

Kontrolle der Entwicklung durch Außenfaktoren

Peter Nick

Inhaltsverzeichnis

- 13.1 Wirkung der Temperatur – 424**
 - 13.1.1 Thermoperiodismus und Thermomorphosen – 424
 - 13.1.2 Aufhebung von Ruhezuständen durch Einwirken bestimmter Temperaturen – 425
 - 13.1.3 Blühinduktion durch Einwirken bestimmter Temperatur – 426
- 13.2 Wirkung des Lichts – 428**
 - 13.2.1 Photomorphogenese und Skotomorphogenese – 428
 - 13.2.2 Photoperiodisch induzierte Morphosen – 430
 - 13.2.3 Circadiane Rhythmik und physiologische Uhren – 433
 - 13.2.4 Photorezeptoren und Signalwege der lichtgesteuerten Entwicklung – 437
- 13.3 Sonstige Außenfaktoren – 444**
 - Weiterführende Literatur – 446**

Nick, P. 2021 Kontrolle der Entwicklung durch Außenfaktoren. In: Kadereit JW, Körner C, Nick P, Sonnewald U. Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften. Springer Berlin Heidelberg, p. 423–446.

► https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_13

© Springer-Verlag GmbH Deutschland, ein Teil von Springer Nature 2021
J. W. Kadereit et al., *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*,
https://doi.org/10.1007/978-3-662-61943-8_13

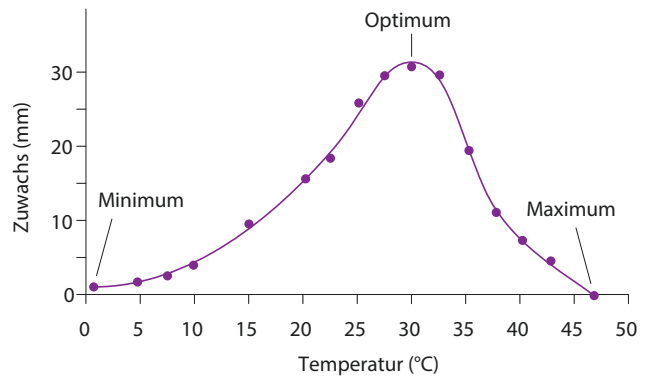
Wachstum und Differenzierung, also die **Morphogenese**, werden nicht allein durch endogene Prozesse gesteuert. Im Rahmen der genetisch festgelegten Grenzen wird die Pflanzenentwicklung maßgeblich von **Außenfaktoren** beeinflusst. Die standortgebundenen Pflanzen sind im Unterschied zu frei beweglichen Organismen den oft erheblich schwankenden äußeren Bedingungen an ihrem Standort ausgesetzt und müssen in angemessener Weise darauf reagieren können (► Abschn. 11.1).

Zwar entwickelt sich die artspezifische Gestalt, d. h. die Ausprägung der arttypischen Organisations- und Anpassungsmerkmale abhängig von genetischen Faktoren. Durch die jeweils auf das Individuum einwirkenden Umgebungsbedingungen werden diese Merkmale jedoch in großem Maße abgewandelt. Wie groß und wie alt z. B. eine Blütenpflanze wird, wann die irreversible Umsteuerung von der vegetativen zur reproduktiven Entwicklung erfolgt oder wie viele Blüten, Pollen und Samen sie bildet, hängt maßgeblich von Umweltfaktoren ab, zu denen die Wasser- und Nährstoffversorgung, die Temperatur und die Lichtverhältnisse gehören. Je nach einwirkendem Faktor spricht man bei den ausgelösten Entwicklungsprozessen von Hygomorphosen (Faktor Feuchtigkeit), Trophomorphosen (Nährstoffe), Thermomorphosen (Temperatur), Photomorphosen (Licht) und photoperiodisch bedingten Morphosen, die in den folgenden Abschnitten näher erläutert werden.

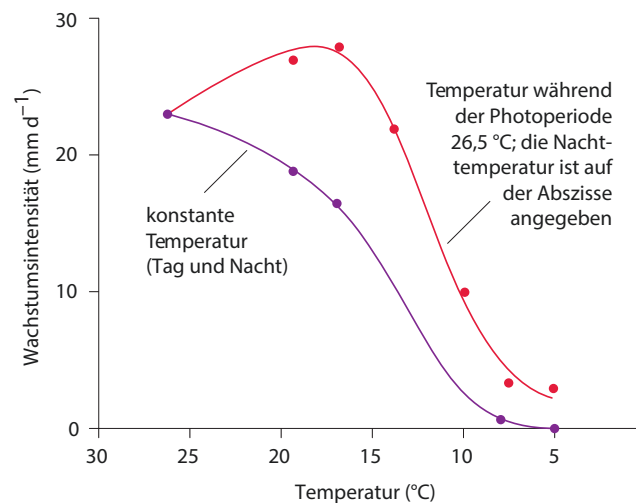
Im Folgenden besprochen werden ausschließlich Entwicklungsprozesse, die von Außenfaktoren verursacht werden, die nicht als Stoff- und/oder Energiequelle dienen, sondern lediglich als auslösende **Signale**. Solche Signale liefern Energie für das Auslösen, nicht aber für die Umsetzung der induzierten Entwicklungsprozesse. Signale, die Bewegungsmechanismen in Gang setzen, werden separat erläutert (► Abschn. 15.1).

13.1 Wirkung der Temperatur

Wie alle chemischen Reaktionen sind auch Stoffwechselfvorgänge temperaturabhängig. Die Temperaturabhängigkeit ist für verschiedene Prozessen unterschiedlich. Dies hat zur Folge, dass ein physiologisches Gleichgewicht für verschiedene Organismen bei unterschiedlichen Temperaturen erreicht wird. Das lässt sich durch den Parameter Q_{10} ausdrücken. Der Quotient beschreibt das Verhältnis der Geschwindigkeiten für einen Prozess, wenn die Temperatur um $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ erhöht wird. Während biochemische Prozesse wie Enzymreaktionen Q_{10} -Werte von 2,5–3 aufweisen, sind diffusionsgetriebene Prozesse mit einem Wert von 1–1,5 weniger stark von der Temperatur abhängig. Die Temperaturbereiche, innerhalb derer ein Organismus wachsen kann, werden



■ **Abb. 13.1** Längenzuwachs der Wurzeln von *Lupinus luteus* in 24 h bei verschiedenen Temperaturen

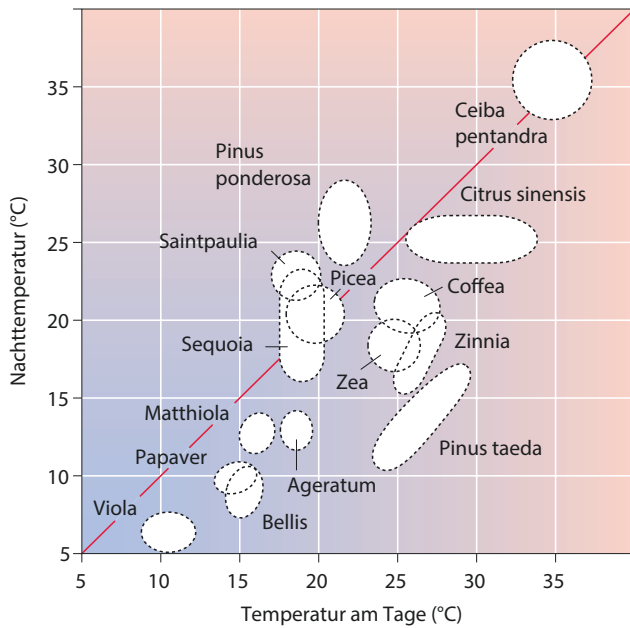


■ **Abb. 13.2** Täglicher Längenzuwachs von Tomatensprossen bei unterschiedlichem Temperaturverlauf. Die Temperatur wurde entweder am Tag und in der Nacht konstantgehalten (schwarze Kurve) oder betrug tagsüber $26,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ und war nachts unterschiedlich (rot). (Grafik: E. Weiler)

durch biochemische, physiologische und morphologische Gegebenheiten bestimmt (► Abschn. 22.3). Die Temperaturabhängigkeit des Wachstums folgt in der Regel einer charakteristischen Optimumkurve (■ Abb. 13.1).

13.1.1 Thermoperiodismus und Thermomorphosen

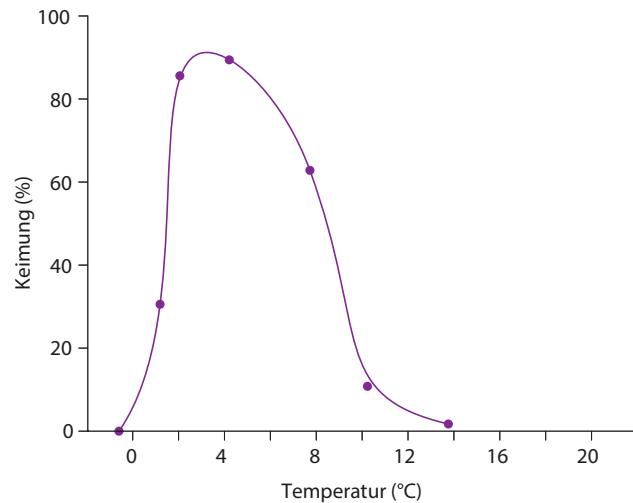
Die Temperaturoptima für das Sprosswachstum ändern sich bei vielen Pflanzen oft tagesperiodisch. Diese Pflanzen sind an einen Temperaturwechsel zwischen Tag und Nacht angepasst, der für ihre optimale Entwicklung notwendig ist (■ Abb. 13.2 und 13.3). Diese Erscheinung wird als **Thermoperiodismus** bezeichnet.



■ **Abb. 13.3** Optimale Temperaturbereiche für das Sprosswachstum unterschiedlicher Pflanzen. (Nach verschiedenen Autoren, nach W. Larcher)

Durch Einwirken bestimmter Temperaturen ausgelöste Entwicklungsprozesse werden **Thermomorphosen** genannt. Ein Beispiel dafür ist die **Heterophyllie** beim Wasser-Hahnenfuß (*Ranunculus aquatilis*). Bei tiefen Wassertemperaturen um 8–18 °C bildet diese Pflanze fiederteilige Unterwasserblätter. Nach einer Erhöhung der Wassertemperatur auf 23–28 °C (Lufttemperatur) entwickeln sich Unterwasserblätter mit der Morphologie der im Luftraum gebildeten Blätter (gelappte Blattspreite). Diese Veränderung kann auch durch Applikation von Abscisinsäure ausgelöst werden. Neben der erhöhten Temperatur spielen also möglicherweise auch Turgeszenzverluste im Luftraum, die die Produktion von Abscisinsäure hervorrufen (► Abschn. 12.7.2), eine Rolle bei der Induktion der Bildung von „Luftblättern“.

Häufig treten während der Pflanzenentwicklung temperaturempfindliche Phasen auf. Bei Petunien z. B. wird das Farbmuster der reifen Blüte von der Temperatur bestimmt, die während einer bestimmten kurzen Phase der Blütenknospenentwicklung herrscht. Das in den Tropen oft beobachtete gleichzeitige massenhafte Blühen von Orchideen und anderen Pflanzen (z. B. Kaffee) scheint ebenfalls auf einen kurz andauernden Kältereiz zurückzuführen zu sein (Abkühlung durch starke Gewitterregen), der die Weiterentwicklung von Blütenknospen synchronisiert. Wichtige durch Temperaturänderungen ausgelöste pflanzliche Entwicklungsprozesse sind außerdem das Brechen der Samen- und Sprossknospenruhe sowie die Induktion der Blütenbildung.



■ **Abb. 13.4** Einfluss einer 85-tägigen Kältebehandlung bei den angegebenen Temperaturen auf die Keimung von Apfelsamen. (Nach P.G. de Haas und H. Scharder)

13.1.2 Aufhebung von Ruhezuständen durch Einwirken bestimmter Temperaturen

Das Brechen der **Samen- und Knospenruhe** durch Einwirken bestimmter (in der Regel niedriger) Temperaturen wird als **Stratifikation** bezeichnet. Eine Stratifikation ist die Voraussetzung für die synchrone Keimung der Samen vieler Kräuter und Holzgewächse. In der Regel reichen dazu Temperaturen knapp über dem Gefrierpunkt aus (0–5 °C, ■ Abb. 13.4), während in einigen Fällen (z. B. Hochgebirgspflanzen) Frost notwendig ist (**Frostkeimer**). Manche Samen (z. B. Baumwolle, Soja, Hirse) brauchen hohe Temperaturen, um keimen zu können, während bei anderen ein Temperaturwechsel im Tagesverlauf die Keimung fördert (z. B. bei *Poa pratensis*).

Stratifizierbar sind ausschließlich gequollene (nicht trockene) Samen. Voraussetzung für die Stratifikation scheint also ein aktiver Stoffwechsel zu sein.

Das Einwirken tiefer Temperaturen ist absolute Voraussetzung für die Keimung mancher Samen (z. B. *Fraxinus excelsior*), während eine Kälteperiode die Samenkeimung bei anderen Arten lediglich beschleunigt (z. B. bei *Pinus*-Arten). Die Dauer der notwendigen Kälteeinwirkung ist ebenfalls artspezifisch und beträgt zwischen wenigen Tagen und einigen Wochen. Bei manchen Arten ist nur der intakte Samen kältebedürftig, während der isolierte Embryo auch ohne Stratifikation keimt (z. B. bei *Acer pseudoplatanus*). Bei anderen Arten wird der Embryo selbst stratifiziert (z. B. bei *Sorbus aucuparia*). Manche Samen oder Früchte keimen erst im zweiten Frühjahr nach der Aussaat (z. B. *Crataegus* oder *Cotoneaster*). Ihre harten, nur wenig durchlässigen Schalen verhindern während der ersten Kälteperiode das Quellen des Embryos, der erst im zweiten Winter, nach Abbau der Schale durch Mikroorganismen im Sommer, stratifiziert werden kann. Bei manchen

Asparagaceae (z. B. *Convallaria*, *Polygonatum*) und bei *Trillium* sind aus anderen Gründen zwei Kälteperioden für die Samenkeimung erforderlich. Die erste Kälteperiode bricht nur die Ruhe der Keimwurzeln. Erst eine zweite, nachfolgende Kälteperiode ermöglicht schließlich auch das Epikotylwachstum. In anderen Fällen (z. B. Aprikose, *Paeonia suffruticosa*) kann die embryonale Wurzel auch ohne Kälteeinwirkung keimen, während das Epikotylwachstum erst nach der Stratifikation einsetzt.

Niedere Temperaturen beenden die Samenruhe auf verschiedene, oft komplexe Weise. Sie können die Samenschale durchlässiger machen, die Samennachreife beschleunigen, Hormon- oder Enzymwirkungen auslösen und/oder den Gehalt eines Hemmstoffs (z. B. Abscisinsäure) reduzieren. In vielen Fällen kann Gibberellinzufuhr die Kälte Wirkung ersetzen (► Abschn. 12.4.3). Es ist allerdings unklar, ob tiefe Temperaturen tatsächlich primär eine Erhöhung des endogenen Gibberellinsgehalts bewirken oder eine Verminderung der Konzentration von Gibberellinantagonisten (z. B. Abscisinsäure). Die nach der Stratifikation einsetzende Samenkeimung und Keimlingsentwicklung zeichnet sich in der Regel durch denselben optimalen Temperaturbereich aus, wie das vegetative Wachstum der entsprechenden Pflanzenart (► Abschn. 22.3).

Niedere Temperaturen wirken nicht nur bei vielen Samen, sondern auch bei vielen Knospen als Signal für die Beendigung der endonomen (durch innere Faktoren bedingten) Ruhe. Auch Knospen müssen in der Regel für einige Wochen Temperaturen von etwa 0–5 °C ausgesetzt sein, damit sie auswachsen können. Für das Brechen der Ruhe von Blütenknospen (nicht zu verwechseln mit der im nächsten Abschnitt beschriebenen Induktion ihrer Anlage) ist oft sogar eine etwas längere Kälteeinwirkung nötig. In Gegenden mit warmen Wintern (z. B. Kalifornien, Südafrika) kann es wegen der ungenügenden Kälteeinwirkung auf die Knospen zu Schwierigkeiten mit der Kultur bestimmter Obstsorten (z. B. Pfirsich) kommen.

Empfänglich für die Kälteeinwirkung sind die Knospen selbst, die auf tiefe Temperaturen häufig durch die Verringerung ihres Gehalts an hemmenden Signalen (z. B. Abscisinsäure) und die Steigerung der Konzentration anderer Hormone reagieren. Eine Behandlung mit Gibberellinsäure reicht allerdings nicht aus, um ruhende Knospen zum Treiben zu bringen. Das Brechen der Knospenruhe durch Kälte kann also nicht nur auf eine verstärkte Bereitstellung dieses Hormons zurückgeführt werden.

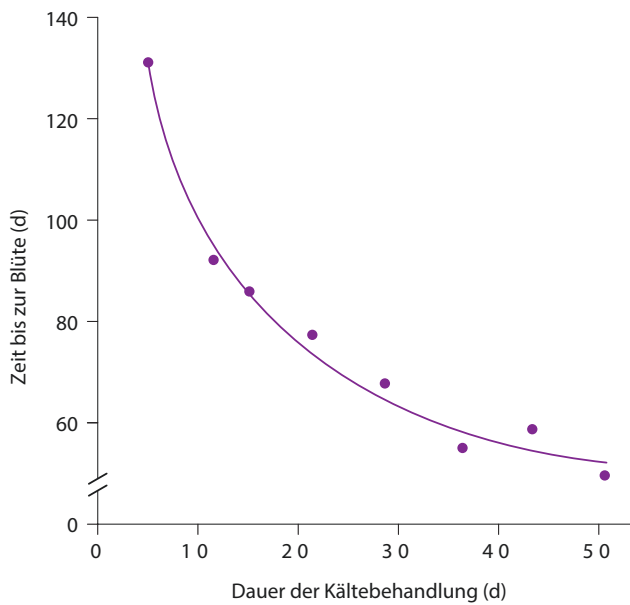
Bei vielen Pilzen, deren Lebenszyklus mit demjenigen von Pflanzen verknüpft ist (z. B. Mykorrhizapilze und phytopathogene Pilze, ► Abschn. 16.2.3 und 16.3.2), wird die Sporenruhe ebenfalls durch Kälte gebrochen. Dadurch wird sichergestellt, dass die Sporen nicht im Herbst, sondern erst im Frühjahr keimen.

13.1.3 Blühinduktion durch Einwirken bestimmter Temperatur

Die Induktion der Blütenbildung durch Einwirken bestimmter Temperaturen wird **Vernalisation** (von lat. *ver*, Frühling) genannt. Während bei der Stratifikation der Temperaturereiz stets lokal wirkt und damit ausschließlich die Entwicklung der diesem Reiz direkt ausgesetzten Pflanzenteile beeinflusst, führt die Vernalisation zur Bildung eines unbekanntes Faktors (Vernalin), der sich systemisch im Spross ausbreitet, wie durch Pfropfungsexperimente gezeigt werden konnte. Es reicht also aus, einzelne Blätter dem vernalisierenden Temperaturereiz auszusetzen, um in der ganzen Pflanze Blühinduktion auszulösen. Es gibt einen engen Zusammenhang mit dem Florigen (► Exkurs 11.1).

Alle Arten, die zur Blühinduktion Kälte benötigen, scheinen im entwickelten, beblätterten Zustand vernalisierbar zu sein. Bei einigen Arten können bereits Embryonen im Samen vernalisiert werden. In diesen Fällen fördert eine Kälteeinwirkung in der Regel zwar die Blütenbildung, ist für diesen Prozess aber nicht unbedingt notwendig. Zu diesen fakultativ kältebedürftigen Arten gehören der Weiße Senf (*Sinapis alba*), die Beta-Rübe (*Beta vulgaris*) und die Wintergetreide (Winterroggen, -Weizen und -Gerste), bei denen dieses Phänomen besonders eingehend untersucht worden sind (► Abb. 13.5).

Beim Getreide unterscheidet man Sommervarietäten, die im Frühjahr ausgesät werden und gleich danach im Sommer reifen, von Wintersorten, die zur Blüten- und Fruchtbildung zunächst eine Kälteperiode und anschließend lange Tage benötigen. Wintergetreide werden deshalb im Herbst ausgesät und reifen erst im darauffolgenden Sommer. Sie sind in der Regel ertragreicher und können früher geerntet werden, womit die bis zur Neuzeit regelmäßig auftretenden Hungersnöte im Frühjahr (wenn die Wintervorräte aufgebraucht waren und noch keine neue Ernte zur Verfügung stand) verhindert werden konnten. Die Entwicklung solcher Wintersorten gilt inzwischen als Schlüsselfaktor für die industrielle Revolution, weil damit erstmals eine jahreszeitlich unabhängige Versorgung von Arbeitskräften mit Lebensmitteln bewerkstelligt werden konnte. Die Unterschiede zwischen Sommer- und Wintergetreiden sind genetisch festgelegt. Dies wurde in der Sowjetunion der Stalin-Zeit mit einem physiologischen Phänomen, der Kälteakklimatisierung, vermengt und ideologisch aufgeladen. Durch die im Herbst allmählich sinkenden Temperaturen wird in vielen Pflanzen eine



■ **Abb. 13.5** Abhängigkeit des Blühverhaltens von Winter-Roggen (Petkuser-Roggen) von der Dauer der Kältebehandlung (1–2 °C) der Karyopsen. Die Zeit bis zur Blüte im Anschluss an die Vernalisation ist auf der Ordinate angegeben. (Nach O.N. Purvis und F.G. Gregory)

Abhärtungsreaktion ausgelöst, die beispielsweise zur Akkumulation von Abscisinsäure führt. Solche akklimatisierten Pflanzen kommen daher besser mit der Frostperiode im Winter zurecht und zeigen im zeitigen Frühjahr größere Blätter. Da der Q_{10} -Wert des Blattwachstums weit höher liegt als jener der Photosynthese, wird die weitere Entwicklung im Frühjahr vor allem durch die Temperatur begrenzt. Die akklimatisierten Getreide können also das schon reichlich vorhandene Sonnenlicht effizienter nutzen und entwickeln sich so schnell, dass sie zu einem ähnlichen Zeitpunkt geerntet werden können wie die Wintergetreide. Dies führte den sowjetischen Agrarwissenschaftler Trofim Denisowitsch Lyssenko zu der Behauptung, durch eine Kältebehandlung (die **Jarowisierung**, von altslawisch *jaro*, Frühling) könne man Sommer- in Winter-Weizen umwandeln. Dies sei ein Beleg dafür, dass genetische Unterschiede eine reaktionäre Erfindung der Bourgeoisie seien, Unterschiede zwischen Sorten seien durch die Umstände bedingt. Dieser **Lyssenkoismus** lag auf der Parteilinie und führte zur Unterdrückung der Genetik als Forschungsrichtung und zur Ermordung des berühmten Genetikers Nikolai Iwanowitsch Wawilow. Erst nach Stalins Sturz konnte diese im Grunde neolamarckistische Strömung überwunden und die Genetik wieder etabliert werden.

Die Vernalisation des Winter-Roggens erfolgt bei Temperaturen zwischen +1 und +9 °C, ist sauerstoffabhängig und kann im Fall von kultivierten Embryonen durch Zuckerzufuhr verstärkt werden. Vernalisation ist also offensichtlich ein stoffwechsel- und energieabhängiger Prozess. Beim Winter-Roggen muss der Embryo vernalisiert werden, der schon fünf Tage nach der Befruchtung der Eizelle auf eine Kältebehandlung anspricht. Bei bereits gekeimten Roggenpflanzen ist das Apikalmeristem der Rezeptionsort für Kältereize. Bis zu einer Dauer von etwa 20 Tagen hat eine Verlängerung der Kälteeinwirkung eine Verkürzung der Zeit zwischen Aussaat und Blühen zur Folge. Der vernalisierte Zustand scheint sich demnach beim fakultativ kältebedürftigen Roggen schrittweise bis zum Erreichen eines Maximums zu verstärken. Dafür spricht auch der Befund, dass sich der Vernalisationseffekt durch Behandlung mit hohen Temperaturen (beim Petkuser-Roggen z. B. zwei Tage bei 40 °C) umso leichter rückgängig machen lässt (Devernalisation), je kürzer die vorhergegangene Vernalisationsdauer war. Maximal vernalisierte Pflanzen können nicht mehr devernalisiert werden. Eine vernalisierte Roggenpflanze kann diesen Zustand ohne Anzeichen von Abschwächung an alle neu gebildeten Gewebe einschließlich der Meristeme weitergeben.

Arten, deren Blütenbildung von einer Vernalisation abhängt, finden sich unter winterannuellen, zweijährigen und ausdauernden Pflanzen. Zu den winterannuellen Vertretern dieser Arten gehören neben den Wintergetreiden auch *Erophila verna*, *Veronica agrestis* und *Myosotis discolor*. Die **zweijährigen** Vertreter bilden meist im ersten Jahr eine bodenständige Rosette und entwickeln erst im zweiten Jahr, nach Einwirken von Kälte, einen Blütenstand, und zwar in der Regel nur unter Langtagbedingungen (► Abschn. 13.2.2). Folgende Arten zeigen dieses Verhalten: Beta-Rübe (*Beta vulgaris*), Echter Sellerie (*Apium graveolens*), Gemüse-Kohl und andere *Brassica*-Arten, zweijährige Varietäten des Schwarzen Bilsenkrautes (*Hyoscyamus niger*) und Fingerhut (*Digitalis purpurea*). In warmen Treibhäusern oder Klimazonen können diese Arten jahrelang vegetativ bleiben. Näher untersucht wurden vor allem zweijährige *Hyoscyamus niger*-Varietäten, die eine Kälteperiode gefolgt von Langtagbedingungen benötigen, um blühen zu können. Der vernalisierte Zustand (Blühstimulus) kann vom Pfropfreis einer zweijährigen Bilsenkraut-Varietät auf eine nichtvernalisierte Unterlage der gleichen Varietät übergehen und diese zum Blühen bringen. Pfropfreiser einer durch Langtag blühinduzierten, einjährigen Varietät von *Hyoscyamus niger* und Reiser anderer vernalisierter oder photoperiodisch blühinduzierter Solanaceen-Arten haben ebenfalls die Fähigkeit, nichtinduzierte Unterlagen zum Blühen zu bringen. Der bei der Vernalisation entstehende, offensichtlich über Pfropfung übertragbare, also transportierte stoffliche Faktor wird als **Vernalin** bezeichnet. Es ist unklar, zu welchem Grad Vernalin mit dem Blühhormon **Florigen** (► Abschn. 13.2.2) funktionell überlappt. Gibberelline können bei vielen kältebedürftigen Arten die Kälte Wirkung ersetzen, und könnten deshalb möglicherweise Funktionen von Vernalin übernehmen (► Abschn. 12.4.3). Es steht allerdings fest, dass Gibberelline Florigen nicht ersetzen können (► Abschn. 13.2.2).

Zu den **ausdauernden Arten**, die nur nach Kälteperioden blühen, gehören Primeln, Veilchen, Goldlack-Arten und Varietäten von Chrysanthenen, Astern, Nelken und *Lolium perenne* (Englisches Raygras). Diese Arten müssen jeden Winter neu vernalisiert werden. Bei *Lolium perenne* werden nach der Vernalisation bereits im Winter Blüten angelegt, die sich allerdings erst im Langtag (>12 h, im März; Abschn. 13.2.2) entfalten. Im Frühling oder Sommer neu gebildete Ausläufer dieser Pflanze sind daher zunächst nicht blühhfähig und werden erst im nachfolgenden Winter vernalisiert. Bei bestimmten ausdauernden Gartenchrysanthenen ist eine Kälteperiode gefolgt von Kurztagbedingungen Voraussetzung für das Blühen. Diese Pflanzen blühen daher erst im Herbst. Interessanterweise kann bei diesen Chrysanthenen der vernalisierte Zustand nicht von einem Pfropfreis auf eine nichtinduzierte Unterlage übertragen werden. Ebenso wenig wird der vernalisierte Zustand von einem selektiv kältebehandelten Vegetationskegel auf einen anderen, nichtbehandelten Vegetationskegel derselben Pflanze übertragen.

Über die molekularen Mechanismen, die der Vernalisation zugrunde liegen, ist noch wenig bekannt. Die genetische Analyse der Blühinduktion (► Exkurs 11.1) zeigt jedoch zahlreiche Gene auf, die bei beiden Vorgängen eine Rolle spielen.

13.2 Wirkung des Lichts

Licht ist Auslöser vieler Entwicklungsprozesse und physiologischer Vorgänge bei allen photosynthetisch aktiven und inaktiven Pflanzen. Die Orientierung von frei beweglichen Pflanzen (z. B. einzellige Algen), von Organen festgewachsener Pflanzen (► Abschn. 15.3.1.1) und sogar von Organellen innerhalb von Zellen (Chloroplastendrehung, ► Abschn. 15.2.2) im Raum wird in der Regel maßgeblich durch Licht gesteuert. In den folgenden Abschnitten steht die Steuerung der pflanzlichen Entwicklung durch Licht im Mittelpunkt.

13.2.1 Photomorphogenese und Skotomorphogenese

Einzelne lichtinduzierte Entwicklungsprozesse werden **Photomorphosen** genannt, die lichtgesteuerte Entwicklung insgesamt ist die **Photomorphogenese** (griech. *phos*, Licht). Während z. B. Farne und viele Gymnospermen im Dunkeln eine ähnliche Entwicklung durchlaufen wie im Licht (z. B. findet die Chlorophyllbiosynthese auch im Dunkeln statt), entwickeln sich Angiospermenkeimlinge, die im Dunkeln wachsen oder denen das Licht entzogen wird, aktivieren die Zellstreckung, bleiben jedoch sehr dünn, bilden nur sehr reduzierte Blattorgane aus und erscheinen bleich. Dieses Erscheinungsbild wird als **Etiolierung** (franz. *étiolement*, Vergeilung) bezeichnet und ermöglicht, dass alle Ressourcen in das Längenwachstum des Sprosses fließen. Die biologische Funktion besteht darin, das Meristem so schnell wie

möglich (bevor die Ressourcen erschöpft sind) ans Licht zu bringen. Schon nach sehr kurzer Belichtung etiolierter Pflanzen setzt die Photomorphogenese ein (**Deetiolierung**).

Die Angiospermenentwicklung im Dunkeln wird als **Skotomorphogenese** (griech. *skotos*, Dunkelheit) bezeichnet. Es war lange Zeit strittig, ob sie tatsächlich ein eigenes Entwicklungsprogramm darstellt oder einfach nur aus dem Fehlen der Photomorphogenese resultiert. Im Wesentlichen gibt es zwei Argumente für die Skotomorphogenese als Entwicklungsweg: Zum einen ist sie evolutionär erst spät entstanden und leitet sich demnach von der Photomorphogenese ab und nicht umgekehrt. Zum anderen gibt es Gene, die Skotomorphogenese aktiv einleiten. Wie Versuche an Mutanten gezeigt haben, geht die Skotomorphogenese auf eine aktive Unterdrückung der Photomorphogenese im Dunkeln zurück. *Arabidopsis thaliana*-Mutanten mit Defekten in COP- oder DET-Genen (*cop*, engl. *constitutive photomorphogenesis*; *det*, engl. *deetiolated*) durchlaufen auch im Dunkeln eine Photomorphogenese und wachsen deetioliert. Diese Mutanten zeigen also eine konstitutive Photomorphogenese, woraus sich schließen lässt, dass die Photomorphogenese der Grundzustand ist, während die Skotomorphogenese aktiv ausgelöst werden muss.

Photomorphosen können bei den meisten Pflanzen beobachtet werden. Bei dem Flagellaten *Chlamydomonas* wird die Bildung der Geschlechtszellen durch Licht gesteuert. Keimende Farnsporen bilden im Dunkeln oder Rotlicht einen fädigen Zellschlauch mit einer einschneidigen Scheitelzelle (**Protonema**, wie Moose), während im Weiß- oder Blaulicht eine zweischneidige Scheitelzelle entsteht, die zu einem flächigen **Prothallium** auswächst (► Abschn. 2.1). Die vielfältigen Skoto- und Photomorphosen der Angiospermen lassen besonders gut durch den Vergleich von gleichaltrigen etiolierten und lichtgewachsenen Keimlingen beobachten und untersuchen (► Abb. 13.6).

Einige Photomorphosen des Keimlings des Weißen Senfs (*Sinapis alba*) sind: (nach H. Mohr):

- Hemmung des Hypokotylängenwachstums
- Hemmung des Transports aus den Kotyledonen
- Flächenwachstum der Kotyledonen
- Entfaltung der Kotyledonenlamina
- Haarbildung am Hypokotyl
- Öffnung des Plumulahakens
- Entwicklung der Primärblätter
- Bildung von Folgeblattprimordien
- Steigerung der negativ gravitropischen Reaktionsfähigkeit des Hypokotyls
- Bildung von Xylemelementen
- Differenzierung der Stomata in der Kotyledonenepidermis
- Differenzierung von „Plastiden“ im Kotyledonenmesophyll

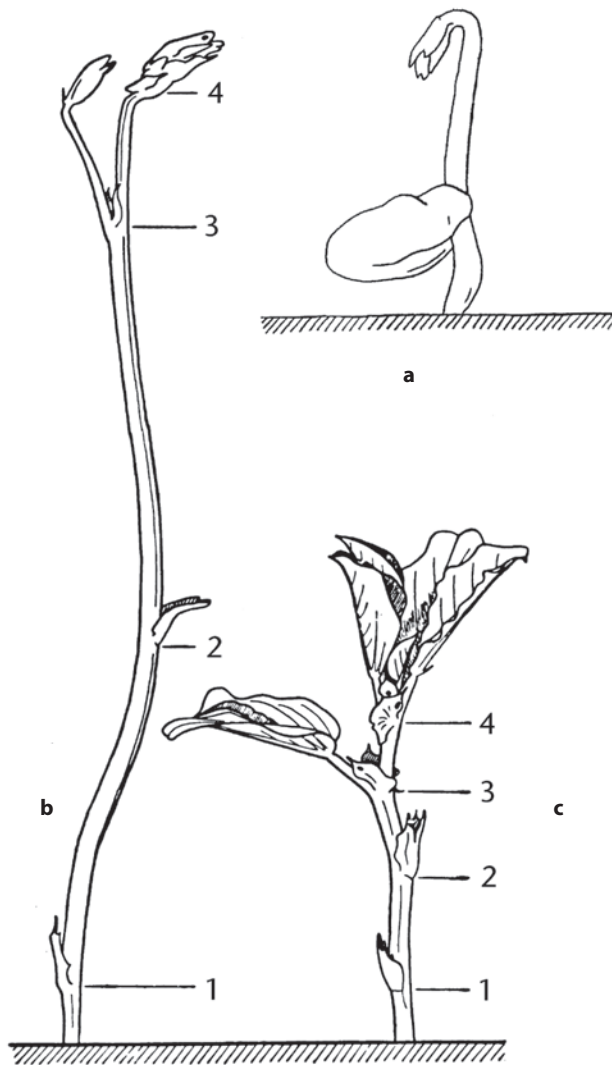


Abb. 13.6 Keimpflanzen von *Vicia faba* nach fünf Tagen im Dunkeln (a) bzw. nach drei Wochen b im Dunkeln, c im Licht. Die Zahlen bezeichnen einander entsprechende Knoten. Der Plumulahaken ist nur an ganz jungen etiolierten Keimlingen zu beobachten und bei dem in B gezeigten Stadium verschwunden (ca. 0,33 ×). (Nach W. Schumacher)

- Änderungen der Zellatmungsintensität
- Synthese von Anthocyan
- Steigerung der Ascorbinsäuresynthese
- Steigerung der Chlorophyll-a-Akkumulation
- Steigerung der RNA-Synthese in den Kotyledonen
- Steigerung der Proteinsynthese in den Kotyledonen
- Intensivierung des Speicherfettaabbaus
- Intensivierung des Speicherproteinabbaus

Sprosse etiolierter Keimlinge von Dikotyledonen besitzen stark verlängerte Internodien und oft auch Blattstiele, rudimentäre Blattspreiten und einen Plumulahaken (Hypokotyl-, Epikotylhaken). Diese Krümmung der Spitze des Keimsprosses ist bei jungen Keimlingen

besonders ausgeprägt und schützt das Apikalmeristem während des Wachstums im Boden. Etiolierte Keimlinge zeigen außerdem einen reduzierten negativen Gravitropismus, eine verstärkte positiv phototropische Empfindlichkeit (► Abschn. 15.3.1.1) und bilden nur wenig Festigungselemente, Leitbündel und Pigmente (Chlorophylle, Carotinoide, Anthocyane). Dementsprechend sind etiolierte Sprosse und Blätter vieler Arten als „zarte“ Nahrungsmittel beliebt (z. B. Spargel: *Asparagus*, Kopfsalat: *Lactuca* und Endiviensalat: *Cichorium*). Etiolierte Sprosse mancher Monokotyledonen zeigen eine Verlängerung vor allem der Blätter und weniger der Sprossachsen und Internodien.

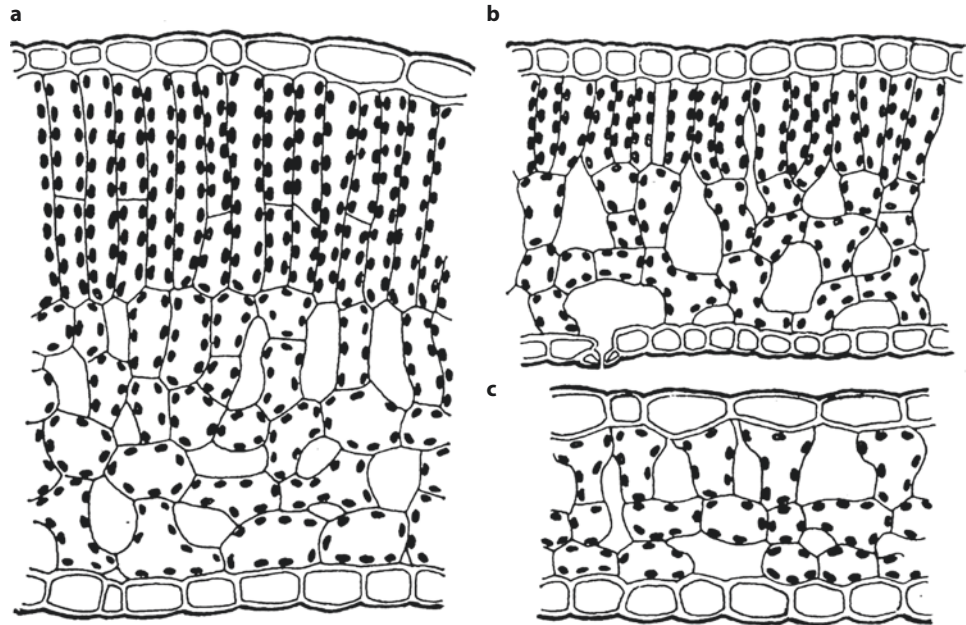
Für die Pflanze besteht der Nutzen der Skotomorphogenese bzw. der Etiolierung darin, dass im Dunkeln (z. B. im Boden, in Felsritzen) alle verfügbaren Nährstoffe dazu verwendet werden, die Assimilationsorgane schnell ans Licht zu bringen. Umgekehrt haben die Photomorphosen den Zweck, die Standfestigkeit des Sprosses im Luftraum zu erhöhen, die Photosynthese zu ermöglichen und den Spross vor dem Einfluss kurzwelliger Strahlung zu schützen (Bildung von UV-Schutzpigmenten, z. B. Anthocyanen).

Eine spezielle Photomorphose ist die Entstehung von Zellpolarität und der Dorsiventralität von Geweben oder Organen in Abhängigkeit von Unterschieden in der Lichtintensität. Die Bedeutung der Polarität für die Pflanzenentwicklung wurde bereits behandelt (► Abschn. 11.2.3).

Bei vielen Algen und ursprünglichen Landpflanzen werden Zygoten durch Lichtgradienten polarisiert, was die spätere Trennung von photosynthetischen und wurzelartigen Organen bestimmt (► Abschn. 11.2.3.2). Aber auch in späteren Stadien der Entwicklung übt Licht eine richtende Wirkung aus. Während der Entwicklung von Brutkörpern des Lebermooses *Marchantia* (► Abschn. 19.4.1.1) bestimmt in erster Linie das Licht, welche Seite des Thallus zur Oberseite und welche zur Unterseite determiniert wird. Ebenso werden bei vielen Farnprothallien nur auf der vom Licht abgewandten Seite Geschlechtsorgane und Rhizoide gebildet (► Abschn. 19.4.2). Bei zahlreichen Bäumen wird der ganze Verzweigungshabitus dadurch bestimmt, dass nur die Knospen auf der Lichtseite austreiben. Auch die Dorsiventralität der Seitenzweige wird bei manchen Koniferen (z. B. *Thuja*, *Thujaopsis*) durch einseitig einfallendes Licht induziert, während sie in anderen Fällen (*Taxus*, *Picea*) in Abhängigkeit von der Schwerkraft entsteht (► Abschn. 13.3).

Während Schattenpflanzen auf eine Beschattung kaum reagieren, weil sie schon daran angepasst sind, beobachtet man bei Sonnenpflanzen (auch schattenmeidende Pflanzen genannt) deutliche Reaktionen, die als partielle Etiolierung gedeutet werden können. Dabei spielt nicht nur die reine Verminderung der Lichtintensität eine Rolle, sondern auch die Ursache der Beschattung. Die stärkste Reaktion erfolgt auf eine Beschattung durch andere Pflanzen. Zu diesen Anpassungen gehört insbesondere die Steigerung des Streckungswachstums, die bei zunehmender Bestandsdichte oft bereits einsetzt, be-

▣ **Abb. 13.7** Querschnitt durch Laubblätter von *Fagus sylvatica*. **a** Sonnenblatt. **b** Blatt nach mittlerer Lichtexposition. **c** Schattenblatt (ca. 340 ×). (Nach F. Kienitz-Gerloff)



vor es zu einer direkten Beschattung kommt. Der Effekt wird in diesem Fall durch Licht ausgelöst, das von den Nachbarpflanzen reflektiert wird und über einen eigenen Syntheseweg die Bildung von Auxin auslöst (► Abschn. 12.3.2). Dieses als **Schattenvermeidungsreaktion** bekannte Entwicklungsprogramm dient wie die Etiolierung dazu, die Assimilationsorgane möglichst effektiver Belichtung auszusetzen.

Auch viele Laubbäume zeigen eine starke Abhängigkeit ihrer Blattanatomie von der Menge einfallenden Lichts. Die **Sonnenblätter** der äußeren Laubkrone, besonders auf der stärker besonnten Südseite, sind dicker als die **Schattenblätter** im Inneren der Krone oder auf der Nordseite und enthalten höhere, manchmal sogar mehrere Schichten von Palisadenzellen (▣ Abb. 13.7). Schattenblätter enthalten eine geringere Chlorphyllmenge und auch geringere Konzentrationen und veränderte Mengenverhältnisse von an der Photosynthese beteiligten Proteinen als Sonnenblätter und sie zeigen eine Reihe weiterer Anpassungen des Photosyntheseapparats an den Lichtmangel (► Abschn. 14.4.11.1). Die Form von Blättern und Sprossen kann ebenfalls stark durch Licht beeinflusst werden. *Campanula rotundifolia* bildet in schwachem Licht rundliche, bei höherer Lichtintensität jedoch schmale Blätter. *Opuntia* und *Nopalxochia* entwickeln im Starklicht Flachsprosse, während diese Pflanzen bei schwächerem Licht radiäre Sprosse bilden (▣ Abb. 3.32).

13.2.2 Photoperiodisch induzierte Morphosen

Als **Photoperiode** wird die Dauer der Belichtungsphase innerhalb eines 24-Stunden-Tags bezeichnet, am natürlichen Standort also die Tageslänge. Sie kann je nach

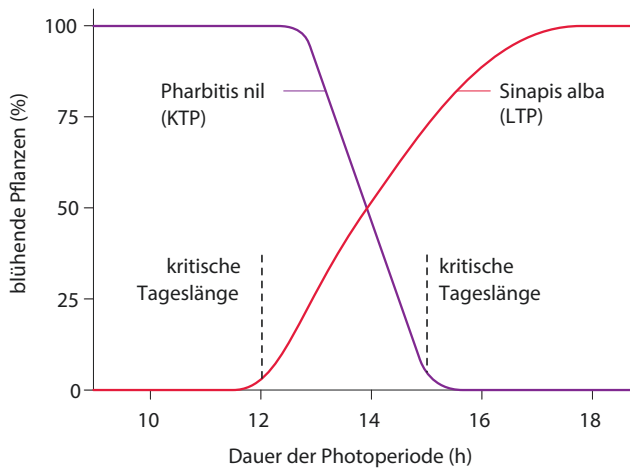
geografischer Breite und Jahreszeit erheblich variieren und ist auf der Erde nur am Äquator während des ganzen Jahres gleich. Mit zunehmender geografischer Breite werden nicht nur die Jahreszeiten ausgeprägter, auch die Tageslänge schwankt im Lauf des Jahres immer stärker: Bei 30° nördlicher Breite (Kairo, Delhi) zwischen 14 und 10 h, bei 45° nördlicher Breite (Freiburg, Minneapolis) zwischen 15,5 und 9 h, bei 60° nördlicher Breite (Stockholm, St. Petersburg) zwischen 19 und 6 h.

Als **Photoperiodismus** wird die Gesamtheit der Morphosen bezeichnet, die durch die Dauer der Photoperiode ausgelöst werden. Da Licht hier als Signal und nicht als Energiequelle wirkt, spielt die zugeführte Lichtenergie keine Rolle, solange sie oberhalb der durch die Pflanzen wahrnehmbaren Schwellenintensität von 10^{-3} bis 10^{-2} W m^{-2} liegt. Vollmondlicht (Beleuchtungsstärke $5 \times 10^{-3} \text{ W m}^{-2}$) kann deshalb durchaus photoperiodisch wirksam sein.

Von der relativen Tages- bzw. Nachtlänge können beeinflusst werden:

- die Blühinduktion
- der Beginn und das Ende von Ruheperioden
- die Cambiumaktivität
- die Wachstumsrate
- die Bildung von Speicherorganen (z. B. Kartoffelknolle)
- die Ausbildung von Frostresistenz
- der Blattfall
- die Verzweigung
- die Adventivbewurzelung
- die Blattgestalt und -sukkulenz
- die Pigmentbildung

Bei **Langtagpflanzen (LTP)** wird eine photoperiodisch gesteuerte Morphose nur dann ausgelöst, wenn die Photoperiode eine artspezifische Minimaldauer, die **kritische Ta-**



■ **Abb. 13.8** Abhängigkeit der Blütenbildung einer Kurztagpflanze (Prachtwinde, japanischer Name *Asagao*; Morgenlob, *Ipomoea nil*) und einer Langtagpflanze (Weißer Senf, *Sinapis alba*) von der Dauer der täglichen Belichtung. (Nach M. Wilkins)

geslänge, überschreitet. Umgekehrt muss bei **Kurztagpflanzen (KTP)** eine artspezifische kritische Tageslänge unterschritten werden, damit eine photoperiodisch induzierte Morphose ausgelöst wird. Pflanzen, die keine derartigen Abhängigkeiten von der Photoperiode zeigen, werden als **tagneutral** bezeichnet. Bei Weitem am besten untersucht ist die photoperiodische Steuerung der **Blühinduktion**, auf die sich die folgende Darstellung beschränkt.

Die **kritische Tageslänge** einer Kurztagpflanze kann durchaus länger sein als die einer Langtagpflanze (■ **Abb. 13.8**). Die kritische Tageslänge beträgt für die Blühinduktion der KTP *Xanthium pensylvanicum* 15,5 h (die Blüte wird induziert, wenn diese Tageslänge unterschritten wird). Bei der LTP *Hyoscyamus niger* beträgt die kritische Tageslänge etwa 11 h (hier muss die Tageslänge überschritten werden, um die Blütenbildung auszulösen). Bei einer Tageslänge von 13 h blühen also beide Arten.

Wie die Zusammenstellung in ■ **Tab. 13.1** zeigt, ist die Einteilung in KTP, LTP und tagneutrale Arten nicht absolut. Es gibt **quantitative** KTP bzw. LTP, die bei der „falschen“ Tageslänge zwar länger benötigen, aber irgendwann doch zu blühen beginnen. Auch innerhalb einer Art können verschiedene Genotypen hinsichtlich ihrer photoperiodischen Blühinduktion sehr unterschiedlich reagieren. Viele ursprünglich als tagneutral angesehene Arten oder Sorten blühen zwar bei jeder Photoperiode (im Experiment häufig auch im Dauerlicht und in einigen Fällen bei entsprechender Ernährung sogar im Dauerdunkel, z. B. *Hordeum*, *Raphanus*, *Cuscuta*), stellten sich später als **quantitative** LTP oder **quantitative** KTP heraus.

Neben den KTP und den LTP gibt es auch **Langkurztagpflanzen** (z. B. *Kalanchoe daigremontianum*, *Cestrum nocturnum*) und **Kurzlangtagpflanzen** (z. B. *Campanula medium*, *Trifolium repens*), die nacheinander zwei verschiedene Photoperioden benötigen, um zum Blühen zu kommen. Eine Langkurztagpflanze wird in Europa unter natürlichen Bedingungen nur im Herbstkurztag, nicht aber im Frühlingskurztag blühen.

Offensichtlich besteht ein Zusammenhang zwischen dem Verbreitungsareal einer Pflanze und ihrem photo-

■ **Tab. 13.1** Abhängigkeit der Blühinduktion von der Photoperiode bei verschiedenen Pflanzen

Langtagpflanzen (LTP)	tagneutrale Pflanzen	Kurztagpflanzen (KTP)
* <i>Avena sativa</i>	<i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Cannabis sativa</i>
* <i>Triticum aestivum</i>	<i>Cardamine amara</i>	* <i>Chrysanthemum indicum</i>
* <i>Secale cereale</i>	<i>Cucumis sativus</i>	* <i>Chrysanthemum morifolium</i>
* <i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Euphorbia lathyris</i>	* <i>Coffea arabica</i>
* <i>Festuca pratensis</i>	<i>Fagopyrum esculentum</i>	<i>Dahlia pinnata</i>
* <i>Lemna gibba</i>	<i>Helianthus tuberosus</i>	* <i>Glycine max</i>
* <i>Lolium temulentum</i>	<i>Pastinaca sativa</i>	* <i>Kalanchoe blossfeldiana</i>
* <i>Phleum pratense</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Lemna perpusilla</i>
* <i>Poa pratensis</i>	<i>Senecio vulgaris</i>	* <i>Perilla frutescens</i>
* <i>Lysimachia</i> (syn. <i>Anagallis</i>) <i>arvensis</i>	<i>Stellaria media</i>	* <i>Xanthium pungens</i>
<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Taraxacum officinale</i>	<i>Saccharum officinarum</i>
* <i>Begonia cucullata</i>	<i>Thlaspi arvense</i>	* <i>Setaria viridis</i>
* <i>Beta vulgaris</i>		* <i>Euphorbia pulcherrima</i>
* <i>Vicia sativa</i>		* <i>Amaranthus caudatus</i>
* <i>Trifolium pratense</i>		* <i>Ipomoea nil</i>
* <i>Sinapis alba</i>		
* <i>Hyoscyamus niger</i>		
* <i>Nicotiana tabacum</i> ^S	<i>Nicotiana tabacum</i> ^S	* <i>Nicotiana tabacum</i> ^S
* <i>Digitalis purpurea</i> ^S	<i>Digitalis purpurea</i> ^S	
* <i>Hordeum vulgare</i> ^S	<i>Hordeum vulgare</i> ^S	
* <i>Lactuca sativa</i> ^S	<i>Lactuca sativa</i> ^S	
	<i>Oryza sativa</i> ^S	* <i>Oryza sativa</i> ^S
	<i>Phaseolus vulgaris</i> ^S	* <i>Phaseolus vulgaris</i> ^S
	<i>Glycine max</i> ^S	<i>Glycine max</i> ^S

(Fortsetzung)

Tab. 13.1 (Fortsetzung)

Langtagpflanzen (LTP)	tagneutrale Pflanzen	Kurztagpflanzen (KTP)
* <i>Solanum tuberosum</i>	<i>Solanum tuberosum</i> ^S	<i>Solanum tuberosum</i> ^S
	<i>Zea mays</i> ^S	* <i>Zea mays</i> ^S

^S= einzelne Sorten
^{*}= qualitative (absolute) LTP bzw. KTP; alle übrigen reagieren quantitativ

periodischen Verhalten. Tropenpflanzen müssen KTP oder tagneutral sein, weil es in den Tropen keinen Langtag (Tageslängen über 12–14 h) gibt. Pflanzen hoher Breiten sind dagegen oft LTP und blühen im Sommer, sodass sie vor Beginn des Winters ihre Frucht- und Samenentwicklung abschließen können. In mittleren Breiten (etwa 35–40°), aus denen zahlreiche Kulturpflanzen stammen, gibt es sowohl LTP als auch KTP. In diesen Breiten ist oft das regelmäßige Auftreten einer Trockenperiode während einer bestimmten Phase im Jahresverlauf für das photoperiodische Verhalten entscheidend. Pflanzen aus Gebieten mit Wintertrockenheit (bestimmte Regionen Indiens, Chinas und Mittelamerikas) sind meist KTP, während Pflanzen aus Gebieten mit Sommertrockenheit (bestimmte Teile des Mittelmeergebiets, Vorderasiens, Mittelasiens) typischerweise LTP sind. In ihrer jeweiligen Heimat blühen also die KTP vor dem Winter und die LTP vor dem Sommer, sodass sie die jeweilige Trockenperiode als Samen überstehen können.

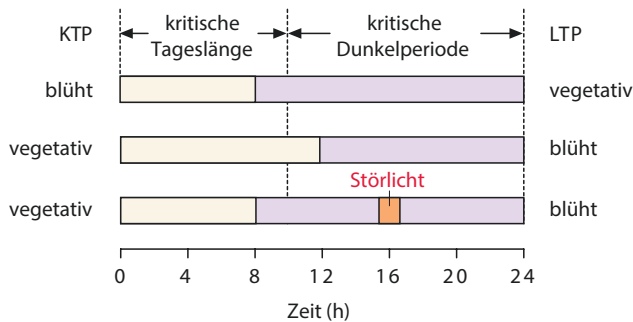
Die Zahl der für die Blühinduktion erforderlichen induktiven Zyklen (Tage mit der passenden Photoperiode) ist bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich. Bei den KTP *Xanthium pensylvanicum* und *Pharbitis nil* sowie bei der LTP *Lolium temulentum*, genügt ein einziger induktiver Zyklus für die Blühinduktion. Bei *Pharbitis nil* lässt sich die Blüte sogar schon wenige Tage nach der Keimung auslösen, sodass man eine Pflanze mit zwei Keimblättern, aber einer voll ausgebildeten Blüte erhält. Im Gegensatz dazu sind bei *Salvia occidentalis* 17 Kurztage und bei *Plantago lanceolata* sogar 25 Langtage nötig, um die Blüte hervorzurufen. LTP blühen natürlich auch im Dauerlicht. Dementsprechend würden KTP vermutlich auch im Dauerdunkel blühen, müssen aber täglich mindestens 2–5 h belichtet werden, um die ausreichende Ernährung der Pflanzen durch Photosynthese zu ermöglichen. Die Photoperiode wird in der Regel von den Blättern perzipiert. Oft genügt schon die Wahrnehmung der passenden Photoperiode durch ein einzelnes Blatt (oder Teilen davon) für die Blühinduktion der ganzen Pflanze: Beispielsweise kann durch Verdunkeln eines Blatts einer im Langtag gehaltenen

KTP eine Blühinduktion herbeigeführt werden. Da die Blühinduktion im Sprossapikalmeristem geschieht (zur molekularen Kontrolle der Blütenbildung, ▶ Exkurs 11.1), muss ein Blühstimulus, das **Florigen**, vom perzipierenden Blatt zur Sprossspitze transportiert werden. Dieser Stimulus, das Protein Flowering Locus T, wird sehr langsam mit einer Geschwindigkeit von 2–4 mm h⁻¹ weitergeleitet, was darauf hinweist, dass es sich bei dem Florigen um einen von Zelle zu Zelle weitergegebenen Faktor oder Faktorenkomplex handelt.

Pfropfungsexperimente haben ergeben, dass der Blühstimulus bei KTP, LTP und tagneutralen Pflanzen funktionell austauschbar ist. Eine induzierte KTP kann z. B. einen LTP-Pfropfpartner zum Blühen bringen. Werden LTP oder KTP mit tagneutralen Pflanzen gepfropft, blühen sie auch unter normalerweise für sie nichtinduzierenden Bedingungen. Interessanterweise blüht der tagneutrale Parasit *Cuscuta* nach Befall der LTP *Calendula* im Langtag und nach Befall der KTP *Cosmos* im Kurztag. Der molekulare Träger des Signals ist unabhängig vom photoperiodischen Typ das Protein Flowering Locus T. Dieses löst in jedem Fall die Blüte aus, es hängt jedoch vom Blühtyp der jeweiligen Pflanze ab, bei welcher Tageslänge das Protein gebildet wird.

Bei einigen LTP kann den blühinduzierenden Langtag ersetzen. Das ist insbesondere bei LTP der Fall, die unter nichtinduzierenden Bedingungen (im Kurztag) Rosetten bilden. Die im Langtag gebildeten oder von außen zugeführten Gibberelline bewirken direkt jedoch lediglich das Auswachsen des Blütenstands, das bei diesen Pflanzen eine Voraussetzung für die Blütenbildung ist. Durch Mutantanalysen bei der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* konnte gezeigt werden, dass die Gibberelline unabhängig von *Flowering Locus T* wirken. Bei den KTP scheint der Gibberellin Gehalt nicht begrenzend für die Blütenbildung zu sein. Diese Pflanzen können durch Gibberellinzufuhr unter nichtinduktiven Bedingungen nicht zur Blüte veranlasst werden. Auch dies zeigt, dass die Gibberelline nicht, wie ursprünglich angenommen, das Florigen sein können.

Unterbricht man eine Dunkelperiode, die an sich ausreichen würde, um eine KTP zum Blühen zu bringen bzw. eine LTP am Blühen zu hindern, durch eine kurze Lichtperiode (Störlicht), so bleibt die KTP vegetativ, während die LTP zu blühen beginnt (Abb. 13.9). Hingegen hat die Unterbrechung einer Lichtperiode, durch die eine LTP zur Blüte induziert wird und eine KTP vegetativ bleibt, durch eine eingeschaltete Dunkelphase kaum eine Wirkung. Entscheidend für die photoperiodische Blühinduktion ist also nicht die Dauer des ununterbrochenen Tags, sondern die Dauer der ununterbrochenen Nacht. Bei sehr empfindlichen KTP reicht bereits eine Minute Störlicht, um die Blühinduktion zu verhindern. Umgekehrt brauchen LTP oft mehrere Stunden Störlicht während einer zu langen Dunkelperiode



■ **Abb. 13.9** Die Wirkung von Störlicht während der Dunkelperiode auf die Blütenbildung von Kurztagpflanzen (KTP) und Langtagpflanzen (LTP). (Nach D. Heß)

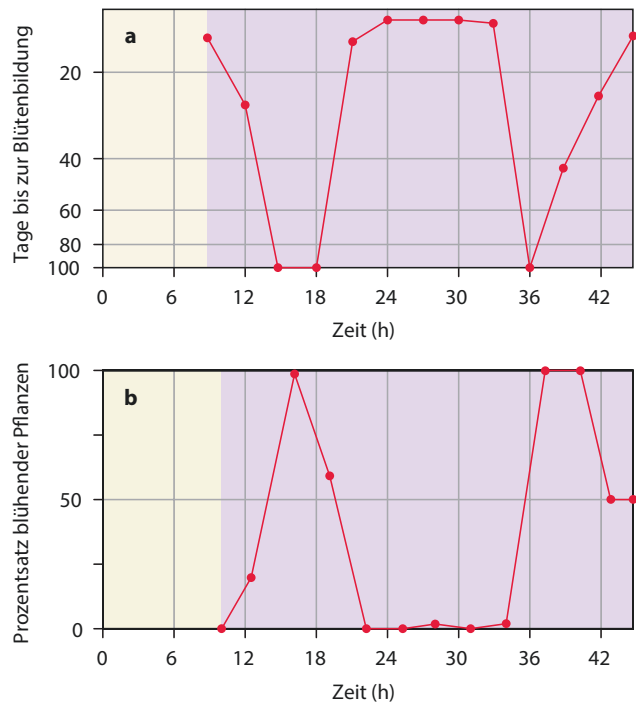
(z. B. Gewächshauspflanzen im Winter), um blühen zu können.

Sowohl bei KTP als auch bei LTP hat der genaue Zeitpunkt der Störlichtbehandlung während der Dunkelphase großen Einfluss auf die Wirkung dieser Behandlung. Störlichtversuche mit stark verlängerten Dunkelperioden haben gezeigt, dass die Wirksamkeit des Störlichts einer deutlichen Periodizität unterliegt (■ **Abb. 13.10**).

Da eine einzelne Periode dieser Schwankung in der Störlichtwirksamkeit ziemlich genau einen Tag (24 h) dauert, spricht man von einer **circadianen Rhythmik** (lat. *circa*, ungefähr; *dies*, Tag). Diese wird von einer endogenen, autonom oszillierenden **physiologischen Uhr** gesteuert, die bei verschiedenen Organismen zwar nach denselben Mechanismen funktioniert, sich aber hinsichtlich der molekularen Komponenten stark unterscheidet (► Abschn. 13.2.3). Nicht nur photoperiodisch induzierte Entwicklungsvorgänge, sondern viele andere tagesperiodische Prozesse (■ **Tab. 13.2**) werden von dieser physiologischen Uhr kontrolliert.

13.2.3 Circadiane Rhythmik und physiologische Uhren

Circadiane Rhythmen kommen bei Pro- und Eukaryoten vor und können bei Pflanzen in vielen verschiedenen Ausprägungen beobachtet werden (■ **Tab. 13.2**, ■ **Abb. 13.11**). Dazu gehören tagesperiodische Veränderungen von Stoffwechselaktivitäten, Organstellungen und Wachstums- sowie Differenzierungsprozesse, genauso wie die im vorhergehenden Abschnitt besprochene Steuerung photoperiodisch regulierter Entwicklungsvorgänge (► Abschn. 13.2.2). Circadiane Rhythmen sind offensichtlich eine Form der Anpassung von Organismen an den regelmäßigen Tag/Nacht-Wechsel und an die damit zusammenhängenden jahreszeitlichen Veränderungen. Inzwischen sind zahlreiche Gene bekannt, deren Aktivität einen circadianen Rhythmus aufweist. Dazu ge-



■ **Abb. 13.10** Periodisch veränderte Empfindlichkeit der Blüteninduktion für Störlicht während der Dunkelphase als Nachweis einer circadianen Rhythmik. **a** Die Kurztagpflanze *Kalanchoe blossfeldiana* wurde 9 h im Licht und darauf in einer verlängerten Dunkelperiode gehalten. Zu verschiedenen Zeiten der Dunkelphase (Abszisse) wurde ein Teil der Pflanzen für je 2 h Störlicht ausgesetzt und die Zeit bis zum Sichtbarwerden der Blütenstandanlagen bestimmt (Ordinate). Phasen unterschiedlicher Lichtempfindlichkeit kehren periodisch wieder. **b** Die Langtagpflanze *Hyoscyamus niger* wurde zu verschiedenen Zeiten einer verlängerten Dunkelperiode für 2 h belichtet, bevor der Prozentsatz der zur Blüte kommenden Pflanzen ermittelt wurde. Auch hier schwankt die Lichtempfindlichkeit periodisch. (a Nach R. Bünsow, b nach H. Claes und A. Lang)

hören die Gene für die Carboanhydrase (*Chlamydomonas*), die Nitrat-Reduktase (Tabak, *Arabidopsis thaliana*), die Katalase (Mais, *Arabidopsis*), die ACC-Oxidase (*Stellaria longipes*), die Rubisco-Aktivase (Tomate, Apfel, *Arabidopsis*) und Chlorophyll-a/b-Bindungsproteine des Lichtsammelkomplexes LHCII (Weizen, Tomate, *Arabidopsis*, *Chlamydomonas*). Solche rhythmischen Schwankungen der Genaktivität sind kein Beleg dafür, dass das entsprechende Gen an der physiologischen Uhr beteiligt ist. Angesichts der zahlreichen physiologischen Vorgänge, die sich tagesrhythmisch ändern, ist es keine Überraschung, dass die zahlreichen Gene, die für diese Vorgänge benötigt werden, ebenfalls tagesrhythmisch ihre Aktivität ändern. Die Rhythmik solcher Genaktivitäten ist also nur der Ausdruck der physiologischen Uhr, nicht ihre Ursache. Um Faktoren zu finden, die an der Uhr selbst beteiligt sind, muss man, wie so oft in den Pflanzenwissenschaften, nach Mutanten suchen, bei denen circadiane Rhythmen betroffen sind, und

Tab. 13.2 Beispiele für circadiane Rhythmen bei photosynthetischen Prokaryoten, Pilzen und Pflanzen. (Nach M. Wilkins, ergänzt)

Pflanzengruppe	Organismus	Rhythmus
Cyanobakterien	<i>Synechococcus</i>	Stoffwechsel
photosynthetisierende Flagellaten	<i>Lingulodinium polyedra</i>	Lumineszenz, Photosyntheserate, Wachstum
Algen	<i>Euglena gracilis</i>	Phototaxis
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	Photosynthese, Atmung
	<i>Oedogonium cardiacum</i>	Sporenbildung
	<i>Acetabularia major</i>	Photosyntheserate
Pilze	<i>Monilinia fructigena</i>	Konidienbildung
	<i>Daldinia concentrica</i>	Sporenausschleuderung
	<i>Pilobolus lentiger</i>	Sporangienabschluss
	<i>Neurospora crassa</i>	Wachstum, Sporulation
Farngewächse	<i>Selaginella serpens</i>	Plastidengestalt
Samenpflanzen	<i>Phaseolus coccineus</i>	Blattbewegung
	<i>Kalanchoe blossfeldiana</i>	Blütenblattbewegung
	<i>Avena sativa</i>	Wachstum der Coleoptile
	<i>Kalanchoe fedtschenkoi</i>	CO ₂ -Freisetzung im Dunkeln

zwar nicht nur in einem spezifischen physiologischen Prozess, sondern in mehreren. Bei solchen Mutanten ist die Wahrscheinlichkeit höher, dass nicht die Wirkung der Uhr, sondern ihr Mechanismus selbst betroffen ist.

Ein wesentliches Merkmal circadianer Rhythmen ist ihre Kontrolle durch einen endogenen Oszillator, der seinerseits durch den Tag/Nacht-Wechsel synchronisiert wird. In einigen Fällen wird der Oszillator zusätzlich durch Temperaturwechsel oder andere Reize beeinflusst. Die Signalwege, worüber solche zeitgebenden Einflüsse (Tag/Nacht- oder Temperaturwechsel) verarbeitet werden, bilden im Verbund mit dem endogenen Oszillator zusammen die physiologische Uhr (Abb. 13.12).

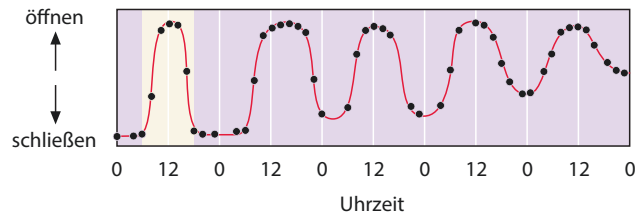


Abb. 13.11 Circadiane Rhythmik. Fortlaufende rhythmische Bewegung der Blütenblätter von *Kalanchoe blossfeldiana* im Dunkeln, mit abnehmender Amplitude der Schwingung; Dunkelperioden sind violett unterlegt. (Nach R. Bünsow)

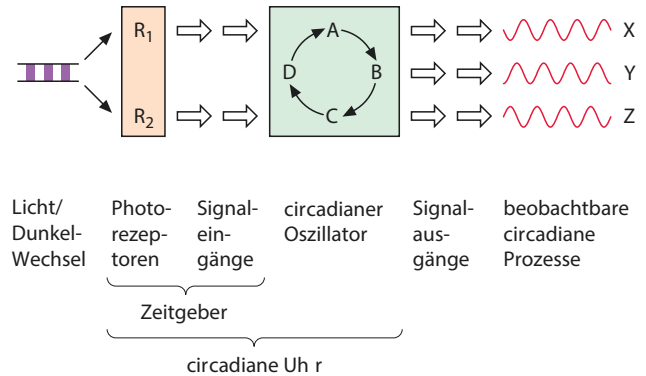


Abb. 13.12 Schematischer Aufbau einer circadianen Uhr. Bei den Signalein- bzw. -ausgängen handelt es sich vermutlich um komplexe, miteinander in Verbindung stehende Signalwege. Viele Komponenten circadianer Oszillatoren konnten inzwischen molekular identifiziert werden und unterscheiden sich bei verschiedenen Lebensformen, obwohl alle über eine zeitverzögerte negative Rückkopplung eines durch Licht gesteuerten Aktivators erklärt werden können (vgl. Text und Abb. 13.14). (Grafik: E. Weiler)

Circadiane Rhythmen sind durch folgende drei Merkmale charakterisiert:

- Sie laufen auch unter konstanten Außenbedingungen (Dauerlicht oder -dunkel bei konstanter Temperatur und Feuchtigkeit) wochen- bis monatelang weiter (bei Pflanzen meist 1–2 Wochen, die circadiane Rhythmizität der Sauerstoffproduktion durch die Alge *Acetabularia* bis zu acht Monate). Dabei nimmt allerdings die Schwingungsamplitude in der Regel langsam ab (Abb. 13.11), vermutlich weil die Kopplung zwischen der physiologischen Uhr und dem durch sie gesteuerten Prozess in Abwesenheit eines Zeitgebers schwächer wird. Die normale Amplitude kann jedoch oft bereits durch ein einziges Zeitgebersignal wieder hergestellt werden.

Bei dem einzelligen Dinoflagellaten *Gonyaulax polyedra*, einer der Organismen, die für das Meeresleuchten verantwortlich sind, genügt nach drei Jahren arrhythmischer Kultur im Dauerlicht ein einziger Wechsel der Lichtintensität, um den circadianen Rhythmus des Leuchtens wieder anzustoßen. Hält man z. B. Bohnenkeimlinge von der Keimung an im Dauerdunkel oder im Dauerlicht, setzt die tagesperiodische Blattbewegung erst dann ein, wenn die Pflanzen aus dem Dauerlicht ins Dunkel (bzw. aus dem Dauerdunkel ins Licht) gestellt werden.

- Unter konstanten Umweltbedingungen beträgt die Periodenlänge weiterlaufender (freilaufender) Rhythmik in der Regel nicht genau bei 24 h (■ Abb. 13.10), selbst wenn diese Rhythmik unter natürlichen Bedingungen durch Zeitgeber auf genau 24 h synchronisiert wird. Bei solchen konstantgehaltenen Bedingungen beträgt die Periodenlänge für die Rhythmik der Blattbewegung von *Phaseolus coccineus* 27 h, für die CO₂-Abgabe von *Kalanchoe*-Blättern 22,4 h und für die Expression des *CAB*-Gens von *Arabidopsis thaliana* (welches das Chlorophyll-a/b-Bindungsprotein des Lichtsammelkomplexes LHCII codiert, ► Abschn. 14.3.3) 30 h (im Dauerdunkel) oder 24,5 h (im Dauerlicht). Diese freilaufenden Rhythmen spiegeln direkt die Periodizität des endogenen Oszillationsmechanismus wider, der unter normalen Bedingungen durch externe Zeitgeber (z. B. durch den Licht/Dunkel-Wechsel eines 24-Stunden-Tags) synchronisiert wird. Dies zeigt sich auch daran, dass die physiologische Uhr durch entsprechende experimentelle Bedingungen auf anormale Periodenlängen (ca. 6–36 h) synchronisiert werden kann (z. B. auf 20 h durch einen 10-Stunden-Licht/10-Stunden-Dunkel-Zyklus).

Äußere Zeitgeber (z. B. Licht/Dunkel- oder Temperaturwechsel, periodische Konzentrationsänderungen im Kulturmedium) kann man nutzen, um in Kulturen einzelliger Organismen (z. B. Algen) den Wachstums- und Entwicklungsrhythmus aller Zellen zu synchronisieren. Da sich alle Zellen in diesen Synchronkulturen gleichzeitig teilen, gleichzeitig ihre DNA verdoppeln, gleichzeitig sporulieren usw., sind diese Kulturen vorzüglich geeignet, physiologische Prozesse an Zellpopulationen statt an Einzelzellen zu untersuchen.

- Circadiane Rhythmen laufen temperaturkompensiert ab. Während sich die Reaktionsgeschwindigkeit einzelner enzymatischer Prozesse bei Erhöhung der Temperatur um 10 °C verdoppelt bis verdreifacht ($Q_{10} = 2-3$, Abschn. 13.1), liegen die Q_{10} -Werte circadianer Rhythmen im Bereich von nur 0,8–1,4 (*Arabidopsis thaliana*: 1,0–1,1). Nachdem die an der physiologischen Uhr beteiligten Einzelreaktionen nicht temperaturunabhängig sein können, nimmt man an, dass die Kompensation dadurch entsteht, dass verschiedene, gegenläufig auf Temperaturschwankungen reagierende Einzelreaktionen miteinander gekoppelt sind.

Die molekularen Komponenten der physiologischen Uhr können durch Mutantenanalysen untersucht werden und wurden daher vor allem in genetisch gut zugänglichen Modellorganismen (die Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* und der Pilz *Neurospora crassa*) identifiziert. Bei diesen Organismen scheinen die endo-

genen Oszillatoren nach demselben Prinzip zu funktionieren: Sie bestehen aus rückgekoppelten Systemen von Transkriptionsfaktorgenen, deren Aktivität durch ihre eigenen Genprodukte reguliert wird (Genregulation, ► Abschn. 5.3). Auch wenn dies für die physiologische Uhr der höheren Pflanzen gilt, zeigten genetische Analysen an der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana*, dass die Uhr ungleich komplexer aufgebaut ist, wobei mehrere solcher Rückkopplungsschleifen zusammenwirken. Inzwischen zeichnet es sich ab, dass zum Tagesbeginn eine andere physiologische Uhr aktiv ist als am Tagesende. Obwohl das Prinzip der negativen Rückkopplung offenbar bei allen bisher untersuchten physiologischen Uhren eingesetzt wird, sind die an der physiologischen Uhr beteiligten Gene in Cyanobakterien, Pilzen, Grünen Pflanzen und Tieren nicht homolog. Unterschiedliche physiologische Uhren, die nach dem gleichen Prinzip funktionieren, scheinen also im Verlauf der Evolution mehrfach unabhängig voneinander entstanden zu sein, ein typischer Fall von Konvergenz (► Abschn. 3.1.1).

Am besten untersucht sind die circadianen Oszillatoren bei *Drosophila* (dort unterliegt z. B. das Schlüpfen der Imagines einem circadianen Rhythmus), bei dem Ascomyceten *Neurospora crassa* (dort wird die Sporulation circadian geregelt) und bei dem Cyanobakterium *Synechococcus*.

Die aktuellen Vorstellungen von der Funktionsweise eines circadianen Oszillators können in einem verallgemeinerten und vereinfachten Schema verdeutlicht werden, das auf Ergebnissen der Untersuchung von *Neurospora* beruht (■ Abb. 13.13) und zu einem Modell geführt haben, wonach das Gen *FRQ* (engl. *frequency*, nach dem Mutantenphänotyp benannt) durch Hemmung seines eigenen Aktivators (die Genprodukte WC-1 und WC-2) (engl. *white collar*, nach dem Mutantenphänotyp benannt: Die Mutante bildet im Licht keine Carotinoide und bleibt farblos) seine eigene Transkription hemmt. Diese Hemmung erfolgt jedoch nicht sofort, sondern mit einer zeitlichen Verzögerung, weil die *FRQ*-Transkripte aus dem Zellkern hinaus und das im Cytoplasma phosphorylierte *FRQ*-Protein wieder in den Zellkern hineinwandern muss. Diese Verzögerungen sind letztendlich der Grund, warum die Aktivität des *FRQ*-Gens rhythmisch schwankt.

Um die physiologische Uhr von Pflanzen verstehen zu können, wurde ein Mutantenansatz gewählt. Hierfür benötigte man ein experimentelles System, das den Zustand der Uhr anzeigt. Es wurden transgene Pflanzen hergestellt (► Abschn. 10.3), die ein bakterielles Luciferasegen unter der Kontrolle des circadian kontrollierten Promotors des oben erwähnten *CAB*-Gens exprimieren. In Anwesenheit des von außen zugeführten Luciferase-substrats Luciferin zeigen diese Pflanzen, bedingt durch

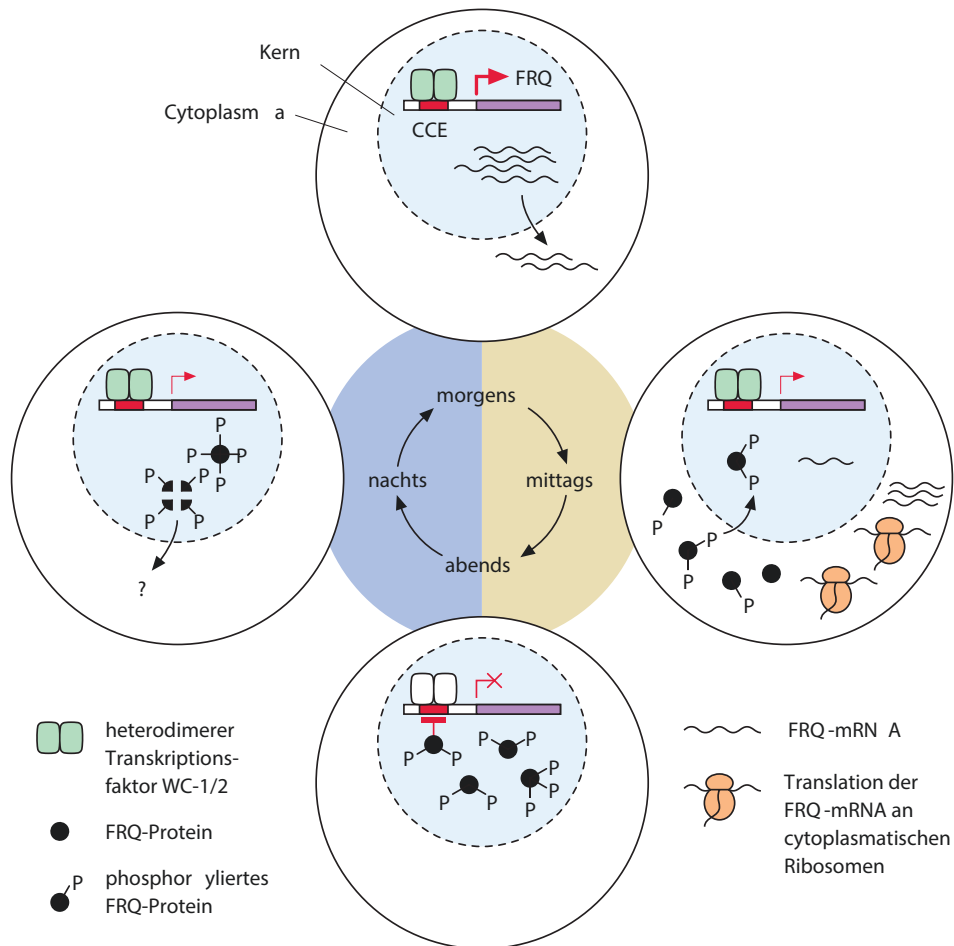


Abb. 13.13 Vereinfachtes Funktionsmodell des circadianen Oszillators des Pilzes *Neurospora crassa*. Die beiden Transkriptionsfaktoren WC-1 und WC-2 bilden ein Heterodimer und aktivieren die Transkription des „Uhr-Gens“ *FRQ*. Dessen Genprodukt, das FRQ-Protein, ist ein negativer Regulator von WC-1 und WC-2 und hemmt somit seine eigene Bildung. In den Promotoren von Uhr-Genen (engl. *clock genes*) wurden für die rhythmische Expression essenzielle *cis*-Elemente, die CC-Elemente gefunden. Das Modell postuliert eine negative Rückkopplungsschleife, deren Periodenlänge maßgeblich durch langsam verlaufende intrazelluläre Transportprozesse bestimmt wird: durch den Transport der *FRQ*-mRNA aus dem Kern in das Cytoplasma sowie den Transport des phosphorylierten FRQ-Proteins aus dem Cytoplasma zurück in den Kern. Zu Beginn eines Zyklus (im Bild oben) setzt die durch WC-1/2 aktivierte Transkription des *FRQ*-Gens ein. Die *FRQ*-mRNA akkumuliert zunächst im Zellkern und wird dann in steigendem Maß in das Cytoplasma transportiert. Dort wird das FRQ-Protein synthetisiert und phosphoryliert (rechts). Phosphoryliertes FRQ wandert in den Zellkern ein und reprimiert dort zunehmend die Transkription seines Gens, sodass diese schließlich zum Erliegen kommt (unten). Das FRQ-Protein wird mit der Zeit zunehmend stärker phosphoryliert. Stark phosphoryliertes FRQ ist instabil und wird proteolytisch abgebaut. Mit der Abnahme der Konzentration an aktivem FRQ-Protein im Zellkern unter den für eine Transkriptionshemmung notwendigen Schwellenwert läuft die Transkription des *FRQ*-Gens wieder an (links). Unter konstanten Umgebungsbedingungen besitzt der Gesamtprozess eine circadiane Periode. Im inneren Kreis ist die ungefähre Zuordnung der Teilprozesse bei Synchronisierung des Oszillators durch einen Licht/Dunkel-Wechsel von 12 h + 12 h innerhalb eines 24-Stunden-Tags veranschaulicht. Man nimmt an, dass im Licht die Hyperphosphorylierung des FRQ-Proteins und damit dessen proteolytischer Abbau gehemmt werden. – CCE, engl. *circadian clock elements*, FRQ engl. *frequency*, WC engl. *white collar*. (Nach D.E. Somers und C.B. Green, verändert und ergänzt)

die rhythmisch sich verändernde Luciferaseexpression, eine rhythmische Lumineszenz, die durch Aufnahmen mit sehr empfindlichen Videokameras nachgewiesen werden kann (Abb. 13.14). Tatsächlich gelang es mit diesem Ansatz, sogenannte *toc*-Mutanten (engl. *timing of cab expression*) zu finden und mithilfe genetischer Kartierungen und Komplementierungsanalysen mit anderen Mutanten der Photomorphogenese in Beziehung zu setzen.

Das auf diese Weise aufgedeckte regulatorische Netzwerk ist deutlich komplexer als bei anderen Organismen. Das hat möglicherweise damit zu tun, dass Pflanzen viel stärker von jahreszeitlichen Änderungen der Tageszeit abhängig sind, so dass die Selektion eines besonders robusten und präzisen Systems besonders ausgeprägt war. In der Morgendämmerung werden Transkriptionsfaktoren der Myb-Familie (*CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1*, *LONG ELONGA-*

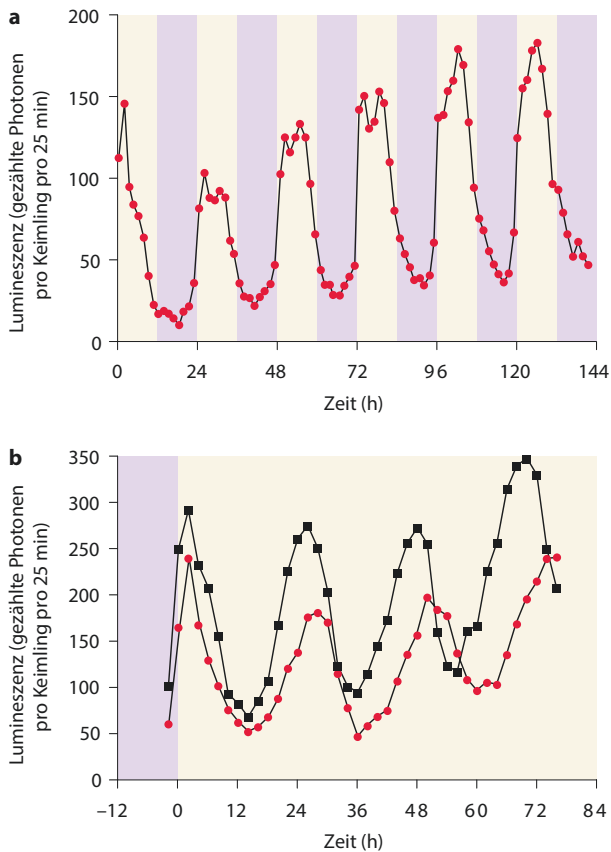


Abb. 13.14 Endogene circadiane Rhythmik der Transkription des Reportergens für die bakterielle Luciferase unter der Kontrolle des *CAB*-Promotors in transgenen *Arabidopsis thaliana*-Pflanzen. Obwohl die Lumineszenz ein Maß für die Enzymaktivität der Luciferase darstellt, gibt sie doch ein recht exaktes Bild der jeweiligen Transkriptionsaktivität des Luciferasegens, da das Enzymprotein instabil ist und sehr schnell abgebaut wird. Der pflanzliche Promotor stammt aus dem *CAB*-Gen, das das Chlorophyll-*a/b*-Bindungsprotein des Lichtsammelkomplexes LHCII (Abb. 14.31) codiert. Das *CAB*-Gen unterliegt einer strikten Transkriptionskontrolle durch die circadiane Uhr. **a** Lumineszenz von fünf Tage alten Keimlingen bei konstanter Temperatur (22 °C) und einem Wechsel zwischen 12 h Belichtung (Photonenfluss $50\text{--}60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, beigefarbene Balken) und 12 h Dunkelheit (violette Balken). Die Periode der Rhythmik beträgt 24 h, bedingt durch die Synchronisierung durch das Belichtungsprogramm. Interessanterweise beginnt die Luciferaseaktivität bereits 3–4 h vor dem Beginn der Photoperiode anzusteigen und fällt bereits vor dem Ende der Photoperiode wieder. Die circadiane Uhr antizipiert also den Beginn von Beleuchtungs- bzw. Dunkelphase. Die Pflanze bereitet sich demnach auf vorhersehbare StoffwechsellLeistungen (z. B. Photosynthese während der Belichtung) vor, was z. B. bei Proteinen, die aufgrund geringer biologischer Halbwertszeiten ständig neu gebildet werden müssen, effektiver ist als eine ständige Synthese oder ein Start der Synthese erst bei Einsetzen der Belichtung. **b** Freilaufende circadiane Rhythmik der Luciferaseaktivität in Pflanzen, die nach einem Hell/Dunkel-Wechsel (12 h + 12 h) ab $t = 0$ h in Dauerlicht gehalten wurden. Wildtyppflanzen (rote Symbole) zeigen eine Periode der endogenen Rhythmik von 24,5 h, während die photoperiodische Mutante *tocl* (engl. *timing of cab expression*, schwarze Symbole) eine verkürzte Periode von 21 h aufweist. (Nach A.J. Mullar und S.A. Kay)

TED HYPOCOTYL) gebildet und binden an ein spezifisches *cis*-Element (*evening element*) im Promotor von *TOC*-Genen, die ihrerseits die Expression von *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1* und *LONG ELONGATED HYPOCOTYL* hemmen. Am Nachmittag werden sogenannte *REVEILLE*-Gene (von franz. *se reveiller*, aufwachen) aktiv, die ebenfalls das *evening element* erkennen, aber aktivierend wirken. Diese *REVEILLE*-Gene werden ebenfalls von *TOC*-Genprodukten gehemmt. Es gibt also zwei Uhrwerke, die morgens und abends aktiv und über die *TOC*-Gene miteinander verknüpft sind. Beide Uhrwerke sind in noch nicht vollständig verstandener Weise mit verschiedenen Lichtsignalen als Taktgebern verbunden. Immerhin kennt man einige der auslösenden Photorezeptoren.

13.2.4 Photorezeptoren und Signalwege der lichtgesteuerten Entwicklung

Pflanzen nutzen Licht nicht nur als primäre Energiequelle, sondern auch als primäre Informationsquelle, um ihre Entwicklung an die jeweiligen Bedingungen anpassen zu können. Dabei spielt nicht nur die Dosis der aufgenommenen Quanten (die **Fluenz**) eine wichtige Rolle, sondern auch die Wellenlänge des Lichts. Mithilfe verschiedener, inzwischen auch molekular identifizierter **Photorezeptoren** können alle Landpflanzen, aber auch viele Algen, dunkelrotes, rotes, blaues und UV-B-Licht unterscheiden. Rotes und dunkelrotes Licht wird über **Phytochrome** wahrgenommen, blaues und UV-A-Licht (>315 nm) vor allem von **Cryptochromen** und **Phototropinen**, unter bestimmten Bedingungen auch von besonderen Phytochromen. Die Bezeichnung "Cryptochrome" spiegelt die Tatsache wider, dass diese Photorezeptoren lange erfolglos mit biochemischen Methoden gesucht wurden, bevor sie schließlich durch Mutantanalysen identifiziert werden konnten. Erst vor Kurzem konnten die UVR8-Rezeptoren entdeckt werden, die kurzwelliges UV-B-Licht (280–315 nm) wahrnehmen können, was dem menschlichen Auge verborgen, aber für die zellschädigende Wirkung starker Sonneneinstrahlung verantwortlich ist.

Photorezeptoren steuern einerseits lichtabhängige Entwicklungsprozesse, die ab einem bestimmten Zeitpunkt irreversibel sind und zusammengefasst auch als **Photodifferenzierung** bezeichnet werden. Darüber hinaus regulieren sie aber viele reversible Prozesse, die kollektiv als **Photomodulation** der Photodifferenzierung gegenübergestellt werden. Neben den Phytochromen und Cryptochromen tragen weitere Photorezeptoren (Tab. 13.3) zur Steuerung des **Phototropismus** (Abschn. 15.3.1.1), der **Stomataöffnung** (Abschn. 15.3.2.5 und 14.4.7) und der **Phototaxis**

■ **Tab. 13.3** Beispiele für Photorezeptoren und durch sie vermittelte lichtregulierte Vorgänge bei Niederen und Höheren Pflanzen

Photorezeptortyp	chromophore Gruppe(n)	spektrale Empfindlichkeit	Beispiel ¹	Beispiele für regulierte Prozesse
Phytochrom Klasse I	Phytochromobilin	R, (B)	phyA (<i>At</i>)	– DR-induzierbare Photomorphosen etiolierter Keimlinge (VLFR ²) – HIR ² -Antworten der Photomorphogenese etiolierter Keimlinge (mit cry1)
Phytochrom Klasse II	Phytochromobilin	R	phyB, C, D, E (<i>At</i>)	– HIR ² -Antworten der Photomorphogenese im Licht – photoperiodisch gesteuerte Morphosen (z. B. Blühinduktion) (mit cry2) – photoreversible HR/DR-Antworten bei niedrigen Lichtintensitäten (LFR ²) (z. B. Samenkeimung bei Lichtkeimern) – Schattenvermeidungsreaktion – Photomodulation (z. B. Tag/Nacht-Stellungen von Blattorganen)
Cytochrom	Pterin, Flavin	B, UV-A	cry1 (<i>At</i>)	– HIR ² -Antworten der Photomorphogenese etiolierter Keimlinge (mit phyA)
	Pterin, Flavin	B, UV-A	cry2 (<i>At</i>)	– photoperiodisch gesteuerte Morphosen (mit phyB)
Phototropin	Flavin	B	phot1, phot2 (<i>At</i>)	– Phototropismus Höherer Pflanzen – Stomataöffnung bei Höheren Pflanzen
Sensorrhodopsin	Retinal	G	Chlamyopsin	– Phototaxis bei <i>Chlamydomonas</i> und anderen Chlorophyceen
direkt licht-empfindlicher Transkriptionsfaktor	Flavin	B	WC-1	– Carotinoidsynthese und Sporulation bei <i>Neurospora crassa</i>
unbekannt	Flavin	B	–	– Phototropismus von <i>Phycomyces</i>
unbekannt	Flavin	B	–	– Phototaxis von <i>Euglena</i>

¹*At Arabidopsis thaliana*; der für diese Art gültigen Konvention folgend, werden die Apoproteine mit Großbuchstaben, die Holoproteine (= Apoprotein + Chromophor) mit Kleinbuchstaben bezeichnet (Beispiel: PHYA = Apoprotein des Phytochrom A, phyA = Holoprotein des Phytochrom A)

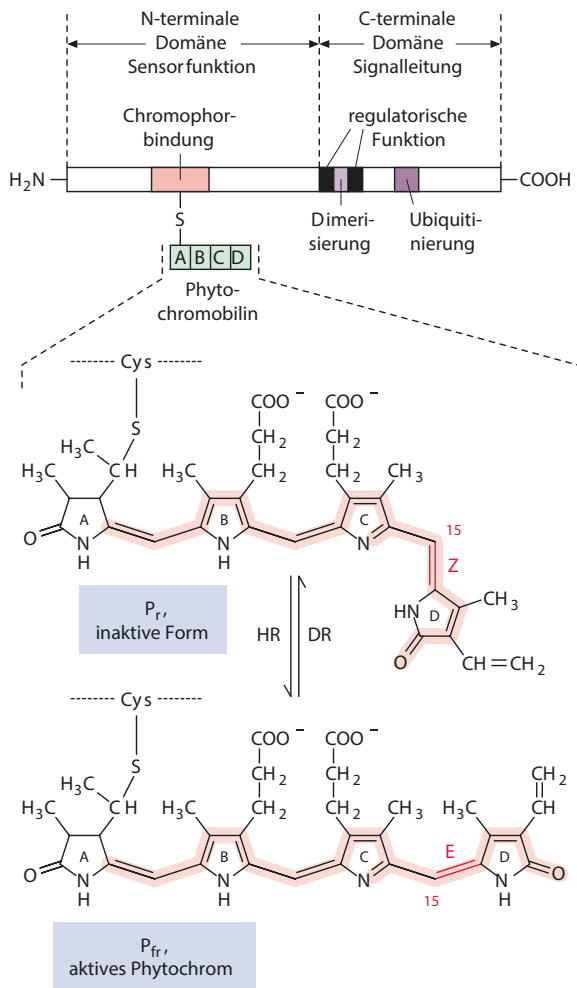
²VLFR, LFR und HIR, ■ Tab. 13.5, R Rot, B Blau, G Grün, UV-A langwelliges Ultraviolett (320–390 nm)

► Abschn. 15.2.1.2) bei. Die folgende Darstellung behandelt Phytochrome und Cryptochrome. Weitere Photorezeptoren werden im Anschluss zusammen mit den von ihnen vermittelten speziellen, lichtabhängigen physiologischen Prozessen besprochen.

Typische **Phytochrome** kommen in allen Grünen Pflanzen einschließlich der Algen vor. Es handelt sich dabei um homodimere Chromoproteide. Jedes Monomer besteht aus einem 120–129 kDa schweren Apoprotein, welches über die Thiolgruppe eines Cysteinrests ein Molekül **Phytochromobilin** kovalent gebunden trägt. Die Synthese des Phytochromobilins, ein offenkettiges Tetrapyrrol mit großer Strukturähnlichkeit zum Phycocyanobilin der Cyanobakterien (■ Abb. 14.28) läuft im Chloroplasten ab (■ Abb. 14.91). Das Apoprotein wird dagegen im Cytoplasma translatiert. Apoprotein und Chromophor (aus dem Chloroplasten exportiertes Phytochromobilin) verbinden sich im Cytoplasma zum Ho-

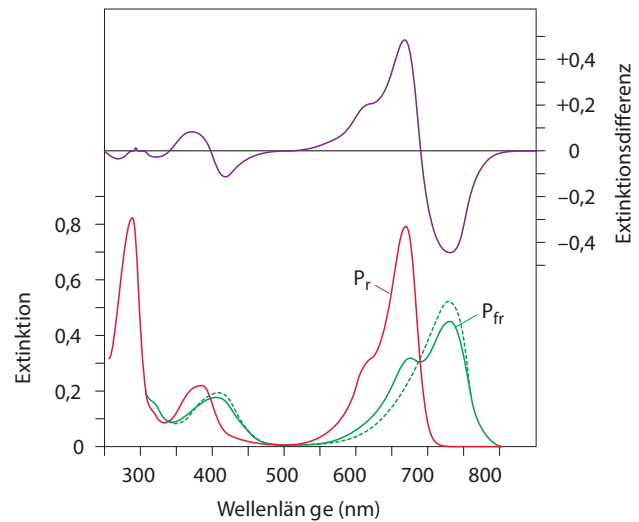
loprotein (■ Abb. 13.15), das daraufhin dimerisiert. Die Apoproteine wirken dabei als **Bilin-Lyase**, die autokatalytisch die kovalente Bindung des Chromophors stimulieren. Unterschiedliche Phytochrome unterscheiden sich im Apoprotein, tragen aber alle den gleichen Chromophor und zeigen deshalb identische spektrale Eigenschaften.

Phytochromähnliche Photorezeptoren wurden auch in Prokaryoten gefunden. Sie sind in allen photoautotrophen Prokaryoten (z. B. Cyanobakterien und Purpurbakterien) verbreitet und kommen darüber hinaus auch in wenigen nichtphotoautotrophen Bakterien (z. B. *Pseudomonas aeruginosa*, *Deinococcus radiourans*, aber auch mit Pflanzen assoziierten Bakterien wie *Agrobacterium fabri* oder verschiedenen *Rhizobium*-Arten) vor. Diese Bakteriophytochrome binden *in vivo* ein aus dem Hämabbau stammendes Biliverdin. Dieser Chromophor wird kovalent – bei den Phototrophen über ein Cystein, bei den Nicht-Phototrophen über ein Histidin – an das Protein gebunden. Die Bakteriophytochromholoproteine absorbieren ebenfalls HR bzw. DR und zeigen, so wie ihre pflanzlichen Homologe, Photoreversibilität (s. u.),



■ **Abb. 13.15** Schema des Aufbaus des pflanzlichen Phytochromholoproteins und der lichtabhängigen Isomerisierung des Phytochromobilinchromophors. Die aminoterminal Domäne des Apoproteins trägt, kovalent über eine Thioetherbrücke an ein Cystein, den Chromophor Phytochromobilin. Die carboxyterminale Domäne ist für die Signalleitung bedeutsam und weist Proteinkinaseaktivität auf. Mutationen im Bereich der regulatorischen Funktionen führen zur Inaktivität des Phytochroms. In der C-terminalen Domäne liegen auch die für die Dimerisierung und für den proteolytischen Abbau nach Ubiquitinierung verantwortlichen Bereiche des Proteins. Beim reversiblen Übergang von $P_r \rightleftharpoons P_{fr}$ isomerisiert der Chromophor an der Methinbrücke (C15) zwischen dem C- und dem D-Ring. An der Doppelbindung liegt im P_r eine Z- und im P_{fr} eine E-Konformation vor (Z-, E-Nomenklatur, s. Lehrbücher der Chemie). – DR Dunkelrot, HR Hellrot. (Grafik: E. Weiler)

allerdings teilweise in genau entgegengesetzter Weise. Bakterielle Phytochrome sind an der Regulation der bakteriellen Pigmentsynthese, insbesondere der Carotinoide, beteiligt, die als Schutzpigmente vor zu intensiver Bestrahlung in hellem Licht gebildet werden. Mutanten mit gestörter Bakteriophytochrombildung wachsen im Licht schlecht. Bei *Agrobacterium* scheinen sie auch bei der Wahrnehmung von Temperaturen und bei der Steuerung der bakteriellen Konjugation eine Rolle zu spielen. Die Bakteriophytochrome sind **Rezeptorkomponenten** typischer **bakterieller Zweikomponentenregulatoren**. Sie autophosphorylieren bei Belichtung in einer ATP-abhängigen Reaktion an einem Histidinrest. Die Phosphatgruppe wird von dort auf einen Aspartyl-



■ **Abb. 13.16** Extinktionsspektren von P_r und P_{fr} (unten) sowie Differenzspektrum beider Pigmente ($E[P_{fr}] - E[P_r]$, oben). Die gezeigten Spektren wurden für das Phytochrom des etiolierten Haferkeimlings, ein Klasse-I-Phytochrom wie *phyA* von *Arabidopsis thaliana* (s. Text), ermittelt. Die Spektren anderer Phytochrome, auch denen der Klasse II (z. B. *phyB*), sind von denen der Klasse-I-Phytochrome spektroskopisch nicht zu unterscheiden. Die gepunktete Linie gibt das P_{fr} -Spektrum wieder, wenn man für den im Photogleichgewicht (nach saturierender Bestrahlung mit hellrotem Licht) noch vorliegenden Anteil an P_{fr} (20 %) korrigiert. (Grafik: E. Weiler)

rest in einem zweiten Protein, dem **Regulatorprotein**, übertragen, das in phosphorylierter Form einen aktiven Transkriptionsfaktor darstellt, der direkt mit den Zielgenen (im Fall des Bakteriophytochroms den lichtregulierten Genen der Pigmentbiosynthese) in Wechselwirkung tritt und deren Transkription aktiviert. Die Phytochrome der eukaryotischen Pflanzen funktionieren vermutlich ebenfalls als lichtaktivierte Proteinkinase, verfügen aber nicht über Histidin-Kinase-Aktivität, sondern sind Serin-Threonin-Kinasen.

Der primäre photochemische Prozess bei Lichtabsorption des Phytochroms hat eine Isomerisierung der Doppelbindung zwischen den Pyrrolringen C und D des Chromophors zur Folge (■ **Abb. 13.15**). Dieser Übergang (Z-E-Isomerisierung) ist reversibel. Versuche an etiolierten Keimlingen haben gezeigt, dass unter Lichtausschluss gebildetes Phytochrom die Z-Isomerie der C/D-Ringverknüpfung aufweist. Dieses Phytochrom besitzt im Hellroten (HR, 650–680 nm, $\lambda_{\max} = 667$ nm) ein Absorptionsmaximum (■ **Abb. 13.16**) und wird daher als P_r (r für *red*) bezeichnet. P_{fr} ist die physiologisch inaktive Form des Phytochroms. Bei Belichtung mit hellrotem Licht (im Experiment z. B. mit monochromatischem Licht der Wellenlänge 660 nm) isomerisiert der Chromophor in die E-Form. Phytochrom P_{fr} geht dabei in die aktive Form über, die nach ihrem Absorptionsmaximum im Dunkelroten (DR, 710–740 nm, $\lambda_{\max} = 730$ nm) auch P_{fr} (fr für *far red*) genannt wird (■ **Abb. 13.16**). Durch Belichtung mit Dunkelrot (im Experiment z. B. mit monochromatischem Licht der Wellenlänge 730 nm) kann P_{fr} reversibel wieder in die in-

aktive P_r-Form überführt werden. Zur Aktivierung bzw. Inaktivierung des Phytochroms genügen bereits kurze Lichtpulse. Bei unmittelbar aufeinanderfolgend gegebenen Pulsen von HR bzw. DR bestimmt jeweils die zuletzt applizierte Lichtqualität, ob ein Prozess ausgelöst wird oder nicht. Diese **Photoreversibilität** ist ein wichtiges Kriterium für den physiologischen Nachweis des Phytochromsystems (Abb. 13.9 und 13.17, Tab. 13.4), gilt aber nicht für alle phytochromkontrollierten Prozesse (Tab. 13.5).

Da die Absorptionsspektren von P_r und P_{fr} deutlich überlappen (Abb. 13.16), liegt bei Belichtung selbst mit monochromatischem Licht der Wellenlänge 660 oder 730 nm stets ein **Photogleichgewicht** von P_r und P_{fr} vor, das je nach Anteil von HR zu DR zwischen 2,5 % P_{fr} und 97,5 % P_r (nach Bestrahlung mit monochromatischem Licht der Wellenlänge 730 nm) und 80 % P_{fr} und 20 % P_r (nach Bestrahlung mit monochromatischem Licht der Wellenlänge 660 nm) variiert. Einige physiologische Prozesse (z. B. die Induktion der Samenkeimung mancher Lichtkeimer bei Verwendung extrem niedriger Photonenflüsse), VLFR-Prozesse (VLFL für engl. *very low fluence response*; Tab. 13.5) werden bereits durch die nach Bestrahlung mit DR vorliegende geringe Menge an P_{fr} (2,5 %) ausgelöst. Solche Prozesse lassen sich demnach durch DR-Bestrahlung nicht revertieren, sondern werden vielmehr durch diese Bestrahlung induziert.

An natürlichen Standorten liegt, anders als im Experiment, kein monochromatisches Licht vor, sondern stets ein spektrales Kontinuum mit Anteilen von HR und DR. Allerdings variieren diese je nach Situation beträchtlich. Das Verhältnis

$$\frac{HR}{DR} = \frac{\text{Photonenfluss bei } 660 \pm 5 \text{ nm}}{\text{Photonenfluss bei } 730 \pm 5 \text{ nm}}$$

beträgt in vollem Sonnenlicht (mittags) etwa 1,13, sinkt jedoch in der Morgen- und Abenddämmerung auf unter 1 ab (0,9–0,8) und nimmt auch im Boden, z. B. unter einer Laub- oder Mulchschicht, einen niedrigen Wert (<0,9) an. Sehr viel niedriger liegt das HR/DR-Verhältnis im Schatten unter einem Laubdach (≤0,2). Bedingt durch die starke Absorption des Chlorophylls (Abb. 14.23) im Hellroten ist der DR-Anteil dort besonders hoch. Auch das von Grünen Pflanzen reflektierte Licht besitzt daher einen hohen Anteil an DR. Wegen der erheblichen Überlappung der Absorptionsspektren von P_r und P_{fr} ändert sich der Aktivitätszustand des Phytochroms bei Verschiebung des HR/DR-Verhältnisses sehr stark (Abb. 13.16). Phytochrom ist daher ein idealer Photorezeptor zur Ermittlung der Dämmerung (wichtig für photoperiodische Reaktionen und tagesperiodische Prozesse), zur Ermittlung einer Beschattung im Boden (z. B. bei Keimlingen) und für die Laubschat-tenperzeption (Schattenvermeidungsreaktion, engl.

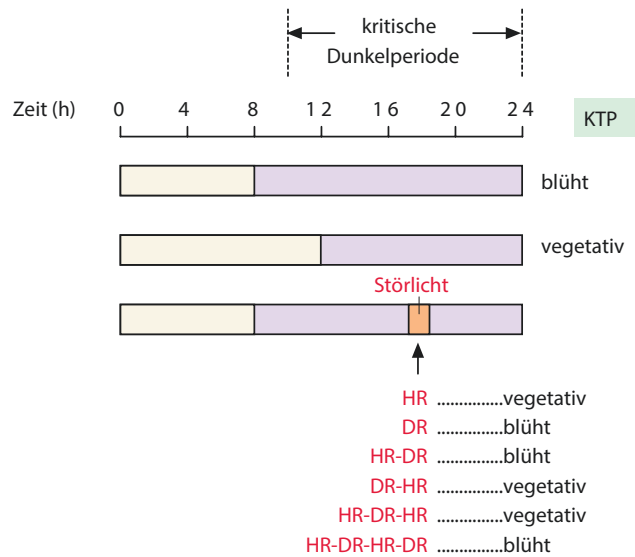


Abb. 13.17 Physiologischer Nachweis der Beteiligung des Phytochromsystems an der Blühinduktion bei der Kurztagpflanze *Xanthium strumarium*. Die Versuche belegen, dass nicht die Dauer der ununterbrochenen Belichtung, sondern die Dauer der ununterbrochenen Dunkelperiode photoperiodisch wirksam ist. Ein Störlichtimpuls innerhalb der Dunkelperiode wirkt wie ein ununterbrochener Langtag. Die Beteiligung des Phytochromsystems erschließt sich aus der Aktivität von hellrotem Licht und der Photoreversibilität des Prozesses durch eine nachfolgende Dunkelrotbestrahlung. – DR Dunkelrot, HR Hellrot, KTP Kurztagpflanze. (Nach A.W. Galston.) (Grafik: E. Weiler)

Tab. 13.4 Revertierbarkeit der Keiminduktion bei Salatachänen (*Lactuca sativa* cv. Grand Rapids) durch Verschiebung des P_r/P_{fr}-Verhältnisses im Phytochromsystem durch Hellrot- bzw. Dunkelrotbestrahlung. (Nach H.A. Borthwick et al.)

Bestrahlungsfolge	Keimungsrate in %
HR	70
HR+DR	6
HR+DR+HR	74
HR+DR+HR+DR	6
HR+DR+HR+DR+HR	76
HR+DR+HR+DR+HR+DR	7
HR+DR+HR+DR+HR+DR+HR	81
HR+DR+HR+DR+HR+DR+HR+DR	7

Bestrahlung jeweils 5 min mit Bestrahlungsstärken von 1 W m⁻² HR bzw. 5 W m⁻² DR. Photoinduktion und -reversion erfordern eine wässrige Umgebung. Im trockenen Samen lässt sich Phytochrom daher nicht revertieren. Die Achänen müssen im gequollenen Zustand belichtet werden. Dagegen bleibt der vor der Samenreife eingestellte jeweilige Induktionszustand des Phytochroms über Austrocknungsphasen hinweg erhalten

Tab. 13.5 Klassifikation der Phytochromantworten nach Dosis (Fluenz) und Lichtqualität (Wellenlänge). (Nach J. Silverthorne, ergänzt)

	Niedrigstfluenzreaktionen (VLFR ¹)	Niedrigfluenzreaktionen (LFR ¹)	Hochintensitätsreaktionen	(HIR ¹)
			etiolierte Pflanzen	im Licht gewachsene Pflanzen
Photoreversibilität	Nein	Ja	nein	Nein
Reziprozität	Ja	Ja	nein	nein
Absorptionsmaxima der Wirkungsspektren	HR, B	HR, DR	DR, B, UV-A	HR
Photorezeptor	phyA	phyB	phyA + cry1	phyB
Beispiele	<ul style="list-style-type: none"> – Förderung der Samenkeimung bei einigen Lichtkeimern (z. B. <i>Arabidopsis</i>^W) – Förderung des Coleoptilenwachstums und Hemmung des Mesokotylwachstums etiolierter Haferkeimlinge 	<ul style="list-style-type: none"> – Förderung der Samenkeimung bei Lichtkeimern (z. B. <i>Lactuca</i>, <i>Arabidopsis</i>^W) – Schattenvermeidungsreaktion – photoperiodisch ausgelöste Morphosen (phyB + cry2 beteiligt) – tagesperiodische Reaktionen (z. B. Blattbewegungen) 	<ul style="list-style-type: none"> – Hemmung der Hypokotylstreckung^W – Kotyledonenexpansion – Induktion der Anthocyaninsynthese bei Dikotylenkeimlingen – Aufhebung der Bildung des Plumulahakens 	<ul style="list-style-type: none"> – Hemmung der Hypokotylstreckung^W

¹VLFR (engl. *very low fluence response*); LFR (engl. *low fluence response*); HIR (engl. *high irradiance response*)

^WWirkungsspektren dazu sind in **Abb. 13.19** angegeben. Zur Bezeichnung der Photorezeptoren wurde durchgängig die für *Arabidopsis* geltende Konvention verwendet (**Tab. 13.3**)

shade avoidance). Neutralschatten, z. B. einer Steinmauer, ist hingegen unwirksam. Im Sonnenlicht, bei einem HR/DR-Verhältnis von >1, liegen 50 % und mehr des Phytochroms in der aktiven P_{fr}-Form vor. Sonnenlicht wirkt daher wie HR. In besonderen Fällen (z. B. bei phylogenetisch älteren Pflanzen, **▶ Abschn. 15.3.1.1**) sind die Phytochrommoleküle in der Zelle räumlich ausgerichtet und registrieren wegen ihrer dichroitischen Eigenschaften die Schwingungsebene polarisierten Lichts.

Anhand ihrer Stabilität im Licht lassen sich die Phytochrome in zwei Klassen unterteilen: die für Angiospermen typischen und den Nicht-Gefäßpflanzen fehlenden **Klasse-I-Phytochrome** und die bei allen photoautotrophen Pro- und Eukaryoten vorkommenden **Klasse-II-Phytochrome** (**Abb. 13.18**).

Klasse-I-Phytochrome sind im Licht instabil und werden unter Beteiligung des Ubiquitinsystems proteolytisch rasch abgebaut (und zwar in der P_{fr}-Form; **▶ Abschn. 6.3**), ähnlich wie es auch bei der Verarbeitung von Auxinsignalen geschieht (**Abb. 12.20**). Gleichzeitig wird seine Neusynthese durch Repression der Transkription im Licht gehemmt. Klasse-I-Phytochrom dominiert im etiolierten Keimling, liegt bei Dikotylen insbesondere in der Plumularegion vor und akkumuliert im Gramineenkeimling in der Coleoptile und in den Blattanlagen. Es ist für die erste Phase der Photomorphogenese

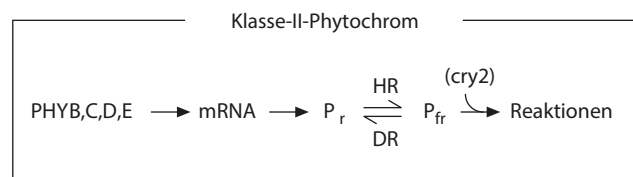
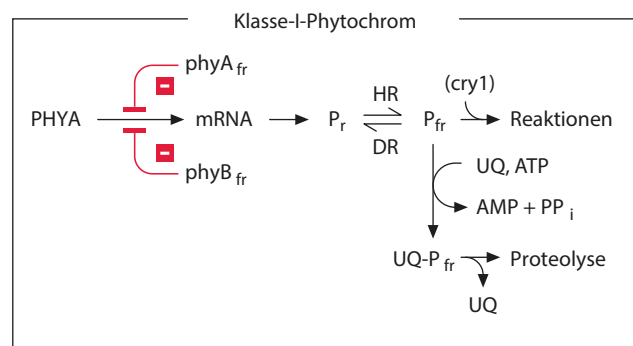
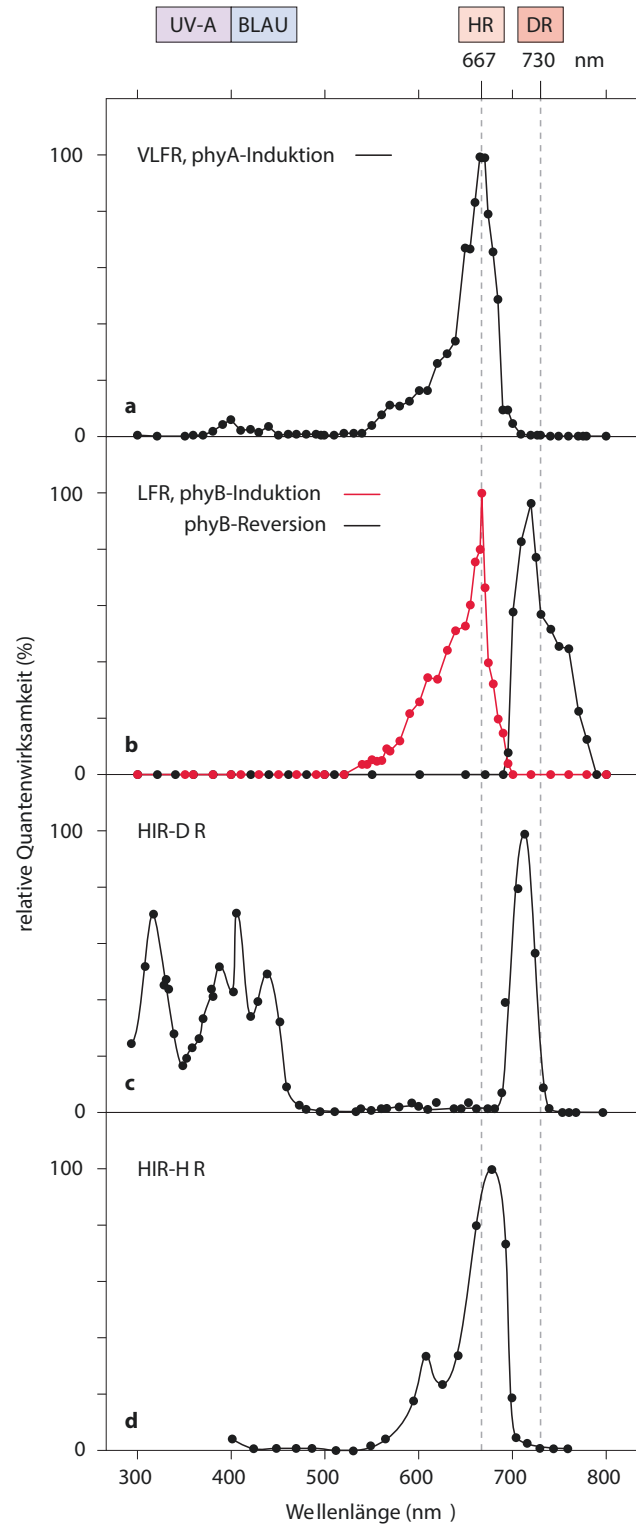


Abb. 13.18 Unterschiede zwischen den Phytochromen der Klasse I und II am Beispiel der Phytochrome A–E von *Arabidopsis thaliana*. In einigen Fällen wirkt Phytochrom A mit dem Blaulichtrezeptor Cryptochrom 1 (cry1) zusammen (Photomorphogenese-Hochintensitätsreaktionen, s. Text), das Klasse-II-Phytochrom phyB dagegen mit Cryptochrom 2 (cry2, Photoperiodismus, s. Text). Sowohl aktives Phytochrom A (phyA_{fr}) als auch aktives Phytochrom B (phyB_{fr}) sind an der Hemmung der *PHYA*-Transkription im Licht beteiligt (rot). – UQ Ubiquitin. (Grafik: E. Weiler)

Abb. 13.19 Wirkungsspektren pflanzlicher Photomorphosen. Wirkungsspektren photobiologischer Prozesse, die von der Photonenfluenz abhängen, erhält man durch Bestrahlung der Untersuchungsobjekte mit monochromatischem Licht unterschiedlicher Wellenlängen bei gleicher Photonenfluenz (Dosis: mol Photonen m^{-2}) und Ermittlung des physiologischen Parameters (z. B. Keimrate). Wirkungsspektren für Reaktionen, die von der Intensität des Lichts abhängen, erhält man analog durch Variation der Wellenlänge bei konstanter Lichtintensität (mol Photonen $m^{-2} s^{-1}$). **a** Niedrigstfluenzreaktion (VLFR) der Keimung von Samen einer phyB-defizienten Mutante von *Arabidopsis thaliana*. Die phyA-Antwort wird durch hellrotes Licht ausgelöst und kann durch eine nachfolgende Bestrahlung mit Dunkelrot (z. B. 730 nm) nicht mehr rückgängig gemacht werden. Die VLFR-Antwort von phyA weist eine schwache, allerdings charakteristische Aktivität auch im blauen Spektralbereich auf. **b** Niedrigstfluenzreaktion (LFR) der Keimung von Samen einer phyA-defizienten Mutante von *Arabidopsis thaliana*. Die phyB-Antwort ist photoreversibel, blaues Licht ist völlig unwirksam. **c** Hochintensitätsdunkelrotreaktion (HIR-DR) der Hemmung der Hypokotylstreckung etiolierter Salatkeimlinge. Das Wirkungsspektrum weist neben Gipfeln im Blau- und UV-A-Bereich, die von Cryptochrom herrühren, einen Dunkelrotabsorptionsgipfel auf, der auf ein Klasse-I-Phytochrom (entsprechend phyA bei *Arabidopsis thaliana*) hinweist. **d** Hochintensitätshellrotreaktion (HIR-HR) der Hemmung des Hypokotylwachstums bei im Licht gewachsenen Keimlingen von *Sinapis alba*. Blaulicht ist unwirksam, der Aktivitätsgipfel im Hellroten geht auf ein Klasse-II-Phytochrom (entsprechend phyB bei *Arabidopsis thaliana*) zurück. (a, b nach Daten von T. Shinomura und M. Furuya, mit freundlicher Genehmigung; c nach K.M. Hartmann; d nach C.J. Beggs und E. Schäfer)



etiellierter Keimlinge verantwortlich und wirkt hier in einer Hochintensitätsreaktion (HIR, [Tab. 13.5](#)) mit dem Blaulicht/UV-A-Rezeptor Cryptochrom 1 zusammen ([Abb. 13.19](#), [▶ Exkurs 13.1](#)). Im Verlauf dieser Reaktion wird das P_{fr} allerdings rasch abgebaut und ist in der ergrüneten Pflanze im Licht nicht mehr nachzuweisen. Klasse-I-Phytochrome sind darüber hinaus für die durch

Dunkelrot sehr geringer Intensität ausgelöste Samenkeimung verantwortlich, spielen also für den ersten Kontakt eines etiellierten Keimlings oder gequollenen Samens mit dem Licht eine wichtige Rolle ([Tab. 13.5](#)). Bei *Arabidopsis thaliana*, die in Bezug auf die Genetik von Photorezeptoren besonders intensiv untersucht ist, existiert lediglich ein einziges Klasse-I-Phytochrom: Phytochrom A (phyA,

Nomenklatur (Tab. 13.3, Abschn. 4.5), dessen Apoprotein (PHYA) das *PHYA*-Gen codiert. Dies lässt sich jedoch nicht unbesehen auf alle Pflanzen übertragen. Beispielsweise verfügt das Süßgras Reis (*Oryza sativa*) über drei Phytochromgene, von denen zwei (*PHYA*, *PHYC*) der Klasse I angehören, also im Licht abgebaut werden.

Alle Landpflanzen besitzen **Klasse-II-Phytochrome**. Bei *Arabidopsis* findet man vier Gene: *PHYB*, *PHYC*, *PHYD* und *PHYE*. Gut untersucht ist bislang lediglich *PHYB*, das dominierende Klasse-II-Phytochrom. Andere Pflanzen, z. B. Reis, verfügen jedoch nur über ein Gen (*PHYB*). Klasse-II-Phytochrome sind im Licht stabil und liegen in der Pflanze im Licht und im Dunkeln vor. Sie stellen die Photorezeptoren der „klassischen“ photoreversiblen Phytochromantworten dar (Abb. 13.17 und 13.18, Tab. 13.3 und 13.5) und sind für die phytochromvermittelten Reaktionen der im Licht wachsenden Pflanze verantwortlich (photoperiodische Steuerung; tagesperiodische Prozesse, z. B. Blattstellungen; Schattenvermeidungsreaktionen; Chloroplastenbewegungen bei Algen, Abschn. 15.2.2).

Wirkungsspektren (auch Aktionsspektren genannt, Abb. 14.23) ergeben oft erste Anhaltspunkte auf die Beteiligung bestimmter Photorezeptoren an einem lichtinduzierten Vorgang (Abb. 13.19). Präzisere Informationen kann man aus der Untersuchung von Mutanten ableiten, denen bestimmte Photorezeptoren (oder Kombinationen von Photorezeptoren) fehlen oder die Photorezeptoren anders als Wildtyppflanzen exprimieren.

Phytochromgesteuerte Prozesse lassen sich anhand der zur Auslösung erforderlichen Photonenfluenzen in drei Klassen einteilen: **VLFR-Antworten** (engl. *very low fluence responses*, 0,1–100 nmol m⁻²), **LFR-Antworten** (engl. *low fluence responses*, 1–1000 μmol m⁻²) und **HIR-Antworten** (engl. *high irradiance responses*, die durch lange oder kontinuierliche Bestrahlung mit Licht hoher Intensität ausgelöst werden). Für die VLFR- und die LFR-Antworten gilt innerhalb bestimmter Grenzen (Proportionalitätsbereich) die Reziprozitätsregel (**Bunsen-Roscoe-Gesetz**), nach der das Produkt aus der Bestrahlungsintensität *I* (Photonenfluss in mol m⁻² s⁻¹) und der Zeit (in s), also die Photonenfluenz (mol m⁻²), ausschlaggebend für die Stärke der physiologischen Antwort ist. Im Proportionalitätsbereich kann man also entweder mit geringen Bestrahlungsintensitäten und langen Bestrahlungszeiten oder aber bei höheren Intensitäten mit entsprechend kürzeren Zeiten arbeiten. Hingegen sind die HIR-Antworten, entsprechend ihrer Bezeichnung eher zur Lichtintensität proportional und werden bei hohen Intensitäten ausgelöst, aber nicht durch Langzeitbestrahlung mit Schwachlicht. Eine systematische Aufstellung der Zusammenhänge findet sich in Tab. 13.5.

Die Blaulicht- und UV-A-absorbierenden **Cryptochrome** (390–500 nm bzw. 315–390 nm) sind Chromopro-

teide, die Photolyasen ähneln, jedoch keine Photolyaseaktivität besitzen. Photolyasen kommen in Bakterien, Archaeen und Eukaryoten vor. Sie funktionieren als DNA-Reparaturenzyme und katalysieren in einer durch Blaulicht/UV-A induzierten Reaktion die Spaltung von Pyrimidindimeren, die in DNA-Molekülen infolge von schädlicher UV-B-Bestrahlung (280–315 nm) entstehen können. Photolyasen besitzen zwei lichtabsorbierende Chromophore, ein Pterin und ein Flavin. Das Flavin liegt teilreduziert als Flavosemichinonradikal (FADH) vor. Das Pterin ist für die primäre Lichtabsorption verantwortlich und überträgt seine Anregungsenergie auf das Flavin, dessen Redoxpotenzial dadurch negativer wird und das in diesem angeregten Zustand die reduktive Spaltung des Pyrimidindimers katalysiert. Auch die Cryptochrome tragen ein Pterin und ein halb-reduziertes Flavin. Es wird daher angenommen, dass sie nach Lichtabsorption einen noch unbekanntem Redoxprozess in Gang setzen.

Bei der Acker-Schmalwand wurden zwei Cryptochromgene entdeckt. Aus der Analyse von Mutanten konnte abgeleitet werden, dass Cryptochrom 1 (*cry1*) zusammen mit Klasse-I-Phytochrom (*phyA*) für die Photomorphogenese des etiolierten Keimlings relevant ist, während Cryptochrom 2 (*cry2*), zusammen mit Phytochrom B, über die physiologische Uhr an der Steuerung des Photoperiodismus beteiligt zu sein scheint. *Cry2*-ähnliche Photorezeptoren wurden kürzlich auch bei Tieren und beim Menschen entdeckt, wo sie offenbar ebenfalls für die circadiane Rhythmik wichtig sind.

Die von aktivierten Photorezeptoren ausgelösten Signalwege setzen lichtgesteuerte Entwicklungsprozesse in Gang, sind jedoch erst teilweise aufgeklärt worden. Nach Belichtung werden sowohl *phyA* als auch *phyB* aus dem Cytoplasma in den Zellkern transportiert. Der Photorezeptor *cry2* scheint ständig im Zellkern vorzuliegen, während die Lokalisation von *cry1* in unbelichteten Zellen nicht bekannt ist. *Cry1* interagiert allerdings direkt mit *phyA* und wandert entweder bei Belichtung im Komplex mit *phyA* in den Zellkern oder liegt bereits vorher dort vor (wie *cry2*). Phytochrome enthalten eine C-terminale Domäne (vgl. Abb. 13.15), die Proteinkinaseaktivität aufweist. Diese Aktivität könnte zusammen mit Redoxreaktionen, die von aktivierten Cryptochromen ausgelöst werden, enzymatische Folgereaktionen im Zellkern in Gang setzen, an deren Ende die Veränderung der Aktivität lichtregulierter Gene steht. Zahlreiche solcher Gene, deren Transkription durch Licht reguliert wird, sind bekannt. Besonders intensiv untersucht wurden die Gene für die (kerncodierte) kleine Untereinheit der Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (*RBCS*, S für engl. *small*, klein) und für die Chlorophyll-*a/b*-Bindungsproteine (*CAB*-Gene). In den Promotoren dieser und anderer lichtregulierten Gene konnten *cis*-Elemente identifiziert werden, die für die Lichtregula-

tion zwar erforderlich, aber nicht ausreichend sind. Zu diesen Elementen, die auch in den Promotoren einiger nicht durch Licht regulierter Gene zu finden sind, gehören GT-1-Regionen (5'-GGTTAA-3'), G-Boxen (5'-CACGTG-3') und I-Boxen (5'-GATAA-3'). Auch am Beispiel lichtregulierter Gene zeigt sich also, dass die Spezifität der Transkriptionskontrolle über komplexe Kombinationen von *cis*-Elementen und daran bindenden Transkriptionsfaktoren sichergestellt wird (► Abschn. 5.3).

Der Funktionsmechanismus von phyB konnte prinzipiell aufgeklärt werden. Nach Belichtung wird die aktive P_{fr}-Form von phyB aus dem Cytoplasma durch die Kernporen in den Zellkern transportiert und aktiviert dort auf die in ■ Abb. 13.21 gezeigte Weise die Transkription phyB-regulierter Gene. Auch die übrigen Phytochrome und eventuell die Cryptochrome funktionieren vermutlich im Prinzip basierend auf vergleichbaren molekularen Mechanismen.

Exkurs 13.1 Evolution pflanzlicher Rezeptoren

Pflanzen reagieren auf eine Vielzahl von endogenen (► Kap. 12) und exogenen (► Abschn. 15.2 und 15.3) Reizen. Die molekulare Identität einiger Pflanzenrezeptoren, die diese Reize wahrnehmen, ist bekannt. Während Photorezeptoren recht gut charakterisiert sind, weiß man über Chemorezeptoren noch wenig. Alle bekannten, funktionell charakterisierte Pflanzenrezeptoren scheinen im Verlauf der Evolution aus prokaryotischen Vorläufern entstanden zu sein, die in heute lebenden Prokaryoten noch nachgewiesen werden können (■ Abb. 13.20). Die sensorischen Domänen pflanzlicher Rezeptoren scheinen demnach prokaryotischen Ursprungs zu sein. Auch für einige tierische Rezeptoren konnten prokaryotische Vorläufer identifiziert werden (Rhodopsin, Cryptochrom).

13

13.3 Sonstige Außenfaktoren

Neben der Temperatur und dem Licht (■ Abschn. 13.1 und 13.2) bewirken auch Wasserversorgung, Schwerkraft, Berührungsreize und Nährstoffversorgung morphologische Anpassungen von Pflanzen.

Die **Wasserversorgung** führt zu oft auffälligen Anpassungen der Gestalt und Struktur von Pflanzen. Auf trockenen Böden beobachtet man oft typischen Kümmerwuchs (**Nanismus**). In trockener Luft zeigen Pflanzen oft eine Verdickung der Cuticula, eine Verringerung der Zahl der Spaltöffnungen pro Fläche, stärkere Behaarung und eine stärkere Ausbildung der Gefäße und Festigungselemente (**Xeromorphosen**). In feuchter Atmosphäre entwickeln Pflanzen dagegen oft verlängerte Internodien und Blattstiele sowie große, dünne und fast ganzrandige Blätter mit spärlicher Behaarung und erhöhter Anzahl Stomata pro Fläche (**Hygomorphosen**).

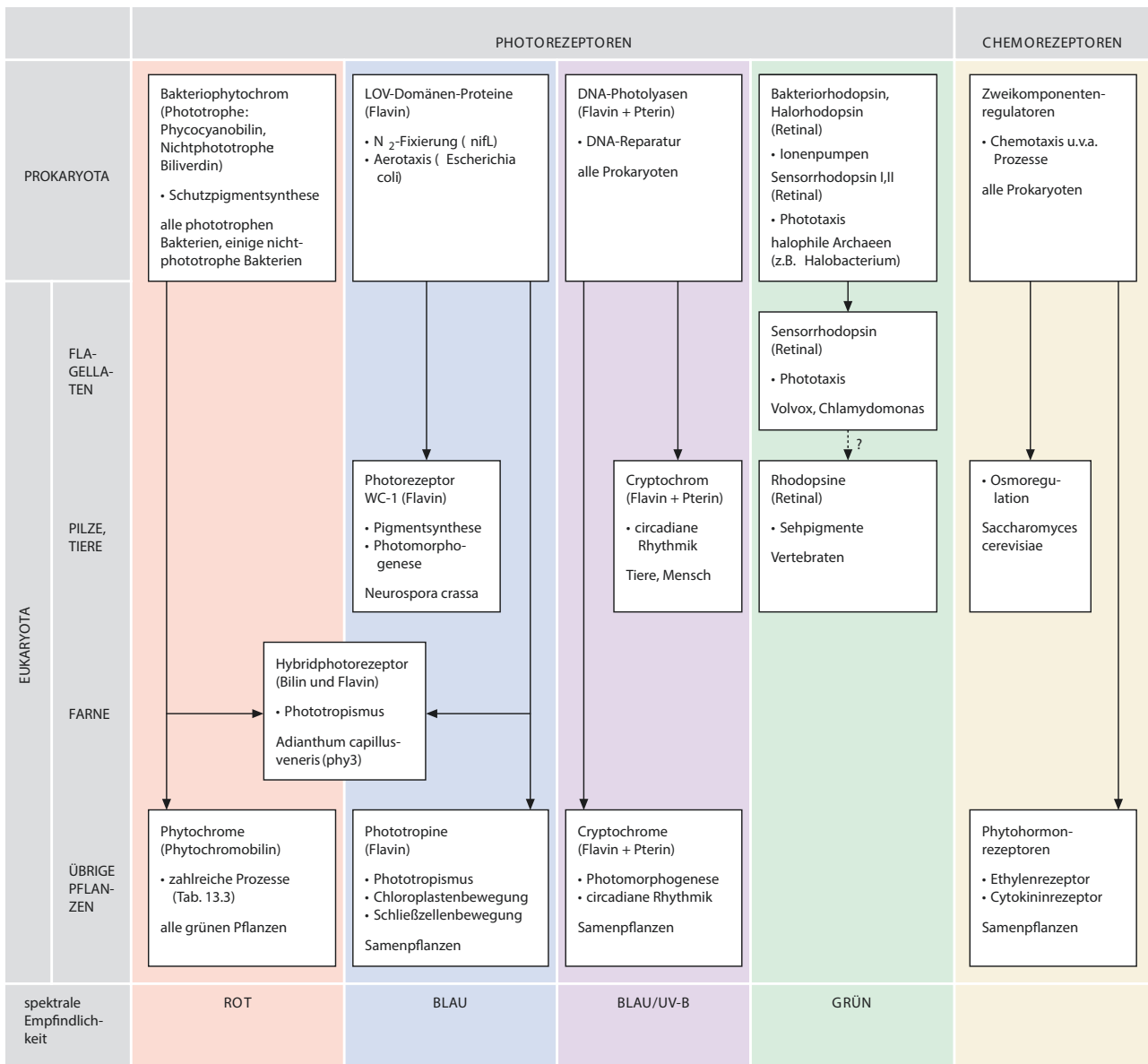
Nicht alle bei Trockenheit anzutreffenden xeromorphen Merkmale sind allerdings eine direkte Folge des Wassermangels. An trockenen Standorten besteht oft auch ein Mangel an Nährstoffen (v. a. Stickstoff), der ähnliche Morphosen hervorrufen kann.

Auswirkungen der Nährstoffversorgung auf die Pflanzenentwicklung werden als **Trophomorphosen** bezeichnet. Bei vielen, vor allem phylogenetisch älteren, Pflanzen kann die Umprogrammierung von der vegetativen Entwicklung auf die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen durch die Ernährungsverhältnisse gesteuert werden. Bei phylogenetisch jüngeren Pflanzen hat vor allem in dichten Beständen die gegenseitige Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährstoffe starken Einfluss auf Wachstum und Entwicklung.

In vielen Fällen hat der direkte Kontakt von Pflanzenteilen mit organischen oder nichtorganischen Umweltsubstraten morphogenetische Wirkungen (**Thigmomorphosen**). Bei Berührung mit festen Unterlagen bilden manche Algen Rhizoide, die Ranken von *Parthenocissus* Haftscheiben (■ Abb. 3.36c) und *Cuscuta*-Sprosse Vorstufen von Haustorien (Appressorien). Ranken, die eine Stütze umwachsen, verdicken sich an den Berührungstellen. Zunächst frei herabhängende, dünne Luftwurzeln epiphytischer *Ficus*-Arten beginnen bei Berührung der Wurzelspitze mit dem Boden sekundär in die Dicke zu wachsen und stammartige Stützen zu bilden. In all diesen Fällen gehen vermutlich von den berührten Substraten keine chemischen Signale aus.

Die Schwerkraft kann wie das Licht nicht nur Orientierungsbewegungen von Pflanzen im Raum ausrichten (► Abschn. 15.3.1.2), sondern auch essenzielle morphogenetische Prozesse steuern (**Gravimorphosen**). Nicht nur die Polarität (► Abschn. 11.2.3), sondern auch die Dorsiventralität mancher Organe wird durch die Schwerkraft mitbestimmt, wobei allerdings gleichzeitige Licht-einwirkung den Schwerkrafteinfluss in der Regel übersteuert (**Anisophyllie**: ■ Abb. 3.68). Die Dorsiventralität von Eiben- und Tannenzweigen entwickelt sich unter dem Einfluss der Schwerkraft. Manche normalerweise dorsiventralen Blüten (z. B. *Epilobium*, *Gladiolus* und *Hemerocallis*) entwickeln sich radiärsymmetrisch, wenn ihre Knospen einer radial gleichmäßigen Beschleunigung, etwa auf einem Klinostaten (■ Abb. 15.15), ausgesetzt werden. Unter solchen Bedingungen unterbleibt auch die Torsion (Resupination) der Orchideenfruchtknoten. Die Ausbildung von Zug- und Druckholz ist ebenfalls eine Gravimorphose.

Andere Lebewesen beeinflussen die Entwicklung und den Stoffwechsel von Pflanzen auf vielfältige Art und Weise. Solche **biotischen Wechselwirkungen** werden separat besprochen (**Allelophysiologie**, ► Kap. 16).



■ **Abb. 13.20** Evolutionäre Beziehungen pflanzlicher Photo- und Chemorezeptoren. Die folgenden Begriffe werden im Haupttext nicht im Einzelnen erläutert. LOV-Domänen-Proteine – eine Gruppe von Proteinen aus Prokaryoten, deren Aktivität durch Umweltfaktoren (Licht, Sauerstoff, Redoxzustand; LOV, engl. *light, oxygen, voltage*) reguliert werden. Alle diese Proteine enthalten nichtkovalent gebundenes Flavin (FAD), das durch Lichtabsorption oder Redoxprozesse angeregt werden kann. Im angeregten Zustand erfolgt bei dem Phototropismusrezeptor Phototropin die Phosphorylierung eines Aminosäurerests seiner eigenen Polypeptidkette (Autophosphorylierung). WC-1 ist die Bezeichnung einer Mutante des Ascomyceten *Neurospora crassa* (Brottschimmel). Diese Albinomutante trägt einen Defekt in der flavinbindenden LOV-Domäne des Apoproteins. Bei der Mutante fallen alle blaulichtregulierten Prozesse aus (z. B. die Carotinoidbiogenese, der Phototropismus der Perithezien, der circadiane Rhythmus der Konidienbildung). WC-1 ist ein direkt lichtregulierter Transkriptionsfaktor. (Grafik: E. Weiler)

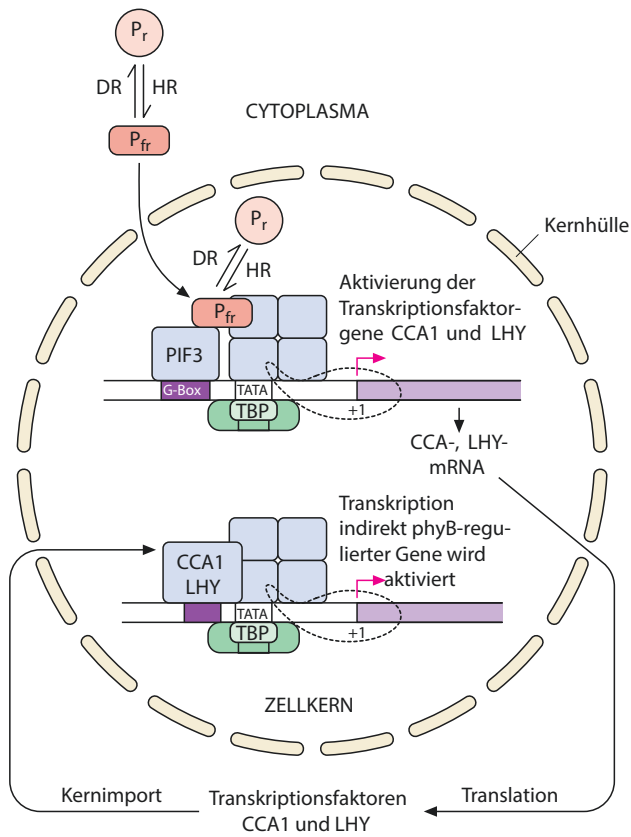


Abb. 13.21 Modell zur Kontrolle der Genaktivität durch Phytochrom B. Aktives Phytochrom B (P_{fr}) wandert in den Zellkern und aktiviert dort die Transkription durch Bindung an den G-Box-bindenden Transkriptionsfaktor PIF3 (engl. *phytochrome interacting factor*) und an das RNA-Polymerase-II-Holoenzym, wodurch die Transkription der Gene von zwei direkt durch phyB regulierten Transkriptionsfaktoren vom MYB-Typ beginnt (*CCA1*, *LHY*). Deren Genprodukte aktivieren schließlich ihrerseits zahlreiche indirekt lichtabhängige Gene, deren Genprodukte für die Antwort der Pflanze auf den Lichtreiz benötigt werden. Die P_r -Form von Phytochrom B ist nicht in der Lage, mit PIF3 einen Komplex zu bilden. (Grafik: E. Weiler)

Weiterführende Literatur

- Doolittle WF (2000) Stammbaum des Lebens. Spektrum der Wissenschaft 4:52–57
- Fosket DE (1994) Plant growth and development. A molecular approach. Academic, San Diego
- Howell SH (1998) Molecular genetics of plant development. Cambridge University Press, Cambridge
- Leyser O, Day S (2003) Mechanisms in plant development. Blackwell, Oxford
- Mohr H (1972) Lectures on photomorphogenesis. Springer, Berlin
- Raghavan V (2000) Developmental biology of flowering plants. Springer, Berlin
- Sage LC (1992) Pigment of the imagination – a history of phytochrome research. Academic, San Diego
- Wareing PF, Phillips IDJ (1986) Growth and differentiation in plants. Pergamon, Oxford
- Westhoff P, Jeske H, Jürgens G (2001) Molecular plant development. Oxford University Press, Oxford
- Wolpert L, Jessell T, Lawrence P (2007) Principles of development: das Original mit Übersetzungshilfen. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg