportional der Wellenlänge λ, $\lambda = \nu^{-1}$) ist,

Plancksches Gesetz

$$E = h\nu \tag{9.1}$$

bedeutet das für die Pigmente, daß das Anregungslicht umso langwelliger ist, je größer die chromophore Gruppe ist. Die Gl. 9.1 wird auch **Plancksches Gesetz** genannt, der Proportionalitätsfaktor h ist die Plancksche Konstante ($h = 6.626 \cdot 10^{-34}$ J s).

Photosynthetisch aktive Pigmente absorbieren zumeist im sichtbaren Spektrum. Das hat einen einfachen Grund: Kurzwelligeres Licht zerstört die chemischen Bindungen im Molekül. Dazu kommt, daß Wellenlängen größer als 700 nm zu einem hohen Grad durch Wasser absorbiert werden. Da der H_2O–Gehalt der Atmosphäre hoch ist, wird Licht mit Wellenlängen $\geqq$ 700 nm schon in der Atmosphäre stark absorbiert.

Für die Pigmente der Photosynthese ergibt sich damit die Notwendigkeit einer möglichst großen chromophoren Gruppe. Die Tetrapyrrole erfüllen dieses Kriterium (vgl. Abschnitt 9.2.2). Ein ebenfalls bei diesen Pigmenten vorhandenes **delokalisiertes π–Elektronensystem** sorgt für eine große Absorptionsfläche, so daß auch geringe Lichtenergien absorbiert werden können.

9.2.2 Tetrapyrrole sind die primär photosynthetisch aktiven Pigmente

(a) Chlorine

- keine Doppelbindung zwischen C_{17} und C_{18}
  - Störung der Symmetrie begünstigt die Absorption im Sichtbaren (warum?)
- Vertreter: Chl a,b, BChl

- Absorptionsmaximum: 700 nm
  - absorbieren im sichtbaren Bereich doppelt so gut wie Porphyrine

(b) Porphyrintyp

- Vertreter: Chl c
- absorbieren auch im UV–Bereich

(c) Bacteriochlorine

- Absoptionsmaximum stark in den roten Bereich verschoben
  - 800–1000 nm
- Absorptionsstärke mit der der Chlorine vergleichbar

- Chlorophylle der grünen Linie
  - Chl a,b, BChl a
  - Phytolrest
    - sorgt für hydrophoben Charakter des Gesamtmoleküls
    - wahrscheinlich nicht für Absorption verantwortlich
    - sorgt für die Verankerung in der (hydrophoben!) Membran bzw. dem ebenfalls hydrophoben Apoprotein
- Phytochrom
  - lichtabsorbierende Gruppe ist ein offenkettiges Tetrapyrrol

9.2.3 Akzessorische Pigmente sind für die Funktion des Photosyntheseapparates unerläßlich

Phycobiline/Phycobiliproteide

- Tetrapyrrole
  - offenkettig
  - lagern sich in Lösung in Ring an (nur nicht geschlossen)
    → verändert Absorptionsfähigkeit
- Phycoerythrobilin
  - absorbiert im Grünen
  - wird von Cyanobakterien im Grünlicht vermehrt gebildet
    → **chromatische Adaptation**
- lineare Struktur bleibt nur durch Bindung an Apoprotein erhalten

Abb. 9.1: Strukturformeln einiger wichtiger Carotenoide aus Thylakoiden.

Abb. 9.2: Jablonski–Diagramm der für die Schutzfunktion gegen Triplettzustand und $^1O_2$ wichtigen Carotinoide

Carotenoide

- Hauptfunktion: Schutz
  - angeregte Moleküle extrem schädlich für biologische Systeme
  - photodynamische Therapie in der Medizin
    - Zerstörung von Tumoren etc. durch angeregte Chl–Derivate
    - Vorteil: Verwendung sichtbaren Lichtes
- schließen etwas die Absorptionslücke zwischen rot und blau
  - Absorption im gelbgrünen Bereich
- Jablonski–Diagramm
  - O_2 im Grundzustand in Triplett–Zustand
    - Grund für die große Reaktionsträgheit des O_2
  - bei Carotinoiden extrem weite Aufspannung zwischen ^{1}Car und ^{3}Car
- Stoffklasse
  - kondensierte Diterpene
  - Einteilung:
    (a) Carotenoide s.str. (ohne O_2 im Molekül)
    (b) Xanthophylle (mit O_2 im Molekül)

9.2.4 Physik der Anregung: Termschema des Chlorophylls

Termschema/Jablonski–Diagramm

- zeigt verschiedene Zustände eines Elektrons
  - bei Atomen scharfe Linien
  - bei Molekülen Banden
    - aus mehreren Linien für jeden Zustand
- Grundzustand wird nullgesetzt

Termschema des Chlorophylls

- keine Linien, sondern Banden
  - Grund: Komplexität des Moleküls, Rotationszustände
- Anregungszustände
  - 1. angeregter Singulettzustand S_1
  - 2. und dritter angeregter Singulettzustand S_2, S_3
    - unklar, wie viele
    - wenig bekannt
- Übergang von S_0 (nicht angeregt) nach S_1
  - durch Photon der Wellenlänge $\lambda = 680$ nm
- 1. angeregter Singulettzustand S_1
  - Lebensdauer 10^{-9} s
  - Rotationssubzustand $\rightarrow S_1$ in 10^{-12} s
  - Zeit für Anregung: 10^{-15} s
- Absorption bei 440 nm
  - 2. oder 3. angeregter Singulettzustand
  - nicht nutzbar
  - geht unter Wärmeabgabe in S_1 über
- **Systemübergang**
  - **engl.** *intersystem crossing*
  - 1. Triplettzustand (T_1)
  - Singulettzustand: antiparalleler Spin
  - Triplettzustand: paralleler Spin

    $\rightarrow$ "verbotener" Zustand
  - Übergangswahrscheinlichkeit $p_{\text{Übergang}} = 10^{-7}$ für Chl
- 1. Triplettzustand (T_1)
  - langlebiger als S_1
  - Phosphoreszenz bei Rückkehr in Grundzustand
    - **Phosphoreszenz**: Nachleuchten in einer endlichen Zeit nach Abschalten der Anregung [257]
    - **Fluoreszenz:** Emission von Licht schon während der Anregung oder innerhalb einer sehr kurzen Zeit von 10^{-8} s danach [257]

Abb. 9.3: Jablonski–Diagramm (Termschema) der Chlorophylle.

  - Spinumkehr energieaufwendig
    → unwahrscheinlich
    → Phosphoreszenz–Quant langwelliger als Anregungs–Quant

- Rückkehr von $S_1 \rightarrow S_0$ (Grundzustand)

  1. Fluoreszenz
     - i.d.R. rotverschoben (nicht so stark wie Phosphoreszenz)
     - Rückkehr aus dem 1. Singulettzustand (S_1)
  2. Abgabe der Energie an Nachbarmolekül
     - Energietransfer
     - Details s.u.
  3. Einleitung von Elektronentransportprozessen
  4. (Wärme)
     - tritt hier nicht auf

- Absorptionsquerschnitt des Chlorophylls, Photonenflußdichte der Sonne
  - Chl–Monomer wird nur 10x pro Sekunde getroffen
    → Aufgabenverteilung: Antennen, RZ
      · führt gleichzeitig zur Spektralerweiterung
  - Funktionsteilung
    (a) Lichtabsorption und Energieweiterleitung (Antennen)
    (b) Ladungstrennung (Reaktionszentren, RZ)

Betrachtung Antennen / RZ

- **Gründe für die Funktionstrennung**

  1. Proteinbedarf
     - RZ: ca. 200 AS pro Chl
     - Antennen: ca. 6 AS pro Chl
  2. Reaktion auf Lichtmenge / spektrale Empfindlichkeit
     - Antennen variabel
     → hohe Flexibilität

- **Funktion der Antennen**

  1. Absorption und Leitung
  2. Anpassung an Lichtmenge/spektrale Zusammensetzung
  3. unschädliche Absorption überschüssiger Lichtenergie

9.2.5 Energietransfer zwischen Pigmenten

Resonanz–Energietransfer

- Förster–Mechanismus, **Förster–Transfer**
- Abstand < 10 nm (100Å)
- Übereinstimmung (weitgehend) im Spektrum
- nahezu verlustfrei
- typische Abstände von Chl–Molekülen: 8–16 Å
- Zeitdauer: $10^{-15} - 10^{-12}$ s, mind. 100 fs (10^{-15} s)
- Effekt wird mit der 6. Potenz des Abstandes geringer
- wichtigster Mechanismus in den Chl–Antennen

Dexter–Mechanismus

- Abstand extrem gering
  - π–Orbitale überlappen im Grundzustand
    $\rightarrow$ Elektronenaustausch
- ultraschnell: wenige fs
- Übereinstimmung der Spektren nicht wichtig
- Übertragung Chl $\leftrightarrow$ Car

Excitonen–Mechanismus

- Überlappung der Orbitale im angeregten Zustand
  $\rightarrow$ Anregungsenergie delokalisiert
- Anregungszustand nicht zu Molekül zuzuordnen
- besonders wichtig bei Reaktionszentren (RZ): Chl–Dimeren
- Abstand: < 2 nm (20 Å)
- Moleküle perfekt in Resonanz

- Richtung des Energietransfers immer auf das RZ hin
- Leistung des Pigmentapparates

Abb. 9.4: Schematische Darstellung des Mechanismus der Energietransferprozesse. (a) Förster–Energietransfer, (b) Dexter–Energietransfer. Die kurzen, roten Pfeile symbolisieren die Spinzustände der beteiligten Elektronen in den entsprechenden Molekülorbitalen bzw. Elektronenzuständen (horizontale Linien). Die roten Pfeile geben den ÜBergang der entsprechenden Elektronen an, die beim Energietransfer jeweils beteiligt sind. Aus: Häder [94], Abb. 1.3

Abb. 9.5: Schematische Darstellung der Excitonen–Wechselwirkung zwischen zwei identischen Monomeren. Die angeregten Zustände der beiden separaten Einzelmoleküle (S_1, links und rechts) werden durch die elektronische Wechselwirkung bei Annäherung der beiden Moleküle in die Excitonenzustände D^- bzw. D^+ aufgespalten (sogenannte Excitonenaufspaltung). Es kommt zu neuen elektronischen Übergängen (Pfeile), die zu den ursprünglichen Übergangen der Monomeren zu kürzeren und längeren Wellenlängen verschoben sind. Die Aufspaltungsenergie (roter Doppelpfeil) ist doppelt so groß wie die Wechselwirkungsenergie E. Aus: Häder [94], Abb. 1.4

– verträgliche Wellenlängen führen zu Ionisierung

CONCEPT CHECK **9.2**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

Tab. 9.1: Energetisches Gefälle zwischen Antennenkomplexen und Reaktionszentren. Daten aus Häder [94]

Antennenkomplex/Pigment	Freie Energie
Phycobilisomen mit Phycoerythrin	$\Delta G_{Falle} = -4500\ cm^{-1}$
Chlorosomen	$-2100\ cm^{-1}$
BChl a / Purpurbakterien Grüne Pflanzen	$-1000\ cm^{-1}$
BChl b / Purpurbakterien (Rhodopseudomonas)	$+400\ cm^{-1}$

9.3 Die Pigmente sind in Membranen funktional zu Photosynthesestrukturen angeordnet

Die Nutzung der Lichtenergie über die Photosynthese ist immer mit einem Transport von Protonen über eine Membran verbunden. Daher spielt die Anordnung der an der Photosynthese beteiligten Proteinkomplexe eine große Rolle. Voraussetzung für ihr Funktionieren ist der polare Einbau in die Membran.

9.3.1 Die Purpurmembran der Halobacterien ist die einfachste mögliche Nutzung der Lichtenergie

- Vertreter: *Halobacterium halobium*
- einzigartige Lichtnutzung
  - Bacteriorhodopsin
    - verwandt mit dem Sehpurpur
    - Lichtenergie wird ausschließlich für die ATP–Synhese eingesetzt
- *H. halobium* lebt normalerweise aerob
  - anaerob: Einlagerung von Bacteriorhodopsin
    → Protonenpumpe ohne Elektronentransport
- Mechanismus der Protonenpumpe (Bacteriorhodopsin)
  - Trägerprotein des Bacteriorhodopsins durchläuft eine Konformationsänderung bei der Lichtabsorption
    → Protonen werden nach außen gepumpt
  - Protonengradient wird durch membranständige ATPase genutzt
    → chemiosmotische Theorie (Mitchell, vgl. Box 10.3)
- einfachste denkbare Nutzung der Lichtenergie
  - auch hier schon wesentliche Strukturen vorhanden:
    1. Membran, in die die Pigmente eingelagert sind
    2. Protonengradient zur ATP–Synthese
- nicht vollständig autotroph
  - keine CO_2–Fixierung

9.3.2 Bakterien und Cyanobakterien besitzen nur Thylakoide und keine Plastiden

Grüne Bakterien besitzen nur ein einziges RZ vom Typ I

- **engl.** *green bacteria*
- Vertreter: Chloroflexaceae (fakultativ anaerob), Chlorobiaceae (obligat anaerob)
- nur ein Reaktionszentrum
- anoxygene Photosynthese
- nichtzyklischer Elektronentransport
- CO_2 durch Reduktionsäquivalente reduziert
- H_2S–Donatur
  - da nur ein Photosystem
- aktives Pigment: Bacteriochlorophyll
- Reaktionszentren
  - in Membranen selbst eingelagert
- Antennen
  - Chlorosomen
  - "Chlorobium–Vesikel" (nach der ersten Beobachtung)
  - grüne Vesikel an der Innenseite der Membran
  - enthalten ausschließlich Antennenpigmente gebunden an Trägerprotein
  - Größe stark unterschiedlich
  - Bau prinzipiell gleich
  - Membran Lipid–*Mono*layer (!)

    → hydrophobes Milieu im Inneren
  - Basisplatte
    - enthält ebenfalls Antennenkomplexe
    - in Regionen mit besonderen Reaktionszentren
  - *Chlorobium*
    - schwachlicht–angepaßt
    - große Antennen/Chlorosomen
  - *Chloroflexus*

        * nichtgrüne Schwefelbakterien
        * weniger grün, weil weniger Antennen (nur fakultativ anaerob)
    - Anpassung an die Lichtintensität
        * durch Veränderung der Antennengröße möglich

Die Typ II–RZ der Purpurbakterien haben wesentlich zur Strukturaufklärung beigetragen

- **engl.** *purple bacteria*
- Vertreter
    - Chromatiaceae
        * schwefelhaltige Purpurbakterien
        * durch H_2S–Donor
    - Rhodospirillaceae
        * schwefelfrei
- Membraneinfaltungen unterschiedlich
    - tubulär
    - übereinandergestapelt
    - lamellär
    - blasenförmig

Evolutionstheoretische Interpretation — *Evolution der Plastidenstrukturen.*

- Als Grundlage für die Ausbildung der Photosynthese wird die Atmungskette diskutiert.

Grundstrukturen

- Reaktionszentren
- Antennen (zur Lichtleitung)

1. Einfachster Fall eines photosynthetischen Organismus

- Reaktionszentren in Membran
- Antennenpigmente aufgelagert

2. Einfaltung der Membran

- Einfaltung führt zur Vergrößerung der Membranoberfläche
- keine komplette Kompartimentierung
- gegenüber dem ersten Fall erhöhte Anzahl von Reaktionszentren und Antennen

3. Photosynthesemembranen

- von der Plasmamembran gelöst
- spezifische Funktion der Membranen: Photosynthese

4. Membranen gestapelt

- Thylakoide — von der Cytoplasmamembran gelöste photosynthetische Membranen

- Gemeinsamkeit
  - Reaktionszentren und Antennen in der intracytoplasmatischen Membran (ICM)
    - ICM — eingefaltete Membran
- *Rhodopseudomonas viridis*
  - Strukturaufklärung der Reaktionszentren (RZ)
    - Auflösung: 0.3 nm (Atome sichtbar)
    - gute Kristallisierbarkeit
    - MICHEL, DEISENHOFER (Nobelpreis 1988)
- Kontinuität von CM (Cytoplasmatischer Membran) und ICM
- bei hohem Sauerstoffpartialdruck (P_{O_2}) chemotroph
- unter Sauerstoffmangel
  - Ausbildung des Photosyntheseapparates
  - Membranbereiche auch bei hohem P_{O_2} unterschiedlich
- zyklischer Elektronentransport

  → ATP–Produktion
  - Reduktionsäquivalente nur indirekt über ATP

Cyanobakterien besitzen wie höhere Pflanzen zwei Photosysteme

- **engl.** *cyanobacteria*
- zwei Photosysteme (PS I und PS II)
- Wasserspaltung

  → oxygene Photosynthese
- Mechanismus stark ähnlich den höheren Pflanzen
- fakulativ anaerob

  → H_2S
- älteste fossile Reste angeblich ca. 3.5 Mrd. Jahre alt[1]
- Photosynthesemembran völlig von CM gelöst

  → losgelöst konzentriert in der Zelle
  - im periphären Teil der Zelle

[1] gemäß radiometrischer Datierung

  - Reaktionszentren
  - Teil der Antennenpigmente
  - aufgelagert Phycobilisomen
    * auf der Membranoberfläche aufgelagert
    * mit PS II assoziiert
    * akzessorische Pigmente
      1. Phycoerythrin (rot)
      2. Phycocyanin (blau, ↗*Name!*)
      3. Allophycocyanin (blau)
        · Absorption zwischen 450–650 nm
    * Reaktionszentren
      · ausschließlich Chl a (680 nm PS II / 700 nm PS I)
  - nicht stapelbar
    * Grund: Phycobilisomen ragen aus der Membran hinaus

    → manche Regulationsmechanismen ausgeschlossen
  - Farbstoffe hydro*phil* (!)
  - Phycobilisomen
    * enthalten bis 40% der löslichen Proteine der Zelle
    * durch N–Autotrophie ermöglicht

Prochlorophyten

- Prochloron
  - als Symbiont in Ascidien gefunden
  - keine Phycobilisomen
    * Thylakoide gestapelt
  - Chl a **und b** (!)

    → vermutetes evolutionäres Bindeglied zwischen Protocyten und höheren Pflanzen
      · These wurde wieder verworfen
- Vertreter der Prochlorophyten
  1. ***Prochloron***
     - obligatorisch symbiontisch
     - Genom 30–40x größer als bei Grünalgen–Chloroplasten
  2. ***Prochlorothrix hollandica***
     - fadenförmiger Prokaryot (5–100 Zellen)
     - 0.5–1.5 μm Ø

  - freilebend
  - in Süßwassersee in Holland entdeckt (*Name!*)

3. ***Prochlorococcus marinus***
   - 0.6–0.8 μm große Einzelzellen
     * kleinster bisher bekannter Vertreter der Prochlorophyten
   - photosynthetisch autotroph und mixotroph
   - lebt in 50–100 m Tiefe im Meer (*Name!*)
     * Anpassung an extremes Schwachlicht
   - häufigster Nanoplanktin–Vertreter
     → bezüglich der Biomasse extrem verbreitet
     * vermutlich aufgrund der geringen Größe so lange unentdeckt geblieben

- Charakteristika der Prochlorophyta

  Quelle: Chris Lobban, University of Guam, Division of Natural Sciences `http://www.uog.edu/classes/botany/Plant_Di/prochlorophyta.htm` (Revised 8/11/00)

  - Small but important group with prokaryotic structure (like Cyanophyta: no mitochondria, chloroplasts, nucleus, etc.) but with chlorophylls and and b, and no phycobilins (as in Chlorophyta).
  - Thylakoids are not single and equidistant (as in the Cyanophyta), but grouped into stacks (lamellae) containing two to several thylakoids, as in the Chlorophyta and higher plants.
  - The reserve polysaccharide is starch-like. No cyanophycin (contrast Cyanophyta); polyhedral bodies (carboxysomes) yes.
  - DNA has a diffuse distribution, not concentrated in the centre of the cell as it usually is in the Cyanophyta.
  - The cell wall is similar to that of the Cyanophyta and contains a peptidoglycan (murein) layer.

9.3.3 Plastiden bei eukaryotischen Algen

- sehr heterogen
- stark unterschiedliche Plastidenstrukturen
- gemeinsames Schema nur durch Endosymbionten–Theorie
  - zu dieser Theorie vgl. die Box 9.3.3
- **Glaucophyta**

  - neues Taxon
  - Vertreter
    * *Cyanophora paradoxa*
    * *Glaucocystis*
  - *Cyanophora paradoxa*
    * Rest von Murein zwischen äußerer und innerer Plastidenmembran
    * Plastiden als Cyanellen bezeichnet
  - Pigmentausstattung
    * Phycobiline
    * Phycocyanin und Chl a
  - Genom der Cyanellen
    * 10% des Genoms freilebender Cyanellen
      → obligate Endosymbionten
  - Glaucophyta werden als an der Basis der Eukaryonten–Evolution stehend diskutiert

- sekundäre Endosymbiose [94]
  - eukaryotischer Wirt phagozytiert Eukaryoten (der seinerseits schon einen Prokaryoten enthielt)
- Beispiel für die enge Beziehung zwischen heterotrophen und autotrophen Organismen

Evolutionstheoretische Interpretation — *Endosymbioten–Theorie*

Die Endosymbionten–Theorie versucht, im Rahmen der Phylogenese die Entstehung der Zellorganellen und damit der eukaryotischen Zelle durch Endosymbiose zwischen Prokaryoten zu erklären.

Tatsächlich gibt es eine Reihe experimenteller Befunde, die sich durch diese Theorie schlüssig erklären lassen.

Inhalt der Hypothese

- Die Plastiden leiten sich von Cyanobakterien ab.
- Die Mitochondrien leiten sich von atmenden Purpurbakterien ab.

Experimentelle Befunde

- Doppelte Membranhülle bei Mitochondrien und Plastiden mit deutlich verschiedenem Charakter beider Membranen.
- Eigenes Genom bei Plastiden (Plastom, ptDNA) und Mitochondrien (mtDNA) sowie eigener Proteinsynthese–Apparat
- Details des Proteinsynthese–Apparates stimmen mit dem der Prokaryoten überein.

Probleme

- Theorie nicht direkt überprüfbar, bleibt spekulativ. Die Notwendigkeit einer solchen Deutung entsteht nicht aufgrund der Daten, sondern aufgrund des Postulates, die Eukaryoten–Zelle sei aus prokaryotischen Vorfahren entstanden.
- Die Theorie betrachtet nur einen Aspekt der hypothetischen Eukaryoten–Evolution.

  - Chl–DNA im Malaria–Erreger

- Vielfalt der Chloroplasten–Morphologie der Grünalgen
  - untereinander genetisch wesentlich enger verwandt, als zu den Chloroplasten der Rot– und Braunalgen

9.3.4 Chloroplasten bei höheren Pflanzen

- strukturelle Biogenese der Plastiden
  - Proplastiden
    - Entwicklung umgebungsabhängig stark unterschiedlich
  - Etioplasten
    - Prolamellarkörper
      - quasi kristallin
    - beliebt bei Photosyntheseforschern
  - dauernd im Dunkeln
    - Elaioplast (Ölspeicherung?)
    - Proteinoplast (Proteinspeicherung)
    - Amyloplast (Stärkespeicherung)
  - Leukoplasten
    - ohne definierte Funktion
    - vielleicht abgebrochene Entwicklung
  - Chromoplasten
    - immer mit Spezialfunktion (bei Karotte fraglich)
    - Bsp.: Blüte/Früchte
  - Gerontoplasten
    - vergreiste Chloroplasten
    - Chl N–Quelle
    - Carotinoide Abfall
    - Laubfärbung: durch Abbauprodukte von Chl und Carotinoide

- Thylakoide
  - miteinander verbunden
  - Thylakoidinnenraum (Lumen) Kontinuum
  - nicht mit äußerer Membran verbunden
  - Menge gestapelter Thylakoide dient der Regulation
  - Membranaufbau

Abb. 9.6: Strukturelle Biogenese der Plastiden

    * nichtgestabelte und gestapelte Membranbereiche unterschiedlich
    * PS II in den gestapelten Bereichen
    * PS I in den nicht gestapelten Bereichen

  → laterale Heterogenität der Thylakoide

– laterale Heterogenität
  * zeigt, daß Thylakoide ein ausgefeiltes reguliertes System sind
    · bestimmte Membranbestandteile sind lateral beweglich
    · Antennen vermutlich für die Aggregation der Membranen verantwortlich

CONCEPT CHECK 9.3

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

BOX 9.1: ***Methoden — Gefrierätztechnik***

bla

Zusammenfassung und Wiederholung

Photosynthese allgemein

- Entscheidender Punkt der Photosynthese: reversible Anlagerung von Wasserstoff an CO_2
- Photochemische Leistungen der Photosysteme: Reduktion eines Acceptors und Oxidation eines Donators

Photosynthesepigmente

Photosynthesestrukturen

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel9.html

Fragen

1. Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?
2. Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?
3. Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?
4. Skizzieren Sie die Organisation des photosynthestischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.
5. Wie arbeitet ein Photosystem?
6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?
7. Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?
8. Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des Calvin–Zyklus.
9. Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.
10. Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?
11. Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.
12. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?
13. Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).
14. Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich im Energiebedarf für die Assimilation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?
15. Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.

Photosynthesis: The Light Reactions

1. What is an absorption spectrum? What is the absorption spectrum of

chlorophyll? What is the relation between the electromagnetic spectrum of solar radiation and the absorption spectrum of chlorophyll?

2. What is an action spectrum? What is the relationship between the action spectrum for photosynthesis and the absorption spectrum of chlorophyll?

3. Photosynthesis in oxygen-evolving organisms is said to involve two distinct photosystems. Describe the two photosystems and provide two lines of experimental evidence that led to their discovery.

4. What is the role of electron transport in oxygen-evolving photosynthesis? Name the final electron donor and final electron acceptor in photosynthesis. Describe the path traveled by an electron in the electron transport process.

5. How are the major pigments and proteins involved in photosynthesis organized in the thylakoid membrane?

6. Describe the process of ATP synthesis at the thylakoid membrane. Name the reactants, the energy source and the role of light in the process. Can ATP synthesis take place in thylakoid membranes kept in the dark? Explain your answer.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Häder DP, (Hg.) (1999) Photosynthese, Thieme, Stuttgart

Hillier W, Babcock GT (2001) The concept and physical reality of reaction centers (RCs). Plant Physiol **125**:33–37

Hoffmann P (1998) Oxygenic photosynthesis—a photon driven hydrogren generator—the energetic/entropic basis of life. Photosynthetica **35**(1):1–11

Photosynthese: Lichtreaktionen 10

10.1 Bau der Reaktionszentren

10.2 Ladungstrennung und Elektronentransport

10.3 Photophosphorylierung

10.4 Primäre Produkte der Lichtreaktion und Energiebilanz

10.5 State transition ist wichtig für die Balance zwischen PSII und PSI.

10.6 Fluoreszenz als weitere Verwertung der Anregungsenergie

10.7 Mechanismen der Fluoreszenzlöschung (Quenching)

Die Aufklärung der Struktur des Reaktionszentrums des Purpurbakteriums Rhodopseudomonas viridis *in atomarer Auflösung durch* Deisenhofer, Huber, Michel *und Mitarbeiter (1985, Nobelpreis 1988) stellt einen Meilenstein in der molekularen Erforschung des Photosyntheseapparates dar.*

Trotz der folgenden Strukturaufklärung der Photosysteme PSI und PSII und jüngst des Cyt b_6f–Komplexes dürfen wir darüber nicht vergessen: Die Kenntnis der Struktur ist nur die notwendige Voraussetzung zum Verständnis der Funktion.

Mini–Glossar

BChl Abkürzung für Bacteriochlorophyll

Chl Abkürzung für Chlorophyll

C_2–Symmetrie Punktsymmetrie (*cyclic symmetry*) mit einer Rotationsachse und zwei Protomeren im Winkel von 180° zueinander; häufigste Symmetrie in Proteinen

Elektronentransportkette *electron transfer chain* Abk.: etc; entlang der C_2–Symmetrieachse des RC–Dimers angeordnete Moleküle, die die primäre Ladungstrennung des aktiven Pigments im RC stabilisieren.

Hill–Reaktion photosynthetische O_2–Entwicklung im linearen Elektronentransport in einem zellfreien System unter Reduktion eines Akzeptors [94]

HOMO *highest occupied molecule orbital* höchstes besetztes Molekülorbital

LUMO *lowest unoccupied molecule orbital* niedrigstes unbesetztes Molekülorbital

Quenching *Löschung*; Löschung der Fluoreszenz. Es wird allgemein unterschieden zwischen photochemischem und nichtphotochemischem Quenching. Letzteres läßt sich nochmals in verschiedene Prozesse aufteilen.

physiologische Hill–Reaktion photosynthetische Ferredoxin/NADP–Reaktion [94]

Reaktionszentrum *photochemical reaction center* auch: photochemisches Reaktionszentrum Abk.: RZ, RC; Kern der Photosysteme der Photosynthese; Protein–Pigment–Komplexe, in denen die Umwandlung von Licht– in chemische Energie (Photochemie) abläuft

Die Leistung der Lichtreaktion der Photosynthese besteht darin, die physikalische Anregungsenergie des Lichtes in die chemische Energie eines reduzierten Elektronenakzeptors zu überführen.

Zu diesem Zweck wird die Anregungsenergie von Pigmentmolekülen in den Antennensystemen aufgenommen und dem Reaktionszentrum (*reaction centre*, RC) zugeführt. Hier kommt es dann zur primären Ladungstrennung und durch Elektronentransport zu deren Stabilisierung und zur Reduktion des Akzeptors.

Reaktionszentren: Konzept und physikalische Realität

Die ersten Experimente, deren Ergebnisse die Existenz von Reaktionszentren nahelegten, waren die Versuche von Emerson und Arnold (1932, [72]). Sie konnten zeigen, daß an der Bildung eines einzigen Moleküls Sauerstoff ca. 2 500 Chlorophyll–Moleküle beteiligt sind.

Aus diesen Ergebnissen entwickelten dann vier Jahre später Gaffron und Wohl (1936, [82]) das Konzept von Antennenpigmenten und Reaktionszentren (RCs). Dieses Konzept beinhaltet die funktionale Aufteilung der Pigmente in zwei Gruppen: Die **Antennenpigmente** dienen der Lichtsammlung und Energieweitergabe, sind aber selbst photochemisch inaktiv. Sie kommen in sehr großer Zahl innerhalb einer photosynthetischen Einheit vor. Die **RC–Pigmente** sind dagegen photochemisch aktiv. Dafür ist ihre Anzahl je photosynthetischer Einheit sehr gering.

Bis zur ersten physischen Isolation eines Pigment–Protein–RC–Komplexes [224] dauerte es allerdings dann noch einmal mehr als dreißig Jahre. Die Gründe dafür liegen in der Natur der Komplexe: Um Membranproteine zu isolieren, mußten erst die notwendigen Detergentien und die gesamte Präparationstechnik entwickelt werden.

10.1 Bau der Reaktionszentren

Alle Typen von Reaktionszentren (RCs) ähneln sich in ihrem grundlegenden Aufbau: Sie besitzen einen aus zwei Untereinheiten geformten dimeren Kern mit (Pseudo–)C_2–Symmetrie. Das photosynthetisch aktive Chlorophyll–Dimer besteht je nach Organismus aus zwei Chl– oder BChl–Molekülen.

Alle oxygene Photosynthese betreibenden Organismen besitzen Chl (a), BChl (a,b,g) kommt dafür bei anoxygenen Photosynthesebakterien vor. Die Elektronentransportkette (ETC) im RC verläuft entlang der (Pseudo–)C_2–Symmetrieachse.

10.1.1 Der Bau der RCs unterliegt funktionalen Anforderungen

Die Eigenschaften der photosynthetischen Pigmente hängen wesentlich von ihrer Bindung an die Proteine ab. Im Gegenzug ist die definierte Koordination in Proteinen und die Nachbarschaft anderer Pigmente für die Funktion des Photosyntheseapparates von großer Wichtigkeit: Insbesondere Chlorophylle können von Licht sehr gut angeregt werden und sind dann ein starkes Reduktionsmittel.

Wenn keine Möglichkeit besteht, die Reduktionsenergie geordnet in der Photosynthese abzugeben, übertragen die Chlorophylle ihre Energie auf Sauerstoff. Dadurch entstehen reaktive Sauerstoffspecies (*reactive oxygen species*, ROS), die zerstörend auf Proteine und insbesondere Lipide in den photosynthetischen Membranen wirken. Aus diesem Grund ist die Synthese gerade der Chlorophylle sehr stark reguliert.

Alle bekannten RCs sind Dimere mit Pseudo–C_2–Symmetrie

Überraschenderweise sind alle bisher in ihrer Struktur bekannten Reaktionszentren aus zwei ein Dimer formenden Protein–Untereinheiten aufgebaut, die eine (Pseudo–)C_2–Achse formen. Die photochemisch aktiven Pigmente und die Elemente der Elektronentransportkette (ETC) sind entlang dieser C_2–Symmetrieachse aufgereiht. [111]

Beim zuerst kristallisierten RC von Purpurbakterien (*Rhodopseudomonas viridis*, [55]) wird dieses Dimer von den Untereinheiten L und M geformt, beim

PSI von PsaA und PsaB und beim PSII von D1 und D2. Es handelt sich also um **Heterodimere**, d.h. die beiden Untereinheiten sind leicht voneinander verschieden (deshalb auch *Pseudo*–C_2–Symmetrie). Die RCs der Heliobacteria und der grünen Schwefelbakterien sind dagegen aus zwei identischen Untereinheiten aufgebaut und formen daher ein **Homodimer**.

Die photochemisch aktiven Pigmente liegen ebenfalls als Dimer vor. Sie werden von zwei Chlorophyll– bzw. Bacteriochlorophyll–Molekülen gebildet, die sich in großer Nähe zueinander befinden. Sie werden auch als **special pair–Chlorophylle** bezeichnet. Excitonenkoppelung zwischen diesen beiden Pigmenten führt zu einer Rotverschiebung im Absorptionsspektrum, die wesentlich dazu beiträgt, daß die aktiven Pigmente im RC tatsächlich am Ende einer Energiefalle für die Anregungsenergie stehen.

special pair–Chlorophylle

Eine bemerkenswerte strukturelle Eigenschaft der RCs ist, daß sie **zwei annähernd identische Elektronenakzeptor–Wege** entlang ihrer C_2–Achse aufweisen, die beide mit dem primären ladungstrennenden Dimer in Verbindung stehen. Das wirft eine entscheidende Frage auf: Werden beide Äste der ETC verwendet? Die Frage ist für die meisten RCs noch nicht abschließend beantwortet.

Es gibt zwei Typen von Reaktionszentren

Auch wenn der bisher beschriebene prinzipielle Aufbau für alle RCs mehr oder weniger identisch ist, gibt es doch im Detail Unterschiede. Zur Zeit sind sechs verschiedene Klassen photosynthetischer RCs bekannt, die sich in zwei Typen einteilen lassen [111].

Die prinzipiellen Unterschiede liegen in den RC–Pigmenten (Chl vs. BChl), der Größe und Natur der Antennen, dem zugehörigen Maximum der Absorptionsfrequenz, der Stärke der Excitonenkoppelung des special pairs und der Identität der Akzeptoren in der ETC. [111]

Die sechs Klassen lassen sich in zwei Typen, Typ I und Typ II, einteilen [88, 199], die nach ihren prominentesten Vertretern, dem PSI und PSII der oxygenen Photosynthese, benannt sind. Für eine Übersicht vgl. Tab. 10.1. Ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal der beiden Typen ist der zweite Akzeptor: Bei Typ I sind das Fe–S–Proteine. Außerdem besitzen die RCs diesen Typs wasserlöslicher Elektronenüberträger. Bei Typ II ist der sekundäre Akzeptor dagegen ein Chinon. Als Elektronenüberträger dienen hier ebenfalls hydrophobe Chinone.

Eigenschaften und Funktion der Reaktionszentren

Die primäre Funktion der RCs ist die **Umwandlung der Anregungsenergie des Lichtes in chemische Energie**. Das wird über eine Ladungstrennung bewerkstelligt. Die primäre Ladungstrennung erfolgt im special pair–Chlorophyll

Tab. 10.1: Vergleich der Reaktionszentren der verschiedenen Gruppen photosynthetisch aktiver Organismen. Die Reaktionszentren können generell in zwei Typen (I und II) eingeteilt werden, wobei bei den meisten Prokaryoten jeweils nur ein Typ vertreten ist. Eine Ausnahme stellen hier die Cyanobacteria dar, die genau wie die höheren Pflanzen zwei Photosysteme (PSII und PSI) in Reihe geschaltet haben und genau wie diese oxygene Photosynthese betreiben.

	Typ II PS II	Typ II Chloroflexus, Purpurbakt.	Typ I Heliobakt., grüne Bakt.	Typ I PS I
Zentrale Polypeptide	D1/D2 Heterodimer	L/M Heterodimer	Homodimer	PS I A, PS I B Heterodimer
core–Antennen				
Donor:				
special pair–Chl	P 680	P 870 (*Rhodobacter*) P 960 (*Rhodopseudomonas*)	P 800 (*Heliobacterium*) P 840 (*Chlorobium*)	P 700
Akzeptor	Phaeophytin	Bakterio–Phaeophytin	BChla	A_0Chl–Molekül
prim. Radikalpaar	P 680^+ Phaeo$^-$	P 870^+ Bphaeo$^-$	P 840^+ BChl$^-$	P 700^+ A_0^-
2° Acc.	am D2: Q_A (Plastochinon)	Q_A (Ubichinon)	Naphthochinon	A_1 (Phyllochinon)
3° Acc.	am D1: Q_B	Q_B (Ubichinon)	F_X, F_B, F_A (4Fe–4S)	F_X, F_B, F_A (4Fe–4S)
Halbstufenpotential	+1.12 V	+0.5 V	+0.25 V	+0.5 V
P/P^+ pH 7	P 680/P 680^+	P 870/P 870^+	P 840/P 840^+	P 700/P 700^+
max. E.diff.	1.83 eV	1.45 eV	1.48 eV	1.77 eV
P S^0 - P S^1	P 680/P 680^*	P 870/P 870^*	P 840/P 840^*	P 700/P 700^*
stabile Diff.	1.25 eV	0.5 eV	0.9 eV	0.83 eV
P^+ 2°/3° Acc^-				
ausreichend für	Wasseroxidation	Oxidation von H_2S, organische Säuren		Plastochinon

Abb. 10.1: Detailstruktur des PS I (schematisch)

des aktiven Pigmentes durch Lichtanregung und anschließende Ladungstrennung durch Elektronenübertragung auf den primären Akzeptor.

Ein solches angeregtes Chlorophyll ist ein sehr starkes Oxidationsmittel. Daher neigt es dazu, sein eigenes Elektron wieder einzufangen. Dadurch würde aber die Energie als bloße Wärme abgegeben und damit nutzlos. Daher ist es wichtig, die Reaktion des primären Akzeptors mit dem primären Donor (special pair Chl) zu unterbinden.

Ebenfalls ist es wichtig, die Energieübertragung auf Antennenpigmente zu unterbinden. Außerdem könnte das angeregte Chlorophyll sein Elektron auch auf die nächstgelegenen Proteinseitenketten übertragen und damit das RC beschädigen.

Die Unterbindung all dieser ungewünschten Reaktionen und die Weitergabe des Elektrons in der Elektronentransportkette auf sekundäre und tertiäre Elektronenakzeptoren wird durch die räumliche Anordnung der Pigmente und Elektronenakzeptoren gewährleistet und erst ermöglicht. Diese räumliche Anordnung ist nur über Proteine möglich: Die Einbettung der Reaktionszentren in Proteine ist daher für die Reaktion entscheidend.

Die Stabilisierung der Ladungstrennung wird einmal durch die räumliche Anordnung der Akzeptoren und durch die Geschwindigkeit der ablaufenden Prozesse in der ETC ermöglicht. Ein weiteres Schlüsselkonzept ist die Koppelung der Ladungstrennung mit dem Transport von Protonen über eine Membran.

☞ Die Translokation von Protonen über eine Membran ist ein Schlüsselkonzept zur Stabilisierung der Ladungstrennung und zu ihrer chemischen Nutzbarkeit.

10.1.2 Detailstruktur von PS I

- größter RZ–Komplex in der Photosynthese (ca. 350 kDa)
- P_{700} sicher Dimer
  - allerdings ein *Heterodimer* aus Chl a und Chl a'
- A_1
  - Phyllochinon
  - Vitamin K_1

Abb. 10.2: Detailstruktur des PS II (schematisch)

Abb. 10.3: Energietransfer im PS II [Blatt 2001-10-29, 2]

10.1.3 Detailstruktur von PS II

- Elektronentransport im PS II
- Core–Antennen
  - 30–40 Proteine
  - direkt am RZ des PS II
- relativ geringe Rotverschiebung
  - Erklärung: Tetrapyrrolringe nicht exakt parallel, sondern "verkantet"
- geschlossene Reaktionszentren
  - keine Anregungsenergie auf das P_{680} übertragbar
    → ankommende Elektronen können andere Strukturen oxidieren
- WOC
  - *water oxidating complex*, Wasser oxidierender Komplex
  - H_2O wird in einem Vier–Elektronen–Prozeß auf einen Schlag oxidiert
  - vgl. Abschnitt 10.2.4, S. 285

10.1.4 Vergleich der Reaktionszentren

- Vergleich PS I — PbRC
  - PbRC — Purple bacteria Reaction Centre
- Warum Stapelung der Thylakoide?
  - nur bei grünen Eukaryoten
  - Geschwindigkeit
    - PS I 100x schneller als PS II
  - PS I arbeitet mit Licht längerer Wellenlänge

  - → bei Nebeneinanderliegen einseitige Affinität der Anregung zu PS I
  - ∗ räumliche Trennung wichtig für Auslastung von PS II
- → Eigenschaften der PS so unterschiedlich, daß eine rämliche Trennung notwendig ist
- Konsequenz: weitreichender Transport von Redoxäquivalenten
  - ∗ wichtigster Elektronenüberträger: PQ (Plastochinon, engl. *plastoquinone*)
    - · gut in der Membran beweglich (hydrophob)
    - · Problem: Übergang 2 e^- → 1 e^-
    - · Lösung: Cyt b_6f / bc_1
- Cyt bc_1
  - ∗ bei Rhodospirillaceae
  - ∗ Komplex sowohl für die Photosynthese als auch für die Atmungskette verwendet[1]

CONCEPT CHECK **10.1**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

[1] Daher wird die Nutzung im evolutionstheoretischen Rahmen als von der Atmungskette abgeleitet angesehen, da nach diesem Modell der Sauerstoff erst nach Entwicklung der Photosynthese in der Atmosphäre auftrat.

10.2 Ladungstrennung und Elektronentransport

Mit Ausnahme der Vorgänge in der Membran von *Halobacterium* ist Photosynthese immer mit der Ladungstrennung und dem Transport von Elektronen und Protonen verknüpft. Die primäre Ladungstrennung erfolgt dadurch, daß ein angeregtes Pigment–Molekül sein Elektron auf einen primären Akzeptor überträgt. Von hier wird das Elektron so schnell weitertransportiert, daß eine Rekombination des primären Akzeptors mit dem Donor (dem aktiven Pigment, P) nicht erfolgen kann.

10.2.1 Absorption, Ladungstrennung und Elektronentransport besitzen unterschiedliche Zeitskalen

Die primären Prozesse in der Photosynthese lassen sich in drei Klassen einteilen, die jede auf einer von den anderen verschiedenen Zeitskala abläuft:

1. Lichtabsorption und Energietransfer

   Photonen werden von Pigmenten absorbiert und die Energie in das RC geleitet.

   Zeitskala: fs–ps

2. Ladungstrennung

   Beteiligung von Elektronen. Führt zu einem positiv geladenen Donor (P^+) und einem negativ geladenen Akzeptor (A^-).

   Zeitskala: ps–ns

3. Elektronentransport

   Schrittweise Bewegung von Elektronen und Protonen, um die primäre Ladungstrennung zu stabilisieren.

   Zeitskala: ns–μs

Die Translokation von Protonen über eine Membran ist ein Schlüsselkonzept zur Stabilisierung der Ladungstrennung und zu ihrer chemischen Nutzbarkeit.

Da die Ladungstrennung ohne Aktivierungsenergie abläuft, ist sie auch bei niedrigen Temperaturen möglich. Grundsätzlich weisen diese Reaktionen ein anderes Temperatur–Verhalten als Enzymreaktionen auf.

Es gibt einen entscheidenden Unterschied zwischen der Lichtabsorption und dem Energietransfer in den Antennen einerseits und der anschließenden Ladungstrennung andererseits: Während Absorption und Energietransfer rein physikalische Phänomene sind, führt die Ladungstrennung und der Elektronentransport zu chemischen Veränderungen in den beteiligten Molekülen [265].

10.2.2 Bei der oxygenen Photosynthese sind zwei Photosysteme in Reihe geschaltet

Ein entscheidendes Charakteristikum des Apparates der oxygenen Photosynthese ist die Koppelung zweier Reaktionszentren (RCs). Erst dadurch wird es möglich, die enorme Differenz des Redoxpotentials zwischen Wasser als Elektronendonator und NADPH als Elektronenakzeptor zu überbrücken und Wasser zu oxidieren.

An der Entwicklung dieses Modells der Existenz zweier in Reihe geschalteter Photosysteme waren Ergebnisse der Versuche von EMERSON wesentlich beteiligt. Ein von ihm entdeckter Effekt ist der **red drop–Effekt** (Rotabfall): Die Quantenausbeute der Photosynthese fällt bei Wellenlängen größer 680 nm rapide ab. *red drop–Effekt*

Ein weiteres Ergebnis seiner Versuche, der sogenannte **Emerson–Effekt** (auch: enhancement–Effekt), betrifft die Photosyntheserate bei langwelligem Licht: Anregung mit Licht der Wellenlängen 680 nm und 700 nm wirkt synergistisch. D.h. daß die Photosyntheserate bei gleichzeitiger Anregung mit beiden Wellenlängen die Summe der Photosyntheseraten bei Anregung mit nur einer der beiden Wellenlängen bei weitem überschreitet. *Emerson–Effekt*

Beide Effekte konnten durch das Konzept zweier Photosysteme mit unterschiedlichen Absorptionsmaxima von DUYSENS und Mitarbeitern [64] erklärt werden. PSI absorbiert hauptsächlich dunkelrotes Licht mit Wellenlängen größer 680 nm. PSII absorbiert dagegen bei 680 nm, wird aber quasi nicht von längerwelligem Licht angeregt. Diese Abhängigkeit von der Wellenlänge erklärt die beiden von Emerson entdeckten Effekte.

Außer in der Absorptionswellenlänge unterscheiden sich die beiden Photosysteme funktional aber noch in einem weiteren wichtigen Punkt: PSI produziert ein starkes Reduktionsmittel, das $NADP^+$ reduzieren kann, und ein schwaches Oxidationsmittel. PSII produziert im Gegenzug ein sehr starkes Oxidationsmittel, das fähig ist, Wasser zu oxidieren (!), und ein im Vergleich mit PSI schwächeres Reduktionsmittel. [265]

10.2.3 Die Elektronentransportkomponenten sind in drei integralen Membrankomplexen zusammengefaßt

Die Auftragung der am Elektronentransport beteiligten Strukturen auf einer Skala entsprechend ihres Reduktionspotentials führt zum **Z–Schema**. Die einzelnen Elemente der Elektronentransportkette (*electron transfer chain*, ETC) waren schon vor der Strukturaufklärung der Photosysteme weitestgehend durch die Ergebnisse spektrometrischer Untersuchungen bekannt. *Z–Schema*

Für den kompletten Durchlauf eines Elektrons durch die gesamte ETC sind zwei Photonen (je eines für ein RC) notwendig. Da in einem Zyklus des wasserspaltenden Komplexes (*water oxidating complex*, WOC) zwei Wassermoleküle

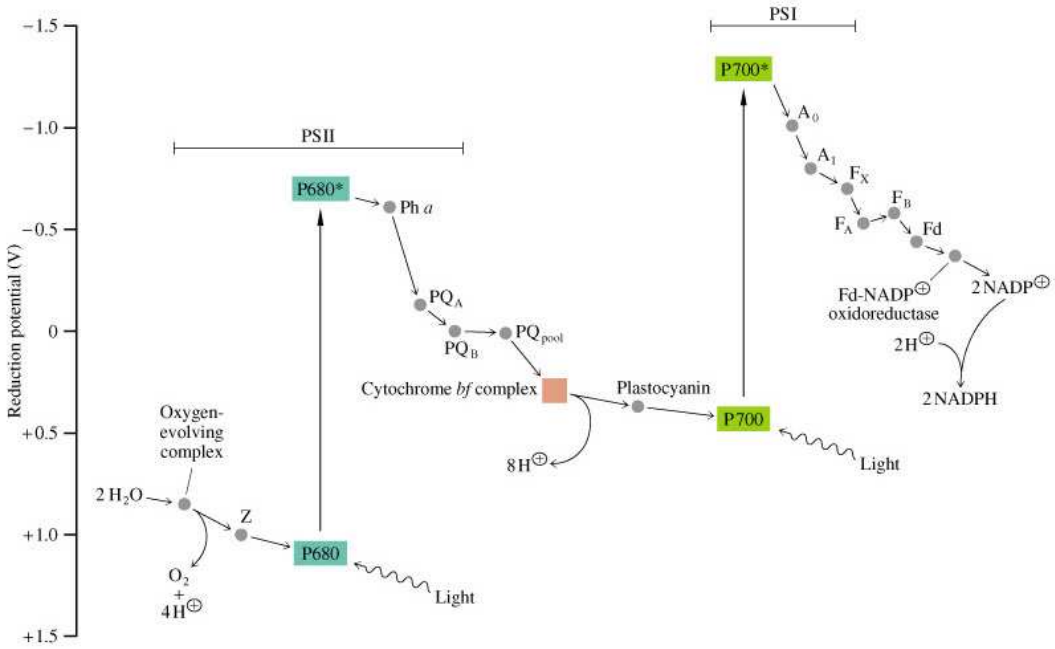


Abb. 10.4: Z-scheme of photosynthesis. The "Z-scheme" is pictured, showing the reduction potentials and electron flow during photosynthesis. Light energy absorbed by the special-pair pigments, P680 and P700, drives electron flow uphill. The reduction potentials of the carriers vary with experimental conditions; therefore, the values shown are approximate. Abberviations: Z, electron donor to P680; Pha, pheophytin a, electron acceptor of P680; PQa, plastoquinone tightly bound to PSII; PQb, pool made up of PQ and PQH2; Ao, chlorophyll a, the primary electron acceptor of PKI; A1, phylloquinone; Fx, Fb and Fa, iron sulfur clusters; and Fd, ferredoxin. NADP+ is reduced by a hydride ion (H-) donated by the FADH2 prosthetic group of ferredoxin-NADP+ oxidoreductase.
Two photons of light must be absorbed for an electron to follow the entire Z-scheme.From: Horton et al. [118]

auf einmal gespalten werden, laufen vier Elektronen pro Zyklus durch die ETC. Dafür sind 8 Photonen notwendig.

☞ Das Wesentliche der photosynthetischen Energiespeicherung ist also der anfägliche Elektronentransfer von einem angeregten Chlorophyll–Molekül auf ein Akzeptormolekül, gefolgt von einer Kette rasch ablaufender Reaktionen, um diese Ladungstrennung zu stabilisieren. [265]

☞ Die Struktur der Reaktionszentren (RCs) scheint extrem fein darauf abgestimmt zu sein, produktive Reaktionen mit maximaler und Energie "vernichtende" Reaktionen mit minimaler Rate ablaufen zu lassen [265].

- Ausbleichung
  - Molekül wird in normaler Absorptionsbande unsichtbar
  - nur noch ein Elektron anregbar, andere Anregungsfrequenz notwendig

Abb. 10.5: Schema der photosynthetischen Wasseroxidation durch eine Folge univalenter Oxidationsschritte (Kok–Zyklus) [94, Abb. 5.7]

- Elektronische Kopplung zwischen Pigmentmolekülen
  - [94, Abb. 5.1]
  - HOMO — hightest occupied molecule orbital
  - LUMO — lowest *un*occupied molecule orbital
- in Reaktionszentrum echter Elektronentransport (ET)
  - Ergebnis: Radikalpaar

10.2.4 Vier Mn–Atome sind an der Funktion des wasserspaltenden Komplexes wesentlich beteiligt

- WOC
  - *water oxidating complex*, Wasser oxidierender Komplex
  - 2 Moleküle H_2O werden in einem Vier–Elektronen–Prozeß auf einen Schlag oxidiert

$$2\,H_2O \rightarrow O_2 + 4\,e^- + 4\,H^+ \tag{10.1}$$

- 4 Mn–Komplex

10.2.5 Phäophytin und zwei Chinone sind die Elektronenakzeptoren des PSII

- ETC von PSII
- primärer Elektronenakzeptor von PSII ist ein Phäophytin (Phäo, Pheo)
  - Phäophytin: Chlorophyll ohne zentrales Mg–Atom
- weitere Elektronenakzeptoren: Q_A und Q_B (Chinone)
  - Q_B ist die Bindungsstelle für oxidiertes Plastochinon aus dem PQ/PQH_2–Pool und gleichzeitig Angriffsort einiger Herbizide (z.B. DCMU, vgl. Kap. 12.4, S. 337)

10.2.6 Der cyt b_6f–Komplex vermittelt zwischen PSII und PSI und transportiert zusätzliche Protonen

Erst in allerletzter Zeit wurde die Struktur des Cytochrom b_6f–Komplexes aufgeklärt [146, 258, 145]. Damit liegen von allen großen an der Photosynthese beteiligten Proteinkomplexen detaillierte Kristallstrukturen vor.

- vermittelt zwischen PS II und PS I
- über die gesamte Thylakoidmembran (Grana– und Stromathylakoide) gleichverteilt
- enthält vier verschiedene Redox–Zentren
  - Fe–S–Zentrum
    - nicht–Häm
    - Rieske–Zentrum
    - Redox–Potential: -300 mV
  - Cyt f
    - c–Typ Häm (Häm ist kovalent an das Peptid gebunden)
  - 2 Häm–Gruppen
    - gehören zu b_6
    - Unterschied in Redox–Potential
      - Häm innen: -150 mV
      - Häm außen: -50 mV
    - b–Typ Häm (Häm ist nichtkovalent an das Peptid gebunden)
- Vermittlung PS II → Cyt b_6f
  - über PQ/PQH_2 (Plastochinon/Plastohydrochinon)
  - Diffusion
    - nicht Rate–begrenzend (→ Vergleich mit Modell–Systemen)
- Semichinon an Q_z site
  - stabil
- Protonentransport Matrix → Lumen
  - 2 H^+ pro e^-
  - durch im b_6f–Komplex zirkulierendes e^-

    → **Q–Cycle**
- Funktion des Q–Cycle/b_6f–Komplexes
  - zusätzliche Protonenpumpe ($\Delta pH \uparrow$)

Abb. 10.6: Photosynthetic Q cycle. In the first step, PQH2 is oxidized at a site adjacent to cytochrome f, and the two protons from oxidized PQ are released into the lumen. One of the elecrons from PQH2 oxidation is funneled through cytochrome f and reduces plastocyanin. the second elecron converts a molecule of PQ to PQ- radical at a site away from the PQH2 oxidation site.In the second step, a second molecule of PQH2 is oxidized. Once again, two protons are released into the lumen, one electron reduces plastocyanin and the other electron (plus two stromal protons) converts the PQ- radical from step 1 to PQH2. The fully reduced PQH2 is then released into the plastocyanin pool. Since the cytochrome bf complex can accept only electrons and not protons from PQH2, Q cycling by plastocuinone and the cytochrome bf complex contributes to the proton concentration gradient. Each complete Q cycle resutlts in the net oxidation of one molecule of PQH2 to one molecule of PQ and the translocation of four protons to the lumen.
A similar Q cycle is proposed for mitochondrial ubiquinone (Figure 14.14). From: Horton et al. [118]

  - bei zu hohem ΔpH
    * Aktivierung einer Proteinkinase
      1. Phosphorylierung der LHCs des PS II
      2. LHCs lösen sich von PS II
      3. LHCs wandern lateral in der Membran zu PS I

    → Gleichgewicht zwischen PS II und PS I

- Ergebnis zweier Durchläufe [265]
  - zwei Elektronen wurden zum P700 transportiert
  - zwei Plastohydrochinonen wurden zur Chinonform oxidiert
  - ein oxidiertes Plastochinon wurde zur Hydrochinonform reduziert
  - zusätzlich wurden vier Protonen über die Thylakoidmembran in das Thylakoidlumen transportiert

☞ Der zyklische Elektronentransport durch cyt *b* und Plastochinon (Q–Zyklus) erhöht die Zahl der pro Elektron über die Membran gepumpten Protonen.

10.2.7 Plastochinon und Plastocyanin sind die mobilen Elektronencarrier zwischen PSII und PSI

.

10.2.8 Die Ladungstrennung im PSI läuft über eine Reihe von FeS–Zentren

.

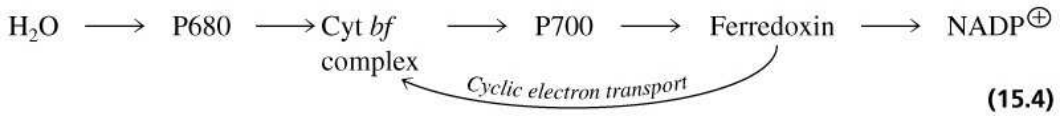


Abb.10.7: Cyclic electron transport. A modified sequence of electron-transport steps operates a cycle to form ATP without the simultaneous formation of NADPH. Ferredoxin donates its electron not to NADP+ but back to the PQ pool via a specialized cytochrome of the bf complex. The electron reduces P700+ of PSI again.
PSII is not involved in cyclic photophosphorylation and therefore oxygen is not evolved. The ratio of cyclic to Z-scheme electron flow is influced by the ratio of stromal NADPH to $NADP^+$. From: Horton et al. [118]

10.2.9 Zyklischer Elektronentransport

- zyklischer Elektronenfluß zwischen PS I und Cyt b_6f
  - Fd–PQ–Oxidoreduktase
- oxidant induzierte Reaktion
- PCy
  - Plastocyanin
  - hydrophil
    - → Transport an der Oberfläche der Membran
- Ferredoxin
  - Schema: roles of ferredoxin

☞ Dem zyklischen Elektronentransport kommt eine besondere Rolle als ATP–Quelle in den Chloroplasten der Bündelscheidenzellen von C_4–Pflanzen zu. Diese Chloroplasten enthalten überwiegend PSI und fast kein PSII.

CONCEPT CHECK **10.2**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

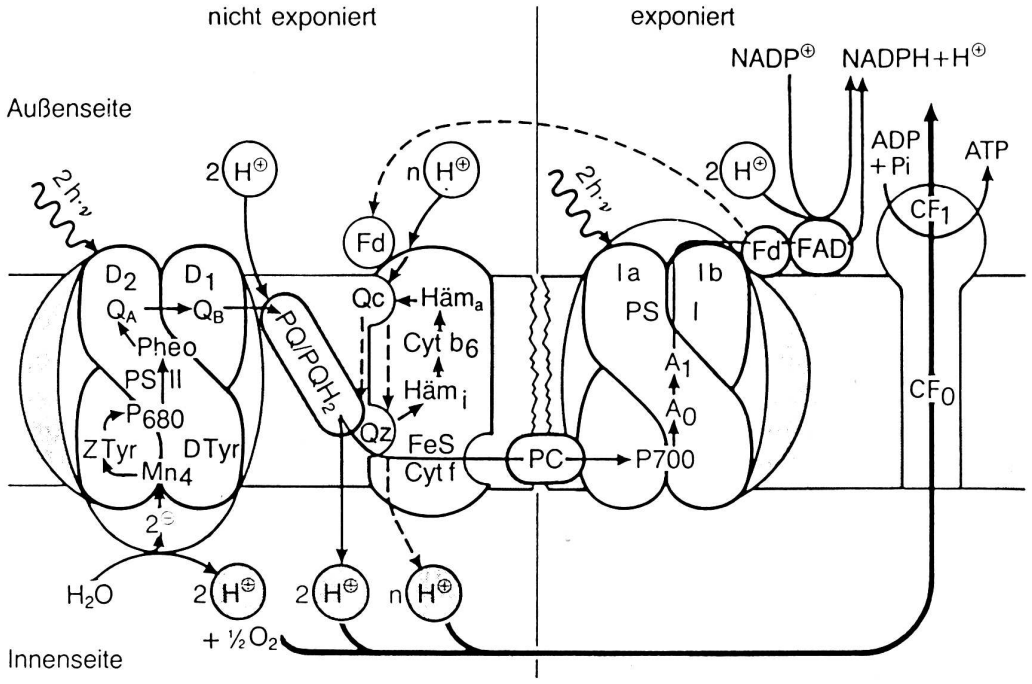


Abb. 10.8: Photosynthetischer Elektronentransport, Aufbau eines Protonengradienten und Phosphorylierung (schematisch). Unter Absorption von zwei Photonen durch das PS II werden zwei Elektronen durch die Thylakoidmembran transportiert. Durch die damit verbundene Wasserspaltung entstehen im Thylakoidinnenraum zwei Protonen + $^1/_2$ O_2. Durch Reduktion des Plastochinons (PQ) an der Außenseite verarmt der Außenraum um zwei Protonen, die bei der Oxidation des Plastohydrochinons (PQH_2) durch den Cytpchrom b_6f–Komplex an der Innenseite der Membran wieder freigesetzt werden, während die Elektronen über das Plastocyanin (PC) und, unter Absorption von zwei weiteren Photonen, über das PS I an die Außenseite zum Ferredoxin (Fd) transportiert werden. Dieses reduziert $NADP^{\oplus}$ zu NADPH + $H^{\oplus}$, wodurch der Außenraum um zwei weitere Protonen verarmt. Dieser Elektronentransport (rot durchgezogene Pfeile) wird als nicht–zyklischer Elektronentransport bezeichnet. Daneben findet ein zyklischer Elektronentransport statt, der durch den gestrichelten roten Pfeil markiert ist. Die Stoechiometrie von $H^{\oplus}/e$ ist nicht sicher, da unter bestimmten Umständen mehrere (n) Protonen am Cytochrom b_6f–Komplex zusätzlich durch die Membran gepumpt werden können (schwarze gestrichelte Pfeile). Der auf diese Weise errichtete Protonengradient erzeugt einen auswärtsgerichteten Protonenstrom (ausgezogene schwarze Linie) durch den Kopplungsfaktor (CF_0), wobei am CF_1 aus ADP + P_i das ATP gebildet wird. Die rot gerasterten Bereiche an PS I und II repräsentieren die Antennen. Aus Nultsch [205]

Abb. 10.9: Stöchiometrie des Elektronentransportes und der ATP–Synthese in der Photosynthese.

10.3 Photophosphorylierung

- Jagendorff
  - Formulierung der ATP–Synthese durch H^+–Gradienten
    → Jagendorff–Experiment, vgl. FK Chloroplastenthylakoide

10.3.1 Bau und Funktion der ATP–Synthase

- ATPase
  - genaues Schema und Funktionsweise nach JUNGE [94, Kap. 6]
  - F_0
    * muß sich vier Schritte bewegen, damit sich die γ–UE um 1 Schritt bewegt

    → Übersetzung 4 H^+ → 1 ATP

10.3.2 Stöchiometrie der Kopplung

- Stöchiometrie
  - 3 H^+ / 2 e^- (NADPH)
  - 4 H^+ / ATP

  → NADPH : ATP = 2:3
- Q–Cycle variabel

  → Anpassung des Protonengradienten an die Anforderungen der ATP–Synthase

BOX 10.1: *Hintergründe — Chemiosmotische Theorie*

Vier Postulate

1. Der Elektronenfluß in der Elektronentransportkette ist unmittelbar mit der Translokation von Protonen und dem Aufbau eines Protonengradienten verknüpft.
2. Es gibt eine protonentranslozierende ATPase, an der die Entladung des Protonengradienten mit der Synthese von ATP gekoppelt ist.
3. Die Translokation von Protonen ist auch mit dem Transport von Anionen und Kationen verbunden, wodurch der Austausch wichtiger Metaboliten zwischen Kompartimenten von Zellen und Zellorganellen möglich ist.
4. Die unter 1–3 genannten Systeme sind in intakten, Ionen–*im*permeablen Membranen lokalisiert.

Quelle: Mitchell [185], Häder [94]

Die Stöchiometrie der Protonen, die pro ATP über die Membran durch die ATP–Synthase transportiert werden, ist nach neueren Ergebnissen 4 H^+ pro ATP [97].

CONCEPT CHECK **10.3**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

10.4 Primäre Produkte der Lichtreaktion und Energiebilanz

- Energieverlust fördert Irreversibilität
  - Energieverlust PS II: 50%
- Energieausbeute für 680 nm rechnerisch 37%
  - **ABER:** 8 h·ν nicht experimentell meßbar
    - extremes Schwachlicht bei 680 nm: 10 h·ν
    - alles andere mit noch höherem Energiebedarf
- Photosyntheseapparat auf sichere Funktion im Schwachlicht ausgelegt

  → Effektivität kein Kriterium

CONCEPT CHECK **10.4**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

Tab. 10.2: Energetik der Lichtnutzung in der Photosynthese

		eV	kJ/Mol
Anregung S_0–S_1	1 h·ν (680 nm)	1.80	177
	1 h·ν (400 nm)	3.10	300
Ladungstrennung PS II	P680 — Pheo	1.76	
	P680 — Q_A	1.15	
	H_2O — Pheo	1.48	
	H_2O — Q_A	0.90	
Ladungstrennung PS I	P700 — A_0	1.35	
	P700 — FeS_{AB}	0.98	
	P700 — Fd	0.87	
	PCy — Fd	0.79	
Ladungstrennung PS II + PS I	H_2O — Fd	1.24	
	H_2O — NADP	1.13	
	2 $NADPH_2$ (8 h·ν)		**425**
	3 ATP		**96**
	8 h·ν rot		**1416**

10.5 State transition ist wichtig für die Balance zwischen PSII und PSI.

10.5.1 Die Balance der Aktivität von PSII und PSI ist notwendig, um Schäden zu vermeiden

.

10.5.2 PSI und PSII sind in den Thylakoiden räumlich getrennt angeordnet

.

10.5.3 Mögliche Mechanismen des state transition werden aktuell diskutiert

.

CONCEPT CHECK	10.5
✓ bla	
✓ blabla	

10.6 Fluoreszenz als weitere Verwertung der Anregungsenergie

- Möglichkeiten der Energieabgabe von Chlorophyll
  - Wärme
  - Fluoreszenz
  - Molekül → Molekül
  - Ladungstrennung

10.6.1 Spektral und zeitlich aufgelöste Messungen der Fluoreszenz

Fluoreszenzspektren

1. **Absorptionsspektrum / Anregungsspektrum**
   - Registrierung der Fluoreszenz als Funktion der Anregungswellenlänge $\lambda_{\text{Anregung}}$
   - Problem: Chloroplasten absorbieren Fluoreszenz–Licht
     → Ergebnisse stark vom Versuchsaufbau abhängig
2. **Emissionsspektrum**
   - Auskunft über die Zusammensetzung der Photosysteme
   - Messung bei $\vartheta = 77$ K: Eigenschaften des PS I
   - Messung bei Raumtemperatur : Eigenschaften des PS II

Zeitliche Auflösung der Fluoreszenz

- Fluoreszenz als Funktion der Zeit; Fluoreszenz–Kinetik
- Fluoreszenz der Chloroplasten immer rot
- Kautsky (1931)
  - Kautzky–Effekt
    - wichtig: Blätter vorher dunkeladaptiert
  - Kautzky–Kurve (s.u.)

1. **Phosphoroskop**
   - Messung der verzögerten Fluoreszenz

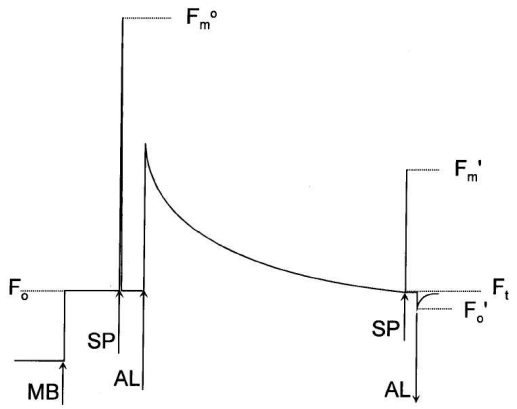


Abb. 10.10: Sequence of a typical fluorescence trace. A measuring light is switched on (↑MB) and the zero fluorescence level is measured ($F_\circ$). Application of a saturating flash of light (↑SP) allows measurement oof the maximum fluorescence level F_m°. A light to drive photosynthesis (↑AL) is then applied. After a period of time, another saturating light flash (↑SP) allows the maximum fluorescence in the light (F'_m) to be measured. The level of fluorescence immediately before the saturating flash is termed F_t. Turning off the actinic light (AL), typically in the presence of far-red light, allows the zero level fluorescence 'in the light' to be estimated. From Maxwell und Johnson [176]

  - von den RZ ausgesandt, die Rekombinationen zwischen e^-–Acc. und RZ durchlaufen
  - im wesentlichen PS II

2. **Fluoreszenz–Kinetik** (KAUTSKY)

   - viele Enzyme des Calvin–Cyclus lichtinduziert
     - Sinn: keine CO_2–Fixierung auf Kosten der durch die Atmung bereitgestellten Energie
   - detaillierte Erklärung/Beschreibung der Kautsky–Kurve
   - Fluoreszenzinduktionskurven an Chloroplasten mit und ohne DCMU
     - vgl. Abb.
   - Quenching ("Löschung")
     - Absinken der Fluoreszenz in den Kautsky–Kurven
       * Stoffe "Quencher"
         → Q_A / Q_B

3. **PAM–Fluorimetrie**

   - *pulse amplitude modulated fluorimetry*, pulsamplituden–modulierte Fluorimetrie
   - SCHREIBER 1986
   - s.u.

Abb. 10.11: Fluoreszenzinduktions–Kurven an Chloroplasten mit und ohne DCMU.

10.6.2 PAM–Verfahren zur Fluoreszenzmessung

- *pulse amplitude modulated fluorimetry*, pulsamplituden–modulierte Fluorimetrie
- SCHREIBER 1986
- F_v/F_m
  - vom Versuchsaufbau unabhängige Größe
  - bei gesunden Blättern immer ca. 0.8
    → 80% des auftreffenden Lichtes zur Ladungstrennung verwendet
- aktinisches Licht
  - kontinuierliches Licht
  - Probe Licht–adaptiert
- photochemisches Quenching
  - photochemischer Anteil der Fluoreszenzlöschung
  - durch Ladungstrennung
- nicht–photochemisches Quenching
  - energieabbauende Prozesse (Wärme, ...)
- Fluoreszenz wird immer relativ zum Meßlicht angegeben (in % des Meßlichtes)

10.6.3 Definition charakteristischer Parameter

- Fluoreszenz immer rot
- Ausmaß 2–3 bis 30%
  - 2–3% in vivo
  - 30% Chlorophyll–Lösung in Aceton
- spektrale Auflösung von Anregungs– und Fluoreszenz–Licht ergibt Erkenntnisse über den Aufbau des Photosystems
  → Absorptionsspektrum/Emissionsspektrum
- Vergleich der Methoden von Kautsky und Schreiber

Abb. 10.12: Parameter der Pulsamplituden–modulierten Fluoreszenz (PAM)

- PAM–Fluorimetrie
  - Meßlicht extrem schwach und gepulst
    → Photonen können direkt im PS verarbeitet werden
  - Vorteil
    * Teststrahl und separat Starklicht (aL und fL)
    * aL
      · *actinic light*, aktinisches Licht
    * fl
      · *flash light*, Blitzlicht
      · so stark, daß innerhalb der Blitzdauer alle RZ photonengesättigt sind (→ maximale Fluoreszenz)
    * Messung der Fluoreszenz des gepulsten Meßstrahls (mL, *modulated light*)
      · durch Puls eindeutig vom aL unterscheidbar
  - zeitaufgelöste Fluoreszenzänderungen auch bei lichtadaptierten Blättern meßbar

- Grundfluoreszenz
  - Fluoreszenz der Antennenpigmente unter allen Umständen
  - F_0 im Schema Abb. 2.17

- variable Fluoreszenz
  - F_v im Schema Abb. 2.17

- Verhältnis F_v/F_m (dunkeladaptiert)
  - typischerweise ≈ 0.8 bei intakten Pflanzen
    → zum screening auf Gesundheit verwendbar (auch via Satellit)

CONCEPT CHECK **10.6**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

10.7 Mechanismen der Fluoreszenzlöschung (Quenching)

- Arten des Quenchings
  1. photochemisches Quenching
     - durch Elektronentransport aus den RZ heraus
       → RZ weden wieder frei für neue Elektronen und Licht/Photonen
  2. nicht–photochemisches Quenching
     (a) energieabhängiges Quenching (q_E)
     - Relaxationszeit $t_{relax} = 5 - 10$ min
     (b) Transition–abhängiges Quenching (q_T)
     - $t_{relax} = 30$ min
     (c) Photoinhibitorisches Quenching (q_I)
     - $t_{relax} > 45$ min

10.7.1 Energieabhängiges Quenching (q_E)

- Xanthophyll–Cyclus
  - aufgeklärt von Hager

Tab. 10.3: Überblick über die verschiedenen Prozesse Fluoreszenzlöschung (quenching) bei Chlorophyll, wie sie in der Photosynthese vorkommen. Aus: Müller et al. [194]

Abkürzung	Definition
qP	Photochemisches Quenching; die Fluoreszenzausbeute wird durch die Nutzung der Anregungsenergie für photochemische Reaktionen verringert
NPQ	Nicht-photochemisches Quenching; alle Mechanismen, die die Fluoreszenzausbeute verringern abgesehen von der Photochemie. Sie werden nach ihrer Relaxations–Kinetik in drei Prozesse (qE, qT, und qI) eingeteilt.
qE	Energieabhängiges Quenching; setzt den Aufbau eines Protonengradienten voraus; relaxiert innerhalb von Sekunden bis Minuten
qT	State-transition Quenching; der maßgebliche lichtsammelnde Komplex (LHCII) trennt sich vom PSII. Dadurch wird der Anteil der Anregungsenergie im PSII, der durch Fluoreszenz abgegeben wird, verringert. Relaxiert im Bereich mehrerer 10 Minuten.
qI	Photoinhibitorisches Quenching; wird durch Photoinhibition (Zerstörung des D1–Proteins des RC von PSII) verursacht. Weist eine sehr langsame Relaxationskinetik im Bereich von Stunden auf.

Abb.10.13: Quantitative Korrelation des VAZ–Pools mit der Strahlungsintensität am Blatt

    - ∗ über Dünnschicht–Chromatographie und quantitative Auswertung
  - Bedeutung
    - ∗ "Puffer" für überschüssige Lichteinstrahlung
      → Umsetzung von Lichtenergie in Wärme

  → Quenching dadurch, daß ein Teil der Anregungsenergie als Wärme über Antheraxanthin/Zeaxanthin abgegeben wird

  - VAZ–Pool
    - ∗ Violaxanthin, Antheraxanthin, Zeaxanthin
    - ∗ korreliert quantitativ mit ökologischen Gegebenheiten
      - · Bsp.: Licht– und Schattenblätter
      - · vgl. Abb. 10.13

- PS II–Antennensystem
  - PS II funktinell als Dimer
    - ∗ vgl. Abb. 10.15
- Modell des Xanthophyll–Cyclus
  - vgl. Abb. 10.16
  - Umwandlung V → A → Z nur bei niedrigem pH
    → H^+, AscH
  - VDE
    - ∗ Violaxanthindeepoxidase
    - ∗ durch H^+ und AscH aktiviert
- hohe Geschwindigkeit der Relaxation

  → experimentell Bestimmung des Xanthophyll–Status nur durch Fixierung in flüssigem Stickstoff möglich

10.7.2 Transition–abhängiges Quenching (q_T)

- Verteilung der beteiligten Komplexe
  - funktionsfähiges PS II auf gestapelte Thylakoid–Bereiche begrenzt
  - Cyt b_6f gleichverteilt

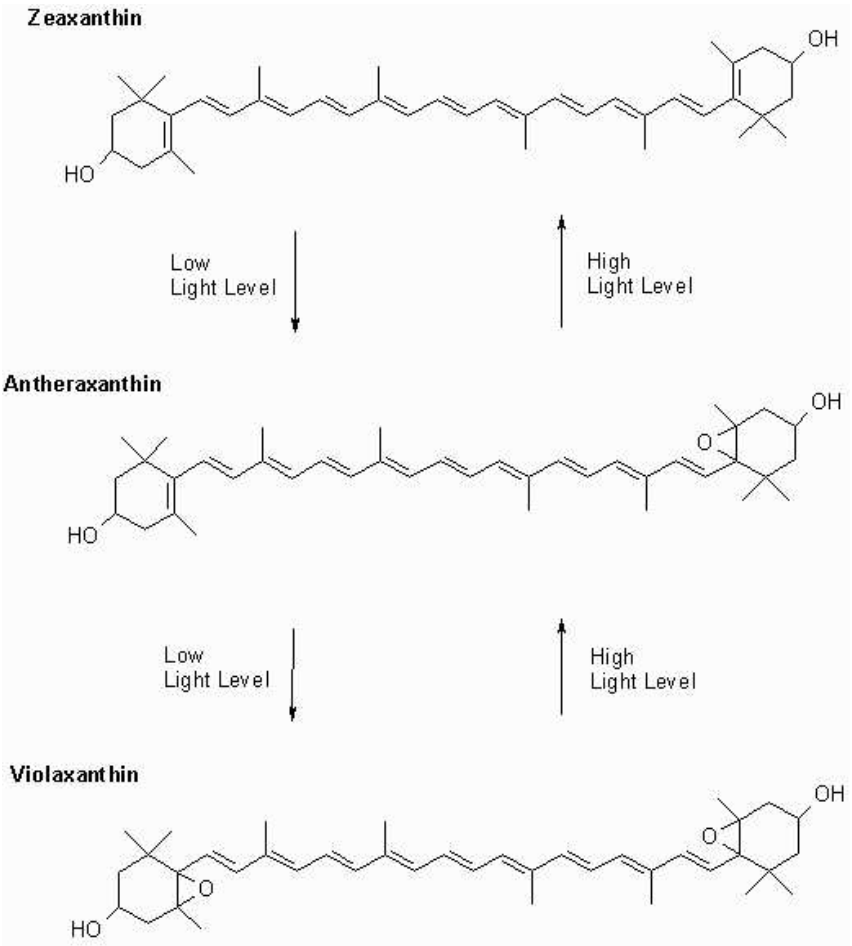


Abb. 10.14: The Xanthophyll Cycle ("Too much of a Good Thing"). Plants have developed several strategies for minimizing damage caused by excess light. The xanthophyll cycle allows plants to accumulate zeaxanthin under bright light and violaxanthin under dim light. Zeaxanthin accepts some of the energy in light-excited chlorophyll so this energy cannot cause photooxidative stress (B. Demmig-Adams and W.W. Adams, 1996, Trends Plant Sci 1, 21-26).

Abb. 10.15: Modell der funktionellen Anordnung von PS II als Dimer.

Abb.10.16: Proposed model to explain how the structures of the xanthophyll cycle pigments violaxanthin, antheraxanthin and zeaxanthin influence binding to protonated chlorophyll binding proteins of the PSII inner antenna to cause nonphotochemical quenching of PSII Chl *a* fluorescence. [85]

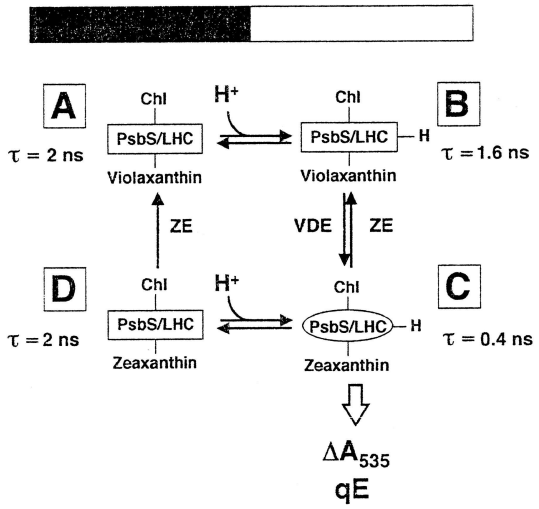


Abb. 10.17: A summary model for qE. A, In limiting light or darkness (black bar above) no quenching occurs. B, In high light (white bar) a proton, likely several protons, bind to PsbS and LHC proteins, causing a shift in Chl fluorescence lifetime to 1.6 ns. C, A quenching complex with a different conformation (measurable as ΔA_{535}) is formed when zeaxanthin and protons are bound, reducing the Chl fluorescence lifetime to 0.4 ns. Conversion of violaxanthin to zeaxanthin occurs more slowly than protonation. Zeaxanthin might bind to the same site as violaxanthin or a different one. D, When the light stress has ended, the PSII proteins are de-protonated rapidly, whereas the epoxidation of zeaxanthin to violaxanthin is slower. In the dark, formation of complex D from complex A is not possible in vivo, but can artificially be induced by decreasing the pH in the thylakoid lumen. The above model is based in part on previous models by Horton[119]. From: Müller et al. [194]

  - PS I nur wenig im gestapelten Bereich
    - hauptsächlich im nichtgestapelten Bereich
  - ATPase nur im nichtgestapelten Bereich

- Phosphorylierung des LHC II
  - führt zum Zerfall der Trimeren
  - Monomere haben hohe Affinität zu PS I

    → Energieübertragung auf PS I

- Phosphorylierung von CP43
  - evtl. Strukturveränderung, die zu verringerter Affinität zu LHC führt

- Folgen der Phosphorylierung von LHC II und CP 43
  - Zerfall der PS II–core–Dimere zu Monomeren
  - Inaktivierung von PS II–RC
  - bevorzugter Transfer der Anregungsenergie zum PS I

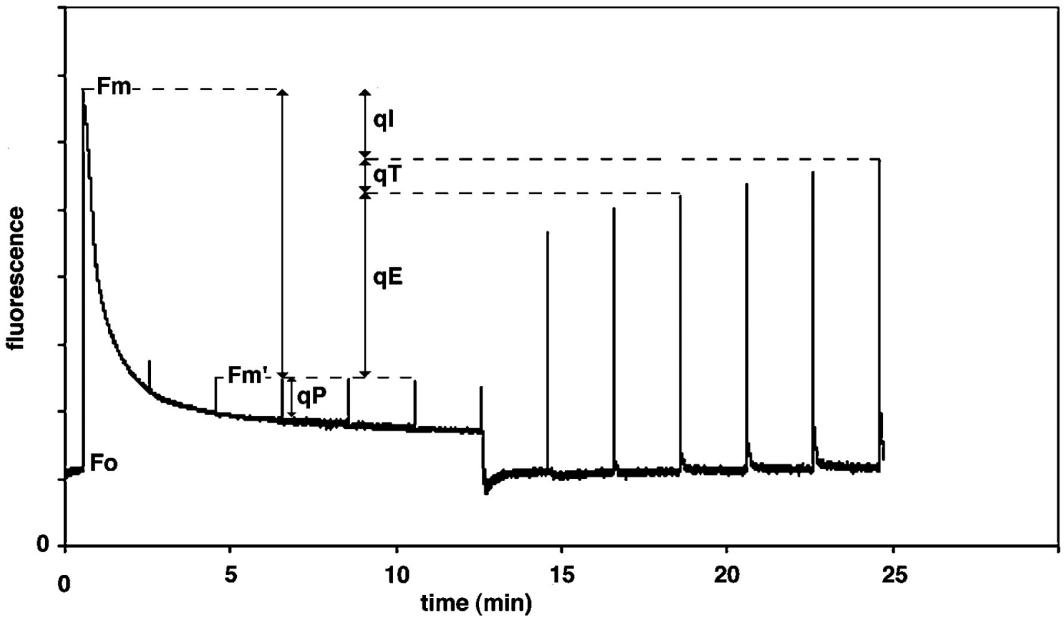


Abb.10.18: Chl fluorescence measurement from an Arabidopsis leaf. In the presence of only weak measuring light the minimal fluorescence (F_o) is seen. When a saturating light pulse is given, the photosynthetic light reactions are saturated and fluorescence reaches a maximum level (F'_m). Upon continuous illumination with moderately excess light (750 μmol photons m^{-2} sec^{-1}; growth light was 130 μmol photons m^{-2} sec^{-1}), a combination of qP and NPQ lowers the fluorescence yield. NPQ (qE + qT + qI) can be seen as the difference between F_m and the measured maximal fluorescence after a saturating light pulse during illumination (F'_m). After switching off the light, recovery of F'_m within a few minutes reflects relaxation of the qE component of NPQ. From: Müller et al. [194]

Abb. 10.19: Schmema des state transition

10.7.3 Photoinhibitorisches Quenching (q_I)

- geht mit der Zerstörung von RCs einher
- D1
  - extrem hohe turnover–Zeit: ca. 30 min
    - schnellste bekannte to–Zeit
  - D1–Synthese nur im Stromabereich
    - → notwendige Ribosomen paßten nicht in Granalamellen
- Verhältnis/Korrelation F_v/F_m : funktionales PS II
  - enge Korrelation
  - vgl. Abb. 10.21
- PS II repair cycle
  - vgl. Abb. 10.20

Abb. 10.20: A model of the conformational changes associated with the D1 turnover due to photoinduced damage of PSII as postulated by Barbato et al (1992).

Abb. 10.21: Relationship between the maximal photosynthetic efficiency of PSII(F_v/F_m) and the number of functional PSII reaction centres (expressed as a fraction of initial values) in high–light peas.

- Problem des PS II repair cycle
  - freie Pigmentmoleküle
    → ELIPs
  - ELIP
    * *early light inducible proteins*
    * vgl. Abb. 10.22
    * binden Pigmentmoleküle

Zusammenfassung

- vgl. Tabelle 10.4
- Drosselung der Dunkelreaktion → hoher Anregungsdruck auf PS
  - adäquat dem Starklicht
- wenn Starklicht + Hemmung der Dunkelreaktion → Photobleaching
- nicht–photochemische Fluoreszenzlöschung beruht nur auf *reversiblen* Prozessen
- Kapazität der RZs wird dem Bedarf angepaßt

  → Prozesse der Energievernichtung durch photochemisches und nicht-photochemisches Quenching
  - Idee, warum Energieabgabe nicht durch Fluoreszenz
    * Rotlicht der Fluoreszenz löste photochemische Reaktionen bei benachbarten RZs aus
      → Problem wäre nur an Nachbarn abgegeben
- quantum requirement

Abb. 10.22: Working model for 'pigment–carrier' function proposed for ELIPs.

Tab. 10.4: Vergleich der photochemischen Prozesse bei der Fluoreszenz–Löschung (Quenching).

physiol. Bedinggen.	Primärprozesse	Fluoreszenz	photochem. Löschung	nichtphotochem. Löschung
Schwachlicht	lichtlimitiert, d.h. vollständ. Recycling von NADPH	niedrig	hoch (ca. 90% d. Fluoreszenz gelöscht)	maximales Q_T (state transition) vergrößert Absorptions-querschnitt des PS I
steigende Lichtintensität	wachsender Anteil von NADPH nicht verbraucht, ΔpH steigt, Q_A, PQ^{2-}	steigt	sinkt	steigt — infolge strahlungsloser Dissipation, gefördert durch ΔpH (Q_E), kaum Photoinhibition
Starklicht ($>$ Lichtsättigung)	ET akzeptorlimitiert Akkumulation von Q_{A^-}	sinkt	minimal	maximale strahlungslose Dissipation (Q_E), Photoinhibition (Q_T)
Streß: CO_2–Mangel, Kälte (Hemmung d. Calvin–C.) Wassermangel (Stomataschluß)	ET akzeptorlimitiert Q_{A^-} akkumuliert			
nicht–kompensierbarer Streß	Photobleaching			

  - theoretisches Minimum: 8 h·ν / CO_2
  - + zyklischer ET: 10 h·ν / CO_2
  - meßbare Werte: $\geq$ 11 h·ν / CO_2
    * *keine* konstante Größe!
  - realistische Bedingungen: 20–30 h·ν / CO_2

- quantum yield
  - Reziprok des quantum requirement [CO_2/h·ν]
- quantum efficiency
  - KH/Energie
- normalerweise Dunkelreaktion limitierender Schritt

  → durch Regulationsprozesse *keine* Anreicherung von Reduktionsäquivalenten

10.7.4 Fluorescence imaging

- zweidimensionale Erfassung der Fluoreszenz
- für mehrere Bildpunkte zeitlicher Verlauf der Fluoreszenz gleichzeitig auflösbar
- Fluoreszenz Maß für die Rate der Dunkelreaktion

  → Plot des nicht–photochemischen Quenching für ein ganzes Blatt
- Ergebnis
  - Blatt Zusammenfassung individueller Zellen

    → patchiness

CONCEPT CHECK **10.7**

bla laber sülz...

✓ bla

✓ blabla

Zusammenfassung und Wiederholung

Photosynthese allgemein

- Entscheidender Punkt der Photosynthese: reversible Anlagerung von Wasserstoff an CO_2
- Photochemische Leistungen der Photosysteme: Reduktion eines Acceptors und Oxidation eines Donators

Elektronentransport (Lichtreaktion)

CO_2–Fixierung (Dunkelreaktion)

Physiologische Aspekte

Photosynthese bei Bakterien

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel10.html

Fragen

1. Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?
2. Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?
3. Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?
4. Skizzieren Sie die Organisation des photosynthestischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.
5. Wie arbeitet ein Photosystem?
6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?
7. Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?
8. Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des Calvin–Zyklus.
9. Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.
10. Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?
11. Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.
12. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?
13. Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).
14. Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden

sie sich im Energiebedarf für die Assimilation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?

15. Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.

Photosynthesis: The Light Reactions

1. What is an absorption spectrum? What is the absorption spectrum of chlorophyll? What is the relation between the electromagnetic spectrum of solar radiation and the absorption spectrum of chlorophyll?

2. What is an action spectrum? What is the relationship between the action spectrum for photosynthesis and the absorption spectrum of chlorophyll?

3. Photosynthesis in oxygen-evolving organisms is said to involve two distinct photosystems. Describe the two photosystems and provide two lines of experimental evidence that led to their discovery.

4. What is the role of electron transport in oxygen-evolving photosynthesis? Name the final electron donor and final electron acceptor in photosynthesis. Describe the path traveled by an electron in the electron transport process.

5. How are the major pigments and proteins involved in photosynthesis organized in the thylakoid membrane?

6. Describe the process of ATP synthesis at the thylakoid membrane. Name the reactants, the energy source and the role of light in the process. Can ATP synthesis take place in thylakoid membranes kept in the dark? Explain your answer.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Allen JF, Forsberg J (2001) Molecular recognition in thylakoid structure and function. Trends Plant Sci **6**(7):317–326

Chitnis PR (2001) Photosystem I: Function and Physiology. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **52**:593–626

Diner BA, Rappaport F (2002) Structure, dynamics, and energetics of the primary photochemistry of photosystem II of oxygenic photosynthesis. Annu Rev Plant Biol **53**:551–80

Häder DP, (Hg.) (1999) Photosynthese, Thieme, Stuttgart

Hillier W, Babcock GT (2001) The concept and physical reality of reaction centers (RCs). Plant Physiol **125**:33–37

Hoffmann P (1998) Oxygenic photosynthesis—a photon driven hydrogren generator—the energetic/entropic basis of life. Photosynthetica **35**(1):1–11

Jordan P, Fromme P, Witt HT, Klukas O, Saenger W, Krauß N (2001) Three–dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. Nature **411**:909–917

Kühlbrandt W (2003) Dual approach to a light problem. Nature **426**:399–400

Kurisu G, Zhang H, Smith JL, Cramer WA (2003) Structure of the cytochrome b_6f complex of oxygenic photosynthesis: tuning the cavity. Science **302**:1009–1014

Stroebel D, Choquet Y, Popot JL, Picot D (2003) An atypical haem in the cytochrome b_6f complex. Nature

426:413–418

Zouni A, Witt HT, Fromme P, Krauß N, Saenger W, Orth P (2001) Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. Nature **409**:739–743

zitierte Literatur

Deisenhofer J, Epp O, Miki K, Huber R, Michel H (1985) Structure of the protein subunits in the photosynthetic reaction center of *Rhodopseudomonas viridis* at 3 Å resolution. Nature **318**:618–624

Emerson R, Arnold W (1932) A separation of the reactions of photosynthesis by means of intermittent light. J Gen Physiol **15**:391–420

Jagendorf AT, Uribe E (1966) ATP formation caused by acid–base transition of spinach chloroplast. Proc Natl Acad Sci USA **55**(170–177)

Mitchell P (1961) Coupling of photophosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature **191**:144–148

Osmond C, Grace S (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J Exp Bot **46**(Special Issue):1351–1362

Photosynthese: Dunkelreaktionen 11

11.1 Calvinzyklus

11.2 Oxygenasereaktion der Rubisco und Photorespiration

11.3 CO_2–konzentrierende Mechanismen

Aktuellen Schätzungen zufolge werden pro Jahr rund 200 Milliarden Tonnen CO_2 zu Biomasse umgesetzt [265]. Etwas unter der Hälfte dieser Masse entfällt auf marines Phytoplankton. Das zeigt das enorme Ausmaß des Kohlenstoff–Kreislaufes, dessen Motor die Photosynthese — die Umwandlung von Lichtenergie in die chemische Energie der Kohlenhydrate — ist.

Der Name "Dunkelreaktionen" resultiert aus der ursprünglichen Annahme, diese Reaktionen seien unabhängig vom Licht. Mittlerweile weiß man, daß Schlüsselenzyme dieser Reaktionen — darunter Rubisco — durch Licht in ihrer Aktivität reguliert werden.

Mini–Glossar

Phosphoreszenz Nachleuchten in einer endlichen Zeit nach Abschalten der Anregung [257]

Fluoreszenz Emission von Licht schon während der Anregung oder innerhalb einer sehr kurzen Zeit von 10^{-8} s danach [257]

Hill–Reaktion photosynthetische Sauerstoffentwicklung im linearen Elektronentransport in einem zellfreien System unter Reduktion eines Akzeptors [94]

physiologische Hill–Reaktion photosynthetische Ferredoxin/NADP–Reaktion [94]

11.1 Calvinzyklus

- drei Phasen:
  1. **Carboxylierung** des CO_2–Akzeptors Ribulose–1,5–bisphosphat zu zwei Molekülen 3–Phosphoglycerat, dem ersten stabilen Intermediat des Calvin–Zyklus
  2. **Reduktion** des 3–Phosphoglycerates zu Glycerinaldehyd–3–Phosphat
  3. **Regeneration** des CO_2–Akzeptors Ribulose–1,5–bisphosphat aus Glycerinaldehyd–3–Phosphat

- lichtregulierte Enzyme des Calvin–Zyklus
  - Rubisco
  - NADP:Gylceraldehyd–3–phosphat–dehydrogenase
  - Fructose–1,6–bisphosphatase
  - Sedoheptulose–1,7–bisphosphatase
  - Ribulose–5–phosphat–kinase

- Bis auf die Rubisco werden alle genannten Enzyme über das **Ferredoxin–Thioredoxin–System** reguliert

CONCEPT CHECK **11.1**

✓ bla

✓ blabla

Abb. 11.1: Carboxylierende und oxygenierende Funktion der Ribulosebisphosphatcarboxylase/oxygenase (Rubisco)

11.2 Oxygenasereaktion der Rubisco und Photorespiration

- Phosphoglycolsäure (Phosphoglycolat) bei Anreicherung giftig
  - manche Algen
    - Ausscheidung des Phosphoglycolates
    - Entgiftung einfach, aber hoher Verlust von fixiertem Kohlenstoff (2/5)
  - höhere Pflanzen
    - Photorespiration
      - Photo*respiration* wegen des Ausscheidens von CO_2 und der Aufnahme von O_2
- Doppelfunktion der Rubisco erst 1971 entdeckt
- Rubisco
  - bei höheren Pflanzen gehen 25–45% des fixierten CO_2 verloren
    - Ansätze, die Rubisco so genetisch zu verändern, daß die Oxygenase–Reaktion gehemmt wird
      - bisher keine Erfolge
      - Schluß: beide Reaktionen am gleichen aktiven Zentrum
  - Affinität zu Substraten stark unterschiedlich
    - K_{CO_2} = 8–25 μM CO_2
    - K_{O_2} = 360–650 μM CO_2
      - wird durch hohe atmosphärische O_2–Konzentration mehr als kompensiert

    → Ansatz der C_4–Pflanzen: Erhöhung der CO_2–Konzentration an der Rubisco

    → keine meßbare Photorespiration
- C_4–Pflanzen zeigen keine CO_2–Abgabe im Licht
  - Lichtatmung nur in den Zellen der Bündelscheide
  - photorespiratorisches CO_2 aus den Bündelscheidenzellen wird von den Mesophyllzellen refixiert, bevor es das Blatt verlassen kann (→ *CO_2–Falle*, vgl. Abb. 11.2)

  → Substanzverlust durch die Photorespiration wird vermieden

  → C_4–Pflanzen erreichen eine höhere Stoffproduktion

Abb. 11.2: Verlaufsschema des Glykolatweges bei der Photorespiration der C_4–Pflanzen. CC = Calvinzyklus, PGA = 3–Phosphoglycerat, PEP = Phosphoenolpyruvat. Das vom Mitochondrium entlassene CO_2 wird sogleich in den Mesophyllzellen refixiert. Bei C_3–Pflanzen verläuft der Glykolatweg vom Calvinzyklus bis in das Mitochondrium genauso, das CO_2 entweicht hier jedoch in die Interzellularen. Aus: [151]

Bedeutung der Photorespiration "Obwohl durch den Glykolatstoffwechsel Kohlenstoff verloren geht, ist die Photorespiration keineswegs nur ein unvermeidbares Übel: Sie ist Schaltstelle des Pentosestoffwechsels mit Anschluß an den Aminosäuren– und Fettstoffwechsel. Vor allem aber wird der Elektronenfluß bei Lichtüberschuß umgeleitet, wodurch der Photosyntheseapparat, insbesondere das PS II, geschützt wird." [151]

Literatur

Pierce, J. (1988) Physiol Plantarum 72:690–698

Kent, NS, Tomany, MJ (1995) Plant Physiol Biochem 33:71–80
aktuelle Untersuchung zu Pierce (1988)

CONCEPT CHECK	11.2
✓ bla	
✓ blabla	

11.3 CO_2–konzentrierende Mechanismen

- CAM historisch vor C_4 entdeckt
  - an *Opuntia*: CO_2–Fixierung im Dunkeln
  - Crassulaceae: sauer schmeckende Blätter am Morgen

11.3.1 CAM–Metabolismus

- Verbreitung des CAM–Zyklus
  - 50% der Epiphyten; viele Crassulaceae
  - können bezüglich Biomasseproduktion nicht mit C_3/C_4 konkurrieren
  - Anpassung: Extremstandorte, überleben auch bei Nettobilanz von "null"

11.3.2 C_4–Metabolismus

- in Bündelscheiden–Chloroplasten
  - keine O_2–Freisetzung
    → sehr gut für die CO_2–Fixierung
  - (fast) kein PS II

Tab. 11.1: Untergruppen der C_4–Arten hinsichtlich der Art und des Schicksals des primären Fixierungsproduktes der Photosynthese. MZ = Mesophyllzellen, BZ = Bündelscheidenzellen. Pflanzen des NADP–Malatenzym– und des PEP–Carboxykinase–Typs sollen etwas häufiger unter etwas mehr humiden, solche des NAD–Malatenzym–Typs unter mehr ariden Bedingungen verbreitet sein. Aus [252].

primäres Fixierungs–produkt	decarboxy–lierendes Enzym	Redukt.äquiv. bzw. ATP	Hauptwander–substanz	Art (Beispiele)
Malat	NADP–Malatenzym	Bildung von 1 $NADPH_2/CO_2$	Pyruvat	*Zea mays*, *Saccharum officinarum*, *Sorghum bicolor*, *Digitaria sanguinalis*
Aspartat	NAD–Malatenzym	Bildung von 1 $NADH_2/CO_2$	Alanin/Pyruvat	*Amaranthus retroflexus*, *Portulaca oleacea*, *Panicum miliaceum*
Aspartat	PEP–Carboxykinase	Verbrauch von 1 ATP/CO_2	PEP/Alanin	*Panicum maximum*, *Chloris gayana*

→ keine $NADPH_2$–Gewinnung

→ wird über Malat geliefert

– viele Plasmodesmen zwischen Mesophyll– und Bündelscheidenzellen

* sorgen für Austausch von Pyruvat/Malat/Triosen
* Austausch passiv, folgt steilem Diffusionsgradienten

- Vergleich der CO_2–Kompensationspunkte
  - C_3: 50 ppm
  - C_4: 5 ppm

    → C_4 hungern C_3 in geschlossenem System aus
- PEP–Carboxylase
  - K_m für HCO_3^- 300 μmol/l

    → meßbarer K_m für CO_2 2 μmol/l
- Nachteil des C_4–Cyclus
  - Energiebilanz: C_4 haben höheren Energiebedarf als C_3 pro Mol CO_2

    → C_4 in subtropischen/tropischen Regionen im Vorteil

    · hohe Energieverfügbarkeit

    · wenig Wasser

    · in Mitteleuropa C_4 wenig im Vorteil
  - unter natürlichen Bedingungen/Standorten *kein* Nachteil
- unterschiedliche Typen
  - Unterscheidung nach C_4–Körpern und C_4–Recycling
  - evolutionär als polyphyletische Entstehung interpretiert
- Verbreitung
  - Monocotyledoneae
    * Gräser, Bromeliaceae
    * wenig verbreitet
  - Dicotyledoneae
    * mehrere Familien (Amaranthaceae, Brassicaceae)

    → Kranzanatomie

11.3.3 Vergleich C_3/C_4/CAM

- Problem bei CAM
  - zeitliche Kompartimentierung
  - Fixierung von CO_2 nur bei Nacht
  - CO_2 tags schnell durch Rubisco fixiert
    → danach kommt Calvin–Cyclus zum Erliegen

11.3.4 Isotopendiskriminierung

- Hintergrund
  - Pflanzen bevorzugen bei der CO_2–Assimilation in der Photosynthese ^{12}C gegenüber ^{13}C (**Isotopendiskriminierung**, $\delta^{13}C$)
  - Rubisco ist stärker diskriminierend als PEP–Carboxylase
    → negativerer $\delta^{13}C$–Wert für C_4–Pflanzen als für C_3–Pflanzen
- Bestimmung des δ^{13}C–Wertes

$$\delta^{13}C = \left[\frac{^{13}C/^{12}C \text{ der Probe}}{^{13}C/^{12}C \text{ des Standards}} - 1\right] \times 1000$$

$$[\delta^{13}C] = \text{‰}$$

  - Standard: definierter Kalkstein
  - je negativer der $\delta^{13}C$–Wert, desto geringer der ^{13}C–Gehalt
  - Bestimmung des $^{13}C/^{12}C$–Verhältnisses durch Massenspektroskopie
  - typische Werte
    - C_3: -20 ... -35 ‰
    - C_4: -7 ... -18 ‰
  - unter Streßbedingungen erhöht sich der $\delta^{13}C$ bei C_3–Pflanzen
    → Nutzung zum Nachweis atmosphärischer Bedingungen bei Jahresringen

Tab. 11.2: C_3– und C_4–Pflanzen unter Getreidearten (*Poaceae*). Es fällt auf, daß die meisten der in Mitteleuropa angebauten Getreidearten zu den C_3–Pflanzen gehören. Aus [109]

C_3–Pflanzen	C_4–Pflanzen
Hafer (*Avena sativa*)	Mais (*Zea mays*)
Reis (*Oryza sativa*)	Mohrenhirse (*Sorghum bicolor*)
Roggen (*Secale sativa*)	Rispenhirse (*Panicum miliaceum*)
Weizen (*Triticum aestivum*)	Zuckerrohr (*Saccharum officinarum*)

11.3.5 CO_2–konzentrierende Mechanismen bei Wasserpflanzen

- HCO_3^-–Pumpe
  - bei *Chara*, *Anacystis*
  - ATP–abhängig
  - Konzentrierung 40–1000fach
  - ATP bei *Anacystis* aus zyklischer Phosphorylierung
- Carboanhydrase in der Zellwand
- $Ca(HCO_3)_2 \leftrightarrow Ca(OH)_2$ Austausch
  - Bsp.: *Elodea*
  - $Ca(OH)_2$ wird an der Luft zu $Ca(HCO_3)_2$ umgewandelt
    $\rightarrow$ oft grauer Schleier aauf den Blättern (aus $Ca(OH)_2$)
- Warum gerade bei Wasserpflanzen?
  - ungünstige Diffusionsgeschwindigkeit von CO_2 und H_2O

CONCEPT CHECK 11.3

✓ bla

✓ blabla

Tab. 11.3: Reaktionen des Kohlenstoff–Zyklus der C_4–Photosynthese.

Enzym	Reaktion
1. Phosphoenolpyruvat–(PEP)–carboxylase	Phosphoenolpyruvat + HCO_3^- $\rightarrow$ Oxalacetat + P_i
2. NADP:Malat–dehydrogenase	Oxalacetat + NADPH + H^+ $\rightarrow$ Malat + $NADP^+$
3. Aspartat–aminotransferase	Oxalacetat + Glutamat $\rightarrow$ Aspartat + α–Ketoglutarat
4. NAD(P)–Malatenzym	Malat + $NAD(P)^+$ $\rightarrow$ Pyruvat + CO_2 + NAD(P)H + H^+
5. Phosphoenolpyruvat–carboxykinase	Oxylacetat + ATP $\rightarrow$ Phosphoenolpyruvat + CO_2 + ADP
6. Alanin–aminotransferase	Pyruvat + Glutamat $\leftrightarrow$ Alanin + α–Ketoglutarat
7. Adenylat–kinase	AMP + ATP $\rightarrow$ 2 ADP
8. Pyruvat–orthophosphat–dikinase	Pyruvat + P_i + ATP $\rightarrow$ Phosphoenolpyruvat + AMP + PP_i
9. Pyrophosphatase	PP_i + H_2O $\rightarrow$ 2 P_i

Zusammenfassung und Wiederholung

Calvinzyklus

CO_2–konzentrierende Mechanismen

Photorespiration

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel11.html

Fragen

1. Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?
2. Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?
3. Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?
4. Skizzieren Sie die Organisation des photosynthestischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.
5. Wie arbeitet ein Photosystem?
6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?
7. Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?
8. Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des Calvin–Zyklus.
9. Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.
10. Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?
11. Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.
12. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?
13. Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).
14. Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich im Energiebedarf für die Assimilation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?
15. Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.

Photosynthesis: Carbon Reactions

1. The term "dark reactions" was used for many years to describe the reactions for incorporating CO_2 in photo-

synthesis. Why was this term considered appropriate at the time and why is it considered inappropriate now?

2. Photorespiration is generally considered to be a wasteful process that decreases the yield of C_3 plants. What experiment would you propose to minimize the role of photorespiration in plants?

3. What would be the consequence in each of the following if the thioredoxins in chloroplasts were reduced not by ferredoxin but by NADPH as is the case for their cytosol counterparts? Assume NADPH is constant. Explain your answer.

   (a) Rate of starch synthesis.

   (b) Hexose monophosphate pool in chloroplasts in the dark.

   (c) Synthesis of malate in C_4 plants.

   (d) Synthesis of malate in CAM plants assuming an adequate supply of phosphoenolpyruvate.

   (e) Activity of Rubisco.

4. There is current concern that the level of CO_2 is increasing in the biosphere due to the burning of fossil fuels. If the level of atmospheric CO_2 were to double, how would the following be affected? Explain your answer.

   (a) Rate of oxaloacetate synthesis in C_4 plants.

   (b) Rate of 3-phosphoglycerate synthesis in C_3 plants.

   (c) Rate of photorespiration in C_3 plants.

   (d) Yield of wheat in Kansas.

   (e) Temperature of San Francisco Bay.

5. It has been known for many years that the cytosolic concentration of Pi in leaves increases when plants are shifted from light to dark. What effect does this change on each of the following?

   (a) The concentration of fructose-1,6-bisphosphate.

   (b) Synthesis of sucrose-6-phosphate from a fixed amount of fructose-6-phosphate.

   (c) Synthesis of sucrose from fructose-6-phosphate

   (d) Pool of dihydroxyacetone phosphate in chloroplasts.

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Emerson R, Arnold W (1932) A separation of the reactions of photosynthesis by means of intermittent light. J Gen Physiol **15**:391–420

Häder DP, (Hg.) (1999) Photosynthese, Thieme, Stuttgart

Hoffmann P (1998) Oxygenic photosynthesis—a photon driven hydrogren generator—the energetic/entropic basis of life. Photosynthetica **35**(1):1–11

Jagendorf AT, Uribe E (1966) ATP formation caused by acid–base transition of spinach chloroplast. Proc Natl Acad Sci USA **55**(170–177)

Mitchell P (1961) Coupling of photophosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature **191**:144–148

Osmond C, Grace S (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J Exp Bot **46**(Special Issue):1351–1362

Photosynthese: Physiologische Parameter

12

12.1 Optische Eigenschaften der Blätter, Lichtabhängigkeit der Photosynthese

12.2 Photosynthese und CO_2

12.3 Photosynthese und O_2

12.4 Photosynthese als Angriffsort für Herbizide

12.5 Photosynthese und Temperatur, Wasser und Mineralstoffversorgung

12.6 Biomassebildung und Ertrag

Die Photosynthese ist der biochemische Prozeß auf der Erde, der mit Hilfe der Lichtenergie anorganische Substrate in organische Produkte umsetzt. Somit stehen die Pflanzen als Produzenten im gewissen Sinne an der Basis des Stoff– und Energiekreislaufes der Natur, auch wenn es etwas schwierig ist, bei einem Kreislauf von einer Basis zu sprechen.

Mini–Glossar

Phosphoreszenz Nachleuchten in einer endlichen Zeit nach Abschalten der Anregung [257]

Fluoreszenz Emission von Licht schon während der Anregung oder innerhalb einer sehr kurzen Zeit von 10^{-8} s danach [257]

Hill–Reaktion photosynthetische Sauerstoffentwicklung im linearen Elektronentransport in einem zellfreien System unter Reduktion eines Akzeptors [94]

physiologische Hill–Reaktion photosynthetische Ferredoxin/NADP–Reaktion [94]

12.1 Optische Eigenschaften der Blätter, Lichtabhängigkeit der Photosynthese

- Ziel: echte Absorption
- meßbare Eigenschaften
  - Transmission (T)
  - Reflexion (Emission, E)
  - Absorption nie meßbar
    - nur über Differenz zugänglich
    - aufwendig: T und E zeitabhängig
- Messung in ULBRICHTscher Kugel

  → Blatt stark streuende Probe
  - Transmission: Blatt im Strahlengang direkt vor der Öffnung der Kugel
  - Reflexion: Blatt hinter der Kugel, Meßlicht fällt durch die Kugel auf das Blatt
- PhAR — photosynthetic active radiation
- Reflexion
  - bemerkenswert: Sprung der Reflexion zwischen 700 und 750 nm
    - mit anderen Materialien nicht vergleichbar

  → remote sensing
    - Messung der Bewuchsdichte aus dem All
    - Vergleich der Reflexion bei 660 und 730 nm

      → je größer die Differenz, desto dichter der Bewuchs

12.1.1 Blattanatomie und optische Eigenschaften

- Epidermis: Reflexion
  - Epidermisoberfläche
    - Grenze zwischen Luft und Zelle
    - Cuticula, epicuticuläre Wachse
  - untere Epidermisgrenze
    - Grenze zwischen wassergetränkten Zellwänden des Palisadenparenchyms und luftgefüllten Interzellularen
  - untere Epidermis
    - Grenze zwischen Interzellularen des Schwammparenchyms und wassergetränkten Zellwänden der Epidermis
  - Blätter von unten oft weiß
    - durch hohe Reflexion am Übergang Epidermis → Interzellularen des Schwammparenchyms
- Epidermis: Lichtfokussierung
  - besonders wirksam bei gerichtetem Licht
  - Bsp.: *Lithops*
  - Lichtklima innerhalb des Blattes stark unterschiedlich
    - auch morphologische Unterschiede
    - teilweise sogar Lichtlöschung nötig
- Epidermis: UV–Absorption
  - Absorptionsrate ca. 99%
  - Verhinderung der Anregung des RZ
    - lieferte S_3 oder S_4 (nicht nutzbar)
    - lieferte in Folge Fluoreszenz

  → Schutz der RZen
- Blätter stark bifacial gebaut
  - hat starke Auswirkungen auf die optischen Eigenschaften des Blattes
  - Ausfüllen der Interzellularen des Schwammparenchyms mit optisch homogener Medium (experimentell mit Mineraläl)
  - Mineralöl leichter einzubringen als Wasser
    - geringere Schäden im Blatt
- Schwammparenchym

  - reflektiert von oben einfallendes Licht
    * Verweildauer der Photonen im Blatt größer
      · Chance der Absorption höher
      · Weg der Photonen im Blatt ca. 4x so lange wie der Blattdurchmesser [227]

- Palisadenparenchym
  - jede Zelle eine Art Lichtleiter
  - Reflexion an der Grenze Zellwand/Interzellularen (besonders bei schräg einfallendem Licht) Beitrag zur Absorption
    → längere Verweildauer der Photonen im Blatt

12.1.2 Methoden zur Messung von Reflexion, Transmission und Absorption von Blättern

.

12.1.3 Anteil von Fluoreszenz, Wärmedissipation und photochemischer Nutzung am absorbierten Licht

.

12.1.4 Lichtkurven der Photosynthese

.

12.1.5 Lichtkompensation und Sättigung

- Lichtabhängigkeit der Photosynthese
  - Lichtkompensationspunkt (LKP)
    * Werte vgl. [151, Tab. 2.8, S. 90]
  - im extremen Schwachlicht linearer Verlauf der Photosyntheserate in Abhängigkeit vom Quantenangebot
  - keine allgemeingültigen Werte
  - Sättigung
    * Lichtintensität, bei der 90% der maximalen Photosyntheserate erreicht werden
  - keine Sättigung bei
    * Mais, Hirse
      → C_4–Pflanzen, daher CO_2 *nicht* limitierend

12.1.6 Einfluß der Lichtbedingungen auf die Ausbildung der Blätter

- morphologische Unterschiede von Licht– und Schattenblättern
  - Adernetz
    - Lichtblätter: dichter
      - geringere maximale Distanz der Adern
    - Schattenblätter: geringerere Dichte
      - größere maximale Distanz der Adern
  - Bau
    - Lichtblätter

Tab. 12.1: A contemporary vocabulary of photoinhibitory and photorespiratory processes, aus: Osmond und Grace [208]

Process		Functional attributes
Photoinhibition	Dynamic photoinhibition	Rapidly engaged and rapidly reversible (min) decline in Φ_i without decline in P_m, accompanied by $F_V/F_M\downarrow$ and $F_0\downarrow$, evidently dominated by ΔpH–dependent, zeaxanthin–associated processes in PSII antennae that promote K_D.
	Chronic photoinhibition	Slowly enganged and slowly reversible (h) decline in Φ_i with decline in P_m, accompanied by $F_V/F_M\downarrow$ and $F_0\downarrow$, evidently dominated by PSII reaction centre core processes involving disequilibrium of the D1 protein cycle and generation of non–functional centres that promote K_D.
Photorespiration	Oxygenase photorespiration	O_2 uptake in the light via Rubisco which lowers the efficiency of CO_2 assimilation in air by diverting glycolate from the PCR cycle to the PCO cycle, thus lowering Φ_i. At the CO_2 compensation point this photorespiratory process sustains photon utilisation through non–assimilatory electron transport, and mitigates chronic photoinhibition.
	Mehler–ascorbate peroxidase photorespiration	O_2 uptake in the light via Mehler reactions coupled to ascorbate peroxidase. This photorespiratory process sustains photon utilization through considerable non–assimilatory electron transport. It also sustains membrane energization that promotes zeaxanthin synthesis and dynamic photoinhibition, and mitigates chronic photoinhibition.

Φ_i: intrinsic quantum yield of CO_2–saturated net CO_2 fixation or O_2 evolution.
P_m: CO_2 and light–saturated rate of net CO_2 fixation or O_2 evolution.
K_D: rate constant for dissipation of photo excitation as heat.
F_0, F_M, F_V: original maximum and variable ($F_V = F_M - F_0$) levels of chlorophyll fluorescence measured after dark adjustment.

        - dicker
        - längere Palisadenzellen bzw. mehrere Schichten
      - Schattenblätter
        - dünn
        - kurze Palisadenzellen
  - für eine Übersicht der Unterschiede vgl. Tab. 12.2, S. 326

- Festlegung Licht–/Schattenblatt
  - schon in den Knospen
  - über Phytochrom–System
  - *aber*: Pigment–Verhältnis sehr schnell anpaßbar
    - bei Lichtblättern Xanthophyll–Gehalt höher
- nicht nur Stärke, sondern auch Dauer des Lichtes wichtig
  - extremer Unterschied des Chla/Chlb–Verhältnisses
  - bei intermittierendem Licht keine LHC–Ausbildung

    → für Experimente interessant

12.1.7 Intermittierendes Licht zur Unterdrückung der LHC–Ausbildung

CONCEPT CHECK	12.1
✓ bla	
✓ blabla	

Tab. 12.2: Unterschiede zwischen starklichtadaptierten Blättern und Schattenblättern. Nach Befunden zahlreicher Autoren, aus [151].

Merkmal	Starklichtblatt	Schattenblatt
Blattmerkmale		
Blattoberflächenausdehnung (Oberfl./TM)	−	+
Innere Oberfläche (A_{mes}/A^*)	+	−
Mesophylldicke	+	−
Palisadenschichtdicke	+	−
Stomatadichte	+	−
Chloroplasten pro Blattfläche	+	−
Chloroplastenmerkmale		
Chloroplastengröße	−	+
Stroma/Thylakoid–Volumen	+	−
Thylakoide per Granum	−	+
Chlorophyllmenge pro Chloroplast	−	+
Chlorophyll a/b	+	−
P_{700}/Chlorophyll	×	×
P_{680}/Chlorophyll	+	−
CF_1/Chlorophyll	+	−
α–Carotin/β–Carotin	−	+
Lutein/V+A+Z Xanthophylle**	−	+
Elektronentransportkette	+	−
Funktionsmerkmale		
Aktivität der Photosysteme	+	−
Geschwindigkeit des Elektronentransports	+	−
ATP–Synthetase–Aktivität/Chlorophyll	+	−
Aktivität der RuBP–Carboxylase	+	−
Lichtquantenausbeute	×	×
Carboxylierungseffizienz	+	−
Photosynthesevermögen	+	−
Mitochondriale Atmung	+	−

\+ höher, mehr, intensiver
− niedriger, weniger
× kein eindeutiger Unterschied

* Mesophyllzelloberfläche/Blattoberfläche
** Violaxanthin + Antheraxanthin + Zeaxanthin

12.2 Photosynthese und CO_2

12.2.1 CO_2–Fixierung in der Photosynthese

- Übersicht CALVIN–Cyclus (Abb. 7.1, Heldt?)
- Enzyme des CALVIN–Cyclus (Tab. 7.1, Heldt?)
  - Licht zur Aktivierung von Fructosebisphosphatase und Sedoheptulosebisphosphatase
    - verhindert, daß der CALVIN–Cyclus im Dunkeln abläuft
      → Schlüsselenzyme lichtreguliert
- Rubisco
  - [94, Abb. 10.3]
  - entscheidend für die Funktion immer das Verhältnis von CO_2/O_2, *nicht* die Absolutkonzentrationen

12.2.2 Verfügbarkeit des CO_2 für die Plastiden

- Problem: CO_2–Konzentration
  - $[CO_2]$ heute wesentlich niedriger als zur (evolutionären) Entstehungszeit; gleichzeitig sehr viel O_2 in der Atmosphäre
  - nur physikalisch gelöstes CO_2 für Fixierung zugänglich
- physikalische Löslichkeit von CO_2 in H_2O
  - Tab.: Löslichkeit von CO_2 und O_2 in reinem H_2O als Funktion der Temperatur
  - im Gegensatz mit Luft
  - bei 20°C in H_2O 12 μM CO_2 physikalisch gelöst ($\triangleq$ 290 cm^3/m^3 H_2O)
- chemische Löslichkeit von CO_2 in H_2O

$$H_2O \quad + \quad CO_2 \quad \rightleftharpoons \rightleftharpoons \quad H^+ \quad + \quad HCO_3^-$$

  - Carboanhydrase beschleunigt Einstellung des Gleichgewichtes
    - Gleichgewicht kann in seiner Lage *nicht* enzymatisch beeinflußt werden!
  - Konzentration an HCO_3^- in Lösung bei verschiedenen pH
    - HCO_3^- wirkt als Puffer
      - CO_2 (physikalisch gelöst) wird durch Rubisco verbraucht
      - Karboanhydrase liefert CO_2 aus gelöstem HCO_3^- nach

12.2.3 Rolle des CO_2/O_2–Verhältnisses

12.2.4 CO_2–Widerstände

- Weg des CO_2
  - Diffusionskoeffizient für CO_2
    - in Luft: $0.16\ \mathrm{cm}^2 \cdot \mathrm{s}^{-1}$
    - in Wasser $0.16 \cdot 10^{-4}\ \mathrm{cm}^2 \cdot \mathrm{s}^{-1}$
      → Quotient des Diffusionskoeffizienten $\frac{CO_2(\mathrm{Luft})}{CO_2(\mathrm{Wasser})} = 10^4$!
  - Widerstand des Diffusionsweges [s/m]
  - Leitfähigkeit des Diffusionsweges [m/s]
  - Diffusionsrate (Flußrate, Flux) $[\mathrm{mol} \cdot \mathrm{m}^{-2} \cdot \mathrm{s}^{-1}]$
    - "Leitfähigkeit"

    → Flußrate für CO_2 und Licht direkt miteinander vergleichbar
    → Errechnung der Quantenwirksamkeiten
- Vorteil der Widerstände
  - berechenbar wie in der Elektrotechnik

CO_2–Widerstände

- Grenzschicht
  - Windstille, Haare, ...

BOX 12.1: ***Hintergründe — Der Diffusionsprozeß***

Diffusionsvorgänge, wie sie auch beim Gaswechsel der Blätter auftreten, lassen sich durch das **Ficksche Gesetz** beschreiben.

$$\frac{\mathrm{d}m}{\mathrm{d}t} = -D \cdot A \frac{\mathrm{d}C}{\mathrm{d}x} \qquad (12.1)$$

Die Diffusionsgeschwindigkeit (Masseverschiebung $\mathrm{d}m$ im Zeitintervall $\mathrm{d}t$) ist umso größer, je steiler das Konzentrationsgefälle ($\mathrm{d}C/\mathrm{d}x$) in der Diffusionsrichtung x und je größer die Austauschfläche A ist.
Die Diffusionskonstante D ist substanz– und Medien–spezifisch. Z.B. diffundieren CO_2 und O_2 in Luft etwa 10^4mal schneller als in Wasser.

Für den Gaswechsel der Pflanzen kann das Diffusionsgesetz in vereinfachter Form angewendet werden:

$$J = \frac{\Delta C}{\sum r} \qquad (12.2)$$

Der Gasdurchsatz (Diffusionsflux J) wird durch das Konzentrationsgefälle (ΔC) zwischen Außenluft und Reaktionsort in der Zelle gefördert und durch eine Reihe von Diffusionswiderständen $\sum r$ verringert. In den Diffusionswiderstand gehen als Größen die Diffusionskonstante, die Übergangswiderstände an den Phasengrenzflächen, die Diffusionsstrecke sowie der Querschnitt der Diffusionsfläche ein.

Quelle: [151]

  - verglichen mit anderen Widerständen klein

- Cutikularwiderstand
  - extrem geringe Leitfähigkeit
    → praktisch kein CO_2–Flux

- Stomatawiderstand
  - wenn Stomata geschlossen, dann genauso groß wie Cutikularwiderstand
  - Werte variieren extrem
    * kaum Gesetzmäßigkeiten
    * Sukkulenten am unteren Ende der Stomatadichte
      → dafür aber auch große Öffnungsweite
  - Muster der Spaltöffnungsweite
    * stark inhomogen
    * Bezirke weit geöffneter und geschlossener Stomata gleichzeitig auf einem Blatt
      → ähnlich wie Ergebnisse des *fluorescence imaging*

- Mesophyllwiderstand
  - setzt sich zusammen aus Widerständen an
    * Zellwand, Membran, Cytoplasma, Plastidenmembran, Stroma
  - CO_2–Fixierung
    * geringe CO_2–Fixierung → geringer CO_2–Konzentrationsgradient
      · Einfluß auf Diffusionsgeschwindigkeit

Messung des CO_2

- ein Prinzip
  - Infrarot–CO_2–Gasanalysator (IRGA)
    * früher URAS

- geschlossenes System
  - Luftfeuchte Maß für Spaltöffnung
    * konstanter Anstieg: Stomata offen
    * Anstieg unterbrochen: Stomata geschlossen
      → keine realen CO_2–Werte mehr
  - CO_2–Kompensationskonzentration
    * Gleichgewicht Photosynthese ⟷ Atmung, Photorespiration

Abb. 12.1: Abhängigkeit der Assimilationsrate von der CO_2–Konzentration.

  - C_3–Pflanzen: ca. 50 ppm CO_2
  - C_4–Pflanzen: ca. 5 ppm CO_2

- offenes System
  - Ziel: Messung der Transpirationsrate
    → ermöglicht die Berechnung des CO_2–Widerstandes im Blatt

12.2.5 CO_2–Abhängigkeit der Photosyntheserate

- Differenz von 30% $[CO_2]$ innen/außen
  - konstantes Verhältnis
  - woher?
    - Stomatawiderstand; übrige Diffusionswiderstände
    - Spaltöffnungen werden bei $[CO_2]_{innen} > 210$ ppm geschlossen
      - Grund: Wasserverlust
    - offenbar gar nicht vorgesehen, daß die Photosynthese bei CO_2–Sättigung läuft
      - lieber weniger und weniger H_2O–Verlust
    - erhöhter $[CO_2]_{innen}$ Signal für die CO_2–Sensoren, daß die Photosyntheserate zu niedrig ist
      → Stomataschluß

- maximale Photosyntheserate von Blättern
  - Abhängigkeiten
    - Lichtabhängigkeit bei sättigendem CO_2
    - CO_2–Abhängigkeit bei Lichtsättigung
  - zum Nachweis von Streßfaktoren

12.2.6 CO_2–Kompensationskonzentration

12.2.7 Änderungen der CO_2–Konzentration in der Erdatmosphäre

12.2.8 Auswirkungen der gegenwärtigen CO_2–Anreicherung

- $[CO_2]$ wichtig für Spaltöffnungen

  - höhere [CO_2] führt in Kurzzeitversuchen zum Schließen der Stomata
  - ein Vorteil für C_3–Pflanzen: Verlust durch Photorespiration wird reduziert (vermutlich auf die Hälfte)
  - Netto–CO_2–Austausch wird durch Anpassung dauerhaft wieder gesenkt

    → Reduktion durch Stomata–Zahl heutiger gegenüber Herbar–Pflanzen

- im Sauren wenig HCO_3^-

  → saure Gewässer schlecht für Wasserpflanzen (→ Moorseen!)

Literatur

Chen, X.M., G.B. Begonia and J.D. Hesketh. 1995. Soybean stomatal acclimation to long-term exposure to CO_2–enriched atmospheres. Photosynthetica 31: 51-57.

CO_2–Bilanz

- eventuell fixieren die borealen Nadelwälder viel mehr CO_2 als bisher angenommen
  - Ursache: gleichzeitig mit dem CO_2–Anstieg Anstieg der Stickstoff–Konzentration in der Luft

    → Stickstoff–Düngung

    → Wachstum wird beschleunigt

    → höhere Biomasse–Zuwachsraten möglich

CONCEPT CHECK	12.2
✓ bla	
✓ blabla	

Abb. 12.2: Bonding in the diatomic oxygen molecule

12.3 Photosynthese und O_2

12.3.1 Vorkommen von O_2 in der Erdatmosphäre

12.3.2 Mehler–Reaktion

- 1951 von MEHLER entdeckt
  - Entdeckung: Chloroplasten produzieren im Licht H_2O_2

$$\text{Chloroplasten} + C_2H_5OH + \text{Katalase} \xrightarrow{\text{Licht}} CH_3CHO + H_2O$$

$$C_2H_5OH + H_2O_2 \xrightarrow{\text{Katalase}} CH_3CHO \qquad \textit{bekannt}$$

12.3.3 Bildung aktivierter Sauerstoffspecies

- Bindungen im zweiatomigen Sauerstoff–Molekül
  - vgl. Abb. 12.2, S. 332
  - Grundzustand äußerst reaktionsträge
    - zwei parallele Elektronen
    - wenige Reaktionspartner mit gleicher Konfiguration
- Mechanismen der Sauerstoff–Aktivierung
  - vgl. Abb. 12.3, S. 333

(a) physikalisch
  - Triplet–O_2 → Singulett–O_2
  - Singulett–O_2 mit extrem kurzen Reaktionszeiten

Evolutionstheoretische Interpretation — *O_2–Gehalt der Atmosphäre*

- Herkunft ganz aus der oxygenen Photosynthese
- Gleichgewicht zwischen Oxidation und Reduktion
  - O_2–Gehalt seit langem konstant (bei 21%)
- Entwicklung des Photosyntheseapparates unter anaeroben Bedingungen
- Ozon (O_3) erst mit Steigen des O_2–Gehaltes in der Atmosphäre

  → O_3 in der Stratosphäre Bedingung für die Besiedlung des Landes

Abb. 12.3: Mechanisms of oxygen activation

Abb. 12.4: Structure of PS I reaction center showing the photoreduction of oxygen and fate of the superoxide anion radicals produced in the thylakoid membranes and the stroma.

        * $2 \cdot 10^{-6}$ s
        * Diffusionsstrecke in dieser Zeit: 82 nm
    (b) chemisch
        – Xanthine oxidase
            * Besonderheit: überträgt *einzelne* Elektronen
            * Vorkommen
                · Nucleinsäure–Abbau
                · Abbau zyklischer Verbindungen
            * $O_2^{\bullet -}$: Lebensdauer 10^{-7} s
            * Hydroxy–Radikale ($OH^{\bullet}$)
                · stellen größte Gefahr für die Zelle dar
                · relativ lange Lebensdauer (einige nm Diffusionsstrecke!)
                · reagiert mit allen organischen Zellbestandteilen
                · keine Gegenmaßnahmen

- Photoreduktion von Sauerstoff und Schicksal des Superoxidanion–Radikals
    – vgl. Abb. 12.4, S. 333
    – viele 1–e^-–Prozesse
- Photosynthetische Entstehung von Singulett–Sauerstoff
    – vgl. Abb. 12.3, S. 333
    – alleine durch Energieübertragung Entstehung reaktiver Sauerstoff–Species (ROS)

12.3.4 Wirkung der aktivierten O_2–Species in der Zelle

12.3.5 Antioxidative Schutzsysteme insbesondere der Plastiden

- Beseitigung reaktiver Sauerstoffspecies (ROS) in Chloroplasten
    – vgl. Abb. 12.6, S. 334
    – SOD — Superoxiddismutase

Abb. 12.5: Photosynthetic formation of singlet oxygen

Abb. 12.6: ROS scavenging in chloroplasts involving SOD

    * beschleunigt Dismutation 10^5fach
    * sehr universelles Enzym
        · weit verbreitet (→ wegen der oxygenen Atmosphäre)
  – in den Chloroplasten selbst keine Katalase
  – tAPX
    * thylakoidgebundene Ascorbat–Peroxidase
    * $MDA^{\bullet}$ — Monodihydroascorbat–Radikal
    * drei mögliche Wege
      1. membrangebunden
      2. im Stroma: MDHAR
      3. im Stroma: via DHA ...
  – Bedeutung: $O_2^{\bullet -}$ und H_2O_2 schädlich
    * müssen entgiftet werden
    * **Fenton–Reaktion / Haber–Weiss–Reaktion**
        · vgl. Abb. 12.7, S. 335
  – Ascorbat
    * Ascorbinsäure, AsA
    * steht im Zentrum der Schutzreaktionen der Zelle gegen reaktive Sauerstoffspecies (ROS)
        · vgl. Abb. 12.8, S. 335
  – Ascorbat–Glutathion–Zyklus
    * *ascorbate–glutathione cycle*
    * vgl. Abb. 12.9, S. 336
    * AsA–zentrierte Darstellung
    * Konzentration von ASA $>$ 10 mM

- Gemeinsamkeiten zwischen AsA–Mehler–Reaktion und Photorespiration
  – Aufwendung von Reduktionsäquivalenten
    * non–assimilatory ET
        · Ergebnis nicht Assimilation von CO_2
        · eigentlich Vernichtung von Reduktionskraft

$$O_2^{\bullet -} + H_2O_2 \rightarrow O_2 + OH^- + OH^{\bullet}$$

$$\left.\begin{array}{lcl} Fe(chelate)^{3+} + O_2^{\bullet -} & \rightleftharpoons & Fe(chelate)^{2+} + O_2 \\ Fe(chelate)^{2+} + H_2O_2 & \rightarrow & Fe(chelate)^{3+} + OH^- + \mathbf{OH^{\bullet}} \end{array}\right\} \text{Fenton–Reaktion}$$

Abb. 12.7: Fenton–Reaktion / Haber–Weiss–Reaktion

Abb. 12.8: Thylakoid–associated protective events involving ascorbate

    - ∗ unter welchen Umständen günstig?
        - · viel Licht
        - · Dunkelreaktion suboptimal
    - ∗ Ergebnisse
        - · wichtigstes Ergebnis: ΔpH wird größer
        - · NADPH sinkt
        - · Protonengradient Voraussetzung für Deepoxidase
        - · Deepoxidase wichtig für Xanthophyll–Zyklus
        - → wenn ET ↓ → Violaxanthin–Zyklus nicht möglcih
  - → Verlust von Reduktionsäquivalenten wird in Kauf genommen für Schutzreaktion

→ sowohl Mehler–Reaktion als auch Photorespiration wichtig

- Bedeutungsschwerpunkt der jeweiligen Reaktion umstritten
  - → sich gegenseitig bekriegende Schulen

- Begrifflichkeiten photoinhibitorischer und photorespiratorischer Prozesse (Osmond)
  - vgl. Tab. 12.1, S. 324
  - Osmond "Papst" der ET–Prozesse
    - ∗ seine Definitionen werden heute allgemein anerkannt und verwendet
  - sowohl Mehler–Ascorbat–Reaktion als auch Photorespiration unter dem Begriff "Photorepiration" zusammengefaßt

- wenn keine Photorespiration, dann wesentlich höhere Gefahr der Zerstörung des Photosyntheseapparates durch Licht

Abb. 12.9: The chloroplast ascorbate–glutathione cycle

CONCEPT CHECK	12.3
✓ bla	
✓ blabla	

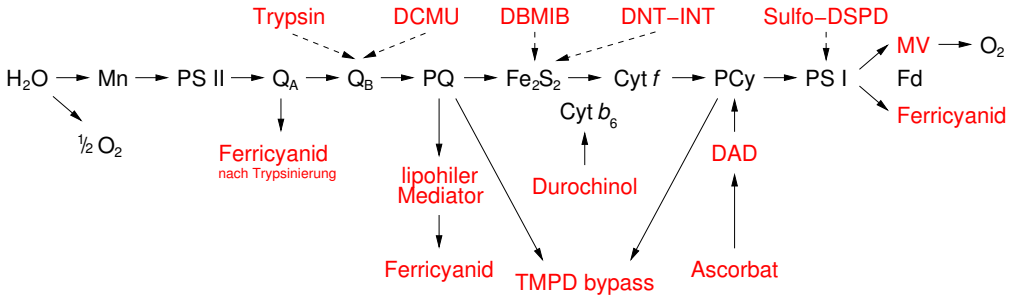


Abb. 12.10: Angriffspunkte von Hemmstoffen (obere Zeile) und von künstlichen Elektronendonatoren und –akzeptoren im photosynthetischen Elektronentransport (unten). Aus [94]

12.4 Photosynthese als Angriffsort für Herbizide

12.4.1 Hemmstoffe des Elektronentransports

12.4.2 Elektronenakzeptoren

12.4.3 Deregulation der Chlorophyllbiosynthese durch ALA

12.4.4 Radikalbildner

12.4.5 Hemmstoffe der Carotinoid–Biosynthese

12.4.6 Hemmstoffe der Aminosäure–Biosynthese

12.4.7 Herbizidresistenz

CONCEPT CHECK	12.4
✓ bla	
✓ blabla	

12.5 Photosynthese und Temperatur, Wasser und Mineralstoffversorgung

12.5.1 Chilling–sensitive und resistente Pflanzen

- Photosynthese umfaßt sehr unterschiedliche Reaktionen
  - biophysikalische Reaktionen — Lichtreaktion der Photosynthese
    - nicht temperaturabhängig
    - $Q_{10} = 1.01 - 1.3$
    - geringe Beeinflussung über Diffusionsprozesse
  - biochemische Reaktionen — Dunkelreaktion
    - $Q_{10} = 1.3 - 2. \approx$
      - typische Größe für biochemische Reaktionen
- Nettophotosynthese
  - breites Temperaturoptimum zw. ca. 20–40°C
  - danach rückläufige Photosyntheserate
    → Photrespiration
- Kältegrenze der CO_2–Aufnahme
  - überwiegender Teil der Werte im negativen Temperaturbereich
    → Photosyntheseapparat noch unter O°C funktionsfähig
  - Problem, wenn hohe Lichteinstrahlung bei niedrigen Temperaturen
    - betrifft besonders Koniferen, Immergrüne (Rhododendren)
    - Lichtschaden
  - *chilling*
    - Temperatur beträchtlich unter dem Optimum
  - Reparatur nur bei höheren Temperaturen möglich
    - in der Kälte keine Regeneration
- Schäden durch niedrige Temperaturen durch reaktive Sauerstoffspecies
  - Grund: Ungleichgewicht zwischen Licht– und Dunkelreaktion
  - stark erhöhter Ascorbat–Gehalt bei niedrigen Temperaturen
- Modellsubstanz zur Überprüfung der Kältetoleranz: Paraquat (PQ)/Methylviologen (MV)
  - Totalherbizid
  - tötet alles Grüne ab
  - Wirkweise vgl. Abb. 12.11, S. 339

Abb. 12.11: Wirkungsweise von Paraquat (PQ)/Methylviologen (MV)

12.5.2 Gleitendes Temperaturoptimum der Photosyntheserate

12.5.3 Dürreresistente und sensitive Pflanzen (CAM–Pflanzen)

12.5.4 Water–use–efficiency

12.5.5 Konsequenzen von Wasserstreß auf die Photosynthese

- erzeugt ebenfalls reaktive Sauerstoffspecies
- Stomata werden geschlossen
- Elektronen werden auf Sauerstoff übertragen
- poikilohydrische Pflanzen
  - *"resurrection plants"*
  - Teil des Chlorophylls bleibt erhalten
  - Chloroplasten intakt
  - hohe Saccharose–Anreicherung (>100fach)

12.5.6 Wirkungsorte ausgewählter Mineralstoffe in der Photosynthese

12.5.7 Beziehung von CO_2–, S– und N–Assimilation

CONCEPT CHECK 12.5

- ✓ Kälteschäden führen zu einem Ungleichgewicht zwischen Licht– und Dunkelreaktion. Dadurch verursachen sie oxidativen Streß.
- ✓ Kälte, CO_2–Mangel und Trockenheit wirken sich unter Licht meist über reaktive Sauerstoffspecies auf den Photosynthese–Apparat aus.
- ✓ Pflanzen mit leistungsfähigen oxidativen Schutzsystemen sind unter Streßbedingungen im Vorteil.

Mini–Glossar

Bruttophotosynthese tatsächliche CO_2–Fixierung pro biologische Masse (FM, TM, Blattfläche) und Zeit

Apparente Photosynthese *Nettophotosynthese*, durch Gaswechselmessung erfaßbare CO_2–Aufnahme pro FM, TM, Fläche und Zeit. Assimilationszahl: bezogen auf Chlorophyll

Photosynthesevermögen CO_2–Fixierung unter optimalen Bedingungen (Licht– und CO_2–Sättigung u.a.)

Netto–Assimilationsrate (NAR), Trockenmassezuwachs pro Blattfläche und Zeit

Primärproduktion Trockenmassebildung pro Pflanze und Zeit

Leaf Area Index (LAI) Blattfläche pro Bodenfläche

Netto–Produktion tatsächlich pro Zeitraum akkumulierte Biomasse

Produktivität Gebildete organische Trockenmasse pro Bodenfläche und Zeit; Produkt aus NAR und LAI

12.6 Biomassebildung und Ertrag

12.6.1 Definitionen: Apparente Photosynthese, Netto–, Bruttophotosyntheserate

- Bruttophotosynthese
  - direkter Messung nicht zugänglich
    - Gründe
      - Anteile heterotrophen Gewebes (→ Atmung)
      - Photorespiration
  - keine wirklich zuverlässigen Angaben
    - Messung über Isotopen zu aufwendig
- Nettophotosynthese
  - Assimilationszahl: bezogen auf Chlorophyllgehalt
  - Einfluß der Atmung
    - jahrzehntelang Atmung als reine Verlustgröße angesehen
    - intensive Untersuchungen
      - Photosynthese und Atmung an 24 Wildpflanzen gemessen
      - Poorter et al, Plant Physiol 94, 1990, p. 621
      - Ergebnis: höhere Atmungsraten ⇔ höhere Wachstumsraten
- NAR
  - häufig für den Vergleich von Ökosystemen verwendet
  - immer geringer als der in einem Modell errechenbare Wert

→ Atmungsverluste, Verlust durch Aufwendung für die Erhaltung der vorhandenen Biomasse

- Primärproduktion
  - nicht idemtisch mit dem, was am Jahresende noch von der Pflanze vorhanden ist
    → P. inklusive evtl. abgestorbener Pflanzenteile
- Netto–Produktion
  - ohne abgestorbene Pflanzenteile

12.6.2 Primärproduktion

- Produktivität [g TM / m^2 Boden · Tag]
  - Wüsten/Ozean: < 0.5
  - Grasfluren, Gebirgswälder, extensiver Ackerbau: 0.5–3.0
  - Feuchtwälder, Feuchtgrasfluren: 3–10
  - intensiver Ackerbau: 10–25
- Ernteindex [% der Gesamt–TM der Pflanzen]
  - Kartoffel: 80–90
  - Reis: 39–56
  - Mais: 38–49
  - Weizen: 38–41
  - Sonnenblume: 14–40
  - Zuckerrohr: 85
- Photosynthese spielt bei der Ertragssteigerung kaum eine Rolle
  - Ausnahme: Kartoffel
    * Ernteindex von der Photosyntheserate des Sprosses abhängig
- Energieverluste im Verlauf der Kohlenstoffassimilation in Pflanzen
  - vgl. Tab. 12.3, S. 342
  - Verluste durch Assimilation sehen gering aus
    * bezogen auf Globalstrahlung!
  - RUE — radiation use efficiency [%]
    * Anteil der gespeicherten Energie an der absorbierten Strahlungsenergie
    * experimentell: 4–7%

- real:
  - immergrüne Regenwälder, Feuchtgebiete: <2%
  - Wälder, Grünland: ≈1%
  - Steppen, Tundren, Meere: 0.2–0.5%

12.6.3 Photosynthese und Biomassebildung bei Einzelpflanzen

.

12.6.4 Source–sink–Beziehungen

.

12.6.5 Photosynthese und Biomassebildung in Pflanzenbeständen

.

12.6.6 Bestandesarchitektur

.

Tab. 12.3: Energieverluste (in % der gesamten Globalstrahlung) im Verlauf der Kohlenstoffassimilation in Pflanzen. Aus [151]

Energieverluste durch:	Relativer Verlust [%]
Solarenergie außerhalb der photosynthetisch nutzbaren Wellenlängen	50
Remission und Transmission	5–10
Absorption durch photosynthetisch unproduktive Gewebe und Strukturen (Zellwände, nicht photosynthetisch wirksame Pigmente)	2.5
Energieverluste nach Strahlungsabsorption durch die Photosysteme I und II (Wärme, Fluoreszenz)	8.7
Aufwand für Elektronentransporte und Sekundärprozesse der C–Assimilation	19–22
Photorespiration	2.5–3
Dunkelatmung	
C_3–Pflanzen	3.7–4.3
C_4–Pflanzen	4.9–5.8

12.6.7 Harvest index

.

12.6.8 Lokale und globale Effizienz der Sonnenenergiekonversion

.

CONCEPT CHECK **12.6**

- ✓ Die Photosynthese ist nicht darauf optimiert, die Lichtenergie optimal zu nutzen.
- ✓ Optimierung auf *Funktionssicherheit*, daher Produktivität relativ gering.

Zusammenfassung und Wiederholung

Optische Eigenschaften der Blätter

Herbizide

Photosynthese und CO_2

Temperatur, Wasser, Mineralstoffversorgung

Photosynthese und O_2

Biomassebildung und Ertrag

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel12.html

Fragen

1. Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?
2. Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?
3. Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?
4. Skizzieren Sie die Organisation des photosynthestischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.
5. Wie arbeitet ein Photosystem?
6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?
7. Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?
8. Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des Calvin–Zyklus.
9. Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.
10. Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?
11. Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.
12. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?
13. Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).
14. Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich im Energiebedarf für die Assi-

milation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?

15. Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.

Photosynthesis: Physiological and Ecological Considerations

1. How many environmental factors can limit photosynthesis at one time? Explain the concept of limiting factor using as an example conditions under which photosynthesis is light-limited or CO_2–limited.

2. Compare and contrast the light compensation point and the CO_2–compensation point.

3. Explain the concept of quantum yield. Compare and contrast the quantum yields of photochemistry, oxygen evolution and photosynthetic carbon fixation. Can you explain the differences between the respective quantum yield values?

4. Explain the adaptive advantage of chloroplast movement within mesophyll cells and solar tracking by leaves for light interception by plants.

5. Can heat absorption by leaves hinder leaf function? Explain your answer and describe ways in which leaves can dissipate absorbed heat. What is the major path for heat dissipation in leaves from irrigated cotton growing at high temperature in Arizona?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Freitag H, Stichler W (2002) *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C_4 Plant without Kranz Tissues. Plant biol **4**:121–132

Häder DP, (Hg.) (1999) Photosynthese, Thieme, Stuttgart

Hillier W, Babcock GT (2001) The concept and physical reality of reaction centers (RCs). Plant Physiol **125**:33–37

Hoffmann P (1998) Oxygenic photosynthesis—a photon driven hydrogren generator—the energetic/entropic basis of life. Photosynthetica **35**(1):1–11

Jordan P, Fromme P, Witt HT, Klukas O, Saenger W, Krauß N (2001) Three–dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. Nature **411**:909–917

Osmond C, Grace S (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J Exp Bot **46**(Special Issue):1351–1362

Voznesenskaya E, Franceschi V, Kiirats O, Freitag H, Edwards G (2001) Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis. Nature **414**:543–6

Zouni A, Witt HT, Fromme P, Krauß N, Saenger W, Orth P (2001) Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. Nature **409**:739–743

Katabole Stoffwechselwege

13

13.1 Übersicht

13.2 Metabolismus der Speicherstoffe

13.3 Mobilisierung von Reservefetten

13.4 Besonderheiten der pflanzlichen Atmung

13.5 Wechselbeziehungen von Photosynthese und Atmung

Das Kapitel katabole Stoffwechselwege ist noch sehr wenig ausgearbeitet, außer der Übersicht, der Reservefettmobilisierung und den Besonderheiten der pflanzlichen Atmung sollten noch weitere Wege hinzukommen.

Mini–Glossar

. ...

13.1 Übersicht

Quelle: Lockau [163]

- in aller Regel aerobe Lebensweise
- Kohlenhydratabbau
  - über Glykolyse und Pentosephosphat–Weg
  - entstehendes Pyruvat wird zu Acetyl–CoA decarboxyliert
  - Weiteroxidation im Citrat–Zyklus
    - dient auch der Bereitstellung von Intermediaten für Biosynthesen
- Lipidabbau
  - über den Glyoxylsäure–Zyklus
- Gärungen
  - in begrenztem Ausmaß möglich bei besonderen Stoffwechselsituationen
    - Samenkeimung
    - O_2–Mangel durch Überflutung
  - Gärungsprodukte[1]
    - Ethanol
    - Milchsäure
    - Alanin
- dissimilatorische ATP–Bildung
  - hauptsächlich über mitochondriale Atmungskette
    - Besonderheiten gegenüber der tierischen Atmungskette
      - zusätzlicher Cyanid–insensitiver Zweig
      - kann bis zu $\approx 30\%$ der gesamten Kapazität betragen
      - Details s. u.

[1] in der Reihenfolge der Wichtigkeit

13.2 Metabolismus der Speicherstoffe

Literatur

Schopfer und Brennicke Kap.12, S. 223–240, 246–248, 251–259; Kap 27, S. 527ff.

13.2.1 Natur und Lokalisierung

- Phasen der Speicherstoffbildung in der Ontogenie[2]
  - Entwicklung von Knospen, Samen, Knollen und anderen Überdauerungsorganen
- Aufgabe der Speicherstoffe
  - ermöglichen der Pflanze für einige Zeit von der Photosynthese unabhängiges Wachstum
- wichtigste Speicherstoffe
  - Triacylglycerole (Fette)
  - α–Glucane (Stärke)
  - Speicherproteine
- Lokalisation
  - Bildung in speziellen Speichergeweben (Speicherorganen)
    - als indirekte Assimilationsprodukte
  - Akkumulation in speziellen Speicherorganellen
    - starke Attraktionszentren (*sinks*) für den Stofftransport innerhalb der Pflanze
- Ausdifferenzierung von Speichergeweben
  - i. d. R. Vorstufe zu einem physiologischen Ruhezustand

Akkumulation von Speicherstoffen in reifenden Samen

- zwei Typen von Samen unterscheidbar
  - nach der Lokalisierung des Speichermaterials

1. Samen mit Endospermspeicherung[3]

[2] *Ontogenese*; gr. *ón*, *óntos*, das Seiende, *génesis*, Erzeugung, Entstehung; Entwicklung eines Individuums von der Zygote zu einem differenzierten Organismus, i. w. S. bis zum Tod (Hildebrandt)

[3] für Details zur Entstehung des Endosperms vgl. Biskup [25], Kap. "Reservestoffspeicherung"

  - Bsp.: Gymnospermen, Cocospalme, Tomate, Karyopsen der Gräser
  - in Sonderfällen Perisperm
2. Samen mit Kotyledonenspeicherung
  - Bsp.: viele Fabaceen, Brassicaceen, Asteraceen

- bei manchen Arten beide Möglichkeiten der Speicherung realisiert
- prinzipielle Speicherstoff–Zusammensetzung
  - Fette, Polysaccharide, Speicherproteine
  - bei allen Pflanzen gleich
  - aber: Verhältnis der Stoffe zueinander stark verschieden
  - Beispiele
    * überwiegend Polysaccharide
      · Gräser
      · im Endosperm ihrer Karyopsen
    * überwiegend Speicherproteine
      · Kotyledonen vieler Fabaceen
    * überwiegend Fette
      · Kotyledonen der Brassicaceen
- Mobilisierung der Samenspeicherstoffe
  - nach der Keimung
  - Bruchstücke werden in wachsende Organe des jungen Keimlings transportiert und verbraucht
  - sichert Überleben der Pflanze bis zum Aufbau des Photosyntheseapparates
    * ermöglicht erst autotrophe Ernährung

  → ökonomische Herstellung und Verwertung der Speicherstoffe entscheidende Voraussetzung für das Überleben des Keimlings im Dunkeln
    * aus evolutionärer Sicht starkem Selektionsdruck ausgesetzt

13.2.2 Metabolismus von Speicherfetten

-

13.2.3 Metabolismus von Speicherpolysacchariden

-

13.2.4 Metabolismus von Speicherproteinen

•

13.3 Mobilisierung von Reservefetten

Quelle: Lockau [163]

- Ablagerung der Reservefette in Oleosomen
- Oleosomen
  - insbesondere in fettreichen Samen
  - mit Glyoxysomen und Mitochondrien assoziiert
- Glyoxysomen
  - β–Oxidation
  - Glyoxylsäurezyklus
- Mitochondrien

  → Succinat → Citrat–Zyklus → Start Gluconeogenese

13.4 Besonderheiten der pflanzlichen Atmung

13.4.1 Besonderheiten der Atmungskette

Quelle: Lockau [163]

- 2 (oder 3?) zusätzliche Komponenten
  - tragen *nicht* zur Energiekonservierung bei
- alternative Oxidase
  - wird nicht durch CN^- gehemmt[4]
  - Hemmer: Salicylhydroxamsäure (SHAM)
- Oxidation von NAD(P)H
  - pflanzliche Mitochondrien: auch cytosolisches (Intermembranraum) NAD(P)H kann oxidiert werden
- Bedeutung der alternativen Elektronentransportkette

[4] die Cytochrom–Oxidase der mitochondrialen Atmungskette ist dagegen Cyanid–sensitiv

  - unklar
  - Vermutungen
    * Schutz vor Überreduktion
    * Streßantwort
  - Ausnahme: Thermogenese (s. u.)

13.4.2 Thermogenese

Quelle: Lockau [163]

- Bsp.: Spadix von *Araceae*
- Temperatur des Spadix bis zu 20K über der Umgebungstemperatur

  → Freisetzung riechender Amine

  → Anlocken von Insekten zur Bestäubung
- Atmungsanstieg
  - photoperiodisch gesteuert
- steuernde Substanz
  - *Calorigen*
  - wahrscheinlich Salicylsäure

13.5 Wechselbeziehungen von Photosynthese und Atmung

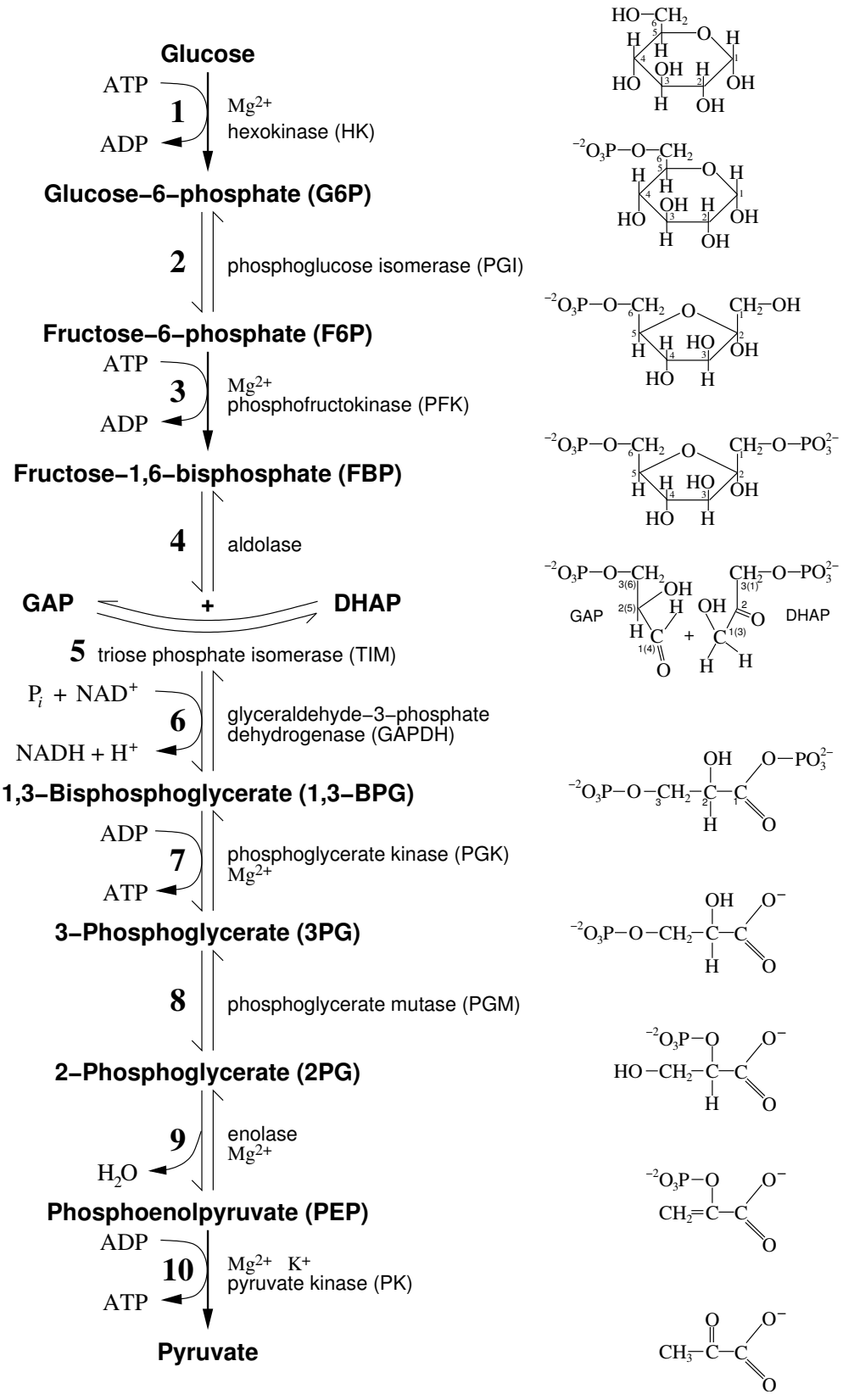


Abb. 13.1: Schema der Glykolyse. Glycolysis may be considered to occur in two stages. Stage I (Reactions 1–5): Glucose is phosphorylated and cleaved to form two molecules of the triose glyceraldehyde–3–phosphate. This requires the expenditure of two ATPs in an "energy investment" (Reactions 1 and 3). Stage II (Reactions 6–10): The two molecules of glyceraldehyde–3–phosphate are converted to pyruvate with the concomitant generation of four ATPs (Reactions 7–10). Verändert aus Voet und Voet [283]

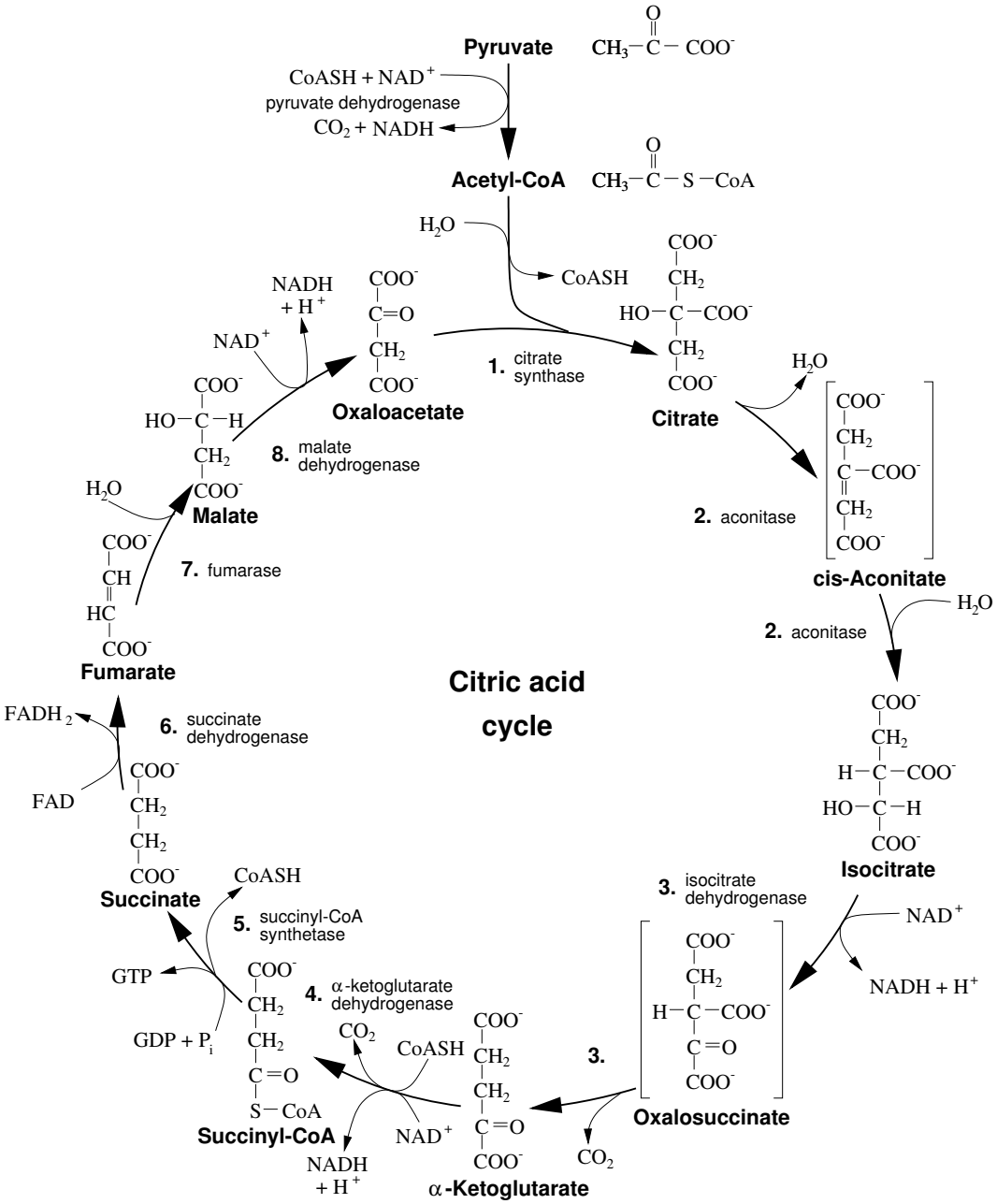


Abb. 13.2: Schema des Citrat–Cyclus. The pyruvate → acetyl–CoA reaction (top) supplies the cycle's substrate via carbohydrate metabolism but is not considered to be part of the cycle. Thre bracketed compounts are enzyme–bound intermediates. Verändert aus Voet und Voet [283]

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel13.html

Fragen

1. Wodurch unterscheiden sich die Atmungsketten tierischer und pflanzlicher Mitochondrien?

2. Wie stellt man sich den Ablauf der ATP–Synthese an der ATP–Synthase vom F_1–F_0–Typ vor?

3. Definieren Sie den respiratorischen Quotienten (RQ). Welchen Zahlenwert hat er in etwa bei der Oxidation von Kohlenhydraten, von Fetten, von organischen Säuren wie Malat? Berechnen Sie (mit Rechengang) den RQ für die vollständige Oxidation von Stearinsäure (18:0).

4. Welche Gemeinsamkeiten haben photosynthetischer und respiratorischer Elektronentransport?

5. Wie können Fette in Kohlenhydrate umgewandelt werden?

Respiration and Lipid Metabolism

1. Is it correct that the main function of aerobic respiration is the production of ATP? Explain your answer. What are the respective contributions of glycolysis and oxidative phosphorylation to the cellular ATP pool?

2. Contrast the flow of oxygen and CO2 in photosynthesis and respiration. How does chemiosmosis works in the two processes?

3. Describe the different steps whereby a molecule of sucrose is oxidized to CO2 in glycolysis, the pentose phosphate pathway and the citric acid cycle. Indicate which are the steps in which CO2 is released, and in which steps energy is conserved.

4. What are the metabolic advantages and disadvantages of anaerobic fermentation?

5. Which enzyme is responsible for cyanide-resistance respiration in plants? What are the energetic consequences of cyanide-resistance respiration?

6. What is the general chemical structure of triacylglycerols? Where are triacylglycerols stored? What determines whether triacylglycerols are oils or fats?

7. How do mitochondria exchange metabolites with the rest of the cell? In which cases does the exchange cost energy, and where is this energy derived from?

8. What is cytoplasmic male sterility? Why is it of economic importance?

9. Justify the following statement: The plant citric acid cycle function is more flexible than the mammalian citric acid cycle.

10. Why is the malic enzyme necessary for mitochondrial oxidation of stored malate? Why can't malate enter the citric acid cycle via the malate dehydrogenase reaction?

11. In a hypothetical case in which there is no PEP carboxylase activity in a cell, what would happen to the citric acid cycle function if 2-oxoglutarate is taken out of the cycle for biosynthetic purposes?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Nah– und Ferntransport

14

14.1 Physikalische Grundlagen und Energetik des Wassertransportes

14.2 Regulation und Energetik der Transpiration

14.3 Transport von Wasser und Ionen im Boden

14.4 Apoplastischer und symplastischer Transport in Wurzel und Blatt

14.5 Mechanismen des Xylemtransportes

14.6 Physikalische und biochemische Grundlagen des Phloemtransportes

14.7 Zum Mechanismus des Siebröhrentransportes

14.8 Regulation der Assimilatverteilung in der Pflanze

14.9 Zusammenhang zwischen Xylem– und Phloemtransport (Nährstoffzirkulation)

Dieses Kapitel ist noch mehr oder weniger die entsprechende Aufzeichnung/Ausarbeitung aus der Pflanzenphysiologie–Vorlesung bei Prof. Buckhout.

Quellen sind insbesondere [246] und [264], eine Überarbeitung steht noch aus.

Gerade wird die Einteilung nach der PFLPH–HVL vorgenommen...

Mini–Glossar

Apoplast ...

Symplast ...

turgeszent ...

Plasmolyse ...

Grenzplasmolyse ...

Transpiration Abgabe von Wasser durch die Pflanze als Wasserdampf

Adhäsion *Benetzbarkeit*; Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte).[107]

Kohäsion Aneinanderhaften der Dipole des Wassers[107]

.

...

- Pflanzenzellen bestehen zu 90–92% aus Wasser
  - Funktionen des Wassers
    1. Stoffwechsel
    2. Stabilität ($\rightarrow$ Welken bei Trockenheit)
    3. Bewegung

14.1 Physikalische Grundlagen und Energetik des Wassertransportes durch Biomembranen und Pflanzengewebe

14.1.1 Wasserpotential

$$\mu_{H_2O} = \mu^{\circ}_{H_2O} + \mathrm{R}T \ln N_{H_2O} + \bar{V}_{H_2O} P + \vec{g} h m_{H_2O}$$

$$N_{H_2O} = \frac{n_{H_2O}}{n_{H_2O} + \sum_i n_i}$$

$$1 = N_{H_2O} + \sum_i n_i$$

VAN'T HOFF

$$\pi = \Delta P \cong \mathrm{R}T \sum_i c_i$$

$$\frac{\mu_{H_2O} - \mu^{\circ}_{H_2O}}{\bar{V}_{H_2O}} = \Psi_{H_2O} = \frac{\mathrm{R}T \ln N_{H_2O}}{\bar{V}_{H_2O}} P + \vec{g} h \rho_{H_2O}$$

$$\Psi_{H_2O} = -\pi + P + \vec{g} h \rho_{H_2O}$$

$$[\Psi_{H_2O}] = \mathrm{Pa}$$

- Strömungsrichtung wird vom Potential bestimmt

- Nullpunkt von Ψ_{H_2O}
  - per Definitionem Standardzustand

14.1.2 Zelle und Osmose

1. $\pi_V > \pi_A$
   - $\Delta P^{V-A} > 0$
   - turgeszente Zelle
   - Plasmalemma fest gegen Zellwand gedrückt
2. $\pi_V = \pi_A$
   - $\Delta P^{V-A} = 0$
   - Grenzplasmolyse
3. $\pi_V < \pi_A$
   - $\Delta P^{V-A} \stackrel{?}{=} 0$
   - Plasmolyse

14.2 Regulation und Energetik der Transpiration

14.3 Transport von Wasser und Ionen im Boden

14.4 Apoplastischer und symplastischer Transport in Wurzel und Blatt

- prinzipiell zwei Wege
  (a) apoplastisch
  (b) symplastisch

14.5 Mechanismen des Xylemtransportes

14.5.1 Mechanismen

Wurzeldruck

- Druck

  - $0.2 - 0.3$ MPa (Tomate: 0.6 MPa)

- maximal erreichbare Höhe der Wassersäule
  - ca. 1 m

  → für Bäume nicht ausreichend

Kapillarwirkung

- Xylem–Durchmesser
  - $50 - 200$ μm
- maximal erreichbare Höhe der Wassersäule
  - wahrscheinlich 0.75 m

Transpirationsstrom

Transpiration Abgabe von Wasser durch die Pflanze als Wasserdampf

- zwei Formen der Transpiration

  (a) kutikuläre Transpiration
  - Wasserverluste durch die Kutikula
  - sehr gering
    * normal: 0.5%[1]
    * Kakteen: 0.05%

  (b) stomatäre Transpiration
  - durch die Spaltöffnungen (Stomata)

14.5.2 Böhm–Kohäsionstheorie

Literatur

Sitte et al. **(1998)** S. 313,315
Czihak et al. **(1996)** S. 614ff.
Schopfer und Brennicke **(1999)** S. 518ff.

Solange die Transpiration funtioniert, führen die Kapillarität der Leitbahnen und die Kohäsions– und Adhäsionsfähigkeit der Wassermoleküle aus rein physikalischen Gründen zu einem Wasserstrom aus dem Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre.

[1] bezogen auf die Gesamt–Transpirationsrate

- physikalische Grundlage (Buckhout)
  - Dipolcharakter des H_2O–Moleküls

  Adhäsion *Benetzbarkeit*; Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte).[107]

  Kohäsion Aneinanderhaften der Dipole des Wassers[107]

- Diffusion
  - $50\ \mu\text{m} \approx 2\ \text{s}$
  - $1\ \text{m} > 25\ \text{a}$

- Kapillarwirkung
  - maximal erreichbare Höhe in Abhängigkeit vom Kapillardurchmesser
    - ø $1\ \mu$m
      - $1.5\ \text{m}$
    - ø $100\ \mu$m
      - $0.75\ \text{m}$
  - Xylemdurchmesser
    - $25 - 75\ \mu\text{m}$

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} \propto \frac{\Delta P}{l}$$
$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = \frac{\pi r^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{l}$$

  - Flußgeschwindigkeit
    - Nadelhölzer
      - $0.7 - 1.5\ \text{mm} \cdot \text{s}^{-1}$
    - Lianen
      - bis 10fach schneller
  - max. ΔP für Wassersäule
    - -3.5 MPa

      $\rightarrow$ bei höherem ΔP reißt die Wassersäule
    - Xylem
      - $r \cong 25 - 75\ \mu\text{m}$
      - $\Delta P \cong 0.02\ \text{MPa} \cdot \text{m}^{-1}$

· maximale Höhe (x)

$$\Delta P = 3.5 \text{ MPa} = (0.02 \text{ MPa} + 0.01 \text{ MPa})\text{x}$$
$$x \approx 120 \text{ m}$$

  - maximale Höhe bekannter Bäume
    * ca. 120 m
    * Bsp.: Mammutbäume (*Sequoiadendron*) in Californien
    → indirekter Beweis für die BÖHM–Kohäsionstheorie

- Implikation der BÖHM–Kohäsionstheorie (Schopfer und Brennicke)
  - erheblicher negativer Druck in den Wasserleitenden Gefäßen eines Baumes
    * schwer experimentell zu überprüfen
    * widersprüchliche Resultate führten zu Zweifeln an der Theorie
    * aber:
      · viele positive Belege

- Stellung der Theorie
  - immer noch heiß umstritten (Buckhout)
  - derzeit keine plausible Alternative zu dieser Theorie (Schopfer und Brennicke)

BOX 14.1: *The Cohesion-Tension Theory at Work*

Pierre Cruiziat, PIAF-INRA-UBP, France, and
Hanno Richter, University of Agricultural Sciences, Vienna

The CTT theory can be summarized in the following eight statements:

1. Water within the whole plant forms a continuous network of liquid columns from the absorbing surfaces of roots to the evaporating surfaces, mainly but not exclusively, within the leaves. Water columns within the conducting elements (vessels and tracheids) extend over 99% of the whole water pathway (vascular pathway) in a plant. The remaining 1

2. This vascular pathway has hydraulic continuity from the root-to-soil interface to the different parts and organs of the plant (see textbook Figures 4.1 and 4.16). The primary function of this hydraulic continuity is to transfer instantaneously (sound speed), the variations of tensions or pressure throughout the plant. Hydraulic continuity is highly dependent on the tensile strength of water (see below).

3. The driving force for water movement in the system is generated by surface tension at the evaporating sur-

faces. The evaporating surface is at the wall of the leaf cells where evaporation takes place. In contrast to a large flat surface of evaporating water, these surfaces are a porous medium. Consequently, evaporation generates a curvature in the water menisci within the pores of the cell wall lined by cellulose microfibrils (see textbook Figure 4.9).

4. The radius of curvature of these menisci is sufficiently small as to be able to support water columns as long as one hundred meters, (approximate size of the highest existing trees). By applying the empirical Jurin law, we find that a radius of 0.12μm supports a column of 120 meters (Zimmermann, 1983).

5. Because of surface tension, and the small radius of curvature of the menisci at the evaporative surfaces, evaporation lowers the water potential of the adjacent regions including the xylem elements. This change is instantaneously transmitted throughout the whole plant.

6. In this way, evaporation establishes gradients of pressure or tension along the pathway in transpiring plants. This causes an inflow of water from the soil to the transpiring surfaces.

   The validity of the CTT does not depend on a specific range of xylem tensions, but it nevertheless predicts that "high tensions" could exist in plants. Typical values can be as low as -3 MPa in crop plants, -4 MPa in trees, and -10 MPa in desert species.

   It is noteworthy that the well established, linear relation between leaf water potential and transpiration is not predicted by the CTT. Rather, it is a consequence of the fact that in well-watered plants, the water flow through the plant closely approximates the relation: absorption = transpiration (in the absence of significant growth in volume) and the hydraulic resistances remain constant. Water flow through the plant can then be described as an electric current through a circuit of resistances in series:

   Flow = Difference of water potential / resistances

   This is the well-known Van den Honert approach to the Ohm's law analogue of sap flow in the soil-plant- atmosphere continuum. The application of the Ohm's law to sap flow encompasses many phenomena (heat transfer, water transfer in soil, Darcy law, first diffusion law, etc.) and, it is therefore independent of the underlying physical mechanisms and the nature of moving fluid. For example, the electrical approach does not address whether sap is under tension or pressure. For this reason, the description of sap flow by Ohm's is rather phenomenological. In contrast, the CTT explains specific physical of the water transport in plants.

7. Due to the fact that transpiration ppullsthe sap from the soil to the leaves, water in the xylem is in a metastable state of tension. In this state, the water column is susceptible to cavitation, (i.e., to the appearance of a vapor phase within the liquid phase). Whenever transpiration stops because of the absence of a humidity gradient between the leaf and atmosphere (as in the case when it rains period or in a night with high relative humidity), water will keep moving from the soil to the leaves until the difference of water potential across the water column disappears. The water potential value at this equilibrium is called predawn water potential. Under these conditions there is no more water potential difference between the soil

surrounding the roots and the leaves; however if the predawn water potential is different from zero (i.e.: -0.1MPa) the sap will remain under tension. In contrast, if stem pressure (in winter) or root pressure (in spring) exists, water is pushed from the roots to the leaves. Water potential will be positive and sap under pressure.

8. As long as transpiration occurs, the xylem sap is under tension and cavitation could take place. As discussed below, the risk of cavitation has been the most controversial aspect of the CTT. However, both cohesion between water molecules, which gives water its tensile strength, and adhesion of water molecules to xylem walls (see chapter 3 in the textbook), prevent cavitation, to a certain extent. During dry conditions in summer and frost-thaw cycles in winter, air bubbles can enter the xylem and reduce the hydraulic conductivity of the conducting elements. The entry of air into the xylem under dry conditions has been explained by the air-seeding hypothesis. This hypothesis states that xylem cavitation starts when air is pulled through the pit membrane pores (see textbook figure 4.6). This occurs when the air pressure Pa, (usually near zero), minus the xylem pressure Px (negative under these conditions), across the air-water meniscus at the pore creates a pressure difference sufficient to displace the meniscus. The first phase of this event, the cavitation proper, is an extremely rapid invasion of the conducting element mainly by water vapor. A slower entrance of air, which corresponds to embolism follows cavitation. Special features of the conducting system design (interconnected conduits much shorter than the tree and pit membrane) and stomatal regulation limit the spread of air.

Literatur

Améglio, T., Cruiziat, P., and Bodet, C. (1994) A pressure chamber to reduce and control embolism in situ: consequence on the sap flow. Plant Sciences, Saint Malo (FR) Meeting of the SFPV, 1994/10/12-14. University of Rennes I, p. 281.

Canny, M. J. (1998) Applications of the compensating pressure theory of water transport. Am. J. Bot. 84: 1223-1230.

Canny, M. J., Huang, G. C., and McCully, M. (2001) The cohesion theory debate continues. Trends in Plant Science 6: 454-455.

Comstock, J. P. (1999) Why Canny's theory doesn't hold water. Am. J. Bot. 86: 1077-1081.

Cruiziat, P., Cochard, H., and Améglio, T. (2002) Hydraulic architecture of trees: Main concepts and results. Ann. For. Sci. In press.

Richter, H. (2001) The cohesion theory debate continues: The pitfalls of cryobiology. Trends in Plant Science 6: 456–457.

Steudle, E. (2001) The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 52: 847–75.

Tyree, M. T. (1997) The cohesion-tension theory of sap ascent: Current controversies. J. Exp. Bot. 48: 1753–1765.

Tyree, M. T. (1999) The forgotten component of plant water potential: A reply—Tissue pressures are not additive in the way M. J. Canny suggests. Plant Biology 1: 598-601.

Tyree, M. T., and Zimmermann, M. H. (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap, 2nd ed. Springer, Berlin.

Tyree, M. T., Cochard, H., and Cruiziat, P. (2002) The water-filled versus air-filled status of vessels cut open in air:

The SScholander assumptionrevisited. Plant Cell and Environment In press.

Quelle: `http://www.plantphys.net/printer.php?ch=4&id=99`[49]

CONCEPT CHECK **14.5**

✓ Solange die Transpiration funtioniert, führen die Kapillarität der Leitbahnen und die Kohäsions– und Adhäsionsfähigkeit der Wassermoleküle aus rein physikalischen Gründen zu einem Wasserstrom aus dem Boden durch die Pflanze in die Atmosphäre.

14.6 Physikalische und biochemische Grundlagen des Phloemtransportes

Literatur

Schopfer und Brennicke Kap 27, S. 527ff.

- Richtung des Phloemtransportes
  - nicht immer konstant
  - durch die jeweilige Bedarfssituation festgelegt
  - Regelfall

    Orte der Produktion (*source*) $\longrightarrow$ Orte des Verbrauchs (*sink*)
- Geschwindigkeit
  - $0.2 - 1\ \mathrm{m} \cdot \mathrm{h}^{-1}$
    - maximal $2\ \mathrm{m} \cdot \mathrm{h}^{-1}$

  $\rightarrow$ Diffusion entfällt als Motor des Transportes
    - maximal $0.001\ \mathrm{m} \cdot \mathrm{h}^{-1}$
- Saccharosefluß in einem Blattstiel
  - Größenordnung $2.5\ \mu\mathrm{mol} \cdot \mathrm{cm}^{-2} \cdot \mathrm{s}^{-1}$

Bedeutung des Langstreckentransports organischer Moleküle in der Pflanze

- Massentransport organischer Substanz über weite Strecken ist evident

  - Bsp.: spezifischer Massentransport in eine einzelne Kartoffelknolle
    * Dixon und Ball (1922)
      4.5 g Trockenmasse $\cdot$ h^{-1} $\cdot$ cm^{-2} Phloemquerschnitt
    * entspricht dem Strom einer 10%igen Saccharoselösung in der Größenordnung von 40 cm $\cdot$ h^{-1} durch denselben Querschnitt

14.6.1 Leitbahnen

- Strukturen zum Ferntransport organischer Moleküle
  - Angiospermen[2]
    * Siebröhren
  - Gymnospermen[3]
    * Siebzellenstränge
  - Braunalgensporophyten
    * Siebschläuche

Die Siebröhren der Angiospermen

- Lokalisation
  a. Phloem der Leitbündel
  b. Bast (sekundäre Rinde)
     - bei Pflanzen mit sekundärem Dickenwachstum
- Bast
  - hauchdünne Zone
    * "Safthaut"
  - meist < 0.5 mm dick
- Siebröhren
  - bilden verzweigtes, kommunizierendes System
  - durchziehen die ganze Pflanze
  - Darstellung
    * normalerweise nur die Internodienabschnitte

[2] *Angiospermae*, *Angiospermophytina*, *Magnoliophytina*; dt. "Bedecktsamer", Pflanzen, deren Samen von Fruchtknotengewebe bedeckt ist. Sie stellen über die Hälfte aller bekannten Pflanzenarten. [141]

[3] *Gymnospermae*; dt. "Nacktsamer", den Angiospermen gegenübergestellt. Werden in neueren Systemen in die beiden Gruppen *Coniferophytina* und *Cycadophytina* unterteilt. Gemeinsames Merkmal: frei liegende Samenanlage. [141]

        * in den Knoten wesentlich kompliziertere Anatomie
    - Phloemanastomosen[4]
        * Verbindungen zwischen einzelnen Phloemsträngen
        * auch im Internodienbereich
        * sorgen für azimutale Verteilung von Transportmolekülen in der Sproßachse

- Anatomie
    - Siebröhren bestehen aus Siebröhrengliedern (Siebelementen)
    - Siebröhrenglieder untereinander verbunden
        * über Siebporen
    - Siebporen
        * ontogenetisch auf Plasmodesmen bzw. Plasmodesmenaggregate zurückzuführen
    - Siebröhrenglieder
        * im funktionsfähigen Zustand lebende Zellen
        * turgeszent[5]
            · Turgordrücke meist bei 2, im Extrem bis 6 MPa
        * plasmolysierbar
          → von semipermeabler Membran umhüllt

- Ausdifferenzierung der Siebröhrenglieder
    - mit charakteristischen, irreversiblen Veränderungen verbunden
        * *selektive Autolyse*
        * mit Verlust an genetischer Omnipotenz verbunden
    - Prozesse
        1. Zerfall des Zellkerns
        2. Verschwinden von Dictyosomen, Microtubuli und Mikrofilamenten
        3. Umstrukturierung des ER
            * bevorzugt in Längsrichtung im Protoplasten
        4. Umstrukturierung oder Verlust von Mitochondrien und Plastiden
        5. Bildung des P–Proteins
            * *Phloem–Protein* [252]
            * bislang nur von Siebröhren angiospermer Pflanzen bekannt
        6. Herausbildung der Siebporen

[4] gr. *αναστόμωσις*, Einmündung, Öffnung [110]

[5] lat. *turgēscere*, anschwellen; mit Flüssigkeit prall gefüllt und dadurch "gespannt"[107]

        * aus Plasmodesmen der primären Tüpfelfelder
        * organisieren sich in Siebplatten und Siebfeldern
      7. partielle Auflösung des Tonoplasten
        * auf jeden Fall Verlust der Querwände
        * Folge: keine klare Grenze zwischen Vacuole und Plasma
          → "*Lumen*" statt "Vacuole"
  - Ergebnis
    * Zelle mit einem dünnen Plasmabelag
      · haftet der Zellwand fest an
      · schließt wenige Mitochondrien, Plastiden und lokale ER-Komplexe ein

- Geleitzellen
  - gehören zu jedem Siebröhrenglied
    * pro Siebröhrenglied ein bis mehrere Geleitzellen
  - Entstehung
    * typischer Fall
      · aus gemeinsamer Mutterzelle mit den Siebröhrengliedern
      · durch inäquale Zellteilung
  - enge Verbindung mit Siebröhrengliedern
    * durch viele verzweigte Plasmodesmen

- Siebröhren–Geleitzellen–Komplex
  - funktionelle Einheit aus Siebröhren und Geleitzellen
  - Siebröhren
    * eigentliche Transportleistung
  - Geleitzellen
    * für die Funktion der Siebröhrenglieder unentbehrlich
      · strukturell aus enger symplastischer Verbindung der beiden erkennbar
    * Struktur der Geleitzellen deutet auf ihre hohe Aktivität hin
      1. großer, stark färbbarer Zellkern
        · mit hohem Endopolyploidiegehalt
      2. dichtes Plasma
        · enthält viele Ribosomen und Mitochondrien[6]
  - Beispiel für enge Kooperation zwischen Siebröhren und Geleitzellen
    * Arbeitsteilung bei der Genexpression

[6] Mitochondriendichte etwa um den Faktor 10 höher als in meristematischen Zellen

        - nachgewiesen bei der Kartoffel für die Expression eines Saccharose/H^+–Cotransporters
        - katalysiert Aufnahme von Saccharose in die Siebröhren
      - Ablauf der Expression
        1. Transkription des Gens in den Geleitzellen
        2. Transport der mRNA in die Siebröhrenelemente
           - durch besonders weitlumige Plasmodesmen[7]
        3. Translation in den Siebröhrenelementen
      - eines der wenigen belegten Beispiele für eine interzelluläre Trennung zwischen Informationsspeicherung/Transkription und Translation der Proteinsynthese

- Anatomie/Histologie in den Leitbündeln der Blätter
  - Siebröhren–Geleitzellen–Komplexe meist von Phloemparenchymzellen umgeben
  - oft durch Bündelscheide gegen Mesophyllzellen abgegrenzt

- Lebensdauer der Siebröhren
  - auch bei Holzpflanzen meist nur eine Vegetationsperiode
  - Alterungsprozeß
    - Siebporen werden verengt und schließlich geschlossen
      - durch Anlagerung von Callose[8]
    - Siebröhre geht zugrunde
    - wird in der Regel zerdrückt

- P–Protein
  - Phloem–Protein
  - Funktion unklar
  - vermutlich spezifisches Strukturprotein
    - wird bei Bedarfsfall rasch in die Siebporen gezogen
      - Bsp.: verletzungsbedingte Druckdifferenzen
    - verschließt die Siebporen vorübergehend
  - [252]
    - stammt aus cytoplasmatischen Vesikeln
    - in der unverletzten Siebröhre gleichmäßig verteilt
    - plötzliche Verlagerung des Siebröhreninhaltes nach Verletzung
      - Filamente werden an den Siebplatten ausgefiltert
      - bewirken den Verschluß der Siebplatten

[7] Ausschlußgrenze: 10–40 kDa

[8] β–1,3–Glucan

14.6.2 Transportmoleküle

14.7 Zum Mechanismus des Siebröhrentransportes

14.7.1 source — Beladung

- *sources*
  - Orte der Nettoproduktion bzw. Mobilisierung organischer Moleküle
  - Orte der Beladung der Siebröhren
- hohe Stoffflüsse durch die Plasmamembran der Siebröhren
  - Bsp.: Saccharose–Fluß

    bis zu $10^{-4}\ \mathrm{mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}}$
  - Ionenflüsse (zum Vergleich)

    um $10^{-9}\ \mathrm{mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}}$
- exportierendes Blatt
  - osmotisches Potential in den Siebröhren in der Regel viel höher als im Mesophyll
  - starke Saccharose–Anreicherung im Phloem gegenüber dem Mesophyll
    - unter optimalen Bedingungen von $0.02-0.2$ auf $0.5-1.5\ \mathrm{mol \cdot l^{-1}}$

→ Massentransport von Zucker zwischen den beiden Geweben

- zwei Konzepte
  1. symplastische Phloembeladung
  2. apoplastische Phloembeladung

symplastische Phloembeladung

•

apoplastische Phloembeladung

•

Zusammenfassung

- symplastische und apoplastische Phloembeladung schließen sich nicht gegenseitig aus
  - Grenzfälle eines breiten Spektrums an Mischformen
- Grobklassifizierung[9]
  1. Pflanzen mit hoher Plasmodesmendichte um den Siebröhren–Geleitzellen–Komplex
     - Geleitzellen
       - plasmareiche "Intermediärzellen"
       - mit umfangreichen ER–Cisternen
     - Phloemsaft
       - enthält neben Saccharose auch Oligosaccharide der Raffinosefamilie
     - Phloembeladung
       - durch PCMBS[10] nicht gehemmt
       - → offenbar rein symplastisch
     - etwa 70% der bisher untersuchten Arten
       - z. B. die meisten Holzpflanzen
  2. Pflanzen mit wenigen oder keinen Plasmodesmen um den Siebröhren–Geleitzellen–Komplex
     - Geleitzellen
       - "Transferzellen"
       - mit zahlreichen Zellwandeinbuchtungen
     - Phloemsaft
       - keine Oligosaccharide
     - Phloembeladung
       - durch PCMBS gehemmt
       - → schließt Transmembrantransport (*apoplastische Beladung*) ein
     - Vertreter
       - v. a. Familien mit krautigen Pflanzen
         - *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Solanaceae*
  3. Mischtypen
     - gleichzeitig beide Formen der Phloembeladung möglich

[9] durch vergleichende Studien an beladungsaktiven kleinen Blattadern verschiedener Pflanzenfamilien

[10] PCMBS = Parachlormercuribenzosulfonsäure, Sulfhydryl–Blocker, Hemmstoff der aktiven Saccharoseaufnahme an der Plasmamembran

(a) in verschiedenen Zonen eines Leitbündels
(b) in verschiedenen Bereichen eines Blattes

- ökophysiologische Präferenzen
  - symplastische Beladung
    - bei Pflanzen (Bäumen) der tropischen Regenwälder vorherrschend
  - apoplastische Beladung
    - v. a. bei Pflanzen der gemäßigten Klimazone
  - vermuteter Zusammenhang
    - symplastischer Transport bei Temperaturen $< 10°C$ stark gehemmt
- evolutive Mutmaßung (betreffs Evolution der Landpflanzen)
  - zunächst symplastische Beladung entwickelt
  - später durch effektivere apoplastische Beladung ergänzt oder ersetzt
  - Selektionsfaktor
    - Kältestreß

14.7.2 sink — Entladung

- *sinks*
  - Orte des Verbrauchs
  - Orte der Entladung der Siebröhren
- Phloementladung
  - im Prinzip passiv möglich
    - Saccharose–Konzentration in den Siebröhren meist sehr viel höher als im umgebenden Apoplasten
  - Wege
    - durch Plasmodesmen
    - über katalysierten Membrantransport unter Einschluß des Apoplasten
  - wahrscheinlich auch hier kein einheitlicher Transportweg
- Übersicht über hypothetische Mechanismen der Entladung
  1. symplastischer Entladungsprozeß
     - Bsp.: reifende Tomatenfrüchte, junge Blätter und Wurzeln
  2. apoplastische Entladung

(a) Versorgung der Embryonen
  - Embryo besitzt keinerlei symplastische Verbindungen zur mütterlichen Pflanze
  - vermutlich Saccharosetransporter
    * transportiert Saccharose aus dem mütterlichen Gewebe bzw. Endosperm in den Apoplasten
  - Aufnahme in den Embryo
    * durch Co–Transport mit H^+

(b) Hexosetransporter
  - entladene Saccharose wird im Apoplasten in Glucose und Fructose gespalten
    * durch zellwandgebundene Invertase
    → verhindert Rückladung in die Siebröhren

14.7.3 Die Druckstromhypothese

- Münch (1930)
- Antrieb
  - Differenz im osmotischen Potential an den Enden des Translocatorsystems
    * führt zu Wassereinstrom
    → Druckgradient
  - Druckgradient treibt Poiseuille–Fluß (I_v) in den Siebröhren

Hagen–Poiseuille–Gesetz

$$I_v = \frac{dV}{dt} = -\frac{\pi r^4}{8\eta}\frac{dP}{dt}$$

I_v = Volumenstrom
η = Viskosität des Wassers
r = Radius der Kapillare
$-\frac{dP}{dl}$ = Druckgefälle entlang der Kapillare

- Wassereinstrom an Orten hohen entspricht Wasserausstrom an Orten niederen osmotischen Potentials
  - Wasserstrom im Xylem meist entgegengerichtet
    → Wasserkreislauf in den Leitbahnen
- impliziert Massenströmung von Wasser und Gelöstem
- erscheint plausibel

Probleme der Theorie

- zentrale Frage

  Reicht der hydrostatische Druckgradient zwischen *source* und *sink*, um den Widerstand der Siebröhren gegen eine Massenströmung zu überwinden?

  * Druckgradient: einige Zehntel MPa
  * Massenströmung: Saccharosefluß etwa $10^{-2}\ \mathrm{mol} \cdot \mathrm{m}^{-2} \cdot \mathrm{s}^{-1}$

- kritischer Punkt

  – ob und wieweit Siebporen "wegsam"

  a. Voraussetzung der Druckstromhypothese
     – Siebporen praktisch offen
     – Leitfähigkeit jeder Siebplatte und der gesamten Siebröhre nach dem HAGEN–POISEUILLE–Gesetz berechenbar

  b. Auffassung mancher Phloemforscher
     – Siebporen auch im Leben mit fibrillär strukturiertem Material erfüllt
       * mehr oder weniger stark

  → eleganter durch die *Volumenstromhypothese* erklärt

14.7.4 Die Volumenstromhypothese

- ESCHRICH (1972)
- Alternative zur Druckstromhypothese MÜNCHS
- Hauptaussagen

  – osmotische Prozesse entlang der gesamten Transportstrecke
  – Siebröhre kann prinzipiell an jeder beliebigen Stelle mit Saccharose be– oder entladen werden
  – keine longitudinale Massenströmung von Wasser

    → longitudinaler Druckgradient wird durch viele transversale osmotische Gradienten ersetzt
    * mit hohem Strömungswiderstand der Siebröhren eher verträglich

- Transportmechanismus

  1. Beladung mit Saccharose
     – prinzipiell an beliebiger Stelle

2. osmotischer Nachstrom von Wasser
   - bis zum Ausgleich der Wasserpotentialdifferenz zwischen Lumen[11] und Apoplast
3. lokale Volumenänderung der Binnenlösung
4. Bewegung der Zuckermoleküle

- kein longitudinaler Massentransport von Wasser
  - Wasser durch Diffusion jederzeit frei zwischen Apoplast und Lumen austauschbar
    * am *source* aufgenommene Wassermoleküle wandern nicht gemeinsam mit Zuckermolekülen durch die Siebröhre

Vergleich von Druckstrom– und Volumenstromhypothese

- schließen sich nicht gegenseitig aus
  - beide Extremfälle einer durch Wasserpotentialgradienten angetriebenen Lösungsströmung

    Wasserpotentialgradient

    $$\Delta\Psi = \Delta P - \Delta\pi$$

  - entweder Druckkomponente (ΔP) oder osmotische Komponente ($\Delta\pi$) als alleinige Triebkraft postuliert
- in vielen Fällen wahrscheinlich Kombination von Druckstrom und Volumenstrom

14.8 Regulation der Assimilatverteilung in der Pflanze

- bedarfsabhängige Regulation
  - Richtung und quantitative Aufteilung (*assimilate partitioning*) nicht konstant
  - beteiligte Regelsysteme während des Lebenscyclus hochgradig flexibel
- Regulation der *source–sink*–Umstellung auf molekularer Ebene

[11] mit "Lumen" wird das durch partielle Auflösung des Tonoplasten aus Vakuole und Plasma entstehende gemeinsame Volumen der Siebröhrenglieder bezeichnet

  - außerordentlich kompliziert
    * bisher nur bruchstückhaft bekannt
    * hochkomplexes System vernetzter metabolischer Rückkoppelungsprozesse
      · bindet Mechanismen der Produktion, des Transportes und der Weiterverarbeitung organischer Moleküle in das Entwicklungsgeschehen ein
  - zuckerregulierte Genexpression
    * spielt vermutlich wichtige Rolle
    * Beispiele
      · vermehrte Bildung vieler Photosyntheseenzyme bei verringerter Zuckerkonzentration im Blatt
      · Repression der Photosyntheseenzyme und Steigerung der an der Bildung von Speicherstoffen beteiligten Enzyme bei hoher Zuckerkonzentration

- Verteilung der im Siebröhrensaft gelösten Substanzen
  - für die einzelnen Stoffe im *selben* Siebröhrensaft stark unterschiedlich
    → kein differentieller Transport
    * Lösung: differentielle Phloementladung
  - differentielle Phloementladung
    * nur dort aktiver *sink*, wo der jeweilige Stoff verbraucht wird

- gleichzeitiger bidirektioneller Stofftransport
  - innerhalb eines Leitbündels evident
  - in verschiedenen Abschnitten ein und derselben Siebröhre
    * keine einheitliche Auffassung
    * teilweise experimentell positive Befunde
      · bei künstlich hervorgerufenem starkem *sink* entlang einer Siebröhre gemäß der Druckstromhypothese erwartete Strömung des Phloemsaftes aus beiden Richtungen zum *sink* experimentell nachgewiesen

14.9 Zusammenhang zwischen Xylem– und Phloemtransport (Nährstoffzirkulation)

Wasserabgabe

- Guttation

  - Ursache
    * Wurzeldruck
  - Auftreten
    * bei sehr hoher Luftfeuchtigkeit
      → keine Transpiration möglich

Maximale Höhe von Bäumen

- 120 m

Guttation

- Ursache
  - Wurzeldruck
- Auftreten
  - bei sehr hoher Luftfeuchtigkeit
    → keine Transpiration möglich

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel14.html

Fragen

1.

Translocation in the Phloem

1. A sucrose molecule has been synthesized in the chloroplast stroma of a mesophyll cell. Describe the path that the sucrose molecule would follow if it is to become part of the sucrose pool in a developing seed.
2. Describe the anatomy of a sieve element.
3. What is a typical velocity of sap moving in the phloem? Can phloem sap move at that velocity by diffusion?
4. Describe the pressure-flow model of translocation in the phloem. Does water move down its water potential gradient in this model?
5. Explain the concepts of source and sink in phloem transport. Leaves are said to be sinks early in development and to become sources as they attain photosynthetic competence. What experiments would you design to study the leaf transition from sink to source?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Water and Plant Cells

1. What is the importance of the water potential concept in plant physiology? What are the components of water potential?
2. List three unique properties of water that make it such a good medium for cellular functioning, and explain how each property is useful to the plant.
3. What is turgor pressure? Can plant cells have negative turgor pressure values? Can you calculate the turgor pressure of a cell from water potential and osmotic potential values?
4. How does water move across a largely hydrophobic plasma membrane?
5. Define and give an example of osmosis in a plant cell. What is the driving force for osmosis?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Solute Transport

1. What is meant by the term "active transport"? What is the difference between "primary" and "secondary" active transport?

   2. What is the meaning of the Nernst equation? If the current carried by K^+ ions diffusing through a K^+ channel is plotted against the membrane potential, at what potential will the direction of current reverse?

   3. Both membrane channels and carriers show changes in protein conformation. What is the role of such conformation changes (a) in channels, and (b) in carriers?

   4. How can the operation of the plasma membrane H^+-ATPase affect (a)

the diffusion of K^+ through membrane channels, and (b) the accumulation of sugars from the apoplast into the cell?

5. Detection of external signals by plant cells often results in a transient rise in the concentration of Ca^{2+} ions in the cytoplasm. What transport processes can cause such an increase in cytoplasmic Ca^{2+}, and what transport processes can remove the excess Ca^{2+} and restore the level of Ca^{2+} to its resting state?

6. In the transport of an ion from the soil solution to the xylem, what is the minimum number of times it must cross a cell membrane? What transport mechanisms are likely to be involved at each membrane?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Water Balance of Plants

1. Describe the path followed by water from the soil, through the plant and into the atmosphere. Where in the path are the important resistances to water movement?

2. Describe the casparian strip and its function. What is the most important substance in the casparian strip, from the point of view of its function?

3. What is the driving force for the movement of water from the soil to the top of a tree and into the atmosphere?

4. Describe root pressure and indicate when it might occur.

5. How does air relative humidity affect the transpiration rate of a leaf? If the air surrounding a transpiring leaf gets warmer, how will such a change affect the transpiration rate of the leaf?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Mineralernährung 15

15.1 Nährstoffaufnahme

15.2 Kalium

15.3 Stickstoff

15.4 Phosphor

15.5 Schwefel

15.6 Eisen

15.7 Schwermetall–Toleranz

Dieses Kapitel basiert auf den Folien des Teils der Pflanzenphysiologie–Hauptvorlesung bei Prof. Buckhout.

Im Mittelpunkt stehen dabei gemeinsame Strukturen und Mechanismen der Mineralernährung auf molekularem Niveau trotz verschiedener Elemente.

Mini–Glossar

. ...

Literatur

Sitte et al. [252] S. 317ff.

15.1 Nährstoffaufnahme

15.1.1 Benötigte Nährelemente

-

- essentielle Mikroelemente [246]
  - die Pflanze kann ohne dieses Element ihren Lebenscyklus nicht vollständig durchführen, oder
  - das Element ist als unersetzbarer Bstandteil von Molekülen bekannt, die für den Stoffwechsel der normal sich entwickelnden Pflanze existenziell sind

15.1.2 Verfügbarkeit der Nährelemente

-

15.1.3 Aufnahme der Nährelemente

-

15.1.4 Transport der Mineralstoffe

-

15.1.5 Bedeutung der mineralischen Nährelemente für die Pflanze

-

15.1.6 Mineralsalze als Standortfaktoren

-

15.2 Kalium

- Toxische Effekte von K^+
  - Nach Düngung mit sehr hohen Konzentrationen von K^+ kann es zu Salzstress kommen.
    - Dieses Phänomen ist relativ selten in der Landwirtschaft zu beobachten.
  - Dennoch können hohe K^+–Konzentrationen einen sekundären Mangel an Mg oder Ca verursachen.
    - In Kartoffeln und Zuckerrüben: hohe K^+–Konzentration korrelieren mit einer Reduzierung an Stärke und/oder Zuckergehalt.
- Kalium wird passiv in die Wurzel aufgenommen
- Funktion von Makronährstoffen: K^+
  - Allgemeine Einleitung.
    - Die Aufnahme von K^+_{in} die Pflanze ist selektiv und gekoppelt an die Stoffwechselaktivität.
    - K^+ kommt in hohen Konzentration in allen Zellen (cytosolisch und vakuolär) vor, und mit dem korrespondierenden Anion trägt in erheblichem Maß zum osmotischen Potential der Zelle bei.
    - Es hat eine hohe Mobilität im Xylem und Phloem.
    - K^+ geht nur schwache ionische Verbindung ein und verdrängt nur bei hohen Konzentrationen die Bindung von divalenten Kationen (z. B. Mg^{2+}, Ca^{2+}).
  - Kompartmentierung.
    - Die Konzentration von K^+ im Cytosol und Chloroplasten liegt zwischen 100–200 mM. K^+ kann (Ausnahme bei Natrophilen) von Na^+ nicht ersetzt werden.
    - In der Vakuole liegt die Konzentration zwischen 10 100 mM aber kann ca. 500 mM in Schließzellen erreichen.
    - Die Funktionen von K^+ bei turgorgetriebener Bewegung (Schließzellen, Seismonastie) können von Na^+, Mg^{2+} oder Ca^{2+} bzw. organische Säuren oder Zuckermolekülen ersetzt werden.
- Funktion von K^+ bei der Enzymaktivierung

  - Die Aktivität von zahlreichen Enzymen ist von der K^+–Konzentration abhängig bzw. wird von K^+ stimuliert.
    * Beispiele dafür sind Stärkesynthase (s. o.), Pyruvatkinase und ATP–abhängige Phosphofructokinase.
    * Die Aktivitätsstimulierung ist auf eine Steigerung der Vmax zurückzuführen. Seltener wird die Km auch geändert.

- K^+–Stimulierbare ATPase an der Plasmamembran
  - K + stimuliert auch die Aktivität der PM–H+ –ATPase.
    * Ursprünglich wurde diese Stimulierung als Hinweis für einen gekoppelten Transport von K^+ und H+ interpretiert (Analog zur K^+–Na^+–ATPase in Säugetieren).
    * Es ist jetzt aber bekannt, dass die Aktivitätssteigerung auf eine Stimulierung der Katalyse zurückzuführen ist und nicht auf Transport von K^+.

15.2.1 Kalium–Mangel

- Einfluss von K^+–Mangel auf den Transport von Photoassimilaten
  - K^+-Mangel verursacht deutliche Änderungen im Stoffwechsel.
    * Akkumulation von löslichen Kohlenhydraten.
    * Abnahme im Stärkegehalt.
    * Akkumulation von löslichen Stickstoffmolekülen.

- Pflanzen unter K^+–Mangel sind gegenüber Pathogenbefall anfällig
  - K^+–defiziente Pflanzen sind anfälliger gegenüber eine Vielzahl an Krankenerreger als vollernährte Pflanzen.
    * Die Empfindlichkeit nimmt mit der Zurückgabe von K^+ ab.
    * Da in Mangelpflanzen die Synthese von Makromolekülen gehemmt ist, sammeln sich lösliche Moleküle im Cytosol an.
      · Die Krankheit entsteht wegen ausgesetzten Abwehrreaktionen und
      · Wegen der Akkumulation von leicht verstoffwechselbaren Molekülen.

15.2.2 K^+/Na^+–Wechselwirkung

- Wechselwirkung zwischen K^+ und Na^+
  - Die Mehrheit der Pflanzen benötigen Na^+ nicht. Dennoch ist Na^+ ein essentielles Nährelement in manchen C4–Pflanzen (am besten untersucht ist Atriplex vesicaria).

        * Na^+ scheint an der Aufnahme von Pyruvat in den Mesophyll–Chloroplasten (Na^+–Pyruvatsymport) zu wirken.
    - Natrophil vs. Natrophob
        * Natrophilspezies (Chenopodiaceen) zeigen einen stimulierten Wachstum im Gegenwart von Na^+. Die Ursache der Stimulierung wurde bislang nicht geklärt.
        * Natrophobspezies können Na^+ nicht tolerieren.
    - Toxizität tritt beim hohen Na^+/K^+–Verhältnis im Boden.
    - Na^+ wird wahrscheinlich mittels des hoch affinen K^+/H^+–Symporter in die Wurzel aufgenommen (s. u.).

15.2.3 K^+–Kanäle und K^+–Transport

- Kaliumtransport in der Pflanze
    - Transport von K^+ finden an mehreren Orten in der Pflanze statt:
        * K^+–Aufnahme aus dem Boden mittels Transporter an der rhizodermalen Plasmamembran,
        * Kaliumtransport von Xylemparenchymzellen in die Xylemzellen
        * Abgabe in Spross– und Blattzellen
        * Transport im Phloem zur Wurzel bzw. zum Sink–Gewebe zurück
- Kinetische Analyse der K^+–Aufnahme
    - Ein Vergleich der Aufnahmerate mit der Rb^+–Konzentration (K^+-Analog) zeigt eine komplexe Kinetik.
        * Bei der Interpretation der Daten sind 2 Erklärungen gültig:
            · Die komplexe Kinetik besteht aus multiplen Transportsystemen mit unterschiedlichen katalytischen Eigenschaften,
            · Es gibt nur ein Transportsystem, das diskrete Phasen bei unterschiedlichen Substratkonzentrationen aufweist.
- Bei physiologisch relevanter $[K^+]$ gibt es 2 Transportmechanismen.
    - K^+–Aufnahme in K^+–defizienten Wurzeln zeigt gesättigte Aufnahme bei $[K^+]$ im μM–Bereich.
        * Es handelt sich hier um eine hoch affine K^+–Aufnahme, die unter K^+–Mangel induziert wird.
    - Aufnahme bei K^+–suffizienten Wurzeln zeigt eine Sättigung nur bei $[K^+]$ im mM–Bereich.
        * Dieses Aufnahmesystem scheint konstitutiv exprämiert zu sein (aber s. u.).

- Allgemeine Information zu elektrophysiologischen Messungen
  - Whole–Cell–Messung
    - Die Spannung wird auf 120 mV, -140 mV, u.s.w geändert und der Strom gemessen.
    - 2 Arten von Strömen treten auf:
      - Einen schnellen Leckstrom und
      - Einen zeitabhängigen Strom, der erst nach Eröffnung eines Kanals erscheint.
    - Nach Rückkehr zur Ruhespannung (-60 mV) können die zeitabhängigen Ströme gemessen werden.
- Strom–Spannung–Messungen werden gewöhnlich als I/V–Kurven aufgetragen.
  - In diesem Beispiel handelt es sich um K^+–Kanäle, die bei Spannungen kleiner als ca. 60 mV geöffnet werden (sog. Spannungs–gated–Kanäle).
  - Der Leckstrom verhält sich +/- linear und ist auch bei geschlossenem Zustand vorhanden (d. h. der Kanal ist nicht am Leckstrom beteiligt).
- Eigenschaften vom K^+_{in}–Kanal
  - Der K^+_{in}–Kanal gehört der Shaker–Familie von Kanälen an, ist an der Plasmamembran lokalisiert und kommt weitverbreitet in Pflanzen vor.
  - K^+_{in} ist selektiv für K^+ und von Spannung reguliert (gated).
  - Die 4. Transmembrandomäne besitzt ein regelmäßiges Muster von positiv geladenen Aminosäuren (Arg, Lys). Diese Domäne ist der Spannungssensor.
  - K^+_{in} ist ein Homotetramer. Die P–Domäne sorgt für die Selektivität.
  - In Tieren besitzen Shaker–Kanäle eine β–Untereinheit, die an der Regulation des Kanals beteiligt ist. Diese Einheit ist in Pflanzen noch nicht eindeutig identifiziert.
  - K^+_{in} wird von einer Multigenfamilie kodiert. Mitglieder der Familie werden in unterschiedlichen Geweben exprimiert.
  - Knock–out–Mutanten zeigen deutlich reduzierte K^+–Aufnahme in Wurzeln.
- Eigenschaften vom K^+_{out}–Kanal
  - K^+_{out}–Kanäle leiten Efflux von K^+ aus der Zelle.
  - Sie gehören der two–pore–Familie von Känalen an, da sie 2 P–Domänen besitzen.

  - Am C–Terminus des Proteins sind 2 Ca^{2+}–Domänen (EF–Hands).
  - K^+_{out}–Kanäle sind selektiv für K^+.
  - K^+_{out}–Kanäle werden von Ca^{2+} nach Depolarizierung des Membranpotentials aktiviert.

- K^+–Kanäle und Bewegung der Schließzellen
  - Die koordinierte Wirkung von K^+_{in} und K^+_{out}–Kanäle an der Plasmamembran steuern Bewegungen der Schließzellen.

- Xylemparenchym leitet K^+ in das Xylem
  - An der Parenchym–Plasmamembran wurden K^+_{out}–Kanäle entdeckt, die vermutlich an der Xylembeladung beteiligt sind.
    * Es handelt sich um 2 Kanaltypen:
      · K^+_{out} mit Selektivität für K^+ aber mit Transporteigenschaften, die von den des two–pore–K^+–Kanal (s.o.) unterscheiden
      · Kationout–Kanal
    * Ein K^+_{in}–Kanal des Shaker–Typs leitet K^+–Aufnahme ein.

- Hoch affine K^+–Aufnahme: ein K^+–Transporter
  - Das hoch affine System wird vom u. a. AtKUP1 katalysiert.
    * Symportproteine transportieren K^+ bei einer wesentlich geringeren Geschwindigkeit als Kanäle, dabei ist die Affinität für das K^+ wesentlich höher.
    * AtKUP1 ist K^+–spezifisch und wird unter K^+–Mangel induziert.

15.3 Stickstoff

15.3.1 Stickstoffmangel

- Schlüssel zur Bestimmung Nährstoffmangels (N)
  - A. Older or basal leaves mostly affected; symptoms localized or affect whole plant
    * 1. Symptoms common over the whole plant; pale or dark green discoloration; basal leaves affected most severely turning yellow, yellowish-brown, brown or reddish-brown; necrotic lesions and premature wilting; leaves erect and “rigid (“rigid appearance” or “stiffness”) ; plant growth modest or impaired.

    * 1.1. Plants pale or yel1owish-green; starting at leaf tips, basal leaves turn yel1ow and dry up with pa1e brown tints; stems short and thin; little til1ering in cereals; roots very long in proportion to shoot growth and with few secondary roots: Nitrogen (N).
    * 1.2. Plants dark to bluish-green; stem, petioles and veins very often red to purplish; lower leaves sometimes yel1owish or brownish-red, dry up and turn greenishbrown with partly black tinted spots; dul1 purplish and bronze discoloration of apple leaves; stem short and thin; little til1ering in cereals; plants have an erect growth habit ("stiffness"); roots extended with few secondary rootlets, reddish-brown tinted: Phosphorus (P).
    * 2. Symptoms usual1y localized; marginal chlorosis or interveinal spotting with or without necrotic marginal zones on basal leaves; with or without dying of older leaves:

- Überblick zum Stickstoff in Pflanzen
  - N ist das vierthäufigste Element im Pflanzenkörper.
    * Der Gehalt von N in der Erdkruste beträgt ca. 0,1
    * N2 steht den meisten Pflanzen nicht zur Verfügung. Am häufigsten erhalten die Pfanzen N in Form von Nitrat, das nach Reduktion zu Ammonium in Aminosäuren assimiliert wird.
  - Assimilatorische Nitratreduktion vs. Dessimilatorische Nitrifikation und Denitrifikation.
    * NH4 + + 2 O2 -> NO3 - + 2 H^+ + H2O (-348 kJ mol-1)
    * NO3 - + [CH2O] -> N2 + CO2 + H2O (stark exergon)
- Nitrat-Assimilation und Symbiotische N-Fixierung.
  - Stickstoffassimilation N-Aufnahme als Nitrat, Ammonium oder komplexe N-Verbindungen
    * Assimilation in der Wurzel bzw. im Blatt
  - Stickstofffixierung
    * Fixierung in der Wurzel und Transport von NVerbindungen (Aminosäuren und Ureiden)

15.3.2 NO_3^-– und NH_4^+–Aufnahme in Wurzeln

- Aufnahme von Nitrat in Wurzeln
  - Aufnahme von Nitrat zeigt eine komplexe Kinetik bezüglich der Nitrat-Konzentration.
    * Aufnahme wird von einem hoch affinen Transportsystem aufgenommen.

            - Eine Komponente der hoch affinen Aufnahme wird unter N-Mangel induziert. Auch eine konstitutive Komponente ist bekannt.
            - Km = 10 100 μM,
        * Daten deuten auch auf ein niedrig affines System, das keine Sättigung bei hohen Konzentrationen zeigt (B). Dieses System ist konstitutiv exprimiert.
    - Die NRT2-Familie enthält Mitglieder des hoch affinen Nitrataufnahmesystems.
        * Aufnahme wird unter N-Mangel induziert und von Ammonium und Glutamin reprämiert.

- Nitrat-Transporterfamilie
    - Das NRT1-Gen kodiert ein Nitrattransporter, der sowohl niedrig (Km = 35 μM) als auch hoch (8 mM) affiner Nitrattransporter katalysiert.
        * Eine Mutation im NRT1-Gen (chl1-Mutante) verleiht Resistenz gegenüber Chlorat (ClO3 -, NO3 – Analogon).
        * NRT1 wird in Rhizodermis und Kotexzellen der Wurzel exprimiert.
        * Die 2. Struktur des Proteins deutet auf 12 transmembrane Domänen.
    - Ein zweites Gen NRT1:2 zeigt Strukturähnlichkeit zu NRT-1 und ist konstitutiv exprimiert.

- Nitrataufnahme wird von einem NO3 -/H^+-Symporter katalysiert.
    - Nitrat wird in die Wurzel aktiv transportiert.
        * Cytosolische Konzentration können 3 bis 5 mM erreichen.
        * Die Zugabe von Nitrat verursacht eine Dipolarisierung des Membranpotentials. Das Cytosol wird mehr positiv geladen.
        * Nach heutiger Meinung wird Nitrat zusammen mit 2 H^+ in die Zelle aufgenommen.
        * Hoch und niedrig affine Aufnahme sind vermutlich von Co-Transporter transportiert.

- Transport von NH4 + wird von einem Uniport katalysiert.
    - Hoch und niedrige affine Transportsysteme sind auch bei NH4 +-Aufnahme in Wurzeln bekannt.
        * AMT1 verursacht hoch affine NH4 +-Aufnahme bei Hefe (Km = 65 μM).
        * Das Transportprotein besitzt multiple Transmembrandomänen wie beim Nitrattransporter.

    - * Transport wird vom elektrochemischen Potential getrieben.
    - * Das Gen wird in Wurzelhaaren exprämiert.

- Nitratreduktase: Reduktion von NO3 - zu NO2 -
  - NAD(P)H wird oxidiert und Nitrat reduziert, mit Verbrauch von einem H^+.
    - * Das Enzym ist ein Homotetramer.
    - * Co-Faktoren: FAD, Häm-Fe, und Molybdomum (Molybdopterin)
  - NR ist in den meisten Pflanzen in Spross und Wurzel exprämiert.
  - Die NR-Aktivität ist limitierend und unterliegt einer komplexen Regulation.

- Regulation der Nitratreduktase
  - Die Nitratreduktase unterliegt einer Tag-Nacht-Rhythmus-Regulation.
    - * Aktivität korreliert stark mit der Verfügbarkeit von Kohlenhydraten.
    - * Eine Induktion der NR-Aktivität kann in Dunkelheit mit Zugabe von reduzierten Kohlenhydraten (Saccharose) erzielt werden.
  - Regulation von NR erfolgt auf der Transkriptionalen Ebene
    - * Das NR-Gen wird mit Zugabe von Nitrat aktiviert.

- Regulation von NR durch Phosphorylierung und Bindung eines 14-3-3-Proteins
  - Posttranslationale Regulation, da:
    - * NR-Aktivität und Proteinmengen korrelieren mit NRmRNA nicht und Die Aktivität reagiert schneller als die Transkription
  - Mit der Phosphorylierung von NR wird der Abbau eingeleitet (Ca^{2+}-abhängige Proteinkinase).
  - Nach Phosphorylierung folgt eine Mg^{2+}-abhängige Bindung vom regulatorischen 14-3-3-Protein.
  - Eine De-Phosphorylierung kann die NR wiederaktivieren.

- Nitritreduktase
  - Nach NR erfolgt die Reduktion von Nitrit zu Ammonium. Intermediate sind nicht bekannt.
  - 6 e- werden transferiert.
    - * Ferredoxin als Quelle in Chloroplasten
    - * NADPH in Plastiden
  - NiR enthält ein Fe-S-Zentrum und ein Sirohäm.

  - Regulation erfolgt transkriptional, parallel zu NR.
  - Wegen seiner Toxizität muss die Konzentration von Nitrit niedrig gehalten werden.

- Wechselwirkungen zwischen Stickstoffformen
  - Hohe Konzentrationen von Nitrat können die Aufnahme von Chlorid hemmen.
    * Die Kompetition zwischen Cl- und NO3 - kann Vorteile bei der Spinatproduktion bringen.
    * Als Nachteil benötigen versalzte Böden höhere Nitrat-Düngung als normale Böden.
  - Die Form der N-Versorgung ist entscheidend für das Kation-Anion-Verhältnis in Pflanzen. Ca. 70
    * Demzufolge zeigen Ammonium gefütterte Pflanzen ein höheres Kation/Anion-Verhältnis und Nitrat gefütterte Pflanzen ein höheres Anion/Kation-Verhältnis.

15.3.3 N–Assimilation

- NO3 – vs. NH4+- Assimilation
  - N-Assimilation von Ammonium produziert H^+.
    * (ca. 3 NH4 + -> 3 R-NH2 + 4 H^+)
  - N-Assimilation von Nitrat verbraucht H^+.
    * (ca. 3 Nitrat -> 3 R-NH2 + 2 OH^-)
- Assimilation von anorganischem N in Aminosäuren
  - Glutamat, Glutamin, Asparat und Asparagin sind die Aminosäuren, die am häufigsten in der Pflanze transportiert werden.
    * Asparagin ist stabil und wird als N-Speicher z. B. in Spargel benutzt.
- Überblick der NAssimilation in Pflanzen
  - vgl. Abb.
- Assimilation von NH4 + in Aminosäuren erfolgt auf dem GS/GOGAT-Weg
  - GS (Glutaminsynthetase) kommt in der Pflanze als 2 Isoenzyme vor:
    * GS1: cytosolisch (in Wurzeln dominierend)
    * GS2: plastidär (in Blättern dominierend)

  - GS ist ein Octamer
  - GS1 und GS2 üben unterschiedliche Funktionen in der Pflanze aus.
    * GS1 synthetisiert Gln für den Export aus den Wurzeln
    * GS2 synthetisiert Gln in Chloroplasten, gekoppelt mit Wirkung der Nitritreduktase.

- Fdx-GOGAT im Vergleich zu NAD(P)H-GOGAT
  - 95 bis 97
  - NAD(P)H-GOGAT kommt hauptsächlich in nicht photosynthetisch aktiven Geweben vor.
    * Fdx-GOGAT-Mutanten sind konditional letal. Es wird vermutet, dass Fdx-GOGAT bei der Lichtatmung eine bedeutende Rolle spielt.

- Funktion der Glutamatdehydrogenase
  - Vor Jahren wurde die GDH als Hauptassimilatorisches Enzym bei der Synthese von Glutamin vermutet.
    * Es ist heutzutage klar, dass diese Annahme falsch ist, weil die Km (10–80 mM) für Ammonium liegt wesentlich höher liegt als die gemessene Konzentration von Ammonium im Cytosol ($<$ 1 mM).
  - GDH spielt daher wahrscheinlich eine Rolle beim Katabolismus z. B. beim Abbau von Glutamin im Dunkeln oder bei der Keimung von Samen.
  - GDH ist in Mitochondrien lokalisiert.

- Die Asp-Transaminase wandelt Glu in Asp und α–Ketoglutarat um.
  - AspT ist auch als Glutamate:Oxaloacetat- Aminotransferase (GOT) bekannt.
  - Eine Genfamilie kodiert mehrere Isoformen von AspT, die in unterschiedlichen Organellen vorkommen.

- Biosynthese von Asparagin
  - Zwei Enzyme können Asn synthetisieren:
    * Glutamin-abhängige Asn-Synthase (Hauptweg)
      · Gln + Asp + ATP -> Glu + Asn + AMP + PPi
    * Ammonium-abhängige Asn-Synthase
      · Asp + NH4 + + ATP -> Asn + AMP + PPi
  - Asn kann in Konzentration $>$ 30 mM vorkommen.

- Zusammenfassung der Symbiotischen NFixierung

  - Die Nitrogenase ist das Schlüsselenzym der Stickstofffixierung. Sie besteht aus der:
    * Dinitrogenase-Reduktase (64-KDa Homodimer)
      · Akzeptiert Elektronen von Ferredoxin und überträgt diese auf die Dinitrogenase.
    * Dinitrogenase (240-KDa Heterotetramer)
      · Bindet N2 und H^+ und nach Reduktion produziert H2 und NH4 +.
      · Enthält ein MoFe-Kofaktor (FeMoCo), der eine Molybdenumdinitrogena Aktivität besitzt.

- Besiedlung der Wurzel von Rhizobium und Bildung der Wurzelknöllchen
  - Die symbiotische Beziehung zwischen Bakterium und Wirtpflanze unterliegt einer spezifischen Erkennung zwischen Symbiont und Wirtpflanze.
  - Das Bakterium wird von der Plasmamembran umhüllt. Diese symbiosomale Membran regelt den Import von Kohlenhydraten.
  - Das Wurzelknöllchen sorgt für ein mikroaerobisches Klima, das für die Herstellung von ATP notwendig ist.
    * Aufnahme von O2 wird von der Knöllchenzellwand verhindert,
    * O2 wird von Leghämoglobin gebunden
    * Die Cytochromoxidase des Symbionts hat eine niedrige Km für O2 (8 nM vergleich 50 nM in Bodenbakterien).

- Primäre N-Assimilation im Wurzelknöllchen
  - Photoassmilat-Lieferung zum Knöllchen
    * Zuckermoleküle werden zu Dicarboxylsäuren umgewandelt.
    * Knöllchen können auch CO2 in Malat und Aspartat einbauen.
    * Die symbiosomale Membran ist in der Lage, Dicarboxysäuren aber nicht Zuckermoleküle zu transportieren.
  - Das Bakteriod liefert NH4 + zur Wirtzelle, die mittels der Glutaminsynthetase in Glutamin fixiert wird.
    * Ammonium kann in Form von Amide (Glutamin, Asparagin) oder
    * Ureide (s.u.) exportiert werden.

- Export von Ureide in Glycine und Vigna
  - Die Synthese und der Export von Ureiden unterliegt einer strengn Kompartmentierung.
    * Purine werden in infizierten Zellen produziert.

    * In nicht infizierten Zellen werden Purine in Allantoin und Allantonsäure umgewandelt.
  - In Blättern werden Ureide abgebaut und der reduzierte Stickstoff zur Verfügung gestellt.

15.3.4 N-Transport in der Pflanze

15.4 Phosphor

15.4.1 Phosphormangel

- Phosphor als Nährelement
  - Phosphor kommt in Pflanzen ausschließlich als Phosphat vor. Im Gegensatz zu Nitrat und Sulfat wird Phosphat nicht reduziert.
  - Funktionen von Phosphat:
    * Strukturell: Nukleinsäuren, Phospholipide, Phosphatester
    * Energieträger: ATP, PPi
    * Aktivierung bei der Katalyse
    * Signaltransduktion
    * Enzymregulation (Phosphokinasen, allosterische Regulation z. B. bei der Stärkesynthase, Pi hemmt die Aktivität)
- Phosphat wird in Form von Phytat gespeichert.
  - Kompartmentierung und Lagerung
    * Bei P-suffizienter Ernährung wird P in der Vakuole gespeichert.
    * In Samen, Wurzeln und Kartoffelknollen kommen erhebliche Mengen an Phytat vor (15-23% des Gesamt-P-Gehalts)
      · Phytat bindet Mg, Ca, Fe und Zn und kann bei der menschlichen Ernährung die Absorption dieser Elemente stören.
      · Polyphosphat (Pi mit DP $>$ 500)
- Schlüssel zur Bestimmung des Nährstoffmangels (P)
  - A. Older or basal leaves mostly affected; symptoms localized or affect whole plant
    * 1. Symptoms common over the whole plant; pale or dark green discoloration; basal leaves affected most severely turning yellow, yellowish-brown, brown or reddish-brown; necrotic lesions and premature wilting; leaves erect and “rigid” (“rigid appearance” or “stiffness”) ; plant growth modest or impaired.

        * 1.1. Plants pale or yel1owish-green; starting at leaf tips, basal leaves turn yel1ow and dry up with pa1e brown tints; stems short and thin; little til1ering in cereals; roots very long in proportion to shoot growth and with few secondary roots: Nitrogen (N).
        * 1.2. Plants dark to bluish-green; stem, petioles and veins very often red to purplish; lower leaves sometimes yel1owish or brownish-red, dry up and turn greenish-brown with partly black tinted spots; dul1 purplish and bronze discoloration of apple leaves; stem short and thin; little til1ering in cereals; plants have an erect growth habit ("stiffness"); roots extended with few secondary rootlets, reddish-brown tinted: Phosphorus (P).
        * 2. Symptoms usual1y localized; marginal chlorosis or interveinal spotting with or without necrotic marginal zones on basal leaves; with or without dying of older leaves:

- Phosphormangel
    - Symptome des P-Mangels
        * Eine Reduktion der Blattgröße (Blattfläche)
        * Abnahme der Blattzahl
        * Chlorophyll-Gehalt pro Blatt bzw. Proteingehalt pro Blatt bleibt ungefähr unverändert.
        * Der gleichbleibende Gehalt an Chlorophyll bei einer Reduzierung der Blattgröße ist die Ursache der dunkelgrünen Färbung der Mangelblätter.

- Reaktionen auf P-Mangel: Ausscheidung von Organischen Säuren
    - Als Reaktion auf P-Mangel bilden viele Pflanzen verstärkt Wurzelhaare (s.u.) und bei manchen Pflanzen Proteoidwurzeln aus.
        * Beispiel (oben) Lupinus. Proteoidwurzeln kommen auch bei N- und Fe-Mangel vor.
        * Verstärkte Ausscheidung von Organischen Säuren wird in P-defizienten Wurzeln beobachtet (Dikotylpflanzen besonders Leguminosen). Bei Lupinus wird Citrat ausgeschieden.

15.4.2 Aufnahme und Assimilation von Phosphat

- Schematische Darstellung der Phosphatmobilisierung
    - Ausscheidung von Citrat bzw. organischen Säuren erhöhen die Konzentration an löslichem Phosphat.
        * Sekretion findet am Wurzelapex statt.

    * Die lokale Ansäuerung mobilisiert auch Fe, Mn und Zn in der Rhizosphäre.
  - Erhebliche Mengen an Citrat werden freigesetzt.
    * 1 g pro Pflanze oder ca. 23% des Gesamtphotoassimilats

- Sekretion von Phosphatasen
  - Zwischen 30 und 70% (in Wälder bis 95%) des im Boden befindlichen Phosphats kommt als organisches Phosphat vor.
  - Durch die Hydrolyse des organischen Phosphats wird die lösliche Phosphat- Konzentration erhöht und die Aufnahme in die Wurzel beschleunigt.

- Profil der Säurenphosphatase- Aktivität im Boden
  - Die Unterschiede der Phosphatase-Aktivität deuten auf P-Mangel hin.
  - Durch erhöhte Mobilisierung und Aufnahme von Phosphat in der Rhizosphäre kommt es häufig zu einer Verarmungszone in der Nähe der Wurzel.

- Symbiotische Beziehung zwischen Pflanzen und Mykorrhizen
  - Mykorrhizen bilden eine weitverbreitete symbiotische Beziehung mit höheren Pflanzen aus.
    * 83% aller Dikotylpflanzen und 79% aller Monokotylpflanzen sind betroffen.
    * Mykorrhize-Beziehungen sind selten bei Brassicaceae und Chenopodiaceae

- Besiedlung der Wurzel von Mykorrhizen erhört vor allem die PAufnahmekapazität.
  - In der Regel werden die Konzentrationen vom Phosphat aber auch von Zn und Cu im Spross erhört.

- Phosphataufnahme in Wurzeln
  - Phosphat induziert eine transiente Membrandepolarisierung in Wurzeln.
    * A. Vollernährte Pflanzen
    * B. P-defiziente Pflanzen nach einem Tag Phosphatmangel
    * C. P-defiziente Pflanzen nach 7 Tagen
    * D. P-defiziente Pflanzen nach 14 Tagen
  - Diese Ergebnisse deuten auf einen H^+-PO4 2–Co- Transport hin, da:

        * P-Aufnahme mit Alkalisierung des Mediums korreliert.
        * P-Aufnahme mit der Ansäuerung des Cytosols korreliert.
        * Protonophoren (e.g. CCCP) P-Aufnahme hemmen.

- AtPT1/2 sind hoch affine Phosphat-Transporter
    - Isolation des hoch affinen Phosphattransporters erfolgte mittels Hefekomplementation.
    - Der Phosphattransporter zeigt die uns bekannte 6-loop-6-Struktur
    - Transportversuche in Hefe deuten auf eine H^+- Phosphat-Co-Transport hin.
        * Kinetische Analysen liegen aber nicht vor.
- Northernblot-Analyse zeigt die Expression des PT1/2-Gens in Tomaten.
    - Expression des Transportgens erfolgt unter PMangel in der Wurzeln aber nicht im Spross.
        * Split root-Experimente zeigen, dass wahrscheinlich ein Signal vom Spross die Expression des Gens steuert.

15.5 Schwefel

15.5.1 Schwefelmangel

- Schlüssel zur Bestimmung des Nährstoffmangels (S)
    - A. Older or basal leaves mostly affected; symptoms localized or affect whole plant
    - B. Younger or top leaves and to some extent the middle leaves mostly affected; sometimes with death of growing point; symptoms usually local
        1. Terminal bud usually continues to grow; withering and/or chlorosis of the younger or bud leaves with or without necrosis; veins pale or dark green:
            (a) 1.1 Young leaves not wilted; chlorosis with or without necrosis either all over the leaves or only in their basal parts:
                i. 1.1.1. Gramineae: interveinal chlorotic stripes or specks which turn into grayish brown specks or irregular lesions and which coalesce when the deficiency is more severe, partly with dark brown outlines (“gray speck disease”); symptoms prevalent in the basal halves of the leaves; breaking of leaves with distal part of lamina which becomes flaccid, bend down and remains green, at least initially. Dicotyledons: reticulate or mosaic-like intercostal

chlorosis (“mottling” or “marbling”); the green margins along the main veins form a “Christmas tree pattern” on younger and moderately old leaves; youngest leaves initially olive green; even smallest veins usually remain green; the mottled areas later get necrotic and sometimes perforate; speckled chlorosis and necrosis; roots sparsely developed, often with brownish tints: Manganese (Mn)

ii. 1.1.2. Youngest leaves chlorotic, usually without necrosis; veins either pale or dark green, sometimes also chlorotic:

A. 1.1.2.1. Youngest leaves yellowish-green, later lemon-yellow or yellowish-white interostal chlorosis with sharply demarcated green main veins; finest veins sometimes also remain green; sterns abnormally thin and short; veins sometimes also chlorotic; if deficiency is severe leaves develop brown marginal patches spreading over the whole leaf blades; short, brown roots with many rootlets and club-shaped tips: Iron (Fe)

B. 1.1.2.2. Younger leaves light to yellowish-green or yellow , usually including main veins; leaf veins often more yellow than the laminae; whole plant pale green; “rigid appearance” resembles nitrogen deficiency; shoots short and tender; many ramified white roots: Sulphur (S)

(b) 1.2. Gramineae: young leaves wither and die off (“wither tip”) usually without developing chlorotic blotches, and turn white (“white tip”); dead leaves curl, twist and are reflexed; intensive more tillering than normal; ...

- Aufnahme und Abgabe von Schwefel in Blättern und Wurzeln
  - SO2 aus der Atmosphäre wird von den überirdischen Teilen der Pflanzen aufgenommen.
    - Mit der der Reduzierung der Schwefelemissionen im nordeuropäischen Raum muss besonders bei Pfanzen der Brassicaceae mit Sulfat gedüngt werden.
    - Die wichtigste S-Quelle in Pflanzen ist aber Sulfat im Boden.
  - Pflanzen geben beträchtliche Mengen an Schwefel in Form von H2S über die Stomata ab.
    - Ursprünglich würde H2S-Abgabe als Detoxifizierung von SO2 interpretiert. Dennoch wird H2S-Abgabe in unverschmutzter Atmosphäre auch beobachtet (2–3 kg S ha-1).
    - H2S-Abgabe scheint ein Nebenprodukt des Stoffwechsels zu sein, vielleicht stammend aus der SAssimilation (??).
- Funktionen von Schwefel beim Stoffwechsel

  - Schwefel kommt vor in:
    * Aminosäuren (Cystein, Methionin)
    * Coenzymen (Coenzym A, Thiamin, SAM, Biotin)
    * Glykolipide (Sulfoquinovosyldiacylglycerol)
    * Sekundäre Metaboliten (Allicin)
    * Nicht proteogenen Aminosäuren (Glutathion, Phytochelatin)

- Struktur und Beispiele von S-haltigen Verbindungen
  -

- Schwefelmangel
  - Schwefelbedarf für optimales Wachstum beträgt 0,1–0,5% (Trockengewicht).
    * Bedarf an Schwefel ist am höchsten bei Brassicaceae und niedrigsten bei Poaceae (Brassicaceae > Fabaceae > Poaceae).
    * Die Akkumulation von Stärke deutet auf eine Reduzierung des Exports hin.

- Glutathion und Phytochelatin
  - Glutathion übt Funktionen bei der Redox- Kontrolle und Entgiftungsreaktionen aus.
  - Phytochelatin schützt gegen Schwermetall- Toxizität.

15.5.2 Aufnahme und Assimilation von Sulfat

- Assimilation von Sulfat: Überblick
  - Assimilation von Sulfat führt über 3 biochemische Reaktionen zu Sulfid. Es herrscht noch Unklarheit über die Identität der Enzyme, die an der Reduktion beteiligt sind.
  - Wie bei Nitrat gibt es dissimilatorische Oxidation von Sulfid.

- Sulfat-Aufnahme wird von einem Co-Transporter katalysiert.
  - Die Sulfat-Aufnahme in Wurzeln zeigt eine komplexe Kinetik.
    * Hoch affine Aufnahme wird von einem H^+-$SO4^{2+}$-Co- Transporter katalysiert, die eine 6-loop-6-Struktur hat.
    * Aufnahme ist unter S-Mangel hoch reguliert.
  - Ein niedrig affines System befindet sich an der Plasmamembran in Blattzellen.
  - Aufnahme von Sulfat in die Vakuole und im Plastid ist bekannt aber weniger gut charakterisiert.

- Vor der Assimilation muss Sulfat aktiviert werden.
  - Aktivierung wird vom Enzym: ATPSulfurylase.
    - Reduktion von Sulfat zu Sulfid benötigt eine beträchtliche Investition an Energie (732 kJ mol-1; vergleich Nitrat, 347 kJ mol-1, und CO2, 478 kJ mol-1)
  - 2 Isoenzyme sind bekannt (cytosolisch und plastidär).
    - 85% der Aktivität ist in Plastiden. Die Funktion der cytosolischen Aktivität ist nicht geklärt.
    - In einigen Pflanzen wird die ATP-Sulfurylase unter S-Mangel induziert.
- Reduktion von Sulfat zu Sulfit: Glutathionabhängige APS-Reduktase
  - Das neulich entdeckte Enzym, APS-Reduktase, scheint an der Reduktion von Sulfat zu Sulfit maßgeblich beteiligt zu sein.
    - Diese Enzym enthält eine Reduktase- und eine Sulfotransferase-Aktivität in einem Protein.
    - Der C-Terminus ähnelt Glutaredoxin und wird vermutlich von Glutathion reduziert.
    - Da Glutathion von NADPH reduziert wird, stammen die e- für die Reduktion von Sulfat von NADPH.
  - Die Expression des APS-Reduktase-Gens wird unter S-Mangel induziert.
- Die Sulfitreduktase katalysiert die Reduktion von Sulfit zu Sulfid
  - Die Sulfitreduktase zeigt strukturelle Ähnlichkeit zur Nitritreduktase.
    - Ferredoxin dient als e–Quelle.
    - Das Enzym ist ein Homooligomerisches Hämprotein (Sirohäm) mit einem Fe-Cluster. (4Fe- 4S).
    - Sulfitreduktase hat eine schwache Nitritreduktase-Aktivität.
    - Die steady-state-Konzentration an mRNA ändert sich unter S-Mangel nicht.
- Assimilation von Sulfid in Cystein
  - Die Synthese von Cystein erfolgt in zwei Schritten.
    - Serin wird acetyliert (Serinacetyltransferase) und danach wird Cystein gebildet (OAcetylserinthiolyase).

15.6 Eisen

15.6.1 Eisenmangel

- Schlüssel zur Bestimmung des Nährstoffmangels (Fe)
  - Younger or top leaves and to some extent the middle leaves mostly affected; sometimes with death of growing point; symptoms usually local
    1. 1. Terminal bud usually continues to grow; withering and/or chlorosis of the younger or bud leaves with or without necrosis; veins pale or dark green:
       (a) 1.1 Young leaves not wilted; chlorosis with or without necrosis either all over the leaves or only in their basal parts:
       i. 1.1.1. Gramineae: interveinal chlorotic stripes or specks which turn into grayish brown specks or irregular lesions and which coalesce when the deficiency is more severe, partly with dark brown outlines ("gray speck disease"); symptoms prevalent in the basal halves of the leaves; breaking of leaves with distal part of lamina which becomes flaccid, bend down and remains green, at least initially. Dicotyledons: reticulate or mosaic-like intercostal chlorosis ("mottling" or "marbling"); the green margins along the main veins form a "Christmas tree pattern" on younger and moderately old leaves; youngest leaves initially olive green; even smallest veins usually remain green; the mottled areas later get necrotic and sometimes perforate; speckled chlorosis and necrosis; roots sparsely developed, often with brownish tints: Manganese (Mn)
       ii. 1.1.2. Youngest leaves chlorotic, usually without necrosis; veins either pale or dark green, sometimes also chlorotic:
       A. 1.1.2.1. Youngest leaves yellowish-green, later lemon-yellow or yellowish-white interostal chlorosis with sharply demarcated green main veins; finest veins sometimes also remain green; sterns abnormally thin and short; veins sometimes also chlorotic; if deficiency is severe leaves develop brown marginal patches spreading over the whole leaf blades; short, brown roots with many rootlets and clubshaped tips: Iron (Fe)

- Katalytische Funktion von Fe
  - Eisen (Fe) - Fe ist ein wichtiger Bestandteil von mehreren Enzymen in Pflanzen.
  - Diese Enzyme sind überwiegend Redoxenzyme, die an Elektronenübertragungen beteiligt sind.

    * Fe existiert als Fe^{2+} und Fe^{3+} in der Zelle. Fe kommt als Hämeisen- (z. B. Leghämoglobin, Cytochrome, Peroxidase, Katalase) oder
    * Eisenschwefelkomplexe (z. B. Nitritreduktase, Sulfitreduktase, Nitrogenase, GOGAT) vor.
  - Fe-Mangelsymptome:
    * interkostale Chlorose in den jungeren Blättern Streifenchlorose in Monokotylblättern

- Physikochemische Eigenschaften von Eisen
  - In sauerstoffreicher Umgebung liegt Fe meist als Fe^{3+}-Hydroxide vor, dessen biologische Verfügbarkeit wegen seines niedrigen Löslichkeitproduktes (Ksol = 10-38) gering ist.
    * Böden enthalten im Durchschnitt ≈2% Eisen, davon werden von Nutzpflanzen zwischen 1 2 kg Eisen pro Hektar entzogen.
    * In belüfteten Böden wird die lösliche Fe- Konzentration von Fe^{3+}-Oxide (Ferrihydrit, 5Fe2O3.9H2O, und Fe(OH)3) und chelatiertes Fe bestimmt.

- Symptome von Fe-Mangel in der Zelle
  - Wegen der zentralen Rolle von Fe beim primären Stoffwechsel verursacht Fe-Mangel eine Reduzierung an:
    * Chlorophyll
    * PSI (wegen hohes Anteils an Fe)
    * Cytochrom-Molekülen und
    * Atmungsenzymen.
  - Fe-Mangel geht nicht immer mit einer Reduzierung an Fe-Gehalt einher.
    * Immobilisiertes Fe
    * Bezugsgröße

- Fe-Mangel und Fe-Gehalt in Blättern
  - 80% des Gesamt-Fe-Gehalts der Pflanze ist in Chloroplasten lokalisiert.
    * Unter Fe-Mangel steigt der Thylakoidmembran-Anteil des Fe (schwarze Balken) während
    * der Stroma-Anteil (graue Balken) stark abnimmt.
    * der Extrachloroplasten-Anteil bleibt mehr oder minder in diesem Experiment gleich (nicht gefüllte Balken).

- Ausscheidung von Organischen Säuren bei Fe-Mangelwurzeln
  - In vielen Pflanzen wurde eine erhöhte Ausscheidung von organischen Säuren beobachtet.

  - Die Ursache und Auswirkung dieser Ausscheidung sind nicht bekannt.
    * Ansäuerung der Rhisosphäre
    * pH-Regulation des Cytosols
    * Chelatbildung mit Fe^{3+}

- Kalt-induzierte Chlorose
  - Ein weitverbreitetes Mangelproblem in kalkhaltigen Böden (≈20 % CaCO3) ist Fe- Chlorose (sog. lime-induced chlorosis).
    * Eine schwache Belüftung, verursacht durch Bodenverdichtung oder Staunässe, verschlechtert die Fe-Mangelsymptome.
      · Ursache ist nicht auf O2-Mangel und
      · teilweise auf pH-Effekte zurückzuführen.
    * Empfindlichkeit gegenüber kaltinduzierte Chlorose ist Speziesabhängig (Strategie I und II, und s. o.).

15.6.2 Aufnahme und Assimilation von Eisen im Mono– und Dikotyledonen

- Fe wird in Ferritin gespeichert.
  - Fe wird im Stroma als Ferritin (auch Phytoferritin genannt).
    * Ferritin ist ein Hohlkörper, der bis zu 5000 Fe- Atome speichern kann.
    * Fe-Gehalt beträgt 12-23% Trockengewicht [(FeO.OH)8 .(FeO.OPO3H2), oft als Kristalle.
  - Das Ferritin-Protein besteht aus 24 Untereinheiten, die eine Kugel vom 8 nm bilden. Die Molmasse beträgt ca. 474 kDa.
    * Entfernung von Fe aus dem Ferritin-Protein erfolgt nach Reduktion zu Fe^{2+} ($Fe(H2O)6^{2+}$).

- Toxische Eigenschaften von Eisen
  - Unter aeroben Bedingungen besteht die Gefahr der Bildung von reaktiven O2-Molekülen.
    * Vor allem werden H2O2 und Superoxid (O2 -) gebildet.
    * Dazu erkannten Haber andWeiss schon 1934, die Gefahr der Bildung von Hydroxylradikale.
      · O2 - + H2O2 —> H2O + OH^- + OH. (1)
  - Die sog. Haber-Weiss-Reaktion läuft extrem langsam ohne Katilisator ab (3,0 M-1s-1 bei pH 7,3).
    * Chelatiertes Eisen beschleunigen diese Reaktion.

        - Als Chelatoren kommen in vivo Phosphatester, NTP, PPi, Citrat, Oxalat u.s.w. und
        - in vitro EDTA und Nitrilotriacetat (NTA) in Frage.
        - Diethylenetriaminepentaacetat (DTPA), Bathophenanthrolinsulphonat (BPS), Phenanthroline und Bipyridin fordern diese Reaktion nicht.
    * Die von Eisen katalysierte Reaktion lautet:
        - Fe^{3+} + O2 - –> Fe^{2+} + O2 (2)
        - Fe^{2+} + H2O2 –> Fe^{3+} + OH^- + OH. (3)
        - Die Geschwindigkeitskonstante der Reaktion (3) mit EDTA beträgt : 1,3 x 106 M-1s-1 (pH 7) und der der Reaktion (3, auch als Fenton-Reaktion bekannt) $\approx 10^4 M^{-1} s^{-1}$ (pH 7).

- Reaktivität von Hydroxylradikalen
    - Hydroxylradikale sind extrem reaktiv.
        * Reaktionsgeschwindigkeiten liegen um 108 - 109 M-1 s-1.
        * Hydroxylradikale degradieren DNA, katalysieren Kreuzverbindungen zwischen DNA-Molekülen und DNA and Proteinen, oxidieren Thymidin und hydroxylierte Aminosäuren, töten Bakterien u.s.w.
    - Hydroxylradikal-Entgiftung
        * Moleküle, die OH. entgiften können, sind: Harnsäure, α–Tocopherol, Ascorbat, β–Carotene, Glutathion, Mannit, Format, Benzoat, Thioharnstoff und DMSO.

- Wichtige Enzyme bei der O2-Entgiftung
    - Superoxiddismutase
        * Superoxiddismutase (SOD) katalysiert die Reaktion zwischen 2 Superoxidmolekülen.
            - O2 - + O2 - + 2 H^+ —> H2O2 + O2 (4)
        * SOD ist ubiqutär in aeroben Organismen.
    - Catalase
        * Katalasen sind Enzyme, zu den die Hydroperoxidasen und Peroxidasen gehören. Katalasen katalysieren die Reaktion:
            - 2 H2O2 —> 2 H2O + O2 (5) Die Peroxidasen katalysieren die Reaktion:
            - AH2 + H2O2 —> A + 2 H2O (6)

- Reaktionen höherer Pflanzen auf Fe-Mangel
    - Es gibt 2 Mechanismen für Fe- Aufnahme in Pflanzen

    - * Strategie I: alle Pflanzen außer Gräser
    - * Stategie II: Gräser
  - Die Reaktionen auf Fe-Mangel können in morphologische und physiologische Reaktionen unterteilt werden.

- Morphologische Reaktionen: Bildung von Wurzelhaaren
  - Bildung von Wurzelhaaren
    - * in der Kontrolle (A) und Fe-Mangel (B) *Arabidopsis*-Pflanze
  - Die Beteiligung von Hormonen (Auxin, Ethylen) bei der Wurzelhaarbildung wird oft spekuliert.
    - * Dagegen spricht: Zahlreiche Mutanten in Auxin- und Ethylen-Synthese bzw.
    - * Wirkung bilden unter Fe-Mangel Wurzelhaare

- Morphologische Reaktionen: Transferzellen
  - Bildung von Transferzellen in Tomatenwurzeln
    - * unter Fe-Mangel (B) und in
    - * Kontrollen (A).
  - Eine Funktion der Transferzellen bei der Nährstoffaufnahme wird vermutet.
    - * Neulich haben Mitarbeiter von Dr. W. Schmidt (Uni. Oldenburg) gezeigt, dass in Transferzellen von Tomaten sowohl erhöhte H^+-ATPase als auch erhöhter Fe-Transporter nachgewiesen werden konnten.

- Physiologische Reaktionen: Ansäuerung der Rhizosphäre
  - Dikotyledon- und Monokotyledonpflanzen reagieren auf Fe-Mangel mit der Ansäuerung der Rhizosphäre.
    - * Diese Reaktion ist nicht einheitlich verbreitet. Tomaten zeigen eine Ansäuerungsreaktion, während *Arabidopsis* diese Reaktion nicht zeigt.
  - Mit der Ansäuerung wäre die Mobilität und somit die Verfügbarkeit des Fe erhöht.

- Physiologische Reaktionen: Fe^{3+}- Reduktion
  - Unter Fe-Mangel wird eine Erhöhung einer Fe^{3+}-Chelatreduktase an der Plasmmembran in Strategie I-Pflanzen beobachtet.
    - * Die Reduktion von Fe^{3+} bewirkt eine Spaltung der Chelatverbindung.
    - * Nach der Spaltung steht Fe^{2+} frei zur Verfügung.

- Fe-Aufnahme in Strategie I-Pflanzen: Modell
  - Fe wird mittels Diffusion bzw. Massenströmung an die Wurzeloberfläche transportiert.
  - Fe^{3+} wird an der Oberfläche zu Fe^{2+}reduziert (Froh2p) und anschließend
  - in die Wurzel aufgenommen (IRT1p).
- Identifikation des Fe- Transporters
  - Der Fe^{2+}-Transporter, der die Fe-Aufnahme in Wurzeln kalalysiert, wird vom IRT1-Gen kodiert.
    - Unter Fe-Mangel wird IRT1 in Wurzeln erhöht exprimiert. Unter Fe-suffizienten Bedingungen wird IRT1 kaum exprimiert.
- Identifikation der Fe^{3+}- Reduktase
  - Die Fe^{3+}-Chelatreduktase wird vom Gen Froh2 kodiert.
    - Eine Mutation in Froh2 führt zu einem inaktiven Enzym, deshalb erfolgt keine Induktion der Reduktase unter Fe- Mangelbedingungen.
- Synthese von Phytosiderophoren
  - Unter Fe-Mangel reagieren Strategie II-Pflanzen mit:
    - der Sekretion von Phytosiderophoren und
    - einer erhöhten Aufnahmekapazität für Fe.
    - Fe wird als ein Fe^{3+}-Phytosiderophor-Komplex aufgenommen.
- Unter Fe-Mangel werden Phytosiderophoren ausgeschieden.
  - Nach 2–3 Tagen Eisenmangel werden Phytosiderophore synthetisiert und sekretiert.
- Fe-Aufnahme in Strategie II-Pflanzen: Modell
  - Als Antwort auf Fe-Mangel werden Phytosiderophoren von der Wurzel ausgeschieden.
  - Die PS bilden Komplexe mit u.a. Fe^{3+}, die mittels eines Carriers in die Wurzelzelle aufgenommen werden.
  - Der Fe^{3+}-PS-Komplex wird gespalten und das PS wieder ausgeschieden.

15.7 Schwermetall–Toleranz

15.7.1 Schwermetalltoleranz

- Entgiftung von Schwermetallen
  - Schwermetalle sind per Definition Elemente, die eine spezifische Masse von $>$ 5 g cm-3 besitzen
  - Schwermetalle, wie Ni, Cu und Zn, sind essentielle Nährstoffe aber bei erhöhter Konzentration haben sie toxische Wirkungen.
  - Eine Schwermetalltoxizität wird verursacht durch:
    * Bindung des Metalls an Sulfydrylgruppen, die dabei die Enzymaktivität inhibieren,
    * Eine Verdrängung eines Elements aus der katalytischen Bindungsstelle eines Enzyms,
    * Einen induzierten Sauerstoffstress (Fenton- Reaktion) und/oder
    * Eine Zerstörung der Protein- bzw. Membranstruktur.
  - Die Vergiftungsmechanismen sind vielfältig und nicht immer gut charakterisiert.
- Toleranz gegenüber Schwermetalle
  - Mechanismen der Toleranz sind:
    * Eine mutualische Beziehung mit Mykorrhizen (Ektomykorrhizen),
    * Bindung an Zellwänden (??),
    * Ausscheidung von Chelatoren bzw. organischen Säuren,
    * Chaparonen,
    * Phytochelatine,
    * Metallothioneine und
    * Kompartmentierung.
- Metalltransporter in Pflanzen
  -
- Al^{3+}-Toxizität: Fallstudium
  - Aluminium ist das häufigste Metall und das vierthäufigste Element in Böden.
  - Al^{3+} ist die toxische Form, die in alkalischen, neutralen und schwach säuerlichen Böden relativ unlöslich ist. Demzufolge ist die toxische Wirkung von Al^{3+} unter diesen Bedingungen eher gering.
  - In saueren Böden führt Al^{3+}-Toxizität zur Wachstumshemmung und zum Ertragsverlust.

  - Symptome der Al-Toxizität treten zuerst als Wachstumshemmung im Wurzelapex auf.

- Al^{3+}-induzierte Sekretion von Malat
  - Al-Toleranz ist z. B. als Weizen bekannt und als single-gene trait vererbt.
  - Al-tolerante Linien sekretieren Malat.
    * Malatfluss: 10 pmol cm-2 s-1
    * K+-Ausscheidung: 5–25 pmol cm-2 s-1
      · Bei Malat-Efflux würde eine Konzentration von ca. 100 μM innerhalb von 30 min. erreicht.

- Al^{3+} hemmt K+ out-Kanäle und öffnet Aout- Kanäle in Wurzelprotoplasten
  - Der Al^{3+}-abhängige und –aktivierte Anionkanal deutet auf eine direkte Wechselwirkung zwischen Al und das Kanalprotein.
  - Anionkanäle in Pflanzen können auch organische Anionen transportieren (e.g. Citrat, Malat)
  - Al^{3+}-aktivierte Anionkanäle könnten an der Sekretion von organischen Säuren beteiligt sein.
  - Literatur: Pineros u. Kochian, Plant Physiol. 125: 292 (2001)

15.7.2 Phytochelatine

- Phytochelatine und Toleranz gegenüber Cd
  - Nach der Behandlung von Suspensionzellen (Rauvolfia serpentina) mit Cd wurde der überwiegende Anteil an Cd in einem Komplex gefunden.
    * Der Komplex war heterogen mit einer Molmasse von ca. von ca. 1040 kDa.
    * Eine Analyse ergab, dass der Komplex aus Cd und den Aminosäuren Glu, Cys und Gly bestand.
    * Weitere gebundene Formen z. B. Metallthionine (s.u.) wurden nicht beobachtet.
  - Die Cd-bindende Substanz wurde Phytochelatin genannt.

- Struktur von PC
  - Die molekülare Struktur von Phytochelatin besteht aus Gly und einer Wiederholung von γ–Glutamyl-Cystein [(γ–Glu–Cys)n-Gly (n= 2-11)].
    * Cd-PC-Komplex enthält Cd-Thiolat- Verbindungen.

    - Die Carbanyl- und Aminogruppen sind an der Bindung nicht beteiligt.
    - Daher kommt der hydrophile, polyanionische Charakter des Moleküls
    - Die Bindungsselektivität lautet: Cd^{2+}>Pb^{2+}>Zn^{2+}>Sb^{3+}>Ag^{+}>Hg^{2+}>As^{5-}>Cu^{+} u.s.w.

- Leicht veränderte chemische Strukturen von PC sind bekannt.
  - In Pflanzen der Fabales kommt Glutathion mit einem C-terminalen β–Ala vor (Homoglutation).
    - PC kommt bei den Fabales als Homo-PC vor.
  - Bei Mitgliedern der Poales kommt Glutathion mit einem C-terminalen Ser vor (Hydroxymethylglutation).
    - Demzufolge hat PC die Struktur: (β–Glu–Cys)n-Ser.
  - Auch in Mais sind abweichende Formen von Glutathion bekannt, die in PC eingebaut werden.

- Biosynthese und turn-over von PC
  - Synthese von PC erfolgt ohne lag-Phase nach Zugabe von Cd.
    - Es herrscht ein Precursor-Produkt-Verhältnis zwischen Glutathion und PC.
    - γ–Glutamylcystein-Dipeptidyltranspeptidase (Trivial: PC-Synthase, Mr = 95 kDa)
    - Die Reaktion lautet: γ–Glu–Cys–Gly + (γ–Glu–Cys)n- Gly -> (γ–Glu–Cys)n+1-Gly + Gly.
  - Diese Reaktion ist abhängig von Schwermetallen!
    - Die Effizienz der Aktivierung lautet: Cd^{2+}>Ag^{+}>Pb^{2+}>Cu^{+}>Hg^{2+}>Zn^{2+}>Sn^{2+}>Au^{3+}>As^{5-} u.s.w.
    - Eine Selbstregulation wird vermutet: PC bindet z. B. Cd und entfernt dabei das aktivierende Metall.

- Funktion von PC in vivo
  - Die Induktion der PC-Synthase durch Schwermetalle ist eine Adaptation bei der Pflanze zu Stress. Hinweise für diese Reaktion in vivo sind:
    - In Cd-toleranten Tomatenzellen verursacht die Behandlung der Zellen mit L-Buthionin- Sulfoxinim (Hemmstoff der γ–Glutamylcystein–Synthetase) einen Verlust der Cd-Resistenz.
    - Die cad1-Mutante in *Arabidopsis* ist Cdempfindlich. CAD1 kodiert die PC-Synthase.

    * Pflanzen (Acer pseudoplatanus), die in Znverseuchten Böden wachsen, zeigen PC Akkumulation in ihren Wurzeln, während benachbarte Acer-Bäume, die in nicht verseuchten Böden wachsen, keine Akkumulation von PC zeigen.

- Funktion von PC in der Homöostasis der Nährelemente
  - Zugabe von nicht toxischen Konzentrationen an Zn^{2+} und Cu^{2+} verursacht eine Induktion der PC-Synthase.
    * Die PC-Konzentration bleibt erhöht, bis die lösliche Fraktion von Cu^{2+} und Zn^{2+} verschwindet.
    * Eine wiederholte Zugabe verursacht eine erneute Synthese von PC.

- Der PC-Cd-Komplex wird aktiv in die Vakuole transportiert.
  - Zum Schluss landet der PC-Cd-Komplex in der Vakuole.
    * Vermutlich ist ein ABC-Transporter an den Transport beteiligt. Genauere Information zum Transportprotein und Mechanismus fehlt.

15.7.3 Metallbindung

- Akkumulation von Ni in Alyssum lesbiacum
  - Nahverwandte Spezies unterscheiden sich in ihrer Fähigkeit, auf Ni-verseuchten Böden zu wachsen.
  - Die hyperakkumulator-Pflanze zeigt eine Zunahme an Trockenmasse bei einer Ni-Konzentration, die für die nicht akkumulierende Pflanze toxisch ist.

- Histidin-Akkumulation in Xylem bei Alyssum
  - Die Hyperakkumulator-Pflanze, Alyssum, zeigt hohe Histidin-Konzentration im Xylem.
  - Röntgen-Strahl-Analyse deutet auf einen Ni- Histidin-Komplex im Xylem.
    * Die Histidin- und Ni-Konzentration im Xylem sind linear korreliert.
    * Nach Ni-Behandlung steigt die Histidin- Konzentration im Xylem von 0,02 auf 0,68 mM.
    * In der nicht akkumulierenden Pflanze bleibt die His-Konzentration unverändert nach Ni- Behandlung.

- His verleiht Ni-Toleranz in Alyssum

  - His-Zugabe zu einer nicht akkumulierenden Pflanze stellt Wachstum wieder her und fördert den Ni- Transport im Xylem
  - His verleiht Ni-Tolerenz in Alyssum. Dennoch können diese Ergebnisse nicht verallgemeinert werden.

- Hyperakkumulation von Ni in Thlaspi caerulescens
  - Mehr als 400 terrestrische Pflanzen sind bekannt, die Schwermetalle (Zn, Ni, Co, Cu) in hohen Konzentrationen akkumulieren.
  - Eine der bekanntesten Schwermetall- Akkumulator ist Thlaspi caerulescens
    * Diese Pflanze kann Zn bis zu 3% des Sprosstrockengewichts akkumulieren, ohne toxische Symptome zu zeigen.

- Zn-Akkumulation in Spross und Wurzel von Thlaspi
  - In Thlaspi caerulescens:
    * wird Zn im Spross und nicht in der Wurzel akkumuliert und
    * Die Vmax der Zn-Aufnahme in der Wurzel liegt deutlich höher als in T. arvense.

- Zn-Kompartmentierung in Wurzeln von Thlaspi
  - Wurzel von T. caerulescens speichert weniger Zn in der Vakuole.
  - Die Mobilität des gespeicherten Zn ist höher in T. caerulescens.
  - Zn wird in T. caerulescens zum Spross exportiert.

- Analyse des Zn- Transporters in Wurzeln
  - ZNT1 wurde mittels heterologer Komplimentation in Hefe isoliert.
    * In T. caerulescens war die Expression des Gens deutlich erhöht im Vergleich zu T. arvense.
    * Die Vmax des Carriers stimmten mit denen aus Wurzeln überein.

- Zn wird in der Zellwand und Vakuole des Blattes gespeichert.
  - Röntgenstrahlanalyse ermöglicht die Lokalisierung von Zn in situ.
    * Starke Signale wurden in der Zellwand und in der Zelle gemessen.
    * Da 80 bis 90% des Zellvolumens aus der Vakuole besteht, liegt der Schluss nahe, dass der Hauptanteil an Zn in der Vakuole gespeichert wird.

Tab. 15.1: Klassifizierung der mineralischen Pflanzennährstoffe nach ihren biochemischen Funktionen. Nach EVANS und SORGET (1966); MENGEL und KIRKBY (1987); aus Taiz und Zeiger [264]

Nährelement	Funktionen
Gruppe 1	**Nährelemente, die organische Verbindungen in der Pflanze bilden**
N	Aminosäuren, Amide, Proteine, Nucleinsäuren, Nucleotide, Coenzyme etc.
S	Cystein, Cystin, Methionin, Proteine, Liponsäure, Coenzym A, Thiaminpyrophosphat, Glutathion, Biotin, Adenosin–5'–phosphosulfat, 3–Phosphoadenosin
Gruppe 2	**Nährelemente für Energiestoffwechsel und strukturelle Integrität**
P	Zuckerphosphate, Nucleinsäuren, Nucleotide, Coenzyme, Phospholipide, Phytinsäure etc; Schlüsselrolle bei ATP–abhängigen Reaktionen
B	Komplexe mit Mannit, Mannan, Polymannuronsäure und anderen Zellwandkomponenten; Beteiligung an Zellstreckung und Nucleinsäuremetabolismus
Si	als amorphe Kieselsäure Bestandteil von Zellwänden, verantwortlich für deren mechanistische Eigenschaften, wie Festigkeit und Elastizität
Gruppe 3	**Nährelemente, die in der Zelle in Ionenform vorliegen**
K	Cofaktor bei mehr als 40 Enzymen; osmostisch wirksame Komponente der Turgorregulation (wichtigstes Kation); Bedeutung für die Elektroneutralität der Zelle
Na	beteiligt an der Regeneration von Phosphoenolpyruvat bei C_4– und CAM–Pflanzen; übernimmt an einigen Stellen die Funktion von Kalium
Mg	wird von vielen am Phosphattransfer beteiligten Enzymen benötigt; Bestandteil des Chlorophylls
Ca	Komponente der Mittellamelle bei Zellwänden; Cofaktor bei einigen an der Hydrolyse von ATP und Phospholipiden beteiligten Enzymen; second–messenger–Funktion bei der Stoffwechselregulation
Mn	notwendig für die Aktivität einiger Dehydrogenasen, Decarboxylasen, Kinasen, Oxidasen, Peroxidasen; Cofaktor weiterer kationenaktivierender Enzyme; Beteiligung bei der photosynthetischen O_2–Entwicklung
Cl	Beteilgung bei der photosynthetischen O_2–Entwicklung
Gruppe 4	**Nährelemente, die am Elektronentransport beteiligt sind**
Fe	Komponente der an der Photosynthese, N_2–Fixierung und Atmung beteiligten Cytochrome und Nichthäm–Eisenproteine
Cu	Komponente der Ascorbinsäureoxidase, Tyrosinase, Monoaminooxidase, Uricase, Cytochromoxidase, Phenolase, Laccase und von Pastocyanin
Zn	Komponente der Alkoholdehydrogenase, Glutamatdehydrogenase, Kohlensäureanhydrase etc.
Mo	Komponente der Nitrogenase, Nitratreduktase und Xanthindehydrogenase
Ni	Komponente der Urease; bei N_2–fixierenden Bakterien Bestandteil der Hydrogenasen

Zusammenfassung und Wiederholung

Pflanzenernährung

Kalium

Stickstoff

Phosphat

Sulfat

Eisen

Schwermetalltoleranz

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel15.html

Fragen

Mineral Nutrition

1. What does a plant need to grow from seed and complete its life cycle? What is the difference between the requirements of a plant and an animal?

2. What is an essential element? How many have been identified? What is the difference between an essential element and a beneficial one? Provide an example of each.

3. What is a nutrient solution? Why is it more convenient to use liquid medium, as opposed to soil, to grow plants in nutritional studies? In nutrient solutions, nitrogen can be supplied as NH_4^+ or NO_3^-. Which one would use in a nutritional study?

4. What is the difference between a macronutrient and a micronutrient? Provide a reason for the inability of plant physiologists to identify micronutrients in early nutritional studies. Why is it difficult to supply iron in nutrient solutions? What is the best way to overcome this difficulty?

5. What is a mineral deficiency? How can a mineral deficiency be recognized? How can farmers benefit from nutrient analysis?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

Assimilation of Mineral Nutrients

1. Nitrogen is taken up as NO_3^- by roots and converted first into NO_2^-, and then to NH_4^+, and the amide nitrogen of glutamine. What are the main enzymatic steps of this assimilatory process? How much ATP is consumed? In which steps?

2. What is the source of NH_4^+ in plant cells? Explain how NH_4^+ can be toxic to cells. How is that toxicity avoided?

3. Explain the symbiotic association between higher plants and nitrogen-fixing bacteria and provide an example.

4. What are the Nod factors? Describe the genes involved in the production of Nod factors.

5. What are the main enzymatic steps mediating the assimilation of sulfate? What is sulfate activation? Why is it necessary for the assimilation of sulfate into organic compounds?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Bergmann W (1992) Colour atlas nutritional disorders of plants: visual and analytical diagnosis, Fischer, Stuttgart

Marschner H (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants, Acad. Press, London

Curie C, Alonso J, Le Jean M, Ecker J, Briat JF (2000) Involvement of NRAMP1 from *Arabidopsis thaliana* in iron transport. Biochem J **347**:749–55

Eckhardt U, Buckhout T (1998) Iron assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii* involves ferric reduction and similar to strategy I higher plants. J Exp Bot **49**:1219–26

Eide D, Broderius M, Fett J, Guerinot M (1996) A novel iron–regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast. Proc Natl Acad Sci USA **93**(11):624–8

Espen L, M D, P DN, G Z (2000) Metabolic responses in cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots under Fe-deficiency: a ^{31}P–nuclear magnetic resonance in-vivo study. Planta **210**:985–992

Robinson N, Procter C, Connolly E, Guerinot M (1999) A ferric–chelate reductase for iron uptake from soils. Nature **397**(6721):694–7

Rocklin AM, Tierney DL, Kofman V, Brunhuber NMW, Hoffman BM, Christoffersen RE, Reich NO, Lipscomb JD, Que Jr. L (1999) Role of the nonheme Fe(II) center in the biosynthesis of the plant hormone ethylene. Proc Natl Acad Sci USA **96**:7905–09

Schikora A, Schmidt W (2001) Iron stress–induced changes in root epidermal cell fate are regulated independently from physiological responses to low iron availability. Plant Physiol **125**(4):1679–87

Schmidt W, Tittel J, Schikora A (2000) Role of Hormones in the Induction of Iron Deficiency Responses in Arabidopsis Roots. Plant Physiology **122**:1109–18

Tadege M, Dupuis I, Kuhlemeier C (1999) Ethanolic fermentation: new functions for an old pathway. Trends in Plant Science **4**(8):320–325

Thomine S, Wang R, Ward J, Crawford N, Schroeder J (2000) Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in Arabidopsis with homology to Nramp genes. Proc Natl Acad Sci USA **97**(9):4991–6

Interaktion mit der Umwelt III

16 Abiotische Umweltfaktoren

17 Biotische Umweltfaktoren

18 Sekundäre Pflanzenstoffe

19 Streß

Dieser Teil des Skriptes geht hauptsächlich auf die Vorlesung "Ökologische Biochemie" von Dr. Dreier zurück.

Wie die Literatur zeigt, ist es sehr schwierig, die Pflanzenphysiologie von der Pflanzenökologie zu trennen, bestehen doch zahlreiche Verknüpfungspunkte und Wechselwirkungen. Dieser engen Verbindung wird auch die Überschreibung der folgenden Kapitel mit dem Begriff "Ökophysiologie" gerecht.

Eingeteilt ist das Gebiet in die drei großen Bereiche "Abiotische Umweltfaktoren", "Biotische Umweltfaktoren" und Streßphysiologie.

Abiotische Umweltfaktoren 16

16.1 Wasser

16.2 Strahlung und Temperatur

16.3 Lebensdauer und Lebensform

Blabla

Mini–Glossar

homoiohydrisch (gr. $o\mu o\acute{\iota}\omega\varsigma$, gleich, ähnlich), *eigenfeucht*

Lebensformen im Sinne RAUNKIAERS (1905,1918) sind "Überdauerungsformen", d. h. die Pflanzen werden nicht nur nach ihrer Wuchsform, z. B. Kraut, Strauch, sondern auch nach dem Merkmal "Knospenlage und –schutz" in der ungünstigen Jahreszeit zugeordnet. [59]

Lichtkompensationspunkt (LKP, I_K), Lichtintensität, bei der die Photosynthese die Atmung gerade ausgleicht [126]

Ökologie (gr. $o\iota\kappa o\varsigma$ Haus, Hauswesen, $\lambda o\gamma o\varsigma$ Kunde, Kenntnis), *Umweltbiologie*, nach E. HAECKEL (1866) "die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt" [107]

poikilohydrisch (gr. $\pi o\iota\kappa\acute{\iota}\lambda o\varsigma$ mannigfaltig, bunt, $\acute{\upsilon}\delta\omega\rho$ Wasser), *wechselfeucht*

. ...

- ökologische Typen
  - Abwandlungen in der Morphologie
    - aber: grundlegende Organisation gleich
- Besonderheit bei Pflanzen
  - Pflanze nicht mobil
    - → Anpassungsdruck
- Toleranzbereich
  - Bereiche
    - Pessimum – Pejus – Optimum – Pejus – Pessimum
  - negative Korrelation zwischen Breite der Toleranz gegenüber Umweltfaktoren und Produktionsleistung
  - zwei Typen
    1. euryök
       - breite Toleranz gegenüber Umweltfaktoren
    2. stenök
       - nur geringer Toleranzbereich gegenüber Umweltfaktoren
       - hochproduktiv
- bei erhöhter Belastung Rückgang der Artenzahl

→ Standorte mit Extremwerten ökologischer Faktoren meist artenarm

- Beispiele
  - Hochmoorgesellschaften
  - Heidekrautfluren
  - von Flechten dominierte Tundren

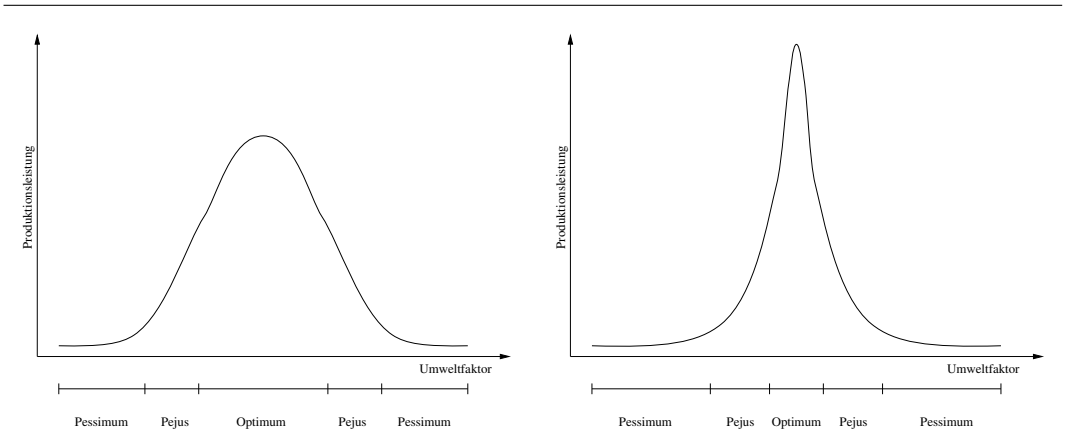


Abb. 16.1: Toleranzbereich euryöker (links) und stenöker (rechts) Organismen

16.1 Wasser

Bedeutung des Wassers für die Pflanze

- Elektronendonor bei der Photosynthese
- Reaktionspartner vieler Reaktionen des Metabolismus
- Lösungsmittel
- Transportmittel für Nährsalze etc. im Xylem

Anpassung an die Wasserversorgung

1. **poikilohydre Pflanzen**

   poikilohydrisch (gr. ποικίλος mannigfaltig, bunt, ὑδωρ Wasser), *wechselfeucht*

   - *wechselfeuchte Pflanzen*
   - gleichen sich weitgehend dem Feuchtigkeitszustand der Umgebung an
   - können schadlos austrocknen
   - Vertreter
     - vorzugsweise bei niederen Organismen
       - Bakterien, Pilze, Blaualgen, Algen, Flechten, verschiedene Moose
     - vegetative Organe nur bei sehr wenigen Angiospermen austrocknungsfähig

2. **homoiohydre Pflanzen**

   homoiohydrisch (gr. ομοίως, gleich, ähnlich), *eigenfeucht*

- *eigenfeuchte Pflanzen*
- Wasserpotential befindet sich *nicht* mit der Umgebung im Gleichgewicht
- können Austrocknung nicht ertragen
- müssen Wasserbilanz durch aktive Regulationsleistungen stabilisieren
  - durch viele morphologische Eigentümlichkeiten unterstützt

(a) **Hydrophyten**

- *Wasserpflanzen*
- Wasserleitungseinrichtungen und Wassertransport sehr reduziert
- Wasseraufnahme
  - durch die sehr dünnen Epidermisaußenwände ihrer untergetauchten Organe
- Adaptation: Gaswechsel
  - besonders O_2–Versorgung
  - CO_2–Löslichkeit im Wasser fast mit der in der Luft identisch

(b) **Hygrophyten**

- *Landpflanzen an feuchten Standorten*
- Adaptation
  - Transpirationsförderung
    → aufgrund der hohen Luftfeuchtigkeit erschwert
- die Transpiration fördernde Baueigentümlichkeiten
  - große Oberfläche
  - dünne Außenwände
  - Besatz mit *lebenden* Haaren
    * Gegensatz: tote Haare bei Xerophyten
  - emporgehobene Stomata

(c) **Mesophyten**

- Bewohner mittelfeuchter Standorte [252]
- Zwischenstellung zwischen Transpirationsschutz und –Förderung

(d) **Xerophyten**

- *Pflanzen trockener Standorte*
- Adaptation
  - Reduktion der Transpiration
    * Verringerung der transpirierenden Oberfläche
    * Verdickung der Epidermisaußenwände

        * Ausbildung verkorkter Abschlußgewebe
        * derbe Cuticula
        * Versenkung der Spaltöffnungen in die Oberfläche
        * Besatz mit *toten* Haaren
        → windstille Zonen
        · Gegensatz: lebende Haare bei Hygrophyten
    - verstärkte Wasseraufnahme aus dem Boden
        * tiefreichendes Wurzelsystem
    - Anlage von Wasserspeichern (*Sukkulenz*)
- Transpiratonsschutz
    - Hartlaub, Sukkulenz, ...

(e) **Halophyten**

- *Pflanzen salziger Standorte*
- Adaptation
    - Salzausscheidung
        → durch hohe Salzkonzentration Überschuß an Ionen in der Pflanze
- Salzausscheidung durch Salzdrüsen (*Hydathoden*)
    - vgl. Band 1, Kap. **??**, S. **??**
    - wahrscheinlich aktive Salzaufnahme durch die Drüsenzelle aus dem Blattinneren
    - passive Ausscheidung
    - Lokation vorwiegend an Spitzen von Blättern oder Blattzähnchen
- Sukkulenz [126]
    - Folge vermehrter Ionenaufnahme
    - nicht generell als Wasserspeicherung aufzufassen

Grundtypen des Wasserhaushalts im Pflanzenreich

Quelle: Larcher [151], S. 175f.

1. poikilohydre Pflanzen
2. homoiohydre Pflanzen

Grundtypen der Wasserbilanz

Quelle: Larcher [151], S. 204f.

1. hydrostabile Arten
2. hydrolabile Arten

ökophysiologische Konstitutionstypen des Wasserhaushalts

Quelle: Larcher [151], S. 205ff.

1. Bäume
2. sklerophylle Bäume und Sträucher
3. Zwergsträucher und Polsterpflanzen kühler Gebiete
4. Mesophytische und hygrophytische Kräuter
   - Mesophyten
   - Hochstaudenfluren
   - Hygrophyten
   - Frühjahrsgeophyten
5. Gräser und Seggen
6. Wüstenpflanzen
7. Hemiparasiten
8. Epiphytische Sproßpflanzen

16.2 Strahlung und Temperatur

16.2.1 Sonnen– und Schattenpflanzen

✎ **Lichtkompensationspunkt** (LKP, I_K), Lichtintensität, bei der die Photosynthese die Atmung gerade ausgleicht [126]

- Schattenpflanzen
  - Lichtkompensationspunkt
    - liegt niedriger als von Sonnenpflanzen
  - morphologische Besonderheiten
    - große Lichtantennen
    - große Grana
    - viel LHC
    - rel. hoher Anteil von Chl b
- Merkmale von Schattenpflanzen im Vergleich zu Sonnenpflanzen
  - positive Photosyntheserate schon bei niedrigerer Lichtintensität
    - LKP bei niedrigerer Lichtintensität

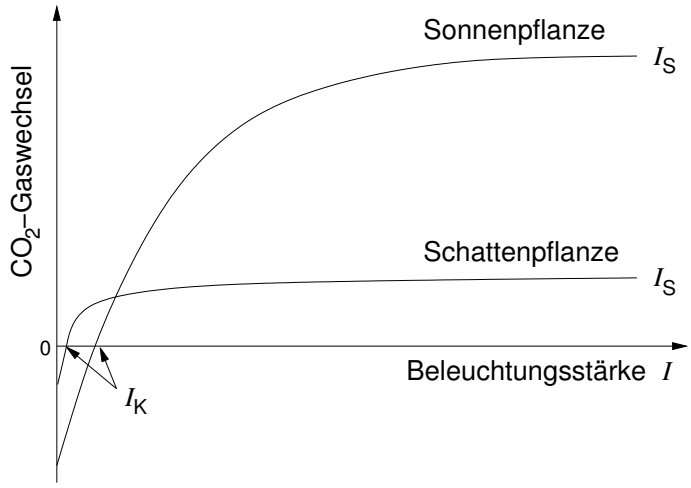


Abb. 16.2: Lichtsättigungskurven einer Sonnen– und einer Schattenpflanze. Die Schattenpflanze erreicht schon bei geringeren Lichtintensitäten ihren Lichtkompensationspunkt (LKP, I_K) und damit eine Netto–Photosynthese als die Sonnenpflanze. Dafür ist bei einer Schattenpflanze die Lichtsättigung (I_S) der Photosynthese schon bei verhältnismäßig geringen Lichtintensitäten erreicht, die maximale Netto–Photosyntheserate und damit die Biomasseproduktion bezogen auf die Pflanzenmasse liegt deutlich unter der der Sonnenpflanze. Der CO_2–Gaswechsel (und damit die Nettophotosynthese) werden ebenso wie die Beleuchtungsstärke (Photonenstromdichte) üblicherweise in $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ angegeben.

  - maximales Ausmaß der Photosynthese reduziert
  - (Dunkel–)Atmung ebenso reduziert
  - vgl. Abb. 16.2, S. 422

16.3 Lebensdauer und Lebensform

16.3.1 Einteilung der Pflanzen nach Lebensdauer

- **annuelle Formen**
  - *Anuelle*
  - einjährig
  - Bsp.: Sonnenblume, viele krautige Pflanzen
- **bielle Formen**
  - *Bielle*
  - zweijährig
  - Bsp.: Winterweizen
- **plurielle Formen**
  - *Plurielle*

  - mehrjährig, *hapaxanth*
  - nur ein Fortpflanzungszyklus
  - Bsp.: Agave

- **polycarpe Formen**
  - *Polycarpe*
  - bilden mehrfach Samen
  - hohe Lebensdauer (bis zu mehrere 1000 Jahre [?])
    * Zusammenhang mit den Meristemen

16.3.2 Lebensformen nach Raunkiaer

✎ **Lebensformen** im Sinne Raunkiaers (1905,1918) sind "Überdauerungsformen", d. h. die Pflanzen werden nicht nur nach ihrer Wuchsform, z. B. Kraut, Strauch, sondern auch nach dem Merkmal "Knospenlage und –schutz" in der ungünstigen Jahreszeit zugeordnet. [59]

1. **Phanerophyten**
   - Bäume und Sträucher
   - ausdauernde, verholzte Achsen
   - Erneuerungsknospen weit oberhalb des Erdbodens
2. **Chamaephyten**
   - Zwergsträucher
     - ausdauernd und verholzt
     - Bsp.: *Ericaceae*[1]
   - Halbsträucher
     - untere Teile verholzt
     - oben krautig
     - Bsp.: *Lavandula*[2]
   - bei beiden Erneuerungsknospen nahe dem Erdboden
3. **Hemikryptophyten**
   - Staudengewächse mit überdauerung durch Knospen an der Erdoberfläche
   - Kräuter

[1] Heidekrautgewächse; Ord. Ericales, U.Kl. Dilleniidae; im System nicht behandelt

[2] *Lavandula*: Lavendel; Fam. Lamiaceae, Ord. Lamiales, U.Kl. Asteridae; vgl. Band 3, Kap. 7.6.5, S. 123

→ saftige, unverholzte Sproßteile

- Bsp.: Gräser, krautige Rosettenpflanzen, Ausläuferpflanzen

4. **Kryptophyten**

   - zweijährige Kräuter und ausdauernde Pflanzen
   - erneuern sich aus Knospen unterirdischer Achsenorgane
     - Rhizome, Zwiebeln, Knollen
   - *Achtung:* **C**ryptophyta = Abteilung der (eukaryotischen) Algen[3]

5. **Therophyten**

   - Überdauerung durch Samen
   - Einjährige (*Annuelle*)

[3] im System nicht behandelt

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel16.html

Fragen

1.

weiterführende Literatur

Ellenberg H, Weber H, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1991) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica **18**:9–166

Raunkiaer C (1904) Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. Botanisk Tidsskrift **26**

Raunkiaer C (1905) Types biologiques pour la géographie botanique. Bull Acad Roy Sci Lett Danemark **5**:347–437

Raunkiaer C (1907) Planterigets livsformer og deres Betydning for Geografien, Munksgaard, Copenhagen

Raunkiaer C (1919) Recherches statistiques sur les formations végétales. Kgl Danske Vidensk Selkob Biöl Meddel **I**(3)

Raunkiaer C (1934) The life forms of plants and statistic plant geography, Claredon Press, Oxford, collected translated papers of C. Raunkiaer

Biotische Umweltfaktoren 17

17.1 Ernährungsbedingungen

17.2 Symbiosen

17.3 Parasitismus

17.4 Carnivorie

17.5 Allelopathie und Verteidigung gegen Herbivore

Blabla

Mini–Glossar

Symbiose Zusammenleben artverschiedener Organismen in engem räumlichem Kontakt, bei dem beide Partner davon zumindest zeitweise einen Nutzen ziehen. [126]

. ...

17.1 Ernährungsbedingungen

1. Halophyten
   (a) aktive Salzabgabe
   (b) zusätzliche Wassereinlagerung
   → Sukkulenz
2. Symbionten

   Symbiose Zusammenleben artverschiedener Organismen in engem räumlichem Kontakt, bei dem beide Partner davon zumindest zeitweise einen Nutzen ziehen. [126]

   (a) Flechten
   - Symbiose von Pilzen mit Grün– oder Blaualgen [126]
   - vgl. Band 3, Kap. 5.3, S. 53

   (b) Symbiose mit N_2–Fixierern
   - insbesondere bei *Leguminosen* (*Fabales*[1])
     – Wurzelknöllchenbakterien (Gattung *Rhizobium*)
     – vgl. Band 1, Kap. **??**, S. **??**

   (c) Mykorrhiza
   - *"Pilzwurzel"*
   - symbiontisches Zusammenleben sehr vieler Landpflanzen mit Pilzen [126]
   - vgl. Band 3, Kap. 3, S. 51 und Band 1, Kap. **??**, S. **??**
3. Carnivoren
   - an stickstoffarmen Standorten
   - "fleischfressend"
   - Beispiele
     – *Drosera*[2]

[1] U.Kl. Rosidae; vgl. Band 3, Kap. 7.5.3, S. 112

[2] *Drosera*: Sonnentau; *Dionaea*: Venusfliegenfalle; Fam. Droseraceae; Ord. Saxifragales; U.Kl. Rosidae; vgl. Band 3, Kap. 7.5.2, S. 111

- *Dionaea*
- *Utricularia*[3]
- *Nepenthes*[4]
- *Haptoglossa mirabilis*
- *Dactylella bambicodes* (carnivorer Pilz)

4. Parasiten

   (a) fakultative Parasiten [126]

   - können sich auch saprophytisch ernähren
     - von toter Substanz

   (b) obligate Parasiten [126]

   - völlig auf den Stoffwechsel eines lebenden Wirtes angewiesen
   - parasitierende Angiospermen stets obligate Parasiten

   i. Halbparasiten

   - *Hemiparasiten*
   - selbst photosynthetisch aktiv
   - Kohlenstoff–autotroph [126]
   - aber: Haustorien
     - zapfen das Xylem des Wirtes an

     → Wasser und anorganische Nährstoffe

     - selten auch organische Nährstoffe
   - Bsp.:
     - *Viscum*[5]
     - *Rhinantus*[6]

   ii. Vollparasiten

   - *Holoparasiten*
   - zapfen Siebröhren des Wirtes an
   - leben ausschließlich heterotroph von der Körpersubstanz des Wirtes
   - Bsp.:
     - *Cuscuta*[7]

[3] *Utricularia*: Wasserschlauch; Fam. Lentibulariaceae, Ord. Scrophulariales, U.Kl. Asteridae; vgl. Band 3, Kap. 7.6.4, S. 122

[4] Nepenthes: Kannenpflanze; zur Fam. Nepenthaceae, Ord. Sarraceniales, Kl. Magnoliidae gehörend; vgl. Band 3, Kap. 7.1.8, S. 92

[5] *Viscum*: Mistel; Fam. Loranthaceae, Ord. Santalales, U.Kl. Rosidae; Fam. und Ord. im System nicht genannt

[6] *Rhinantus*: Klappertopf; Fam. Scrophulariaceae, Ord. Scrophulariales, U.Kl. Asteridae; vgl. Band 3, Kap. 7.6.4, S. 121

[7] *Cuscuta*: Kleeseide, Teufelszwirn; Fam. Cuscutaceae, Ord. Solanales, U.Kl. Asteridae; vgl. Band 3, Kap. 7.6.3, S. 120

  - *Lathraea*[8] [126]
    * fast chlorophyllfrei
    * Baumwurzelparasiten
  - *Rafflesia arnoldii*[9]
    * Endoparasit[10]
    * größte Blüte im Pflanzenreich (ø ca. 1 m)

- auch bei Pilzen
- neue Hypothese zur evolutionären Bedeutung des Parasitismus
  - Beschleunigung der Evolution
    → erhöhter Konkurrenzdruck zwischen Wirt und Parasit

17.2 Symbiosen

17.2.1 Wurzelknöllchen (Actinorhiza)

- Wurzelknöllchen
- Symbiose von stickstoffbindenden Prokaryoten mit Pflanzen
- Literatur
  - Richter [226], S. 468ff.

17.2.2 Mykorrhiza

- "Pilzwurzel"
- Symbiose von Pilzen mit Pflanzen
- 1885 von FRANK erstmalig beschrieben worden [226]
- Literatur
  - Richter [226], S. 480ff.
- Formen [226]
  - vesikulär–arbuskuläre Mykorrhiza (VAM)
  - Ektomykorrhiza
  - Orchideen–Mykorrhiza
  - Ekto–endo–Mykorrhiza

[8] *Lathraea*: Schuppenwurz; Fam. Orobranchaceae, Ord. Scrophulariales, U.Kl. Asteridae; vgl. Band 3, Kap. 7.6.4, S. 122

[9] *Rafflesia arnoldii*: Rafflesie, Riesenblume; Fam. Rafflesiaceae, Ord. Aristolochiales, U.Kl. Magnoliidae; vgl. Band 3, Kap. 7.1.4, S. 89

[10] lebt vollständig im Wirt; nur Blüte außerhalb des Wirtes

Tab. 17.1: Wirtsbereich von Rhizobien, aus Richter [226]

Bakterium	Wirtspflanze
Rhizobium meliloti	Luzerne (*Medicago sativa*), *Melilotus alba*
Rhizobium leguminosarum	
biovar. viciae	Erbse (*Pisum sativum*), *Vicia sativa*
biovar. trifolii	Klee–Arten (*Trifolium*)
biovar. phaseoli	Bohnen–Arten (*Phaseolus*)
Rhizobium loti	*Lotus corniculatus* (Hornklee)
Bradyrhizobium japonicum	Sojabohne (*Glycine max*, *Glycine soja* = Wildform)
Bradyrhizobium sp.	Lupine (*Lupinus angustifolius*, *Lupinus luteus*)
Bradyrhizobium sp.	*Vigna*, *Ornithopus sativus*
Azorhizobium caulinodans oder *A. sesbaniae*	*Sesbania rotata* (Sproßknöllchen!)
Rhizobium ssp. NGR234	breites Wirtsspektrum: *Vignia*–, *Makrophilium*– und *Glycine*–Arten

vesikulär–arbuskuläre Mykorrhiza (VAM)

- *intrazelluläre* Mykorrhiza
- arbuskulär — benannt nach der baumartigen Struktur der intrazellulären haustorialen Pilzhyphen
- am weitesten verbreitet
  - bei 231 000 Angiospermen–Arten nachgewiesen (entspricht 85–90%)
- Mikrosymbionten
  - ca. 150 Pilz–Arten
    - drei Familien der Ordnung Endogonales (Glomales)
  - alle obligat symbiontisch
    - → Wachstum und Sporulation optimal nur im Verbund mit pflanzlichen Wurzelzellen
  - nur geringe Wirtsspezifität

Ektomykorrhiza

- *inter*– oder *extrazelluläre* Mykorrhiza

- Vorkommen
  - bei zahlreichen Nadel– und Laubbäumen sowie Sträuchern
  - mehr als 150 Gattungen der Familien Pinaceae, Fagaceae, Rosaceae, Cesalpinaceae
- Mikrosymbionten
  - überwiegend Asco– und Basidiomyceten

Orchideen–Mykorrhiza

- Form der Endomykorrhiza
- Symbiose wird mit Beginn der Entwicklung des pflanzlichen Partners etabliert
  - Orchideen–Samen sehr klein
    - ∗ enthalten kein Endosperm und daher nur wenige Speicherstoffe
    - → Keimung nur in Gegenwart des geeigneten Pilzes, der Nährsubstrat und essentielle Wirkstoffe liefert
  - Orchidee anfangs parasitisch
- zwei Formen
  1. fakultativ
     - Kormus mit normaler Autotrophie
       - → nicht mehr auf Pilz–Symbiont angewiesen
     - Mykorrhiza kann (trotzdem) erhalten bleiben
  2. obligat (mykotroph)
     - bei auch im ausgewachsenen Zustand partiell oder völlig heterotrophen Orchideen–Arten
       - ∗ Bsp.: *Neottia*, *Corallorhiza*, *Epipogium*
     - Orchidee parasitiert lebenslänglich auf dem Pilz–"Symbionten"

Ekto–endo–Mykorrhiza

- Übergangsform zwischen Ektomykorrhiza und VAM
- Vorkommen
  - *Pinus*, *Picea*
  - Vertreter der Ericaceae
    - ∗ z. T. in hochspezialisierter Form
    - ∗ Vertreter wachsen daher so gut auf stickstoff– und phosphatarmen Böden (Heide, Hochmoor, Nadelwald)

17.3 Parasitismus

Quelle: Lambers et al. [149], S. 445ff.

17.4 Carnivorie

Quelle: Lambers et al. [149], S. 487ff.

17.5 Allelopathie und Verteidigung gegen Herbivore

Quelle: Lambers et al. [149], S. 413ff.

Zusammenfassung und Wiederholung

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel17.html

Fragen

1.

weiterführende Literatur

Sekundärstoffwechsel und Sekundäre Pflanzenstoffe

18

18.1 Einführung

18.2 Isoprenoide (Terpenoide)

18.3 Phenole und Phenolderivate

18.4 Alkaloide

18.5 Tetrapyrrole (Porphyrine und offene Tetrapyrrole)

Wegen der Vielzahl der Sekundärstoffe und der daraus resultierende Unübersichtlichkeit kann hier nur ein kleiner Einblick in dieses Gebiet gegeben werden.

Dieser Teil ist hauptsächlich der Vorlesung "Ökologische Biochemie" von Dr. Dreier entlehnt.

Mini–Glossar

Alkaloide Gruppe basisch reagierender sekundärer Pflanzenstoffe, die in der Regel einen N–haltigen Heterozyklus aufweisen. Ihr basischer Charakter (alkaloid = alkali–ähnlich) rührt vom Ring–N her. Die Biosynthese der A. geht fast ausschließlich von den Aminosäuren Ornithin, Lysin, Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan aus.[109]

Isoprenoide auch Terpenoide; sekundäre Pflanzenstoffe, die aus 5–C–Einheiten (Isopentenyl–pyrophosphat, IPP) aufgebaut sind.[109]

Phenole Sekundäre Pflanzenstoffe, die aun einem aromatischen Ringsystem mindestens eine Hydroxylguppe oder funktionelle Derivate derselben tragen, sowie weitere Stoffe, die in ihrer Biosynthese an solche Phenole anschließen.[109]

sekundäre Pflanzenstoffe Substanzen, die in ihrer Biosynthese vom Stoffwechsel der Kohlenhydrate, Fette und Aminosäuren abgeleitet sind. Sie sind ihrer Biosynthese, nicht ihrer Bedeutung nach "sekundär".[109]

Tetrapyrrole Sekundäre Pflanzenstoffe, die aus vier miteinander über C1–Brücken verbundenen Pyrrolringen bestehen. Sie können offenkettig oder zu einem übergeordneten Ringsystem geschlossen (Porphyrine) sein. In diese Gruppe gehören neben den Chlorophyllen die Cytochrome und das Phytochrom.[109]

18.1 Einführung

> Die Terpenoide, die Phenole und die Alkaloide bilden die drei wichtigsten Gruppen der "sekundären" Pflanzenstoffe. Das ist eie recht unglückliche Bezeichnung schon deshalb, weil man "sekundär" allzu leicht mit "zweitrangig" oder gar "nebensächlich" gleichsetzt.[109]

- erstaunlich: trotz Vielfalt der Stoffe wenige zentrale Stoffwechsel–Wege
- kaum Nutzung gemeinsamer Enzyme in Primär– und Sekundärstoffwechsel–Wegen

  → damit getrennte Regulation ["binärer Waffencharakter"[58]]
- Kompartimentierung von Biosynthese und Speicherung in differenzierten Zellen, Geweben und Organen
  - nur selten Identität von Synthese– und Speicherort

18.1.1 Funktionen der pflanzlichen Sekundärstoffe

- kaum Ableitung aus der chemischen Struktur möglich
  - artspezifische Wirkung (u.a. Pheromone)
  - interspezifische Wirkung (u.a. Toxine)

- Toxine, u.a. Insektizide
- Phytoalexine: Pathogenabwehr
- Antibiotica (speziell für Fungizidabwehr)
- Attraktanzien (Anlockung, Nahrungssuche)
- Repellenzien (Verteidigung, Flucht)
- Signalstoff:
  - pflanzliche Hormone: ABA, GA
  - Sexualhormone
  - Pheromone (Sexual–, Alarm–, Markierungs–, Aggregation, Spur–, soziales Verhalten)
- Inhibitoren, auch Autoinhibitoren
  - artspezifische Proteinase–Inhibitoren, die spezifisch den Fraßfeind hemmen
  - Allomon: ökologischer Vorteil des produzierenden Organismus (Verteidigung, Anlockung)
  - Kairomon: Begünstigung des wahrnehmenden Organismus (Flucht, Nahrungssuche)

CONCEPT CHECK	18.1
✓	

18.2 Isoprenoide (Terpenoide)

Isoprenoide auch Terpenoide; sekundäre Pflanzenstoffe, die aus 5–C–Einheiten (Isopentenyl–pyrophosphat, IPP) aufgebaut sind.[109]

- einzelne Gruppen der Terpenoide
  1. Monoterpene
  2. Sesquiterpene
  3. Triterpene
  4. Sterine
  5. Steroidhormone
  6. Saponine

Tab. 18.1: Übersicht über die Gruppen der Terpenoide. Daten aus Heß [109]

5–C–Einheiten	Gruppe	Einige Beispiele
1	Hemiterpene	"Prenylrest" in Chinonen und Cumarinen, Isopren
2	Monoterpene	offen: Citral, Geraniol, Linalool monocyclisch: Limonen, Methol, Thymol, Menthon, Carvon, Cineol, Phellandren bicyclisch: Kampfer, α– und β–Pinen
3	Sesquiterpene	offen: Farnesol cyclisch: β–Cadinen, Abscisinsäure (ABA)
4	Diterpene	offen: Phytol cyclisch: Harzsäuren, Gibbereline
6	Triterpene	offen: Squalen cyclisch: Triterpenalkohole, Triterpensäuren, Steroide, Gossypol, Cucurbitacine
8	Tetraterpene	Carotinoide (Carotine, Xanthophylle)
n	Polyterpene	Kautschuk, Guttapercha, Balata

7. Herzglykoside
8. Steroidalkohole
9. Diterpene
10. Tetraterpene
11. Polyterpene

18.2.1 Mevalonat–Weg

18.2.2 DOXP–Weg

- Alternative zum Mevalonat–Weg
- erst spät entdeckt
- letzte Reaktionen noch unbelegt

Literatur

Lichtenthaler HK (1999) The 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate Pathway of Isoprenoid Biosynthesis in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular

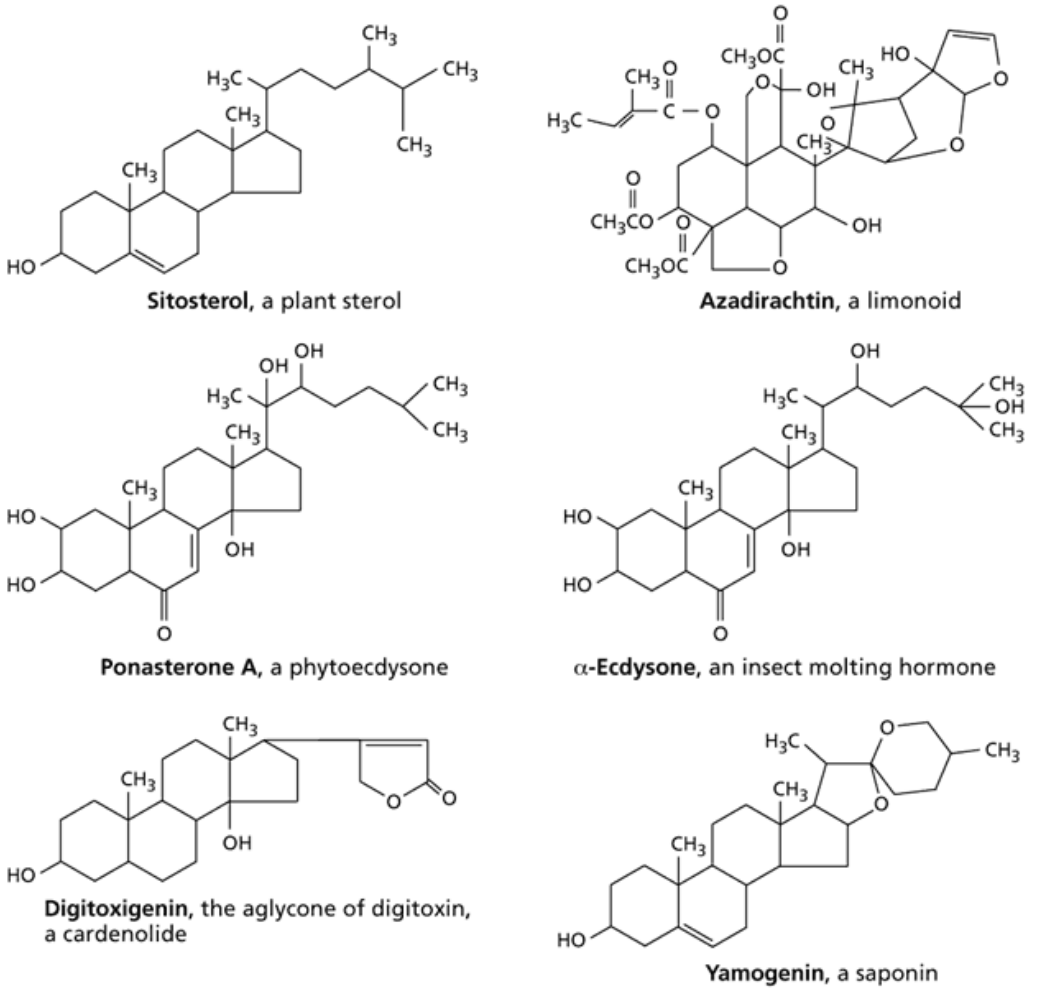


Abb. 18.1: Structure of various triterpenes. Digitoxigenin is the aglycone (sugarless) triterpene portion of the naturally occurring digitanides, which contain one molecule of the rare sugar D-digitoxose and one molecule of acetyldigitoxose. The yam Dioscorea contains saponins—e.g., yamogenin (Web Figure 13.1.A)—that are widely used as starting materials in the synthesis of progesterone-like compounds for birth control pills. `http://www.plantphys.net/article.php?ch=13&id=22`

Biology **50**:47–

CONCEPT CHECK	18.2
✓	

18.3 Phenole und Phenolderivate

Phenole Sekundäre Pflanzenstoffe, die aun einem aromatischen Ringsystem mindestens eine Hydroxylguppe oder funktionelle Derivate derselben tragen, sowie weitere Stoffe, die in ihrer Biosynthese an solche Phenole anschließen.[109]

18.3.1 Einteilung

- einfache Phenole
  - ein aromatischer Ring, der eine oder mehrere Hydroxylgruppen trägt
  - System kann zusätzliche Substituenten tragen (v.a. Methylgruppen, $-CH_3$)
- Phenolcarbonsäuren
  - einfache Phenole mit einer Carboxylgruppe (–COOH) als Substituenten
- Phenylpropanderivate
  - C–Skelett des Phenylpropans
    - aromatisches System mit einer Seitenkette aus drei C–Atomen
  - Beispiele: Zimtsäuren, Zimtaldehyde, Zimtalkohole, Cumarine, Lignin
- Flavanderivate
  - Flavanskelett
    - zwei aromatische Ringe: Ring A, Ring B
    - dazwischen sauerstoffhaltiger Heterozyklus
  - Einteilung nach dem Oxidationszustand des Heterozyklus des Flavanskeletts
    - Flavanone
    - Flavonole
    - Anthocyanidine
    - Flavan–3,4–diole
- Mischterpene (Mischterpenoide)
  - Kombination von Hemiterpenen mit aromatischen Systemen
  - aber auch Seitenketten aus mehreren bis vielen 5–C–Einheiten an aromatischen Grundgerüsten

    - Bsp.: **Polyprenyl–Seitenketten** von Plastochinon (PQ), Ubichinon

Quelle: Heß [109]

18.3.2 Biosynthese

- Übersicht[109]
  1. Shikimisäure–Weg
     - wichtigster Synthese–Weg
  2. Acetat–Malonat–Weg
     - liefert aromatischen Ring A der Flavanderivate
     - ansonsten bei Mikroorganismen von größerer Bedeutung
  3. Acetat–Mevalonat–Weg
     - Bildung zyklischer Terpene, die zu aromatischen Systemen dehydriert werden können
     - Bsp.: Thymol
     - Weg in höheren Pflanzen von untergeordneter Bedeutung

Shikimisäure–Weg

The Shikimic Acid Pathway

Plant phenolics are biosynthesized by several different routes and thus constitute a heterogeneous group from a metabolic point of view. Two basic pathways are involved: the shikimic acid pathway and the malonic acid pathway. The shikimic acid pathway (Web Figure 13.2.A, Abb. 18.2, S. 441) participates in the biosynthesis of most plant phenolics. The malonic acid pathway, although an important source of phenolic secondary products in fungi and bacteria, is of less significance in higher plants.

The shikimic acid pathway converts simple carbohydrate precursors derived from glycolysis and the pentose phosphate pathway to the aromatic amino acids (Herrmann und Weaver [108], 1999). One of the pathway intermediates is shikimic acid, which has given its name to this whole sequence of reactions. The well-known, broad-spectrum herbicide glyphosate (available commercially as Roundup) kills plants by blocking a step in this pathway (see Chapter 2 on this website). The shikimic acid pathway is present in plants, fungi, and bacteria but is not found in animals. Animals have no way to synthesize the three aromatic amino acids—phenylalanine, tyrosine, and tryptophan—which are therefore essential nutrients in animal diets.

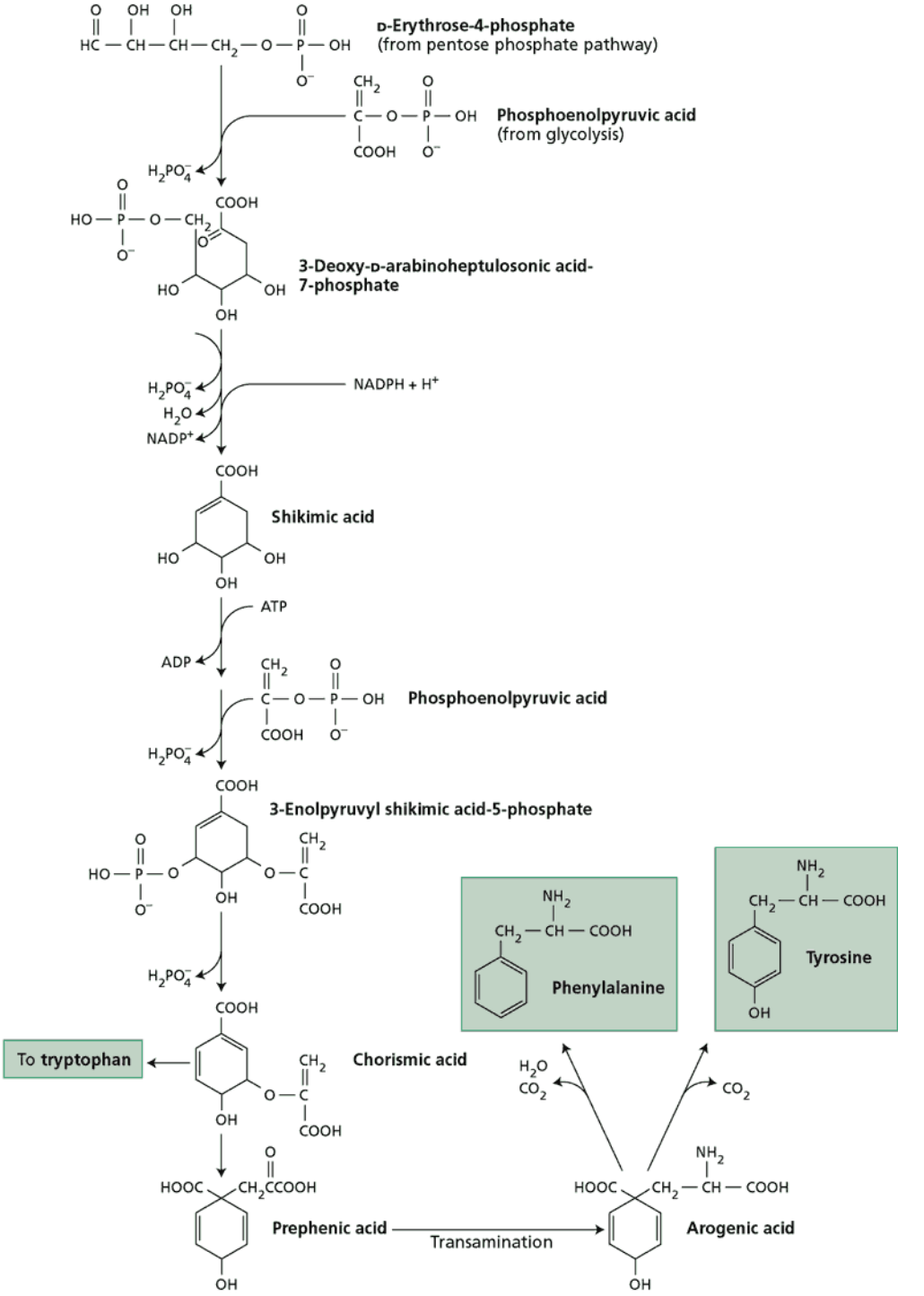


Abb. 18.2: The shikimic acid pathway. In the shikimic acid pathway, the aromatic amino acids are synthesized from carbohydrate precursors derived from the pentose phosphate pathway (D-erythrose-4-phosphate) and glycolysis (phosphoenolpyruvic acid).

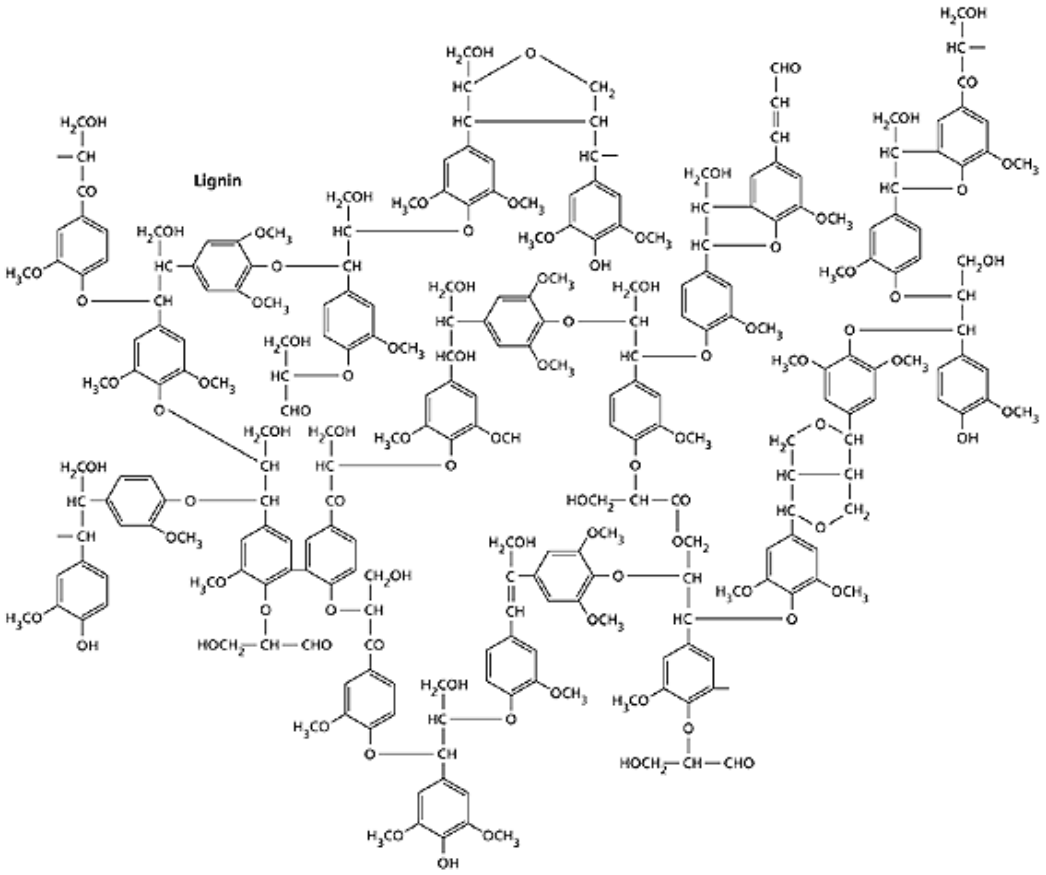


Abb. 18.3: Detailed Chemical Structure of a Portion of a Lignin Molecule. Partial structure of a hypothetical lignin molecule from European beech (Fagus sylvatica). The phenylpropanoid units that make up lignin are not linked in a simple, repeating way. The lignin of beech contains units derived from coniferyl alcohol, sinapyl alcohol, and paracoumaryl alcohol in the approximate ratio 100:70:7 and is typical of angiosperm lignin. Gymnosperm lignin contains relatively fewer sinapyl alcohol units. (After Nimz [197]) `http://www.plantphys.net/article.php?ch=13&id=24`

Quelle: `http://www.plantphys.net/article.php?ch=13&id=23`

Actetat–Malonat–Weg

18.3.3 Einzelne Gruppen der Phenolderivate

Zimtsäuren

Cumarine

Lignin

Phenolcarbonsäuren und einfache Phenole

Flavonoide

Stilbene

CONCEPT CHECK	18.3
✓	

18.4 Alkaloide

Alkaloide Gruppe basisch reagierender sekundärer Pflanzenstoffe, die in der Regel einen N–haltigen Heterozyklus aufweisen. Ihr basischer Charakter (alkaloid = alkali–ähnlich) rührt vom Ring–N her. Die Biosynthese der A. geht fast ausschließlich von den Aminosäuren Ornithin, Lysin, Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan aus.[109]

18.4.1 Derivate von Ornithin und Lysin

18.4.2 Derivate von Phenylalanin und Tyrosin

Betalaine

18.4.3 Derivate von Tryptophan

18.4.4 Purin–Alkaloide

CONCEPT CHECK	18.4
✓	

18.5 Tetrapyrrole (Porphyrine und offene Tetrapyrrole)

Tetrapyrrole Sekundäre Pflanzenstoffe, die aus vier miteinander über C1–Brücken verbundenen Pyrrolringen bestehen. Sie können offenkettig oder zu einem übergeordneten Ringsystem geschlossen (Porphyrine) sein. In diese Gruppe gehören neben den Chlorophyllen die Cytochrome und das Phytochrom.[109]

18.5.1 Biosynthese von Chlorophyllen und Cytochromen

Chlorophyll–Biosynthese

Chlorophyll Biosynthesis

In the first phase of chlorophyll biosynthesis, the amino acid glutamic acid is converted to 5-aminolevulinic acid (ALA) (Web Figure 7.11.A). This reaction is unusual in that it involves a covalent intermediate in which the glutamic acid is attached to a transfer RNA molecule. This is one of a very small number of examples in biochemistry in which a tRNA is utilized in a process other than protein synthesis. Two molecules of ALA are then condensed to form porphobilinogen (PBG), which ultimately form the pyrrole rings in chlorophyll. The next phase is the assembly of a porphyrin structure from four molecules of PBG. This phase consists of six distinct enzymatic steps, ending with the product protoporphyrin IX.

All the biosynthesis steps up to this point are the same for the synthesis of both chlorophyll and heme (see textbook Figure 7.28). But here the pathway branches, and the fate of the molecule depends on which metal is inserted into the center of the porphyrin. If magnesium is inserted by an enzyme called magnesium chelatase, then the additional steps needed to convert the molecule into chlorophyll take place; if iron is inserted, the species ultimately becomes heme.

The next phase of the chlorophyll biosynthetic pathway is the formation of the fifth ring (ring E) by cyclization of one of the propionic acid side chains to form protochlorophyllide. The pathway involves the reduction of one of the double bonds in ring D, using NADPH. This process is driven by light in angiosperms and is carried out by an enzyme called protochlorophyllide oxidoreductase (POR). Non-oxygen-evolving photosynthetic bacteria carry out this reaction without light, using a completely different set of enzymes. Cyanobacteria, algae, lower plants, and gymnosperms contain both the light-dependent POR pathway and the light-independent

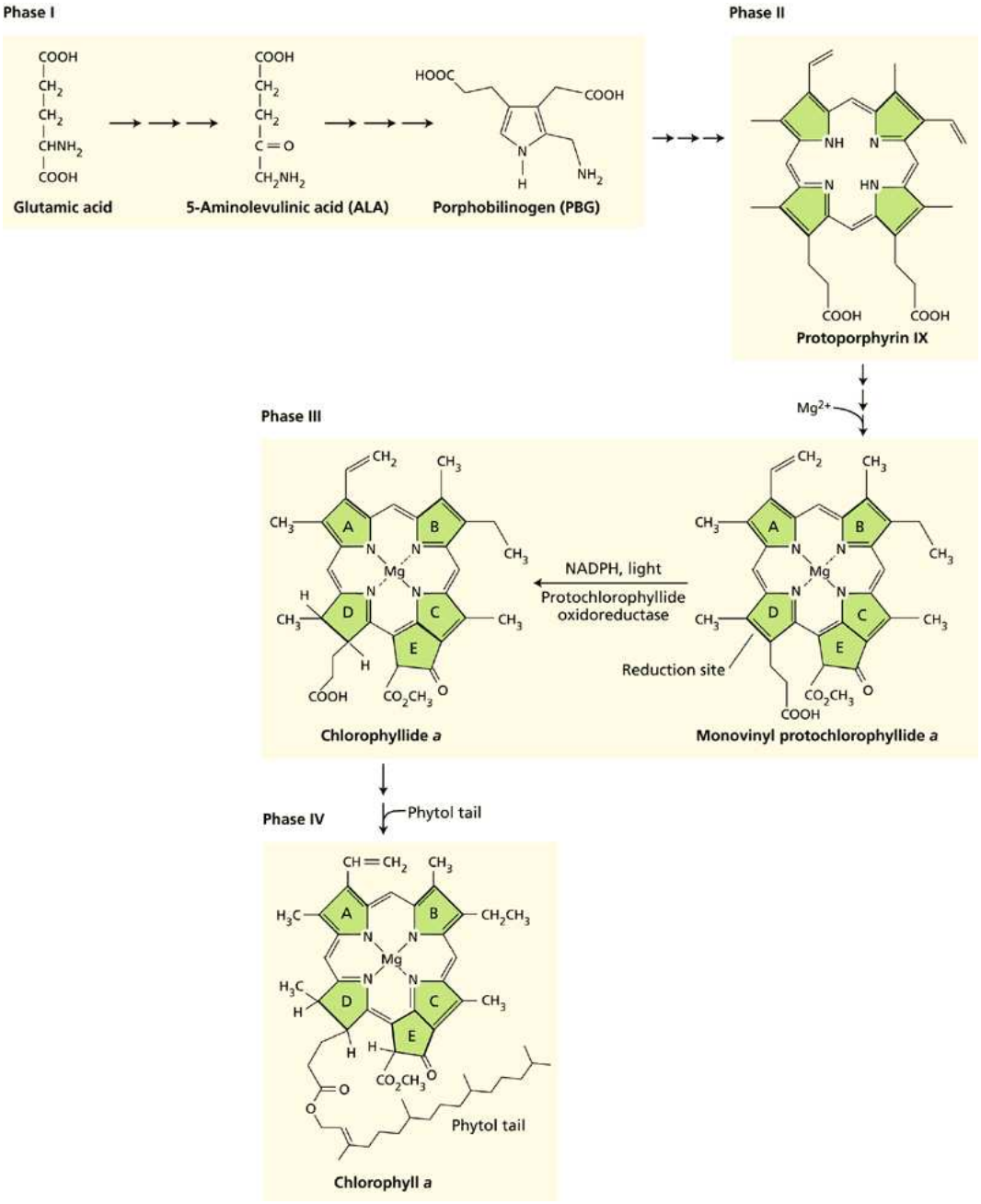


Abb.18.4: The biosynthetic pathway of chlorophyll. The pathway begins with glutamic acid, which is converted to 5-aminolevulinic acid (ALA). Two molecules of ALA are condensed to form porphobilinogen (PBG). Four PBG molecules are linked to form protoporphyrin IX. The magnesium (Mg) is then inserted, and the light-dependent cyclization of ring E, the reduction of ring D, and the attachment of the phytol tail complete the process. Many steps in the process are omitted in this figure.

pathway. Seedlings of angiosperms grown in complete darkness lack chlorophyll, because the POR enzyme requires light. These etiolated plants very rapidly turn green when exposed to light. The final step in the chlorophyll biosynthetic pathway is the attachment of the phytol tail, which is catalyzed by an enzyme called chlorophyll synthetase (Malkin und Niyogi [170]).

The elucidation of the biosynthetic pathways of chlorophylls and related pigments is a difficult task, in part because many of the enzymes are present in low abundance. Recently, genetic analysis has been used to clarify many aspects of these processes (Suzuki et al. [260], Armstrong und Apel [7]).

Quelle: `http://www.plantphys.net/article.php?ch=7&id=76`

CONCEPT CHECK	18.5
✓	

Zusammenfassung und Wiederholung

Sekundärstoffwechsel

Alkaloide

Isoprenoide/Terpenoide

Tetrapyrrole

Phenole/Phenolderivate

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter
http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel18.html

Fragen

Secondary Metabolites and Plant Defense

1. What three hydrophobic compounds protect plant surfaces? In what cells do they occur and how are they distinguished chemically?

2. What is meant by "secondary carbon metabolism" and what pathways are included in this category?

3. Discuss the main functions of secondary metabolites in plants and relate these functions to the sites of accumulation of secondary compounds in the plant.

4. What are terpenes chemically, and how are they synthesized? Give one example each of mono- and triterpenes that serve as feeding deterrents to insects.

5. What are the key intermediates of the phenolic biosynthesis pathway, and how is it regulated?

6. Compare and contrast the structures and functions of each of the following phenolic compounds: lignin, flavonoids, isoflavones, tannins. Do any phenolic compounds play a role in primary metabolism or development in plants?

7. How do alkaloids differ structurally from the other secondary compounds? Given their biological effects, how might they function ecologically?

8. What role does the poisonous gas HCN (hydrogen cyanide) play in plant defense?

9. What class of defensive compounds are produced mainly in the Brassicaceae?

10. What types of defense compounds would most likely occur in seeds?

11. What is the precursor of jasmonic acid? To what animal regulators is jasmonic acid related? (See Chapter 14 on this website)

12. Describe the signaling pathway whereby insect herbivory activates genes for proteinase inhibitors via jasmonic acid. What other stress responses are regulated by jasmonic acid?

13. What is the hypersensitive response and what chemical agents mediate it?
14. What genes are involved in the control of plant-pathogen recognition?
15. Do plants, like animals, have an immune response to pathogens?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Isoprenoide/Terpenoide

Chappell J (1995) Biochemistry and molecular biology of the isopreonoid biosynthetic pathway in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **46**:521–547

Lichtenthaler HK (1999) The 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate Pathway of Isoprenoid Biosynthesis in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **50**:47–

McGarvey DJ, Croteau R (1995) Terpenoid Metabolism. Plant Cell **7**(7):1015–1026

Phenole/Phenolderivate

Hahlbrock K, Scheel D (1989) Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **40**:347–369

Herrmann KM, Weaver LM (1999) The shikimate pathway. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **50**:473–503

Alkaloide

Hashimoto T, Yamada Y (1994) Alkaloid biogenesis: Molecular aspects. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **45**:257–285

Tetrapyrrole

Armstrong G, Apel K (1998) Molecular and genetic analysis of light-dependent chlorophyll biosynthesis, in Methods in Enzymology; Photosynthesis: Molecular biology of energy capture, S. 237–244, Academic Press, San Diego, CA

Malkin R, Niyogi K (2000) Photosynthesis, in [30], Kap. 12, S. 575–577

Suzuki JY, Bollivar DW, Bauer CE (1997) Genetic analysis of chlorophyll biosynthesis. Annu Rev Genet S. 61–89

Streß 19

19.1 Streß als Störung und Syndrom

19.2 Abiotische Streßfaktoren

19.3 Wirt–Pathogen–Interaktionen

19.4 Anthropogene Streßfaktoren

Blabla

Mini–Glossar

Avoidance Minimierung des Streßeinflusses

Equilibrium Funktionelles Gleichgewicht zwischen *allen* Teilen der Pflanze gewinnt an Bedeutung mit der Zunahme der Streßdauer und –intensität

Frost *freezing* Temperaturen, die zur Eisbildung führen [265]

Kälte *chilling* Temperaturen, die zu niedrig für normales Wachstum, aber zu hoch für Eisbildung sind [265]

Kreuztoleranz *cross tolerance* Toleranz gegenüber einem Streßfaktor, die durch Akklimatisierung gegenüber einem anderen Streßfaktor hervorgerufen wurde [265]

Persistenz Stabilität eingefahrener Stoffwechselwege

Postponing zeitliche Verlagerung des Bedarfes

Resistance Minimierung des Schadens

Resistenz *stress resistance* Fähigkeit der Pflanzen, mit den unvorteilhaften Bedingungen umzugehen. [265]

Streß Externer Faktor, der einen nachteiligen Einfluß auf die Pflanze hat. [265]

Temperaturkompensationspunkt *temperature compensation point* Temperatur, bei der der durch die Photosynthese fixierte Anteil von CO_2 dem durch die Atmung abgegebenen Anteil entspricht.

Tolerance Minimierung des Bedarfes

Literatur

Larcher [151] S. 255ff.

19.1 Streß als Störung und Syndrom

Allgemeine Strategien der Adaption an Streß [114]

- Avoidance
  - Minimierung des Streßeinflusses
  - z. B. durch Aerenchymbildung
- Tolerance
  - Minimierung des Bedarfes
  - z. B. durch Retardation des Wachstums
- Resistance[1]
  - Minimierung des Schadens
  - z. B. durch Aktivierung der antioxidativen Schutzsysteme
- Postponing
  - Zeitliche Verlagerung des Bedarfes

[1] Begriff fehlt auf der Kopie von Professor Hoffmann

        * Crawford 1992
    - z. B. durch temporäre Ruhezustände der Rhizome

- Ökonomie
    - jede adaptive Veränderung verbraucht zusätzliche Energie
- Persistenz
    - Stabilität eingefahrener Stoffwechselwege
    - z. B. Kohlenhydratexport aus dem Sproß in die metabolisch retardierte Wurzel
- Equilibrium
    - Funktionelles Gleichgewicht zwischen *allen* Teilen der Pflanze gewinnt an Bedeutung mit der Zunahme der Streßdauer und –intensität

CONCEPT CHECK	19.1
✓	

19.2 Abiotische Streßfaktoren

19.2.1 Wassermangel und Trockenheit

- Die Anpassung an Wassermangel und Trockenheit läßt sich nach Lang– und Kurzzeit–Strategien unterteilen.
- Langzeit–Strategien
  - verringerte Blattfläche
  - Blattfall
  - Stimulierung des Wurzelwachstums

☞ Abszission während Wasserstreß resultiert großenteils aus der erhöhten Synthese von und Empfindlichkeit gegenüber dem endogenen Phytohormon Ethylen. [265]

- Kurzzeit–Strategien
  - Schließen der Stomata
    - ∗ hydropassives Schließen durch verringerten Turgordruck in den Schließzellen
    - ∗ hydroaktives Schließen hängt von Stoffwechselprozessen in den Schließzellen ab
      - · unter Beteiligung von ABA
      - · ABA kann als Langstreckensignal Wassermangel in der Wurzel den Blättern kommunizieren und dort zum Schließen der Stomata beitragen.

☞ Die Fähigkeit, trotz Wassermangels weiterhin Assimilate zu transportieren, ist ein Schlüsselfaktor bezüglich fast aller Aspekte der pflanzlichen Resistenz gegenüber Trockenheit. [265]

- zwei ökologische Anpassungsformen
  1. Xerophyten
     - dicke Kutikula
     - wenige Stomata
       - ∗ in die Blätter versenkt
     - Photosynthese: C_4/CAM
  2. Mesophyten
     - Sproß/Wurzel–Verhältnis

        * verändert sich langsam
        * durch Steuerung des Wachstums von Sproß und Wurzel
    - Erhöhung des osmotischen Druckes π
        * Bsp.: Synthese und Speicherung von Prolin
    - ABA[2]
        * stimuliert Wurzelwachstum

Literatur

Lambers et al. [149] S. 197ff.: "8. Adaptions to Drought"

- Schema Lambers et al. [149] S. 197: "A plant's response to water deficit."

19.2.2 Hitzestreß und Hitzeschock

☞ Das Ungleichgewicht zwischen Photosynthese und Atmung bei höheren Temperaturen (Photosyntheserate nimmt schneller ab) ist einer der Hauptgründe für die schädigenden Effekte hoher Temperaturen

✎ **Temperaturkompensationspunkt** *temperature compensation point* Temperatur, bei der der durch die Photosynthese fixierte Anteil von CO_2 dem durch die Atmung abgegebenen Anteil entspricht.

- hohe Temperaturen reduzieren die Membranstabilität
    - Grund: die intermolekularen Wechselwirkungen werden mit steigender Temperatur schwächer
    - Photosynthese und Atmung hängen in ihrer Funktion von intakten Membranen ab
    - Aktivität von Photosynthese und Atmung sinkt schon deutlich vor der Denaturierung beteiligter Proteine
        → Reduktion der Aktivität ist mit den veränderten Membraneigenschaften bei höheren Temperaturen korreliert.
- Strategien, um die Membranstabilität zu erhöhen
    - Einlagerung mehr gesättigter Lipide kompensiert die Schwächung der Wasserstoffbrückenbindungen und elektrostatischen Wechselwirkungen bei steigenden Temperaturen.

☞ Resistenz gegen Trockenheit und Hitzeresistenz hängen beide von denselben Adaptationen ab. [265]

[2] ABA = Abscisinsäure

- Adaptationen zur Resistenz gegen Trockenheit und Hitze
  - reflektierende Haare und Blattwachse
  - Einrollen der Blätter
  - vertikale Blattausrichtung
  - schmale, stark gegliederte Blätter
    → reduzieren die Dicke der Grenzschicht und maximieren dadurch die konvektive und konduktive Wärmeabfuhr

19.2.3 Kälte und Frost

✎ **Kälte** *chilling* Temperaturen, die zu niedrig für normales Wachstum, aber zu hoch für Eisbildung sind [265]

✎ **Frost** *freezing* Temperaturen, die zur Eisbildung führen [265]

- thermal hysteresis proteins (THPs)
  - Antifrost–Proteine; sind für die thermische Hysteresis verantwortlich: Übergang von flüssig nach fest bei niedrigerer Temperatur als Übergang von fest nach flüssig

19.2.4 Salzstreß

- Halophyten: Pflanzen, die natürlicherweise in salzhaltigen Biotopen wachsen
- Glykophyten: Nichthalophyten, sind nicht fähig, gleich hohe Salzkonzentrationen wie Halophyten zu überleben

☞ Pflanzen unter Salzstreß müssen zusätzlich zum Wassermangel noch mit der Toxizität zu hoher Ionenkonzentrationen kämpfen. [265]

- SOS–Gene: *salt overly sensitive* während des Salzstresses angeschaltete Genfamilie

Literatur

Lambers et al. [149] S. 203: "10. Salt Tolerance"

19.2.5 Sauerstoffmangel im Boden

- unter Sauerstoffmangel setzt in der Zelle/im Gewebe Gärung ein
- Die ATP–Ausbeute über Gärung ist wesentlich geringer als über den TCA–Zyklus (2 mol zu 36 mol)
  - Der ATP–Mangel schränkt den aktiven Protonentransport in die Vakuole ein
  - Das führt zur cytosolischen Acidose (Ansäuerung des Cytoplasmas)

☞ Die eigentliche Schädigung durch Sauerstoffmangel ist die dadurch bewirkte cytosolische Acidose. Der Unterschied zwischen überflutungsempfindlichen und überflutungstoleranten Pflanzen liegt in der Dauer und Schwere dieses Phänomens als Antwort auf die Überflutung. [265]

- zusätzliche Gefahr bei der Wiederbelüftung durch reaktive Sauerstoffspecies
  - in Anoxie–toleranten Wurzeln wird daher während der Anoxie die SOD–Expression stark erhöht

19.2.6 Strahlungsstreß

- Streß durch zu hohe Sonneneinstrahlung wird in erster Linie durch ein Übermaß an Anregungsenergie im Photosyntheseapparat erzeugt.
- Die Folge ist Photoinhibition, vgl. Kapitel 12.1, S. 321

CONCEPT CHECK	19.2
✓	

19.3 Wirt–Pathogen–Interaktionen

19.3.1

19.4 Anthropogene Streßfaktoren

Zusammenfassung und Wiederholung

Allgemein

Anthropogene Streßfaktoren

Natürliche Streßfaktoren

URL Aktuelle Informationen und Links zu diesem Kapitel im Internet unter http://www.till-biskup.de/studium/stb/botanik-physiologie/kapitel19.html

Fragen

1. Define plant stress, stress tolerance, and acclimation to stress.
2. A decrease or cessation of leaf expansion is an early response to water stress. Provide a mechanism for this response.
3. Explain the role of the stomatal response to abscisic acid in plant tolerance to water stress.
4. What is osmotic stress? Explain how plant cells use compatible solutes to achieve osmotic adjustment. How effective is osmotic adjustment in promoting dehydration tolerance?
5. What are heat shock proteins? Do they provide thermotolerance? How is the synthesis of heat shock proteins regulated?

Quelle: Taiz und Zeiger [265]

weiterführende Literatur

Larcher W (1994) Ökophysiologie der Pflanzen, Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl

Anhang

Dieser Anhang dient in erster Linie der Weitergabe von alten Klausurfragen nebst deren Lösungen...

Klausurfragen

A.1 Entwicklungs– und Bewegungsphysiologie — Prof. Ehwald

1. Erläutern Sie das Wachstum pflanzlicher Zellen unter folgenden Aspekten:
   - Teilungswachstum, Streckungswachstum und Differenzierung
   - Wasseraufnahme, Turgordruck, Dehnung der Wand
2. Erläutern Sie, wie man bei der siphonalen Alge *Acetabularia* die Existenz einer morphogenetischen RNA nachgewiesen hat, und geben Sie Beispiele für den experimentellen Nachweis organ– bzw. gewebespezifischer Genexpression!
3. Erläutern Sie an je einem Beispiel die folgenden Begriffe:
   Totipotenz (=Omnipotenz), proliferative Zellteilung, inäquale Zellteilung, Differenzierung!
4. Erläutern Sie an Beispielen die Begriffe Determination, homoiogenetische und heterogenetische Induktion, Modulation, Modifikation!
6. Erläutern Sie die Abfolge der Phasen des Zellteilungszyklus und gehen Sie darauf ein, in welchen Abschnitten der Interphase folgende Prozesse stattfinden:
   - DNA–Replikation im Kern,
   - DNA–Replikation in Mitochondrien und Plastiden,
   - Transkription,
   - Translation
7. Nennen Sie die wichtigsten Gruppen der Phytohormone und je einen Vertreter, geben Sie an, von welchen biochemischen Grundbausteinen sie abgeleitet sind, geben Sie für jede Gruppe eine charakteristische Wirkung an!
8. Erläutern Sie drei Fälle, in denen das Verhältnis verschiedener Phytohormone ausschlaggebend für die Auswahl des Entwicklungsprogrammes ist!
9. Erläutern Sie die autokatalytische Wirkung des Ethylens bei der Fruchtreifung und die hormonelle Grundlage der Apikaldominanz!
10. Erläutern Sie die korrelative Beziehung zwischen der Samenanlage und dem Fruchtfleisch beim Wachstum und bei der Abscission von Früchten!
11. Erläutern Sie stichpunktartig den basipetalen Auxintransport und die Modulation des Streckungswachstums durch Auxin bei der Koleoptile der Gräser!

12. Erläutern Sie die Wirkungen von Cytokininen, Auxinen und Abscisinsäure auf die Entwicklung der Seitenknospen in einer Sproßachse!

13. Erläutern Sie die Wirkung von Phytohormonverhältnissen auf die Wurzel–Sproß–Korrelation und bei der *in vitro*–Morphogenese in Kallusgewebe!

14. Wie wirken Phytohormonverhältnisse auf die Geschlechtsausprägung der Blüten verschiedener zwittriger Pflanzen, welche Veränderungen im Phytohormonstatus ergeben sich bei Streßeinwirkung und bei der Induktion der Dormanz?

15. Erläuten Sie die Voraussetzungen, die erfüllt sein müssen, um einen Wirksstoff als Hormon zu bezeichnen!

16. Nennen Sie die wichtigsten Signalpigmente, mit deren Hilfe Photomorphogenese in höheren Pflanzen ausgelöst werden kann, und geben Sie an, wie eine phytochromvermittelte Niederenergiereaktion nachgewiesen werden kann und welche Veränderung das Phytochrom bei Belichtung erfährt!

17. Geben Sie je ein Beispiel für eine phytochromvermittelte Niederenergiereaktion und eine phytochromvermittelte Hochenergiereaktion, und geben Sie an, welche Anteile des sichtbaren Lichtspektrums bei Niederenergiereaktionen einerseits und Hochenergiereaktionen andererseits besonders stark aktivierend bzw. modifizierend wirken!

18. Was bedeutet im pflanzenphysiologischen Sinne Langtag und Kurztag, wie wird die Nachtlänge gemessen. Erläutern Sie an den Störlichteffekten, welche Teile der Pflanze an der Lichtperzeption beteiligt sind und wie die innere Uhr und das Phytochromsystem bei der Blühinduktion zusammenwirken!

19. Wie können Sie eine Kurztagpflanze am Blühen hindern, ohne die Dauer der Assimilationsperiode zu verändern? Wie können Sie das Blühen einer Langtagpflanze bei einer unterkritischen Dauer der Assimilationsperiode induzieren? Welche Teile der Pflanze sind für die Tageslänge zu ver...? Nennen Sie einen Kurztageffekt außer der Blühinduktion!

20. Stellen Sie experimentelle Befunde vor, die eine Beteiligung von Phytohormonen bei der Blühinduktion beweisen!

21. In welchen Monaten findet in der nördlichen und nördlich–gemäßigten Klimazone die Blühinduktion der Kurztagpflanzen statt? Geben Sie ein Beispiel für eine Kulturpflanze, die eine vernalisationsbedürftige zweijährige Langtagpflanze ist! Welches Phytohormon wird bei dieser Pflanze im Langtag in den Blättern gebildet?

A.2 Stoffwechselphysiologie — Prof. Lockau

1. Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?

2. Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?

3. Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?

4. Skizzieren Sie die Organisation des photosynthestischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.

5. Wie arbeitet ein Photosystem?

6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?

7. Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?

8. Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des CALVIN–Zyklus.

9. Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.

10. Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?

11. Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.

12. Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?

13. Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).

14. Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich im Energiebedarf für die Assimilation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?

15. Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.

16. Wodurch unterscheiden sich die Atmungsketten tierischer und pflanzlicher Mitochondrien?

17. Wie stellt man sich den Ablauf der ATP–Synthese an der ATP–Synthase vom F_1–F_0–Typ vor?

18. Definieren Sie den respiratorischen Quotienten (RQ). Welchen Zahlenwert hat er in etwa bei der Oxidation von Kohlenhydraten, von Fetten, von organischen Säuren wie Malat? Berechnen Sie (mit Rechengang) den RQ für die vollständige Oxidation von Stearinsäure (18:0).

19. Welche Gemeinsamkeiten haben photosynthetischer und respiratorischer Elektronentransport?

20. Wie können Fette in Kohlenhydrate umgewandelt werden?

Lösungen B

B.1 Entwicklungs– und Bewegungsphysiologie — Prof. Ehwald

1. *Erläutern Sie das Wachstum pflanzlicher Zellen unter folgenden Aspekten:*

   - *Teilungswachstum, Streckungswachstum und Differenzierung*
   - *Wasseraufnahme, Turgordruck und Dehnung der Wand*

   - Zum Zellwachstum gehören Zellteilung, Plasma– und Streckungswachstum.

     Zellteilungswachstum Jeder Teilung des Zellkerns geht eine identische Reproduktion der DNA und jeder Teilung der Zelle eine Protoplasmavermehrung voraus, die mit einer gewissen, wenn auch begrenzten Vergrößerung der Zelle verbunden ist. [204]

     Protoplasmawachstum Das Protoplasmawachstum stellt eine Protoplasmavermehrung in der Zelle dar, die Biosynthese neuer lebender Substanz bei nur geringer Volumenzunahme. Es umfaßt DNA–Replikation, Transkription, Translation und viele Enzymreaktionen. [159]

     Plasmawachstum Das Plasmawachstum besteht in erster Linie in einer Synthese artspezifischer Proteine, deren Synthese durch den Zellkern gesteuert wird. [204]

     Streckungswachstum Das Streckungswachstum ist die anschließende Volumenvergrößerung unter starker Wasseraufnahme und Vakuolenbildung, aber nur geringer Protoplasmavermehrung. Auf das Streckungswachstum folgt der Entwicklungsvorgang der Differenzierung. [159]

     Differenzierung Als Differenzierung bezeichnet man die Umgestaltung einer embryonalen Zelle in eine strukturell und funktionell spezialisierte Dauergewebszelle. Jeder Differenzierungszustand der Zelle ist eine Modifikation entsprechend bestimmter Genmuster, ein langanhaltend veränderter Zustand innerhalb der genetisch möglichen Reaktionsnorm. [159]

   - Das Streckungswachstum ist durch zwei Prozesse gekennzeichnet:
     - osmotische Erscheinungen
     - intensive Polysaccharidsynthese (Wandsynthese)
   - osmotische Erscheinungen
     - beginnen mit Zunahme der Dehnbarkeit der Zellwand unter Auxineinfluß (Wandlockerung)

  - Folge
    * plastische irreversible Überdehnung der Zellwand durch den Turgordruck Ψ_P, der dazu das kritische Druckpotential überschreiten muß
- Überdehnung mit Absinken von Ψ_P und dem Wasserpotential Ψ verbunden

  → osmotische Aufnahme von Wasser aus dem Interzellularen, den Gefäßen bzw. aus dem Umgebungsmedium

→ treibende Kraft der Volumenzunahme

  - Wasserpotentialdifferenz zwischen Zelle und ihrer Wasserquelle
- eindringendes Wasser bildet große Zentralvakuole
- Zelle registriert Absinken von Ψ_P und reagiert mit Osmoregulation

  → Ψ_P wird andauernd wieder eingestellt

  - verhindert rasches Erlöschen des Streckungswachstums [159]

2. *Erläutern Sie, wie man bei der siphonalen Alge Acetabularia die Existenz einer morphogenetischen RNA nachgewiesen hat, und geben Sie Beispiele für den experimentellen Nachweis organ– bzw. gewebespezifischer Genexpression!*

   [126, S. 474ff.]

   - Hinweise auf die RNA–Natur der vom Kern gebildeten morphogenetischen Substanz
     - Apikalenden eines zerteilten Stiels bilden beide Hut (Kontrolle)
     - kurzzeitige Behandlung mit Ribonuclease zerstört RNA der Spitze, Basis erhält durch Kern neue RNA und bildet Hut
     - Actinomycin hemmt Neubildung von RNA, Hut wird nur am Spitzenteil gebildet
     - Puromycin hemmt Proteinsynthese und verhindert Hutbildung trotz RNA–Gegenwart
   - Nachweis organ– bzw. gewebespezifischer Genexpression
     - durch Isolierung der mRNA (als poly(A)–RNA)
     - Beispiele [159, S. 226]
       (a) Speicherung von Reserveproteinen in Samen
           * sowohl Proteine als auch mRNAs treten zeitlich aufeinanderfolgend auf
       (b) Tabakpflanzen
           * in jedem Organ ca. 6000 spezifische mRNAs nachgewiesen (in keinem anderen Organ existent)
       (c) Mesophyllzellen von C_4–Pflanzen
           * mRNA für Rubisco fehlt

3. *Erläutern Sie an je einem Beispiel die folgenden Begriffe:*
   Totipotenz (=Omnipotenz), proliferative Zellteilung, inäquale Zellteilung, Differenzierung!

Totipotenz Fähigkeit einer Zelle, das gesamte genetische Potential zu realisieren bzw. alle artspezifischen Funktionen auszuüben [204]

- Beispiel: **Dedifferenzierung von Parenchymzellen** bei der Bildung von Wundcallus an Wundflächen bei krautigen Pflanzen. [159]
  - Unterdrückung der Totipotenz wird aufgehoben
  - blockierte Gene für Plasmawachstum und Zellteilung werden reaktiviert.

proliferative Zellteilung beide Tochterzellen behalten denselben, embryonalen Differenzierungszustand wie ihre Mutterzelle, naturgemäß stets äqual [159]

- Beispiel: Zellteilungen im Wachstumszentrum eines Meristems [159]
  - Tochterzellen streben über eine G_1–, S– und G_2–Phase einer erneuten Zellteilung zu

inäquale Zellteilung Schwesterzellen unterscheiden sich physiologisch, meist auch morphologisch (aber nie genetisch) voneinander [159]

- Mechanismus: Beginn mit einseitiger Anreicherung von Cytoplasmaorganellen, verschiedener Enzyme und Plasmawachstum, Verlagerung des Zellkerns; nach der Teilung bleibt die kleinere Zelle (Meristemoid) länger embryonal.
- Beispiel: Siebröhrenglied und Geleitzelle sind gemeinsames Produkt dieser Teilungsform [159]

Differenzierung Umgestaltung einer embryonalen Zelle in eine strukturell und funktionell spezialisierte Dauergewebszelle [159]

- Beispiel: wachsende, außerhalb des Organismus in Kultur genommene Gewebe behalten trotz lebhafter Zellteilungen bestimmte Differenzierungen ihres Herkunftsgewebes bei [159]

4. *Erläutern Sie an Beispielen die Begriffe Determination, homoiogenetische und heterogenetische Induktion, Modulation, Modifikation!*

Determination Entscheidung über die Realisierung genetischer Potenzen einer Zelle bei der Entwicklung [204]

- Beispiel: ganz junge Zellen werden determiniert, z.B.: geringe Streckung → Parenchymzelle; starke Streckung → Collenchymzelle [159]

Homoiogenetische Induktion Ein Gewebe überträgt seinen eigenen Differenzierungsweg auf benachbarte Zellen. [lib, S. 287]

- Beispiel: Leitbündel induzieren Leitbündel- und Cambium induziert Cambiumbildung in benachbartem Callus oder Parenchym; die Senker der Mistel werden, wenn sie radial das Cambium der Wirtspflanze durchwachsen, nicht durch dessen Dickenwachstum zerrissen, sondern wachsen mittels eigener cambialer Zellen mit, homoiogenetisch induziert vom Cambium der Wirtspflanze [159]

Heterogenetische Induktion Ein Gewebe induziert einen anderen als den eigenen Differenzierungstyp in benachbarten Zellen [lib, S. 288]

- Beispiel:

  - Bei der Spaltöffnungsentwicklung determinieren die Schließzellen die Entwicklung der Nebenzellen.
  - Genau über den Blattleitbündeln entwickeln sich bei manchen Pflanzen Drüsenzellen, bei anderen Haarzellen, chlorophyllfreie oder auch anthocyanführende Zellen; die Determination kommt von den Leitbündeln.
  - Cambium entsteht in Gewebekulturen an der Berührungsstelle von Xylem und Phloem, die erste Teilung unmittelbar an einer verholzten Xylemzelle. [159]

Modulation Reaktionen, die nur für die Dauer der Faktoreinwirkung anhalten [159]

- Beispiel: Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit durch ein Hormon [159]

Modifikation langanhaltende (qualitative oder quantitative) Reaktionen auf vorübergehende Faktoreinwirkung [159]

- Beispiel: Einmalige Hormoneinwirkung führt zur Neubildung einer Wurzel

6. *Erläutern Sie die Abfolge der Phasen des Zellteilungszyklus und gehen Sie darauf ein, in welchen Abschnitten der Interphase folgende Prozesse stattfinden:*

   - *DNA–Replikation im Kern,*
   - *DNA–Replikation in Mitochondrien und Plastiden,*
   - *Transkription,*
   - *Translation*

   - Zellzyklus: ...Zellteilung — Interphase — Zellteilung — Interphase...
   - Interphase: zwischen zwei Zellteilungen liegende Phase des Plasmawachstums
   - Interphase setzt sich zusammen aus:
     - G_1–Phase
     - S–Phase: Replikation der DNA
     - G_2–Phase: Replikation der Nucleolus–DNA, die die rRNA codiert
   - Mitochondrien- und Chloroplasten–DNA
     - während der *gesamten* Interphase repliziert.
   - Transkription und Translation
     - während der gesamten Interphase
     - Maxima
       (a) von der späten G1– bis in die S–Phase
       (b) in der G_2–Phase
     - Minimum
       * in der Prophase der Mitose
   - Zellteilungsphase setzt sich zusammen aus:

  - M(itose)–Phase
  - D-Phase (Tochterkernphase)

7. *Nennen Sie die wichtigsten Gruppen der Phytohormone und je einen Vertreter, geben Sie an, von welchen biochemischen Grundbausteinen sie abgeleitet sind, geben Sie für jede Gruppe eine charakteristische Wirkung an!*

   [159]

   - Überwiegend fördernd
     - Auxine
       - Vertreter: Indol-3-ylessigsäure (IES)
       - chemische Grundstruktur: Indol
       - charakteristische Wirkung: Stimulation des Streckungswachstums
     - Gibberelline
       - Vertreter: Gibberellinsäure (GA3)
       - chemische Grundstruktur: Diterpene
       - charakteristische Wirkung: Auslösen des Schossens
     - Cytokinine
       - Vertreter: Zeatin
       - chemische Grundstruktur: N-substituierte Derivate des Adenins
       - charakteristische Wirkung: geförderte Zellteilung (→ Name!), verbunden mit beschleunigter DNA-Synthese
   - Vorwiegend hemmend
     - Abscisine
       - Vertreter: Abscisinsäure (ABA)
       - chemische Grundstruktur: Sesquiterpenoid (Terpenoid)
       - charakteristische Wirkung:
         - hemmt Streckungswachstum und Zellteilung
         - löst Ruhezustände aus
         - beschleunigt Abwerfen von Blättern (Abscission)
     - Ethylen
       - Vertreter: Ethylen
       - chemische Grundstruktur: Alken
       - charakteristische Wirkung: Regulator der Fruchtreifung

8. *Erläutern Sie drei Fälle, in denen das Verhältnis verschiedener Phytohormone ausschlaggebend für die Auswahl des Entwicklungsprogrammes ist!*

   - Sproß–Wurzel–Korrelation
     - abhängig vom Auxin/Cytokinin–Verhältnis
     - vgl. Frage 13
   - Determination der Cambium–Elemente [252, S. 408]
     - Gibberellin fördert Phloembildung

  - IAA fördert Xylembildung
- Einfluß auf den Zellteilungsmodus [159, S. 289]
  - proliferative Zellteilung[1]
    - hohes Auxin– und Cytokininangebot
  - quantale Zellteilung[2]
    - hohes Auxin–, aber niedriges Cytokininangebot

9. *Erläutern Sie die autokatalytische Wirkung des Ethylens bei der Fruchtreifung und die hormonelle Grundlage der Apikaldominanz!*

- **Fruchtreifung** ist ein Senescenzprozeß, der so auffällige Geschehnisse umfaßt wie Farb–, Geschmacks– und Konsistenzänderungen (Weichwerden), an der Mutterpflanze beginnt, sich an der abgeworfenen oder geernteten Frucht fortsetzt und mit dem Zusammenbruch der lebenden Zellen endet. Das Klimakterium ist die Umschaltphase von Fruchtwachstum auf Fruchtsenescenz. Ein Merkmal des Klimakteriums ist übermäßige Ethylenproduktion. [159]
- Die klimakterische Ethylenproduktion ist autokatalytisch, wird durch Ethylen induziert. Bei vielen Pflanzen steigt vorher oder gleichzeitig im Sinne einer Kompetenzänderung die Reaktionsfähigkeit des Fruchtgewebes für Ethylen. Ethylen induziert dann als organinternes Signal den Atmungsanstieg und vermutlich alle übrigen klimakterischen Vorgänge. Es beeinflußt dabei primär Membranen (z.B. Tonoplast) sowie die Transkription bestimmter Gene (Induktion von Hydrolasen wie z.B. Endopolygalacturonase; vielleicht Induktion von Phosphofructo– und Pyruvatkinase). Alle klimakterischen Ereignisse bleiben aus, wenn man durch spezielle Inhibitoren die Ethylensynthese unterbindet oder durch Unterdruck das Ethylen entfernt. [159]
- Erste Ethylenbildung, d.h. der Beginn der Autokatalyse, wird durch Auxin und alle senescenzbeeinflussenden Faktoren kontrolliert. ACC–Synthase (ACC = 1–Aminocyclopropan–1–carbonsäure), das kritische Enzym der Ethylenbiosynthese, ist vor dem Klimakterium noch nicht in Früchten vorhanden; sie kann u.a. durch Auxin induziert werden. Im allgemeinen wird das Reifen durch Cytokinine und Gibberelline verzögert und durch Abscisinsäure (ABA) und Jasmonsäure beschleunigt. Vor allem durch den Transport von Auxinen, Gibberellinen und Cytokininen steht die Fruchtreifung unter der korrelativen Kontrolle anderer Organe. [159]
- **Apikaldominanz**, Bevorzugung der Gipfelknospe, geht auf ihre Auxinproduktion und –abgabe zurück. Die Seitenknospen werden unterdrückt; der Mechanismus dieser Auxinwirkung ist noch nicht ganz klar. Es sieht so aus, als hemme ein durch die Gipfelknospe hochgehaltener Auxingehalt in der Sproßachse die Ausbildung einer Leitbündelbrücke zwischen den Seitenknospen und den Achsenbündeln und drossele damit die

[1] proliferative Zellteilung: beide Tochterzellen behalten denselben, embryonalen Differenzierungszustand wie ihre Mutterzelle [159]

[2] quantale Zellteilung: eine oder beide Tochterzellen verlassen den Zellzyklus und erfahren eine Differenzierung [159]

Versorgung der Lateralknospen. Nach Dekapitierung wird diese Brücke schnell geschlagen. Cytokinine fördern, den Seitenknospen zugeführt, deren Wachstum, vermögen also der Apikaldominanz begrenzt entgegenzuwirken; für eine anhaltende Entwicklung dieser Seitenknospen ist aber auch Auxin notwendig. [252]

- **Apikaldominanz**: Sichtweise aus [159]

  In den Seitenknospen bzw. –trieben vorhandene Auxine und Cytokinine beeinflussen das Wachstum dieser positiv, ein sog. Korrelationshemmstoff (wahrschl. mit Ethylen oder ACC identisch, oder aber identisch mit Abscisinsäure) dagegen negativ. Vom Haupttrieb kommendes Auxin scheint folgendermaßen zu wirken:

  – Es stimuliert Bildung oder Transport des Korrelationshemmstoffes.
  – Es macht vielleicht außerdem die wachsende Gipfelknospe zum Attraktionszentrum für Cytokinine, die deshalb den Seitenknospen fehlen.
  – Es gelangt selbst (wegen des polaren Auxintransports) wesentlich schlechter in die Seitenknospen als der Hemmstoff.

10. *Erläutern Sie die korrelative Beziehung zwischen der Samenanlage und dem Fruchtfleisch beim Wachstum und bei der Abscission von Früchten!*

- Fruchtknoten bildet nach Bestäubung/Befruchtung[3] Auxin (IAA)
  - Auxin strömt im Blütenstiel polar abwärts, verhindert die Abscission
- in reifenden Früchten Synthese von Abscisinsäure (ABA)
  - bewirkt Abscission der Frucht
    * durch die Bildung eines Trennungsgewebes

11. *Erläutern Sie stichpunktartig den basipetalen Auxintransport und die Modulation des Streckungswachstums durch Auxin bei der Koleoptile der Gräser!*

- Auxin wird aus der Sproßspitze sowie aus jungen Blättern energiebedürftig durch Parenchym-, Procambium- und Cambiumzellen zur Sproßbasis transportiert (Geschwindigkeit 5 bis 20 mm/h). [159]
- Auxin kann auch im Phloem zusammen mit den Assimilaten transportiert werden. Dieser sekundäre Transportweg ist nicht polarisiert, sondern durch das source–sink–Verhältnis der Assimilate bestimmt. [252]
- Der polare basipetale Transport ist vom Stoffwechsel abhängig. Der Mechanismus beruht vielleicht auf Carriern von Proteinnatur im Plasmalemma, die Auxine aktiv und unter Beteiligung von Ca^{2+}–Ionen bevorzugt basipetal in den Apoplasten schaffen, von wo sie von der nächsten Zelle wieder im Symport mit H^+–Ionen aufgenommen würden. Der parenchymatische Transport der Auxine könnte auch im Symplasten durch die Plasmodesmen erfolgen.

[3] bei einigen Arten kann Parthenokarpie durch Auftragen von IAA auf die Narbe ausgelöst werden

- Sichtweise von Libbert zum **Auxintransport**:
  - Zellen nehmen getrieben von Protonenpumpe allseitig Auxin über gleichmäßig verteilte Carrier sekundär aktiv im Symport mit H^+ aus dem Apoplasten auf und reichern es an
  - Transportpolarität entsteht durch polare Verteilung eines zweiten Trägers (v.a. am basalen Zellende)
  - Zweiter Träger entläßt Auxin entlang seines Konzentrationsgefälles unter Mitbewegung von Ca^{2+} in den Apoplasten
- **Streckungswachstum** [159]
  - zu bestimmtem Punkt im Zellzyklus erfährt Zelle eine Kompetenzänderung, nach der sie auf Auxin mit Streckung reagieren kann
  - während Kompetenzphase steuert Auxinkonzentration Streckungstempo
  - Auxin setzt schnelle (Auxin → Wandlockerung → osmotische Wasseraufnahme) und langsame Reaktionen (Wandsynthese) in Gang.
  - schnelle Reaktion
    - innerhalb kürzester Zeit begrenzte Streckung auch ohne Wandsynthese herbeigeführt
    - Auxin wird hierbei durch Stimulation einer Protonenpumpe (Transport-ATPase) wirksam, welche H^+ in die Zellwand pumpt
  - Auxin wird zur Regulation des Streckungswachstums möglicherweise primär am ER gebunden, eine längere Signalwandlungskette führt bis zur Protonenpumpe
  - Sekretierte Protonen lockern Mikrofibrillengerüst in der Zellwand
  - langsame Reaktionsfolge ist für langanhaltende Streckung notwendig; umfaßt mRNA–, Protein– und Wandsynthese und wird durch Auxineinfluß auf Transkriptionsebene eingeleitet
  - Auxin ändert mRNA–Synthese qualitativ und quantitativ
  - Auxin stimuliert Synthese von Cellulose, Hemicellulosen, Pectinstoffen und Extensin
  - Es ist nicht bekannt, wann die langsame Reaktionskette abzweigt; die zur Wandsynthese führende Transkription ist aber keine Folgereaktion der Wandlockerung.

12. *Erläutern Sie die Wirkungen von Cytokininen, Auxinen und Abscisinsäure auf die Entwicklung der Seitenknospen in einer Sproßachse!*

- vgl. Aufgabe 9

13. *Erläutern Sie die Wirkung von Phytohormonverhältnissen auf die Wurzel–Sproß–Korrelation und bei der* in vitro*–Morphogenese in Kallusgewebe!*

- Wurzel–Sproß–Korrelation [159]
  - grundsätzlich vom Auxin/Cytokinin–Verhältnis abhängig
  - höhere Auxin–Konzentration

        * Determination des Meristems zur Wurzelbildung
      - höhere Cytokinin–Konzentration
        * Determination des Meristems zur Sproßbildung
  - *in vitro*–Morphogenese in Kallusgewebe[4] [159]
    - mittleres Auxin/Cytokininverhältnis
      * hoher Gehalt von IES *und* Kinetin [126]
      * **Calluswachstum**
    - hohes Auxin/Cytokininverhältnis
      * hoher Gehalt von IES, niedrige Kinetin–Konzentration [126]
      * **Wurzelbildung**
    - niedriges Auxin/Cytokininverhältnis
      * niedrige IES–Konzentration, hoher Kinetin–Gehalt [126]
      * **Knospenbildung** [159] bzw. Sprosse [126]

14. *Wie wirken Phytohormonverhältnisse auf die Geschlechtsausprägung der Blüten verschiedener zwittriger Pflanzen, welche Veränderungen im Phytohormonstatus ergeben sich bei Streßeinwirkung und bei der Induktion der Dormanz?*

    - **Geschlechtsausprägung**
      - Cytokinine, Auxin und Ethylen determinieren weiblich, Gibberellinsäure männlich
      - Männliche und zwittrige Blüten vom Weinstock können durch Cytokininbehandlung ganz verweiblichen; männliche, weibliche und zwittrige Blüten von Curcurbitaceen (spez. Gurken) sprechen besonders auf die übrigen genannten Hormone an [159]
    - **Streßeinwirkung**
      - Gibberelline und Cytokinine nehmen meist ab
      - ABA und Ethylen nehmen zu
    - **Dormanz** (endonome Ruhe): hängt mit weitgehender Inaktivität des Chromatins zusammen (Blockieren der Genexpression und Replikation)

      Höchstwahrscheinlich werden die dormanzinduzierenden Außenfaktoren Kurztag und Trockenheit dadurch aktiv, daß sie in das Mengenverhältnis fördernder und hemmender Hormone (Gibberelline und Abscisine) eingreifen, die den Knospen von den Blättern her zuströmen. Bei kurztagsensiblen Pflanzen sinkt im Kurztag die Gibberellinabgabe der Blätter drastisch; experimentell kann man mit Gibberellinen die Dormanz verhindern. Es kommt also im Blatt zur Signalumwandlung Kurztag (äußeres Signal) in niedriger Gibberellinspiegel (inneres Signal), welches die Entfernung vom percipierenden Organ Blatt zum ausführenden Organ Knospe überbrückt. Bei dormanzinduzierender Trockenheit erhöht sich dagegen die ABA-Abgabe der Blätter (nach [159])

[4] Kallus = Anhäufung nicht ausdifferenzierter Zellen [126]

15. *Erläuten Sie die Voraussetzungen, die erfüllt sein müssen, um einen Wirksstoff als Hormon zu bezeichnen!*

    [159]

    - chemische Signale
    - werden in einem Teil der Pflanze in geringer Menge erzeugt
    - werden in anderen Teil der Pflanze transportiert[5]
    - wirken dort schon in geringen Mengen steuernd auf verschiedene Prozesse ein (Wachstum, Entwickung, Bewegung)

16. *Nennen Sie die wichtigsten Signalpigmente, mit deren Hilfe Photomorphogenese in höheren Pflanzen ausgelöst werden kann, und geben Sie an, wie eine phytochromvermittelte Niederenergiereaktion nachgewiesen werden kann und welche Veränderung das Phytochrom bei Belichtung erfährt!*

    - Signalpigmente
      - Phytochrom
      - Protochlorophyllid
        * bei Chloroplastengenese
      - Blauabsorbierendes Pigment
        * bei Hochenergiereaktionen (HIR = *high intensity reaction* [159])
    - Nachweis einer phytochromvermittelten Niederenergiereaktion [126]
      - Biosynthese der Phenylalanin–Ammonium–Lyase (PAL)
        → Enzym, führt zur Zimtsäurebildung
        → Anthocyanbildung
    - Veränderung des Phytochrom bei Belichtung [159]
      - $P_r \rightarrow P_{fr}$
      - Veränderungen an der chromophoren Gruppe
        * cis–trans–Isomerisierung am C_{15}
        * möglicherweise Deprotonisierung am N_{21}

17. *Geben Sie je ein Beispiel für eine phytochromvermittelte Niederenergiereaktion und eine phytochromvermittelte Hochenergiereaktion, und geben Sie an, welche Anteile des sichtbaren Lichtspektrums bei Niederenergiereaktionen einerseits und Hochenergiereaktionen andererseits besonders stark aktivierend bzw. modifizierend wirken!*

    - Niederenergiereaktion (LIR = *low intensity reaction*)
      - Bsp.: Keimhemmung bei Lichtkeimern
      - besonders stark modifizierend wirkender Anteil des Lichtspektrums
        * 730 nm
    - Hochenergiereaktion

[5] "Bildungs– und Wirkungsort können bei Pflanzenhormonen aber auch identisch sein." [126, S. 478]

  - Bsp.: Induktion der Keimung bei Lichtkeimern (Kopfsalat, *Lactuca sativa*)
  - besonders stark modifizierend wirkender Anteil des Lichtspektrums
    * 660 nm

18. *Was bedeutet im pflanzenphysiologischen Sinne Langtag und Kurztag, wie wird die Nachtlänge gemessen. Erläutern Sie an den Störlichteffekten, welche Teile der Pflanze an der Lichtperzeption beteiligt sind und wie die innere Uhr und das Phytochromsystem bei der Blühinduktion zusammenwirken!*

    - LT
      - Überschreitung einer kritischen Tageslänge
      - Bsp.: Blühinduktion bei *Hyoscyamus niger*[6] bei $>$ 11h Lichtperiode
    - KT
      - Unterschreiten einer kritischen Tageslänge
      - Bsp.: Blühinduktion bei *Xanthium pennsylvanicum*[7] bei $<$ 15.5 h Lichtperiode
    - Messung der Nachtlänge
      - Nachtperiode physiologisch Unterschreitung einer Schwellenintensität der Strahlung
        * Schwellenintensität: 10^{-3} bis 10^{-2} W $\cdot$ m^{-2}
        * Vgl.: Mondlicht ca. $5{\cdot}10^{-3}$ (Vollmond *kann* induzierend wirken!)
    - an der Lichtperzeption beteiligte Pflanzenteile
      - Blätter
    - Zusammenwirken von innerer Uhr und Phytochromsystem
      - Zeitpunkt der Störlichtgabe entscheidend für die Wirksamkeit
      - besondere Empfindlichkeit für Störlicht in der Mitte der Dunkelphase
        $\rightarrow$ wahrscheinlich circadian rhythmisch veränderte Empfindlichkeit gegenüber "aktivem" Phytochrom [126]

19. *Wie können Sie eine Kurztagpflanze am Blühen hindern, ohne die Dauer der Assimilationsperiode zu verändern? Wie können Sie das Blühen einer Langtagpflanze bei einer unterkritischen Dauer der Assimilationsperiode induzieren? Welche Teile der Pflanze sind für die Tageslänge zu ver...? Nennen Sie einen Kurztageffekt außer der Blühinduktion!*

    - Hinderung der KTP am Blühen [126]
      - Störlicht, etwa in der Mitte der Dunkelphase eines bzw. mehrerer KT–Zyklen
      - Wirksamkeit des Störlichtes

[6] Bilsenkraut

[7] Spitzklette

        * im Verlauf der Dunkelphase eines KT unterschiedlich
        * Höhepunkt in der Mitte, Minima am Anfang und Ende der Dunkelphase
      - Wellenlänge
        * wirksamstes Störlicht: 660 nm (HR, hellrot)
        * Aufhebung des Effektes durch direkt nach HR gegebenen Impuls mit 730 nm (DR, dunkelrot)
  - Blühinduktion einer LTP bei unterkritischer LP
    - Störlicht, etwa in der Mitte der Dunkelphase eines bzw. mehrerer KT–Zyklen
  - die Tageslänge perzipierende Pflanzenteile
    - Blätter
      * gleichzeitig Bildungsorte für die für den Blühprozeß erforderlichen Assimilate durch Photosynthese
  - weiterer KT–Effekt
    - Induktion von Sukkulenz und CAM bei *Kalanchoë bloßfeldiana* [159]

20. *Stellen Sie experimentelle Befunde vor, die eine Beteiligung von Phytohormonen bei der Blühinduktion beweisen!*

    [159]

    - Pfropfung bei Arten mit **autonomer Blütenbildung**
      - Nachweis transportabler Blütenbildungsfaktoren
        * können Pfropfstelle überqueren
      - blühfördernde Faktoren
        * beschleunigte Blütenbildung bei Pfropfung einer spätblühenden Varietät auf eine frühblühende
      - blühhemmende Faktoren
        * verzögerte Blütenbildung bei Pfropfung einer frühblühenden Varietät auf eine spätblühende
    - **photoperiodischer Blühstimulus**
      - durch Pfropfung auf andere Pflanze übertragbar
      - KTP–Blatt[8], auf LTP gepfropft, bringt diese auch im Kurztag zum Blühen

21. *In welchen Monaten findet in der nördlichen und nördlich–gemäßigten Klimazone die Blühinduktion der Kurztagpflanzen statt? Geben Sie ein Beispiel für eine Kulturpflanze, die eine vernalisationsbedürftige zweijährige Langtagpflanze ist! Welches Phytohormon wird bei dieser Pflanze im Langtag in den Blättern gebildet?*

    - Blühinduktion

[8] KTP — Kurztagpflanze; LTP — Langtagpflanze

  - KTP benötigen die kurze Lichtdauer der Herbsttage bzw. (richtiger) die lange Dunkelheit der Herbstnächte [126]

- zweijährige LTP [252]
  - Bsp.: *Hyoscyamus niger* (Bilsenkraut), aber auch Sellerie, Kohl, Rüben
  - Phytohormon
    * Vernalin
      "Es ist strittig, aber eher unwahrscheinlich, ob es [das Vernalin] mit dem postulierten Blühhormon (Florigen) identisch ist. Es ist nicht ausgeschlossen, daß Gibberelline das Vernalin bilden; jedenfalls kann bei kältebedürftigen Arten vielfach Gibberellin die Kältewirkung ersetzen. Dagegen steht fest, daß Gibberelline das Florigen nicht vertreten können." [252, S. 388]

B.2 Stoffwechselphysiologie — Prof. Lockau

1. *Wie unterscheiden sich die beiden Wege der Tetrapyrrolsynthese?*

   - Pflanzen, meiste Bakterien, Archaea

     $$\text{Glutamat} \xrightarrow[\text{ATP} \rightarrow \text{AMP} + \text{PP}_\text{i}]{+\,\text{tRNA}^{\text{Glu}}} \text{Glutamyl–tRNA}^{\text{Glu}} \xrightarrow[-\,\text{NADP}^+]{+\,\text{NADPH}} \text{5–Aminolävulin}$$

   - Tiere, Pflanzen, Pilze, α–Proteobakterien

     $$\text{Succinyl–CoA} + \text{Glycin} \xrightarrow[-\,\text{CO}_2]{-\,\text{CoA-SH}} \text{5–Aminolävulinsäure}$$

2. *Welche Funktionen haben Chlorophylle und Carotinoide in der Photosynthese? Warum ist Chlorophyll grün?*

   - Chlorophyll
     - wichtigste Photosynthesepigmente
     - bilden Photosysteme (Chl a)
     - in LHCs (Chl b)
   - Carotinoide
     - Absorption im blauen Spektralbereich
       * Effektivität bei 0.2–0.5facher Aktivität von Chlorophyll
     - Schutzfunktion gegenüber Chlorophyll
       * z. B. gegen Angriff molekularen Sauerstoffs

3. *Wie erklärt sich der "red drop" (Rotabfall) im Wirkungsspektrum der O_2–entwickelnden Photosynthese?*

   red drop starker Abfall der Quantenausbeute der Photosynthese bei Cyanobakterien und Eukaryoten im längerwelligen Rotbereich ($>$ 680 nm) [252]

- Erklärung
  - Energie der langwelligen Quanten liegt weit under dem Bedarf der $NADP^+$–Reduktion durch Wasser
  - → mindestens zwei Quanten Rotlicht für Reduktion notwendig

Emerson–Effekt wechselseitige Steigerung der Quantenausbeute in der Photosynthese durch Licht der Wellenlängen um 560 und 720 nm.

- Auftreten
  - bei gleichzeitiger[9] Bestrahlung mit Licht beider Wellenlängen
- Bedeutung
  - spiegelt die Existenz zweier voneinander abhängiger Photosysteme (PS I und II) wider
  - → für Nachweis und Charakterisierung dieser Systeme bedeutsam

4. *Skizzieren Sie die Organisation des photosynthetischen Elektronentransportsystems in der Thylakoidmembran.*

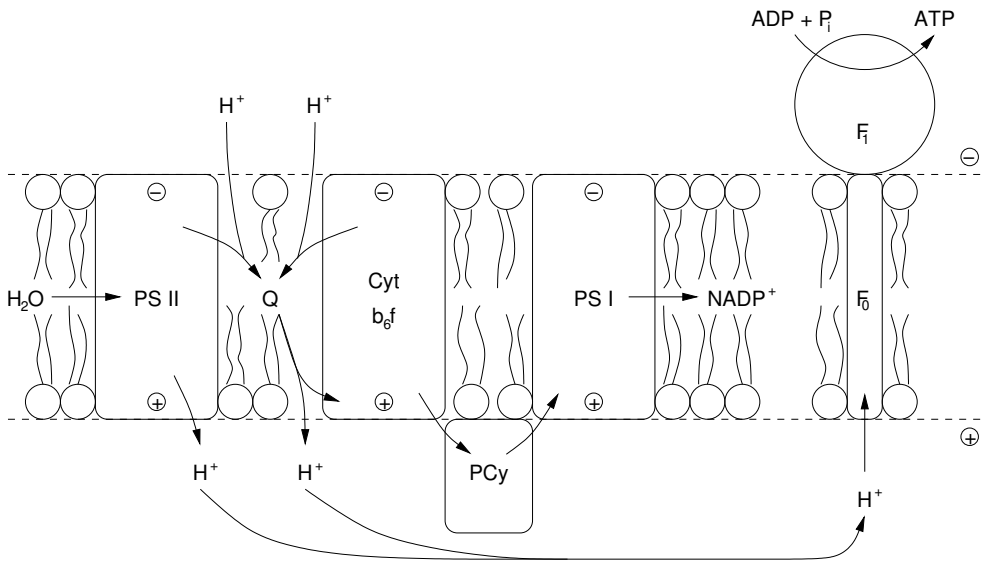


Abb. B.1: Photosynthetisches Elektronentransportsystem in der Thylakoidmembran

- vgl. Abb. B.1

5. *Wie arbeitet ein Photosystem?*

- angeregter Zustand
  - durch Lichtabsorption geänderter Energiezustand eines Pigmentmoleküls
  - liegt um den Energiegehalt des absorbierten Lichtquants über dem Energieniveau des Grundzustandes
  - Lichtabsorption des Chlorophylls

[9] oder durch kurze Dunkelpausen getrennt

        * hauptsächlich π–Elektronen der konjugierten Doppelbindung[10] verantwortlich
        * Aktivierung der Elektronen: $\pi \rightarrow \pi^*$ Übergang
        * verschiedene Anregungszustände
            · entsprechen der Anhebung von π–Elektronen auf ein jeweils höheres Orbital
        * 2. Singulettzustand (S_2)
            · durch Anregung mit blauem Licht
            · Energiegehalt: ca. 272 kJ über dem Grundzustand
            · sehr instabil
            · geht innerhalb von 10^{-12} s in den 1. Singulettzustand über
            · Energiedifferenz geht als Wärme verloren
        * 1. Singulettzustand (S_1)
            · Energiegehalt: ca. 171 kJ über dem Grundzustand
            · durch Anregung mit rotem Licht im Grundzustand oder Zurückfallen aus dem 2. Singulettzustand
            · wichtigster angeregter Zustand
            · Lebenszeit: ca. 10^{-9}–10^{-8} s
            · danach strahlungslose Desaktivierung oder Fluoreszenz
    – Fluoreszenz
        * immer aus dem S_1–Zustand
          → Fluoreszenzlicht daher immer rot
        * bei ungestörter Photosynthese keine nennenswerte Fluoreszenz
            · gerichtete Übertragung der primären Anregungsenergie auf benachbartes Molekül im Photosystem (induzierte Resonanz, s. u.)

- induzierte Resonanz
    – angeregtes Molekül induziert im π–Elektronensystem des benachbarten Empfängermoleküls Schwingungen
      → Empfängermolekül wird in S_1–Zustand versetzt
      → Sendermolekül fällt in Grundzustand zurück
    – Energieübertragung meist nahezu verlustfrei
    – Dauer: ca. 10^{-12} s
      → wesentlich schneller als Desaktivierung des S_1–Zustandes (s.o.)
- Energiefalle
    – in den Thylakoiden Pigmentproteine mit unterschiedlichen spektralen Absorptionseigenschaften

[10] Bei π–Elektronen mit konjugierter Doppelbindung, d. h. alternierenden Einfach– und Doppelbindungen, tritt Delokalisation der Bindungselektronen auf. Die Elektronen lassen sich nicht mehr zu bestimmten Atomen zuordnen. Die Delokalisation senkt die Energieniveaus, d. h. die Energie, die zur Anregung des Grundzustandes benötigt wird, sinkt, das zur Anregung benötigte Licht ist gegenüber Molekülen mit isolierten Doppelbindungen langwelliger. Für Details vgl. einschlägige Literatur, z. B. [262]

  - zu funktionellen Einheiten zusammengefaßt
  - Energieleitung immer kaskadenartig von den Antennenpigmenten zum Chlorophyll
    * folgt dem energetischen Gefälle
  - 90% der absorbierten Lichtenergie erreicht das Reaktionszentrum
    * innerhalb von 10^{-11}–10^{-10} s
    * durch die strukturelle Anordnung der Pigmente gemäß zunehmender Langwelligkeit der Absorptionsmaxima

- photochemische Primärreaktion
  - im angeregten Reaktionszentrum
    * Pigment–Dimer (P 700* bzw P 680*)
    * energetisch aufgeladen
    * durchspannt die Membran
  - Vorgang
    (a) Pigment–Dimer gibt sehr schnell ein Elektron an einen Acceptor (A) ab
    → Acceptor wird reduziert
    (b) kurzfristige Elektronenvakanz im Reaktionszentrum (Fehlen eines Elektrons)
    → oxidiertes P 700* bzw. P 680*
    (c) Elektronenvakanz wird über Elektronendonator (D) wieder ergänzt
  - Formeln:

$$RZ^* + A \rightarrow RZ^+ + A^- \qquad (10^{-10}\text{s})$$
$$RZ^+ + D \rightarrow RZ + D^+$$

  - Ergebnis
    * Umwandlung der elektronischen Anregungsenergie in Energie chemischer Potentialdifferenzen

- **photochemische Leistung**en der Photosysteme:
  - **Reduktion eines Acceptors und Oxidation eines Donators**

6. Wie schützen sich Chloroplasten vor reaktiven Sauerstoffspecies?

(a) Singulett–Sauerstoff $O_2^{*\,\text{Singulett}}$
- hochreaktiv, sehr toxisch
- Schutz durch Carotinoide
  - unterdrücken das Entstehen von $O_2^{*\,\text{Singulett}}$
  - setzen Lebensdauer des $O_2^{*\,\text{Singulett}}$ herab

(b) reduzierte Sauerstoff–Species
- PS I kann O_2 zum Superoxidradikal–Anion reduzieren

$$O_2 \quad + \quad e^- \quad \xrightarrow{\text{Photosystem I}} \quad O_2^{\bullet\,-}$$

Folgereaktionen

$$O_2^{\bullet -} + Me^{n+} \longrightarrow O_2 + Me^{(n+1)+}$$
$$2\,O_2^{\bullet -} + 2\,H^+ \longrightarrow O_2 + H_2O_2 \quad \text{(Superoxid–Dismutase)}$$
$$H_2O_2 + Me^{(n+1)+} \longrightarrow OH^- + {}^{\bullet}OH + Me^{n+}$$

- Hydroxyl–Radikal ${}^{\bullet}OH$ ist extrem aggressiv und toxisch
- Schutz [252]
  - Umsetzung im Ascorbat–Glutathion–System der Chloroplasten
  - beteiligte Enzyme
    * Superoxiddismutase
    * Ascorbatperoxidase
    * Dehydroascorbat–Reduktase
    * Glutathion–Reduktase

7. *Skizzieren Sie die Feinstruktur eines Chloroplasten und eines Mitochondriums. Welche Stoffwechselwege beherbergen die verschiedenen Kompartimente?*

Ausstattung der Kompartimente

(a) Chloroplasten

- Thylakoide
  - Träger der Photosynthesepigmente
    * v. a. Chlorophyll a und (soweit vorhanden) b

    → Träger der Lichtreaktion der Photosynthese
- Matrix
  - enthält zahlreiche Enzyme der CO_2–Fixierung
    * v. a. Ribulosebisphosphatcarboxylase
      · katalysiert erste Schritte des Einbaues von CO_2 in organische Substanz

(b) Mitochondrien

- innere Membran
  - Enzymausstattung
    * Enzyme der Atmungskette
    * ATP–Synthease–Komplex
      · wird durch elektrochemischen Gradienten angetrieben
      · produziert in der Matrix ATP
    * Transportproteine
      · transportieren Metabolite in die Matrix bzw. aus ihr heraus
- Matrix
  - enthält Hunderte von Enzymen
    * zur Oxidation von Pyruvat und Fettsäuren
    * für den Citronensäurezyklus

    - für die Biosynthese von Aminosäuren

8. *Formulieren sie die carboxylierende und die reduzierende Phase des* Calvin–*Zyklus.*

   (a) Carboxylierung

   $$\text{Ribulosebisphosphat (RubP)} \xrightarrow{+\,CO_2} \text{3–Phosphoglycerinsäure (3–PGS)}$$

   - Carboxylierung von Ribulose–1,5–bisphosphat zu 2 Molekülen 3–Phosphoglycerinsäure
   - unter Beteiligung von Ribulosephosphat–Carboxylase (Rubisco)
   - wichtigste Reaktion der autotrophen CO_2–Assimilation

   (b) reduktive Phase

   $$\text{6 3–PGS} \xrightarrow[+\,6\,ATP]{+\,6\,NADPH+H^+} \text{6 Triose–P} \xrightarrow{-\,1\,\text{Triose–P}} \text{3 Ribulose–5–P}$$

   - Carboxylgruppe der 3–Phosphoglycerinsäure wird zur Aldehydgruppe reduziert
   - Voraussetzung: vorherige Phosphorylierung mit ATP zu 1,3–Diphosphoglycerinsäure
   - Reduktion zu Phosphoglycerinaldehyd
     - in den Chloroplasten durch $NADPH_2$
     - in den Photosynthesebakterien durch $NADH_2$

   (c) Regeneration des CO_2–Acceptors

   $$\text{Ribulose–5–P} \xrightarrow{+\,ATP} \text{Ribulosebisphosphat (RubP)}$$

   - komplizierte Reaktionsfolge zur Regeneration des Ribulosebisphosphates
   - schließt den Cyclus
   - fast ausnahmslos Reaktionen und Enzyme, die auch in anderen Bereichen des KH–Stoffwechsels vorkommen
   - spezifisch für den Calvin–Cyclus nur letzter Schritt: Calvin–Cyclus
     - Phosphorylierung des Ribulose–5–phosphates zu Ribulosebisphosphat
       - durch ATP

9. *Beschreiben Sie Lokalisation und Funktion des Phosphat–Translokators.*

   - Lokalisation
     - innere Hüllmembran der Chloroplasten
   - physiologische Rolle
     - Export von Triosephosphaten im Gegentausch (**Antiport**) zu P_i
     - Nutzung der Triosephosphate
       - Synthesen im Cytoplasma
       - Gewinnung von NADH und ATP
         - durch Umwandlung zu 3–PGS

  - entstehende 3–Phosphoglycerinsäure (3–PGS)
    * kann in die Chloroplasten importiert werden
      · durch gleichen Translokator
      · im Antiport gegen P_i
  - Endergebnis:
    * **Export von Reduktionsäquivalenten und Energie aus den Chloroplasten**

10. *Was ist Photorespiration? Durch welchen enzymatischen Schritt wird sie eingeleitet?*

    Photorespiration Erhöhung des respiratorischen Gaswechsels[11] bei den C_3–Pflanzen während des Lichteinfalls [126]

    - Ausgangspunkt: Doppelfunktion der Ribulosebisphosphat–Carboxylase
      - sowohl Carboxylase als auch Oxygenase
      - abhängig von den relativen Konzentrationen an O_2 und CO_2 in den Chloroplasten
        * bei hoher Sauerstoffkonzentration Oxygenasereaktion
          · Entstehung von Phosphoglykolsäure
          · am weiteren Ablauf Peroxisomen und Mitochondrien beteiligt
        * bei überwiegender CO_2–Konzentration Carboxylierung
          · Photorespiration wird unterbunden

11. *Formulieren Sie die Reaktionen der Pyruvat–Carboxylase, der PEP–Carboxylase und der Pyruvat–Phosphat–Dikinase.*

    [126]

    - Pyruvat–Carboxylase

      $$\text{Pyruvat} + CO_2 + \text{ATP} \longrightarrow \text{Oxalacetat} + \text{ADP} + P_i$$

    - PEP–Carboxylase

      $$\text{PEP} + CO_2 + H_2O \longrightarrow \text{Oxalacetat} + P_i$$

    - Pyruvat–Phosphat–Dikinase

      $$\text{Pyruvat} + \text{ATP} + P_i \longrightarrow \text{PEP} + \text{AMP} + PP_i$$

12. *Welche Gemeinsamkeiten und welche Unterschiede weisen C_3– und C_4–Photosynthese auf?*

	C_3–Pflanzen	C_4–Pflanzen
Dunkel–Reaktionen	identisch	
CO_2–Fixierung	RUBISCO	Vor–Fixierung
Assimilation	Calvin–Cyclus	
CO_2–Kompensationspunkt	höher	niedriger
Energieverbrauch d. Assimilation	niedriger	höher
Photorespiration	+	-

[11] O_2–Aufnahme und CO_2–Abgabe

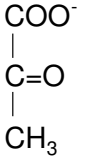


Abb. B.2: Pyruvat

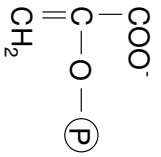


Abb. B.3: PEP

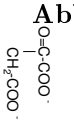


Abb. B.4: Oxalacetat

13. *Erklären Sie die Begriffe "Licht–Kompensationspunkt" und "CO_2–Kompensationspunkt" (mit Skizze).*

Licht–Kompensationspunkt Lichtintensität, bei der die Photosynthese die Atmung gerade ausgleicht [126]

CO_2–Kompensationspunkt Γ, CO_2–Konzentration, bei der die reelle Photosynthese gleich der Atmung, d. h. die apparente Photosynthese gleich Null ist [126]

14. *Warum haben C_4–Pflanzen einen niedrigeren CO_2–Kompensationspunkt als C_3–Pflanzen? Wie unterscheiden sie sich im Energiebedarf für die Assimilation von CO_2? Worauf ist dieser Unterschied zurückzuführen?*

- Grund für geringeren CO_2–Kompensationspunkt
  - primäre Fixierung des CO_2
    - durch PEP–Carboxylase
    - in den Mesophyllzellen
  - Affinität der PEP–Carboxylase für ihr Substrat (HCO_3^-) wesentlich höher als von RUBISCO zu CO_2
  - PEP–Carboxylase hat keine Oxygenase–Aktivität
- Energiebedarf für die Assimilation von CO_2
  - wesentlich höher als bei C_3–Pflanzen
  - C_4–Carboxylierungscyclus erfordert zwei energiereiche Phosphatbindungen pro Umlauf
    - in Form von 2 ATP aus der Lichtreaktion zur Verfügung gestellt

    → Grund für die Verbreitung in Gebieten hoher Strahlungsleistung

15. *Skizzieren und erklären Sie den Tagesgang des CO_2–Gaswechsels einer C_4–Pflanze und einer CAM–Pflanze.*

- C_4–Pflanze
  - tagsüber
    - CO_2–Aufnahme

        * Photosynthese überwiegt Atmung bei weitem
      - nachts
        * CO_2–Abgabe
        * keine Photosynthese, nur Atmung
    - CAM–Pflanze
      - tagsüber
        * kein CO_2–Gaswechsel
        * Stomata wegen Wasserverlustes geschlossen
      - nachts
        * CO_2–Aufnahme
        * Stomata geöffnet (geringe Verdunstungsgefahr)
        * CO_2 wird in Form von Malat gespeichert

16. *Wodurch unterscheiden sich die Atmungsketten tierischer und pflanzlicher Mitochondrien?*

    - Besonderheiten der pflanzlichen Atmungskette
      - 2 (oder 3?) zusätzliche Komponenten
        * tragen *nicht* zur Energiekonservierung bei
      - alternative Oxidase
        * wird nicht durch CN^- gehemmt[12]
        * Hemmer: Salicylhydroxamsäure (SHAM)
      - Oxidation von NAD(P)H
        * pflanzliche Mitochondrien: auch cytosolisches (Intermembranraum) NAD(P)H kann oxidiert werden
      - Bedeutung der alternativen Elektronentransportkette
        * unklar
        * Vermutungen
          · Schutz vor Überreduktion
          · Streßantwort
        * Ausnahme: Thermogenese

17. *Wie stellt man sich den Ablauf der ATP–Synthese an der ATP–Synthase vom F_1–F_0–Typ vor?*

    Binding Change Mechanism [283]

    - proton–translocating ATP synthase is driven by conformational changes
    - three (conceptual) phases

      (a) translocation of protons carried out by F_0

      (b) catalysis of formation of the phosphoanhydride bond of ATP carried out by F_1

[12] die Cytochrom–Oxidase der mitochondrialen Atmungskette ist dagegen Cyanid–sensitiv

(c) coupling of the dissipation of the proton gradient with ATP synthesis
  – requires interaction of F_1 and F_0

- F_1 subunit
  - proposed to have three interacting catalytic protomers
    * each in a different conformational state
    (a) L state
      * loose binding for ligands
      * catalytic inactive
    (b) T state
      * tight binding for ligands
      * catalytically active
    (c) O state
      * open conformation
      * very low affinity for ligands
      * catalytically inactive
  - interconversion of the three states
    * by free energy released on proton translocation
- synthesis of the phosphoanhydride bond of ATP
  - only in the T state
- ATP release
  - only in the O state
- steps of the reaction
  (a) binding of ADP and P_i to site L
  (b) energy–dependent conformational change
    – converting binding site L to T, T to O, and O to L
  (c) synthesis of ATP at site T and release of ATP from site O

18. *Definieren Sie den respiratorischen Quotienten (RQ). Welchen Zahlenwert hat er in etwa bei der Oxidation von Kohlenhydraten, von Fetten, von organischen Säuren wie Malat? Berechnen Sie (mit Rechengang) den RQ für die vollständige Oxidation von Stearinsäure (18:0).*

$$\mathrm{RQ} = \frac{\mathrm{CO_2}}{\mathrm{O_2}}$$

	RQ
Kohlenhydrate	1.0
Proteine	0.8
Fette	0.7
organische Säuren	>1

19. *Welche Gemeinsamkeiten haben photosynthetischer und respiratorischer Elektronentransport?*

- Elektronentransportsysteme aus Donatoren und Akzeptoren
- Elektronen hohen negativen Redoxpotentials durchlaufen eine Kette von Redox–Potentialen abgestuften Potentials
- Glieder der Elektronentransportkette: Oxidoreduktasen
  - Coenzyme
    - Cytochrome, NAD, Flavoproteide

20. Wie können Fette in Kohlenhydrate umgewandelt werden?

- Glyoxysomen
  - β–Oxidation
  - Glyoxylsäurezyklus
- Mitochondrien

Succinat $\longrightarrow$ Citrat–Zyklus $\longrightarrow$ Start Gluconeogenese

Literaturverzeichnis

[1] **Abel S, Ballas N, Wong L, Theologis A** (1996) DNA elements responsive to auxin. Bioessays **18**(8):647–54

[2] **Akiyoshi DE, Morris R, Hinz R, Mischke B, Kosuge T, Garfinkel D, Gordon M, Nester E** (1983) Cytokinin/auxin balance in crown gall tumors is regulated by specific loci in the T–DNA. Proc Natl Acad Sci USA **80**:407–411

[3] **Alberts B, Bray D, Lewis J, Raff M, Roberts K, Watson J** (1994) Molecular Biology of the Cell, Garland, New York, 3. Aufl.

[4] **Allen JF, Forsberg J** (2001) Molecular recognition in thylakoid structure and function. Trends Plant Sci **6**(7):317–326

[5] **Aloni R** (2001) Foliar and Axial Aspects of Vascular Differentiation: Hypotheses and Evidence. Journal of Plant Growth Regulation **20**(1):22–34

[6] **Arabidopsis Genome Initiative** (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant Arabidopsis thaliana. Nature **408**(6814):796–815

[7] **Armstrong G, Apel K** (1998) Molecular and genetic analysis of light-dependent chlorophyll biosynthesis, in Methods in Enzymology; Photosynthesis: Molecular biology of energy capture, S. 237–244, Academic Press, San Diego, CA

[8] **Assmann SM** (1995) Cyclic AMP as a Second Messenger in Higher Plants (Status and Future Prospects). Plant Physiol **108**(3):885–889

[9] **Assmann SM** (2002) Heterotrimeric and Unconventional GTP Binding Proteins in Plant Cell Signaling. Plant Cell **14**(90001):S355–373

[10] **Babu Y, Bugg C, Cook W** (1998) Structure of calmodulin refined at 2.2 Å resolution. J Mol Biol **204**:191–204

[11] **Balbi V, Lomax TL** (2003) Regulation of Early Tomato Fruit Development by the Diageotropica Gene. Plant Physiol **131**(1):186–197

[12] **Baldi P, Brunak S** (2001) Bioinformatics, Adaptive Computation and Machine Learning, MIT Press, Massachusetts, 2. Aufl.

[13] **Baltimore D** (1970) RNA-dependent DNA polymerase in virions of RNA tumour viruses. Nature **226**(252):1209–11

[14] **Bartel B** (1997) Auxin biosynthesis. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:51–66

[15] **Bartling D, Seedorf M, Schmidt R, Weiler E** (1994) Molecular Characterization of Two Cloned Nitrilases from Arabidopsis thaliana: Key Enzymes in Biosynthesis of the Plant Hormone Indole-3-Acetic Acid. PNAS **91**(13):6021–6025

[16] **Becker WM, Reece JB, Poenie MF** (1996) The World of the Cell, Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 3. Aufl.

[17] **Becraft PW** (2001) Plant steroids recognized at the cell surface. Trends in Genetics **17**(2):60–62

[18] **Bennett MJ, Marchant A, Green HG, May ST, Ward SP, Millner PA, Walker AR, Schulz B, Feldmann KA** (1996) Arabidopsis AUX1 Gene: A Permease-Like Regulator of Root Gravitropism. Science **273**(5277):948–950

[19] **Bent AF** (2001) Plant mitogen–activated protein kinase cascade: Negative regulatory roles turn out positive. Proc Natl Acad Sci USA **98**(3):784–786

[20] **Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L**, (Hg.) (2002) Biochemistry, Bd. 5, W. H. Freeman & Co., New York

[21] **Bergmann W** (1992) Colour atlas nutritional disorders of plants: visual and analytical diagnosis, Fischer, Stuttgart

[22] **Bernardi G** (1995) The human genome: Organization and evolutionary history. Annu Rev Genet **29**:445–476

[23] **Berridge MJ** (1993) Inositol trisphosphate and calcium signalling. Nature **361**(315–325)

[24] **Beyer P, Al-Babili S, Ye X, Lucca P, Schaub P, Welsch R, Potrykus I** (2002) Golden Rice: Introducing the beta-Carotene Biosynthesis Pathway into Rice Endosperm by Genetic Engineering to Defeat Vitamin A Deficiency. J Nutr **132**(3):506S–510

[25] **Biskup T** (1999) Prof. P. Hoffmann: Vorlesung Allgemeine Botanik, HU Berlin WS 1998/99, vorlesungs–Mitschrift

[26] **Borthwick HA, Hendricks SB, Parker MW, Toole EH, Toole VK** (1952) A reversible photoreaction controlling seed germination. Proc Natl Acad Sci USA **38**:662–666

[27] **Bowler C, Neuhaus G, Yamagata H, Chua N** (1994) Cyclic GMP and calcium mediate phytochrome phototransduction. Cell **77**:73–81

[28] **Briggs W, Beck C, Cashmore A, Christie J, Hughes J, Jarillo J, Kagawa T, Kanegae H, Liscum E, Nagatani A, Okada K, Salomon M, Rudiger W, Sakai T, Takano M, Wada M, Watson J** (2001) The Phototropin Family of Photoreceptors. Plant Cell **13**(5):993–997

[29] **Brückner C** (1999) Funktionelle Morphologie der Blüten, Früchte und Samen, UE SS 1999

[30] **Buchanan B, Gruissem W, Jones R**, (Hg.) (2000) Biochemistry and Molecular Biology of Plants, American Society of Plant Physiologists, Rockville

[31] **Buchanan SGSC, Gay NJ** (1996) Structural and functional diversity in the leucine-rich repeat family of proteins. Progress in Biophysics and Molecular Biology **65**(1):1–44

[32] **Buckhout T** (2000) VL Grundlagen der Pflanzenphysiologie: Wasserhaushalt, Assimilatetransport, Mineralstoffe, SS 2000

[33] **Burg S, Thimann K** (1959) The physiology of ethylene formation in apples. Proc Natl Acad Sci USA **45**:335–344

[34] **Burkhardt P, Beyer P, Wünn J, Klöti A, Armstrong G, Schledz M, von Lintig J, Potrykus I** (1997) Transgenic rice (*Oryza sativa*) endosperm expressing daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) phytoene synthase accumulates phytoene, a key intermediate of provitamin A biosynthesis. The Plant Journal **11**(5):1071–1078

[35] **Bush DS, Jones RL** (1988) Cytoplasmic calcium and α–amylase secretion from barley aleurone protoplasts. Eur J Cell Biol **46**:466–469

[36] **Celenza JL J, Grisafi P, Fink G** (1995) A pathway for lateral root formation in Arabidopsis thaliana. Genes Dev **9**(17):2131–2142

[37] **Chandok MR, Sopory SK** (1998) ZmcPKC70, a Protein Kinase C-type Enzyme from Maize. BIOCHEMICAL CHARACTERIZATION, REGULATION BY PHORBOL 12-MYRISTATE 13-ACETATE AND ITS POSSIBLE INVOLVEMENT IN NITRATE REDUCTASE GENE EXPRESSION. J Biol Chem **273**(30):19235–19242

[38] **Chang C, Kwok S, Bleecker A, Meyerowitz E** (1993) Arabidopsis ethylene response gene ETR1: similarity of product to two–component regulators. Science **262**:539–544

[39] **Chappell J** (1995) Biochemistry and molecular biology of the isopreonoid biosynthetic pathway in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **46**:521–547

[40] **Chen JG, Ullah H, Young JC, Sussman MR, Jones AM** (2001) ABP1 is required for organized cell elongation and division in Arabidopsis embryogenesis. Genes Dev **15**(7):902–911

[41] **Cheng SH, Willmann MR, Chen HC, Sheen J** (2002) Calcium Signaling through Protein Kinases. The Arabidopsis Calcium-Dependent Protein Kinase Gene Family. Plant Physiol **129**(2):469–485

[42] **Chitnis PR** (2001) Photosystem I: Function and Physiology. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **52**:593–626

[43] **Clouse SD, Sasse JM** (1998) Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **49**:427–451

[44] **Cosgrove DJ** (1997) Assembly and Enlargement of the Primary Cell Wall in Plants. Annu Rev Cell Dev Biol **13**:171–201

[45] **Coux O, Tanaka L, Goldberg AL** (1996) Structure and functions of the 20S and 26S proteasomes. Annu Rev Biochem **65**:2069–2076

[46] **Creelman A, Mullet JE** (1997) Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:355–381

[47] **Crick F** (1970) Central dogma of molecular biology. Nature **227**:561–563

[48] **Crick FHC** (1958) On Protein Synthesis, in The Biological Replication of Macromolecules, Bd. XII von *Symp. Soc. Exp. Biol.*, S. 138–163

[49] **Cruiziat P, Richter H** (2002) The cohesion-tension theory at work. www-plantphysnet Essay 4.2

[50] **Curie C, Alonso J, Le Jean M, Ecker J, Briat JF** (2000) Involvement of NRAMP1 from *Arabidopsis thaliana* in iron transport. Biochem J **347**:749–55

[51] **Cutler AJ, Krochko JE** (1999) Formation and breakdown of ABA. Trends Plant Sci **4**(12):472–478

[52] **Czihak G, Langer H, Ziegler H**, (Hg.) (1996) Biologie. Ein Lehrbuch, Springer, Berlin Heidelberg, sechste Aufl.

[53] **Darwin C** (1880) The power of movement in plants, John Murray, London

[54] **Darwin F** (1903) The statolith theory of geotropism. Nature **67**:571–572

[55] **Deisenhofer J, Epp O, Miki K, Huber R, Michel H** (1985) Structure of the protein subunits in the photosynthetic reaction center of *Rhodopseudomonas viridis* at 3 Å resolution. Nature **318**:618–624

[56] **Diner BA, Rappaport F** (2002) Structure, dynamics, and energetics of the primary photochemistry of photosystem II of oxygenic photosynthesis. Annu Rev Plant Biol **53**:551–80

[57] **Dolmetsch R, Xu K, Lewis R** (1998) Calcium oscillations increase the efficiency and specifity of gene expression. Nature **392**:933–936

[58] **Dreier W** (2001/2003) VL Biochemische Ökologie

[59] **Düll R, Kutzelnigg H** (1988) Botanisch–ökologisches Exkursionstaschenbuch, Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden

[60] **Durbin R, Eddy SR, Krogh A, Mitchison G** (1998) Biological sequence analysis, Cambridge University Press, Cambridge

[61] **Durner J, Shah J, Klessig DF** (1997) Salicylic acid and disease resistance in plants. Trends Plant Sci **7**:266–274

[62] **Durr G, Strayle J, Plemper R, Elbs S, Klee S, Catty P, Wolf D, Rudolph H** (1998) The media–Golgi ion pump Pmr1 supplies the yeast secretory pathway with Ca^{2+} and Mn^{2+} required for glycosylation, sorting, and endoplasmatic reticulum–associated protein degradation. Mol Biol Cell **9**:1149–1162

[63] **Duval FD, Renard M, Jaquinod M, Biou V, Montrichard F, Macherel D** (2002) Differential expression and functional analysis of three calmodulin isoforms in germinating pea (*Pisum sativum* L.) seeds. Plant J **32**(4):481–481

[64] **Duysens LNM, Amesz J, Kamp BM** (1961) Two photochemical systems in photosynthesis. Nature **190**:510–511

[65] **Eckhardt U, Buckhout T** (1998) Iron assimilation in *Chlamydomonas reinhardtii* involves ferric reduction and similar to strategy I higher plants. J Exp Bot **49**:1219–26

[66] **Ehrhardt D, Wais R, Long S** (1996) Calcium spiking in plant root hairs responding to *Rhizobium* nodulation signals. Cell **85**:673–681

[67] **Ehwald R, Fleischer A, Schneider H, O'Neill M** (2002) Stability of the borate–ester cross–link in rhamnogalacturonan II at low pH and calcium activity *in muro* and *in vivo*, in [89]

[68] **Eide D, Broderius M, Fett J, Guerinot M** (1996) A novel iron–regulated metal transporter from plants identified by functional expression in yeast. Proc Natl Acad Sci USA **93**(11):624–8

[69] **Ellenberg H, Weber H, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D** (1991) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica **18**:9–166

[70] **Elliott RC, Ross JJ, Smith JJ, Lester DR, Reid JB** (2001) Feed-Forward Regulation of Gibberellin Deactivation in Pea. Journal of Plant Growth Regulation **20**(1):87–94

[71] **Elzen G** (1983) Cytokinins and insect galls. Comp Biochem Physiol **76A**(1):17–19

[72] **Emerson R, Arnold W** (1932) A separation of the reactions of photosynthesis by means of intermittent light. J Gen Physiol **15**:391–420

[73] **Espen L, M D, P DN, G Z** (2000) Metabolic responses in cucumber (*Cucumis sativus* L.) roots under Fe-deficiency: a ^{31}P–nuclear magnetic resonance in-vivo study. Planta **210**:985–992

[74] **Faiss M, Zalubilova J, Strnad M, Schmulling T** (1997) Conditional transgenic expression of the *ipt* gene indicates a function for cytokinins in paracrine signaling in whole tobacco plants. Plant J **12**:401–415

[75] **Finkelstein RR, Gampala SS, Rock CD** (2002) Abscisic Acid Signaling in Seeds and Seedlings. Plant Cell **14**(Suppl.):S15–S45

[76] **Fleischer A, O'Neill MA, Ehwald R** (1999) The pore size of non–graminaceous plant cell walls is rapidly decreased by borate ester cross linking of the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II. Plant Physiol **121**:829–838

[77] **Franklin-Tong V, Trobak B, Watkins P, Trewavas A** (1996) Growth of pollen tubes of *Papaver rhoeas* is regulated by a slow moving calcium wave propagated by inositol 1,4,5–triphosphate. Plant Cell **8**:1305–1321

[78] **Freitag H, Stichler W** (2002) *Bienertia cycloptera* Bunge ex Boiss., Chenopodiaceae, another C_4 Plant without Kranz Tissues. Plant biol **4**:121–132

[79] **Frishman D, Mironov A, Mewes HW, Gelfand M** (1998) Combining diverse evidence for gene recognition in completely sequenced bacterial genomes. Nucleic Acids Research **26**(12):2941–2947

[80] **Fritsche W** (1999) Mikrobiologie, Spektrum, Heidelberg, 2. Aufl.

[81] **Fujisawa Y, Kato H, Iwasaki Y** (2001) Structure and Function of Heterotrimeric G Proteins in Plants. Plant Cell Physiol **42**(8):789–794

[82] **Gaffron H, Wohl K** (1936) Zur Theorie der Assimilation. Naturwissenschaften **24**:81–90

[83] **Garfinkel D, Simpson R, L.W. R, White F, Gordon M, Nester E** (1981) Genetic analysis of crown gall: Fine structure map of the T–DNA by site–directed mutagenesis. Cell **27**:143–153

[84] **Gillissen B, Burkle L, Andre B, Kuhn C, Rentsch D, Brandl B, Frommer WB** (2000) A New Family of High-Affinity Transporters for Adenine, Cytosine, and Purine Derivatives in Arabidopsis. Plant Cell **12**(2):291–300

[85] **Gilmore AM** (1997) Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. Physiologia Plantarum **99**:197–209

[86] **Giraudat J** (1995) Abscisic acid signaling. Curr Opin Cell Biol **7**:232–238

[87] **Glushka JN, Terrell M, York WS, O'Neill MA, Gucwa A, Darvill AG, Albersheim P, Prestegard JH** (2003) Primary structure of the 2–O–methyl–α–L–fucose–containing side chain of the pectic polysaccharide, rhamnogalacturonan II. Carbohydr Res **338**:341–352

[88] **Golbeck JH** (1993) na. Proc Natl Acad Sci USA **90**:1642–1646

[89] **Goldbach HE, Rerkasem B, Wimmer MA, Brown PH, Thellier M, Bell RW**, (Hg.) (2002) Boron in Plant and Animal Nutrition, Kluwer academic publishers

[90] **Gong M, Van de Luit A, Knight M, Trewavas A** (1998) Heat–shock–induced changes in intracellular Ca^{2+} level in tobacco seedlings in relation to thermotolerance. Plant Physiology **116**:429–437

[91] **Gray WM, Kepinsky S, Rouse D, Leyser O, Estelle M** (2001) Auxin regulates SCF^{TIR1}–dependent degradation of AUX/IAA proteins. Nature **414**:271–276

[92] **Haberer G, Kieber JJ** (2002) Cytokinins. New Insights into a Classic Phytohormone. Plant Physiol **128**(2):354–362

[93] **Haberlandt G** (1900) Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber Dtsch Bot Ges **18**:261–272

[94] **Häder DP**, (Hg.) (1999) Photosynthese, Thieme, Stuttgart

[95] **Hahlbrock K, Scheel D** (1989) Physiology and molecular biology of phenylpropanoid metabolism. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **40**:347–369

[96] **Hall AE, Findell JL, Schaller GE, Sisler EC, Bleecker AB** (2000) Ethylene Perception by the ERS1 Protein in Arabidopsis. Plant Physiol **123**(4):1449–1458

[97] **Haraux F, De Kouchkovsky Y** (1998) Energy coupling and ATP synthase. Photosynth Res **57**:231–251

[98] **Hardie DG** (1999) PLANT PROTEIN SERINE/THREONINE KINASES: Classification and Functions. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **50**(1):97–131

[99] **Harmon AC, Gribskov M, Harper JF** (2000) CDPKs — a kinase for every Ca^{2+} signal? Trends in Plant Science **5**(4):154–159

[100] **Harper J, Sussman M, Schaller G, Putnanm-Evans C, Charbonneau H, Harmon A** (1991) A calcium–dependent protein kinase with a regulatory domain similar to calmodulin. Science **252**:951–954

[101] **Harper JF** (2001) Dissecting calcium oscillators in plant cells. Trends in Plant Science **6**(9):395–397

[102] **Hashimoto T, Yamada Y** (1994) Alkaloid biogenesis: Molecular aspects. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **45**:257–285

[103] **Hebsgaard S, Korning P, Tolstrup N, Engelbrecht J, Rouze P, Brunak S** (1996) Splice site prediction in Arabidopsis thaliana pre-mRNA by combining local and global sequence information. Nucl Acids Res **24**(17):3439–3452

[104] **Hedden P, Kamiya Y** (1997) Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **48**:431–460

[105] **Hedden P, Phillips AL** (2000) Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. Trends in Plant Science **5**(12):523–530

[106] **Hennig W** (1998) Genetik, Springer, Berlin Heidelberg, 2. Aufl.

[107] **Herder Vl.**, (Hg.) (1983ff.) Lexikon der Biologie, Herder und Spektrum Akad. Verl., Freiburg und Heidelberg

[108] **Herrmann KM, Weaver LM** (1999) The shikimate pathway. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **50**:473–503

[109] **Heß D** (1999) Pflanzenphysiologie, Ulmer, Stuttgart, 10. Aufl.

[110] **Hildebrandt H**, (Hg.) (1998) Pschyrembel Klinisches Wörterbuch, Walter de Gruyter, Berlin, 258. Aufl.

[111] **Hillier W, Babcock GT** (2001) The concept and physical reality of reaction centers (RCs). Plant Physiol **125**:33–37

[112] **Hirt H**, (Hg.) (2000) Results and Problems in Cell Differentiation: MAP Kinases in Plant Signal Transduction, Springer, Heidelberg

[113] **Hoffmann P** (1998) Oxygenic photosynthesis—a photon driven hydrogren generator—the energetic/entropic basis of life. Photosynthetica **35**(1):1–11

[114] **Hoffmann P** (1998) Vorlesung Allgemeine Botanik, WS 1998/99

[115] **Holdaway-Clarke T, Feijo J, Hackett G, Kunkel J, Hepler P** (1997) Pollen tube growth and the intracellular cytosolic calcium gradient oscillate in phase while extracellular calcium influx is delayed. Plant Cell **9**:1999–2010

[116] **Holste D, Grosse I, Buldyrev SV, Stanley HE, Herzel H** (2000) Optimization of coding potentials using positional dependence of nucleotide frequencies. J theor Biol **206**:525–537

[117] **Hooykaas P, Hall M, Libbenga K**, (Hg.) (1999) Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones (New Comprehensive Biochemistry), Elsevier

[118] **Horton HR, Moran LA, Ochs RS, Rawn JD, Scrimgeour KG** (2002) Principles of Biochemistry, Prentice Hall, 3. Aufl.

[119] **Horton P, Ruban AV, Rees D, Pascal AA, Noctor G, Young AJ** (1991) Control of the light-harvesting function of chloroplast membranes by aggregation of the LHCII chlorophyll-protein complex. FEBS Lett **292**:1–4

[120] **Hua J, Chang C, Sun Q, Meyerowitz EM** (1995) Ethylene Insensitivity Conferred by Arabidopsis ERS Gene. Science **269**(5231):1712–14

[121] **Hutchison CE, Kieber JJ** (2002) Cytokinin Signaling in Arabidopsis. Plant Cell **14**(90001):S47–59

[122] **Ichikawa T, Suzuki Y, Czaja I, Schommer C, Leßnick A, Schell J, Walden R** (1997) Identification and role of adenylyl cyclase in auxin signalling in higher plants. Nature **390**:698–701

[123] **Ichikawa T, Suzuki Y, Czaja I, Schommer C, Leßnick A, Schell J, Walden R** (1998) Identification and role of adenylyl cyclase in auxin signalling in higher plants. Nature **396**:390, retraction

[124] **Ishii, Ono** (1999) NMR spectroscopic analysis of the borate diol esters of methyl apiofuranosides. Carbohydr Res **321**:257–260

[125] **Ishii T, Matsunaga T, Pellerin P, O'Neill M, Darvill A, Albersheim P** (1999) The plant cell wall polysaccharide rhamnogalacturonan II self–assembles into a covalently cross–linked dimer. J Biol Chem **274**(19):13098–13104

[126] **Jacob F, Jäger EJ, Ohmann E** (1994) Botanik, Gustav Fischer, Jena, vierte Aufl., uTB Bd. 1431

[127] **Jagendorf AT, Uribe E** (1966) ATP formation caused by acid–base transition of spinach chloroplast. Proc Natl Acad Sci USA **55**(170–177)

[128] **John P, Zhang K, Don C, Diederich L, Wightman F** (1993) P34–cdc2 related proteins in control of cell cycle progression, the switch between division and differentiation in tissue development, and stimulation of division by auxin and cytokinin. Aust J Plant Physiol **20**:503–526

[129] **Jordan P, Fromme P, Witt HT, Klukas O, Saenger W, Krauß N** (2001) Three–dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. Nature **411**:909–917

[130] **Kakimoto T** (2001) Identification of plant cytokinin biosynthetic enzymes as dimethylallyl diphosphate:ATP/ADP isopentenyltransferases. Plant Cell Physiol **42**:677–685

[131] **Kempken F, Kempken R** (2000) Gentechnik bei Pflanzen. Chancen und Risiken, Springer, Heidelberg, guter Überblick über die Thematik mit zusammenfassenden Textboxen zu jedem Kapitel.

[132] **Kende H** (1993) Ethylene Biosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **44**(1):283–307

[133] **Kepinski S, Leyser O** (2002) Ubiquitination and Auxin Signaling: A Degrading Story. Plant Cell **14**(90001):S81–95

[134] **Kim YS, Min JK, Kim D, Jung J** (2001) A Soluble Auxin–binding Protein, ABP57. J Biol Chem **276**(14):10730–10736

[135] **Knight H, Trewavas A, Knight M** (1996) Cold calcium signaling in Arabidopsis involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. Plant Cell **8**:489–503

[136] **Knight H, Trewavas A, Knight M** (1997) Calcium signaling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. Plant J **12**:1067–1078

[137] **Knight M, Campbell A, Smith S, Trewavas A** (1991) Transgenic plant aequorin reports the effects of cold shock and elicitors on cytoplasmic calcium. Nature **352**:524–526

[138] **Kobayashi M, Matoh T, Azuma J** (1996) Two chains of rhamnogalacturonan II are cross–linked by borate–diol ester bonds in higher plant cell walls. Plant Physiol **119**:199–203

[139] **Kobayashi M, Nakagawa H, Asaka T, Matoh T** (1999) Borate–rhamnogalacturonan II bonding reinforced by Ca^{2+} retains pectic polysaccharides in higher plant cell walls. Plant Physiol **119**:199–203

[140] **Kobayashi M, Spray CR, Phinney BO, Gaskin P, MacMillan J** (1996) Gibberellin Metabolism in Maize (The Stepwise Conversion of Gibberellin A12-Aldehyde to Gibberellin A20. Plant Physiol **110**(2):413–418

[141] **Köhler E** (1999) Vorlesung Spezielle Botanik, WS 1998/99

[142] **Koornneef M, Jorna M, Brinkhorst–van der Swan D, Karssen C** (1982) The isolation of abscisic acid (ABA) deficient mutants by selection of induced revertants in non–germinating gibberellin sensitive lines of *Arabidopsis thaliana* L. *Heynh.* Theor Appl Genet **61**:385–393

[143] **Kuhlemeier C, Reinhardt D** (2001) Auxin and phyllotaxis. Trends in Plant Science **6**(5):187–189

[144] **Kumar A, Altabella T, Taylor MA, Tiburcio AF** (1997) Recent advances in polyamine research. Trends Plant Sci **2**:124–130

[145] **Kurisu G, Zhang H, Smith JL, Cramer WA** (2003) Structure of the cytochrome b_6f complex of oxygenic photosynthesis: tuning the cavity. Science **302**:1009–1014

[146] **Kühlbrandt W** (2003) Dual approach to a light problem. Nature **426**:399–400

[147] **Lake J, Woodward FI, Quick WP** (2002) Long–distance CO_2 signalling in plants. J Exp Bot **53**:183–193

[148] **Lam E** (1997) Nucleic acids and proteins, in P Dey, J Harborne, (Hg.) Plant Biochemistry, S. 316–352, Academic Press, San Diego

[149] **Lambers H, Chapin FS, Pons TL** (1998) Plant Physiological Ecology, Springer, New York

[150] **Lange T** (1998) The molecular biology of gibberellin synthesis. Planta **204**:409–419

[151] **Larcher W** (1994) Ökophysiologie der Pflanzen, Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl.

[152] **Leng Q, Mercier RW, Yao W, Berkowitz GA** (1999) Cloning and First Functional Characterization of a Plant Cyclic Nucleotide-Gated Cation Channel. Plant Physiol **121**(3):753–761

[153] **Léon J, Rojo E, Sánchez-Serrano J** (2001) Wound signalling in plants. J Exp Bot **52**(354):1–9

[154] **Leung J, Giraudat J** (1998) Abscisic acid signal transduction. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **49**:199–222

[155] **Lewin B** (1997) Genes VI, Bd. 6, John Wiley & Sons, New York

[156] **Li L, Li C, Howe GA** (2001) Genetic Analysis of Wound Signaling in Tomato. Evidence for a Dual Role of Jasmonic Acid in Defence and Female Fertility. Plant Physiol **127**:1414–1417

[157] **Li W, Llopis J. an dWhitnwy M, Zlokarnik G, Tsien R** (1998) Cell–permeant caged InsP3 ester shows that Ca^{2+} spike frequency can optimize gene expression. Nature **392**:936–941

[158] **Li W, Luan S, Schreiber S, Assmann S** (1994) Cyclic AMP stimulates K^+ channel activity in mesophyll cells of *Vicia faba*. Plant Physiol **106**:957–961

[159] **Libbert E** (1993) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, 5. Aufl.

[160] **Lichtenthaler HK** (1999) The 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate Pathway of Isoprenoid Biosynthesis in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **50**:47–

[161] **Liechti R, Farmer EE** (2002) The Jasmonate Pathway. Science **296**:1649–1650

[162] **Ljung, Bhalerao R, Sandberg G** (2001) Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in *Arabidopsis* during vegetative growth. Plant J **28**:465–474

[163] **Lockau W** (2000) VL Grundlagen der Pflanzenphysiologie: Energiestoffwechsel, SS 2000

[164] **Lockhart JA** (1965) An analysis of irreversible plant cell elongation. Journal of Theoretical Biology **8**:264–275

[165] **Lodish H, Baltimore D, Berk A, Zipursky S, Matsidaira P, Damell J** (1995) Molecular Cell Biology, Scientific American Books, New York

[166] **Lohrmann J, Harter K** (2002) Plant Two–Component Signaling Systems and the Role of Response Regulators. Plant Physiol **128**:363–369

[167] **Lomax T** (1986) Active Auxin uptake by specific plasma membrane carriers, in M Bopp, (Hg.) Plant Growth Substances, S. 209–213, Springer, Berlin

[168] **Luan S, Kudla J, Rodriguez-Concepcion M, Yalovsky S, Gruissem W** (2002) Calmodulins and Calcineurin B-like Proteins: Calcium Sensors for Specific Signal Response Coupling in Plants. Plant Cell **14**(90001):S389–400

[169] **Madigan MT, Martinko JM, Parker J** (1997) Brock Biology of Microorganisms, Prentice Hall, New Jersey, eighth edition Aufl.

[170] **Malkin R, Niyogi K** (2000) Photosynthesis, in [30], Kap. 12, S. 575–577

[171] **Marchant A, Kargul J, May ST, Muller P, Delbarre A, Perrot-Rechenmann C, Bennett M** (1999) AUX1 regulates root gravitropism in Arabidopsis by facilitating auxin uptake within root apical tissues. EMBO J **18**(8):2066–2073

[172] **Marcotrigiano M** (1997) Chimeras and Variegation: Patterns of Deceit. HortScience **32**(5):773–784

[173] **Marschner H** (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants, Acad. Press, London

[174] **Mason MG, Botella JR** (2000) Completing the heterotrimer: Isolation and characterization of an Arabidopsis thaliana G protein gamma -subunit cDNA. PNAS **97**(26):14784–14788

[175] **Mason MG, Botella JR** (2001) Isolation of a novel G-protein gamma-subunit from Arabidopsis thaliana and its interaction with Gbeta. Biochim Biophys Acta **1520**(2):147–53

[176] **Maxwell K, Johnson GN** (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. J Exp Bot **51**(345):659–668

[177] **McAinsh M, Brownlee C, Hetheringtin A** (1990) Abscisic acid–induced elevation of guard cell cytosolic Ca^{2+} precedes stomatal closure. Nature **343**:186–188

[178] **McCarthy DR, Chory J** (2000) Conservation and innovation in plant signaling pathways. Cell **103**:201–211

[179] **McClintock B** (1945) Neurospora. I. Preliminary observations of the chromosomes of Neurospora crassa. Am J Bot **32**:671–678

[180] **McClure B, Guilfoyle T** (1989) Rapid redistribution of auxin–regulated RNAs during gravitropism. Science **243**:91–93

[181] **McGarvey DJ, Croteau R** (1995) Terpenoid Metabolism. Plant Cell **7**(7):1015–1026

[182] **Meselson M, Stahl FW** (1958) The replication of DNA in *Escherichia coli*. Proc Natl Acad Sci **44**:671–682

[183] **Miller C, Skoog F, von Saltza M, Strong M** (1955) Kinetin, a cell division factor from desoxyribonucleic acid. J Am Chem Soc **77**:1329–34

[184] **Minorsky PV** (2003) The Hot and the Classic. Plant Physiology **131**:1578–1579

[185] **Mitchell P** (1961) Coupling of photophosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemiosmotic type of mechanism. Nature **191**:144–148

[186] **Mizuno T** (1997) Compilation of all genes encoding two-component phosphotransfer signal transducers in the genome of Escherichia coli. DNA Res **4**(2):161–8

[187] **Mohr H, Schopfer P** (1978) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Springer, Berlin, 3. Aufl.

[188] **Mok DW, Mok MC** (2001) Cytokinin Metabolism and Action. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **52**(1):89–118

[189] **Morris ER, Walker JC** (2003) Receptor-like protein kinases: the keys to response. Current Opinion in Plant Biology **6**(4):339–342

[190] **Moutinho A, Hussey PJ, Trewavas AJ, Malho R** (2001) cAMP acts as a second messenger in pollen tube growth and reorientation. PNAS **98**(18):10481–10486

[191] **Munnik T** (2001) Phosphatic acid: an emerging plant lipid second messenger. TRENDS in Plant Science **6**(5):227–233

[192] **Munnik T, Arisz SA, de Vrije T, Musgrave A** (1995) G Protein Activation Stimulates Phospholipase D Signaling in Plants. Plant Cell **7**(12):2197–2210

[193] **Munnik T, Irvine R, Musgrave A** (1998) Phospholipid signalling in plants. Biochimica et Biophysica Acta **1389**:222–272

[194] **Müller P, Li XP, Niyogi KK** (2001) Non-Photochemical Quenching. A Response to Excess Light Energy. Plant Physiol **125**:1558–1566

[195] **Nemec B** (1900) Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber Dtsch Bot Ges **18**:241–245

[196] **Neuhaus G, Bowler C, Hiratsuka K, Yamagata H, Chua NH** (1997) Phytochrome-regulated repression of gene expression requires calcium and cGMP. EMBO J **16**(10):2554–2564

[197] **Nimz H** (1974) Beech lignin—Proposal of a constitutional scheme. Angew Chem Int Ed **13**:313–321

[198] **Nishizuka Y** (1995) Protein kinase C and lipid signaling for sustained cellular responses. FASEB J **9**(7):484–96

[199] **Nitschke W, Rutherford A** (1991) na. Trends Biol Sci **16**:241–245

[200] **Nobel PS** (1991) Physicochemical and Environmental Plant Physiology, Academic Press, San Diego

[201] **Normanly J** (1997) Auxin metabolism. Physiol Plant **100**:431–442

[202] **Normanly J, Cohen J, Fink G** (1993) Arabidopsis thaliana Auxotrophs Reveal a Tryptophan-Independent Biosynthetic Pathway for Indole-3-Acetic Acid. PNAS **90**(21):10355–10359

[203] **Normanly J, Slovin JP, Cohen JD** (1995) Rethinking Auxin Biosynthesis and Metabolism. Plant Physiol **107**(2):323–329

[204] **Nultsch W** (1991) Allgemeine Botanik, Thieme, Stuttgart, 9. Aufl.

[205] **Nultsch W** (1996) Allgemeine Botanik, Thieme, Stuttgart, 10. Aufl.

[206] **O'Neil K, DeGrado W** (1990) How calmodulin binds its targets: sequence–independent recognition of amphiphilic α–helices. Trends Biochem Sci **15**:59–64

[207] **O'Neill MA, Warrenfeltz D, Kates K, Pellerin P, Doco T, Darvill AG, Albersheim P** (1996) Rhamnogalacturonan II, a pectic polysaccharide in the walls of growing plant cells, forms a dimer that is cross–linked by a borate ester — in vitro conditions for the formation and hydrolysis of the dimer. J Biol Chem **271**:22923–22930

[208] **Osmond C, Grace S** (1995) Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis? J Exp Bot **46**(Special Issue):1351–1362

[209] **Ota I, Varshavsky A** (1993) A yeast protein similar to bacterial two–component regulators. Science **262**:566–569

[210] **Palme K, Gälweiler L** (1999) PIN–pointing the molecular basis of auxin transport. Current Opinion in Plant Biology **2**(5):375–381

[211] **Pearce G, D. S, Johnson S, Ryan C** (1991) A polypeptide from tomato leaves induces wound–inducible inhibitor proteins. Science **253**:895–898

[212] **Peters JL, Silverthorne J** (1995) Organ–specific stability of two *Lemna* rbcS mRNAs is determined primarily in the nuclear compartment. Plant Cell **7**:131–140

[213] **Pfeiffer S, Janistyn B, Jessner G, Pichorner H, Ebermann R** (1994) Gaseous nitric oxide stimulates guanosine–3',5'–cyclic monophosphate (cGMP) formation in spruce needles. Phytochemistry **36**:259–262

[214] **Pierpoint WS** (1994) Salicylic acid. Adv Bot Res **20**:163–235

[215] **Pieterse CMJ, van Wees SCM, van Pelt JA, Knoester M, Laan R, Gerrits H, Weisbeek PJ, van Loon LC** (1998) A Novel Signaling Pathway Controlling Induced Systemic Resistance in Arabidopsis. Plant Cell **10**(9):1571–1580

[216] **Preston F.R.S. RD** (1974) The Physical Biology of Plant Cell Wall, Chapman and Hall, London

[217] **Price A, Taylor A, Ripley S, Griffiths A, Trewavas A, Knight M** (1994) Oxidative signals in tobacco increase cytosolic calcium. Plant Cell **6**:1301–1310

[218] **Raunkiaer C** (1904) Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. Botanisk Tidsskrift **26**

[219] **Raunkiaer C** (1905) Types biologiques pour la géographie botanique. Bull Acad Roy Sci Lett Danemark **5**:347–437

[220] **Raunkiaer C** (1907) Planterigets livsformer og deres Betydning for Geografien, Munksgaard, Copenhagen

[221] **Raunkiaer C** (1919) Recherches statistiques sur les formations végétales. Kgl Danske Vidensk Selkob Biöl Meddel **I**(3)

[222] **Raunkiaer C** (1934) The life forms of plants and statistic plant geography, Claredon Press, Oxford, collected translated papers of C. Raunkiaer

[223] **Reddy ASN** (2001) Calcium: silver bullet in signaling. Plant Sci **160**:381–404

[224] **Reed D, Clayton R** (1968) Isolation of a reaction center fraction from Rhodopseudomonas spheroides. Biochem Biophys Res Commun **30**(5):471–5

[225] **Reymond P, Weber H, Damond M, Farmer EE** (2000) Differential Gene Expression in Response to Mechanical Wounding and Insect Feeding in Arabidopsis. Plant Cell **12**(5):707–720

[226] **Richter G** (1996) Biochemie der Pflanzen, Thieme, Stuttgart

[227] **Richter T, Fukshansky L** (1996) Optics of a bifacial leaf. Photochem Photobiol **63**:517–527

[228] **Riou-Khamlichi C, Huntley R, Jacqmard A, Murray JA** (1999) Cytokinin Activation of Arabidopsis Cell Division Through a D-Type Cyclin. Science **283**(5407):1541–1544

[229] **Roberts D** (1993) Protein kinases with calmodulin-like domains: novel targets of calcium signals in plants. Curr Opin Cell Biol **5**:242–246

[230] **Roberts D, Harmon A** (1992) Calcium-modulated proteins: targets of intracellular calcium signals in higer plants. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol **43**:375–414

[231] **Robinson N, Procter C, Connolly E, Guerinot M** (1999) A ferric–chelate reductase for iron uptake from soils. Nature **397**(6721):694–7

[232] **Rocklin AM, Tierney DL, Kofman V, Brunhuber NMW, Hoffman BM, Christoffersen RE, Reich NO, Lipscomb JD, Que Jr. L** (1999) Role of the nonheme Fe(II) center in the biosynthesis of the plant hormone ethylene. Proc Natl Acad Sci USA **96**:7905–09

[233] **Ryan CA** (2000) The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. Biochim Biophys Acta **1477**:112–121

[234] **Ryan CA** (2000) The systemin signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. Biochim Biophys Acta **1477**:112–121

[235] **Ryan CA, Pearce G, Scheer J, Moura DS** (2002) Polypeptide Hormones. Plant Cell **14**(90001):S251–264

[236] **Ryu SB, Wang X** (1998) Increase in free linolenic and linoleic acids associated with phospholipase D-mediated hydrolysis of phospholipids in wounded castor bean leaves. Biochimica et Biophysica Acta **1393**(1):193–202

[237] **Ryu SB, Xuemin W** (1996) Activation of phospholipase D and the possible mechanism of activation in wound-induced lipid hydrolysis in castor bean leaves. Biochimica et Biophysica Acta **1303**(3):243–250

[238] **Sanders D, Brownlee C, Harper JF** (1999) Communicating with Calcium. Plant Cell **11**:691–706

[239] **Sanders D, Pelloux J, Brownlee C, Harper JF** (2002) Calcium at the Crossroads of Signaling. Plant Cell **14**(90001):S401–417

[240] **Schaller A, Ryan CA** (1996) Systemin—A polypeptide signal in plants. Bioessays **18**:27–33

[241] **Schaller GE, Kieber JJ** (2002) Ethylene, in C Somerville, E Meyerowitz, (Hg.) The Arabidopsis Book, American Society of Plant Biologists, Rockville

[242] **Schenk PM, Kazan K, Wilson I, Anderson JP, Richmond T, Somerville SC, Manners JM** (2000) Coordinated plant defense responses in Arabidopsis revealed by microarray analysis. PNAS **97**(21):11655–11660

[243] **Schikora A, Schmidt W** (2001) Iron stress–induced changes in root epidermal cell fate are regulated independently from physiological responses to low iron availability. Plant Physiol **125**(4):1679–87

[244] **Schmidt W, Tittel J, Schikora A** (2000) Role of Hormones in the Induction of Iron Deficiency Responses in Arabidopsis Roots. Plant Physiology **122**:1109–18

[245] **Schneider-Poetsch H** (1992) Signal transduction by phytochrome: Phytochromes have a module related to the transmitter modules of bacterial sensor proteins. Photochem Photobiol **56**:839–846

[246] **Schopfer P, Brennicke** (1999) Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Springer, Heidelberg, Berlin, New York, 5. Aufl.

[247] **Schröter L, Bibrack** (1995) Taschenbuch der Chemie, Harri Deutsch, Thun, Frankfurt a. M., 17. Aufl.

[248] **Shacklock P, Read N, Trewavas A** (1992) Cytosolic free calcium mediates red light induced photomorphogenesis. Nature **358**:153–155

[249] **Shanklin J, Jabben M, Vierstra R** (1987) Red light induced formation of ubiquitin–pyhtochrome conjugates: Identification of possible intermediates of phytochrome degradation. Proc Natl Acad Sci USA **84**:359–363

[250] **Shiu SH, Bleecker AB** (2001) Receptor–like kinases from Arabidopsis form a monophyletic gene family related to animal receptor kinases. PNAS **98**(19):10763–10768

[251] **Sitborn F, Edlund A, Gardestrom P, Olsson O, G. S** (1993) Compartmentation of indole–3–acetic acid metabolism in protoplasts isolated from leaves of wild–type and IAA–overproducing transgenic tobacco plants. Planta **191**:274–279

[252] **Sitte P, Ziegler H, Ehrendorfer F, Bresinsky A**, (Hg.) (1998) Strasburger. Lehrbuch der Botanik, Fischer, Stuttgart Jena, 34. Aufl.

[253] **Skoog F, Miller C** (1957) Chemical regulation of growth and organ formation plant tissues cultured *in vitro*. Symp Soc Exp Biol **11**:118–131

[254] **Snedden W, Fromm H** (1998) Calmodulin, calmodulin–related proteins and plant responses to the environment. Trends Plant Sci **3**:299–304

[255] **Soni R, Carmichael JP, Shah ZH, Murray J** (1995) A Family of Cyclin D Homologs from Plants Differentially Controlled by Growth Regulators and Containing the Conserved Retinoblastoma Protein Interaction Motif. Plant Cell **7**(1):85–103

[256] **Stock AM, Robinson VL, Goudreau PN** (2000) Two–Component Signal Transduction. Annu Rev Biochem **69**:183–215

[257] **Stöcker H** (1998) Taschenbuch der Physik, Harri Deutsch, Thun und Frankfurt am Main, 3. Aufl.

[258] **Stroebel D, Choquet Y, Popot JL, Picot D** (2003) An atypical haem in the cytochrome b_6f complex. Nature **426**:413–418

[259] **Sundaresan V, Springer P, Volpe T, Haward S, Jones JDG, Dean C, Ma H, Martienssen R** (1995) Patterns of a gene action in plant development revealed by enhancer trap and gene trap transposable elements. Genes Dev **9**:1797–1810

[260] **Suzuki JY, Bollivar DW, Bauer CE** (1997) Genetic analysis of chlorophyll biosynthesis. Annu Rev Genet S. 61–89

[261] **Suzuki N, Choe H, Nishida Y, Yamawaki-Kataoka Y, Ohnishi S, Tamaoki T, Kataoka T** (1990) Leucine-Rich Repeats and Carboxyl Terminus are Required for Interaction of Yeast Adenylate Cyclase with RAS Proteins. PNAS **87**(22):8711–8715

[262] **Sykes P** (1976) Reaktionsmechanismen der organischen Chemie. Eine Einführung, Verlag Chemie, Weinheim, 7. Aufl.

[263] **Tadege M, Dupuis I, Kuhlemeier C** (1999) Ethanolic fermentation: new functions for an old pathway. Trends in Plant Science **4**(8):320–325

[264] **Taiz L, Zeiger E** (1998) Plant Physiology, Sinauer, Sunderland, 2. Aufl.

[265] **Taiz L, Zeiger E** (2002) Plant Physiology, Sinauer Associates, Sunderland, 3. Aufl.

[266] **Takai Y, Sasaki T, Matozaki T** (2001) Small GTP–bindung proteins. Physiol Rev **81**:153–208

[267] **Takei K, Sakakibara H, Sugiyama T** (2001) Identification of genes encoding adenylate isopentenyltransferase, a cytokinin biosynthesis enzyme, in *Arabidopsis thaliana*. J Biol Chem **276**:26405–26410

[268] **Taylor A, Maison N, C. F, Wood J, Brownlee C** (1996) Spatial organization of calcium signaling involved in cell volume control in the *Fucus* rhizoid. Plant Cell **8**:2015–2031

[269] **Temin H, Mizutani S** (1970) RNA-dependent DNA polymerase in virions of Rous sarcoma virus. Nature **226**(252):1211–3

[270] **Tena G, Asai T, Chiu WL, Sheen J** (2001) Plant mitogen–activated protein kinase signaling cascades. Curr Opin Plant Biol **4**:392–400

[271] **Theißen G, Kim JT, Saedler H** (1996) Classification and Phylogeny of the MADS-Box Multigene Family Suggest Defined Roles of MADS-Box Gene Subfamilies in the Morphological Evolution of Eukaryotes. J Mol Evol **43**:484–516

[272] **Thomas M** (1982) Techniques in Calcium Research, Academic Press, London

[273] **Thomine S, Wang R, Ward J, Crawford N, Schroeder J** (2000) Cadmium and iron transport by members of a plant metal transporter family in Arabidopsis with homology to Nramp genes. Proc Natl Acad Sci USA **97**(9):4991–6

[274] **Thorpe TA**, (Hg.) (1995) In vitro embryogenesis in plants, Bd. 20 von *Current plant science and biotechnology in agriculture*, Kluwer, Dordrecht, 2. Aufl.

[275] **Tian H, Klämbt D, Jones AM** (1995) Auxin-binding Protein 1 Does Not Bind Auxin within the Endoplasmic Reticulum Despite This Being the Predominant Subcellular Location for This Hormone Receptor. J Biol Chem **270**(45):26962–26969

[276] **Tiburcio AF, Altabella T, Borrell A, Masgrau C** (1997) Polyamine metabolism and its regulation. Physiol Plantarum **100**:664–674

[277] **Trewavas A** (1999) How plants learn. Proc Natl Acad Sci USA **96**:4216–4218

[278] **Trewavas AJ, Malhó R** (1998) Ca^{2+} signalling in plant cells: the big network! Current Opinion in Plant Biology **1**(5):428–433

[279] **Turner JG, Ellis C, Devoto A** (2002) The Jasmonate Signal Pathway. Plant Cell **14**(90001):S153–164

[280] **Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K** (2000) Two-component systems in plant signal transduction. Trends in Plant Science **5**(2):67–74

[281] **Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K** (2001) Plant Histidine Kinases: An Emerging Picture of Two-Component Signal Transduction in Hormone and Environmental Responses. Sciences stke S. 1–4

[282] **Vidal S, Doco T, Williams P, Pellerin P, York WS, O'Neill MA, Glushka J, Darvill AG, Albersheim P** (2000) Structural characterization of the pectic polysaccharide rhamnogalacturonan II: evidence for the backbone location of the aceric acid–containing oligoglycosyl side chain. Carbohydr Res **326**:277–294

[283] **Voet D, Voet JG** (1995) Biochemistry, Wiley & Sons, New York, etc., 2. Aufl.

[284] **Voznesenskaya E, Franceschi V, Kiirats O, Freitag H, Edwards G** (2001) Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis. Nature **414**:543–6

[285] **Walker JC** (1994) Structure and function of the receptor–like protein kinases of higher plants. Plant Mol Biol **26**:1599–1609

[286] **Wang KLC, Li H, Ecker JR** (2002) Ethylene Biosynthesis and Signaling Networks. Plant Cell **14**(90001):S131–151

[287] **Watson J, Crick F** (1953) Genetical implications of the structure of desoxyribonucleic acid. Nature **171**:964–967

[288] **Watson J, Crick F** (1953) A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid. Nature **171**:737–738

[289] **Wehner R, Gehring W** (1995) Zoologie, Thieme, Stuttgart, New York, 23. Aufl.

[290] **Went FW** (1928) Wuchsstoff und Wachstum. Rec Trav Bot Neerl **25**:1–116

[291] **Werner T, Motyka V, Strnad M, Schmulling T** (2001) Regulation of plant growth by cytokinin. PNAS **98**(18):10487–10492

[292] **Williams KL, Gooley AA, Packer NH** (1996) Proteome: Not just a made–up name. Todays Life Sciences S. 16–21

[293] **Winkler H** (1920) Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreich, Fischer, Jena

[294] **Wright A, Sampson M, Neuffer M, Michalczuk L, Slovin J. an dCohen J** (1991) Indole–3–acetic acid biosynthesis in the mutant maize orange pericarp, a tryptophan auxotroph. Science **254**:998–1000

[295] **Wrzaczek M, Hirt H** (2001) Plant MAP kinase pathways: how many and what for? Biology of the Cell **93**:81–87

[296] **Yamamoto M, Yamamoto K** (1998) Differential effects of 1-naphthaleneacetic acid, indole-3-acetic acid and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the gravitropic response of roots in an auxin-resistant mutant of arabidopsis, aux1. Plant Cell Physiol **39**(6):660–4

[297] **Yang SF, Hoffman NE** (1984) Ethylene Biosynthesis and its Regulation in Higher Plants. Annual Review of Plant Physiology **35**(1):155–189

[298] **Yang T, Poovaiah B** (2003) Calcium/calmodulin–mediated signal network in plants. Trends in Plant Science **8**(10):505–512

[299] **Yang Z** (2002) Small GTPases: Versatile Signaling Switches in Plants. The Plant Cell **14**(supplement):S375–388

[300] **Ye X, Al-Babili S, Klöti A, Zhang J, Lucca P, Beyer P, Potrykus I** (2000) Engineering the Provitamin A (-Carotene) Biosynthetic Pathway into (Carotenoid-Free) Rice Endosperm. Science **287**(5451):303–305

[301] **Ye ZH** (2002) Vascular Tissue Differentiation and Pattern Formation in Plants. Annual Review of Plant Biology **53**(1):183–202

[302] **Yoder TL, Zheng Hq, Todd P, Staehelin LA** (2001) Amyloplast Sedimentation Dynamics in Maize Columella Cells Support a New Model for the Gravity-Sensing Apparatus of Roots. Plant Physiol **125**(2):1045–1060

[303] **Yokota T** (1997) The structure, biosynthesis and function of brassinosteroids. Trends Plant Sci **2**:137–143

[304] **Young SA, Wang X, Leach JE** (1996) Changes in the Plasma Membrane Distribution of Rice Phospholipase D during Resistant Interactions with Xanthomonas oryzae pv oryzae. Plant Cell **8**(6):1079–1090

[305] **Zhang K, Letham D, John P** (1996) Cytokinin controls the cell cycle at mitosis by stimulating the tyrosine dephosphorylation and activation of p34cdc2–like H1 histone kinase. Planta **200**:2–12

[306] **Zhang L, Lu YT** (2003) Calmodulin–binding protein kinases in plants. Trends in Plant Science **8**(3):123–127

[307] **Zheng ZL, Yang Z** (2000) The Rop GTPase: An emerging signaling switch in plants. Plant Mol Biol **44**:1–9

[308] **Zhu Y, Dai J, Fuerst PG, Voytas DF** (2003) Controlling integration specificity of a yeast retrotransposon. PNAS **100**(10):5891–5895

[309] **Zielinski RE** (1998) Calmodulin and Calmodulin-Binding Proteins in Plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **49**:697

[310] **Zoglauer K** (2001) VL Entwicklungsbiologie der Pflanzen, SS 2001

[311] **Zouni A, Witt HT, Fromme P, Krauß N, Saenger W, Orth P** (2001) Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongatus* at 3.8 Å resolution. Nature **409**:739–743

Glossar

absolute Wachstumsrate $\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t$ zur Zeit t (G_t ist die Zahl lebender Zellen zum Zeitpunkt t). Bei exponentiellem Wachstum dem Produkt aus Gesamtmenge lebender Substanz bei Versuchsbeginn (G_0) und dem Wachstumsfaktor k proportional:

$$\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t = G_0 \cdot k$$

Adhäsion Haften von Molekülen an einer festen Grenzfläche (Benetzungsfähigkeit), z. B. Adhäsion des Wassers an den Wänden der kapillaren Gefäße des Xylems durch elektrostatische Kräfte (van der Waalssche Nebenvalenzkräfte). [107]

Aplanogameten unbegeißelte Geschlechtszellen (Gameten) [107]

basal .

Blüte Kurzsproß mit begrenztem Wachstum, dessen Phyllome der geschlechtlichen Fortpflanzung dienen und entsprechend umgebildet sind. [29]

Cyste Zelle [126]

differentielle Genexpression Ausprägung eines bestimmten, im genetischen Material verankerten Merkmalskomplexes im Verlauf der Entwicklung; Folge einer differentiellen Genaktivierung oder –inaktivierung.

Differenzierung Ausbildung struktureller und funktioneller Unterschiede bei der Entwicklung

Eizellen *Gynogameten*, *Megagameten*, unbewegliche ♀ Gameten

Entwicklung Summe aus Wachstum und Differenzierung

Frucht Organ, das die Samen bis zur Reife umschließt und dann zu ihrer Ausbreitung dient; geht aus dem Fruchtknoten, häufig aber auch unter zusätzlicher Beteiligung an derer Blütenteile und sogar von Hochblättern und Zusatzbildungen oder auch aus Blütenständen hervor [107]

Gameten nur nach Kopulation entwicklungsfähige Gonite [126]

Gametocysten Gameten bildende Zellen.

genetische Potenz im Genom der betreffenden Pflanze gegebene Möglichkeiten der Entwicklung

Gone durch Meiose gebildete Keimzellen [126]

Gonite Keimzellen; durch Meiose *oder* Mitose entstanden; Unterscheidung in Sporen und Gameten [126]

Gonitocysten Goniten bildende Zellen; Unterscheidung analog der Gonite [126]

homoiohydrisch (gr. ομοίως, gleich, ähnlich), *eigenfeucht*, .

interkalar .

Kohäsion Aneinanderhaften der Dipole des Wassers [107]

Kompetenz vom Entwicklungszustand abhängige Reaktionsfähigkeit der Zelle.

Lebensformen im Sinne RAUNKIAERS (1905,1918) sind "Überdauerungsformen", d. h. die Pflanzen werden nicht nur nach ihrer Wuchsform, z. B. Kraut, Strauch, sondern auch nach dem Merkmal "Knospenlage und –schutz" in der ungünstigen Jahreszeit zugeordnet. [59]

Lichtkompensationspunkt (LKP), Lichtintensität, bei der die Photosynthese die Atmung gerade ausgleicht [126]

Ökologie (gr. οικος Haus, Hauswesen, λογος Kunde, Kenntnis), *Umweltbiologie*, nach E. HAECKEL (1866) "die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Außenwelt" [107]

Ontogenese Individualentwicklung; Prozeß der Entstehung und Veränderung von der Keimzelle bis zum Tod eines Organismus[13]

Oogonium Eizellen bildende Gonitocyste [126]

periklin (gr. περικλινῆς ringsum anliegend) parallele Lage der Zellteilungsebene einer Pflanzenzelle zur Oberfläche des betreffenden Gewebes oder Organs [107]

Planogameten (gr. πλανης umherschweifend), Zoogameten, begeißelte Geschlechtszellen (Gameten) [107]

Plasmawachstum Vermehrung der lebenden Substanz.

poikilohydrisch (gr. ποικίλος mannigfaltig, bunt, ὑδωρ Wasser), *wechselfeucht*, .

Processing posttranskriptionelle (mRNA) bzw. posttranslationelle (Proteine) Veränderung von mRNA und Proteinen durch Verkürzung etc.

relative Wachstumsrate *Wachstumskonstante*, k, Quotient aus absoluter Wachstumsrate und zur gleichen Zeit vorhandener Menge lebender Substanz:

$$\frac{\mathrm{d}G_\mathrm{t}/\mathrm{d}t}{G_\mathrm{t}} = k$$

Samen der Arterhaltung und Verbreitung dienendes komplexes Organ der Samenpflanzen; besteht im reifen Zustand aus dem jungen Sporophyten (Keimling, Embryo), dem Nährgewebe (Endosperm) und einer mehr oder weniger festen Samenschale (Testa) [107]

[13] alle Definitionen, soweit nicht anders vermerkt, aus [126]

Sporen ohne Kopulation entwicklungsfähige Gonite.

Sporocysten Sporen bildende Zellen.

Stratifikation (lat. *stratus* ausgebreitet, geschichtet, *ficare* bilden) Brechen der Samenruhe durch die Einwirkung einer Periode niedriger Temperatur; nur bei gequollenem Samen möglich [107]

Streckungswachstum Vergrößerung der Wand und Bildung von Zellsaftvakuolen (Vakuolisierung)

Symbiose Zusammenleben artverschiedener Organismen in engem räumlichem Kontakt, bei dem beide Partner davon zumindest zeitweise einen Nutzen ziehen. [126] vgl. auch **Alleloparasitismus!**

Symplast (gr. $\sigma\upsilon\nu$ zusammen, zugleich, $\pi\lambda\alpha\sigma\mu\acute{o}\varsigma$ gebildet, geformt) Gesamtheit der über die plasmatischen Brücken in den Zellwänden (Plasmodesmen) miteinander verbundenen Protoplasten der Einzelzellen echter vielzelliger Pflanzen. citepherder

Wachstum bei der Entwicklung erfolgende Zunahme von meßbaren Größen bei Zellen, Organen und ganzen Pflanzen[14]

Zellvermehrung Vergrößerung der Zellzahl durch Teilung.

[14] natürlich kann Wachstum auch allgemein für Lebewesen definiert werden, die hier gegebene Definition steht dagegen ganz im Kontext der Pflanzenphysiologie

Index

Unterstrichene Seitenzahlen bei den nachfolgenden Stichwörtern verweisen auf diejenigen Stellen, an denen der dazugehörige Begriff im Zusammenhang erklärt wird, **fett** gedruckte auf die Definition eines Begriffs, *kursive* auf eine Abbildung. *Kursive Begriffe* sind Gattungs– oder Artnamen.

., **237**, **347**, **357**, **381**, **417**, **427**
Ökologie, **417**
trans–Zeatin, **112**

Abscisinsäure, 217
absolute Wachstumsrate, **4**
Absorptionsspektrum, **253**
ACC–Oxidase (ACO), **127**
ACC–Synthase (ACS), **127**
Achaene, 213
Acylglycerole, **72**
Acylrest, **43**
Adaptorhypothese, **29**
Adaptorhypothese, **29**
Adhäsion, **357**, **360**
Adventivembryonie, 214
Aesculus hippocastanum, 215
Agavaceae, 207
aitionom, 216
Aleuronschicht, **43**
Alkaloide, **435**, **443**
Allogamie, **202**, 205
Altern, 189
    physiologisches, 189
    zeitliches, 189
alternative Atmungskette, 209
Ameisenausbreitung, 214
Amphimixis, 194, **194**
amphipathisch, **43**
anatrop, 211
Androeceum, **202**, 203
Androgameten, 195, 196
Anemochorie, 214
Anemogamie, 204
Anemone, 206
Angiospermae, 206, 212, 219
Anisogamie, 195
Annuelle, 424
Anpassungsdruck, 417
Antheridien, 191
Anthocyane, 207
Anthropochorie, 215
antiklin, **147**
Antipoden, 210
antithetischer Generationswechsel, 200
Anuelle, 422
Apikaldominanz, **101**
Aplanogameten, 196, **196**
Aplanogamie, 196
    primäre, 197
    sekundäre, 197
Apogamie, 214
Apomixis, 197, **197**, 214
Apoplast, **357**
Apparente Photosynthese, **340**
Araceae, 351
Arachis Hypogaea, 216
Archegoniaten, 200
Archegonien, 191
Areca, 219
Aronstab, *siehe* Arum maculatum
Arum, 207, 209
Arum italicum, 209
Arum maculatum, 205
Asclepiadaceae, 208
Ascogon, 196
Ascomycetes, 197, 201
assimilate partitioning, 374
Assimilationsprodukte
    indirekte, 348
Asteraceae, 205, 213
atrop, 211
Autochorie, 215
Autogamie, **202**, 204
autonom, 216
Autophosphorylierung, **53**
Auxin

nichtpolarer Transport, **97**
Auxintransport
Geschwindigkeit, **96**
Avoidance, 451, **451**

Büschelschön, 218
Bacillariophyceae, 200
basal, **4**
Basidiomycetes, 197, 201
basipetal, **85**, **147**
Baumwurzelparasiten, 429
BChl, **275**
Begriffe, Regeln, Sätze, **xii**
Bestäubung, 204
Anemogamie, 204
Chiropterogamie, 205
Entomogamie, 205
Fremd–, 204
Geitonogamie, 204
Hydrogamie, 205
Kleistogamie, 204
Nachbarschafts–, 204
Ornithogamie, 205
Selbst–, 204
Tier–, 204
Windbestäubung, 204
Xenogamie, 204
Zoidiogamie, 204
Bielle, 422
Blüte, 202, **202**
Bau, 203
Definition, 203
Blütenfarben, 207
Blastophaga psenes, 207
Bohrfrüchte, 216
Boraginaceae, 207
BORTHWICK, 218
Brassicaceae, 370
Brutkörper, 193
Brutkörperbildung, 193
Brutknospen, 193
Bruttophotosynthese, **340**
Bryophyta, 201
Bryopsiales, 200
Bulbillen, 193

C_2–Symmetrie, **275**
Calceolaria, 206
Calorigen, 351
Calyx, **202**, 203
Carnivoren, 427
Carotinoide, 207
catalytic receptors, **48**
Catasetum, 208
Caudicula, **206**, 208
Cdc2, **117**
CDK, **117**
Chamaephyten, 423
charakteristische Merkmale, **49**
Chimären, **147**, **162**
Chiropterogamie, 205
Chl, **275**
Chlorophyll
Lichtabsorption, 479
Cholodny–Went–Modell, **99**
Codierungspotential, **10**
Codierungspotential, **10**
coding strand, **24**
codon bias, **37**
codon usage statistics, **11**
Coenobien, 192
Coevolution, 206
Columella, **85**
Corolle, **202**, 203
CRAWFORD, 452
cross talk, **43**, **52**
Cucurbita pepo, 218
Cuscuta, 428
CYCD3, **117**
Cymbalaria muralis, 215
Cypripedum, 207
Cyste, **189**
Cystogamie, 196
Cytokinine, **112**, 218
Cytotomie, 191

Dactylella bambicodes, 428
Determination, **147**
endonom programmierte, 154
Diasporen, 214
Dichogamie, **202**, 205
Dictamnus, 215
differentielle Genexpression, **9**, **21**
differentielles Wachstum, **93**
Differenzierung, **3**, **147**
Dikaryon, 201
Dikaryophase, 197

Dinesen, **225**
Dionaea, 428
diploides sekundäres Endosperm, 210
Diplont, 201
Diptam, 215
distale regulatorische Sequenzen, **35**
Dividuenbildung, 193
doppelte Befruchtung, 209
Dormanz, 216
Dosis–Wirkungs–Kurve, **45**
Drosera, 427
Duftstoffe, 208
Dunkelkeimer, 218
Dunkelreaktionen, **254**

Ecballium, 215
EF–hand motif, **62**
Effektorzelle, **85**
Eiapparat, 210
eigenfeuchte Pflanzen, 419
Einzelfrucht, 213
Eizelle, 196, 210
Eizellen, **189**
Elektronentransportkette, **275**
Embryoruhe, 217
Embryosackmutterzelle, 210
Emerson–Effekt, **283**
Enantiomer, **120**
Enantiomere, **120**
endogene Signale, **46**
Endokarp, 213
endonom programmierte Determination, 154
Endoparasit, 429
Endosperm, 211, 219
  diploides sekundäres, 210
  Entwicklung sekundäres, 219
  primäres, 212, 219
  ruminiertes, 219
  sekundäres, 212, 219
  triploides, 210
Endozoochorie, 214
Entomogamie, 205
Entwicklung, **3**
enzymatische Oxidation, **95**
enzyme–linked receptors, **48**
epigenetisch, **43**, **45**
Epilobium hirsutum, 218
Epistase, **43**
epistatische Gene, 44
Epizoochorie, 214
Equilibrium, **451**, 452
Erdnuß, 216
Ericaceae, 423
Ernährungsbedingungen, 427
Erodium, 216
Esche, 217
ESCHRICH, 373
Eucaryota, 189
euryök, 417
Excitonen, **253**
exogene Signale, **46**
Exokarp, 213
Exosporen–Bildung, 192
Explosionskapseln, 215
Extensin, **169**

Fabaceae, 370
Fabales, 427
fakultative Parasiten, 428
Fallenblumen, 207
Federgras, 216
Fernwirkung, **88**
Fette, 348
Ficus carica, 206
Flechten, 427
Fluoreszenz, **253**, **311**, **321**
Fortpflanzung, 189
  Definition, 189
  geschlechtliche, sexuelle, 193
Fragmentation, 192
Frauenschuh, 207
Fraxinus excelsior, 217
Fremdbefruchtung, 194
Fremdbestäubung, 204, 205
Frequenz, **253**
Frost, **451**, **455**
Frucht, 212, **212**
Fruchtbildung, 212
Fruchtstände, 213
Fruchtverbreitung, 214
Fucales, 200

G protein– linked receptors, **47**
G protein–linked receptors, **47**
Gametangien, 190, 191
Gametangiogamie, 197

Gameten, **189**, 209
    Bildung, 194
Gametocysten, **189**
Gametophyt, 191
Gamocysten, 196
Geitonogamie, **202**, 204
Geleitzellen, 367
Gen, **9**, **11**
Gene
    epistatische, 44
    pleiotrope, 44
Generationswechsel, 191, 199
    antithetisch = heterophasisch, 200
    antithetischer, 200
    heteromorph, 201
    heterophasischer, 200
    isomorph, 201
Generative Vermehrung, **193**
generative Vermehrung, 193
generativer Kern, 210
Geneten, 193
genetische Potenz, **3**
Genom, **9**
Geranium, 215
geschlechtliche Fortpflanzung, 193
Gibbereline, 218
α–Glucane, 348
Gone, **189**
Gonitangium, 190
Gonite, 189, **189**
Gonitocysten, **189**
Gonitogonie, 190, 192, 196
Grenzplasmolyse, **357**
Gymnospermae, 211, 212, 219
Gynoeceum, **202**, 203
Gynogameten, 189, 195, 196
Gynostegium, **206**, 208

Hagen–Poiseuille–Gesetz, 372
Halbparasit, 428
Halophyten, 420, 427
hapaxanth, 423
Haplo–Dikaryont, 201
Haplo–Diplont, 201
Haplont, 201
Haptoglossa mirabilis, 428
Haustorien, 428
Hebelmechanismus, 208
Helferzellen, 210
Hemikryptophyten, 423
Hemiparasiten, 428
Hemmfeld–Theorie, **147**
Herkogamie, **202**, 205
heteromorpher Generationswechsel, 201
heterophasischer Generationswechsel, 200
Heterostylie, **202**, 205
Hevea brasiliensis, 218
Hill–Reaktion, **275**, **311**, **321**
Hologamie, 194
Holoparasiten, 428
HOMO, **253**, **275**
homoiohydre Pflanzen, 418
homoiohydrisch, **417**, **418**
Hormone, **85**
Hormonrezeptor
    funktionelle Definition, **88**
HPt–Domäne, **51**
Hybrid–Kinase, **51**
Hydathoden, 420
Hydrochorie, 214
Hydrogamie, 205
Hydrophyten, 419
Hygrochasie, **225**
Hygrophyten, 419
hygroskopische Bewegungen, 215

IAA, **92**
Impatiens, 215
indirekte Assimilationsprodukte, 348
Indol–3–Essigsäure, *siehe* IAA
Inkompatibilität, **202**, 205
interkalar, **4**
intrazelluläre Rezeptoren, **47**
ion channel– linked receptors, **49**
ion channel–linked receptors, **49**
Iris, 193
Isogamie, 195
Isopentenyl–Transferase (IPT), **115**
Isopren, **108**
Isoprenoide, **435**, **436**

Jochalgen, 196
Jungfernfrüchtigkeit, 214
Jungfernzeugung, 214

Kälte, **451**, **455**
Kürbis, 218

kampylotrop, 211
Kannenpflanze, 428
Karpell, 203
Karpogon, 196
Karyogamie, 197, 201
Karyopse, 213
Katapultkapseln, 215
Kautschukbaum, 218
Keimung, 216
Keimzellen, 189
Kernphasenwechsel, 199
  gametisch, 200
  intermediär, 200
  zygotisch, 200
Kinasen, **43**
Kinetin, **112**
Klappertopf, 428
Klebkörper, 208
Klee, 216
Kleeseide, 428
Kleistogamie, **202**, 204
Klemmfallenblüten, 208
Kohäsion, **357**, **360**
Kohlenstoff–autotroph, 428
Kolbenpflanzen, 209
Kompetenz, **85**, **87, 88**, **147**
Komplementation in Hefe, **54**
Konidien, 192
Konidienbildung, 192
Konjugation, 196
Konnektiv, 208
kooperativ, **43**
Kopulation, 189
Kopulationsbrücke, 196
Korrelation, 417
Kreuztoleranz, **451**
Kryptophyten, 424

Längsteilung, 192
Löslichkeitsprodukt, **59**
Lactuca sativa, 218
lagging strand, 19
lateral, **85**
Lathraea, 429
Lattich, 218
Lavandula, 423
Lavendel, 423
LEA Proteine, **122**
leading strand, 19
Leaf Area Index, **340**
Lebensdauer, 422
Lebensform, 422
Lebensformen, **417**, **423**
Leguminosen, 217, 218, 427
library screening, **47**
Lichtkeimer, 218
Lichtkompensationspunkt, **417**, **421**
Lichtreaktionen, **254**
Lichtreaktionssystem, 218
Lockmittel, 206
Lotosblume, 218
LRR–Proteine, **53**
Lumen, 367
LUMO, **253**, **275**
Lysimachia, 206
Lysophospholipide, **43**, **73**

MÜNCH, 372
Makrogameten, 195
Mammutbaum, 361
Megagameten, 189, 195
Megaspore, 210
Meiose, 189
Meiosporen, 200
Meristem, **117**, **158**
Merogamie, 195
Mesokarp, 213
Mesophyten, 419
Mikrogameten, 195
Mistel, 428
Mitogen, **43**
Mitose, 189
molekulare Schalter, **66**
Monocotyledoneae, 154
monosymmetrisch, 203
mRNA–Turnover, **36**
multiple alignment, **47**
multiple Wirkung, **85**, **87**
Mykorrhiza, 427
Myrmekochorie, 214

N_2–Fixierer, 427
Nährgewebe, 211
Nachbarschafts–Bestäubung, 204
Nahwirkung, **88**
Narbenlappen, 208
Nastien, **225**, **233**

Nektar, 206
Nektarblumen, 206
Nelumbo nucifera, 218
Nepenthes, 428
Netto–Assimilationsrate, **340**
Netto–Produktion, **340**
Nicotiana tabacum, 218
Nigella sativa, 218
Nucellarembryonie, 214
Nucellus, 211, **211**
    anatrop, 211
    atrop, 211
    kampylotrop, 211

obligate Parasiten, 428
oekologische Typen, 416
Ökonomie, 452
Okasaki–Fragmente, 19
Ontogenese, **3**, 348
Ontogenie, 348
Oogamie, 195
Oogonium, **189**, 191, 196
Oomycetes, 200
Ophrys, 207
Optimum, 417
Orchidaceae, 207, 208
Ornithogamie, 205
Oxalis, 215

P–Protein (Phloem–Protein), 366, **368**
Palaeontologie, 210
Palindrome, **28**
Palynologie, 210
Papaver, 206
Pappel, 218
Parachlormercuribenzosulfonsäure (PCMBS), 370
parakrin, **116**
Parasiten, 428
    fakultative, 428
    obligate, 428
Parthenocarpie, 214
Parthenogenese, 214
Parthenokarpie, 214
PCMBS (Parachlormercuribenzosulfonsäure), 370
Pejus, 417
Perianth, **202**, 203
Perigon, **202**, 203
Perikarp, 213
periklin, **147**
Perisperm, 212, 218
Persistenz, **451**, 452
Perzeption, **43**
Pessimum, 417
Petalen, 203
PGR, **85**
Phacelia tanacetifolia, 218
Phanerophyten, 423
Phenole, **435**, **439**
Phenylharnstoffe, **113**
Phloem–Protein, 366, **368**
Phloemanastomosen, 366
Phobotaxis, **225**
Phorbolester, **73**
Phosphoreszenz, **253**, **311**, **321**
Phosphorylierung, **75**
Photooxidation, **95**
Photomorphogenese, **147**
Photon, **253**
Photosynthese
    Bruttogleichung, **253**
Photosynthesevermögen, **340**
Phototropine, **100**
Physiologie, **2**
physiologische Hill–Reaktion, **275**, **311**, **321**
physiologisches Altern, 189
Phytochrom, 218
Phytomer, **147**
π–Elektronen, 480
Pilze, 196
Pilzwurzel, 427
PIN Proteine, **97**
PLA_2, **73**
Planckscher Gesetz, **255**
Planobiota, 197
Planogameten, 195, **195**
Planogamie, 195
plant growth factors, **85**
Plantago, 205
Plasmafusion, 201
Plasmawachstum, **4**
Plasmogamie, 197, 201
Plasmolyse, **357**
PLC, **72**
PLD, **72**

pleiotrope Gene, 44
Pleiotropie, **43**
Plurielle, 422
poikilohydre Pflanzen, 418
poikilohydrisch, **417, 418**
POISEUILLE–Fluß, 372
Polarität, **147**
Pollen, 206
Pollenblumen, 206
Pollenkorn, 210
Pollinarium, **206**, 208
Pollinien, 208
Pollinium, **206**
Polycarpe, 423
polycistronische mRNA, **31**
Polyploidie, **14**
Polysomatie, **15**
Populus, 218
Positionsinformation, **85**
Positionsinformation, **85**
Postponing, 451, **451**
primäre Antwortgene, **104**
primäre Aplanogamie, 197
primäres Endosperm, 212
Primärproduktion, **340**
Primulaceae, 206
Procaryota, 189
Processing, **9**, **29**
Produktivität, **340**
Promoter, **9**
Protandrie, **202**, 205
Proteinkinase A (PKA), **55**
Proteinkinasen, **46**
Prothallium, 212
Protogynie, **202**, 205
Pseudomixis, 196
Pteridophyta, 201

Quant, **253**
Quenching, **275**
Quetschschleudern, 215

Rückstoßschleudern, 215
Rafflesia arnoldii, 429
Rafflesie, 429
Rameten, 193
Reaktionszentrum, **275**
red drop–Effekt, **283**
Regulatorgene, **85**
Regulatorproteine, **85**
Reiherschnabel, 216
Reizmittel, 207
relative Wachstumsrate, **4**
replication fork, 18
Reservestoffspeicherung, 218
Resistance, 451, **451**
Resistenz, **451**
Reusenfallenblume, 209
Revertante, **123**
Rezeptoren, **88**
  catalytic, **48**
  enzyme–linked, **48**
  G protein–linked, **47**
Rhinantus, 428
Rhizobium, 427
Rhodophyta, 196, 202
Riesenblume, *siehe Rafflesia*
Roßkastanie, 215
Rostellum, **206**, 208
Rotalgen, 196
Ruhezustand, 216

Säurewachstums–Theorie, **99**
Safthaut, 365
Salbei, 208
Salix, 218
Salvia pratensis, 208
Salzdrüsen, 420
Samen, 212, **212**
Samenbildung, 212
Samenruhe, 216
Samenverbreitung, 214
Sammelfrucht, 213
Sauerklee, 215
Schizogonie, 191
Schizotomie, 192
Schließfrucht, 213
Schuppenwurz, 429
Schwarzkümmel, 218
Scrophulariaceae, 206
second messenger, **43, 44**
Seegras, 205
sekundäre Aplanogamie, 197
sekundäre Pflanzenstoffe, **435**
sekundäres Endosperm, 212
Selbstableger, 215
Selbstausbreitung, 215

Selbstbestäubung, 204
Selbststerilitätsgene, 205
Selbststreuer, 215
selektive Autolyse, 366
Sepalen, 203
Sequoiadendron, 361
sexuelle Fortpflanzung, 193
Siebelemente (Siebröhrenglieder), 366
Siebporen, 366
Siebröhren, 365
Siebröhren–Geleitzellen–Komplex, 367
Siebröhrenglieder (Siebelemente), 366
Siebschläuche, 365
Siebzellenstränge, 365
Signalverstärkung, **75**
Signaltransduktionswege, **89**
1. Singulettzustand (S_1), 480
2. Singulettzustand (S_2), 480
sink, 348, 364, 371
Skotomorphogenese, **147**
Solanaceae, 370
Somatogamie, 196
Sonnentau, 427
source, 364, 369
Spaltung, 192
special pair–Chlorophylle, **277**
Speichergewebe, 348
Speicherkotyledonen, 219
Speicherorgane, 348
Speicherorganelle, 348
Speicherproteine, 348
Spermatiden, 195
Spermatiogamie, 196
Spermatocysten, 196
Spermatogonien, 191
Spermatophyta, 201
Spermatozoide, 195
Spermazellen, 196
Spermien, 195
Spermogonien, 196
Spitzklette, 217
Splicing, **9**
Sporangien, 190
Sporen, **189**
Sporocysten, **189**
Sporophyt, 191
Sporopollenin, 209
Springkraut, 215
Spritzgurke, 215
Sprossung, 192
Stärke, 348
Störfelder, 154
Stamen, 203
Stamina, 203
Statolithen, **100**
stenök, 417
Stielchen, 208
Stipa, 216
Storchschnabel, 215
Stratifikation, 217, **217**
Streß, **451**
Streckungswachstum, **4**
Streufrucht, 213
Sukkulenz, 420, 420
Symbionten, 427
Symbiose, **427**
Symplast, **357**
Synergiden, 210
synergistisch, **43**
Syngamie, 199

Täuschblumen, 207
Tabak, 218
Taxien, **225**, **234**
Tegiticula yuccasella, 207
Temperaturkompensationspunkt, **451**, **454**
template strand, **24**
tensegrity model, **100**
Tepalen, 203
Tetrade, 209
Tetrapyrrole, **435**, **444**
Teufelszwirn, 428
Theka, **206**, 209
Thermogenese, 209
Therophyten, 424
Tierausbreitung, 214
Tod, 189
Tolerance, 451, **451**
Toleranzbereich, 417
Topotaxis, **225**
Totalabsorption, 208
Totalreflexion, 207
Transduktion, **43**
Transkription, **24**
Transkriptionsblase, 27

Transkriptionseinheit, **24**
Transkriptionsfaktoren, **85**
Transpiration, **357**, **359**
Triacylglycerole, 348
Trifolium subterraneum, 216
triple response, **125**
triploides Endosperm, 210
Tropismen, **225**, **232**
turgeszent, **357**
Turgor, **43**, 215
two–hybrid system, **48**

Utricularia, 428

Vegetative Vermehrung, **191**
vegetative Vermehrung, 191
vegetativer Kern, 210
Veilchen, 215
Venusfliegenfalle, 427
Vermehrung, 189, 191
    Definition, 189
    generative, 193
    vegetative, 191
Victoria, 206
Viola, 215
Viscum, 428
Vollparasiten, 428
Vormännigkeit, 205
Vorweiblichkeit, 205

Wachstum, **3**
Wachstumsregulatoren, **85**
Wasserausbreitung, 215
Wasserpflanzen, 419
Wasserschlauch, 428
Wasserversorgung, 418
wechselfeuchte Pflanzen, 418
Wegerich, *siehe* Plantago
Weide, 218
Weidenröschen, 218
Wellenlänge, **253**
wichtige
        Begriffe, **xiii**
Windausbreitung, 214
Windbestäubung, 204
Winteraceae, 206
Wirkungsspektrum, **253**
Wobblehypothese, **30**
Wobblehypothese, **30**
Wurzelknöllchenbakterien, 427

Xanthium, 217
Xenogamie, **202**, 204
Xerochasie, **225**
Xerophyten, 419

Yucca, 207
Yuccamotte, 207

Z–Schema, **283**
zeitliches Altern, 189
Zellvermehrung, **3**
Zimbelkraut, 215
Zimtsäurederivate, 217
Zoidiogamie, 204
Zoochorie, 214
Zoogameten, 195
Zygogamie, 196, 197
zygomorph, 203