

Moderne Konzepte in der Biologie zum Wesen von Pflanzen und ihrer Unterscheidung von Tieren

Jürg Stöcklin

Botanisches Institut der Universität Basel, Schönbeinstr. 6, CH-4056 Basel

Literaturstudie erstellt im Auftrag der Eidgenössischen Ethikkommission für die
Biotechnologie im Ausserhumanbereich (EKAH)

August 2004

PD Dr. Jürg Stöcklin

Botanisches Institut der Universität Basel

Schönbeinstr. 6

CH-4056 B A S E L

Tel. ++41 61 267 35 01

e-mail: juerg.stoecklin@unibas.ch

Inhaltsverzeichnis

1. Zusammenfassung

2. Problemstellung und Ziele dieser Studie

3. Zu den Unterschieden zwischen Pflanzen und Tieren

3.1. Pflanzen und Tiere aus der Sicht der modernen Biologie

3.1.1. Die Einteilung in ein «Pflanzenreich» und ein «Tierreich» ist überholt

3.1.2. Der Unterschied zwischen Prokaryoten und Eukaryoten ist grundlegender

3.1.3. Eukaryoten umfassen die vier Reiche Protista, Plantae, Fungi und Animalia

3.1.4. Entstehung der Mehrzeller: Pflanzen und Tiere entwickeln sich verschieden

3.2. Ähnlichkeiten und Unterschiede von Pflanzen und Tieren

3.2.1. Pflanzliche und tierische Zellen unterscheiden sich nur wenig

3.2.2. Pflanzen und Tiere unterscheiden sich grundlegend in ihrer Organisation

3.2.3. Pflanzen sind modulär, Tiere unitär gebaut

3.2.4. Pflanzen vergrössern ihre äussere, Tiere ihre innere Oberfläche

3.2.4. Individualität existiert bei Pflanzen auf verschiedenen Ebenen

3.2.5. Genomgrösse und Anzahl Gene von Pflanzen und Tieren

4. Wie Pflanzen ihre Umwelt wahrnehmen und auf sie reagieren

4.1. Einleitung: Pflanzen sind nicht passive Automaten

4.2. Wechselwirkung zwischen äusseren Reizen und inneren Signalen

4.2.1. Signaltransduktionsketten und sekundäre Botenstoffe

4.2.2. Hormone haben im vielzelligen Pflanzenkörper eine koordinierende Funktion

4.3. Reaktionen auf Licht: Photomorphogenese

4.3.1. Phytochrom, das Hellrot/Dunkelrot-System der Pflanzen

4.3.2. Phytochrom-induzierte Reaktionen von Pflanzen

4.3.3. Vermeidung von Beschattung und die Wahrnehmung von Nachbarn

4.3.4. Circadiane Rhythmen

4.3.5. Photoperiodismus

4.3.6. Blaulichteffekte: Phototropismus, Stomatabewegung

4.4. Reaktionen auf Schwerkraft: Gravitropismus

4.5. Reaktionen auf Berührung: Mechanosensorik

4.6. Reaktionen auf Stress

4.7. Abwehrmechanismen gegen Frassfeinde und Pathogene

4.7.1. Induzierte Abwehr gegen Frassfeinde

4.7.2. Induzierte Abwehr gegen Pathogene

4.8. Phenotypische Plastizität: «pflanzliches Verhalten»

4. 9. Sind Pflanzen intelligent?

5. Schlussfolgerungen für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen

5.1. Der Verlust durch das Aussterben einer Art ist unwiderruflich

5.2. Die individuelle Integrität von Tieren ist verletzlicher als diejenige von Pflanzen

5.3. Pflanzen sind ebenso einzigartig wie Tiere, aber diese sind dem Menschen ähnlicher

6. Literatur

1. Zusammenfassung

Zielsetzung

- Diese Studie beleuchtet aus Sicht der modernen Biologie die Unterschiede im Wesen von Pflanzen und Tieren und die Möglichkeiten von Pflanzen, Informationen aus ihrer Umwelt zu rezipieren, zu verarbeiten und darauf zu reagieren. Daraus sollen Schlussfolgerungen für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen abgeleitet werden.

Unterschiede zwischen Pflanzen und Tieren

- Pflanzen und Tiere sind ernährungsphysiologisch verschiedene Organisationsformen des Lebens. Pflanzen sind photoautotroph und können sich selbstständig ernähren. Tiere sind heterotroph und müssen organische Stoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen.
- Pflanzen und Tiere sind mehrzellige Eukaryoten. Der Unterschied zwischen Prokaryoten und Eukaryoten ist grundlegender als derjenige zwischen Pflanzen und Tieren. Prokaryoten sind Einzeller, die noch keinen echten Zellkern besitzen. Sie leben seit 3.5 Milliarden Jahren auf der Erde. Im Verlauf der Evolution der Prokaryoten entstanden alle grundlegenden Ernährungsformen und Stoffwechselwege, die auch bei Eukaryoten vorkommen. Die Evolution der eukaryotischen Zelle vor ca. 1.5 Milliarden Jahren war ein Durchbruch in der Geschichte des Lebens und führte zu einer enormen Zunahme der Biodiversität.
- Erdgeschichtlich betrachtet sind Pflanzen und Tiere junge Organismen, die vor dem Hintergrund einer fast 3 Milliarde dauernden Evolution prokaryotischer und einzelliger eukaryotischer Lebensformen entstanden sind. Die höheren Pflanzen entstanden vor ca. 400 Millionen Jahren, die heute existierenden Tierstämme vor ungefähr 500 Millionen Jahren. Die Kontinuität des Lebens äussert sich im universellen Charakter des genetischen Codes, der für alle Organismen identisch ist.
- Die meisten Strukturen, Prozesse und die Komplexität pflanzlicher und tierischer Zellen unterscheiden sich kaum. Pflanzenzellen enthalten zusätzlich Chloroplasten, die mittels der Photosynthese Sonnenlicht in chemische Energie umwandeln. Tierischen Zellen fehlt die für Pflanzenzellen typische Zellwand. Bei Pflanzen und Tieren steht das Cytoplasma der Einzelzellen miteinander in Verbindung, die Zellen kommunizieren miteinander und bilden so die höheren Struktur- und Funktionseinheiten vielzelliger Organismen.
- Der Unterschied zwischen autotropher und heterotropher Ernährungsweise bedingt, dass sich Pflanzen und Tiere grundlegend in ihrer Organisation unterscheiden. Der Bau von Pflanzen ist modular, bestehend aus immer ähnlichen Teilen. Wachstum findet gleich-

zeitig an vielen Orten statt, es ist zeitlebens nie abgeschlossen, die Regenerationsfähigkeit ist gross. Tiere sind demgegenüber unitär gebaut, ihre Embryonalentwicklung geht einher mit einer weitgehenden Spezialisierung von Geweben und Organen. Die Regenerationsfähigkeit ist gering, die Lebensdauer in der Regel beschränkt.

- Pflanzen tendieren zu einer maximalen äusseren Oberfläche, um ihre wichtigsten Ressourcen (Licht und CO₂) aufzunehmen. Sie sitzen fest, aber ihr modulärer Bauplan ermöglicht es ihnen, auf Ressourcen (Licht, Wasser, Nährsalze) zuzuwachsen. Tiere tendieren zu einer maximalen internen Oberfläche für die Aufnahme von Nahrung und die Atmung. Ihre kompakte Organisation erlaubt die Entwicklung zentraler Organe. Einzigartig sind das zentrale Nervensystem und Muskelgewebe. Rasche Reaktionsfähigkeit und Beweglichkeit sind für Tiere essentiell, um sich die nicht überall verfügbare Nahrung zu verschaffen.
- Individualität existiert bei Pflanzen nicht im selben Mass wie bei unitär gebauten Tieren. Eine Pflanze kann als Metapopulation von Teilen verstanden werden. Praktisch äussert sich dies in der fast unbegrenzten Möglichkeit, Pflanzen durch Stecklinge, Knollen oder Ausläufer zu vermehren oder sie zu beschneiden. Dem entsprechen weitgehende Möglichkeiten von Pflanzen, sich in ihrer Grösse und Form der Umwelt anzupassen.
- In Bezug auf ihre Genomgrösse, die Anzahl ihrer Gene, ihre genetische Diversität und ihre Komplexität unterscheiden sich Pflanzen und Tiere kaum.

Wie Pflanzen ihre Umwelt wahrnehmen und auf sie reagieren

- Bei Pflanzen wie bei Tieren sind bei Reaktionen auf ihre Umgebung komplexe Wechselwirkungen zwischen Reizen und inneren Signalen beteiligt. Signalketten (biochemische Reaktionen und Botenstoffe) verstärken die Signale und bewirken, dass Vorgänge am richtigen Ort, zur richtigen Zeit und koordiniert mit anderen Zellen ablaufen. Die Signalübertragung bei Pflanzen beruht auf überraschend ähnlichen Mechanismen wie bei Tieren. Über grössere Distanzen erfolgt der Signalaustausch bei Pflanzen und Tieren über Hormone, bei Tieren zusätzlich über das Nervensystem. Diesem entsprechen bei Pflanzen elektrische Aktionspotentiale, die den Signalen in Nervenfasern ähnlich sind.
- Hormone sind unabdingbar, um koordinierte Entwicklung, Wachstum und Funktion von Mehrzellern sicherzustellen. In Pflanzen steuern Hormone v.a. Wachstums- und Entwicklungsprozesse. Es gibt 5 Hauptgruppen pflanzlicher Hormone: Auxine, Gibberelline, Cytokinine, Ethylen und Abscisinsäure. Jedes Hormon hat eine breite Palette von Effekten. Die Wirkung eines Hormons hängt von seiner Konzentration relativ zu andern

Hormonen ab. Neue pflanzliche Botenstoffe werden laufend gefunden. Pflanzliche Hormone erreichen ihr Ziel über Gefässe (Xylem, Phloem), oft auf einem Weg durch das Zellinnere oder als Gas durch die Luft (z.B. Ethylen).

- Licht spielt für das Wachstum und die Entwicklung von Pflanzen eine Schlüsselrolle. Pflanzen können seine Richtung, die Intensität und die Qualität messen. Pflanzliche Reaktionen auf Licht heissen Photomorphogenesen. Wichtigster Photorezeptor ist das Pigment Phytochrom, welches Rotlicht misst und einen molekularen Schaltmechanismus darstellt, der Anwesenheit und Qualität von Licht signalisiert. Phytochrom induzierte Reaktionen sind entweder rasche biochemische Prozesse oder langsamere morphologische Reaktionen.
- Zu den durch Phytochrom gesteuerten Prozessen gehören die Keimung, die Blattentfaltung oder die Hemmung des Internodienwachstums. Phytochrom liefert Pflanzen Informationen über das Ausmass von Beschattung und erlaubt Anpassungen durch Stängelverlängerung, reduzierte Verzweigungshäufigkeit oder Veränderung des Blatt-Chlorophyllgehalts. Mit dem Licht messen Pflanzen auch die Tages- und Jahreszeit und steuern rhythmische Prozesse wie die Schlafbewegung von Blättern.
- Pflanzen besitzen mehrere Photorezeptoren für Blaulicht. Blaulicht steuert z.B. den Phototropismus, d.h. das Wachsen von Sprossen hin zum Licht oder das lichtinduzierte Öffnen und Schliessen der Spaltöffnungen. Blaulichteffekte sind rascher als Phytochrom-induzierte Wachstumsveränderungen und können schon nach wenigen Sekunden auftreten. Heute weiss man, dass Blaulicht direkt die Expression von Genen steuert.
- Pflanzen können die Schwerkraft messen, was Keimlingen erlaubt, nach oben zu wachsen. Sie sind auf Berührungsreize äusserst empfindlich. In der Regel antworten Pflanzen auf mechanische Beanspruchung mit einer Änderung ihrer Form oder im Fall von Ranken mit raschen Wachstumsbewegungen. Berührung oder Erschütterung kann zu einer typischen Abfolge biochemischer Reaktionen und zu elektrischen Aktionspotentialen führen, vergleichbar mit der Signalleitung in Nervenfasern von Tieren.
- Pflanzen reagieren auf Stress durch unspezifische und spezifische Reaktionen, die geeignet sind, den Stress zu bewältigen. Bei der Anpassung an Wassermangel, Sauerstoffmangel, extreme Kälte und Hitze sind Hormone beteiligt, die stressbedingte Veränderung der Genexpression steuern. Auf die Möglichkeit von Wassermangel reagieren Pflanzen

vorbeugend mit der Schliessung der Stomata. Bei dauerndem Wasserstress reagieren sie mit verstärktem Wurzelwachstum und verbessern dadurch ihre Wasserbalance.

- Die Abwehrmechanismen von Pflanzen auf den akuten Befall durch Frassfeinde und Pathogene sind besonders vielfältig. Schädlingsfrass führt bei Pflanzen zur Bildung von Abwehrstoffen. Neben dieser Immunisierung können auch gasförmige Substanzen gebildet werden, die Feinde der Frassinsekten anlocken oder nichtbefallene Nachbarn «warnen», indem sie bei diesen vorbeugende Abwehrreaktionen induzieren.
- Auf den Befall durch Pathogene (Viren, Bakterien, Pilze) reagieren Pflanzen sowohl mit einer unspezifischen als auch mit einer spezifischen Abwehr. Unspezifisch ist die Bildung von Abwehrstoffen im Bereich von Infektionsstellen und die Bildung von Signalstoffen, die verschiedene Formen der Pathogenabwehr aktivieren. Die spezifische Abwehr beruht auf Resistenzgenen, deren Produkte bestimmte Moleküle eines Pathogens erkennen und eine verstärkte Abwehrreaktion auslösen. Pflanzen reagieren auf Pathogene ausserdem mit einer systemisch erworbenen Resistenz. Als Botenstoff wirkt dabei Salizylsäure und ihr flüchtiger Methylester (Fernwirkung). Bei der Resistenzentwicklung gegen Pathogene bestehen überraschende Ähnlichkeiten bei Pflanzen und Tieren, so dass heute von einem, wenn auch einfachen, Immunsystem bei Pflanzen gesprochen wird.
- «Phenotypische Plastizität», die Fähigkeit auf Umweltreize mit Veränderungen des Phenotyps zu reagieren, ist bei Pflanzen besonders ausgeprägt, weil bei ihnen Wachstum und Entwicklung zeitlebens nicht abgeschlossen sind. Plastizität wurde als eine Art «Verhalten» bei Pflanzen bezeichnet. Durch Wachstum können sich Pflanzen räumlich und zeitlich heterogen verteilte Ressourcen aneignen, welche ihnen sonst nicht zur Verfügung stünden. Dabei können sich Teile der Pflanze spezialisieren, um entweder Assimilate zu bilden oder Wasser und Nährsalze aufzunehmen. «Phenotypische Plastizität» ist adaptiv, ein evoluiertes Phänomen. Die komplexe Signal- und Informationsverarbeitung, die ermöglicht, dass Pflanzen bevorzugt jene Teile fördern, deren Entwicklung für das Ganze am besten ist, sind noch ungenügend verstanden.
- Kürzlich wurden die kognitiven Fähigkeiten von Pflanzen als «pflanzliche Intelligenz» bezeichnet, abgestützt auf eine Definition, die Intelligenz gleichsetzt mit «adaptiv variabelm Verhalten während der Lebensdauer eines Individuums». Grundlage ist, dass sich Signalketten und Kommunikation zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen wenig unterscheiden und viele Eigenschaften mit neuronalen Netzwerken gemeinsam haben

(«zelluläre Intelligenz»). Tatsächlich lassen sich unschwer viele Reaktionen von Pflanzen beschreiben, die nicht nur auf einer äusserst sensiblen Wahrnehmung der Umwelt beruhen, sondern «Erinnerung», «Lernen» und «Voraussicht» einschliessen. Dem Konzept einer «pflanzlichen Intelligenz» wurde entgegengehalten, dass Begriffe, welche mentale Leistungen zentralisierter Nervensysteme bezeichnen, nicht für Pflanzen verwendet werden sollten. Die Debatte hat das Verdienst, die Aufmerksamkeit auf die gerne unterschätzten kognitiven Fähigkeiten von Pflanzen zu richten.

Schlussfolgerungen für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen

- Der Verlust von Biodiversität durch Aussterben ist unwiderruflich. Es können keine sachlichen, bzw. biologischen, Gründe geltend gemacht werden, welche erlauben, das Aussterben einer Pflanzenart anders zu bewerten als dasjenige einer Tierart.
- Der offensichtlichste Unterschied von Pflanzen und Tieren betrifft ihre Individualität. Die Integrität von Pflanzen wird nicht schon dadurch in Frage gestellt, dass Teile verletzt oder abgetrennt werden. Stressreaktionen von Pflanzen sind schwerlich mit dem Schmerzempfinden oder der Leidensfähigkeit von Tieren gleichzusetzen.
- Die Wesensart von Pflanzen und Tieren beruht auf getrennten Entwicklungslinien, die durch ihre gegensätzlichen Ernährungsweisen bestimmt sind. Auf der zellulärer Ebene ist die Komplexität von Tieren und Pflanzen vergleichbar. In mancher Hinsicht sind ihre unterschiedlichen Fähigkeiten, Umweltreize zu rezipieren, zu verarbeiten und darauf zu reagieren, gradueller Art und durch die unterschiedliche Lebensweise begründet. Nur wenn der Besitz eines Zentralnervensystems zu einem wesentlichen Kriterium wird, unterscheiden sich Pflanzen diesbezüglich grundsätzlich von Tieren. Aus biologischer Sicht eine Höherentwicklung von Tieren im Vergleich mit Pflanzen zu postulieren, ist kaum berechtigt. Es fällt z.B. schwer, die Einzigartigkeit des Nervensystems von Tieren aufzurechnen gegen die Einzigartigkeit der Photosynthese und ihrer Regulation durch Spaltöffnungen bei Pflanzen. Nur aus anthropozentrischer Sicht, wenn die Selbstähnlichkeit zum Kriterium wird, kann eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit von Pflanzen und Tieren begründet werden. Dass Tiere dem Menschen ähnlicher sind als Pflanzen, lässt sich nicht bestreiten.

2. Problemstellung und Ziele dieser Studie

Das Gentechnikgesetz für den ausserhumanen Bereich macht in Art. 8 «Achtung der Würde der Kreatur» folgende Aussagen:

1 Bei Tieren und Pflanzen darf durch gentechnische Veränderungen des Erbmaterials die Würde der Kreatur nicht missachtet werden. Diese wird namentlich missachtet, wenn art-spezifische Eigenschaften, Funktionen oder Lebensweisen erheblich beeinträchtigt werden und dies nicht durch überwiegende schutzwürdige Interessen gerechtfertigt ist. Bei der Bewertung der Beeinträchtigung ist dem Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen Rechnung zu tragen.

2 Ob die Würde der Kreatur missachtet ist, wird im Einzelfall anhand einer Abwägung zwischen der Schwere der Beeinträchtigung von Tieren und Pflanzen und der Bedeutung der schutzwürdigen Interessen beurteilt. Schutzwürdige Interessen sind insbesondere:

- a. die Gesundheit von Mensch und Tier;*
- b. die Sicherung einer ausreichenden Ernährung;*
- c. die Verminderung ökologischer Beeinträchtigungen;*
- d. die Erhaltung und Verbesserung ökologischer Lebensbedingungen;*
- e. ein wesentlicher Nutzen für die Gesellschaft auf wirtschaftlicher, sozialer oder ökologischer Ebene;*
- f. die Wissensvermehrung.*

3 Der Bundesrat bestimmt, unter welchen Voraussetzungen gentechnische Veränderungen des Erbmaterials ohne Interessenabwägung ausnahmsweise zulässig sind.

Der oben zitierte Gesetzesartikel attestiert, dass nicht nur Tiere, sondern auch Pflanzen eine «Würde» besitzen, die beeinträchtigt werden kann, wenn artspezifische Eigenschaften und Lebensweisen erheblich missachtet werden. Gleichzeitig wird eingeräumt, dass bei der Beurteilung einer Beeinträchtigung dieser «Würde» dem Unterschied zwischen Pflanzen und Tieren Rechnung zu tragen ist. Im Einzelfall ist die Missachtung der «Würde der Kreatur» abhängig zu machen von einer Güterabwägung mit andern schutzwürdigen Interessen.

Der Vollzug des zitierten Gesetzesparagraphen wirft Fragen auf, weil zumindest in unserem Kulturkreis Pflanzen in deutlichem Unterschied zu Tieren stärker als blosse Objekte, denn als Träger von Werten, die um ihrer selbst Willen geachtet werden, wahrgenommen werden.

Genauso selbstverständlich wie zwischen Mensch und Tier unterschieden wird, scheinen aus menschlicher Warte zwischen Tieren und Pflanzen grundlegende Unterschiede zu existieren, die eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit begründen könnten.

Die vorliegende Studie hat zum Ziel, aus naturwissenschaftlicher Sicht Grundlagen zu liefern für die Umsetzung des Gentechnikgesetzes, speziell bezüglich der Konkretisierung des in diesem Gesetz enthaltenen Konzepts einer «Würde von Pflanzen» im Hinblick auf eine Güterabwägung mit anderen schutzwürdigen Interessen.

Dabei sollen aus Sicht der modernen Biologie in erster Linie drei Fragenkomplexe beleuchtet und beurteilt werden:

- Inwiefern unterscheiden sich Pflanzen in ihrem Wesen von höheren Tieren?
- Welche Möglichkeiten haben Pflanzen, Informationen aus ihrer Umgebung aufzunehmen, zu speichern und darauf zu reagieren, und wie sind diese zu bewerten?
- Kann aus den Eigenschaften, der Lebens- und Funktionsweise von Pflanzen eine grundsätzlich unterschiedliche Schutzwürdigkeit abgeleitet werden als bei Tieren?

3. Zu den Unterschieden zwischen Pflanzen und Tieren

3. 1. Pflanzen und Tiere aus der Sicht der modernen Biologie

Die Begriffe «Pflanzen» und «Tiere» wurde bis vor Kurzem mit den beiden üblichen systematischen Grossgruppen lebender Organismen, dem Pflanzenreich («regnum vegetabile») und den Tierreich («regnum animale») gleichgesetzt. Heute wissen wir, dass es sich dabei nicht um natürliche Verwandtschaftsgruppen mit gemeinsamer Abstammung handelte, sondern um ernährungsphysiologisch differenzierte **Organisationstypen**. «Pflanzen» können als *photoautotrophe* (zur Photosynthese befähigte) Organismen definiert werden, die sich selbstständig ernähren können. Alle anderen Organismen, darunter «Tiere» und der Mensch, sind *heterotroph* und müssen organische Stoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen, weil sie diese nicht selbst aus anorganischen Verbindungen aufbauen können. Die Grundlage allen Lebens und die Basis der Nahrungsketten in sämtlichen Lebensräumen der Biosphäre sind deshalb photoautotrophe Organismen, d.h. «Pflanzen». Alle heterotrophen Organismen sind von den photoautotrophen abhängig, oder anders formuliert, die erstaunliche Organismenvielfalt der Erde wäre undenkbar, ohne die «Bestimmung» der Pflanzen, gefressen zu werden. Das gilt im Rahmen von Nahrungsketten auch für einen Grossteil der heterotrophen Organismen.

3.1.1. Die Einteilung der Organismen in ein «Pflanzenreich» und ein «Tierreich» ist überholt

Die Einteilung in ein Pflanzen- und ein Tierreich hat in der wissenschaftlichen Taxonomie eine lange Tradition. Bereits Linné verteilte alle bekannten Lebensformen auf ein Tier- und Pflanzenreich. Auch nach der Entdeckung der vielfältigen Mikrowelt hielt sich diese Einteilung hartnäckig. Die Bakterien wurden wegen ihrer starren Zellwände dem Pflanzenreich zugeordnet, einzellige Organismen mit Chloroplasten ebenso, weil sie zur Photosynthese befähigt sind. Einzeller, die sich bewegen können und Nahrung aufnehmen, wurden als «Tiere» bezeichnet. Einzeller hingegen, die beweglich sind aber Photosynthese betreiben, wurden sowohl von der Botanik als auch von der Zoologie beansprucht. Auch die Pilze wurden zu den Pflanzen gestellt (u.a. vermutlich, weil sie ortsgebunden sind), obwohl Pilze keine Photosynthese betreiben und mit grünen Pflanzen wenig Gemeinsamkeiten haben. Die Einteilung der Organismen in zwei Reiche gilt heute als überholt, seit diese Einteilung von Whittaker (1969) mit überzeugenden Argumenten in Frage gestellt wurde. Neu schlug er vor, die Organismen in 5 Reiche zu unterteilen. Das System der 5 Reiche fand grosse

Anerkennung als tauglicher Versuch, die Vielfalt des Lebens in ein stammesgeschichtlich (auf Evolution beruhend) vernünftiges Schema einzuordnen und wird auch hier benutzt.

3.1.2. Der Unterschied zwischen Prokaryoten und Eukaryoten ist grundlegender

Die für die moderne Biologie gültige stammesgeschichtliche Einteilung der lebenden Organismen beruht auf molekularen Analysen hochkonservierter DNS- oder RNS-Sequenzen. Als grundlegend gilt heute die Unterscheidung zwischen den **Prokaryoten** und den **Eukaryoten**, wobei innerhalb der Prokaryoten zwischen den Eu-Bacteria (eigentliche Bakterien) und den Archae-Bacteria (oft an extreme Umweltbedingungen angepasst) unterschieden wird.

Prokaryoten sind Einzeller, die noch keinen echten Zellkern besitzen, und deren Unterteilung der Zelle in Reaktionsräume weniger ausgeprägt ist als bei den Eukaryoten. Von ihrer Zahl und ihrem Anteil an den Stoffkreisläufen her, sind die Prokaryoten in der Biosphäre wichtiger als die Eukaryoten. Die Prokaryoten sind Organismen, die bereits vor 3.5 Milliarden Jahren auf der Erde existierten und sich während 2 Milliarden Jahren allein und äusserst erfolgreich entwickelten. Dabei entstanden vielfältige strukturelle und funktionelle Anpassungen, darunter bereits alle grundlegenden Ernährungsformen und Stoffwechselwege, die auch bei den stammesgeschichtlich jüngeren Eukaryoten vorkommen. Im System der 5 Reiche bilden die Prokaryoten ein eigenes Reich, das der **Monera**.

3.1.3. Eukaryoten umfassen die vier Reiche Protista, Plantae, Fungi und Animalia

Die Organismen der übrigen vier Reiche sind durchwegs Eukaryoten, d.h. Organismen deren Zellen einen echten Kern besitzen, welcher von einer Kernmembran umschlossen ist. Die Reiche der Plantae (Pflanzen), Fungi (Pilze) und Animalia (Tiere) sind vielzellige eukaryotische Organismen, während das Reich der Protisten ein Sammelsurium vorwiegend einzelliger eukaryotischer Organismen darstellt, die weder den Pflanzen, Pilzen noch den Tieren zugeordnet werden können. Unter den Protisten finden sich die ersten eukaryotischen Abkömmlinge der Prokaryoten, die mindestens eine Milliarde Jahre vor der Entstehung vielzelliger Pflanzen, Pilze und Tiere entstanden sein dürften.

Da die meisten **Protisten** einzellig sind, darf man sie als die einfachsten eukaryotischen Organismen betrachten, die allerdings auf zellulärer Ebene äusserst komplex sein können. Dies muss auch nicht erstaunen, müssen doch in einer einzigen Zelle alle vitalen

Grundfunktionen ausgeführt werden, die bei den vielzelligen Pflanzen und Tieren durch Arbeitsteilung und durch das Zusammenwirken unterschiedlich spezialisierter Zellverbände wahrgenommen werden. Die Evolution der eukaryotischen Zelle war ein wesentlicher Durchbruch in der Geschichte des Lebens auf der Erde und führte zu einer enormen Zunahme der Biodiversität. Die ausserordentliche Vielfalt im Reich der einzelligen Protisten widerspiegelt eine «Experimentierphase» der Evolution, von der aus Entwicklungslinien zu den vielzelligen Pflanzen, Pilzen und Tieren führen.

3.1.4. Entstehung der Mehrzeller: Pflanzen und Tiere entwickeln sich verschieden

Die Entstehung der Vielzelligkeit aus Zellaggregaten ist mit einer zunehmenden Spezialisierung der Zellen, Arbeitsteilung und dadurch erhöhter Komplexität der Organismen verbunden. Echte Vielzelligkeit entstand unabhängig voneinander mehrmals gegen das Ende des Präkambriums vor ungefähr 700 Millionen Jahren; ungefähr zu diesem Zeitpunkt trennen sich auch die Entwicklungslinien von Pflanzen und Tieren.

Die höheren **Pflanzen** (Reich Plantae) entstanden vor ca. 400 Millionen Jahren, als Nachkommen von Grünalgen das Land eroberten. Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen handelt von der Anpassung vielzelliger, photosynthetisierender, d.h. autotropher Eukaryoten ans Leben auf dem Festland und den dafür notwendigen, komplexen Spezialisierungen.

Die heute existierenden **Tierstämme** entstanden in einer Formenexplosion vor ungefähr 500 Millionen Jahren aus Tieren des späten Präkambriums. Die frühe Stammesgeschichte der Tiere ist weniger eindeutig geklärt als jene der Pflanzen, weil die meisten Tierstämme rasch divergierten und als Fossilien ungefähr gleichzeitig auftreten. Trotzdem betrachten die meisten Systematiker heute das Reich der Tiere (Animalia) als Organismengruppe mit einheitlicher Abstammung (die Schwämme bilden ev. eine Ausnahme). Tiere sind heterotrophe Eukaryoten. Ihre Entwicklungsgeschichte ist geprägt von der Notwendigkeit, für ihre Ernährung vorgeformte organische Moleküle aus der Umgebung aufzunehmen. Einzigartig für Tiere sind zwei Gewebetypen, die für Erregungsleitung und Bewegung verantwortlich sind: Nervengewebe und Muskelgewebe.

Pilze sind ebenfalls meist mehrzellige Eukaryoten, die früher trotz ihrer heterotrophen Lebensweise dem Pflanzenreich zugeordnet wurden. Heute ist bekannt, dass Pilze eine eigenständige Organismengruppe (ein eigenes Reich) darstellen, die sich generell von anderen Eukaryoten bezüglich Ernährung, struktureller Organisation, Wachstum und Reproduktion

unterscheidet. Auf Grund molekulargenetischer Befunde haben Pilze und Tiere wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren. Trotz ihrer einzigartigen ökologischen Rolle in Ökosystemen (Abbauprozesse essentieller Stoffkreisläufe), als Symbiosepartner von Pflanzen (Mykorrhiza) und ihrer wirtschaftlichen Bedeutung für den Menschen (z.B. Gewinnung von Antibiotika oder von Enzymen für die Nahrungsmittelherstellung) wird auf die Pilze hier nicht weiter eingegangen.

Erdgeschichtlich betrachtet sind sowohl Tiere als auch Pflanzen relativ junge Organismengruppen. Beide Gruppen entstanden auf der Grundlage einer fast 3 Milliarde dauernden Evolution prokaryotischer und eukaryotischer einzelliger Lebensformen. Diese Kontinuität des Lebens äussert sich im nahezu **universellen Charakter des genetischen Codes** (Verschlüsselung von biologischer Information in der Desoxyribonucleinsäure (DNS), dem Stoff, aus dem die Gene bestehen). Anders formuliert, alle Organismen verwenden dieselbe genetische Sprache, die erst in den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts aufgeklärt wurde, ein Ereignis, welches den heutigen transdisziplinären Charakter der modernen Biologie massgeblich verursacht hat. Genetische, biophysikalische, biochemische und physiologische Erkenntnisse bilden heute das Fundament der allgemeinen Biologie. Molekular-, Zell-, Evolutions- und Entwicklungsbiologie sind über die klassischen Fächer der Biologie und Zoologie hinausgewachsen, was nicht darüber hinwegtäuschen sollte, dass zwischen Pflanzen und Tieren Wesensunterschiede bestehen, die im Folgenden genauer beschrieben werden sollen.

3. 2. Ähnlichkeiten und Unterschiede von Pflanzen und Tieren

3.2.1. Pflanzliche und tierische Zellen unterscheiden sich nur wenig

Die Unterschiede zwischen prokaryotischen und eukaryotischen Zellen sind deutlich grösser als diejenigen zwischen Pflanzen- und Tierzellen. Im Verlauf der Entstehung der Protisten entstanden all jene Zellstrukturen und Prozesse, die sich nur bei den Eukaryoten finden: der membranumschlossene Zellkern, Mitochondrien, Chloroplasten, das intrazelluläre Membransystem, das Cytoskelett der typischen Eukaryotengeissel, Chromosomen mit linearer DNS und zahlreichen assoziierten Proteinen, diploide Stadien des Entwicklungszyklus, mitotische Zellteilung, meiotische Zellteilung und Sexualität. Die Mitose ermöglicht die Reproduktion des grossen Genoms des eukaryotischen Kerns, die mit ihr verwandte Meiose ist ein wesentlicher Bestandteil der sexuellen Fortpflanzung der Eukaryoten. Ein wichtiger Schritt zur eukaryotischen Zelle bildete die Entstehung der Mitochondrien und Chloroplasten. Nach der **Endosymbiontentheorie** sind die Vorläufer der Mitochondrien Bakterien, die als

Symbionten in Urformen der eukaryotischen Zelle lebten, während die Chloroplasten Nachkommen von photosynthesetreibenden Prokaryoten sind, die zu Symbiosepartnern grösserer Zellen wurden. Die Ähnlichkeit von Chloroplasten und Mitochondrien mit Prokaryoten und die Ergebnisse der modernen molekularen Systematik unterstützen die Endosymbiontentheorie.

Die meisten Strukturen, Prozesse und die Komplexität pflanzlicher und tierischer Zellen sind also weitgehend identisch. Sowohl Tier- als auch Pflanzenzellen sind von einer Plasmamembran umgeben, beide enthalten einen Zellkern, Ribosomen, ein Labyrinth aus Membranen (das Endoplasmatische Reticulum), ein weiteres membranumhülltes Zellorganell (den Golgi-Apparat), Mitochondrien zur Bereitstellung der Energie, Peroxisomen mit oxidativen Enzymen, Mikrofilamente und Mikrotubuli des Cytoskeletts. Darüber hinaus gibt es aber auch einige wichtige Unterschiede zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen. Pflanzenzellen enthalten einen zusätzlichen Typ membranumhüllter Organellen, die Plastiden. Darunter als wichtigstes Plastid die Chloroplasten, die mittels der Photosynthese Sonnenlicht in chemische Energie umwandeln und diese in Form von Stärke und anderen organischen Molekülen speichern. Tierische Zellen speichern ihre Kohlenhydratreserven vorwiegend als Glycogen. Tierischen Zellen fehlt die für Pflanzenzellen typische dicke Zellwand ausserhalb der Plasmamembran, die zur Festigung beiträgt und pflanzliche Zellen vor mechanischer Beschädigung schützt. Tierische Zellen verfügen dafür über eine hoch entwickelte extrazelluläre Matrix, die nicht nur als Stütze dient, sondern auch Beweglichkeit, Aktivität und Entwicklung der Zellen beeinflusst.

Sowohl bei vielzelligen Tieren als auch bei Pflanzen steht das Cytoplasma der Einzelzellen durch Verbindungen miteinander in Kontakt, die Zellen kommunizieren miteinander, tauschen Informationen aus und bilden so die höheren Struktur- und Funktionseinheiten vielzelliger Organismen. Bei Pflanzen sind die Zellwände von Kanälen durchzogen, die man Plasmodesmen nennt, bei Tieren existieren verschiedene Typen von Zellverbindungen.

3.2.2. Pflanzen und Tiere unterscheiden sich grundlegend in ihrer Organisation

Auf Grund ihrer unterschiedlichen Ernährungsweise unterscheiden sich Tiere und Pflanzen in ihrer Organisationsform radikal voneinander. Die Weichenstellung zwischen Autotrophie und Heterotrophie hat zu völlig anderen Bahnen der Evolution geführt. Allerdings, nachdem die Tiere den Pflanzen aufs Festland gefolgt waren, beeinflussten sich Tiere und Pflanzen gegenseitig in ihrer weiteren Evolution. Da Tiere Pflanzen fressen müssen, beeinflusste ihre

Entwicklung auch diejenige der Pflanzen. Viele Tiere wurden zu Spezialisten und ernähren sich von ganz bestimmten Pflanzenarten oder Pflanzenteilen, manche Tiere wurden für Pflanzen nützlich, indem sie Pollen oder Samen und Früchte verbreiten, die ihnen gleichzeitig als Nahrung dienen. Die natürliche Selektion verstärkt solche Interaktionen noch, indem diese den Reproduktionserfolg der beteiligten Organismen verbessert. Die heutige Biodiversität ist deshalb massgeblich auch eine Folge der wechselseitigen Beeinflussung (Koevolution) von Pflanzen und Tieren (und natürlich weiterer Organismengruppen). Diese gegenseitige Abhängigkeit beruht geradezu auf der grundsätzlichen Verschiedenheit in der Organisation von Pflanzen und Tieren.

3.2.3. Pflanzen sind modular, Tiere unitär gebaut

Die Organisation von Pflanzen zeichnet sich durch einen offenen Bauplan aus, sie sind «**modulär**» aufgebaut, ihr Wachstum ist gekennzeichnet durch die Wiederholung immer gleicher oder ähnlicher Teile (Module, Sprosse) und findet gleichzeitig an zahlreichen Vegetationspunkten statt. Pflanzen steht Zeit ihres Lebens embryonales Gewebe (Meristeme) zur Verfügung, was bedeutet, dass Pflanzen als genetische Individuen potentiell unsterblich sind. Altes totes Gewebe kann abgestossen werden und Meristeme können jederzeit neues Gewebe und Organe bilden. Pflanzliche Zellen sind oft totipotent, d.h. die Zelldifferenzierung ist reversibel, eine Zelle kann sich wieder zu teilen beginnen und hat sich die Fähigkeit bewahrt, neue Gewebe zu bilden oder sogar die ganze Pflanze zu regenerieren.

Tiere sind demgegenüber «**unitäre**» Organismen, deren Embryonalentwicklung einhergeht mit einer sehr weitgehenden Spezialisierung von Geweben und Organen. Die meisten Zellen sind schon früh während der Embryonalentwicklung auf die Bildung bestimmter Zellsorten eingeschränkt. Die Regenerationsmöglichkeiten sind bei höher entwickelten Tieren gering. Viele hochdifferenzierte Zellen bleiben lebenslang aktiv und werden normalerweise im ausgewachsenen Tier nicht mehr neu gebildet (grosse Neuronen, Zellen der Augenlinse). Die Lebensdauer von Tieren ist in der Regel beschränkt.

3.2.4. Pflanzen vergrössern ihre äussere, Tiere ihre innere Oberfläche

Als autotrophe Organismen sind Pflanzen perfekte Sonnenkollektoren, weil sie zu ihrer Ernährung Lichtenergie in chemische Energie umwandeln müssen. Sie tendieren zu einer möglichst grossen äusseren Oberfläche, um Ressourcen (Lichtenergie und CO₂ mit den Blättern, Nährsalze und Wasser mit den Wurzeln) aufzunehmen. Zumindest die wichtigste

Ressource für Pflanzen, CO_2 , ist gleichmässig im Raum verteilt, d.h. überall verfügbar, etwas eingeschränkter gilt dies auch für Licht, am wenigsten für Nährsalze und Wasser. Pflanzen sind mit Ausnahme bestimmter Reproduktionszellen unbeweglich, als Ersatz für Beweglichkeit haben sie jedoch die Möglichkeit, sich während ihres ganzen Lebens weiterzuentwickeln und auf essentiell notwendige Ressourcen, die räumlich heterogen verteilt sind, zuzuwachsen. Ein effizientes Gefässsystem für den Transport von Wasser und Nährstoffen (Xylem) und Photosyntheseprodukten (Phloem), welches in alle Teile des Pflanzenkörpers führt, ist eine Bedingung für die Lebensweise der Pflanzen. Hingegen schränkt die offene Organisation des Pflanzenkörpers die Möglichkeit zur Entwicklung zentraler Organe ein. Abfallprodukte des Stoffwechsels beispielsweise müssen deshalb von jeder pflanzlichen Zelle selbst entsorgt werden, Licht wird überall im Pflanzenkörper wahrgenommen.

Im Unterschied zu Pflanzen sind die meisten Tiere beweglich, kompakt gebaut und tendieren zu einer minimalen äusseren und einer maximalen inneren Oberfläche. Die für Atmung, Nahrungsresorption und Exkretion notwendigen grossen Oberflächen bestehen aus Einfaltungen ins Körperinnere. Mit Ausnahme der Sinnesorgane haben Tiere vorwiegend innere Organe, die in beschränkter Zahl vorhanden sind. Ihre kompakte Organisation ermöglicht Tieren die Entwicklung zentraler Organe für Kreislauf und Exkretion, genauso wie auch das Nervensystem von Tieren im Verlauf der Stammesgeschichte eine Tendenz zur Zentralisierung zeigt. Einzigartig für Tiere sind zwei Gewebe, die für schnelle Reizleitung und Bewegung verantwortlich sind, das Nervengewebe und das Muskelgewebe. Rasche Reaktionsfähigkeit auf ihre Umwelt und Beweglichkeit sind für Tiere essentiell, um sich die im Raum nicht überall verfügbare Nahrung zu verschaffen.

3.2.4. Individualität existiert bei Pflanzen auf verschiedenen Ebenen

Der moduläre Bau von Pflanzen, ihre offene Organisation, hat zur Konsequenz, dass viele Pflanzen Klone bilden, die sich auch verselbständigen können. Individualität, im Sinn wie sie für unitäre Organismen charakteristisch ist, ist deshalb bei Pflanzen oft nicht eindeutig. Bei Pflanzen müssen vielmehr verschiedene Ebenen individueller Organisation unterschieden werden (genetische Individuen, Sprosse, Module, Phytomere). Ein genetisches Individuum besteht aus allen Pflanzen oder Pflanzenteilen, die als Produkt einer einzelnen Zygote entstanden sind. Sprosse sind genetische Teilindividuen, die sich bewurzeln können und sich deshalb oft verselbständigen. Module entstehen als Produkt von Knospen (Apikalmeristemen) und wiederholen das immergleiche Entwicklungsprogramm einer Pflanze.

Phytomere schliesslich sind die Konstruktionseinheiten von Modulen, bestehend aus einem Nodium mit Blatt und Achselknospe und dem zugehörigen Internodium. Pflanzen können deshalb als Metapopulation von Teilindividuen betrachtet werden (White 1979). Der offene, moduläre Bauplan von Pflanzen äussert sich in einer fast unbegrenzten Regenerationsmöglichkeit. Potentiell kann jeder Vegetationspunkt, jedes vegetative Meristem, zu einer neuen Pflanze auswachsen. Bei vielen v.a. einfacheren Pflanzen (Moosen, Farnpflanzen) haben auch einzelne Zellen oder Gewebeteile dieses Potential. Praktisch äussert sich dies in der fast unbegrenzten Möglichkeit, Pflanzen durch Stecklinge, Ableger, Knollen, Ausläufer etc. zu vermehren, sie immer wieder zu beschneiden oder auch in der Möglichkeit, ihre Form durch Schnitt oder andere Massnahmen zu beeinflussen. Diesen vom Mensch genutzten Möglichkeiten entsprechen weitgehende strukturelle Anpassungen von Pflanzen an ihre Umwelt bezüglich Grösse und Form, die weit über die Möglichkeiten von Tieren hinaus gehen (z.B. Windformen bei Bäumen, Zwergwuchs im Gebirge).

3.2.5. Genomgrösse und Anzahl Gene von Pflanzen und Tieren

Zwischen Genomgrösse und Komplexität eines Organismus besteht ein gewisser Zusammenhang. Zahlreiche Genome von Prokaryoten und Eukaryoten sind heute sequenziert, einschliesslich jenes des Menschen (Storch et al. 2001). So beträgt die **Genomgrösse** des Bakteriums *E. coli* 4.7×10^6 bp (Basenpaare), für die haploide Zelle der Taufliege *Drosophila* beträgt sie 2×10^8 bp, bei der Hausmaus sind es 3.0×10^9 bp und beim Mensch 3.2×10^9 bp. Die Genomgrösse ist allerdings gerade bei Eukaryoten kein zuverlässiger Hinweis auf Komplexität, da nicht alle DNS Gene codiert und oft grosse Mengen repetitiver DNS vorhanden sind, deren Funktion man noch nicht genau versteht. Bei Pflanzen ist die Genomgrösse insgesamt variabler als bei Tieren und schwankt zwischen z.B. 1.5×10^8 bp für die Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) und 1×10^{11} bp für die Waldlilie (*Trillium*). Die Genomgrösse der meisten Tiere liegt irgendwo dazwischen.

Nimmt man die **Anzahl Gene** als Mass für Komplexität, so schwankt diese zwischen 500 und 8000 bei Bakterien und liegt bei komplexeren Eukaryoten wie Protozoen, Würmern oder Fliegen zwischen 12'000 und 14'000 (Miklos & Rubin 1996). Das Genom der Taufliege (*Drosophila*) enthält beispielsweise ca. 12'000 Gene. Es wird geschätzt, dass für die Bildung eines eukaryotischen Organismus ungefähr eine entsprechende Anzahl verschiedener Gene notwendig ist. Häufig sind es aber auf Grund hoher Kopienzahl und Multigenfamilien wesentlich mehr (bis zu 43'000). Die Anzahl Gene beim am besten erforschten

Pflanzengenom der Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*), einer unscheinbaren einjährigen Pflanze, wird mit ca. 25'000 angegeben. Es besteht heute die Meinung, dass sich im Genom der meisten Pflanzen ca. 20'000 bis 30'000 Gene finden. Die Anzahl Gene der Hausmaus und des Menschen wird mit 30'000-40'000 angegeben (Storch et al. 2001) und ist beträchtlich kleiner als ursprünglich vermutet. Erwähnenswert ist schliesslich, dass neben der nuklearen DNS Chloroplasten und Mitochondrien zusätzliche, eigene DNS besitzen.

Auf Grund der bekannten Genomgrösse und der Anzahl Gene ist es zum jetzigen Zeitpunkt schwierig, auf eine grundsätzlich unterschiedliche Komplexität von Pflanzen und Tieren zu schliessen, bzw. es bestätigt sich, dass mit der Entstehung eukaryotischer Zellen auch auf der molekularen und genetischen Ebene eine Komplexität erreicht wurde, welche als Voraussetzung für die, im erdgeschichtlichen Massstab gemessen, rasche Entwicklung sehr unterschiedlicher vielzelliger Organisationsformen notwendig war. Auch die genetische Diversität von Pflanzen und Tieren ist auf Grund von molekularen Daten nicht grundsätzlich verschieden. Die mittlere Heterozygotität (Anteil heterozygoter Genorte) und der mittlere Anteil polymorpher Genorte ist bei Pflanzen etwa gleich gross wie beim Menschen (Nevo 1978).

4. Wie Pflanzen ihre Umwelt wahrnehmen und auf sie reagieren

4. 1. Einleitung: Pflanzen sind nicht passive Automaten

Eine etwas versimplifizierte aber trotzdem gängige Vorstellung, die sich implizit zum Teil auch in biologischen Lehrbüchern findet, unterstellt, dass Pflanzen passive Organismen sind, welche auf Veränderung in der Verfügbarkeit von Ressourcen (Licht, Wasser, Nährstoffe) in ihrer Umwelt oder auf Stress (z.B. Konkurrenz, Verletzung, Pathogene) nur mit vorprogrammierten Wachstumsreaktionen, d.h. Veränderungen im Biomassenzuwachs reagieren. Eine solche Sichtweise von Pflanzen hält einer genaueren Prüfung nicht stand (Aphalo & Ballaré 1995, Taiz & Ziegler 1998), wird aber durch die festsitzende Lebensweise von Pflanzen und das Fehlen eines Nervensystems begünstigt, zumindest aus der Perspektive eines, wenn auch intelligenten, Tieres.

In der Tat reagieren Pflanzen und Tiere auf sehr unterschiedliche Art auf Reize aus ihrer Umgebung. Tiere können sich bewegen und antworten auf Reize mit Verhaltensänderungen. Sie besitzen zwei strukturell und funktionell überlappende Systeme der inneren Kommunikation, das Nervensystem und das endokrine System (Hormonsystem). Pflanzen reagieren auf Umgebungsreize durch Entwicklungsprozesse und Anpassungen in ihrem Wachstum. Dabei ist das Entwicklungsprogramm von Pflanzen ausgesprochen plastisch und kompensiert bis zu einem gewissen Grad die fehlende Mobilität. Pflanzen haben kein Nervensystem, aber sie entwickelten für die innere Kommunikation ein äusserst differenziertes Hormonsystem und benützen für die zelluläre Kommunikation u.a. auch elektrische Aktionspotentiale, die den Signalen in Nervenfasern von Tieren ähneln. Als photoautotrophe Organismen entwickelten Pflanzen in erster Linie Mechanismen, um Wachstum und Entwicklung an die Verfügbarkeit von Licht, einer ihrer essentiellsten Ressourcen, anzupassen. Dabei spielt neben der Menge auch die Qualität des Lichts eine entscheidende Rolle. Ausgeprägt sind auch die Reaktionsmöglichkeiten auf mechanosensorische Reize (Berührung, Erschütterung), während chemische Reize eine geringere Rolle spielen.

4.2. Wechselwirkung zwischen äusseren Reizen und inneren Signalen

Bei den Anpassungen von Pflanzen an ihre Umgebung sind wie bei Tieren komplexe Wechselwirkungen zwischen Reizen und inneren Signalen beteiligt (Signaltransduktionsketten), die innere und äussere Signale mit spezifischen zellulären Reaktionen verbinden. Die Signaltransduktionsketten beruhen auf biochemischen Reaktionen, welche das ursprüngliche

Signal verstärken und letztlich zur Aktivierung oder Unterdrückung der Expression von Genen führen. Prokaryoten hätten nicht Jahrmillionen überlebt, hätten sie nicht bereits einfache Signalketten entwickelt. Der Signalübertragung bei Pflanzen liegen überraschend ähnliche Mechanismen zugrunde, wie sie sich auch bei der Übertragung von Signalen in tierischen Zellen finden (Campell & Reece 2003). Zellen kommunizieren oft mittels chemischer Botenstoffe. Die Ähnlichkeit der molekularen Einzelheiten der Signalübertragung z.B. bei prokaryotischen Hefen und eukaryotischen Säugetieren kommt daher, dass die Signalübertragung bei mehrzelligen Organismen auf Entwicklungen bei den Urformen der Pro- und Eukaryoten zurückgeht, die dann später im Verlauf der Stammesgeschichte für neue Funktionen abgewandelt wurden. Über grössere Entfernungen hinweg erfolgt der Signalaustausch bei Pflanzen und Tieren vorwiegend mittels Hormonen. Bei Pflanzen erreichen Hormone ihr Ziel manchmal über Gefässe (Xylem und Phloem), meist aber auf einem Weg durch das Zellinnere oder indem sie als Gas (z.B. das Pflanzenhormon Ethylen) durch die Luft diffundieren. Da das Cytoplasma benachbarter Zellen miteinander durch die Plasmodesmen der Zellwände in Verbindung steht, können Signalstoffe ungehindert von einer Zelle in die andere gelangen.

4.2.1. Signaltransduktionsketten und sekundäre Botenstoffe

Damit Zellen auf ein spezifisches chemisches Signal reagieren, muss ein Signalstoff zuerst von spezifischen **Rezeptoren** erkannt werden, die entweder im Zellinnern oder an der Zelloberfläche, in der Plasmamembran, lokalisiert sind (Schlüssel-Schloss-Mechanismus). Dadurch wird der Rezeptor aktiviert, wodurch eine **Übertragung** des Signals auf andere Moleküle stattfindet. Da diese Übertragung oft Veränderungen in einer ganzen Kaskade von Molekülen auslöst, spricht man von Signaltransduktionsketten. Dabei spielen oft sogenannte *second messenger* eine Rolle, die das Signal beträchtlich verstärken und dann die spezifische **Antwort** der Zelle auslösen. Dabei kann es sich um fast jede denkbare Aktivität der Zelle handeln, oft um eine gesteigerte Aktivität von Enzymen, die bestimmte Stoffwechselprozesse steuern oder um den Umbau des Cytoskeletts der Zelle. In der Regel führen Signalketten zu Veränderungen der Genexpression. Die Signalketten bewirken, dass diese Vorgänge in den richtigen Zellen, zum richtigen Zeitpunkt und koordiniert mit andern Zellen des Organismus ablaufen.

Sekundäre Botenstoffe (second messenger) nehmen eine Schlüsselstellung in Signaltransduktionsketten ein. Dabei handelt es sich nicht um Eiweisse, sondern um kleine, wasser-

lösliche Moleküle oder Ionen, die sich in der Zelle durch Diffusion leicht ausbreiten können. Zu den häufigsten sekundären Botenstoffen gehören zyklisches AMP (cAMP), zyklisches GMP (cGMP) und Kalziumionen. Hormone bewirken in der Regel eine erhöhte Konzentration einer oder mehrerer dieser sekundären Botenstoffe. Ihre Funktion erkannte man zuerst bei Tieren, z.B. das cAMP beim Adrenalinstoffwechsel. cAMP ist aber ein universeller Botenstoffes in lebenden Organismen, d.h. auch bei Pflanzen. Desgleichen gilt für Kalziumionen, die z.B. beim Schliessmechanismus der Spaltöffnungen als second messenger beteiligt sind. Das cGMP, das beim Sehvorgang von Wirbeltieren und beim Mensch eine Funktion hat, spielt auch in Pflanzen eine wichtige Rolle, z.B. bei der Phytochrom-Wirkung.

4. 2.2. Hormone haben im vielzelligen Pflanzenkörper eine koordinierende Funktion

Definitionsgemäss sind Hormone Botenstoffe, die in einem Körperteil gebildet werden und dann in einen andern transportiert werden und dort gezielt in bestimmten Zellen und Geweben eine Reaktion auslösen. Hormone sind unabdingbar in arbeitsteilig organisierten mehrzelligen Organismen, um koordinierte Entwicklung, Wachstum und Funktion sicherzustellen. Typisch für Hormone ist, dass sie in sehr kleinen Mengen wirksam sind und grosse Veränderungen auslösen können. Hormonsignale müssen verstärkt werden, was durch die Veränderung der Genexpression, durch Beeinflussung schon vorhandener Enzyme oder durch Veränderungen von Membraneigenschaften geschehen kann. Signalketten können ein Hormonsignal verstärken und es mit spezifischen Reaktionen der Zelle verbinden. In Pflanzen steuern Hormone in erster Linie Wachstum und Entwicklungsprozesse. Sie beeinflussen Teilung, Streckung und Differenzierung von Zellen. Hormone können aber auch kurzfristige physiologische Reaktionen auf Grund äusserer Reize bewirken.

Bis vor kurzem glaubte man, dass fünf **Hauptgruppen von Phytohormonen** die pflanzliche Entwicklung regulieren: *Auxine*, *Gibberelline*, *Cytokinine*, *Ethylen* und *Abscisinsäure*. Mittlerweile weiss man, dass eine Gruppe von *Steroidhormonen* (die Brassinolide) bei der Steuerung der lichtabhängigen Morphogenese eine Rolle spielt. Zudem fand man weitere Botenstoffe wie *Jasmonate*, *Salizylsäure* und das Protein *Systemin*, die bei der Resistenz gegen Pathogene und der Abwehr von Frassfeinden wichtig sind. Weitere hormonartige Substanzen werden ständig gefunden. Zu jedem dieser Botenstoffe muss ein entsprechender zellulärer Rezeptor gehören.

Jedes Hormon bewirkt eine breite Palette von Effekten in Pflanzen, wobei die Wirkung vom Ort, dem Entwicklungsstadium der Pflanzen, der Hormonkonzentration und der Reaktions-

bereitschaft der Zelle abhängt. Hormone wirken auch nicht unabhängig voneinander, sondern die Wirkung eines Hormons hängt von seiner Konzentration relativ zu andern Hormonen ab.

Auxin wurde als erstes Wachstumshormon nachgewiesen. Bereits Darwin beschäftigte sich mit durch Licht verursachten Wachstumsphänomenen bei Pflanzen und veröffentlichte seine Ergebnisse 1881 unter dem Titel "*The power of movement in Plants*". Er folgerte, dass in der Spitze von Keimlingen ein Botenstoff gebildet wird, der in der Wachstumszone des Stängels die beschattete Seite stärker wachsen lässt als die belichtete. 1926 wurde dann die wachstumssteigernde Substanz in der Spitze von Haferkeimlingen nachgewiesen und nach dem griechischen *auxein* (wachsen) benannt.

Auxin (IAA) wird im Embryo des Samens, in Meristemen von Knospen und in jungen Blättern gebildet. Es stimuliert Spross-Streckung, Wurzelwachstum, Zelldifferenzierung, Verzweigung, und steuert die Fruchtentwicklung. Ausserdem ist es an Photo- und Gravitropismus beteiligt. Auxin wird vorwiegend in einer Richtung, polar von der Sprossspitze zur Wurzel transportiert und bildet dadurch einen Auxingradienten, entlang dem morphogenetische Entwicklungsprozesse gesteuert werden. Auxin ist das einzige polar transportierte Pflanzenhormon. Sein Transport findet vorrangig in den Parenchymzellen der Leitbündel statt.

Die **Cytokinine** wurden entdeckt, als untersucht wurde, was pflanzliche Zellen zur Teilung anregt. Cytokinine werden in Wurzeln, in reifenden Embryos und Früchten gebildet. Sie steuern Morphogenese von Spross und Wurzeln, die Chloroplastendifferenzierung, Zellstreckung und Seneszenz und zusammen mit Auxin Zellteilung und Zelldifferenzierung. Die Apikaldominanz, d.h. die Fähigkeit von Endknospen, das Austreiben von Seitenknospen zu verhindern, wird von der Wechselwirkung zwischen Auxin und Cytokinin gesteuert. Dabei wirken Cytokinine aus den Wurzeln dem Effekt des Auxins entgegen. Cytokinine werden auch von Bakterien gebildet. *Agrobacterium tumefaciens*, das bei Pflanzen Wurzelhalsgallen verursacht, provoziert durch *Phyto-Oncogene* die Bildung von Cytokinin in den sich irregulär teilenden Zellen des Gallengewebes. Kürzlich wurde sogar postuliert, dass alle Cytokinine von symbiontischen Bakterien stammen (Holland 1997).

Gibberelline werden v.a. in Wurzeln und jungen Blättern gebildet. Ihre auffälligste Wirkung ist, dass sie das Sprosswachstum von Rosetten- und zwergwüchsigen Pflanzen fördern. Neben dem Streckungswachstum spielen sie eine Rolle in verschiedenen Phasen der Samenkeimung, z.B. dem Bruch der Keimruhe und bei der Mobilisierung des Endosperms. Ausserdem stimulieren sie den Übergang vom Juvenil- zum Reifestadium, die Blühinduktion, die Geschlechtsbestimmung und den Fruchtansatz.

Abscisinsäure (ABA) wird in fast allen Zellen synthetisiert, die Plastiden enthalten. Es wird über Xylem und Phloem transportiert. ABA schränkt im allgemeinen das Wachstum ein und wirkt oft den Effekten der Wachstumshormone (Auxin, Cytokinine, Gibberelline) entgegen. Es bewirkt z.B. die Samenruhe. Während der Samenreifung kann die ABA-Konzentration auf das 100-fache ansteigen. Trockenstress führt zu einer Erhöhung der Abscisinsäure, die das Schliessen der Stomata bewirkt und bei niedrigem Wasserpotential das Wurzel:Spross-Verhältnis steigert.

Fast alle Teile einer Pflanze können **Ethylen** bilden. Besonders aktiv wird Ethylen von Sprossknoten und Meristemen gebildet, aber auch vom Gewebe reifender Früchte, alternden Blättern und Blüten. Verwundung und physiologischer Stress können ebenfalls Ethylenbildung auslösen. Die Wirkung von Ethylen wurde zuerst bei der Fruchtreifung und dem Keimlingswachstum gefunden. Mittlerweile kennt man weitere Wirkungen, z.B. auf die Zellstreckung, Blütenbildung und Seneszenz. Seneszenz (Altern) ist die Folge eines ablaufenden genetischen Programms, das durch Ethylen ausgelöst wird. Hindernisse (mechanischer Stress) lösen bei Keimlingen eine Ethylenbildung aus, die zur Folge hat, dass durch Verlangsamung des Längenwachstums, Krümmung und Verdickung der Sprossachse das Hindernis überwachsen wird. Bei vielen Prozessen, z.B. Blattfall, spielt programmierter Zelltod eine Rolle. Oft ist dies die Wirkung von Ethylen. So führt eine Verschiebung von Ethylen und Auxin zum Blattfall durch das Absterben der Zellen in der Trennschicht.

4. 3. Reaktionen auf Licht: Photomorphogenese

Licht spielt als Umweltfaktor im Leben von Pflanzen eine Schlüsselrolle. Licht führt deshalb bei Pflanzen zu ausgeprägten Reaktionen, die in ihrer Gesamtheit als **Photomorphogenesen** bezeichnet werden. Pflanzen können nicht nur das Vorhandensein von Licht, sondern auch seine Richtung, Intensität und Qualität (Farbe) messen. Durch die Wahrnehmung von Licht können Pflanzen ausserdem die Tages- und Jahreszeit messen. Rotes und blaues Licht sind für die Photomorphogenese am wichtigsten.

4.3.1. Phytochrom, das Hellrot/Dunkelrot-System der Pflanzen

An den meisten photomorphogenetischen Prozessen ist als **Photorezeptor** das Pigment *Phytochrom* beteiligt. Entdeckt wurden die Phytochrome bei Untersuchungen der Samenkeimung. Samen können oft Jahre lang in einem Ruhezustand verharren, bevor eine

Veränderung der Beleuchtung eintritt. In den 1930er Jahren wurde entdeckt, dass gequollene Samen keimen, wenn sie auch nur wenige Minuten mit hellrotem Licht bestrahlt werden. Phytochrom hat die Eigenschaft zwischen zwei leicht unterschiedlichen Strukturformen zu wechseln. Im Dunkeln liegt Phytochrom in der blau gefärbten Pr-Form vor; diese Form absorbiert hellrotes Licht und wird dadurch in die dunkelrotes Licht absorbierende Pfr-Form umgewandelt. Während des Tages, durch die Anwesenheit von Licht, erreicht das Verhältnis der beiden Formen ein subtiles Gleichgewicht, welches durch das **Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis** des absorbierten Lichts bestimmt ist. Phytochrom ist also ein molekularer Schaltmechanismus, welcher der Pflanze die Anwesenheit von Licht signalisiert und gleichzeitig Informationen über die Qualität des Lichts liefert. Alle grünen Pflanzen einschliesslich der Algen besitzen diese Hellrot/Dunkelrot reversiblen Pigmente, was nahelegt, dass diese Wellenlängen des Lichts Informationen enthalten, die Pflanzen ermöglichen, sich unterschiedlichen Lichtbedingungen anzupassen. Bemerkenswert ist dabei, dass morphogene Effekte von hellrotem Licht, durch anschliessende Bestrahlung mit Rotlicht rückgängig gemacht werden können. Tatsächlich variiert das HR/DR-Verhältnis erstaunlich, je nach Umgebung. Im Vergleich mit direktem Sonnenlicht ist der Anteil des Dunkelrotlichts bei einem Sonnenuntergang, 5 mm unter der Erdoberfläche oder unter dem Schattendach anderer Pflanzen in unterschiedlichem Ausmass erhöht. Grüne Blätter (bzw. Chlorophyll) absorbieren v.a. hellrotes Licht, sind aber relativ durchlässig für Rotlicht, so dass das HR/DR-Verhältnis Pflanzen Informationen liefert über das Ausmass ihrer Beschattung durch andere Pflanzen.

4.3.2. Phytochrom-induzierte Reaktionen von Pflanzen

Phytochrom-induzierte Reaktionen von Pflanzen sind äusserst vielfältig, sowohl hinsichtlich ihrer Art, als auch in Bezug auf die für die Auslösung benötigte Lichtmenge. Sie können in schnelle biochemische Prozesse und langsamere morphologische Reaktionen wie Bewegung oder Wachstum eingeteilt werden. Einige Beispiele für photoreversible Reaktionen bei Blütenpflanzen, die durch Phytochrome ausgelöst werden, sind die Keimung, die Blattentfaltung oder die Hemmung des Internodienwachstums bei ausgewachsenen Pflanzen. Bereits bei Algen finden sich phytochrom-induzierte Reaktionen, so z.B. die Schwachlichtausrichtung der Chloroplasten bei der fädigen Grünalge *Mougeotia* (Taiz & Zeiger 2000). Phytochrome sind in Zellen lokalisiert und finden sich in grösster Konzentration in jungen, undifferenzierten Geweben, also an der Spitze von Sprossen und Wurzeln (Kendrick und Frankland 1983). Diese Verteilung bedeutet, dass der Phytochrom-Gehalt mit der Fähigkeit

von Zellen und Geweben zu dynamischen Entwicklungsveränderungen einhergeht, was mit der Rolle der Phytochrome bei deren Steuerung erklärbar ist.

Morphologische Reaktionen als Folge einer Bestrahlung durch Licht treten unterschiedlich verzögert auf. So dauert es bis zur phytochrom-induzierten Ausrichtung der Chloroplasten von *Mougeotia* nur wenige Minuten, während sich die Blühinduktion bei photoperiodischen Arten über Wochen erstrecken kann. Schnellere Reaktionen sind oft reversible Bewegungen von Organellen oder reversible Größenänderungen von Zellen. Auch Wachstumsreaktionen können schnell ablaufen. Eine rotlicht-induzierte Hemmung des Sprosswachstums beim weissen Gänsefuss findet innert 8 Minuten statt. Interessant ist, dass sich durch hellrotes Licht induzierte Vorgänge nur innerhalb einer bestimmten Zeitspanne umkehren lassen, die je nach Vorgang zwischen weniger als einer Minute bis zu mehreren Stunden variiert. Auf Grund des heutigen Wissens vermutet man deshalb, dass phytochrom-regulierte morphologische Reaktionen in den betroffenen Zellen das Ergebnis einer Schritt für Schritt ablaufenden Sequenz von gekoppelten biochemischen Vorgängen sind, sich die Wirkung von Licht also indirekt über einen oder mehrere Signaltransduktionswege entfaltet.

Einige Effekte von hellrotem und dunkelrotem Licht sind jedoch so schnell, dass direkte Wechselwirkungen zwischen Phytochrom und Membranpotentialen vermutet werden. So beträgt z.B. die Zeitverzögerung zwischen der Bildung von Pfr und einer messbaren Potentialänderung in Zellen der Alge *Nitella* nur 1.7 Sekunden und bei Zellen von *Avena* (Hafer) 4.5 Sekunden.

Entsprechend der benötigten Lichtintensität können phytochrom-induzierte Reaktionen in drei Typen eingeteilt werden. Reaktionen auf sehr wenig Licht (*very low fluence response*) sind nicht reversibel und benötigen, um ausgelöst zu werden, weniger als einen Zehntel des Lichts, welches ein Glühwürmchen bei einem einzigen Aufglühen ausstrahlt. Rotlicht von so geringer Intensität kann z.B. bei im Dunkeln gekeimtem Hafer das Wachstum der Coleoptile (Keimblatt) bewirken oder bei *Arabidopsis*-Samen die Keimung auslösen. Diese geringe Lichtmenge wandelt weniger als 0.02% des gesamten Phytochroms in Pfr um. Reaktionen auf wenig Licht (*low fluence responses*) sind reversibel und beinhalten die z.T. bereits erwähnten klassischen HR/DR-Reaktionen, wie die Förderung von Keimung oder die Ausrichtung von Blattbewegungen ans Licht. Hochintensitätsreaktionen (*high intensity responses*) erfolgen proportional zur Strahlung und erfordern relativ hohe Lichtintensitäten. Ein Beispiel ist die Induzierung des Streckungswachstums bei zahlreichen Keimlingen.

4.3.3. Vermeidung von Beschattung und die Wahrnehmung von Nachbarn

Eine ökologisch besonders wichtige Rolle spielt Phytochrom für Pflanzen bei der Vermeidung von Beschattung. Das Phytochrom-System liefert Pflanzen Informationen über das Ausmass der Beschattung durch andere Pflanzen, was ihnen erlaubt, ihre Morphologie anzupassen, z.B. durch Stängelverlängerung, reduzierte Verzweigungshäufigkeit, Veränderung in der Sprossbildungsrate, oder durch die Veränderung des Chlorophyll-Gehalts pro Blattfläche (Casal & Smith 1989, Schmitt & Wulff 1993, Ballaré 1994). Solche Reaktionen werden als Schattenfluchtreaktionen bezeichnet, weil sie Pflanzen ermöglichen, die ihnen verfügbare Menge ungefilterten, photosynthetisch wirksamen Lichts zu optimieren. Als Reaktion auf Beschattung verwenden Pflanzen mehr Ressourcen darauf, in die Höhe, bzw. zum Licht zu wachsen. Solche Reaktionen auf Beschattung sind von Art zu Art verschieden und finden sich eher bei Sonnenpflanzen, die offene Habitate bevorzugen und weniger bei Schattenpflanzen. Die Lichtqualität kann Pflanzen Informationen über Nachbarn vermitteln selbst bevor Beschattung eintritt, weil die horizontale Strahlung bereits durch die Reflektion von Blättern verändert wird, so dass Nachbarn wahrgenommen werden, bevor effektiv eine Beschattung eintritt, was frühzeitig zu morphologischen Reaktionen auf die Anwesenheit von Nachbarn führen kann (Sanchez et al. 1993). Dies ist ein gutes Beispiel dafür, dass Pflanzen nicht erst auf Veränderungen im Ressourcenangebot reagieren, sondern Informationen verarbeiten können, die die zukünftige Ressourcenverfügbarkeit betreffen.

4.3.4. Circadiane Rhythmen

Viele Stoffwechselforgänge in Pflanzen verlaufen in abwechselnden Phasen hoher und tiefer Aktivität, z.B. die Transpiration, die Atmung und die Synthese bestimmter Enzyme. Solche Rhythmen beruhen auf einem endogenen Mechanismus, weil sie auch ohne Umweltstimuli ablaufen, d.h. auf der Grundlage eines endogenen Oszillators. Diese Periodik nennt man circadiane Rhythmen, wenn sie mit einer Frequenz von ungefähr 24 Stunden ablaufen. Die endogen ablaufenden Perioden schwanken oft zwischen 21 und 27 Stunden. Licht, bzw. der Tag/Nacht-Wechsel wirkt als Taktgeber und stellt solche biologischen Uhren durch negative Rückkoppelung auf genau 24 Stunden ein. Beteiligt sind dabei Rot- und Blaulicht. Da der Rotlichteffekt durch Dunkelrotlicht photoreversibel ist, geht man davon aus, dass das Phytochromsystem beteiligt ist.

Die Schlafbewegung von Blättern ist ein gut untersuchter solcher Rhythmus. Am Tag entfalten sich Blätter oder Fiederblättchen horizontal und falten sich in der Nacht vertikal

zusammen. Solche als **Nyctinastie** bezeichneten Bewegungen haben viele Hülsenfrüchtler. Die Mimose ist ein bekanntes Beispiel. Die Veränderung der Blattstellung kommt durch rhythmische Turgoränderungen in spezialisierten Zellen (Pulvini) an der Blattstielbasis zustande. Die Turgoränderungen kommen (wie bei den Schliesszellen der Stomata) durch Kalium- und Chlorid-Ionenfluss durch die Plasmamembran der Zellen zustande.

Phytochrom steuert offenbar auch die circadiane Rhythmik der Expression von Genen, welche für Proteine des Photosystems II codieren, welches für die Photosynthese benötigt wird. Phytochrom reguliert dabei den circadianen Rhythmus und wirkt gleichzeitig als positiver Regulator der Genexpression (Anderson & Kay 1995). Fortschritte bei der Aufklärung des molekularen Mechanismus der Zeitmessung bei *Arabidopsis thaliana* haben gezeigt, dass dieser funktionell analog funktioniert wie Bestandteile der inneren Uhr bei *Drosophila*, Maus oder Mensch (Staiger 2000).

4.3.5. *Photoperiodismus*

Ähnlich wie circadiane Rhythmen es ermöglichen, die Tageszeit zu messen, können Pflanzen mit dem Photoperiodismus die Jahreszeit bestimmen. Dadurch werden bestimmte Aktivitäten mit dem Wechsel von Jahreszeiten synchronisiert. Zahlreiche Entwicklungsschritte bei Pflanzen sind von einer kritischen Photoperiode abhängig, z.B. die Blühinduktion, vegetative Vermehrungsphasen, die Bildung von Speicherorganen oder der Beginn der Winterruhe (Vince-Prue 1975). Offenbar sind beim Photoperiodismus ebenfalls circadiane Rhythmen, das Phytochrom-System und ein Blaulichtrezeptor, das Cryptochrom, beteiligt. Pflanzen bestimmen die Tageslänge, indem sie die Länge der Nacht messen. Es gibt Kurz- und Langtagpflanzen. Langtagpflanzen können die zunehmende Tageslänge im Frühjahr sehr genau messen und das Blühen hinauszögern, bis die kritische Tageslänge erreicht ist. Kurztagpflanzen blühen oft im Herbst, wenn die Tageslänge eine kritische Schwelle unterschreitet. Oft ist die Photoperiode auch noch an bestimmte Temperaturbedingungen gekoppelt.

4.3.6. *Blaulichteffekte: Phototropismus, Stomatabewegung*

Zahlreiche Vorgänge in Pflanzen werden durch die Rezeption von Blaulicht ausgelöst. Dazu gehört der Phototropismus, also das Wachsen von Sprossen hin zum Licht, die lichtinduzierte Hemmung des Längenwachstums (Hypocotyl), wenn ein Keimling die Erdoberfläche durchbricht oder das lichtinduzierte Schliessen und Öffnen der Stomata. Im Gegensatz zur

HR/DR-Reversibilität des Phytochroms ist die Spektroskopie der Blaulichteffekte komplex, weil auch Chlorophylle und Phytochrom blaues Licht absorbieren. In den letzten Jahren wurden auf Grund von Untersuchungen an *Arabidopsis*-Mutanten mehrere Photo-Rezeptoren für Blaulicht gefunden: *Cryptochrom* (bewirkt die Inhibition des Hypocotyl-Längenwachstums), *Phototropin* (beim Phototropismus), und *Zeaxanthin* (für das Öffnen der Stomata).

Der **Phototropismus** wurde bereits von Darwin beschrieben, der beobachtete, dass Graskeimlinge zum Licht hin wachsen. Die einseitige Blaulichtrezeption im Keimling führt zuerst zu einer ungleichen Verteilung des Hormons Auxin, was wiederum einseitiges Wachstum und dadurch die Krümmung bewirkt. Im Unterschied zu phytochrom-induzierten Wachstumsreaktionen, die nach 15-90 Minuten auftreten, können Hypocotylreaktionen auf Blaulicht schon nach 15 Sekunden auftreten. Zu den schnellsten durch Blaulicht ausgelösten Reaktion gehört die Depolarisation von Membranen der Hypocotylzellen (Cho & Spalding 1996). Die Wachstumsrate dieser Zellen sinkt daraufhin schnell ab. Heute weiss man, dass Blaulicht die Expression von Genen reguliert, die an wichtigen morphogenetischen Prozessen beteiligt sind (Tilghman et al. 1997).

Spaltöffnungen (Stomata), in der Regel auf Unter- oder auch Oberseiten von Blättern, regulieren durch ihre Schliessbewegungen den Wasserverlust durch Transpiration und die CO₂-Aufnahme und damit die Photosynthese von Pflanzen. Bei ausreichender Wasserversorgung ist Licht das wichtigste Umweltsignal für die Kontrolle dieser Öffnungsbewegungen. Die Spaltöffnungen schliessen sich im Allgemeinen nachts und öffnen sich tagsüber. Blaulicht stimuliert die Öffnung der Stomata durch induzierte Änderungen der Osmoregulation der Schliesszellen. Der Blaulichtrezeptor befindet sich wahrscheinlich in der Plasmamembran der Schliesszellen. Dieser wiederum aktiviert Protonenpumpen, wodurch die Aufnahme von Kalium-Ionen in die Schliesszellen in Gang gesetzt wird, was ihre Öffnung bewirkt. Verschiedene Formen von Umweltstress (z.B. Wassermangel, hohe Temperaturen über Mittag) können dazu führen, dass sich die Stomata auch am Tag schliessen, was ein Absinken der Photosynthese zur Folge hat. Der ständig notwendige Kompromiss zwischen hoher Photosyntheserate und Wasserverlust durch Transpiration führt dazu, dass die Schliesszellen auf Grund verschiedener Stimuli sehr kurzfristig, sozusagen von einem Moment auf den andern äusserst sensibel auf ihre Umwelt reagieren. Das Öffnen und Schliessen der Stomata gehört zu den komplexesten umweltabhängigen Mechanismen, die Pflanzen entwickelt haben und jedes Blatt besitzt Tausende von Stomata. Dabei werden innere und

äussere Signale, lokale Informationen und solche, die den Wasserhaushalt der ganzen Pflanze betreffen integriert, um die Photosynthese den Gegebenheiten anzupassen

4. 4. Reaktionen auf Schwerkraft: Gravitropismus

Dass autotrophe Pflanzen auf Licht reagieren, ist kaum eine Überraschung. Aber auch im Dunkeln wachsen Keimlinge nach oben, Wurzeln nach unten. Orientierungshilfe ist dabei die Schwerkraft (*Gravitropismus*). Anders als einseitige Belichtung kann Schwerkraft keine Gradienten erzeugen, weil alle Teile der Pflanze der Schwerkraft gleichermassen ausgesetzt sind. Wie also nehmen Pflanzen die Schwerkraft wahr? Nur Bewegung oder Sedimentation von Teilchen ermöglicht eine Wahrnehmung der Schwerkraft. Diese Funktion wird offenbar von spezialisierten, stärkehaltigen Plastiden (Amyloplasten) wahrgenommen (Masson 1995). Amyloplasten, die als Schwerkraftsensoren fungieren, werden als **Statolithen** bezeichnet. Möglicherweise sorgen Kontakte zwischen den sedimentierenden Amyloplasten und dem Endoplasmatischen Reticulum für die Perzeption der Schwerkraft. Die Perzeption der Schwerkraft in Wurzeln ist in der Wurzelhaube (Calyptra) lokalisiert. Die Ansammlung von Statolithen an der Basis von Zellen führt zuerst zu einer Umverteilung von Kalzium. Welche Rolle den Amyloplasten dabei genau zukommt, ist noch nicht genau bekannt (Sievers et al. 1996). Wie beim Phototropismus kommt es zu einer Verlagerung des Hormons Auxin, welches beim Gravitropismus eine Hauptrolle spielt. Kalzium und Auxin reagieren nicht auf die Schwerkraft, sie müssen aktiv verlagert werden. Neuerdings wurde gezeigt, dass verschiedene Pflanzen (die Alge *Chara*, stärkefreie *Arabidopsis*-Mutanten) die Schwerkraft auch ohne Statolithen wahrnehmen können. Dies führte zur Vermutung, dass der gesamte Protoplast als Statolith wirkt und die Schwerkraft an Kontaktflächen des Plasmalemmas mit der Zellwand wahrgenommen wird (Pickard & Ding 1993, Wayne & Staves 1996).

4. 5. Reaktion auf Berührung: Mechanosensorik

Viele Pflanzen sind auf Berührungsreize äusserst empfindlich. Beispielsweise haben Bäume an windexponierten Standorten kürzere und dickere Stämme als solche an geschützten Standorten. Je heftiger die Beanspruchung durch Wind ist, desto widerstandsfähiger entwickelt sich die Pflanze. Offensichtlich reagieren Pflanzen auf mechanische Beanspruchung mit Änderung der Körperform. Sie verfügen über eine Mechanosensorik, bei welcher als Reaktion auf Berührung und Erschütterung eine charakteristische Abfolge biochemischer Veränderungen

erfolgt. Dabei spielen Kalzium-Ionen eine herausragende Rolle bei der unmittelbaren Signalübertragung (Knight et al. 1992, Weiler 2000). Bei Bohnenkeimlingen können bereits sanfte mehrmalige Berührungsreize von wenigen Sekunden während einigen Tagen zu Formveränderungen führen, die jenen von Wind entsprechen.

Weltweit existieren Tausende von Ranken-, Winden- und Kletterpflanzen, bei denen verschiedenste Organe auf Kontaktreize reagieren, um geeignete Stützen zu erfassen, und an ihnen hochzuwachsen. Die Ranken von Kletterspezialisten sind weitaus berührungsempfindlicher als die menschliche Haut. Die Ranken der Zaunrube (*Bryonia dioica*), die hier als Beispiel dienen soll, reagieren noch auf «Streicheln» mit einem nur 0.00025 Milligramm schweren Faden, der auf der menschlichen Haut keine Empfindungen mehr auslöst (Weiler 2000). Ranken dieser Pflanze (eigentlich ein fadenförmig umgebildetes Blatt) beschreiben Suchbewegungen. 20-30 Sekunden nach einem Berührungszreiz krümmt sich die Rankenspitze, nach wenigen Minuten ist eine Stütze einmal umwachsen, nach zwei Stunden hat sich die Ranke in eine Spirale umgewandelt und beginnt Festigungsgewebe zu bilden, das sie hochelastisch macht. Die Zaunrube besitzt charakteristische Fühltüpfel, deren Zellwände speziell dünn und über die Plasmamembran mit dem Membransystem der Zelle verbunden sind. Der Kontaktreiz wird auf dieses übertragen, worauf Kalzium ins Zellplasma entlassen wird, vermutlich als direktes Signal für regulatorische Enzyme. Als Signalstoff fungiert **Jasmonsäure**, ein pflanzlicher Wachstumsregulator mit ausgedehntem Wirkungsbereich, vor allem auch von Bedeutung bei Abwehrreaktionen von Pflanzen gegen Pathogene (Creelman & Mullet 1997). Die Jasmonsäure fasziniert Pflanzenbiologen, weil ihre Struktur und Biosynthese Parallelen zu Eicosanoiden hat, die in Säugern eine zentrale Funktion bei Entzündungsreaktionen spielen.

Weitere Beispiele (Sitte et al. 2002) für mechanosensorische Reaktionen von Pflanzen sind die Mimose (*Mimosa pudica*), deren Fiederblätter sich sowohl bei Berührung als auch bei Erschütterung zusammenlegen. Der Stimulus kann sich 50 cm die Sprossachse hinauf oder hinab fortsetzen. Berühmt sind auch die, dem Tierfang dienenden, Klappbewegungen von spezialisierten Blättern bei Insekten fangenden Pflanzen (Venusfliegenfalle, *Dionaea muscipula*), die durch Fühlhaare ausgelöst werden. Bei der Berberitzenblüte (*Berberis vulgaris*) lösen die Erschütterungen bei einem Insektenbesuch eine blitzartige (innert 0.2 s) Bewegung der Staubblätter aus, welche das Tier mit Pollen überpudert, ein Mechanismus, den auch andere Arten nutzen. Bei *Mimosa* und *Dionaea* handelt es sich um eine elektrische Signalleitung, vergleichbar den Signalen in Nervenfasern von Tieren. Die Aktionspotentiale erreichen eine Geschwindigkeit von bis zu 20 cm/s, vergleichbar mit Geschwindigkeiten in

Nerven niederer Tiere, aber um Grössenordnungen langsamer als bei Säugetieren. Solche elektrischen Aktionspotentiale werden bei Pflanzen häufig als eine Form der internen Kommunikation eingesetzt.

4. 6. Reaktionen auf Stress

Gelegentlich entfernen sich Umweltbedingungen so weit vom physiologischen Optimum einer Pflanze, dass sie potentiell schädlich für das Wachstum, das Überleben oder die Fortpflanzung werden. Wassermangel, Sauerstoffmangel durch Überflutung, extreme Hitze oder Kälte lösen bei Pflanzen zahlreiche Reaktionen aus, die geeignet sind, die Belastungen durch solchen Stress zu bewältigen. Bei der Akklimatisierung an Wasser-, Kälte- und Hitzestress und Sauerstoffmangel sind die Hormone Abscisinsäure, Ethylen und Jasmonate (ein erst seit kurzem bekannter pflanzlicher Wachstums- und Entwicklungsregulator) beteiligt, die stressbedingte Veränderungen der Genexpression regulieren. Dabei kommt es zu Veränderungen, die teilweise unspezifisch sind und zum Teil ganz bestimmten Stressfaktoren zugeordnet werden können (Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki 1997, Stockinger et al. 1997).

Der Umgang von Pflanzen mit **Wassermangel** schliesst mehrere Stufen ein, darunter auch solche, die als vorbeugend angesehen werden können (Sitte et al. 2002). Vor allem langlebige Pflanzen reduzieren schon bei hoher Bodenfeuchte die Öffnung der Stomata, wenn die Transpirationsrate bei trockener Luft ansteigt. Auslöser ist vermutlich eine transpirationsabhängige Akkumulation des Botenstoffs Abscisinsäure (ABA) in den Schliess- und Nebenzellen. Feuchtedefizite in der unmittelbaren Umgebung der Feinwurzeln führen zu einem Wurzelsignal (Bildung von ABA) und zu einer Reduktion der Stomataöffnung auch bei hoher Luftfeuchtigkeit. Auch dies führt zu einer Verminderung der Transpiration ohne dass ein kritisches Blattwasserpotential Turgorverlust und Welken bewirkt. Die verzögerte Reaktion, die dabei beobachtet wird, ist ein Indiz, dass dafür die Konzentration und der Transport von ABA im Xylemsaft von den Wurzeln in die Blätter verantwortlich ist. Schliesslich reagieren die Stomata auf Turgorverluste. Viele Pflanzen rollen ihre Blätter ein, wenn sie wegen Wassermangel zu welken drohen, um die Oberfläche zu begrenzen und die Transpiration zu reduzieren. Wasserdefizit fördert auch den Blattfall und führt auf diesem Weg ebenfalls zu einer verminderten Blattfläche. Sind Pflanzen länger dauerndem und wiederholtem Wasserstress ausgesetzt, reagieren sie mit verstärktem Wurzelwachstum auf Kosten des Sprosswachstums, dadurch verbessert sich die Balance zugunsten der Wasseraufnahme und es können tiefere Bodenschichten für die Wasseraufnahme erschlossen

werden. Pflanzen, die in heissem Klima leben (z.B. Sukkulente) besitzen oft einen besonderen Weg zur CO₂-Anreicherung (CAM, Crassulaceen-Säurestoffwechsel), der es ermöglicht, dass die Stomata sich nur nachts öffnen müssen, wodurch die Effektivität der Wassernutzung enorm gesteigert wird. Es gibt Pflanzen, bei denen CAM eine fakultative Möglichkeit ist, und die erst bei Wasserstress auf CAM umschalten.

Wurzeln entziehen den Sauerstoff, den sie zur Atmung benötigen, meist direkt dem Boden. In überfluteten Böden kommt es zu **Sauerstoffmangel**. Wasserpflanzen und solche, die an überschwemmte Standorte angepasst sind, besitzen Interzellularsysteme, durch welche Sauerstoff und andere Gase leicht diffundieren können. Mangroven z.B. haben Wurzeln, die sich in Luftwurzeln fortsetzen, die den Bäumen Zugang zu Sauerstoff verschaffen. Bei Pflanzen, die nicht an solche Bedingungen angepasst sind, regt der Sauerstoffmangel die Bildung des Hormons Ethylen an, das selektiv einige Zellen der Wurzelrinde veranlasst abzusterben. Dadurch entsteht ein neues Interzellularsystem, durch welches Sauerstoff leichter diffundieren kann.

Bei tiefen Temperaturen kann **Kältestress** auftreten und zu verlangsamtem Wachstum, Welken und Blattläsionen führen. Der wichtigste Grund dafür ist die Schädigung von Membranen in den Zellen, wenn Lipide in eine kristalline Form übergehen und die Membran ihre Fließfähigkeit verliert. Als Reaktion auf Kältestress verändern Pflanzen die Lipidzusammensetzung ihrer Membranen durch einen höheren Anteil an ungesättigten Fettsäuren, wodurch die Membranen bei niedrigen Temperaturen fließfähig bleiben. Die molekularen Veränderungen der Membran benötigen wenige Stunden bis Tage. Ein plötzlicher Kälteeinbruch bewirkt deshalb größeren Stress als ein langsames Absinken der Temperatur mit dem Wechsel der Jahreszeiten.

Frost kann Zellen durch intrazelluläre Eiskristallbildung töten. Sinken die Temperaturen unter den Gefrierpunkt, bilden sich in den meisten Pflanzen in Zellwänden und Interzellularen Eiskristalle. Im Zellinnern findet keine Eiskristallbildung statt, weil die im Cytoplasma gelösten Stoffe eine Gefrierpunktniedrigung bewirken. Durch die Eisbildung wandert Wasser aus dem Zellinnern in die Interzellularen, was durch Dehydrierung die Zellen abtöten kann. Frosttolerante Arten erhöhen als Reaktion auf tiefe Temperaturen die Konzentration spezifischer Proteine und von Zuckern im Cytoplasma der Zellen. Dazu braucht es in der Regel eine mehrere Tage dauernde Akklimatisierung bei tiefen Temperaturen.

Wachsende Zellen überleben Temperaturen über 45 °C nur selten, trockene Samen können im Extrem noch 120 °C, Pollen 70 °C aushalten. Im allgemeinen überleben nur Einzeller

Temperaturen über 50 °C. **Hitzestress** hemmt zuerst die Photosynthese, dann die Atmung und stört wie extreme Kälte die Stabilität von Membranen und Proteinen. Blätter schützen sich gegen Hitze mit ähnlichen Anpassungen wie gegen Wasserstress. Viele Pflanzen synthetisieren bei hohen Temperaturen niedermolekulare Hitzeschockproteine (HSP), teilweise schon 3-5 min nach einem Hitzeschock, was zu einer erhöhten thermischen Toleranz führt. Möglicherweise schützen HSP Enzyme und andere Proteine vor Denaturierung (Vierling 1991).

4. 7. Abwehrmechanismen gegen Frassfeinde und Pathogene

Pflanzen sind in ihrem Lebensraum mit einer grossen Zahl potentieller Schadorganismen konfrontiert, denen sie wegen ihrer festsitzenden Lebensweise nicht entfliehen können, gegen die sie sich jedoch mit strukturellen und chemischen Barrieren zur Wehr setzen (zwei Drittel aller Tierarten sind Herbivoren, 30 % aller Pilze, 10-15 % der Bakterien, 45 % aller Viren und alle Viroide sind pflanzenpathogen). Pflanzen produzieren eine enorme Vielfalt von Substanzen, die keine offensichtliche Funktion für Wachstums- und Entwicklungsprozesse haben. Dabei handelt es sich um Phenole, Terpenoide, und stickstoffhaltige Verbindungen (Alkaloide, cyanogene Glykoside und Glucosinolate). Zusammenfassend werden sie als sekundäre Pflanzenstoffe bezeichnet, die Anzahl bekannter Verbindungen bei Pflanzen geht in die 10'000e. Diese Pflanzen bilden einen chemischen Abwehrschild, weil viele eine abstossende oder giftige Wirkung auf Pathogene und Frassfeinde besitzen. Andere wirken als Lockstoffe u.a. auch für Feinde der Pflanzenschädlinge. Die Fähigkeit bei Pflanzen, Abwehrstoffe zu bilden, ist weit verbreitet. Als Reaktion darauf haben viele Mikroben und Pflanzenfresser Möglichkeiten entwickelt, sich ohne Schaden von sekundärstoffhaltigen Pflanzen zu ernähren oder sie zu befallen, ein Selektionsdruck der wiederum neue Abwehrstoffe in Pflanzen hervorgebracht hat (Koevolution).

Auf strukturelle Abwehrmöglichkeiten wie die Einlagerung von Lignin, Gerbstoffen (Tanninen) oder Alkaloiden (z.B. Nikotin, Atropin, Morphin, Strychnin, Psilocybin) in Pflanzengewebe und mechanische Barrieren (Beschichtung und Einlagerung von Cutin, Suberin und Wachsen in die Zellwand, Dornen und Stacheln), die Frassfeinde abschrecken und das Eindringen von Pathogenen behindern, wird hier nicht weiter eingegangen. Im Folgenden werden Reaktionsmöglichkeiten von Pflanzen auf den akuten Befall durch Feinde beschrieben.

4.7.1. Induzierte Abwehr gegen Frassfeinde

Cyanogene Glycoside sind in Pflanzen weit verbreitet, sie sind selbst nicht toxisch, sondern es werden erst flüchtige Gifte frei (Blausäure), wenn die Pflanze verletzt wird. Das Glycosid und die abbauenden Enzyme liegen räumlich getrennt vor und kommen erst zusammen, wenn sich durch die Frassaktivität von Tieren die Zellbestandteile mischen, wodurch die Blausäure entsteht. Auch **Senfölglycoside**, die v.a. bei Kreuzblütlern vorkommen, werden getrennt von ihren zersetzenden Enzymen gespeichert; erst bei Verletzungen kommt es zur Bildung flüchtiger Giftstoffe.

Viele Pflanzen besitzen **Proteaseinhibitoren**, welche die Verdauung von Herbivoren beeinträchtigen. Sie werden erst nach beginnendem Schädlingsfrass gebildet. In Tomaten z.B. führt Insektenfrass zu einer schnellen Akkumulation von Proteaseinhibitoren in der ganzen Pflanze, auch an Stellen, die weit entfernt von der Frasstelle sind (Wasternack & Hause 2000). Diese systemische Reaktion beruht auf einer komplexen Abfolge von Ereignissen (Bergey et al. 1996). In verletzten Blättern wird zuerst das Polypeptidhormon Systemin gebildet und über das Phloem in andere Teile der Pflanze transportiert. Über einen Rezeptor in den Zielzellen wird die schon früher erwähnte Jasmonsäure induziert, welche anschliessend Proteaseinhibitor-Gene aktiviert. Neben dieser Immunisierung der Pflanze löst der Insektenfrass auch die Produktion von Duftstoffen aus (darunter Jasmonsäuremethylester), die von den Blättern an die Atmosphäre freigegeben werden, was wiederum Parasiten der Frassinsekten anlockt (Thaler 1999). Pflanzen sind also in der Lage mit Hilfe von Jasmonsäurebildung zwei Abwehrreaktionen auszulösen, eine direkte Abwehr durch Proteaseinhibitoren und eine indirekte durch Anlocken von Feinden der Pflanzenschädlinge.

Der Befall durch Herbivoren führt häufig zur Freisetzung von flüchtigen Substanzen. Es handelt sich dabei um ätherische Öle (Monoterpene und Sesquiterpene), die eine insektenvertreibende Wirkung haben. Mais, Baumwolle und andere Pflanzen produzieren nach beginnendem Insektenfrass flüchtige Terpene (**Alarmone**), die räuberische oder parasitäre Insekten anlocken, die dann wiederum die Herbivoren befallen (Turlings et al. 1995). Befallene Kiefern nebeln sich mit einem flüchtigen Stoff ein, der bei den Schadinsekten als Juvenilhormon wirkt und diese daran hindert, geschlechtsreif zu werden (Wildt et al 2001). Mittels flüchtiger Substanzen können sich Pflanzen gegenseitig «warnen», indem bei nichtbefallenen Nachbarn vorbeugende Abwehrreaktionen induziert werden können. Flüchtige Methylester der Jasmonsäure, die von einer befallenen Pflanze abgegeben werden, können bei benachbarten Tomatenpflanzen die Bildung von Proteininhibitoren induzieren,

aber nur, wenn die Pflanzen in geringem Abstand unter einer Glasglocke gehalten werden (Sitte et al. 2002). Für solche **Alarmpheromone** existieren aus den letzten Jahren immer mehr experimentelle Befunde auch aus Freilandstudien (Dicke et al. 2003). Flüchtige Substanzen, die als Reaktion auf mechanische Verletzung oder Frassschäden freigesetzt werden, induzieren Jasmonsäure und chemische Verteidigung bei ihren «gewarnten» Nachbarn (Engelberth et al. 2004). Beispielsweise wurde in sorgfältig durchgeführten Feldexperimenten und parallel dazu im Labor bei Erlen (*Alnus glutinosa*) nachgewiesen, dass durch simulierten Blattfrass nicht nur bei behandelten Bäumen, sondern auch bei nichtbehandelten Nachbarn Resistenz gegen Blattkäfer induziert wird. Der Effekt war zeit- und distanzabhängig (Dolch & Tschardtke 2000, Tschardtke et al. 2001). Dass solche spezifischen Reaktionen auf flüchtige Substanzen auf der Expression spezifischer Resistenzgene beruhen, konnte in Laborversuchen bei Limabohnen festgestellt werden. Nicht befallene Bohnen reaktivierten als Antwort auf flüchtige Substanzen, die von durch Spinnmilben befallenen Nachbarn derselben Art abgegeben wurden, selbst mehrere Resistenzgene und konnten sich dadurch vorbeugend gegen Spinnmilbenbefall schützen (Arimura et al. 2000). In neueren Studien mit Bohnen konnte nachgewiesen werden, dass der Informationsaustausch zwischen Pflanzen über drohenden Herbivorenbefall auch auf unterirdischem Weg über das Feinwurzelwerk erfolgen kann (Diecke & Dieckman 2001, Guerrieri et al. 2002). Es wird vermutet, dass dabei der Informationsaustausch durch Verbindungen über Mykorrhiza-Pilze zwischen dem Wurzelsystem verschiedener Pflanzen eine Rolle spielen könnte (Simard et al. 1997).

4.7.2. *Induzierte Abwehr gegen Pathogene*

Wie sich Pflanzen gegen Schädlinge (Viren, Bakterien, Sporen und Hyphen von Pilzen) zur Wehr setzen können, ist faszinierend. Als Schutz gegen Infektionen haben sie verschiedene Mechanismen gegen Pathogene entwickelt und besitzen eine Art Immunsystem, die systemische, erworbene Resistenz.

Verschiedene sekundäre Pflanzenstoffe haben eine antibakterielle Wirkung (z.B. Saponine, einfache Phenylpropane) und spielen schon in der intakten Pflanze als antipathogene Abwehrstoffe eine Rolle. Viele antipathogenen Abwehrstoffe werden aber erst durch eine Infektion induziert. Dabei kann zwischen einer unspezifischen und einer spezifischen Reaktion unterschieden werden. Eine **unspezifische Abwehr** wird durch *Elizitoren* ausgelöst, die als Abbauprodukte von beschädigten Zellwänden des Pathogens und/oder der Pflanze

entstehen und schon in kleinsten Konzentrationen eine allgemeine Pathogenabwehr auslösen. Die Elizitoren induzieren im Bereich der Infektionsstelle die Bildung von **Phytoalexinen**. Dabei handelt es sich um eine heterogene Gruppe sekundärer Pflanzenstoffe mit starker antibakterieller Wirkung, die sich vor einer Infektion nicht nachweisen lassen, sondern nach einer Infektion sehr schnell (durch die Aktivierung von mRNA) neusynthetisiert werden. Oft wird auf das Eindringen von Pathogenen auch mit der Bildung von Lignin oder Kallose reagiert, also mit Polymeren, die als Barriere wirken. Oft werden hydrolytische Enzyme gebildet, die die Zellwände der Pathogene angreifen. Die unspezifische Abwehr führt zu einer systemischen Reaktion durch die Bildung von **PR-Proteinen** (pathogen related), die z.T. auch antimikrobiell wirken, aber vermutlich v.a. als Signalstoffe dienen, welche eine Signalkette auslösen, die verschiedene Formen der Pathogenabwehr in der Pflanze aktiviert. Das Eindringen von Pilzen, deren Zellwände Chitin als Hauptbestandteil enthalten, induziert z.B. eine ganze Palette von Glucanasen, Chitinasen und anderen Hydrolasen. Chitin, ein Hauptbestandteil der Zellwand von Pilzen, spielt dabei die Rolle eines allgemeinen Auslösers für die Resistenz gegen Pathogene. Auch hier spielen Jasmonate als Glied der Signalkette vom Elizitoren zu den Abwehrgenen eine wichtige Rolle.

Die **spezifische Abwehr** beruht auf der Existenz von pflanzlichen Resistenzgenen (R-Genen). Pflanzen haben einige hundert solcher R-Gene, deren Produkte (als spezifische Rezeptormoleküle) bestimmte Moleküle (Avirulenz-Gene) eines Pathogens erkennen (Gen-für-Gen-Erkennung). Dies löst dann über eine Signalübertragungskette eine verstärkte Verteidigung des infizierten Gewebes aus. Diese **Hypersensitivitätsreaktion** besteht in einer verstärkten Bildung von Phytoalexinen und PR-Proteinen, zusätzlich kommt es zum Absterben der Zellen in der Umgebung einer Infektionsstelle, wodurch den Pathogenen Nährstoffe entzogen werden und ihre Ausbreitung verhindert wird. Die oft zahlreichen kleinen Läsionen auf Blättern zeugen von solchen erfolgreichen Abwehrreaktionen.

Neben der spezifischen lokalen Abwehr von Pathogenen, entwickeln Pflanzen auf Grund einer Infektion oft eine generell erhöhte Resistenz überall im Pflanzenkörper gegen weitere Angriffe durch ein breites Spektrum von Pathogenen. Das Phänomen wird als **systemische, erworbene Resistenz** (SER) bezeichnet. Es beruht auf der Gen-für-Gen-Erkennung zwischen Pathogen und Pflanze und entwickelt sich innerhalb weniger Tage nach einer Infektion (Ryals et al. 1996). Eine der Substanzen, die bei der SER eine Rolle spielen, ist die *Salizylsäure*, die sich nach einem Pathogenbefall in der Infektionszone dramatisch erhöht. Acetylsalizylsäure, die aktive Substanz im Schmerzmittel Aspirin, ist eine modifizierte Form der Salizylsäure. Es wird vermutet, dass Salizylsäure über das Gefäßsystem in andern Teilen der Pflanze die

systemische Resistenz gegen Pathogene auslöst. Neuere Studien deuten darauf hin, dass zusätzlich der Methyl ester der Salizylsäure als gasförmiger Botenstoff auf entfernte Teile der Pflanze und sogar auf Nachbarpflanzen wirkt und dort eine systemische Resistenz auslöst (Shulaev et al. 1997). Kürzlich wurde entdeckt, wie Pflanzen das Protein Flagellin, aus dem Bakteriengeißeln bestehen, erkennen und welche Abwehrmechanismen dadurch in der Pflanze ausgelöst werden (Felix et al. 2004). Interessant dabei ist, dass auch Säugetiere auf Flagellin reagieren und immer deutlicher wird, dass bei der Resistenzentwicklung gegen Pathogene bei Pflanzen und Tieren überraschende Ähnlichkeiten bestehen. Heute wird oft von einem, wenn auch im Vergleich mit höheren Tieren einfachen, Immunsystem bei Pflanzen gesprochen. Die Komplexität der Abwehrmechanismen gegen Pathogene äussert sich nur schon darin, dass bei *Arabidopsis* die Erkennung von Flagellin die Expression einer Kaskade von über 900 Genen auslöst.

4. 8. Phenotypische Plastizität: «pflanzliches Verhalten»

Phenotypische Plastizität bezeichnet die Fähigkeit eines Organismus (gemeint ist ein genetisches Individuum) auf Reize in seiner Umwelt mit einer Veränderung seines Phenotyps zu reagieren (Bradshaw 1965, Schlichting 1986, Sultan 2000). Anpassungen an heterogene Umweltbedingungen durch phenotypische Plastizität im Verlaufe ihres Lebens spielt für alle Organismen eine Rolle, ist aber bei Pflanzen, bei denen Wachstums- und Entwicklungsprozesse zeitlebens nicht abgeschlossen sind, besonders ausgeprägt. Der modulare Bau von Pflanzen ist dabei Voraussetzung für die extreme Flexibilität bezüglich Entwicklung, Grösse und äusserer Form, die Pflanzen bei unterschiedlichen Umweltbedingungen zum Ausdruck bringen können.

In den letzten Jahren hat das Interesse an phenotypischer Plastizität bei Pflanzen enorm zugenommen (Novoplansky 2002). Phenotypische Plastizität wird dabei oft als eine Art von «Verhalten» interpretiert, welches Pflanzen als Kompensation für ihre fehlende Beweglichkeit entwickelt haben (Silvertown & Gordon 1989, Hutchings & de Kroon 1994). Tierisches Verhalten schliesst als wesentliche Elemente rasche Reaktionsfähigkeit und Bewegung mit ein. Pflanzliches «Verhalten» ist demgegenüber häufig an Wachstums- oder Entwicklungsprozesse gebunden und benötigt deshalb in der Regel auch mehr Zeit als tierisches Verhalten. Ein weiterer Unterschied ist, dass Pflanzen wegen ihrer modulären Bauweise ihr Verhalten oft durch lokal verarbeitete Informationen steuern und modulare Einheiten einen hohen Grad von funktioneller Unabhängigkeit haben können. Zum Teil erfordert Plastizität allerdings einen

überraschend hohen Grad an Koordination zwischen Teilen derselben Pflanze. Es besteht heute kein Zweifel mehr daran, dass die grosse phenotypische Plastizität von Pflanzen ein adaptives, evoluiertes Phänomen ist, welches Pflanzen erlaubt, besser zu wachsen, besser zu überleben und sich besser fortzupflanzen (Scheiner & Lyman 1991). Die Frage, ob ein bestimmtes Verhalten mit Absicht geschieht, um ein bestimmtes Ziel zu erreichen, oder einfach nur als Folge eines bestimmten Umweltstimulus, ist dabei nicht relevant, ist es doch auch bei Tieren kaum möglich, festzustellen, ob Verhalten auf Grund einer zielgerichteten Wahl oder nur reaktiv auf bestimmte Umweltbedingungen erfolgt (Silvertown & Gordon 1989).

Phenotypische Plastizität von Organismen bedeutet, dass diese auf die Menge an Ressourcen, auf ihre räumliche und zeitliche Verfügbarkeit und auf alternative Umweltsituationen durch Wachstum oder durch permanente bzw. reversible Form- und Statusveränderungen reagieren können. Tiere und Pflanzen dürften sich dabei kaum unterscheiden, wenn Veränderungen in der Aktivierung von Enzymen und andern Molekülen, also metabolische Prozesse im weitesten Sinn, beteiligt sind. Einen besonderen Stellenwert hat phenotypische Plastizität für Pflanzen hingegen, wenn es um die Aufnahme von räumlich und zeitlich heterogen verteilten Ressourcen (Licht, Wasser, Nährsalzen) geht, die Pflanzen wegen ihrer festsitzenden Lebensweise nicht selbstverständlich zur Verfügung stehen. In diesem Fall spielen morphologische und entwicklungsbedingte Plastizität für Pflanzen eine wichtige Rolle. Pflanzen sind in der Lage, aktiv in Richtung auf mehr Licht hinzuwachsen, oder sich über gezieltes Wurzelwachstum in Böden ungleich verteilte Nährstoffe und Wasser zu erschliessen (Birch & Hutchings 1994). Solches «Suchverhalten» beruht auf der hochentwickelten Fähigkeit von Pflanzen, auf Unterschiede im Ressourcenangebot zu reagieren (Hutchings & John 2003). Dies schliesst z.B. die Möglichkeit ein, bei geringem Angebot aktiv nach Nährstoffen und Wasser zu suchen und sich ein erhöhtes Angebot durch lokal erhöhtes Wurzelwachstum zu erschliessen oder durch morphologische Spezialisierung auf ein besseres Ressourcenangebot zu reagieren. Wachstum und Formveränderungen auf Grund eines variablen Lichtangebots haben dieselbe Funktion. Morphologische Plastizität bei Pflanzen hat man mit dem Appetenzverhalten von Tieren verglichen, die nach Nahrung suchen (Salzman 1985). Die Möglichkeit einer Arbeitsteilung zwischen räumlich getrennten Teilen ein- und derselben (klonalen) Pflanze spielt bei solchem pflanzlichen «Verhalten» eine entscheidende Rolle (Stuefer et al. 1996, Hutchings & Wijesinghe 1997). Dabei können sich Teile einer Pflanze morphologisch spezialisieren, um entweder Assimilate zu bilden (grosse Blatentwicklung) oder Wasser und Nährstoffe aufzunehmen (starkes Wurzelwachstum) und diese untereinander

auszutauschen. Pflanzen sind offensichtlich in der Lage, bevorzugt jene ihrer Teile zu fördern, deren zukünftige Entwicklung für den Gesamtorganismus am förderlichsten ist, was voraussetzt, dass ihre einzelnen Teile nicht nur auf lokales Ressourcenangebot reagieren, sondern auf eine integrierte (vermutlich durch Hormone regulierte) Steuerung, welche auf Verarbeitung von Informationen aus der Gesamtpflanze beruht (Ballaré 1994, Sachs & Hassidim 1996, Novoplansky 2002). Das Verständnis der komplexen Signal- und Informationsverarbeitung, die es Pflanzen ermöglicht, sich in einer dynamischen Umwelt optimal zu «verhalten», ist jedoch noch ungenügend.

4. 9. Sind Pflanzen intelligent?

Der Begriff «Intelligenz» wird üblicherweise nicht im Zusammenhang mit Pflanzen verwendet, weil die vielfältigen Definitionen von Intelligenz meistens kognitive Fähigkeiten (Lernfähigkeit, Problemlösen, Voraussicht, Entscheiden) beinhalten, die als spezifische Leistungen des Zentralnervensystems (und des Gehirns) höherer Wirbeltiere gelten. Intelligentes Verhalten schliesst gemeinhin auch rasche Reaktionsfähigkeit und Bewegung mit ein, Eigenschaften die Tiere, aber nicht Pflanzen, auszeichnen. Kürzlich hat Trewavas (2003), in einem provokativen, gleichzeitig aber fundiert recherchierten Essay die bemerkenswerten Möglichkeiten von Pflanzen auf ihre Umwelt zu reagieren, als **«pflanzliche Intelligenz»** bezeichnet. Dieser Autor vertritt die Meinung, dass ausser wenn Intelligenz mit menschlicher Intelligenzleistungen und Willensfreiheit gleichgesetzt wird, wenig Gründe dafür bestehen, eine scharfe Grenze zwischen tierischen und pflanzlichen kognitiven Fähigkeiten zu ziehen. Genauso wie bei Pflanzen sind die Möglichkeiten von Tieren auf ihre Umwelt zur reagieren meistens genetisch determiniert und schliessen aber auch variable (d.h. plastische) Reaktionen auf Umweltreize mit ein. Dass bei Tieren Verhalten in der Regel mit Bewegung verbunden ist, während Pflanzen auf ihre Umgebung eher durch Wachstums- und Entwicklungsprozesse und damit langsamer reagieren, entspricht ihrer unterschiedlichen Lebensweise und ist nach Trewavas (2003) kein Grund, das eine Verhalten grundsätzlich als «intelligenter» als das andere zu beurteilen. Trewavas (2003) stützt sich auf eine Definition von Stenhouse (1974), der tierische Intelligenz als *«adaptiv variables Verhalten während der Lebensdauer eines Individuums»* bezeichnet hat und betont, dass sich dergestalt «intelligente» Verhaltensweisen sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen entwickelt haben. Gemeinsam ist ihnen, dass «intelligentes» Verhalten sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren entstanden ist, um Fitness zu optimieren und deshalb, bei allen Unterschieden, miteinander verglichen werden

kann. Grundlage der Argumentation von Trewavas (2003) bilden die Erkenntnisse der modernen Zellbiologie. Nämlich, dass sich Signaltransduktionsketten und die Kommunikation zwischen Zellen bei Pflanzen und Tieren nicht grundsätzlich unterscheiden und beide viele Eigenschaften mit neuronalen Netzwerken gemeinsam haben. Diese Eigenschaften können als zelluläres Lernen und zelluläres Gedächtnis (oder «**zelluläre Intelligenz**») bezeichnet werden (Trewavas 1999). Physiologische Erregbarkeit und Reaktionsfähigkeit, wie sie sich bei Einzellern entwickelt hat, sind die Grundlage für die Entwicklung der Kommunikation zwischen Körperzellen mehrzelliger Organismen und damit sowohl für die Entwicklung zentralisierte Nervensysteme von Tieren als auch für die interne Kommunikation, wie sie für Pflanzen typisch sind. Es fällt Trewavas (2003) denn auch nicht schwer, zahlreiche Reaktionsweisen von Pflanzen zu beschreiben, die nicht nur auf einer äusserst sensiblen Wahrnehmung von Umweltbedingungen beruhen, sondern die die Korrektur von fehlerhaftem Verhalten (Erinnerung), die Berücksichtigung vergangener Erfahrung (Lernen), oder Voraussicht und Entscheidungsmöglichkeiten beinhalten. Nur weil die Wahrnehmung ihrer Umwelt, «Lernen» und «Erinnerung» bei Pflanzen auf der Ebene von Zellen und Geweben, nicht aber auf der Grundlage eines zentralen Nervensystems beruht, darf nach Trewavas (2003) kognitiven Leistungen von Pflanzen nicht die «Intelligenz» abgesprochen werden.

Das Konzept einer «pflanzlichen Intelligenz» wurde von Firm (2004) kritisiert, weniger weil er die von Trewavas (2003) aufgeführten Möglichkeiten von Pflanzen verneinen würde, sondern weil er davon ausgeht, dass «Verhalten» und «Intelligenz» Konzepte darstellen, die nur im Zusammenhang mit Individualität, wie sie für Tiere (unitäre Organismen) aber nicht für Pflanzen typisch ist, Sinn machen. Firm (2004) beurteilt die Autonomie von Organen und Teilen einer Pflanze als grösser und die Kommunikationsmöglichkeiten und die koordinierten kognitiven Leistungen der Gesamtpflanze als geringer im Vergleich zu Trewavas (2004). Genauso stellt er in Frage, dass Begriffe wie «Lernen», «Gedächtnis», und «Wahlmöglichkeiten» für Pflanzen benützt werden sollten, weil sie im allgemeinen Verständnis mentale Fähigkeiten bezeichnen, die über die Möglichkeiten einzelner Zellen und Gewebe hinausgehen. Inwiefern adaptive Verhaltensweisen von Pflanzen ein Resultat der Reaktionsmöglichkeiten autonomer Teile sind und inwiefern sie auf koordinierten Leistungen der ganzen Pflanze beruhen, ist tatsächlich noch ungenügend erforscht (Novoplansky 2002).

Die Diskussion über «pflanzliche Intelligenz» hat das Verdienst, die Aufmerksamkeit auf die gerne unterschätzten Möglichkeiten zu richten, mit welchen Pflanzen auf ihre Umwelt reagieren können. Die Gefahr, dass dabei durch die Verwendung von Konzepten, die für

höhere Tiere entwickelt wurden, vom Wesentlichen, das Pflanzen auszeichnet, abgelenkt wird, ist allerdings nicht von der Hand zu weisen. Pflanzliche «Intelligenz», sofern man diesen Begriff verwenden will, ist jedenfalls nicht gleichzusetzen mit den mentalen Möglichkeiten höherer Wirbeltiere oder des Menschen.

5. Schlussfolgerungen für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen

5.1. Der Verlust durch das Aussterben einer Art ist unwiderruflich

Pflanzen und Tiere sind zwei unterschiedliche Entwicklungsstränge in der Evolution des Lebens, die sich durch ihre gegensätzliche Lebensweise (autotroph vs. heterotroph) wechselseitig beeinflusst haben. Die heutige Diversität des Lebens ist mitbedingt durch die Koevolution von Pflanzen und Tieren. Die Notwendigkeit, diese Diversität zu bewahren, ist seit der Konferenz von Rio zu einer von der internationalen Staatengemeinschaft akzeptierten Verpflichtung geworden, begründet durch den ökonomischen und ökologischen Wert von Biodiversität, ihre Bedeutung für eine nachhaltige Entwicklung und das ethische Gebot, das Leben auf diesem Planeten in allen seinen Äusserungen zu erhalten. Jede Art ist einzigartig in ihren Lebensäusserungen und ihr Aussterben ein Verlust, der unwiderruflich ist. Sicher kann der Wert einer einzelnen Tier- oder Pflanzenart auf Grund einer spezifischen menschlichen Interessenlage (wirtschaftlicher oder kultureller Art) höher eingeschätzt werden als der Wert anderer Arten. Es können jedoch keine sachlichen, bzw. biologischen, Gründe dafür geltend gemacht werden, dass das Aussterben einer Pflanzenart grundsätzlich anders zu bewerten wäre als das Aussterben einer Tierart.

5.2. Die individuelle Integrität von Tieren ist verletzlicher als diejenige von Pflanzen

Der offensichtlichste Unterschied zwischen Pflanzen und Tieren betrifft ihre Individualität, bedingt durch die unterschiedliche Organisation und Lebensweise. Die Integrität von Tieren wird durch den Verlust von Teilen in Frage gestellt und führt meistens zum Tod, während bei Pflanzen Teile in der Regel entfernt oder abgetrennt werden können, ohne dass dies den Tod des genetischen Individuums zur Folge hat. Die Integrität von Pflanzen wird deshalb nicht schon dadurch in Frage gestellt, dass Teile einer Pflanze verletzt oder abgetrennt werden. Es könnte argumentiert werden, dass der Verlust von Teilen auch bei Pflanzen spezifische, stressbedingte Reaktionen auslösen kann. Diese mit dem offensichtlich vorhandenen Schmerzempfinden oder der Leidensfähigkeit von Tieren gleichzusetzen, wäre aber unverhältnismässig. Der Verlust genetischer Individuen kann hingegen bei Pflanzen genauso wie bei Tieren zu einer genetischen Verarmung führen, welche das Aussterberisiko einer Art erhöhen kann. Die moduläre Organisation von Pflanzen und die Möglichkeit sich klonal zu vermehren, verkleinert hingegen für zahlreiche Pflanzenarten das Risiko auszusterben.

5.3. Pflanzen sind ebenso einzigartig wie Tiere, aber diese sind dem Menschen ähnlicher

Ob sich auf Grund der Unterschiede zwischen Pflanzen und Tieren eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit begründen lässt, ist eine Frage des Massstabes. Aus biologischer Sicht sind die Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen geringer, als eine anthropozentrische Sichtweise, die spezifisch menschliche Lebensäußerungen zum Massstab erhebt, nahelegen könnte. Der Standpunkt, dass der Mensch das Endprodukt einer zielgerichteten Evolution darstellt und deshalb als Mass aller Dinge zu gelten hat, ist aus Sicht der modernen Biologie kaum mehr haltbar. Die Komplexität der Lebensäußerungen von Pflanzen und Tieren (einschliesslich des Menschen) sind auf zellulärer Ebene vergleichbar und das Resultat einer 3'000 Millionen Jahre dauernden gemeinsamen Evolutionsgeschichte. Die Wesensart von Tieren und Pflanzen als mehrzellige Organismen beruht demgegenüber auf getrennten Entwicklungslinien, die durch die autotrophe Lebensweise von Pflanzen einerseits und die heterotrophe Lebensweise von Tieren andererseits geprägt ist. Beide Entwicklungslinien sind in ihrer Einzigartigkeit ausgesprochen verschieden und charakterisiert durch die Entstehung von Fähigkeiten, deren Gemeinsamkeit allein darin besteht, dass sie Wachstum, Reproduktion und Fitness ihrer Träger sicherstellen. Die Entstehung des Gehirns beispielsweise ist ein singuläres Ereignis in der Evolution der Wirbeltiere, welches mit der Fähigkeit zu Denken, zu Fühlen und mit der Entstehung des menschlichen Bewusstseins einen Höhepunkt erreicht und sich nur schwerlich mit der Singularität der Evolution der Blütenpflanzen vergleichen lässt. Keine Pflanze wird je die Fähigkeit entwickeln, Gedichte oder Liebesbriefe zu verfassen. Die Vielfalt der Möglichkeiten hingegen, die Blütenpflanzen zur Anlockung von Insekten, Vögeln und anderen Tieren als Bestäuber und Samenausbreiter entwickelt haben, um ihre Reproduktion sicherzustellen, ist auf einer ganz anderen Ebene ähnlich bemerkenswert. Genauso schwierig fällt es, die Einzigartigkeit des Nervensystems von Tieren aufzurechnen gegen die Einzigartigkeit der Photosynthese und ihrer Regulation durch die Spaltöffnungen bei Pflanzen. Am ehesten liesse sich hier noch eine Superiorität von Pflanzen begründen, da ohne dieses tierisches Leben unmöglich ist, dieses jedoch keine Voraussetzung für das Überleben von Pflanzen darstellt.

Spontan und dann auch rational begründet, macht der Mensch immer wieder seine Selbstähnlichkeit zum Kriterium, um eine besondere Schutzwürdigkeit lebender Organismen zu begründen. Konsequenterweise werden dabei kognitive Leistungen des Zentralnervensystems

zu einem der wichtigsten Kriterien erhoben und folgerichtig die Schutzwürdigkeit von Tieren höher bewertet als jene von Pflanzen. Insofern als dabei Schmerzempfinden und Leidensfähigkeit ein Kriterium sind, ist dieser Standpunkt nachvollziehbar. Er soll deshalb hier auch nicht radikal hinterfragt, aber immerhin insofern relativiert werden, als die kognitiven Leistungen von Pflanzen sich weniger radikal von Tieren unterscheiden, als dies eine oberflächliche Sicht aus menschlicher Warte nahelegen könnte. Nur wenn der Besitz eines Zentralnervensystems zu einem absoluten Kriterium gemacht wird, unterscheiden sich Tiere grundsätzlich von Pflanzen. Inwiefern Eigenschaften des menschlichen Bewusstseins und Denkfähigkeit auch Tieren eigen ist, wird heute heftig diskutiert und ist mit naturwissenschaftlichen Methoden nur schwer zu entscheiden. Zunehmender Konsens besteht immerhin darin, dass Bewusstsein und Verstand emergente Eigenschaften des Gehirns sind, was wahrscheinlich macht, dass diesbezügliche Unterschiede zwischen Mensch und Tier gradueller Art sind. In vielerlei Hinsicht sind auch die Unterschiede in den Möglichkeiten von Tieren und Pflanzen, Informationen aus ihrer Umwelt zu rezipieren, zu verarbeiten und darauf zu reagieren, gradueller Natur und weitgehend begründet durch ihre unterschiedliche Organisation und Lebensweise, entsprechen also ihrem jeweiligen Wesen. Aus biologischer Sicht objektiv eine Höherentwicklung von Tieren im Vergleich zu Pflanzen zu postulieren, ist kaum berechtigt. Aus anthropozentrischer Sicht kann hingegen durchaus begründet werden, weshalb der Mensch seine Selbstähnlichkeit zu einem Massstab erhebt. Dass Tiere dem Menschen ähnlicher sind als Pflanzen, lässt sich nicht bestreiten.

6. Literatur

- Anderson SL, Kay SA. 1995. Functional dissection of circadian clock- and photochrome-regulated transcription of the *Arabidopsis* CAB2 gene. Proc Natl Acad Sci USA 92: 1500-1504.
- Aphalo PJ & Ballaré CL. 1995. On the importance of information acquiring systems in plant-plant interactions. Functional Ecology 9: 5-14.
- Arimura G. et al. 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. Nature 406: 512-515.
- Ballaré CL. 1994. Light gaps: sensing the light opportunities in highly dynamic canopy environments. In: Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above- and Belowground (eds MM Caldwell & RW Pearcy) pp 73-110.
- Bergey DR, Howe GA, Ryan CA. 1996. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals. Proc Natl Acad Sci USA 93: 12053-12058.
- Birch CPD, Hutchings MJ. 1994. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. J Ecology 82: 653-664.
- Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv Genet 13: 115-155.
- Campbell NA, Reece JB. 2003. Biologie. 6. Auflage. Heidelberg, Berlin (Spektrum Akad. Verlag).
- Casal JJ, Smith H. 1989. The function, action, and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. Plant Cell and Environment 12: 855-862.
- Cho MH, Spalding EP. 1996. An anion channel in *Arabidopsis* hypocotyls activated by blue light. Proc Natl Acad Sci USA 93: 8134-8138.
- Creelman RA, Mullet JE (1997) Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Ann Rev Plant Physiology and Plant Molecular Biology 48: 355-381.
- Darwin C. 1881. The power of movements in Plants. New York (Appleton-Century-Crofts).
- Dicke M, Dijkman H. 2001. Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. Biochem Syst Ecol 29: 1075-1097.
- Dicke M, Agrawal AA, Bruin J. 2003. Plants talk, but are they deaf? Trends in Plant Science 8: 403-405.
- Dolch R, Tschardt T. 2000. Defoliation of alders (*Alnus glutinosa*) affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. Oecologia 125: 504-511.
- Engelberth J, Aloborn HT, Schmelz EA, Tumlinson JH. 2004. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. Proc Natl Acad Sci USA 101: 17811-17815.
- Zipfel G, Robatzek S, Navarro L, Oakeley EJ, Jones JDG, Felix G, Boller T. 2004. Bacterial disease resistance in *Arabidopsis* through flagellin perception. Nature 428: 764-767.
- Firn R. 2004. Plant intelligence: an alternative point of view. Annals of Botany 93: 345-351.
- Guerrieri E. et al. 2002. Plant-to-plant communication mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. J Chem Ecol 28: 1703-1715.

- Holland MA. 1997. Occam's razor applied to hormonology. *Plant Physiol* 115: 865-868.
- Hutching MJ & de Kroon H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159-238.
- Hutchings MJ, Wijesinghe DK. 1997. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends Ecol Evol* 12: 390-394.
- Kendrick RE & Frankland B. 1983. *Phytochrome and Plant Growth*. 2. Auflage. London (Edward Arnold).T
- Knight Mr, Smith SM, Trewavas AJ. 1992. Wind-induced plant motion immediately increases cytosolic calcium. *Proc Natl Acad Science USA* 89: 4967-4971.
- Masson PH. 1995. Root gravitropism. *Bioessays* 17: 119-127.
- Nevo E. 1978. Genetic diversity in nature – patterns and theory. *Evolutionary Biology* 23: 217-246.
- Novoplansky A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. *Evolutionary Ecology* 16: 177-188.
- Pickard BG, Ding JP. 1993. The mechanosensory calcium-selective ion channel: Key component of a plasmalemma control centre? *Aust J Plant Physiol* 20: 439-459.
- Ryals JA, Neuenschwander UH, Willis MG, Molina A, Steiner HY, Hunt MD. 1997. Systemic acquired resistance. *Plant Cell* 8: 1809-1819.
- Sachs T, Hassidim M. 1996. Mutual support and selection between branches of damaged plants. *Vegetatio* 127: 25-30.
- Salzman AG. 1985. Habitat selection in a clonal plant. *Science* 228: 603-604.
- Sanchezz RA, Casal JJ, Ballaré CL, Scopel AL. 1993. Plant responses to canopy density mediated by photomorphogenic processes. *International Crop Science I* (ed DR Buxton), Crop Science society of America, Madison. pp 779-786.
- Scheiner SM, Lyman RF. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal Evolutionary Biology* 4: 23-50.
- Schlichting CD. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann Rev Ecol Syst* 24: 35-68.
- Schmitt J, Wulff RD. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8:46-51.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 1997. Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol* 115: 327-334.
- Shualev V, Silverman P, Raskin I. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385: 718-721.
- Sievers A, Buchen B, Hodick D. 1996. Gravity sensing in tip-growing cells. *Trends Plant Sci.* 1: 273-279
- Silvertown J, Gordon DM. 1989. A framework for plant behavior. *Ann Rev Ecol Syst* 20: 349-366.
- Simard SW, Perry DA, Jones MD, Myrold DD, Durall DM, Molina R. 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature* 388: 579-582.
- Sitte P, Weiler EW, Kadereit JW, Bresinsky A, Körner C. 2002. *Strassburger, Lehrbuch der Botanik*. 35. Auflage. Heidelberg, Berlin. (Spektrum, Akad Verlag).

- Silvertown J, Gordon DM. 1989. A framework for plant behavior. *Ann Rev Ecol Syst* 20: 349-366.
- Staiger D. 2000. Biologische Zeitmessung bei Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 2: 76-81.
- Stockinger EJ, Gilmour SJ, Thomashow MF. 1997. *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat-DRE, a cis acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. *Proc Natl Acad Sci USA* 94: 1035-1040.
- Storch V, Welsch U, Wink M. 2001. *Evolutionsbiologie*. Berlin, Heidelberg (Springer).
- Stuefer JF, de Kroon H, During HJ. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology* 1996: 328-334.
- Sultan SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5: 537-542.
- Taiz L, Zeiger E. 2000. *Physiologie der Pflanzen*. Heidelberg, Berlin (Spektrum, Akad Verlag)
- Thaler JS. 1999. Jasmonate-inducible plant defense cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399: 686-688.
- Tilghman JA, Gao J, Anderson MB, Kaufman LS. 1997. Correct blue-light regulation of pea Lhcb genes in an *Arabidopsis* background. *Plant Molecular Biology* 35: 293-302.
- Trewavas A. 1999. How plants learn. *Proc Natl Acad Sci* 96: 4216-4218.
- Trewavas A. 2003. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany* 92: 1-20.
- Trewavas A. 2004. Aspects of plant intelligence: an answer to Fern. *Annals of Botany* 93: 353-357.
- Tscharntke T, Thiessen S, Dolch R, Boland W. 2001. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology* 29: 1025-1047.
- Turlings TCJ, Loughrin JH, McCall PJ, Roese USR, Lewis WJ, Tumlinson JH. 1995. How caterpillar damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 4169-4174.
- Vierling E. 1991. The roles of heat shock proteins in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42: 579-620.
- Vince-Prue D. 1975. *Photoperiodism in Plants*. London (Mc Graw-Hill)
- Wasternack C, Hause B. 2000. Jasmonate – chemische Signale in Pflanzen. *Biologie in unserer Zeit* 6: 312-320.
- Wayne R, Staves MP. 1996. A down to earth model of gravisensing or Newton's law of gravitation from the apple's perspective. *Physiol Plantarum* 98: 917-921.
- Weiler EW. 2000. Wie Pflanzen fühlen. *Spektrum der Wissenschaft* 7:60-66.
- White J. 1979. The plant as a metapopulation. *Ann Rev Ecol Syst* 10: 109-145.
- Whittaker RH. 1969. New concepts of Kingdoms of Organisms. *Science* 163: 150-160.
- Wildt J, Rockel P, Lausch E. 2001. Die Stresssignale der Pflanzen. *Spektrum der Wissenschaft*. August. 50-55.