

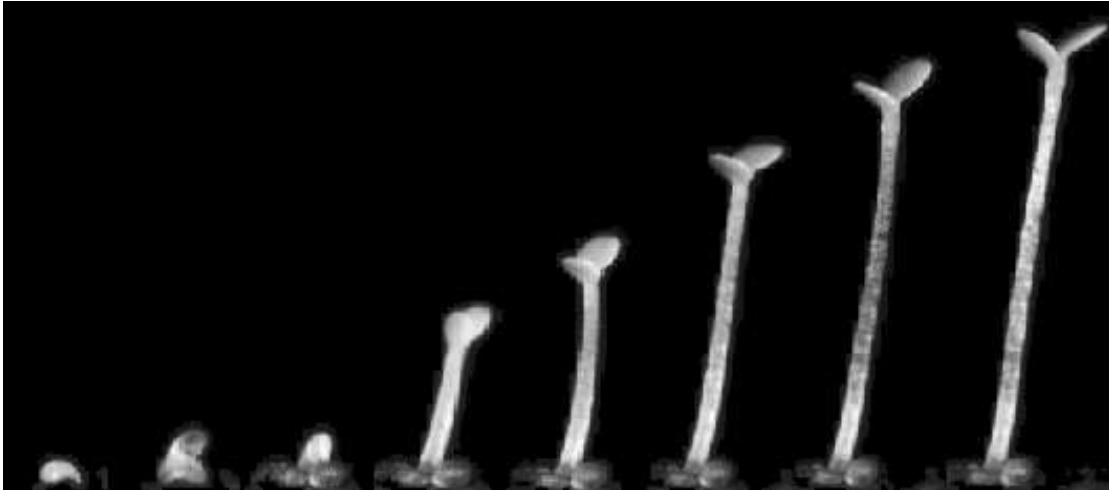
# **Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen**

Wolfgang Engelmann  
Institut für Botanik, Tübingen

Tübingen 2009

Dieses Buch wurde mit LyX geschrieben, einem professionellen System zum Erstellen von Dokumenten (<http://www.lyx.org>). Es verwendet das Textsatzsystem L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X. Die Vektorgrafik-Bilder wurden mit xfig unter Linux angefertigt. Für die Diagramme wurde PyxPlot verwendet. Bitte wenden Sie sich an die Kontaktadresse der Universitätsbibliothek Tübingen (<http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/>) für das L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X Dokument und/oder die Illustrationen.

Copyright 2009 by Wolfgang Engelmann. Mareike Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Dank an Joachim Schuster, Winfried Hellrung und Andreas Neugebauer, die mit viel Zeit und Geduld das Wachsen von *Arabidopsis* und anderen Pflanzen untersucht haben. Beratungen und Hilfe bei Aufnahmen von Pflanzen bekam ich von den Angestellten im Botanischen Garten Tübingen, besonders Herrn Franz.



Solange die Erde besteht  
folgen in stetem Wechsel  
Aussaat und Ernte,  
Frost und Hitze,  
Sommer und Winter,  
Tag und Nacht.  
Diese Ordnung ist unumstößlich

1. Mose 8, 22



# Inhaltsverzeichnis

|  |           |
|--|-----------|
| <b>Übersicht</b>   | <b>13</b> |
| <b>1 Auf krummen Touren</b>  | <b>17</b> |
| 1.1 Samen – Embryonen in Wartestellung . . . . .                         | 17        |
| 1.1.1 Wie ein Samen entsteht . . . . .                                   | 18        |
| 1.1.2 Was ein Samen zum Keimen braucht . . . . .                         | 18        |
| 1.2 Keimen zum Licht . . . . .   | 19        |
| 1.3 <i>Arabidopsis thaliana</i> – die Tauffliege der Botaniker . . . . . | 19        |
| 1.4 Eine Anlage, um das Wachsen von Keimlingen zu beobachten . . . . .   | 20        |
| 1.5 Strecken und Drehen: Langsam und schnell . . . . .                   | 23        |
| 1.6 Krümmen zum Licht . . . . .  | 30        |
| 1.7 Sich aufwärts krümmen . . . . .                                      | 32        |
| 1.8 Wachsen verstehen . . . . .  | 32        |
| 1.9 Wie das Strecken funktioniert . . . . .                              | 35        |
| 1.10 Wie die Circumnutation zustandekommt . . . . .                      | 37        |
| 1.11 Wir experimentieren: Sonnenblumen–Pendel . . . . .                  | 39        |
| <b>2 Vom Schlaf der Kleeblätter</b>                                      | <b>43</b> |
| 2.1 Schlafbewegungen gibt es nicht nur beim Klee . . . . .               | 44        |
| 2.2 Warum haben Pflanzen Schlafbewegungen? . . . . .                     | 46        |
| 2.3 Beobachtungen und Versuche . . . . .                                 | 47        |
| <b>3 Bohnenblätter am Tage und in der Nacht</b>                          | <b>53</b> |
| <b>4 <i>Desmodium</i>: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?</b>       | <b>59</b> |
| 4.1 Das Pflanzen–Automobil . . . . .                                     | 59        |
| 4.2 Seitenfieder als Minutenzeiger . . . . .                             | 61        |
| 4.3 Wozu das Ganze? . . . . .  | 64        |
| 4.4 Endfieder als Tageszeiger . . . . .                                  | 64        |
| 4.5 Eigene Beobachtungen und Versuche . . . . .                          | 66        |
| <b>5 Weitere Bücher</b>  | <b>71</b> |
| <b>Literaturverzeichnis</b>  | <b>73</b> |

## *Inhaltsverzeichnis*

# Abbildungsverzeichnis

|      |  |    |
|------|--|----|
| 0.1  | Klee in Tag- und Nachtstellung . . . . .   | 13 |
| 0.2  | Telegrafepflanze <i>Desmodium</i> . . . . .  | 15 |
| 1.1  | Keimende Bohne . . . . .   | 17 |
| 1.2  | Blüte einer Pflanze . . . . .  | 18 |
| 1.3  | Plumulahacken einer Pflanze . . . . .  | 19 |
| 1.4  | <i>Arabidopsis</i> als fakultative Langtagpflanze . . . . .                        | 20 |
| 1.5  | Mutante von <i>Arabidopsis</i> . . . . .   | 20 |
| 1.6  | Samen von <i>Arabidopsis</i> auf feuchtem Filterpapier . . . . .                   | 21 |
| 1.8  | Andreas Neugebauer und Winfried Hellrung . . . . .                                 | 21 |
| 1.7  | Anlage zum Aufnehmen von Bildern von <i>Arabidopsis</i> Keimlingen . . . . .       | 22 |
| 1.9  | Video-Kamera mit Zwischenringen . . . . .  | 22 |
| 1.10 | Bank mit <i>Arabidopsis</i> -Keimlingen . . . . .                                  | 24 |
| 1.11 | Videokameras zur dreidimensionalen Aufnahme von Keimlingen . . . . .               | 24 |
| 1.12 | <i>Arabidopsis</i> -Pflanze beim Keimen und Strecken . . . . .                     | 25 |
| 1.13 | Joachim Schuster mit Doktorhut . . . . .   | 25 |
| 1.14 | Schnelle und langsame Drehbewegungen einer <i>Arabidopsis</i> Pflanze . . . . .    | 26 |
| 1.15 | Wie ein <i>Arabidopsis</i> -Keimling sich streckt und sich dabei dreht . . . . .   | 28 |
| 1.17 | Strecken einer <i>Arabidopsis</i> Pflanze durch circadiane Uhr gesteuert . . . . . | 29 |
| 1.18 | Circumnutation einer <i>Arabidopsis</i> Pflanze von der Seite gesehen . . . . .    | 29 |
| 1.16 | Häufigkeit der verschiedenen Circumnutationen bei <i>Arabidopsis</i> . . . . .     | 30 |
| 1.19 | Circadian kontrollierte Vorgänge bei <i>Arabidopsis</i> . . . . .                  | 31 |
| 1.20 | Phototropismus bei einer <i>Arabidopsis</i> -Pflanze . . . . .                     | 32 |
| 1.21 | Farbkodierung des Wachsens einer Pflanze . . . . .                                 | 33 |
| 1.22 | Farbkreis . . . . .  | 34 |
| 1.23 | Farbbild vom Verlauf des Wachstums von <i>Arabidopsis</i> . . . . .                | 34 |
| 1.24 | Bau des Hypokotyls von <i>Arabidopsis</i> -Keimlingen . . . . .                    | 35 |
| 1.25 | Modell der Zellwand . . . . .  | 36 |
| 1.26 | Expansin lockert die Zellwand-Struktur . . . . .                                   | 37 |
| 1.27 | Strecken des Hypokotyls beim <i>Arabidopsis</i> -Keimling . . . . .                | 38 |
| 1.28 | Circumnutation beim <i>Arabidopsis</i> -Keimling . . . . .                         | 38 |
| 1.29 | Markieren verschiedener Teile des Hypokotyls . . . . .                             | 39 |
| 1.30 | Gravitrope Pendelbewegung eines Sonnenblumenkeimlings . . . . .                    | 40 |
| 1.31 | Zeitlicher Verlauf des gravitropen Pendels einer Sonnenblume . . . . .             | 40 |
| 1.32 | Rückkopplungsmodell des gravitropen Pendels . . . . .                              | 41 |
| 1.33 | Circumnutationen im Weltraum-Experiment . . . . .                                  | 41 |

## Abbildungsverzeichnis

|      |   |    |
|------|---|----|
| 2.2  | Gelenke am Kleeblatt  | 43 |
| 2.1  | Klee in Tag- und Nachtstellung                                      | 44 |
| 2.3  | Carl von Linnè  | 44 |
| 2.4  | Charles Darwin  | 45 |
| 2.5  | Robinie   | 45 |
| 2.6  | Blühende Nachtkerzen  | 46 |
| 2.7  | Blütenblattbewegung bei <i>Kalanchoe</i>                            | 46 |
| 2.9  | Blattbewegungen schützen vor Kälte                                  | 47 |
| 2.10 | Klee im normalen und in einem inversen Tag                          | 48 |
| 2.11 | Klee im Dauerlicht  | 48 |
| 2.8  | Nachtfalter-Blume und Tagfalter-Blume                               | 49 |
| 2.12 | Circadiane Uhr im Klee-Gelenk                                       | 50 |
| 2.13 | Klee-Gelenk ohne Blättchen  | 50 |
| 2.14 | Klee-Fieder außer Takt  | 50 |
|      |   |    |
| 3.1  | Primär- und Sekundärblätter der Bohne                               | 53 |
| 3.3  | Bohnenblattbewegung   | 54 |
| 3.2  | Primärblätter der Buschbohne in Tag- und Nachtstellung              | 54 |
| 3.4  | Bohnen mit oberem und unterem Gelenk am Blattstiel                  | 55 |
| 3.5  | Schattenriß eines oberen Bohnen-Gelenkes                            | 55 |
| 3.6  | Tagesuhr der Bohnen ist im Dauerlicht langsamer                     | 56 |
| 3.7  | Quer geschnittenes Blattgelenk einer Bohne                          | 56 |
|      |   |    |
| 4.1  | <i>Desmodium</i> -Blatt   | 59 |
| 4.2  | Bewegungskurven der Endfieder und Seitenfieder von <i>Desmodium</i> | 60 |
| 4.4  | Pulvinus eines Seitenfieders von <i>Desmodium gyrans</i>            | 61 |
| 4.3  | <i>Desmodium</i> -Pflanze in Tag- und Nachtstellung                 | 62 |
| 4.5  | Wie Motorzellen des Gelenks schwellen und schrumpfen                | 63 |
| 4.6  | Wie Mineralsalze in Pflanzenzellen hinein- und herauskommen         | 65 |
| 4.7  | Wie das <i>Desmodium</i> -Gelenk gebaut ist                         | 66 |
| 4.8  | Drehen oder pendeln der Seitenfieder von <i>Desmodium</i>           | 67 |
| 4.9  | Kleines Gewächshaus aus Kunststoff-Folie für <i>Desmodium</i>       | 68 |
| 4.10 | Bewegungskurven von <i>Desmodium</i> und Temperatur                 | 69 |



# Tabellenverzeichnis

|     |   |    |
|-----|---|----|
| 3.1 | Blattbewegung und Stundenuhr der Bohne bei verschiedenen Temperaturen | 54 |
|-----|---|----|

## *Tabellenverzeichnis*

# Einführung

Als ich zur Schule ging, hatte ich das große Glück, in Biologie, Chemie und Physik Lehrer zu haben, die uns Schülern zeigten, wie man experimentiert: Sie lehrten uns beobachten und fragen. Sie zeigten uns, wie man mit Experimenten die Natur dazu bringen kann, Antworten zu geben. Das hilft uns, die Natur immer besser zu verstehen.

Inzwischen haben die Menschen immer mehr über die Vorgänge in der Natur herausbekommen. Wir können uns darüber in Büchern und Filmen eingehend informieren. Das hat aber auch Nachteile. Ein Nachteil ist, daß wir leicht vergessen, wie man diese Informationen gefunden hat und wie mühsam das oft war. Ein anderer Nachteil ist, daß wir nicht mehr versuchen, Fragen zu stellen und eigene Antworten darauf zu finden.

Ich habe in diesem Buch ein paar interessante Vorgänge beschrieben, die mit dem Wachsen und Bewegen von Pflanzen zu tun haben.<sup>1</sup> Ich lege aber viel Wert darauf, daß Du das beschriebene auch selbst beobachtest. An verschiedenen Stellen des Buches schlage ich Versuche vor, mit denen man Fragen beantworten und Hypothesen<sup>2</sup> entscheiden kann. Denn: Wie immer im Leben lernt man am besten durch Tun. Die Römer sagten

Verba docent

---

<sup>1</sup>Im Buch von [Hensel \(1981\)](#) sind zahlreiche weitere Beispiele zu finden

<sup>2</sup>eine (zunächst unbewiesene) Annahme. Sie muß erst bewiesen werden, bevor sie zum gesicherten Bestand unseres Wissens wird

exempla trahunt

auf Deutsch: Worte belehren, Beispiele bringen voran.



# Übersicht

Sicherlich hast Du schon einmal einen Samen beim Keimen beobachtet. Wenn nicht, wird es höchste Zeit. Denn das ist eines der interessantesten Vorgänge im Leben einer Pflanze. Du kannst in Kapitel 3 lesen, wie man einen Bohnensamen beim Keimen beobachtet und was man da alles sehen kann.

Wie entsteht ein Same, wozu dient er, wie wird aus dem Samen eine Pflanze? Das Strecken eines Keimlings in die Länge ist komplizierter, als man es sich vorstellt. Der Pflanzenstängel wird nicht einfach nur länger. Stattdessen zeigt er beim Strecken mehrere verschiedene Bewegungen. Wir werden Methoden kennenlernen, mit denen man sich genauer ansehen kann, wie dieses komplizierte Wachsen abläuft.

Für eine Pflanze ist es wichtig, zum Licht zu wachsen. Sind Pflanzen beschattet, suchen sie einen Weg zum Licht. Sie stehen dann oft etwas schief. Das kannst Du gut an Waldrändern beobachten, wo Büsche und sogar Bäume schräg ins Freie wachsen.

Wird eine Pflanze durch Sturm oder Regen oder beides niedergedrückt, kann sie sich wieder aufrichten. Das kannst Du am besten an einem Getreidefeld sehen. Nach dem Sturm können große Teile des Feldes auf den Boden gedrückt sein.<sup>3</sup> Wenn Du einige Tage später wieder an dem Feld vorbeikommst, haben sich die meisten Halme wieder aufwärts gerichtet. Du kannst an den Halmen erkennen, daß sie an der Unterseite der Halmknoten stärker gewachsen

sind als an der Oberseite und dadurch den Halm über dem Knoten wieder in die Senkrechte gebracht haben. Wir werden auch einen Versuch durchführen, der zeigt, wie ein Sonnenblumen-Keimling beim Versuch, senkrecht zu wachsen, um die Lotrechte pendelt (Abschnitt 1.11).

Wenn Du Dir auf einer Wiese den Weißklee anschaut (Abbildung 0.1), kannst

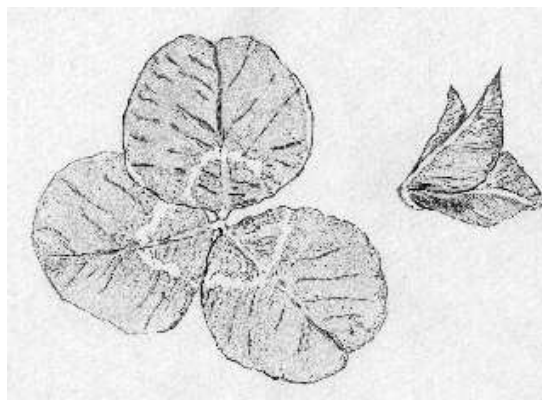


Abbildung 0.1: *Weißklee in Tag- (links) und Nachtstellung (rechts), Aufsicht*

Du die dreiteiligen Blätter gut erkennen. Schaust Du sie Dir am Abend an, sind sie zusammengefaltet und vom dritten Blatt wie von einem Mantel umhüllt. Jedes der drei Blättchen hat ein Gelenk. Sie sitzen alle am Ende des Blattstieles und sind für tagesperiodische Blattbewegungen verantwortlich. Man kann zeigen, daß sie auch unabhängig voneinander reagieren können. Wenn man zum Beispiel nur ein Blatt beleuchtet, ändert dieses, und nur dieses, seinen Bewegungsrhythmus. Die anderen beiden kümmern sich nicht.

<sup>3</sup>Das sieht man besonders häufig bei den Getreidesorten mit langen Halmen. Sie werden heute nicht mehr oft angebaut, weil die Bauern weniger Stroh brauchen als früher.

## Übersicht

Bohnenpflanzen können ebenfalls ihre Blätter bewegen. Sie haben Gelenke am unteren und am oberen Ende der Blattstiele, die das bewirken. Diese Gelenke wollen wir uns etwas genauer ansehen, damit wir verstehen, wie die Bewegung zustande kommt. Bei der Bohne gibt es noch zusätzlich schnelle Bewegungen. Sie finden am gleichen Blatt statt.

Es gibt viele andere Pflanzen, die sich nicht nur beim Wachsen bewegen. Sie können ihre Blätter heben und senken oder sogar drehen. Ein wahrer Meister darin ist die Telegrafepflanze *Desmodium*. Sie hat Blätter, die aus Blättchen zusammengesetzt sind und die man Fieder nennt (Abbildung 0.2). Die großen Endfieder senken sich am Abend und hängen schließlich nach unten. Am Morgen bewegen sie sich wieder nach oben, bis sie waagrecht stehen. Diese Fieder sind also eine Art Tagesuhr. Daneben gibt es aber auch ein oder zwei kleine Seitenfieder, die eine Art Minutenzeiger darstellen. Auch sie bewegen sich auf und ab, brauchen dazu aber nur einige Minuten und tun das Tag und Nacht.



Abbildung 0.2: *Telegraphenpflanze* *Desmodium gyrans* mit großen Endfiedern und kleinen Seitenfiedern

## *Übersicht*



# 1 Auf krummen Touren

Viele Pflanzen verbringen ungünstige Zeiten im Samen, während die Mutterpflanze abstirbt. Werden die Umweltbedingungen besser, keimen die Samen und die jungen Keimlinge strecken sich dem Licht entgegen. Das ist oft mit Drehbewegungen verbunden. Auf seitliches Licht wachsen die Pflanzen zu. Umgekippte Pflanzen können sich wieder aufrichten. An welchen Stellen des Pflanzenstängels all das passiert, kann man mit Video-Nahaufnahmen herausbekommen. Sonnenblumenkeimlinge pendeln hin und her, wenn sie durch die Schwerkraft gereizt wurden.

Wenn eine Pflanze den Winter im Samen geschützt verbracht hat, keimt er, wenn die Umweltbedingungen wieder günstig sind. Die Wurzel bricht durch die Samenschale, der Stängel streckt sich, die Keimblätter entfalten sich. Das hört sich einfach an, ist aber ziemlich kompliziert, wie Du sehen wirst, wenn Du dieses Kapitel liest.

## 1.1 Samen – Embryonen in Wartestellung

Wenn ein Frosch seine Eier abgelaicht hat, entwickeln sich aus der Eizelle durch Teilen zwei, vier, acht und bald sehr viele Zellen. Sie bilden den Frosch-Embryo. Dieser wird zur Kaulquappe. Sie schlüpft aus der Eihülle und wird schließlich zum Frosch.

Bei Pflanzen ist es ähnlich. Im Samen liegt ein Embryo, der darauf wartet, zu keimen und zu einer Pflanze auszuwachsen, sobald die Bedingungen dafür günstig sind.

Wenn wir einen Bohnensamen für 24

Stunden in Wasser legen, quillt er stark auf. Wir können ihn dann auf feuchtes Filterpapier legen und beobachten, wie er keimt (siehe Abbildung 1.1). Die Samen-

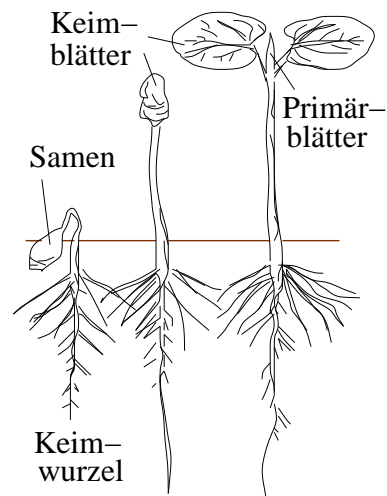


Abbildung 1.1: Aus dem Samen (S) einer Stangenbohne bricht nach dem Quellen die Keimwurzel durch (links). Dann schiebt sich der Keimling mit den Keimblättern durch den Boden (Mitte). Die Keimblätter dienen bei der Bohne als Stärke- und Eiweiß-Speicher. Auch die ersten Laubblätter (Primärblätter) sind bereits angelegt (rechts). Nach [Rauh \(1941\)](#)

schale wird von der Keimwurzel durchbrochen. Bald drücken sich auch die beiden Keimblätter durch die Schale. Sie sind noch nach unten gekrümmt, richten sich aber auf und entfalten sich, wenn die Pflanze im Licht ist und sich streckt. Das Strecken wollen wir später etwas genauer betrachten.

### 1.1.1 Wie ein Samen entsteht

Um zu verstehen, was ein Pflanzensamen ist, müssen wir uns zuerst einmal ansehen, wie er entsteht. Dazu schauen wir uns die Blüte einer Pflanze an (Abbildung 1.2). Sie besteht aus einem Blütenstiel, einem Kelch aus Kelchblättern, aus Blütenblättern, Staubblättern und in der Mitte aus einem Fruchtknoten mit einer Narbe. Am Ende der Staubblätter sitzen Pollensäcke, in denen sich sehr viele Pollen befinden.

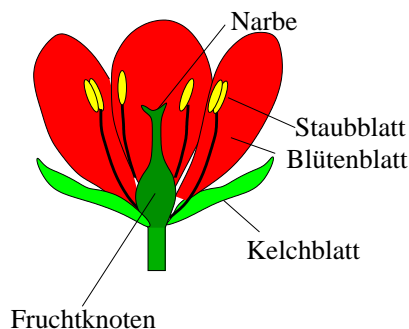


Abbildung 1.2: Blüte einer Pflanze mit Blütenstiel, einem Kelch aus Kelchblättern, Blütenblättern, Staubblättern und in der Mitte einem Fruchtknoten mit Narbe. Am Ende der Staubblätter sitzen Pollensäcke mit Pollenkörnern

Wenn Pollen auf die Narbe gelangt, keimt ein Pollenschlauch aus und wächst zur Eizelle im Fruchtknoten. Dort kommt der Kern des Pollens zur Eizelle und verschmilzt mit dem Kern. Eine männliche (vom Pollen) und eine weibliche Zelle (im Fruchtknoten) bilden nun eine befruchtete Eizelle. Sie teilt sich, wie die befruchtete Eizelle des Frosches, bis ein Embryo gebildet ist. Er läßt bereits die Grundgestalt der späteren Keimpflanze erkennen (Wurzel, Stengel, Keimblätter). Die Geschichte ist allerdings etwas komplizierter, weil nämlich um den Embryo herum ein Nährgewebe gebildet wird, daß den Samen er-

nährt.

In den meisten Fällen bleibt jetzt der Samen erst einmal in einem Ruhestadium. Er braucht einige Zeit (zum Beispiel die Wintermonate), bevor er dann keimt und zu einer neuen Pflanze auswächst.

### 1.1.2 Was ein Samen zum Keimen braucht

Im trockenen Zustand kann ein Samen längere Zeiten überdauern. Kommt er mit Wasser in Berührung, quillt er und beginnt, sich aus der Samenschale herauszuzwängen und sich zu strecken (siehe Abschnitt 1.4). Die Keimblätter richten sich auf und entfalten sich. Später entwickelt sich dann der Keimling zu einer Pflanze.

Es ist nicht nur Wasser, was der Samen zum Keimen braucht. Bei einer ganzen Reihe von Pflanzen keimt der Samen erst nach einer längeren Ruheperiode. Oft brauchen solche Samen eine Zeit mit niedrigen Temperaturen, damit sie dann bei günstigen Temperaturen keimen. Samen anderer Pflanzen haben eine innere Jahresuhr, die ihnen die Zeit meldet, zu denen sie keimen sollen. Wieder andere Pflanzen brauchen für ihre Samen lange Tage (also Sommer), damit diese keimen. Andere Samen keimen nur, wenn sie im Licht liegen. Man nennt sie Lichtkeimer. Ihre Samen dürfen also nicht von Erde bedeckt sein. Wenn das der Fall ist, müssen sie warten, bis die Erde durch Wind oder Regen fortgetragen ist. Dann existieren aber auch Samen, die nur keimen, wenn sie im Dunkeln sind. Diese Dunkelkeimer müssen warten, bis sie in die Erde geschwemmt werden oder sie vom Wind mit Erde bedeckt werden. Schließlich gibt es auch Samen, aus dessen Schalen durch Regen ein Stoff ausgewaschen werden muß, damit sie keimen. Alle diese Tricks dienen dazu, die Pflanzen zu einer Zeit keimen zu

lassen, in der sie gut wachsen, blühen und fruchten können.

## 1.2 Keimen zum Licht

Für Pflanzen ist Licht ganz besonders wichtig. Es liefert ihnen die Energie, um alle Stoffe herzustellen, die sie zum Wachsen braucht. Deshalb versucht eine Pflanze, möglichst rasch ans Licht zu kommen. Wenn der Samen in der Erde liegt und keimt, streckt sich der junge Keimling mit seinem Stängel nach oben, bis er ans Licht gelangt ist. Wie das geschieht, wird im Unterabschnitt 1.4 an einem Beispiel beschrieben.

Damit die Keimblätter beim Strecken nicht von der Erde verletzt werden, durch die sich die Pflanze hindurcharbeiten muß, sind sie zunächst nach unten gekrümmt (Abbildung 1.3). Außerdem sind die Keimlinge noch nicht grün. Erst, wenn die Pflanze ans Licht gelangt ist, richten sich die Keimblätter auf, entfalten sich, sodaß sie waagrecht stehen, und ergrünen. Außerdem hört das Strecken auf. Jetzt brauchen die Keimlinge nicht mehr auf die Reservestoffe im Samen zurückzugreifen, um sich zu ernähren. Sie können mit dem Sonnenlicht und besonderen Vorrichtungen in den Zellen, den Chloroplasten, Zucker und andere Verbindungen herstellen, die sie am Leben halten und Baustoffe zum Wachsen liefern. Die Wurzeln stellen das nötige Wasser und die Mineralstoffe zur Verfügung.

## 1.3 *Arabidopsis thaliana* – die Taupflanze der Botaniker

Die Botaniker sind Leute, die das Leben der Pflanzen untersuchen. Sie beschäftigen sich mit der Botanik. In der modernen Botanik



Abbildung 1.3: *Beim Keimen eines Salat-Samens ist zunächst der Plumula-Hacken zwischen Hypokotyl und Keimblättern des Keimlings gekrümmt (links). Er richtet sich auf, wenn die Pflanze Licht bekommt (Mitte). Dann entfalten sich die Keimblätter (rechts).*

wird besonders oft mit einer Pflanze gearbeitet, die an Wegrändern und auf Schutthalden wächst. Sie heißt Ackerschmalwand oder lateinisch *Arabidopsis thaliana* (Abbildung 1.4). Warum haben sie gerade diese Pflanze gewählt? Das hat mehrere Gründe. Die Samen keimen leicht, die Pflanzen wachsen schnell zu einer Pflanze heran, die bald wieder Samen liefert. Man braucht also nicht lange bis zur neuen Generation zu warten. Das ist wichtig, weil nämlich die Botaniker einen besonderen Trick anwenden, um das Leben einer Pflanze zu verstehen: Sie suchen nach Mutanten.

Eine Mutante unterscheidet sich vom Wildtyp durch eine bestimmte Eigenschaft. Zum Beispiel könnte eine Mutante länger sein als der Wildtyp (Abbildung 1.5). Und warum ist diese Mutante länger? Ein Gen ihres Erbgutes hat sich geändert und dadurch einen bestimmten Schritt bei der Entwicklung verändert. Zum Beispiel könnte ein Stoff, der verhindert, daß sich die Zellen im Stängel des Keimlings strecken, nicht mehr gebildet werden. Diese Mutante streckt sich dadurch stärker als der Wildtyp. Mit solchen Mutanten kann man herausbekommen, was passiert, wenn Pflanzen wachsen und sich entwickeln.

Bei den Zoologen, also Leuten, die Tiere



Abbildung 1.4: *Arabidopsis* als fakultative Langtagpflanze. Links vegetativ, rechts blühend



Abbildung 1.5: Eine Mutante von *Arabidopsis* mit langem Hypokotyl. Nach einer Fotografie in [Taiz and Zeiger \(1998\)](#)

untersuchen, hat eine kleine Fliege Furore gemacht. Sie heißt Taufliege, lateinisch *Drosophila*. Die Fliege vermehrt sich sehr schnell, sie hat viele Nachkommen, ist leicht zu halten und man kann leicht Mutanten erzeugen. Die gleichen Eigenschaften hat auch die Ackerschmalwand. Man nennt sie deshalb auch scherzhaft die *Drosophila* der Botaniker.

Aber wir wollen wieder zu dem Keimling zurückkehren, der aus der Samenschale gewachsen ist und sich streckt, um ans Licht zu gelangen. Dieser Abschnitt sollte nur erklären, warum wir uns gerade die Ackerschmalwand heraussuchen, um damit das Wachsen zu untersuchen.

## 1.4 Eine Anlage, mit der wir das Wachsen von Keimlingen beobachten können

Um zu beobachten, wie sich die Ackerschmalwand zum Licht streckt, streuen wir den sehr kleinen Samen auf ein feuchtes

#### 1.4 Eine Anlage, um das Wachsen von Keimlingen zu beobachten

Filterpapier. Damit es nicht austrocknet, steckt ein Streifen Filterpapier in einem Wassergefäß unter dem Deckel. Wenn der Samen über Nacht gequollen ist, verteilen wir ihn gleichmäßig über das Filterpapier (Abbildung 1.6).

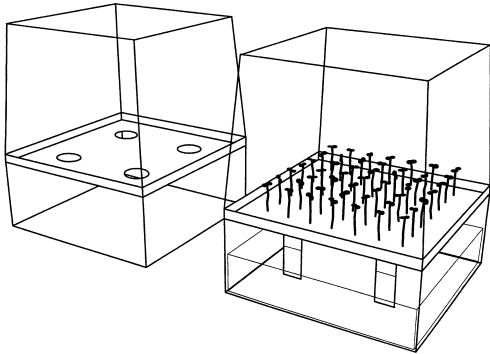


Abbildung 1.6: Samen von *Arabidopsis* auf feuchtem Filterpapier. Es befindet sich in einem Deckel eines Wassergefäßes und ist über einen Docht mit dem Wasser verbunden. Links Gefäß mit Deckel, vier Löchern und Haube, rechts mit Keimlingen

Leider ist der Keimling von *Arabidopsis* sehr klein. Wir müssen ihn deshalb mit einer Lupe beobachten. Andreas Neugebauer und Winfried Hellrung haben eine Anlage gebaut, mit der man das Strecken der Pflänzchen Tag und Nacht fotografieren kann (Abbildung 1.7). Die vielen Bilder, die dabei entstanden, werden wir uns später ansehen. Andreas hat über das Strecken von Keimlingen in Tübingen seine Doktorarbeit geschrieben (Neugebauer (2002), Abbildung 1.8). Winfried hat in Darmstadt Steuerungstechnik studiert und später einige Semester Biologie in Tübingen. Er kennt sich sehr gut mit Computern aus und kann Programme schreiben, mit denen man die Pflanzen automatisch aufnehmen und die Ergebnisse auswerten kann. Man nennt das Bildanalyse.



Abbildung 1.8: Andreas Neugebauer (oben) hat eine Doktorarbeit über das Strecken von *Arabidopsis*-Pflanzen gemacht und Winfried Hellrung (unten) hat dazu die Geräte gebaut und die Programme geschrieben



## 1 Auf krummen Touren

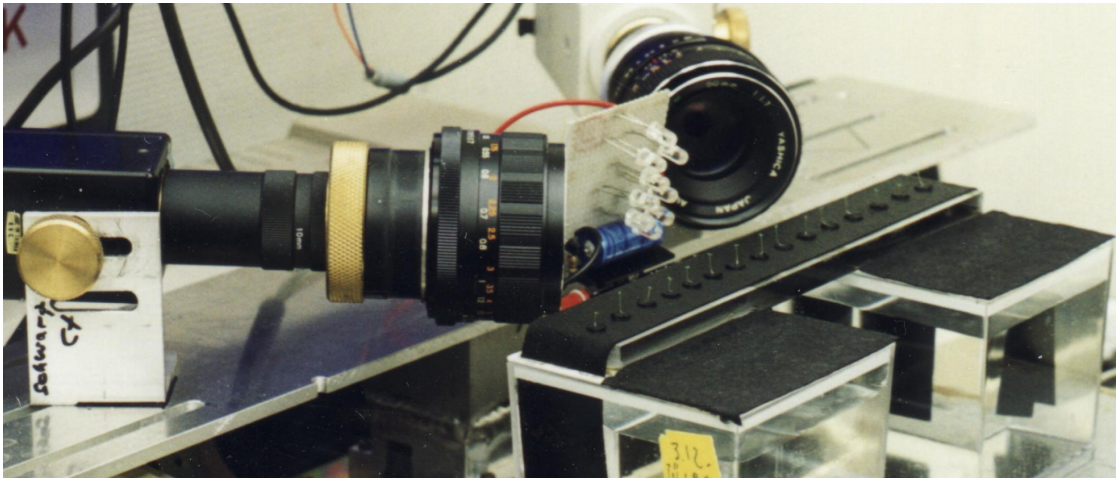


Abbildung 1.7: Eine Anlage, mit der man dreidimensionale Bilder von Arabidopsis Keimlingen aufnehmen kann. Zwei Kameras sind im rechten Winkel zueinander auf einem Schlitten montiert, der waagrecht, senkrecht und nach vorn und hinten über eine Steuereinheit bewegt werden kann. Der Ort, an dem die einzelnen Pflänzchen stehen, wird eingestellt und von der Steuerungseinheit gemerkt. Sie fährt die einzelnen Pflanzen an, macht so viel wie möglich Bilder, die gemittelt und gespeichert werden, fährt dann zu nächsten Pflanze, macht dort das gleiche, und beginnt nach vier Minuten wieder bei der ersten Pflanze. Diese und weitere Aufnahmen aus [Neugebauer \(2002\)](#)



Abbildung 1.9: Video-Kamera mit Zwischenringen (gelber Ring und schmalere Ringe links davon) zwischen Linse (rechts) und Kamera-Gehäuse (links) für Nahaufnahmen von Arabidopsis-Keimlingen. Ganz rechts erkennt man einen Satz Infrarot-Leuchtdioden, mit denen die Keimlinge beleuchtet werden

Zunächst wollen wir die Anlage kennenlernen. Die Keimlinge sind sehr klein. Wir brauchen deshalb eine Kamera, die solche kleinen Objekte so aufnimmt, daß sie auf dem Bild groß zu sehen sind. Dazu wird zwischen die Kamera-Linse und das Kamera-Gehäuse eine Reihe von Zwischenringen geschraubt. Wir verwenden eine Videokamera, damit die Bilder in einem Computer gespeichert werden können (Abbildung 1.9).

Damit wir mehr als eine Pflanze aufnehmen können, haben wir eine Maschine gekauft, die man normalerweise benutzt, um Metallstücke mit Computer-Steuerung zu bearbeiten. Mit ihr kann die Kamera vor einer Bank verschoben werden, auf der bis zu zwanzig einzelne Keimlinge wachsen (Abbildung 1.10). Sie stehen auf einem schwarzen Filterpapier, das in eine Wasserschale taucht und auf diese Weise immer feucht bleibt. Die Kamera fährt zu einer Position, von der sie einen Keimling scharf aufnehmen kann. Danach fährt sie zu der nächsten Position, um die folgende Pflanze aufzunehmen, und so weiter, bis sie bei der letzten Pflanze angekommen ist. Dann fährt der Schlitten wieder in die Ausgangsstellung, in der die erste Pflanze aufgenommen wurde, und die Aufnahme-Serie wird wiederholt. Das Spiel wiederholt sich alle vier Minuten.

Nun haben wir aber ein Problem. Wie wir später sehen werden, wachsen die Keimlinge nicht gerade nach oben, sondern drehen sich beim Wachsen. Ein Keimling kann sich also zum Beispiel in einem bestimmten Augenblick nach vorn zur Kamera krümmen. Er würde dann auf dem Bild kürzer aussehen. Deshalb haben wir zwei Kameras benutzt und so auf dem Schlitten aufgebaut, daß die eine von links, die andere von rechts auf den Keimling sieht. Die beiden Kameras bilden einen rechten Winkel zueinander (siehe Abbildung 1.11).

Aus den beiden Bildern der gleichen Pflanze kann man jetzt eine drei-dimensionale Pflanze berechnen.

Wir können uns sogar die Pflanze dreidimensional (also räumlich) ansehen, wenn wir das eine Bild grün, das andere Bild rot färben (per Computer) und uns eine Brille mit einem roten und einem grünen Glas aufsetzen. Dann sieht das Auge mit dem grünen Glas nur das grüne Bild, weil die rote Farbe nicht durch das grüne Glas kommt. Das Auge mit dem roten Glas sieht nur das rote Bild, weil grün nicht hindurch kommt. Die Bilder aus verschiedenen Blickwinkeln werden nun im Gehirn zu einem räumlichen Bild zusammengesetzt. Du kannst Dir den Film in Abbildung 1.12 mit der beigefügten rot-grün-Brille ansehen.

Wie man die Bilder weiter auswertet, um zu verstehen, was beim Wachsen passiert, ist in Abschnitt 1.8 beschrieben.

## 1.5 Strecken und Drehen: Langsam und schnell

Als Du Dir den Film in Abbildung 1.12 mit der rot-grün-Brille angesehen hast, ist Dir sicherlich aufgefallen, daß sich der Keimling nicht einfach in die Höhe streckte, sondern sich dabei auch drehte. Man nennt diese Drehbewegungen Circumnutationen (circum – herum, nutation – Nicken). Sie wurden schon sehr früh bei anderen Pflanzen beobachtet. Der berühmte Biologe Charles Darwin hat sie in seinem Buch ‘The power of movement in plants’ (Deutsche Übersetzung: Vom Bewegungsvermögen der Pflanzen, ) beschrieben. Gut untersucht sind zum Beispiel die Pendelbewegungen von im Dunkeln gewachsenen Sonnenblumen-Keimlingen. Wir werden sie im Abschnitt 1.11 noch näher kennenlernen.

## 1 Auf krummen Touren

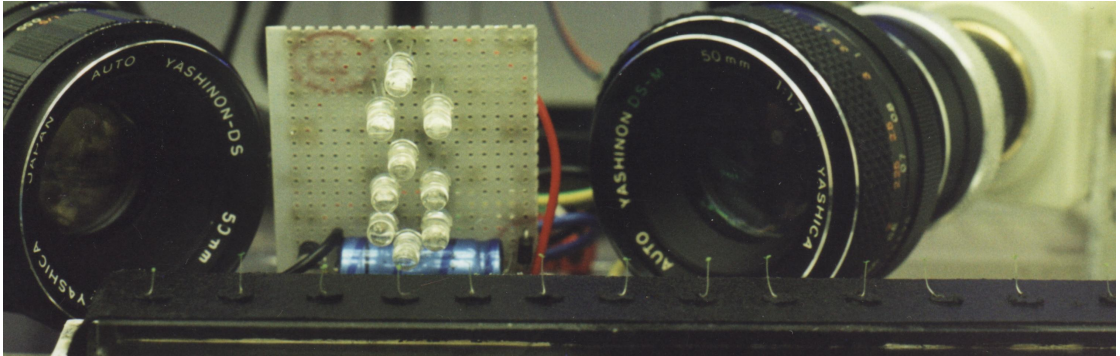


Abbildung 1.10: Bank mit Arabidopsis-Keimlingen, die nacheinander von den beiden Videokameras (nächstes Bild) dreidimensional aufgenommen werden. Infrarot-Leuchtdioden zwischen den Objektiven der Kameras zum Beleuchten der Keimlinge

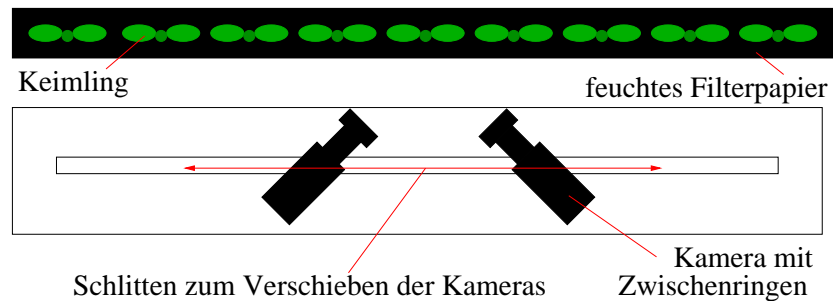


Abbildung 1.11: Zwei Videokameras werden verwendet, um dreidimensionale Aufnahmen von Arabidopsis Keimlingen zu machen. Sie werden auf einem Schlitten seitlich jeweils zur nächsten Pflanze verschoben. Am Ende fährt der Schlitten wieder an den Anfang, um nach vier Minuten wieder von jeder Pflanze Aufnahmen zu machen



## 1.5 Strecken und Drehen: Langsam und schnell

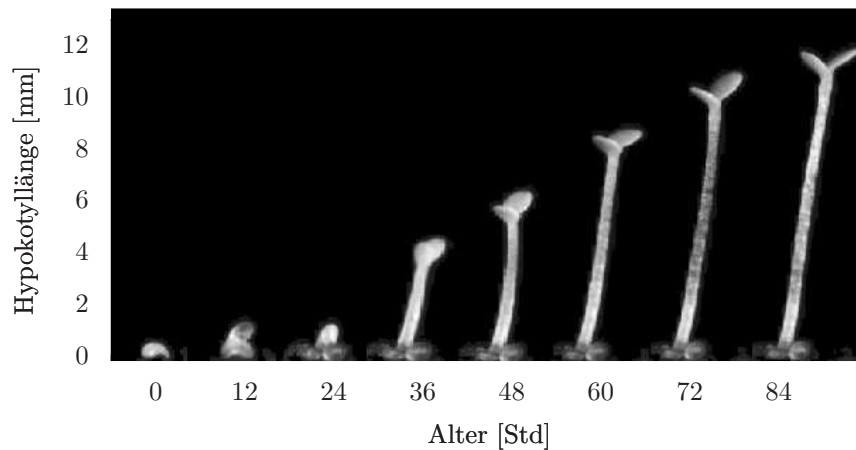


Abbildung 1.12: Arabidopsis-Pflanze beim Keimen und Strecken. Zur Demonstration gibt es auf <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox> einen Zeitraffer-Film. Mit einer rot-grün-Brille kann man dann das Keimen und Strecken dreidimensional sehen. Dabei wird man erkennen, daß sich das Hypokotyl nicht einfach streckt, sondern dabei auch dreht. Man nennt das *Circumnutation*



Abbildung 1.13: Joachim Schuster links mit Doktorhut, rechts zivil. Am Ende einer Doktorarbeit wird der Doktorand geprüft. Danach wird das gefeiert und von den Kollegen und Freunden ein passender Doktorhut verliehen, hier mit schwingenden Sonnenblumenkeimlingen

## 1 Auf krummen Touren

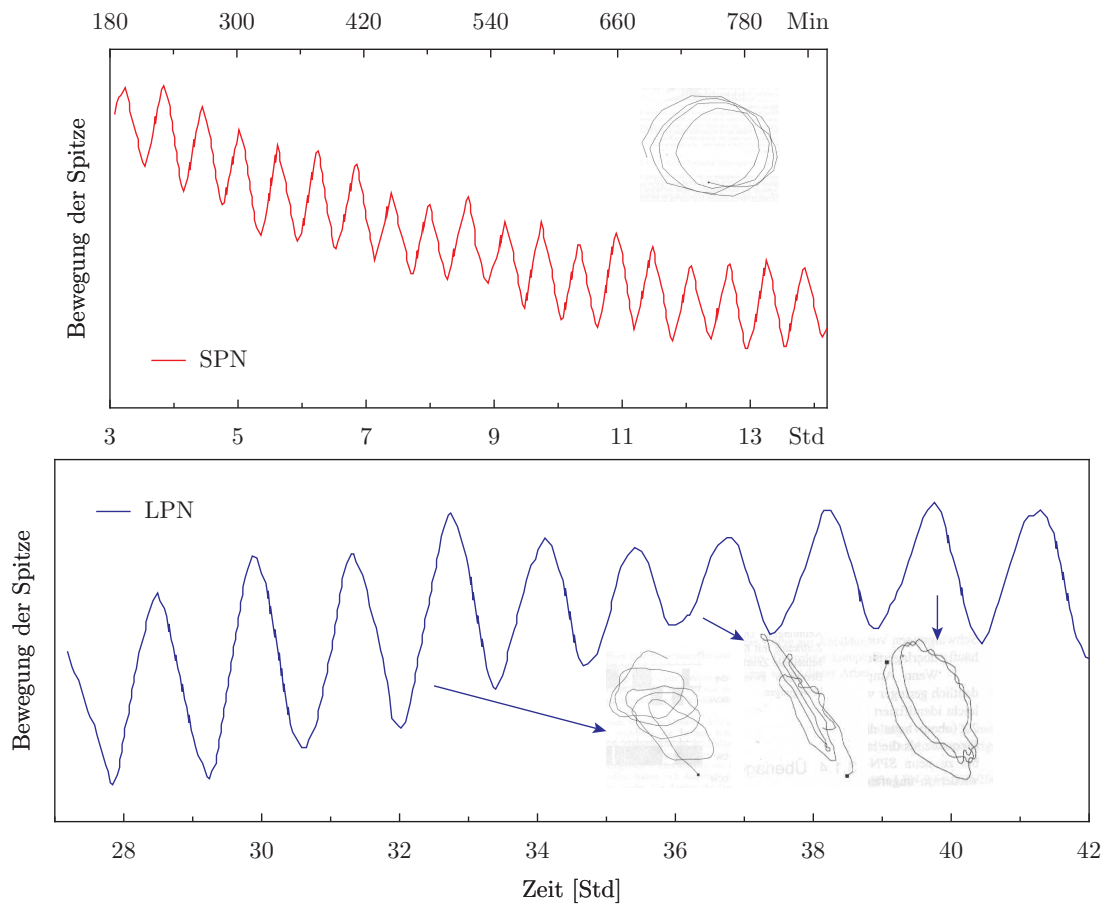


Abbildung 1.14: Wenn sich das Hypokotyl streckt, dreht sich die Spitze des Keimlings von *Arabidopsis*. Dabei gibt es schnelle und langsame Circumnutationen. Von der Seite gesehen bewegt sich die Spitze hin und her. Die schnelle Bewegung (SPN = short period nutation, also Nutation mit kurzen Perioden) ist im oberen Teil der Abbildung dargestellt (rot, untere x-Achse in Stunden, obere x-Achse in Minuten). Die schwarze Kurve zeigt die Spur der Bewegung der Spitze, wenn man von oben auf die Pflanze schaut. Sie verlief im Uhrzeigersinn und endete bei dem Markierpunkt. Im unteren Teil der Abbildung ist eine langsame Bewegung (LPN = long period nutation, also Nutation mit langen Perioden) dargestellt (blau). Meistens verlaufen sie entgegengesetzt zum Uhrzeigersinn. So ist es zunächst auch hier (linker blauer Pfeil deutet auf Sicht von oben). Dann fing die Spitze des Keimlings an zu pendeln (mittlerer Pfeil), um sich danach im Uhrzeigersinn zu drehen (rechter Pfeil). Aus [Schuster \(1996\)](#)

Den Stängel unter den Keimblättern nennt man Hypokotyl. An ihm finden die Circumnutationen statt. Joachim Schuster (Abbildung ) hat in seiner Doktorarbeit die Circumnutationen bei Keimlingen der Ackerschmalwand, *Arabidopsis thaliana*, beschrieben. Es gibt davon am gleichen Hypokotyl verschiedene Arten. Manche sind schnell, andere langsamer (Abbildung 1.14). Wenn man von oben auf einen wachsenden Keimling sieht, erkennt man in Bildfolgen kreisförmige, eiförmige oder pendelartige Bewegungen. Die Drehrichtung ist verschieden, aber bei den meisten schnellen Circumnutationen (SPN) erfolgt sie im Uhrzeigersinn, während sie bei den langsameren Circumnutationen (LPN) bevorzugt entgegen dem Uhrzeiger verlaufen.

Die schnellen Circumnutationen (SPN) brauchen für eine Drehung 15 bis 60 Minuten. Sie kann man vor allem beobachten, wenn die Pflanze keimt und sich rasch streckt (siehe Abbildung 1.15, rote Kurve). Später sieht man dann beim Strecken die langsamen Circumnutationen (LPN, blaue Kurve). Sie dauern länger als eine Stunde, zum Teil sogar bis zu acht Stunden. Schau Dir die Abbildung genau an. Sie enthält viel Informationen über das, was die Spitze des Keimlings wann tut. Neben den schnellen und langsamen Circumnutationen kann man auch einen Tagesrhythmus erkennen. Er äußert sich im stufenförmigen Strecken des Hypokotyls. Wie sich ein Keimling streckt, ist also sehr viel komplizierter, als man es sich vorstellen würde. Erst, wenn man sich das Wachstum genau ansieht, erkennt man das periodische Drehen und die tagesperiodischen Stufen beim Strecken.

Die Zeit einer Umdrehung nennt man Periodenlänge oder kurz Periode. In Abbildung 1.16 ist aufgetragen, wie oft Schwin-

gungen mit den verschiedenen Perioden aufgetreten sind. Es gibt also ein ganzes Spektrum von Circumnutationen. Wie diese Schwingungen zustandekommen, wird im Abschnitt 1.8 näher besprochen.

Wir hatten schon in Abbildung 1.15 gesehen, daß die Stängel sich nicht gleichmäßig über die Zeit strecken, sondern Stufenförmig. Es lösen sich Zeitabschnitte mit schnellem Strecken ab mit solchen, in denen die Hypokotyle sich kaum verlängern, und zwar auch, wenn die Pflanzen im Dauerlicht bei konstanter Temperatur gehalten werden. Wenn wir die Zeitpunkte, zu denen sich die Keimlinge am stärksten strecken, auf der Zeitachse markieren und die Zeiträume zwischen diesen Punkten auf der Zeitachse ablesen, ergeben sich im dargestellten Beispiel Periodenlängen von 26.2 Stunden. Das ist etwa ein Tag. Das Hypokotyl streckt sich also im Rhythmus eines Tages zu bestimmten Zeiten stark und zu anderen kaum. Man sagt, das Strecken wird von einem circadianen<sup>1</sup> Rhythmus moduliert. Das ist noch deutlicher in Abbildung 1.17 zu sehen. Hier wurde nicht nur die Hypokotyllänge gegen die Zeit aufgetragen (rote Stufenkurve), sondern auch die Wachstumsrate (grüne Kurve). Man erhält sie, wenn man die Differenzen zwischen aufeinander folgenden Messwerten aufträgt (mathematisch ist das die erste Ableitung). Die tagesperiodischen Abstände sind an dieser Kurve gut zu erkennen.

Die Circumnutationen kommen in täglichen Schüben, und zwar auch, wenn die Pflanzen im Dauerlicht bei konstanter Temperatur gehalten werden (Abbildung 1.18). Sie treten nur während des starken Wachstums auf. Wir werden später sehen, daß Circumnutationen direkt mit dem Stre-

<sup>1</sup>circa = etwa, dies = Tag; also: etwa einen Tag dauernd

## 1 Auf krummen Touren

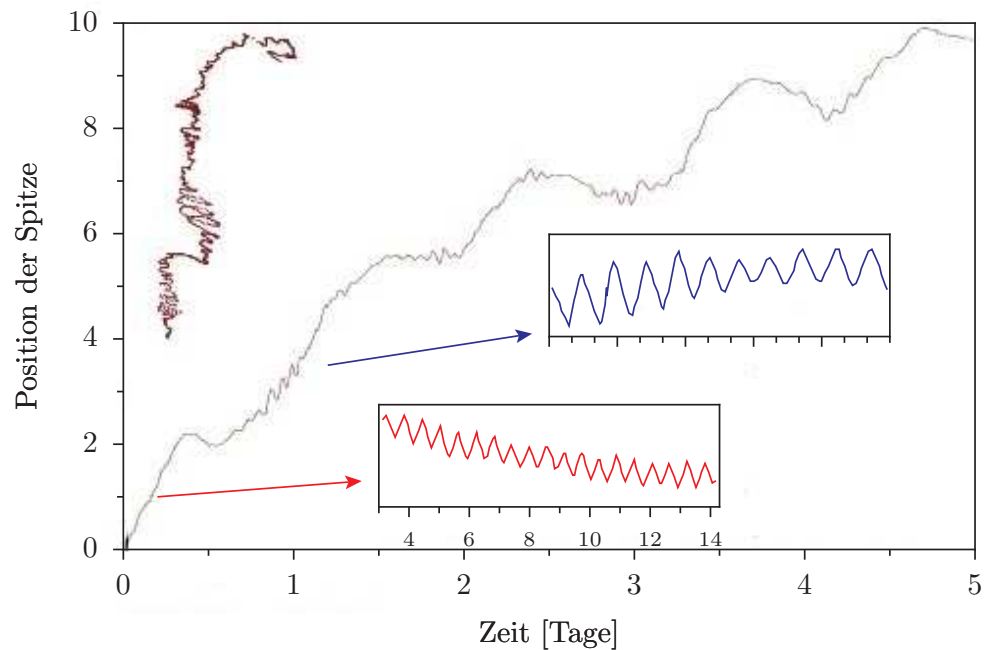


Abbildung 1.15: Die braune Kurve links oben verdeutlicht das Wachsen und Drehen des Keimlings, wenn man ihn von der Seite ansieht. Es ist nur die Spur der Spitze aufgezeichnet. Zunächst war die Pflanze klein (unten), streckte sich dann und drehte sich dabei. Danach streckte sich die Pflanze eine Weile nicht (die braune Kurve bleibt auf gleicher Höhe und fällt sogar etwas ab). Dann verlängerte sich das Hypokotyl wieder und drehte sich dabei, aber jetzt viel langsamer.

Leider kann man bei dieser Darstellung nicht sehen, wann das alles passiert. Das kannst Du besser erkennen, wenn Du die langgestreckte braune Kurve im Bild ansiehst. Sie ist gegen die Zeit (Tage) auf der waagerechten Achse aufgetragen. Am Anfang steigt sie stark an: Der Keimling streckt sich mächtig. Und dreht sich dabei. Weil das in der braunen Kurve nicht so gut zu sehen ist (die Abweichungen vom Lot sind nur gering), ist dieser Bereich als rote Kurve im Kasten vergrößert herausgezeichnet. Eine Umdrehung dauert etwa 35 Minuten. Dann hört – während der Nacht-Zeit – das Wachsen für eine Weile auf (die braune Kurve steigt nicht mehr an und fällt sogar etwas ab). Am nächsten Tag streckt sich das Hypokotyl wieder. Auch dabei dreht es sich, aber deutlich langsamer (etwa eineinhalb Stunden, die blaue Kurve im Kasten). Dann streckt sich der Keimling wieder langsamer oder nicht und hört auf sich zu drehen. Das wiederholt sich jeden Tag bis zum Ende des vierten Tages. Diese und weitere Abbildungen aus [Schuster \(1996\)](#)

## 1.5 Strecken und Drehen: Langsam und schnell

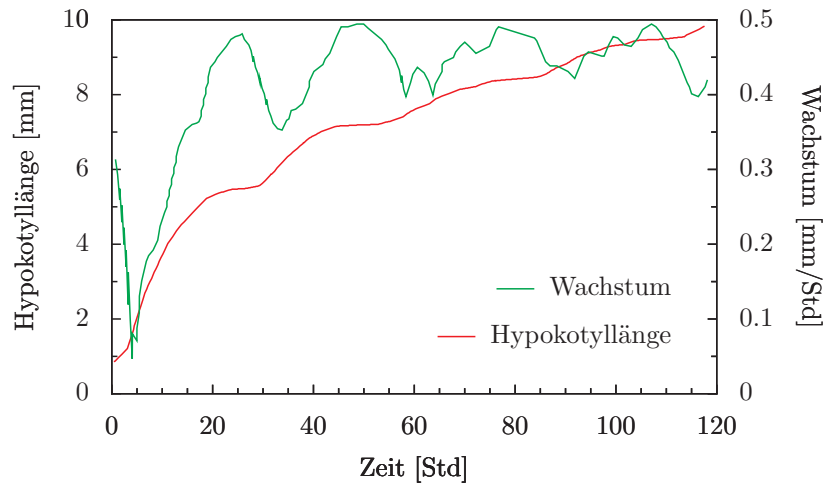


Abbildung 1.17: Das Strecken einer Arabidopsis Pflanze wird durch eine circadiane Uhr gesteuert. Dadurch streckt sich das Hypokotyl nicht gleichmäßig, sondern stufenförmig (rote Kurve). Während der steilen Kurventeile streckt sich der Keimling stark, während der flachen Kurventeile kaum. Waagerechte Achse zeigt die Zeit in Stunden, die senkrechte linke Achse die Länge des Keimlings. Die grüne Kurve zeigt die Wachstumsgeschwindigkeit. Man erhält sie aus der unteren, wenn man die Differenzen zum vorausgegangenen Wert bildet

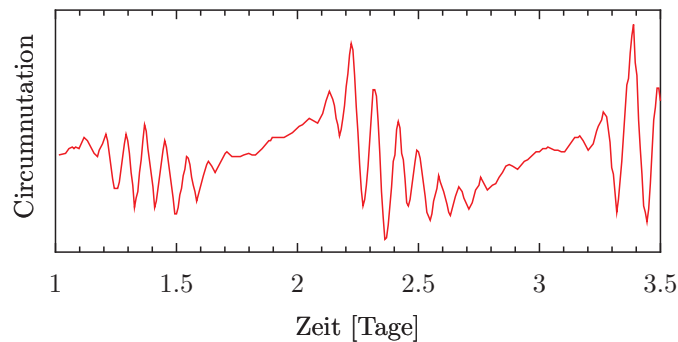


Abbildung 1.18: Circumnutation einer Arabidopsis Pflanze von der Seite gesehen. Auf der waagerechten Achse ist die Zeit in Tagen aufgetragen, auf der senkrechten Achse die jeweilige Lage der Keimlingsspitze

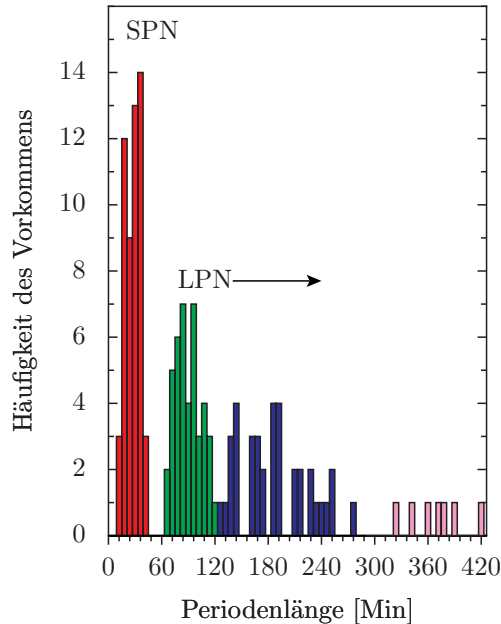


Abbildung 1.16: Auf der senkrechten Achse des Diagramms ist aufgetragen, wie häufig die verschiedenen Circumnutationen von Arabidopsis-Keimlingen beobachtet wurden. Du siehst, daß sich besonders viele im 20 bis 40-Minuten Takt drehen (SPN, rot markiert). Dann gibt es wieder viele im Takt von einer bis 2 Stunden (LPN, grün markiert). Weiter rechts auf der waagerechten Achse gibt es noch einmal zwischen 3 und 4 Stunden viele Circumnutationen (LPN, blau). Der erste Typ wird schnelle Circumnutation, der zweite Typ (eine Stunde oder länger als eine Stunde) langsame Circumnutation genannt

cken des Stängels zu tun haben.

Bei *Arabidopsis* gibt es weitere Vorgänge, die circadian kontrolliert werden (Abbildung 1.19). Zum Beispiel bewegen sich die Keimblätter und Folgeblätter im Tagesrhythmus etwas auf und ab. Auch die Spaltöffnungen in den Blättern öffnen und schließen sich circadian und damit schwankt die Wasserabgabe über die Spaltöffnungen (Transpiration) tagesperiodisch. Die Photosynthese wird ebenfalls durch die Tagesuhr circadian beeinflusst (Millar (1999)).

## 1.6 Krümmen zum Licht

Vielleicht hast Du schon einmal an einer Pflanze in einem dunklen Zimmer beobachtet, wie sie ihren Stängel zum hellen Fenster hin krümmt und auch die Blätter so stellt, daß sie möglichst viel vom Licht einfangen kann, das für ihr Leben von entscheidender Bedeutung ist (Abbildung 1.20).

Wenn Du das Gefäß mit Keimlingen (am Anfang des Unterabschnittes 1.4 beschrieben) nicht von oben, sondern seitlich beleuchtest, wirst Du bald sehen können, daß sich alle Keimlinge zum Licht hin krümmen. Man nennt das *Phototropismus*. Diese Fähigkeit ist wichtig für Pflanzen, die im Schatten von anderen Pflanzen gekeimt sind und beim Wachsen sehen müssen, möglichst viel Licht zu bekommen.

Mit unserer Registrieranlage können wir auch die phototropische Reaktion genauer untersuchen. Zum Beispiel können wir herausbekommen, welche Stellen des Hypokotyls sich zum Licht hin krümmen. Wir können ausmessen, wie lange es dauert, bis der Stängel sich krümmt, nachdem das seitliche Licht angeschaltet wurde. Wird das Licht wieder ausgeschaltet, wächst der Keimling wieder gerade (wobei er aber noch Circumnutationen zeigt). Wir können mit dieser

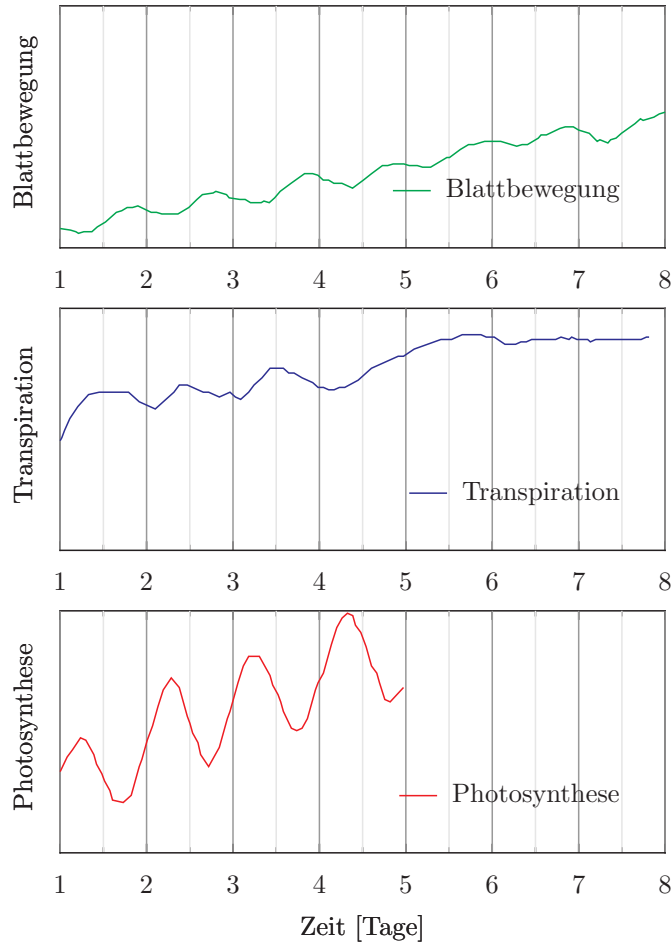


Abbildung 1.19: *Circadian* kontrollierte Vorgänge bei *Arabidopsis*: Oben: Größenzunahme des Primärblattes (grüne Kurve). Mitte: Transpiration (blaue Kurve). Unten: Photosynthese (rote Kurve). Hierbei wurde die rhythmische Regulation eines wichtigen Gens der Photosynthese (*LHC* = light harvesting complex oder Antennenpigment) mit einem genetischen Trick gemessen: Die Genexpression kann durch Biolumineszenz verfolgt werden (nach Millar (1999))

## 1 Auf krummen Touren

Anlage auch untersuchen, welche Farbe des Lichtes besonders wirksam ist.

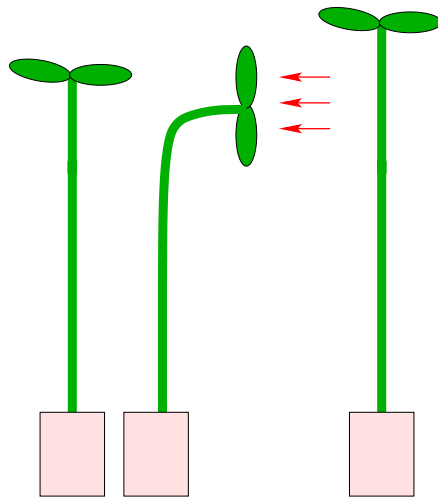


Abbildung 1.20: Eine Arabidopsis-Pflanze wurde im Schwachlicht angezogen (links) und dann seitlich beleuchtet (Mitte, rote Pfeile). Sie krümmt sich zur Lichtquelle. Wird das Licht ausgeschaltet, wächst die Pflanze wieder gerade (rechts)

### 1.7 Sich aufwärts krümmen

Die Keimlinge reagieren nicht nur auf Licht, sondern auch auf die Schwerkraft. Man nennt diese Fähigkeit Gravitropismus. Stellen wir den Deckel mit den *Arabidopsis* Pflanzen für eine Zeit lang senkrecht, können wir beobachten, wie sich die Stängel aufwärts krümmen. Dazu wollen wir später einige Versuche machen, aber größere Pflanzen dazu verwenden (siehe Abschnitt 1.11).

### 1.8 Wachsen verstehen

In den letzten Abschnitten haben wir eine ganze Reihe von Reaktionen der Pflanze

kennengelernt, die wir alle mit unserer Apparatur registrieren können. Aber es hilft uns nicht viel, Bilder aufzunehmen und im Rechner zu speichern. Wir müssen diese Bilder so umwandeln, daß wir verstehen, was sie bedeuten.

Jetzt kommt ein schwieriger Abschnitt, weil er eigentlich viel Mathematik voraussetzt und auf Programmen beruht, die auch ich nicht verstehe. Aber ich denke schon, daß wir das Prinzip verstehen werden. Jedenfalls werden wir sehr schöne bunte Bilder sehen, die uns helfen werden, zu verstehen, was beim Wachsen und Drehen der Pflanzen passiert.

Wir hatten schon früher (Abbildung 1.11) die beiden Kameras im Bild gesehen, mit denen man von den einzelnen Keimlingen je ein Bild aus zwei verschiedenen Richtungen aufnehmen kann. Aus diesen beiden Bildern läßt sich nun ein drei-dimensionales Bild des Keimlings konstruieren. Da wir alle vier Minuten mit beiden Kameras je ein Bild machen, haben wir bald sehr viele solcher dreidimensionalen Bilder beisammen (in einem Tag immerhin 360, 2520 in einer Woche).

Damit man das Ergebnis übersichtlich darstellen kann, hat Winfried Hellrung einen raffinierten Trick angewendet. Zunächst einmal hat er das dreidimensionale Bild der Pflanze auf eine einzige senkrechte Linie reduziert. Auf dem Bildschirm des Computers ist das eine einzelne Pixelreihe (Abbildung 1.21).<sup>2</sup> Damit die vielen Informationen nicht verloren gehen, die wir ja brauchen, um das Verhalten der Pflanzen zu begreifen, wurden diese Farb-kodiert.

Dazu legen wir in Gedanken einen Quer-

<sup>2</sup>Ein Pixel (Bildpunkt, Bildzelle oder Bildelement) ist die kleinste Einheit einer digitalen Rastergrafik und deren Darstellung auf einem Bildschirm. Pixel ist ein Kunstwort aus Picture und Element



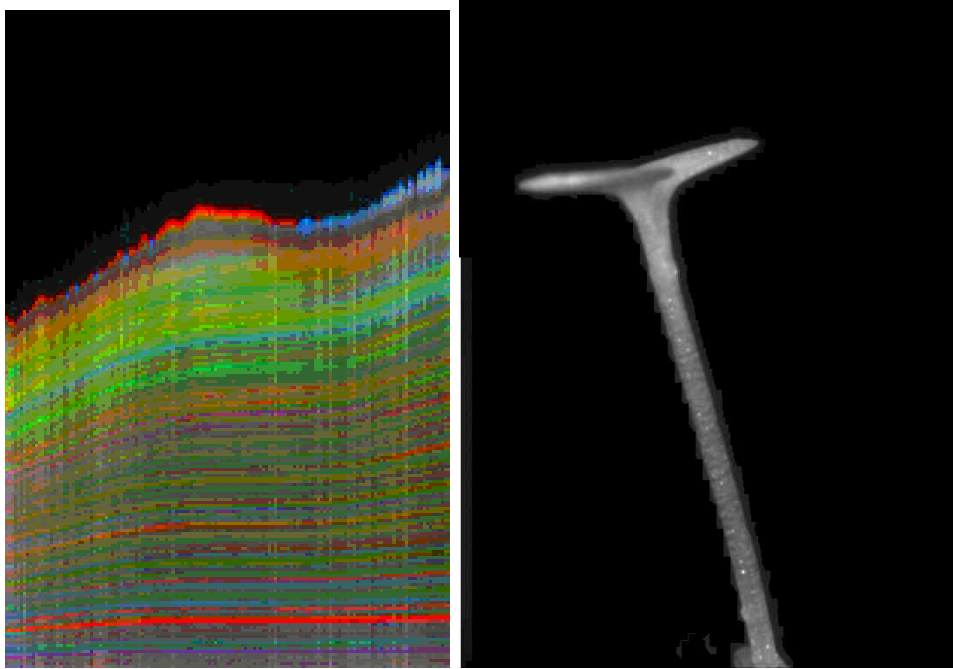


Abbildung 1.21: *Linkes Bild: Aus den beiden Bildern des wachsenden Keimlings wird eine dreidimensionale Pflanze berechnet und diese in eine nicht gekrümmte Linie umgerechnet. Die realen Krümmungen werden für alle Stellen des Hypokotyls farblich kodiert, wobei der Farbkreis in Abbildung 1.22 Grundlage ist (er gibt die Krümmungsrichtung durch die Farbe und die Krümmungsstärke durch die Farbsättigung wieder). Rechtes Bild: Pflanze am Ende der Aufzeichnung*

## 1 Auf krummen Touren

schnitt durch den Keimling und projizieren einen Farbkreis auf ihn (Abbildung 1.22).

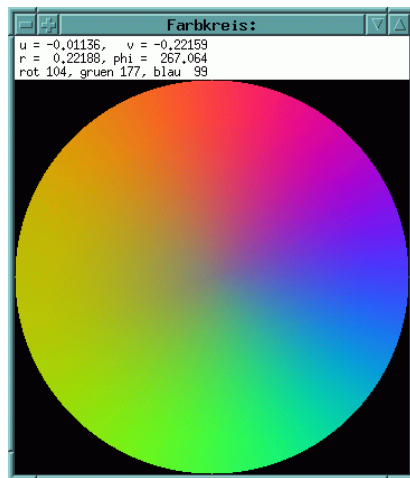


Abbildung 1.22: *Farbkreis, um die Krümmungs-Richtung und Krümmungs-Stärke bei der Circumnutation zu kodieren. Gelb: Krümmen zu den Kameras hin, blau: von den Kameras weg, rot: nach links, grün: nach rechts (Bild von Hellrung)*

Vorn ist blau, hinten rot, rechts grün und links gelb. Dazwischen liegen Zwischenfarben. Nach außen werden die Farben kräftiger, nach innen matter. Die Richtung, in die sich eine bestimmte Stelle des Hypokotyls gekrümmt hatte, wird also in unserer senkrechten Pixelreihe als Farbe kodiert. Wie stark sich diese Stelle gekrümmt hat, wird durch die Farbintensität wiedergegeben. Wir können jetzt alle unsere dreidimensionalen Bilder in einem einzigen Farbbild zusammenfassen und trotzdem noch die Informationen behalten, die wir brauchen, um die Reaktionen des Stängels und seiner Teile zu verstehen.

Das Ergebnis ist in Abbildung 1.23 zu sehen.

Wir wollen mit diesem Verfahren versuchen, das Wachstum und das Drehen der Keimlinge besser zu verstehen.

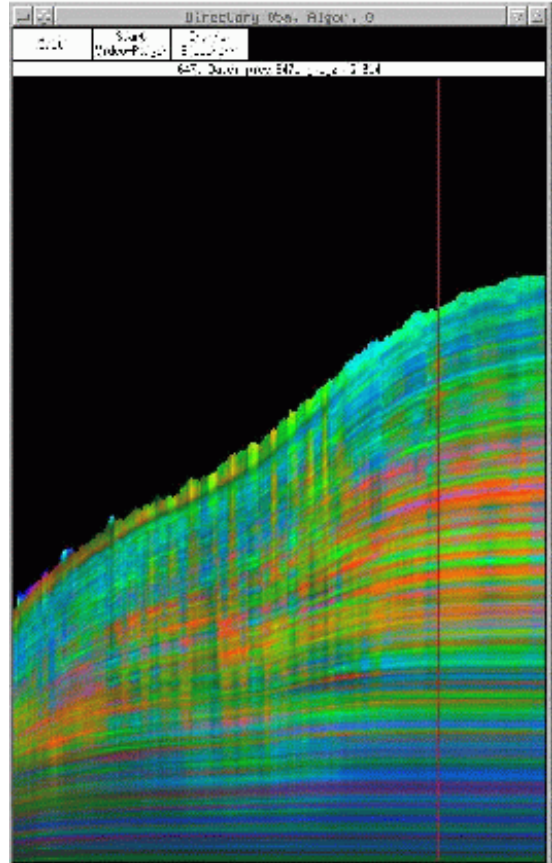


Abbildung 1.23: *Farbbild vom Verlauf des Wachstums von Arabidopsis: Die nach Abbildung 1.21 erzeugten Farblinien geben die Krümmungsrichtung und -stärke am Hypokotyl in vier Minuten-Abständen wieder. Die Höhe der Linien entspricht der Länge des Hypokotyls. Die Stufen zeigen, wie stark sich der Keimling streckt: Steile Stellen entsprechen starkem Strecken, flachere geringem Strecken. Die nach rechts verlaufenden flachen oder stufenförmigen Bänder kommen durch natürliche Markierungen am oder im Hypokotyl zustande, zum Beispiel durch Unebenheiten auf der Oberfläche oder Zellgrenzen der Epidermiszellen. An ihnen kann man erkennen, welche Teile des Hypokotyls sich noch strecken (die mittleren und oberen) und welche sich nicht mehr strecken (die unteren). Aus Neugebauer (2002)*

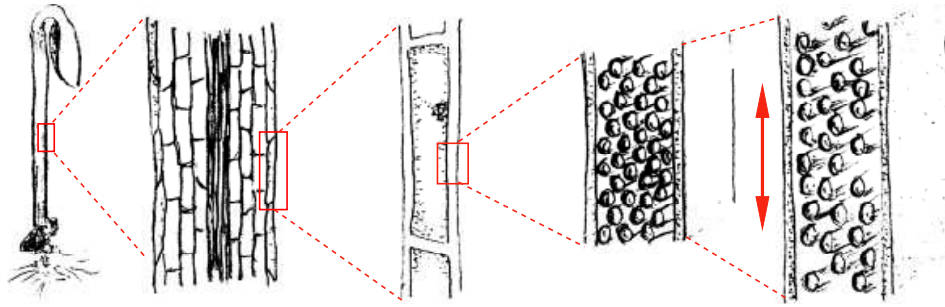


Abbildung 1.24: Bau des Hypokotyls von Arabidopsis-Keimlingen: Von links nach rechts: Von einem Keimling ist ein Teil des Hypokotyls vergrößert gezeigt. Davon ist eine einzelne Epidermiszelle dargestellt. Ein kurzes Stück seiner Wand ist schematisch im ursprünglichen Zustand (vorletztes Bild) und während der Wandstreckung gezeigt (letztes Bild). Die Zellulose-Fibrillen werden durch Turgordruck der Vakuole und andere Ereignisse (siehe Abbildung 1.26) auseinander geschoben, bevor neue Zellulose-Fibrillen in der Zellmembran gebildet und eingebaut werden (roter Doppelpfeil)

## 1.9 Wie das Strecken funktioniert

*Arabidopsis thaliana* Keimlinge strecken sich ziemlich kräftig, wenn sie im Dunkeln oder im Schwachlicht gehalten werden. Welche Mechanismen liegen dem Strecken des Keimlings zu Grunde? Dazu müssen wir zunächst einmal wissen, wie das Hypokotyl eines Keimlings aufgebaut ist (Abbildung 1.24).

Bereits im Embryo des Samens sind alle Zellen vorhanden, die nach der Keimung das Hypokotyl bilden. Außen wird das Hypokotyl von einem Mantel aus dickwandigen Epidermiszellen umgeben wie ein Ritter von seiner Rüstung. Innen befinden sich dünnwandige Parenchymzellen. Es finden während der ganzen Zeit des Streckens keine Zellteilungen statt (Gendreau et al. (1997), Abbildung 1.24, siehe auch Abbildung 1.12). Wie strecken sich die Zellen? Die Wand der Epidermiszellen ist ziemlich dick und fest. Dadurch wird der Keimling gegen Wind stabil. Wenn sich

der Keimling streckt, müssen die Wände der Epidermiszellen erst gelockert werden. Durch den Druck der Vakuole in den Zellen werden sie größer. Der Durchmesser der Zellen bleibt aber beim Strecken konstant. Das liegt am Bau der Zellwände. Sie enthalten Mikrofibrillen aus Zellulose, die nach dem Gürtelreifen-Prinzip kreisförmig angeordnet sind (siehe Abbildung 1.25). Die Zellulose-Mikrofibrillen können während der Volumen-Zunahme der Zellen auseinander rutschen (Abbildung 1.25). In die Zwischenräume werden neue Zellulose-Fibrillen ringförmig eingefügt, ohne dass sich der Durchmesser der Zellen ändert.<sup>3</sup> Auf diese Weise führt die Volumen-Vergrößerung nur zu einer Streckung der Zellen. So kann das Hypokotyl möglichst rasch nach oben wachsen, um ans Licht zu kommen, das für die Pflanzen so wichtig ist.

Die Zellwand ist kompliziert aufgebaut. Nach ei-

<sup>3</sup>Oder das Zellwand-Material entfernt sich voneinander, indem die Mikrofibrillen aus einer transversalen in eine longitudinale Lage gebracht werden (Roelofsen (1965)).

## 1 Auf krummen Touren

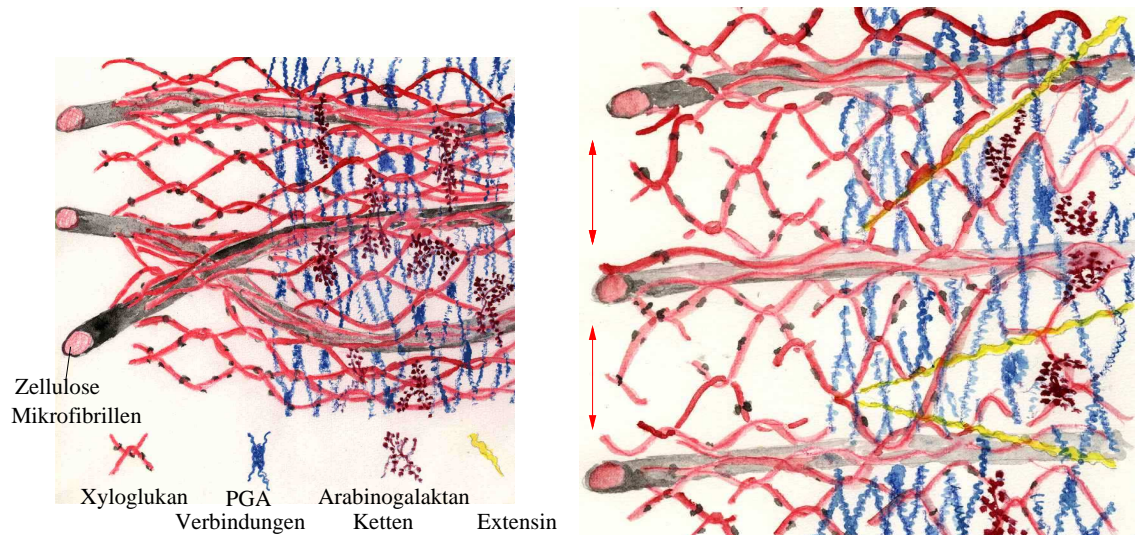


Abbildung 1.25: Mehrere Netze bilden die Zellwand bei Pflanzen. Die Zellwand besteht aus drei Netzen: Eine wird durch Zellulose-Mikrofibrillen (30%, dicke Stränge) und Hemicellulosen (30%) gebildet, eine besteht aus einer Pektin-Matrix (35%), und eine ist aus Hydroxyprolin-reichen Glykoproteinen aufgebaut (1-5%), die als Struktur-Proteine fungieren. Enzyme, unter ihnen *Expansin*, spielen während der Wand-Streckung eine wichtige Rolle. Linkes Bild: engmaschiges Netz von Zellulose-Mikrofibrillen und Hemicellulosen. Rechtes Bild: Vernetzung wird aufgelöst, dadurch kann der Turgordruck im Inneren der Zelle das Netz auseinanderdrücken. Später werden dann neue Wandbauteile eingefügt. Vom Autor gezeichnet nach einer Illustration in *Carpita and Gibeaut (1993)*

## 1.10 Wie die Circumnutation zustandekommt

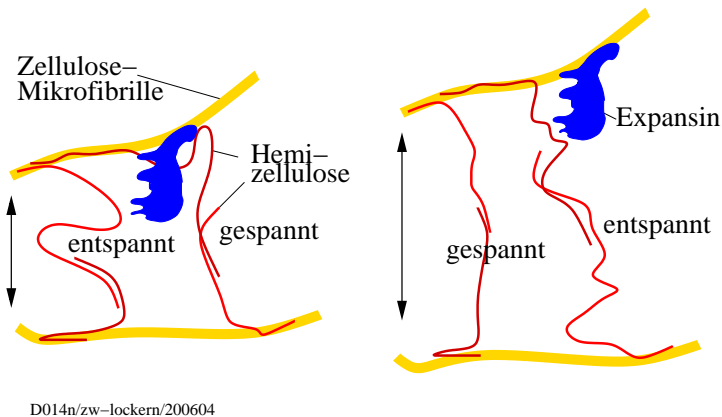


Abbildung 1.26: Die Zellwand wird durch Expansin (blau) gelockert, indem die Verbindungen zwischen den Zellulose-Mikrofibrillen (gelb) und den Hemizellulosen (blau, rot) gelöst werden (links). Die Mikrofibrillen können jetzt durch den Wanddruck (Turgor) auseinander geschoben werden, das Polymer 'kriecht' (rechts). Neue Zellulose-Mikrofibrillen werden gebildet und neue Hemizellulosen eingelagert und verknüpft (nicht gezeigt). Andere Wandkomponenten werden ebenfalls gestreckt (nicht gezeigt). Nach Cosgrove (2000)

dem Modell von Carpita and Gibeaut (1993) (Abbildung 1.25) besteht sie aus drei miteinander verbundenen Netzen mit verschiedener Struktur. Sie verleihen der Wand Stärke, Biegsamkeit (Elastizität) und die Fähigkeit, sich zu vergrößern (Plastizität). Damit sich die Zellen strecken können, müssen sich Kontaktpunkte im Netzwerk der Zellwand lösen. Für die plastischen Eigenschaften der Zellwand ist Expansin verantwortlich. Es ist ein Eiweiß, das die Wände lockert. Wie das vor sich gehen könnte, ist in Abbildung 1.26 gezeigt. Je nachdem, ob in den Zellen Rezeptoren für Expansin aktiv sind oder nicht, reagieren die Zellen auf dieses Protein. Beim Strecken spielt auch ein Hormon eine Rolle, nämlich Auxin. Es fördert das Strecken.

### 1.10 Wie die Circumnutation zustandekommt

Wir haben jetzt eine Vorstellung davon, wie sich die Zellen verlängern und das Hypokotyl streckt. Wir sahen, dass sich die Hypokotylzellen nicht einheitlich strecken (Abbildung 1.27). Zu Beginn der Keimung strecken sich die unteren Zellen (sie sind

zu dieser Zeit auf Expansin empfindlich). Später verlängern sich die Zellen im mittleren und oberen Teil des Hypokotyls. Die unteren Zellen sind jetzt unempfindlich auf Expansin.

Aber selbst in der gleichen Wachstumszone erfolgt die Streckung nicht einheitlich. Vielmehr streckt sich eine Seite des Hypokotyls, und die Nachbarzellen folgen allmählich mit eigenem Strecken (Abbildung 1.28). Eine Welle des Streckens läuft um die betreffende Hypokotylregion herum. Als Folge davon dreht sich das Hypokotyl. Das Streckungs-Wachstum läuft somit zeitlich *und* räumlich in Schüben ab.

Im Abschnitt 1.5 hatten wir bereits gesehen, daß das Hypokotyl von *Arabidopsis thaliana* ein ganzes Spektrum von Circumnutationen zeigt. Schnelle und langsame Circumnutationen unterscheiden sich auch in ihrer Reaktion auf Licht. Es wird deshalb vermutet, dass verschiedene Mechanismen verantwortlich sind, die vielleicht auch



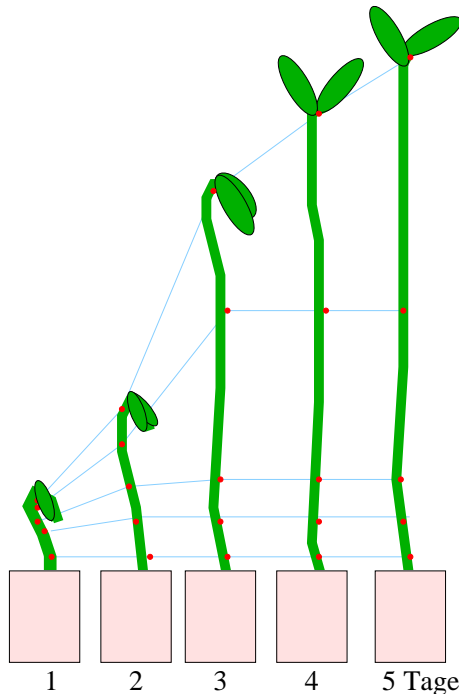


Abbildung 1.27: An aufeinander folgenden Tagen wurden Arabidopsis-Keimlinge von der Seite beobachtet, die am ersten Tag mit kleinen Perlen (hier rot gezeichnet) markiert wurden. Die Zellen im unteren Teil haben sich bereits gestreckt und bleiben deshalb an den weiteren Tagen an der gleichen Stelle. Am zweiten Tag verlängern sich die Zellen im mittleren Teil des Hypokotyls, am dritten Tag die des oberen Teils. Die hellblauen Kurven verbinden gleiche Perlen an den verschiedenen Tagen und zeigen damit die Verlängerungen als Funktion der Zeit. Nach Gendreau et al. (1997)

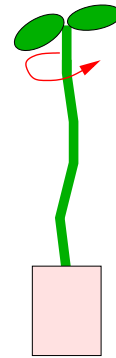


Abbildung 1.28: Wie die Circumnutation beim Arabidopsis-Keimling zustande kommt: Eine Seite des Hypokotyls streckt sich, und die Nachbarzellen folgen allmählich mit eigenem Strecken. Eine Welle des Streckens läuft um die betreffende Hypokotylregion herum. Als Folge davon dreht sich das Hypocotyl. Das Streckungs-Wachstum läuft somit zeitlich und räumlich in Schüben ab

in verschiedenen Teilen des Hypokotyls ablaufen. Die schnellen Drehbewegungen treten vor allem nach der Keimung auf, wenn sich der untere Teil des Hypokotyls zu strecken beginnt (Schuster (1996)). Die langsameren Circumnutationen könnten zustande kommen, wenn sich später die Zellen im mittleren Teil des Hypokotyls strecken. Aber das ist noch Spekulation und müßte erst untersucht werden. Man könnte zum Beispiel verschiedene Teile des Hypokotyls markieren und mit unserer Registriereinrichtung die Bewegungen überprüfen (Abbildung 1.29).

Wir hatten auch gesehen, daß das Strecken des Hypokotyls von *Arabidopsis thaliana* circadian kontrolliert wird. Es gibt Zeiten mit geringem und solche mit starkem Strecken. Da die Circumnutationen nur während des Streckens entstehen, müssen sie dann deutlich zu sehen sein. Hört das Strecken auf, verschwinden sie wieder.

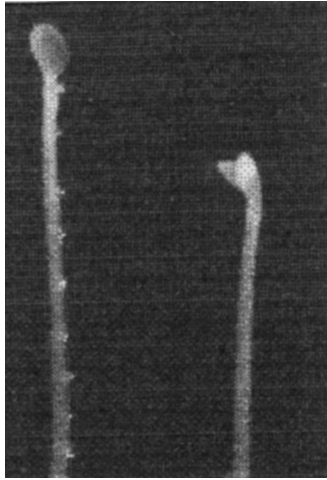


Abbildung 1.29: *Markieren verschiedener Teile des Hypokotyls mit kleinen Kunststoff–Kügelchen, um festzustellen, an welchen Stellen die Circumnutationen stattfinden. Aus Neugebauer (2002)*

Nach einem Tag erscheinen sie dann erneut (rote Kurve in Abbildung 1.17).

### 1.11 Wir experimentieren: Sonnenblumen–Pendel

Leider sind die Keimlinge von *Arabidopsis* so klein, daß sie ohne Lupe oder Mikroskop nicht gut zu sehen sind. Die Hin- und Herbewegungen des Hypokotyls lassen sich aber auch an größeren Pflanzen beobachten. Sehr gut sind dazu Sonnenblumen–Keimlinge geeignet (Engelmann (1999)).

Fülle ein kleines Gefäß, zum Beispiel einen Joghurt–Becher, mit Sand und lege einen Sonnenblumensamen darauf. Streue etwas Sand darüber, daß er gerade bedeckt ist und halte ihn feucht. Bringe ihn in einen dunklen Raum und beobachte ihn mit einer Taschenlampe, die mit einer roten oder grünen Folie abgedeckt ist. Dieses Licht wirkt

nicht auf den Keimling. Man sagt, es wäre physiologische Dunkelheit.

Nach ein paar Tagen keimt der Samen. Warte, bis das Hypokotyl etwa 5 bis 6 cm lang ist. Dann kannst Du das Gefäß mit dem Keimling für 30 Minuten auf die Seite legen und danach wieder aufrichten (immer nur mit dem Sicherheitslicht der Taschenlampe beobachten, kein weißes Licht verwenden). Du wirst sehen, daß sich die Pflanze krümmt. Nach maximaler Krümmung setzt eine Gegenbewegung in die andere Richtung ein. Diese Pendelbewegung hält einige Zeit an (Abbildung 1.30). Sie wird sogar stärker, wenn das Hypokotyl sich in physiologischer Dunkelheit weiter streckt. Schließlich kann der lang gewachsene Stengel sogar umkippen (Abbildung 1.31).

Pflanzen können sehr empfindlich auf Schwerkraft reagieren. Es gibt verschiedene Hypothesen, um zu erklären, wie die Schwerkraft zu einer Reaktion führt (Sallisbury and Ross (1991), Pickard and Ding (1993)). Um die Pendelbewegung der Sonnenblumenkeimlinge zu erklären, wurde ein Rückkopplungsmodell benutzt (Johnsson (1977) und Abbildung 1.32). Nach diesem Modell wird das Sonnenblumenhypokotyl durch das seitliche Kippen von der Schwerkraft der Erde gereizt. Als Reaktion darauf wächst das Hypokotyl auf der gereizten Seite. Es krümmt sich dadurch zur anderen Seite. Dadurch findet auf der Gegenseite eine neue Reizung durch die Schwerkraft statt, die nach einiger Zeit wieder zu einer Krümmung des Hypokotyls in die andere Richtung führt. So kommt die Pendelbewegung zustande.

Nun zeigten sich aber bei Versuchen in einer Raumkapsel, daß trotz Schwerelosigkeit noch Krümmungsreaktionen auftraten (Brown (1993), Abbildung 1.33). Sie deuten darauf hin, daß auch das Pendeln der

## 1 Auf krummen Touren

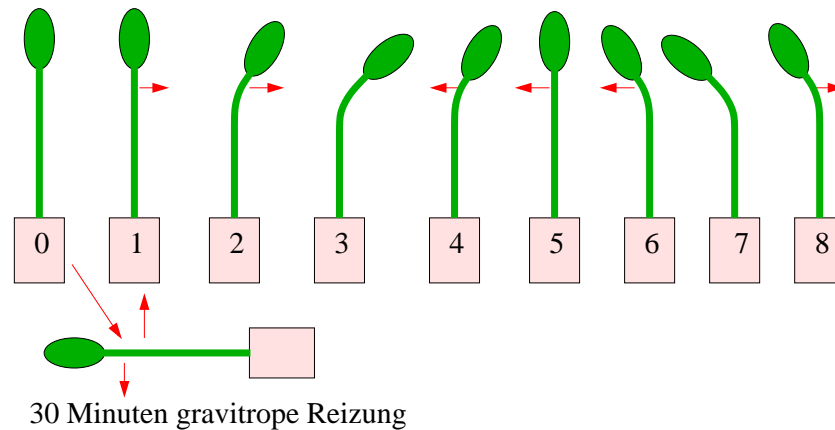


Abbildung 1.30: Ein Sonnenblumenkeimling (0) wird für 30 Minuten waagrecht gelegt (unten) und dann wieder aufgerichtet (1). Der Schwerkraftreiz (kurzer roter Pfeil nach unten) führt nach einer gewissen Zeit zu einer Reaktion: Die Spitze des Keimlings krümmt sich (2) und noch stärker (3). In diesem Zustand maximaler Krümmung fehlt aber das hormonelle Ungleichgewicht der beiden Seiten. Ein neuer Schwerkraftreiz reizt das Hypokotyl erneut. Es krümmt sich jetzt nach der Gegenseite (4), schießt über die Senkrechte hinaus (5) und krümmt sich zur anderen Seite (6), bis erneut eine Schwerkraftreizung erfolgt (7) mit Gegenreaktion (8). Die Pfeile geben die Krümmungsrichtungen an. Nach [Engelmann and Johnsson \(1998\)](#)

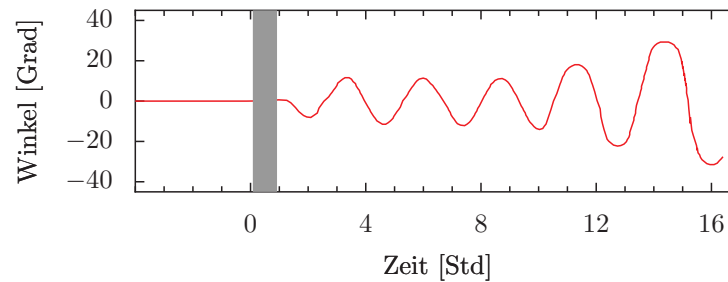


Abbildung 1.31: Zeitlicher Verlauf des gravitropen Pendels eines Sonnenblumenkeimlings, wie er in [Abbildung 1.30](#) dargestellt ist. Zur Zeit 0 wurde der Keimling einem Schwerkraftreiz ausgesetzt, indem der Topf für eine Stunde um  $90^\circ$  auf die Seite gelegt wurde. Nachdem das Gefäß wieder in seine ursprüngliche Lage gebracht war, wurden Pendel-artige Bewegungen beobachtet



## 1.11 Wir experimentieren: Sonnenblumen-Pendel

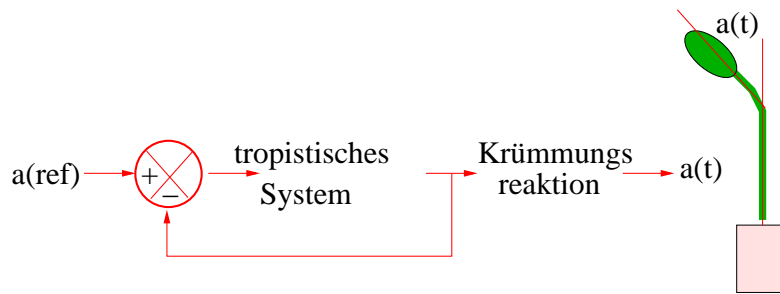


Abbildung 1.32: Rückkopplungsmodell des gravitropen Pendels. Ein Sollwert (‘senkrecht wachsen’  $\alpha_{ref}$ ) wird mit dem Ist-Wert  $\alpha(t)$  verglichen. Wenn sich die beiden Werte unterscheiden, entsteht ein Fehlersignal  $e(t)$ . Es wird durch ein tropistisches System verstärkt und gewichtet und zeitverzögert wieder mit dem Sollwert verglichen. Rechts ist der augenblickliche Winkel  $a(t)$  erklärt als Abweichung von der Lotrechten. Nach [Johnsson \(1977\)](#)

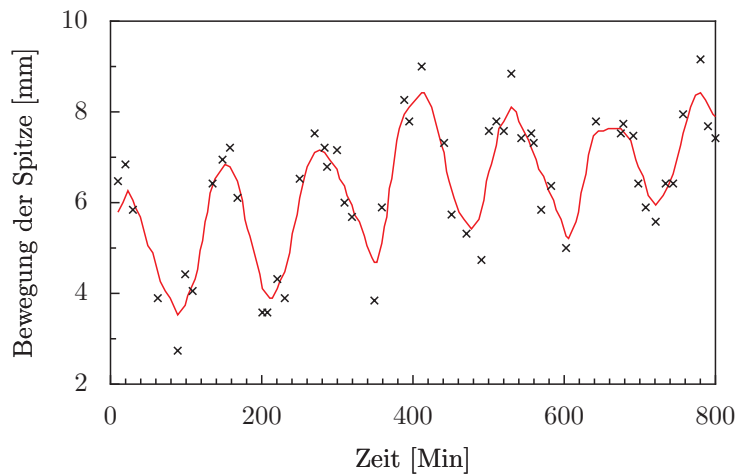


Abbildung 1.33: Circumnutationen treten bei Sonnenblumen-Keimlingen auch auf, wenn sie in einer Weltraum-Kapsel im schwerelosen Zustand für eine Zeit einer künstlichen Schwerkraft durch eine Zentrifuge ausgesetzt werden. Punkte sind Originalwerte, rote Kurve an diese angepaßt. Periodenlänge etwa 160 Minuten. Nach [Bardal et al. \(2004\)](#)

## 1 Auf krummen Touren

Sonnenblumenkeimlinge nicht allein durch die Schwerkraft induziert wird, sondern auf Circumnutationen beruhen, wie wir sie schon bei *Arabidopsis* kennengelernt hatten. Eine erneute Analyse der Daten vom Experiment im Weltraum zeigte, daß diese Bewegungen aus Oszillationen mit verschiedenen Periodenlängen zusammengesetzt sind, wie wir es schon bei *Arabidopsis* sahen ([Bardal et al. \(2004\)](#)).

## 2 Vom Schlaf der Kleeblätter

*Die drei Fiederblättchen des Wiesenklees legen sich nachts zusammen, am Tage sind sie ausgebreitet. Jedes Fiederblättchen besitzt ein Gelenk, das für diese Bewegungen verantwortlich ist. Wir werden sehen, wie es funktioniert und uns überlegen, wozu diese Bewegungen gut sein können. Auch andere Pflanzen können ihre Blätter bewegen.*

Im vorausgegangenen Kapitel haben wir Pflanzen kennengelernt, deren Stängel sich durch ungleiches Wachsen pendelnd oder kreisend bewegen. Es gibt aber auch Pflanzen, die ihre Blätter bewegen. Mit solchen Pflanzen werden wir uns in den nächsten drei Kapiteln beschäftigen.

Sicher kennst Du den Klee auf einer Wiese, im Garten oder am Strassenrand. Wenn nicht, wird es Zeit, ihn mal anzusehen. Er sieht nämlich nicht nur hübsch aus mit seinen weissen Blüten und den hellen Ringen auf den drei Fiederblättern (Bild 2.1 links). Hinter ihm versteckt sich auch ein Krimi, der noch nicht gelöst ist.

Wenn wir auf einer Wiese am Tag Klee sehen, sind die Blätter waagrecht ausgebreitet (Bild 2.1 links). Wenn viele Kleepflanzen zusammen stehen, ist es ein richtiger grüner Fleck. Leg Dich mal auf den Bauch und schau Dir die Blätter genauer an. Dann siehst Du, dass an einem Blattstiel drei kleine Blättchen stehen. Und mit scharfen Augen oder einer Lupe erkennst Du vielleicht sogar direkt am oberen Ende des Blattstieles drei Anschwellungen (Abbildung 2.2). An ihnen sitzen die Blättchen. Detektiv, aufgepasst! Das brauchen wir noch für unseren Krimi.

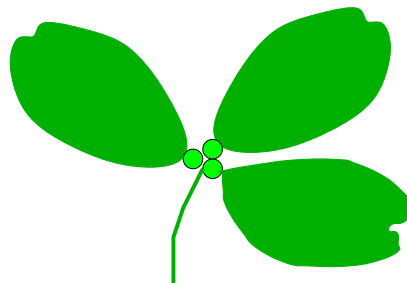


Abbildung 2.2: *Schema des Kleeblattes. Das Blatt besteht aus drei Fiederblättchen (dunkles grün). Zwischen ihnen und dem Blattstiel befinden sich drei Gelenke (helles grün), die für die Bewegung der Fieder verantwortlich sind. Siehe auch das Foto in Abbildung 2.1*

Du kannst Dir mit einem Messer eine Kleepflanze zusammen mit den Wurzeln ausstechen, mit Erde in einen alten Joghurtbecher stecken und mit nach Hause nehmen. Dann kannst Du in aller Ruhe abends die Pflanzen beobachten. Oder aber Du gehst am Abend noch einmal zu der Wiese und schaust den Klee an.

Ja, was ist denn da passiert? Der grüne Fleck ist gar nicht mehr so grün. Alles sieht etwas ruppig aus. An den Kleepflanzen haben sich die beiden Seitenblättchen zur Seite bewegt und das mittlere Blättchen hat sich um die Seitenblättchen herumgefaltet (Bild 2.1 rechts). Weil die unteren Seiten der Blättchen behaart sind, ist alles etwas weißlich geworden.

Daß sich Pflanzen bewegen, ist klar. Sie wachsen ja und strecken sich, Blätter bilden sich und werden grösser, Blüten kommen

## 2 Vom Schlaf der Kleeblätter



Abbildung 2.1: Weißklee in Tag- (links) und Nachtstellung (rechts). Die beiden vorderen Fieder legen sich in der Nacht zusammen, das hintere Blatt steht darüber. Aus Mayer (1977)

und bilden Samen. Aber daß auch ausgewachsene Pflanzen wie unser Klee sich noch bewegt! Und das jeden Abend und jeden Morgen. Da regt sich der Detektiv in uns. Er möchte gern wissen

- ist das nur beim Klee so?
- wie können sich die Blättchen bewegen?
- warum legen sich die Blättchen am Abend zusammen und entfalten sich am Morgen wieder?

### 2.1 Schlafbewegungen gibt es nicht nur beim Klee

Der schwedische Botaniker Carl von Linné<sup>1</sup> hat schon vor über 250 Jahren diese Blattbewegungen beobachtet (Abbildung 2.3). Er nannte sie ‘Schlafbewegungen’. Auch

<sup>1</sup>nach ihm wird jedem Lebewesen ein zweiteiliger Name gegeben: So wie wir einen Familiennamen und einen Vornamen haben, wird der Weissklee zum Beispiel *Trifolium repens* genannt. *Trifolium* ist der Name der Gattung (das würde deinem Familiennamen entsprechen), *repens* der Artname (das würde deinem Vornamen entsprechen)

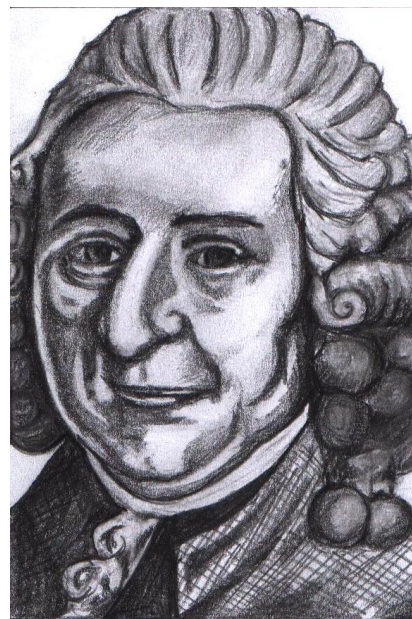


Abbildung 2.3: Der schwedische Botaniker Carl von Linné. Von Mareike Förster nach einem Bild in Duden-Lexikon-Redaktion (1969) gezeichnet

## 2.1 Schlafbewegungen gibt es nicht nur beim Klee

der berühmte Biologe Charles Darwin<sup>2</sup> hat diese Blattbewegungen studiert und darüber ein Buch geschrieben (Darwin (1899), Abbildung 2.4). Viele Biologen vor und

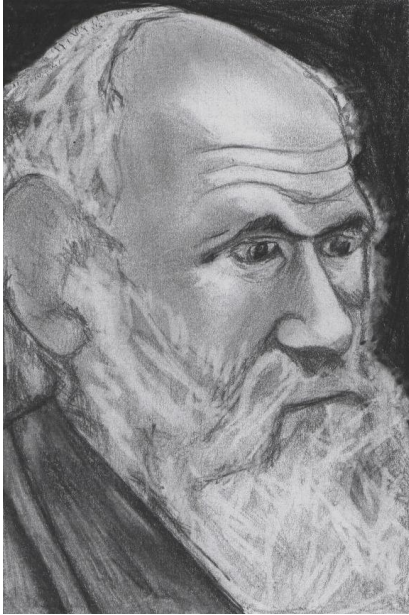


Abbildung 2.4: *Biologe Charles Darwin.* Von Mareike Förster nach einem Bild in *Duden-Lexikon-Redaktion (1969)* gezeichnet

nach ihm haben sich von diesen Schlafbewegungen faszinieren lassen.

Nicht nur der Klee macht diese Bewegungen. Wenn Du in einem Garten Bohnen oder Erbsen am Tage und in der Nacht beobachtest, kannst Du die Schlafbewegung ebenfalls erkennen. Bei Bäumen kann man es an den Blättern der Robinien sehen (das sind die stacheligen Bäume, die man oft an Bahndämmen findet und die im Frühjahr so gut duften, siehe Abbildung 2.5).

Auch manche Blüten öffnen und schließen sich zu bestimmten Zeiten des Tages



Abbildung 2.5: *Robinien gehören zu den Schmetterlingsblütlern und wachsen oft an Bahndämmen. Ihre Blüten duften stark.* Aufnahme von Silyn-Roberts, Auckland (Neuseeland)

oder der Nacht. Bei der amerikanischen Nachtkerze (die bei uns in vielen Gärten zu finden ist, siehe Abbildung 2.6) gehen die Blüten am Abend auf. Man kann dabei zusehen, wie sie sich mit einem Ruck öffnen. Anschliessend strömen sie Duft aus und locken Nachtfalter an. Am nächsten Tag verwelken die Blüten. Da sich viele Blüten an dem Blütenstand entwickeln, kannst Du dieses Spektakel jeden Abend im Sommer und Herbst beobachten. Das feurige Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana* öffnet die gleichen Blüten jeden Morgen und schliesst sie wieder jeden Abend. Die Pflanzen gibt es im Winter in Blumenläden (siehe Abbildung 2.7 und auch Engelmänn (2003b)).

Wie können die Blätter, Blättchen oder Blütenblätter von Pflanzen sich bewegen? Erinnerst Du Dich an die drei Anschwellungen am Ende des Blattstieles, an denen die Blättchen sitzen? Das sind Gelenke. So wie unser Handgelenk die Hand auf und ab be-

<sup>2</sup>er schlug vor, daß alle Lebewesen sich im Laufe der Erdgeschichte auseinander entwickelten ('Evolutionstheorie')





Abbildung 2.6: *Nachtkerzen (Oenothera)* blühen am Abend zwischen 20 und 21 Uhr auf und verströmen einen starken Duft, durch den Nachtfalter angelockt werden

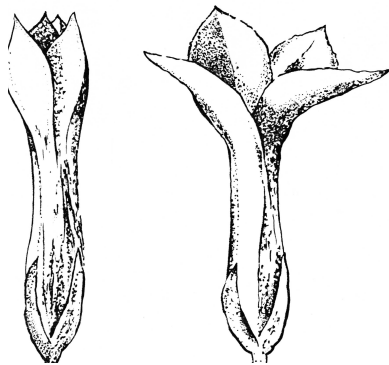


Abbildung 2.7: *Kalanchoe* öffnet ihre Blüten am Morgen und schließt sie in der Nacht

wegen kann, bewegt es das Blatt. Aber eine Pflanze hat ja keine Muskeln und Knochen und Sehnen. Also muß es anders funktionieren.

Wir müssen uns dazu so ein Blattgelenk etwas genauer ansehen. Die Gelenke des Klees sind aber sehr klein. Einfacher ist es, Gelenke des Bohnenblattes zu nehmen. Im nächsten Kapitel werden wir sehen, wie man sie mit einer Rasierklinge in dünne Scheiben schneiden kann, um zu sehen, wie sie aufgebaut sind. Wir werden auch ein Modell kennenlernen, welches die Bewegungen des Gelenks erklärt.

## 2.2 Warum haben Pflanzen Schlafbewegungen?

Warum gibt es Schlafbewegungen bei Pflanzen? Wenn eine Pflanze ihre Blüten nachts öffnet und Düfte verströmt, lockt sie Nachtfalter an (Abbildung 2.8, links). Sie befruchten die Blüte. Samen werden gebildet und diese können zu neuen Pflanzen keimen. Bei anderen Pflanzen werden die Blüten von Insekten befruchtet, die am Tage aktiv sind (Abbildung 2.8, rechts). Diese Blüten öffnen sich am Tage.

Aber warum werden die Laubblätter mancher Pflanzen bewegt? Wenn ein Detektiv ein Verbrechen aufklären will, informiert er sich über alles, was ihm wichtig erscheint. Dann überlegt er sich, wer der Verbrecher sein kann und wie das Verbrechen abgelaufen sein kann. Schliesslich prüft er diese Vermutungen.

So ist es auch bei einem Biologen, der wissen will, warum manche Pflanzen Schlafbewegungen haben. Auch er wird sich alles ganz genau ansehen. Dann überlegt er sich, wodurch und wie die Bewegung zustande kommen kann. Darwin meinte, daß sie sich mit ihren senkrecht gestellten Blät-

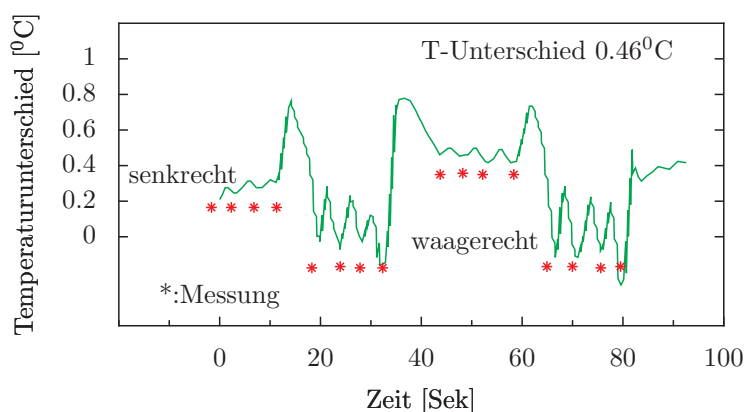


Abbildung 2.9: Nach Darwin schützen Blattbewegungen vor Kälte, indem die Abstrahlung der Wärme zum kühlen Nachthimmel reduziert wird. Das wurde von Enright an Bohnen (*Phaseolus coccineus*) nachgeprüft. Er maß mit feinen Temperatur-Sonden die Blatt-Temperatur an Blättern, die nachts senkrecht standen (jeweils 4 Messungen -rote Sterne- an zwei verschiedenen Blättern) und an Blättern, bei denen er die Bewegung in die Senkrechte verhinderte (Blatt waagrecht, jeweils 4 Messungen an zwei verschiedenen Blättern). Die senkrechten Blätter waren fast ein halbes Grad wärmer. Nach Enright (1982)

tern nachts vor Kälte schützen. Man kann tatsächlich zeigen, daß senkrechte Blätter wärmer sind als waagrecht ausgebreitete (Abbildung 2.9). Es gibt aber noch einige andere Erklärungen. Wir wissen noch nicht, welche richtig sind. Es müssen noch viele Versuche gemacht werden, um zu prüfen, welche Erklärungen stimmen. Unser Krimi wartet also noch auf Detektive, die den Fall ‘Schlafbewegungen beim Klee’ lösen.

Linnè hatte die Bewegungen der Blätter ‘Schlafbewegungen’ genannt. Können Pflanzen schlafen? Sicherlich nicht, denn Schlaf gibt es nur bei Tieren. Aber bei Pflanzen und bei Tieren werden viele Vorgänge durch eine Tagesuhr gesteuert. Bei Tieren wird durch sie festgelegt, wann sie ruhen (‘schlafen’) und aktiv sind. Diese Tagesuhr wirkt auch in den Zellen der Gelenke mancher Pflanzen. Sie bestimmt, wann sie

ihre Blätter heben und senken (Abbildung 2.11). Wenn man also den Begriff Schlaf etwas großzügig benutzt, können Pflanzen tatsächlich schlafen.

## 2.3 Beobachtungen und Versuche

Am Klee kannst Du viel beobachten. Die Bewegung der Fiederblättchen läßt sich zum Beispiel durch Licht beeinflussen. Bringst Du die Pflanzen in einen dunklen Raum und belichtest sie mit einer Leuchtstoffröhre nur während der Nacht, dann entfalten sich die Fieder in der Lichtperiode während der Nacht und schließen sich während unseres Tages (Abbildung 2.10). Tag und Nacht haben sich also für die Pflanze verschoben. Offenbar holen sie sich die Informationen vom Licht-Dunkel-Wechsel.

Aber wenn Du den Pflanzen in dem

## 2 Vom Schlaf der Kleeblätter

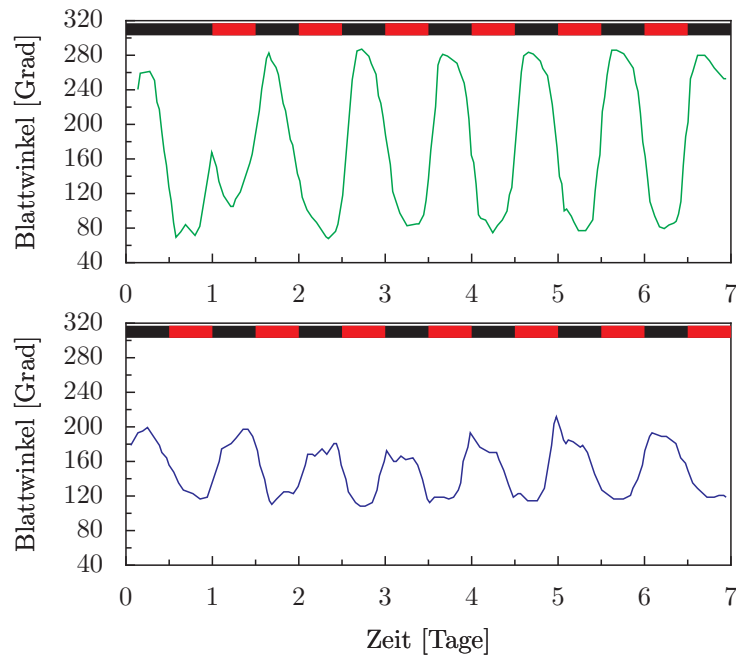


Abbildung 2.10: Klee in einem 12:12 stündigen Licht–Dunkel–Wechsel (oben, grüne Kurve) und in einem umgekehrten Licht–Dunkel–Wechsel, bei dem in der Nacht Licht und am Tage Dunkelheit herrscht (unten, blaue Kurve). Die Blätter sind geschlossen, wenn der Blattwinkel groß ist, und geöffnet, wenn er klein ist. Die Fiederbewegungen werden vom neuen (umgekehrten) Licht–Dunkel–Wechsel wieder so eingestellt, daß die Blätter am Tage offen sind (kleiner Blattwinkel). Nach [Robinson et al. \(1979\)](#)

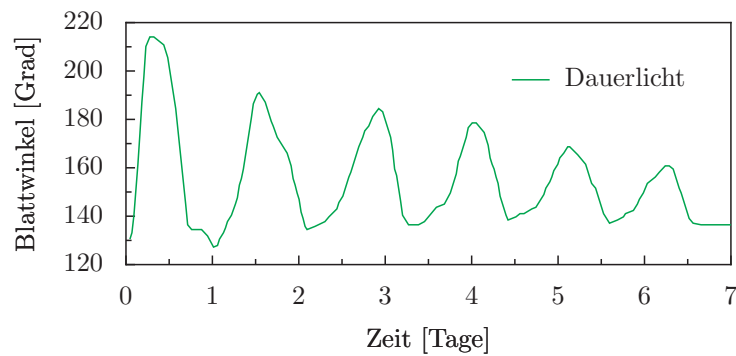


Abbildung 2.11: Klee im Dauerlicht hebt und senkt weiterhin seine Fieder tagesperiodisch. Das spricht für eine innere Uhr



### 2.3 Beobachtungen und Versuche

Raum ohne Fenster (oder mit abgedunkeltem Fenster) dauernd Licht gibst und sie häufiger beobachtest, wirst Du sehen, daß sie immer noch ihre Blätter entfalten und zusammenfalten (Abbildung 2.11). Es geht also auch ohne einen Licht–Dunkel–Wechsel. Wenn Du das ganz genau und sehr häufig über den ganzen Tag (und auch in die Nacht hinein) beobachtest, kannst Du etwas erstaunliches entdecken: Der Takt des Faltens und Entfaltens ist nicht mehr genau 24–stündig, sondern um etwa ein bis zwei Stunden länger. Dazu mußt Du allerdings genau aufschreiben, zu welcher Zeit die Blättchen wie stark entfaltet oder zusammengefaltet waren. Am besten benutzt Du dazu einen Zentimeter–Maßstab. Noch besser wäre es, Fotos zu machen und diese dann auszuwerten. Wenn Du die Werte auf Millimeterpapier aufträgst, bekommst Du eine Kurve, wie sie in Abbildung 2.11 dargestellt ist.

Diese Beobachtung zeigt, daß der Klee eine innere Uhr besitzt, die für eine Runde etwa einen Tag braucht, aber etwas langsamer ist als 24 Stunden. Man spricht von einer circadianen Uhr.<sup>3</sup>

Wo steckt diese Uhr? Forscher haben herausgefunden, daß sich die Gelenke auch ohne Stiel, Pflanze und Fieder noch im Takt dieser Uhr bewegen. Du kannst das nachprüfen, wenn Du vom Fiederblatt des Klees nur noch ein Stück der Mittelrippe (die Fiederblattader) übrig läßt und alles Blattgewebe wegschneidest. Auch die beiden anderen Fiederblättchen werden entfernt (siehe Abbildung 2.13). Allerdings mußt Du dafür sorgen, daß Dein Präparat sehr gut feucht gehalten wird. Am besten legst Du es auf feuchtes Filterpapier in einem durchsichtigen Gefäß. Sonst trocknet



Abbildung 2.8: *Nachtfalter–Blume* (*Seifenkraut Saponaria*, oben) und *Tagfalter–Blume* (*Thymian*, unten)

<sup>3</sup>von (lateinisch) circa = etwa, dies = Tag; also: etwa einen Tag dauernd

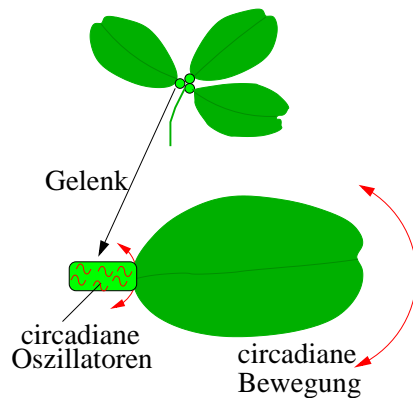


Abbildung 2.12: Beim Klee befindet sich die circadiane Uhr für die Fieder-Bewegung in den Motorzellen des Gelenks (helles grün oben und unten). Die Gelenke krümmen sich aufwärts oder senken sich (kleine rote Pfeile) und bewegen damit auch das Fiederblatt nach oben oder nach unten (große rote Pfeile)

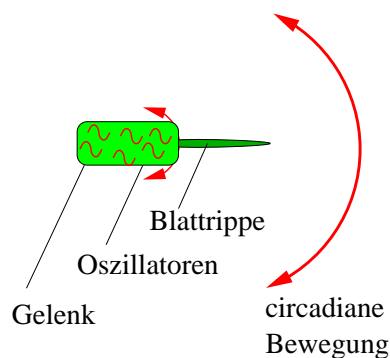


Abbildung 2.13: Beim Klee befindet sich die circadiane Uhr für die Fieder-Bewegung im Gelenk (oben). Sie bewegen sich auch, wenn sie von der Pflanze abgeschnitten wurden und von den Fiedern nur noch ein Stück der Mittelrippe als Zeiger übrig gelassen wurde

es Dir aus. Das Stück Mittelrippe dient als Zeiger für die Bewegung des Gelenks.

Selbst einzelne Motorzellen können sich noch circadian bewegen. Die tagesperiodischen Änderungen in den Gelenken und Motorzellen lassen sich auch durch einen geänderten Licht-Dunkel-Wechsel umstellen, wie Du das an ganzen Pflanzen gesehen hattest. Die Stellen, an denen die Pflanze den Licht-Dunkel-Wechsel in der Umwelt erkennt und damit ihre innere Tagesuhr auf genau 24 Stunden synchronisiert (ohne diese Einstellung wäre die Uhr ja langsamer), sind also ebenfalls in den Gelenken und Motorzellen (Abbildung 2.12).

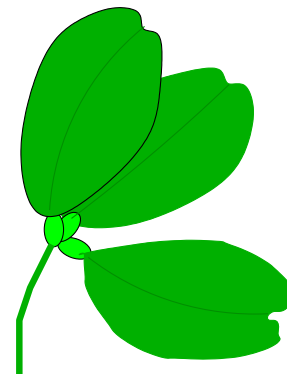


Abbildung 2.14: Klee wird im Dauerlicht in einem Kellerzimmer gehalten. Wird eins der drei Fieder zu einer Zeit belichtet, zu der sich die Blättchen gerade zusammenfallen, entfaltet und faltet sich dieses Fieder am nächsten Tag später

Beeinflussen sich die einzelnen Fieder gegenseitig? Du kannst versuchen, mit einer Taschenlampe einen feinen Lichtstrahl zu erzeugen. Dazu machst Du eine Blende mit einem feinen Loch vor die Taschenlampe und richtest den Strahl auf nur eins der drei Fieder. Das Licht gibst Du den Pflanzen, die im Dauerlicht im Kellerzimmer stehen, zu einer Zeit, zu der sie sich gerade zusammenfallen. Wenn Du am nächsten Tag die

### 2.3 Beobachtungen und Versuche

drei Blätter beobachtest, wirst Du sehen, daß das belichtete Fieder sich später entfaltet und später einfaltet (Abbildung 2.14). Das Ergebnis zeigt, daß die Fieder unabhängig voneinander auf Licht reagieren und sich nicht gegenseitig beeinflussen.

## 2 Vom Schlaf der Kleeblätter

### 3 Bohnenblätter am Tage und in der Nacht

*Hier soll gezeigt werden, daß der Ausspruch, interessiert mich nicht die Bohne, ziemlich daneben liegt. Bohnen sind beim Keimen interessant, ihre Blätter bewegen sich im Tag-Nacht-Rhythmus, aber außerdem auch mit schnelleren Rhythmen, und sie haben Gelenke für diese Bewegung. Das Gelenk an der Spitze des Blattstieles bewegt sich im Gegentakt zum Gelenk an der Basis des Blattstieles. Die Gelenke bestehen aus Motorzellen, die schwellen und schrumpfen und damit die Blätter heben und senken können.*

*Interessiert mich nicht die Bohne!* pflegt jemand zu sagen, der keine Interesse hat an dem, was man ihm mitteilt oder zeigt. Wie so mancher Ausspruch ist auch dieser Grotten-falsch. Bohnen sind hochinteressante Pflanzen (Abbildung 3.1), bei denen sich die Blätter im Tag-Nacht-Rhythmus heben und senken (Abbildung 3.2), aber während der Tagstellung auch noch zusätzlich kürzere Bewegungsrhythmen zeigen (Abbildung 3.3). Wir wollen in diesem Kapitel lernen, wie man Bohnenpflanzen heranzieht und die Blattbewegungen beobachtet. Die Blätter der Bohnen bewegen sich wie die des Klees mit Gelenken, die wir uns unter dem Mikroskop genauer ansehen wollen, damit wir verstehen, wie sie funktionieren.

Samen von Bohnen gibt es in Blumengeschäften und Gärtnereien. Sie lassen sich in Töpfen mit Gartenerde anziehen. Die ersten Blätter der Bohnen bestehen aus einer Blattspreite und zeigen die Blattbewegung sehr gut. Die späteren Blätter sind drei-

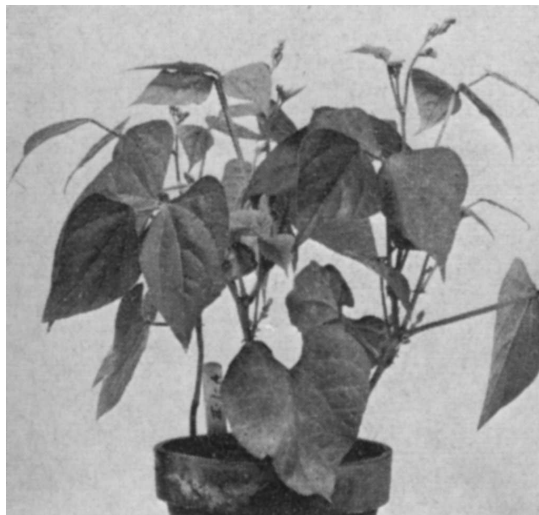


Abbildung 3.1: *Die ersten Blätter der Bohnen bestehen aus einer Blattspreite (direkt über dem Topfrand). Die späteren Blätter (darüber) sind dreigeteilt*

### 3 Bohnenblätter am Tage und in der Nacht

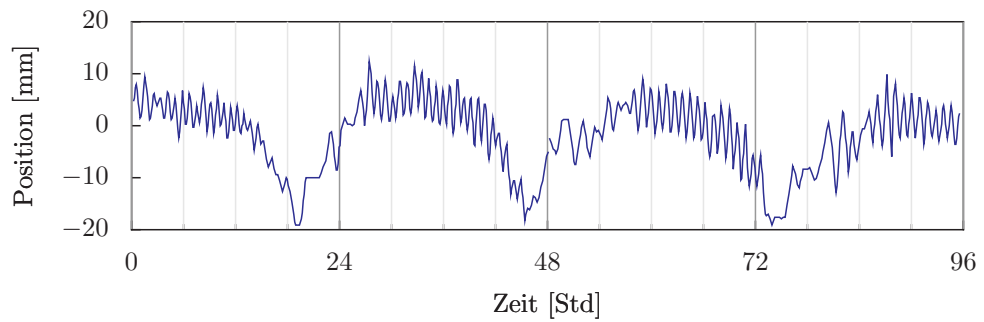


Abbildung 3.3: Die Blätter der Bohne *Phaseolus angularis* heben und senken sich im Tag-Nacht-Rhythmus, zeigen aber während der Tagstellung (Kurven in höherer Position) auch noch zusätzlich kürzere Bewegungsrhythmen. Nach *Alford and Tibbitts (1971)*

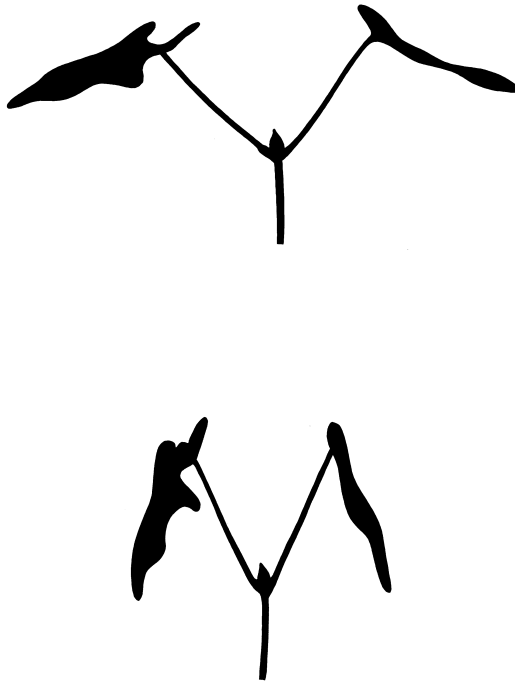


Abbildung 3.2: Die Blätter der Buschbohne während des Tages (oben) und während der Nacht (unten). Am Morgen senken sich die Blattstengel und die Blattspreiten heben sich. In der Nacht heben sich die Blattstengel und die Blattspreiten senken sich. Aus *Bünning (1983)*

geteilt (Abbildung 3.1). Auch sie bewegen sich.

Anders als beim Klee zeigen die Bohnenblätter aber noch zusätzlich kurzzeitige Bewegungen am Tage. Der Takt beträgt etwa eine Stunde. Hier tickt also offenbar neben der circadianen Uhr auch noch eine Stundenuhr. Aber ihr Uhrwerk ist anders als das der circadianen Uhr. Bei höheren Temperaturen läuft die Stundenuhr nämlich schneller, während die Tagesuhr unabhängig von der Temperatur immer gleich schnell läuft (man sagt, sie ist Temperaturkompensiert, Tabelle 3.1).

| Temperatur<br>in °C | Periodenlänge<br>in Stunden |
|---------------------|-----------------------------|
| 15                  | 28.3                        |
| 20                  | 28.0                        |
| 25                  | 28.0                        |

Tabelle 3.1: Die tagesrhythmische Blattbewegung der Bohne ändert sich bei verschiedenen Umgebungs-Temperaturen nicht. Die Stundenuhr läuft jedoch bei höheren Temperaturen schneller (keine Werte gezeigt)

Die Bohnen haben noch etwas Besonde-

res: Es gibt zwei Gelenke pro Blatt (Abbildung 3.4 und 3.5). Das eine ist zwischen Blattstiel und Blatt (wir nennen es das obere Gelenk), das andere zwischen Stängel und Blattstiel (unteres Gelenk). Diese beiden Gelenke bewegen sich im Gegenteil: Am Tage schwillt die Unterseite des oberen Gelenks, sodaß sich das Blatt hebt. In der Nacht schwillt die Oberseite des oberen Gelenks. Dadurch senkt sich das Blatt in seine Nachtstellung. Das untere Gelenk dagegen hebt den Blattstiel nachts an und senkt ihn am Tage ab (siehe Abbildung 3.4).

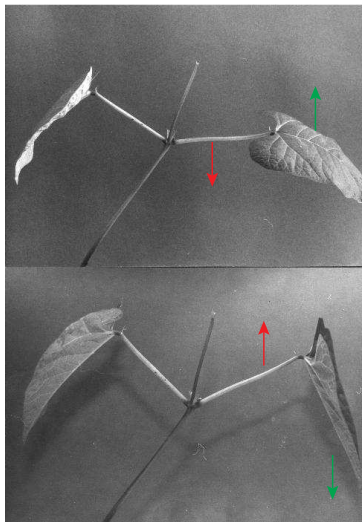


Abbildung 3.4: Bohnen haben ein oberes und ein unteres Gelenk am Blattstiel. Die beiden Gelenke bewegen sich im Gegenteil: Am Tage (oberes Bild) schwillt die Unterseite des oberen Gelenks, sodaß sich das Blatt hebt (grüner Pfeil). In der Nacht schwillt die Oberseite des oberen Gelenks (grüner Pfeil, unteres Bild). Dadurch senkt sich das Blatt in seine Nachtstellung. Das untere Gelenk dagegen hebt den Blattstiel nachts an (roter Pfeil, unteres Bild) und senkt ihn am Tage ab (roter Pfeil, oberes Bild)

Tatsächlich kannst Du sehen, wie sich das Gelenk beim Absenken des Blattes auf der oberen Seite verlängert und auf der unteren Seite verkürzt. Schau Dir dazu den Schattenriß des Gelenks mit Stiel und Blattansatz in Abbildung 3.5 an!

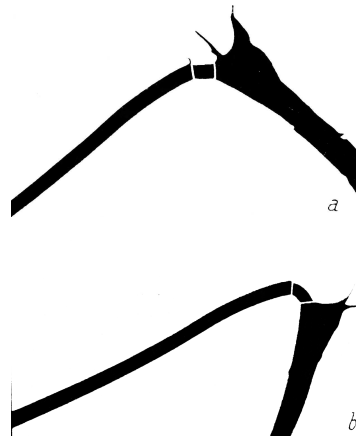


Abbildung 3.5: Der Schattenriß des oberen Bohnen-Gelenkes (zwischen Blattstiel und Blatt, weiß begrenzt) zeigt während des Tages (oberes Bild) eine etwa gleich lange Ober- und Unterseite. In der Nacht (unteres Bild) ist die Oberseite des oberen Gelenks länger und die Unterseite kürzer. Dadurch senkt sich das Blatt in seine Nachtstellung. Links befindet sich der Blattstiel, rechts das Blatt. Nach Bünnig (1983)

Beim Klee hatten wir mit Licht in der Nacht und Dunkelheit am Tage den Rhythmus der Blattbewegung umdrehen können. Das funktioniert auch bei Bohnenblättern.

Wenn man die Pflanzen Tag und Nacht beleuchtet, wird auch bei den Bohnen die Uhr langsamer, und zwar noch ausgeprägter als beim Klee (Abbildung 3.6).

Die Bohne hat sehr große Gelenke. Man kann an ihnen besser als beim Klee erkennen, wie das Gelenk aufgebaut ist. Du kannst mit einer scharfen Rasierklinge, einer ruhigen Hand und viel Üben eine Quer-



### 3 Bohnenblätter am Tage und in der Nacht

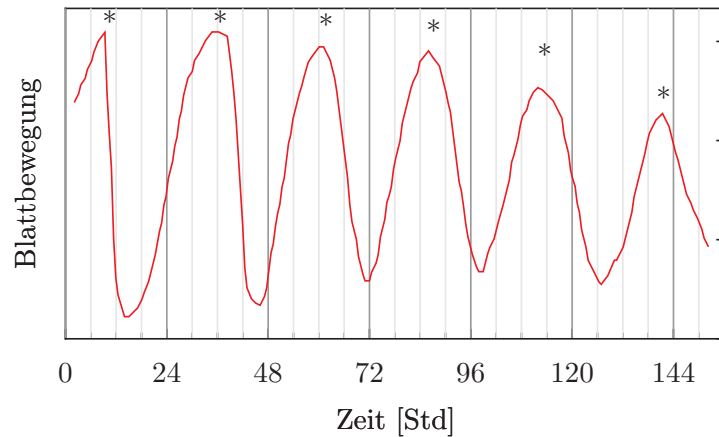


Abbildung 3.6: Wenn man Bohnen-Pflanzen Tag und Nacht beleuchtet, wird die Tagesuhr langsamer. Ihr Takt beträgt nur noch 26 Stunden. Die senkrechten Kurvenmarkierungen geben 24-Stunden-Abstände an. Die Hochpunkte der Kurve (mit \* markiert) kommen jeden Tag etwa 2 Stunden später.  $24+2$  ergibt Perioden von 26 Stunden. Nach oben sind Blatthebungen, nach unten -senkungen aufgetragen. Nach [Bünning \(1983\)](#)

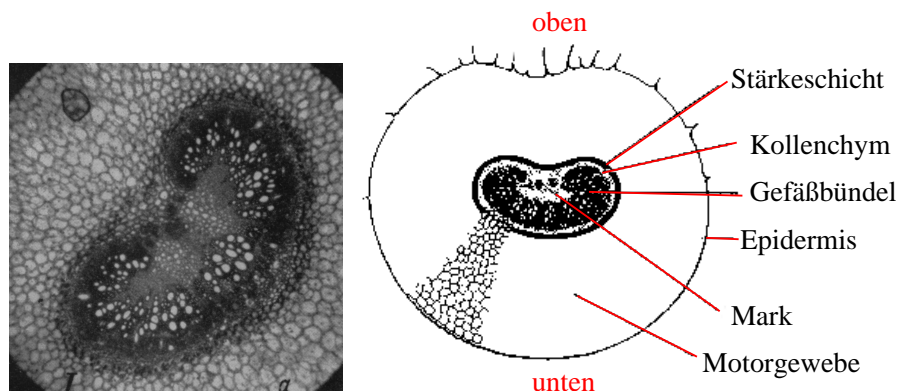


Abbildung 3.7: Links: Quer geschnittenes Blattgelenk einer Bohne. Im dunklen mittleren Teil sind die röhrenförmigen Wasserleitungen und Saftleitungen zum und vom Blatt quer geschnitten. Weil die meisten sehr klein sind, lassen sich nur einige als Kreise erkennen. Um sie herum sind lauter Motorzellen. Der obere linke Teil ist der 'Flexor' oder Beuger. Wenn diese Motorzellen anschwellen, senkt sich das Blatt. Der untere rechte Teil ist der 'Extensor' oder Strecker. Wenn seine Motorzellen anschwellen, hebt sich das Blatt. Rechts: Zeichnung des Gelenk-Querschnittes mit Beschriftung



scheibe aus dem Gelenk schneiden. Als Stütze und Hilfe beim Schneiden kann man das Gelenk in einem Stück Holundermark einbetten.<sup>1</sup> Lege die Schnitte in einen Wassertropfen und betrachte sie mit einer starken Lupe oder noch besser mit einem Mikroskop. Was Du dann siehst, zeigt Bild 3.7.

Die Motorzellen sind wie Luftballons. Bläst Du in einen Ballon Luft hinein, werden sie prall. Läßt Du die Luft raus, fallen sie in sich zusammen. Natürlich haben Pflanzenzellen keine Luft in sich. Aber sie können trotzdem prall werden. Dazu bringen sie Salze ins Innere. Salz zieht Wasser an (wenn Du Salz auf dem Teller liegen lässt, wird es mit der Zeit feucht). Dadurch dehnt sich die Zelle aus und wird prall. Wenn alle Motorzellen der Unterseite prall werden, hebt sich das Blatt. Wenn alle Motorzellen der Oberseite prall werden, senkt sich das Blatt.

Im nächsten Kapitel ist das Gelenk der Telegrafepflanze genauer beschrieben. Die Bohne hat ein sehr ähnliches Gelenk. Es funktioniert auch so wie das Gelenk am Endfieder von *Desmodium*. Allerdings wird die Blattbewegung noch zusätzlich durch die Stundenuhr beeinflusst. Dafür hat *Desmodium* in kleinen Fiedern eine Minutenuhr. Das wollen wir uns im nächsten Kapitel ansehen.

---

<sup>1</sup>schneide dazu aus einem Aststück vom Holunder das innere Mark heraus und bohre ein Loch hinein, in das das Gelenk paßt. Die Schnittfläche ist jetzt größer und man kann leichter dünn schneiden

### *3 Bohnenblätter am Tage und in der Nacht*

## 4 *Desmodium*: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?

*Bei der Indischen Telegrafepflanze Desmodium gyrans bewegen sich die kleinen Seitenfieder kreisend oder pendelnd auf und ab. Der Umlauf dauert einige Minuten und ist bei höherer Temperatur schneller. Die größeren Endfieder bewegen sich ebenfalls auf und ab, aber die Zeit für einen Umlauf dauert etwa einen Tag und die Temperatur der Umgebung spielt keine Rolle für die Dauer der Schwingung. Die Bewegungen der kleinen und großen Fieder kommen durch Gelenke zwischen Fieder und Stiel zustande. Sie haben zahlreiche Motorzellen, die schrumpfen und schwellen können und dadurch die Fieder senken oder heben. Das funktioniert über Pumpmechanismen in den Zellmembranen, durch die Mineralsalze in die Zellen hineingebracht oder herausgebracht werden. Warum die Seitenfieder sich bewegen, ist unbekannt. Wir wollen aber darüber spekulieren. Eigene Versuche werden vorgeschlagen.*

### 4.1 Das Pflanzen–Automobil

*Desmodium gyrans* gehört zu den Schmetterlingsblütlern oder lateinisch *Fabaceae* (Abbildung 0.2). Die Pflanze hat Blätter, die aus kleinen Blättchen zusammengesetzt sind und die man Fieder nennt (Abbildung 4.1). Es gibt an jedem Blatt ein großes Endfieder und ein oder zwei kleine Seitenfieder. Manchmal fehlen die Seitenfieder auch. In Abbildung 4.3 ist die Pflanze links am Tage und rechts in der Nacht gezeigt. Die großen Endfieder senken sich am Abend ab und



Abbildung 4.1: *Die Telegrafepflanze Desmodium gyrans hat Blätter, die aus einem größeren Endfieder und kleinen Seitenfidern zusammengesetzt sind*

#### 4 Desmodium: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?

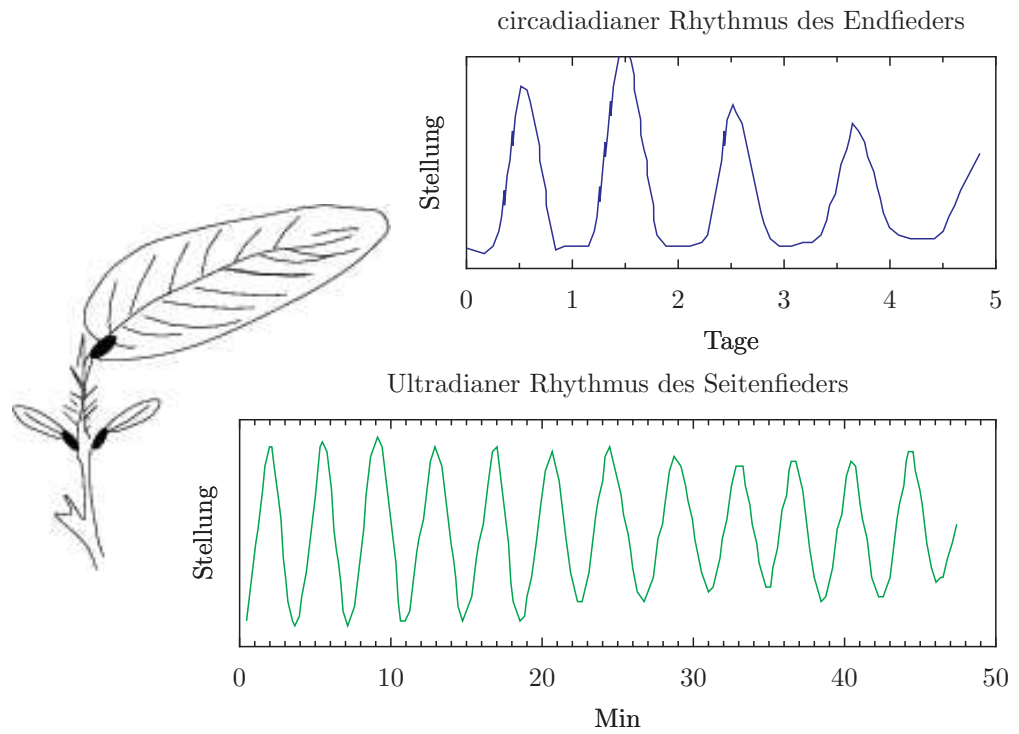


Abbildung 4.2: Endfieder (oben) und Seitenfieder (darunter) von *Desmodium gyrans* bewegen sich rhythmisch aufwärts und abwärts. Die obere Kurve gibt die circadiane Bewegung des Endfieders wieder (waagerechte Achse: Tage). Die untere Kurve zeigt die ultradiane Bewegung eines Seitenfieders (waagerechte Achse: Minuten)

hängen schließlich nach unten. Am Morgen bewegen sie sich wieder nach oben, bis sie waagrecht stehen. Diese Fieder sind also eine Art Tagesuhr. Daneben gibt es aber auch ein oder zwei kleine Seitenfieder, die eine Art Minutenzeiger darstellen. Auch sie bewegen sich auf und ab, brauchen dazu aber nur einige Minuten und tun das Tag und Nacht (Abbildung 4.2).

Wegen der kreisenden Bewegungen der Seitenfiederblättchen hat man die Pflanze ‘Indische Telegrafepflanze’ genannt, weil man glaubte, sie würden sich damit Botschaften zusenden. In ihrer Heimat Indien wird sie Bon Charal genannt, was auf deutsch ‘Tanzen zum Klatschen der Hände’ heißt. In Frankreich nennt man die Pflanze ‘Automobile’. Das ist etwas weniger poetisch, aber genauso treffend.

## 4.2 Seitenfieder als Minutenzeiger

In Abbildung 4.1 sind die Seitenfieder von *Desmodium* zu erkennen. Ihre kreisförmigen oder ovalen Bewegungen sind sehr regelmäßig (Abbildung 4.8 und 4.2). Wie kommen diese Bewegungen zustande? Mit einer Lupe erkennen wir, daß die Stelle zwischen Stiel und unterem Ende des Blättchens verdickt ist. Dort befindet sich ein Gelenk. Es kann sich nach oben und unten krümmen und ist für die Bewegung verantwortlich. In Abbildung 4.4 ist links ein Querschnitt durch das Gelenk gezeigt, rechts ein Längsschnitt, darunter ein drei-dimensionales Bild. In einem zentralen Strang laufen die Leitgefäße für den Wassertransport aus der Wurzel zu den Fiedern und die Leitgefäße für den Transport der Substanzen, die in den Blättern gemacht werden. Sie werden von Stützelementen umgeben. Würden die Leit- und

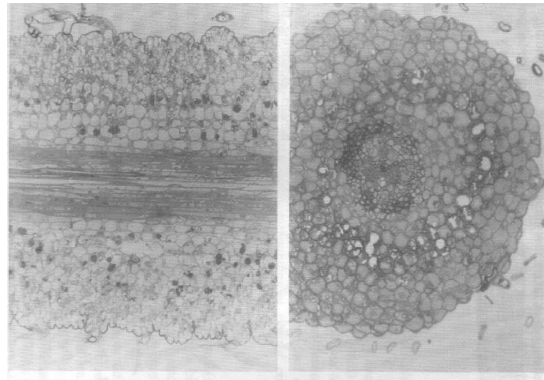


Abbildung 4.4: Querschnitt (rechts) und Längsschnitt (links) durch den Pulvinus eines Seitenfieders von *Desmodium gyrans*. Von außen nach innen: Epidermis, Motorgewebe, Zentralzylinder. In Abbildung 4.7 ist eine dreidimensionale Ansicht gezeigt. Nach Engelmann and Antkowiak (1998))

Stützelemente außen liegen, wie es normalerweise bei Stängeln und Blattstielen der Fall ist, könnte sich das Gewebe nicht krümmen. Um den Strang herum befinden sich die Motorzellen. Die äußerste Schicht besteht aus Epidermiszellen, die das Gelenk nach außen abschließen.

Die Gelenke können sich krümmen und aufrichten, weil die Motorzellen alternierend schrumpfen und schwellen. Das geschieht aber nur in der Längsrichtung der Motorzellen. Quer können sie sich nicht verändern, weil Zellulose-Mikrofibrillen in den Wänden ringförmig angeordnet sind und die Zelle wie Bänder umhüllen. Diese Querbänder können aber durch den Turgordruck der Zellen auseinandergeschoben werden, wodurch sich die Motorzellen ausdehnen und verkürzen können (linke Bilder in Abbildung 4.5). Die Längenänderungen in den Motorzellen kommen folgendermaßen zustande (rechte Bilder in Abbildung 4.5):

Protonenpumpen in der äußeren Zellmembran (Plasmalemma) pumpen Proto-

4 Desmodium: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?



Abbildung 4.3: Desmodium-Pflanze in Tag- (links) und Nachtstellung (rechts). Am Tag sind die Endfieder vom Stängel abgespreizt, nachts sind sie völlig abgesehnt. Aquarelle des Autors

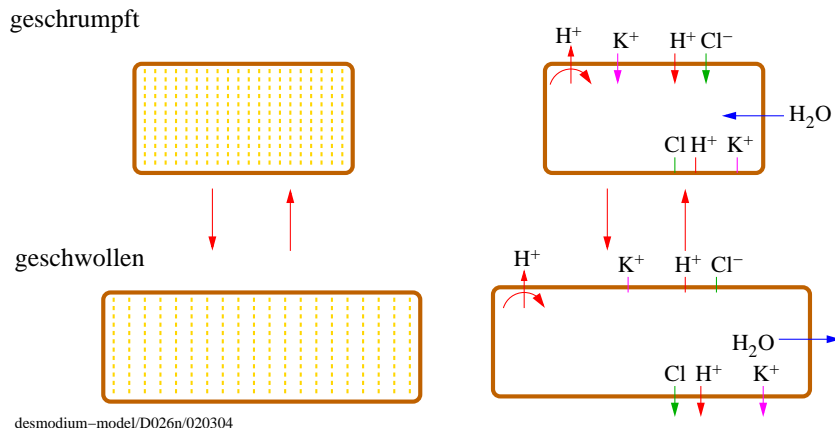


Abbildung 4.5: Wie Motorzellen des Gelenks von Desmodium schwellen und schrumpfen. Links: Zellulose-Mikrofibrillen laufen ringförmig um die Längswand. Sie verhindern, daß die Zelle dicker wird, erlauben aber, daß sie länger (schwellen: unten) oder kürzer wird (schrumpfen: oben). Die Längsachse der Zelle entspricht der Längsachse des Gelenkes.

Rechts: Die Motorzelle schwillt (oberes Bild), weil sie  $K^+$  und  $Cl^-$  aufnimmt und als Folge davon Wasser einströmt. Treibende Kraft sind Protonenpumpen, die Protonen ( $H^+$ ) nach außen abgeben. Dadurch wird das Zellinnere negativ und positive Ionen wie  $K^+$  werden angezogen und gelangen in die Zelle. Die Motorzelle schrumpft (unteres Bild), weil das Membranpotential zusammenbricht und dadurch  $K^+$  und  $Cl^-$  die Zelle verlassen. Als Folge davon strömt Wasser aus (unteres Bild rechts). Die Zelle schrumpft (oberes Bild). Die farbigen Pfeile geben die Art und Richtung der Ionenflüsse an. Farbige Striche ohne Pfeile entsprechen den Ionen, die im jeweiligen Zustand nicht die Zellmembran passieren können. Nach [Engelmann and Antkowiak \(1998\)](#)



nen (das sind Wasserstoff-Ionen,  $H^+$ ) nach außen. Da die Protonen positiv geladen sind, entsteht im Cytoplasma der Zelle eine negative Ladung. Negative Ladungen ziehen aber positiv geladene Teilchen an. Auf diese Weise können Kalium-Ionen ( $K^+$ ) in die Zelle fließen. Außerdem gibt es in der Zellmembran einen Durchlaß für Chlorid-Ionen ( $Cl^-$ ). Obwohl sie negativ geladen sind, also eigentlich vom Zellinneren abgestoßen werden, können sie hinein gelangen, weil sie zusammen mit den positiven Protonen über einen sogenannten Symport-Kanal transportiert werden. Sowohl  $K^+$  als  $Cl^-$  wirken osmotisch: Sie ziehen wie das Streusalz ( $NaCl$ ) auf vereisten Strassen Wasser an: Die Zelle schwillt und die mechanische Spannung der Zellwand nimmt zu. Ab einer bestimmten Größe werden  $Ca^{2+}$  Kanäle aktiviert, die bewirken, daß über Ionen-Kanäle  $Cl^-$  und  $K^+$  aus der Zelle fließt. Mit den Ionen verläßt Wasser die Zelle und sie schrumpft. Dann wiederholt sich der Vorgang: Die Protonenpumpen machen die Zelle wieder elektrisch negativ und Ionen können zusammen mit Wasser in die Zelle fließen. Sie schwillt. Auf diese Weise schwellen und schrumpfen die Gelenke periodisch und die Blätter heben und senken sich. Bei höherer Temperatur verkürzt sich die Periode der Schwingungen.

### 4.3 Wozu das Ganze?

Seit langem hat die Bewegung der *Desmodium*-Seitenfieder Naturliebhaber fasziniert. Auch der Dichter, Schriftsteller und Naturbeobachter Goethe hat sie beschrieben. Schon immer hat man sich gefragt, wozu diese Blatt-Bewegungen wohl dienen. Da es sich bei *Desmodium* um Pflanzen handelt, die in feucht-warmen Gebieten wachsen, könnte man sich zum Beispiel

vorstellen, daß durch die Bewegung Wasser von den Blättchen fließt und damit Pilze auf den Blättern weniger leicht wachsen können. Auch die Endfieder werden oft von den Seitenfiedern angestupst und bekommen einen Ruck, sodaß Wassertropfen abfallen.

Es kann aber auch sein, daß die Bewegungen nur für uns so auffällig sind, für die Pflanzen aber eventuell nur ein Nebeneffekt sind. Vielleicht sind die Gelenke nur eine Art Pumpe für Mineralstoffe. Wenn ein Außerirdischer die Kolben einer Erdöl-pumpe sehen würde, würde er wahrscheinlich auch von der Bewegung der Pleuelstange von der eigentlichen Funktion abgelenkt werden, nämlich Öl zu pumpen. Tatsächlich ist gefunden worden, daß in Pflanzenzellen ein Pump-Stadium (Mineralstoffe werden als Ionen aufgenommen) mit einem Stadium, in dem Ionen aus den Zellen ausströmen, abwechselt ([Gradmann and Buschmann \(1996a\)](#), Abbildung 4.6). Diese periodischen Änderungen haben etwa die gleiche Periodenlänge im Minutenbereich wie die Seitenfieder-Bewegung von *Desmodium*. Solche Rhythmen scheinen bei Pflanzen weiter verbreitet zu sein als bisher bekannt ist ([Engelmann \(1996\)](#), Abbildung 4.6).

### 4.4 Endfieder als Tageszeiger

Die Endfieder von *Desmodium* bewegen sich circadian auf und ab. Am Tage sind sie horizontal ausgebreitet und können so das Sonnenlicht gut aufnehmen. Am Abend senken sie sich innerhalb kurzer Zeit ab und hängen nach unten (Abbildung 4.3).

Auch hier sind, wie bei den Seitenfiedern, Gelenke zwischen dem Fieder und dem Blattstiel für die Bewegung verantwortlich. Die Gelenke sind größer als die



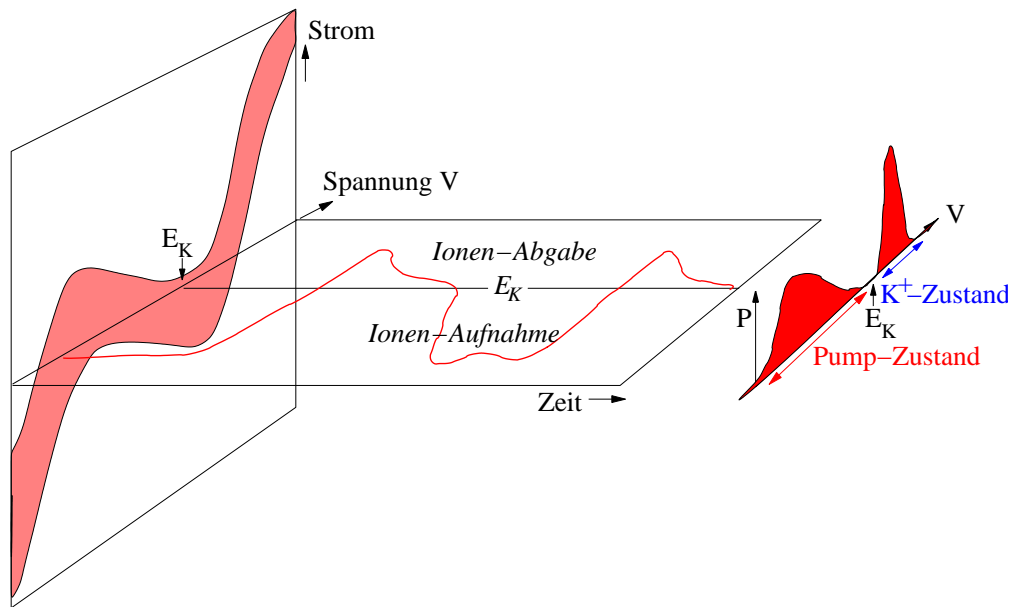


Abbildung 4.6: Die Spannung in manchen Pflanzenzellen schwankt periodisch zwischen niedrigeren negativen oder gar positiven Werten (Achse Spannung  $V$  links hinten) und höheren negativen Werten (Achse Spannung  $V$  links vorn). Mit der Spannung ändert sich der Strom (senkrechte Achse der linken senkrechten Fläche) in charakteristischer Weise, wie das rote Band links zeigt. Das führt dazu, daß bei höheren negativen Werten Mineralstoffe als Ionen aufgenommen werden (Ionen-Aufnahme auf der flachen Ebene vorn dargestellt). Dieses Pump-Stadium der Pflanzenzellen wechselt mit einem Stadium ab, in dem Ionen aus den Zellen ausströmen (Ionen-Abgabe auf der flachen Ebene hinten), wenn die Spannung ( $V$ ) in den Zellen weniger negativ oder positiv wird (in Richtung des Pfeils der Spannung nach hinten). Diese beiden Stadien, pumpen und Ionen abgeben, wechseln miteinander ab (als Kurve auf der liegenden Fläche nach rechts gegen die Zeitachse aufgetragen). Sie gehen unmittelbar ineinander über, weil die Wahrscheinlichkeit  $P$ , zwischen Pumpstadium und Ionen-Abgabe-Stadium zu verweilen, gering ist (die Wahrscheinlichkeit wird durch die Kurve über der roten senkrechten Fläche rechts gegen die Spannung ( $V$ ) dargestellt. Bei  $E_k$  ist die Wahrscheinlichkeit  $P$  am geringsten. Deshalb kommt dieser Zustand nur ganz kurz vor und die Zelle befindet sich je nach ihrer Spannung entweder im Pumpzustand oder im Zustand der Ionen-Abgabe. Nach [Gradmann and Buschmann \(1996b\)](#))

#### 4 Desmodium: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?

der Seitenfieder. Aber sie sind sehr ähnlich aufgebaut. Auch bei ihnen sind die Leitstränge und Stützstränge in das Zentrum des Gelenkes verlagert. Sonst könnten sich die Gelenke nicht bewegen. Zwischen diesen zentralen Strängen und der äußeren Zellschicht (Epidermis) befinden sich die Motorzellen, die genauso funktionieren wie die Motorzellen der Seitenfieder-Gelenke (Abbildung 4.7).

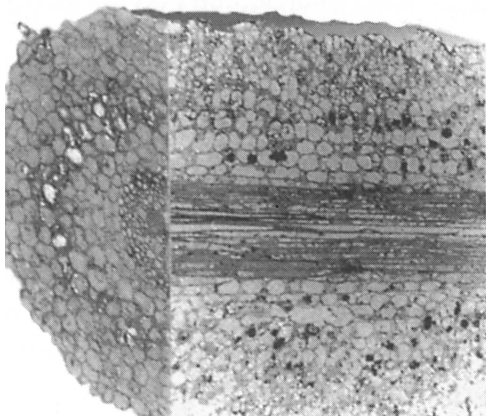


Abbildung 4.7: *Wie das Desmodium-Gelenk gebaut ist: Leitstränge und Stützstränge sind in das Zentrum des Gelenkes verlagert. Sonst könnten sich die Gelenke nicht bewegen. Zwischen diesen zentralen Strängen und der äußeren Zellschicht (Epidermis) befinden sich die Motorzellen. Sie schwellen und schrumpfen, wodurch sich das Gelenk auf- und abbewegt. Nach Engelmann (1996)*

Allerdings gibt es doch einige Unterschiede: Während die Seitenfieder sich bei höherer Temperatur schneller bewegen, haben die Endfieder eine Periode, die unabhängig von der Umgebungstemperatur immer etwa 25 bis 26 Stunden beträgt. Damit man diesen 'Freilauf' beobachten kann, müssen die Pflanzen im Dauerlicht stehen und

die Temperatur darf sich nicht ändern. Im Licht-Dunkel-Wechsel des Tages oder in einem Temperaturwechsel zwischen Tag und Nacht würde die Periodenlänge genau 24 Stunden betragen. Denn diese Tag/Nacht-Unterschiede synchronisieren die circadiane Uhr. Damit ist gleich der zweite Unterschied zu den Seitenfiedern angeschnitten: Licht beeinflusst diesen Rhythmus, während die Bewegung der Seitenfieder sich nicht um Licht und Dunkel kümmert. Ein dritter Unterschied: Die Bewegung der Endfieder ist festgelegt: Sie heben und senken sich. Die Seitenfieder dagegen können sich auch drehen oder ihre Bewegungen vom Pendeln zum Drehen ändern. Sie sind also flexibler in ihrer Bewegung (Abbildung 4.8).

#### 4.5 Eigene Beobachtungen und Versuche

Bewegungen bei Pflanzen sind weit verbreitet. Im Internet sind einige sehr eindrucksvolle Beispiele als kurze Filme zu finden (siehe [www.amillar.org](http://www.amillar.org) mit Verzweigungen zu anderen Stellen<sup>1</sup>). Sie geben Dir vielleicht Anregungen, selbst diese Pflanzen oder andere zu beobachten und damit zu experimentieren.

An *Desmodium gyrans* kann man leicht beobachten, wie bei der Seitenfiederbewegung die Periodenlänge mit steigender Temperatur kürzer wird, während die Periode der Endfiederbewegung von der Umgebungstemperatur praktisch nicht beeinflusst wird. Es dauert allerdings lange, bis die Pflanzen aus dem Samen angezogen sind. Auch bekommt man die Samen nicht so einfach. Die Fa. A. Schenkel, Blankene-

<sup>1</sup>[sunflower.bio.indiana.edu/~rhangart/-plantmovies/movements/nastic/nastic.html](http://sunflower.bio.indiana.edu/~rhangart/-plantmovies/movements/nastic/nastic.html)  
[deepgreen.stanford.edu](http://deepgreen.stanford.edu)  
the internet movie database

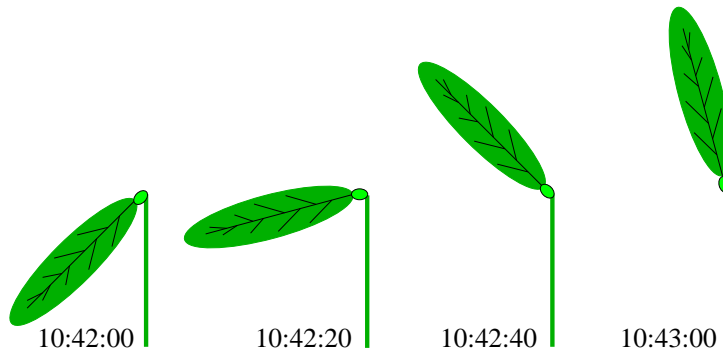


Abbildung 4.8: Alle 20 Sekunden wurde die Stellung eines Seitenfieders von *Desmodium* bestimmt und dargestellt. Um 10 Uhr 42 war es gesenkt, eine Minute später gehoben. Eine Schwingung dauert also hier  $2 * 30 = 60$  Sekunden. Die Periodenlänge hängt stark von der Temperatur ab (Abbildung 4.10). Die Fieder können sich drehen oder pendeln oder vom einen ins andere übergehen. Sie sind also flexibler in ihrer Bewegung als die Endfieder, die sich nur aufwärts und abwärts bewegen

ser Hauptstr. 53a, D22587 Hamburg, ist eine Bezugsquelle. Du kannst auch in einem Botanischen Garten nach ein paar Samen fragen. Stecke einen Samen in einen Blumentopf mit Gartenerde. Du mußt viel Geduld haben, bis sie keimen. Die Pflanzen lieben feuchte Wärme. Am besten baust Du Dir aus einem Rahmen, der mit durchsichtiger Plastikfolie bespannt ist, ein kleines Gewächshaus (Abbildung 4.9). Wenn Du lange genug wartest und die Pflanzen gut pflegst, belohnt sie Dich als lebende Uhr.

Die Bewegung der Seitenfieder läßt sich auch an einem abgeschnittenen Blatt beobachten. Stecke es in ein kleines Gefäß mit Wasser und stoppe mit einer Uhr mit Sekundenzeiger, wie lange es dauert, bis die Seitenfieder von der oberen Blattstellung über die untere Blattstellung wieder zur höchsten Stelle zurückgekehrt ist. Wiederhole diesen Versuch mehrfach und berechne den Mittelwert. Dann kannst Du diesen Versuch bei höheren oder niedrigeren Temperaturen im Raum durchführen. Wenn Du die Periodenlänge gegen die Temperatur aufträgst, müßte sich ei-

ne Kurve ergeben, wie sie in Abbildung 4.10 gezeigt ist. Näheres steht in einem Buch (*Rhythmen des Lebens, eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele*, Engelmann (2002)). Es steht im Internet zur Verfügung (<http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>).

Wenn Du ein eigenes Mikroskop hast oder bei einem Freund oder in der Schule eins benutzen kannst, lohnt es sich auch, Dir das Gelenk im Querschnitt und im Längsschnitt anzusehen (Abbildung 4.4). Zum Schneiden benutzt Du, wie im Buch *Blumenuhren, Zeitgedächtnis und Diapause* im Kapitel über die Kalanchoe-Uhr beschrieben (Engelmann (2003b)), ein Stück Holundermark. Das Gelenk steckst du in einen Schlitz im Mark und schneidest es mit einer neuen (also scharfen) Rasierklinge in möglichst dünne Scheiben. Dazu muß man etwas üben. Die Schnitte werden dann in einen Wassertropfen gelegt, den Du auf ein Stück Glas (ein *Objekträger*) gebracht hast. Ein dünnes Gläschen (*Deckglas*) darüber verhindert, daß die Schnitt austrocknen, macht den Schnitt glatt, sodaß er bes-

4 Desmodium: Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?

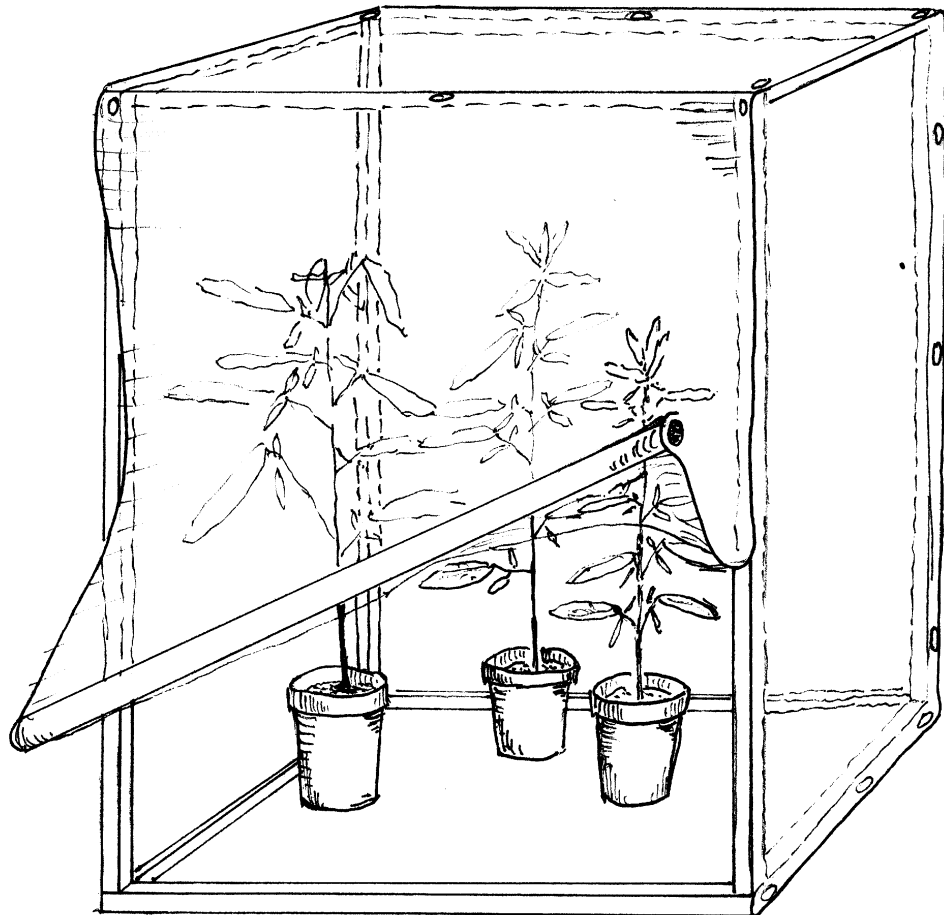


Abbildung 4.9: Kleines Gewächshaus für Desmodium aus einem Gerüst, das mit einer Kunststoff-Folie bezogen ist. Sie ist mit Reißzwecken am Holzrahmen befestigt. Vorn ist die Folie mit einer Rolle beschwert, die hochgehoben werden kann. Beleuchtung mit Leuchtstoffröhren von oben. Die Pflanzen lieben feuchte Wärme. Skizze des Autors

#### 4.5 Eigene Beobachtungen und Versuche

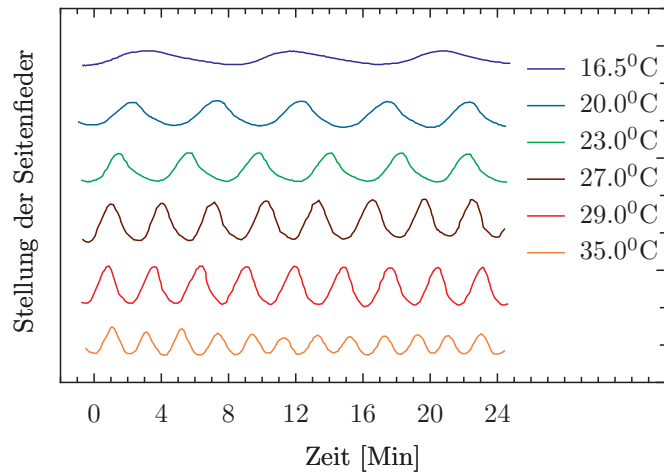


Abbildung 4.10: *Bewegungskurven des Fieders von Desmodium bei den angegebenen Temperaturen*

ser beobachtet werden kann, und schützt das Objektiv des Mikroskops vor dem Wasser.

#### 4 Desmodium: *Wozu braucht eine Pflanze einen Fächer?*

## 5 Weitere Bücher

Ich habe einige weitere Bücher geschrieben oder bin noch dabei, sie zu schreiben. Sie befassen sich ebenfalls mit Themen, die mit rhythmischen Vorgängen bei Lebewesen zu tun haben – mein Spezialgebiet als Wissenschaftler (*Biokalender: Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere*: Engelmann (2003a), *Blumenuhren, Zeitgedächtnis und Zeitvergessen*: Engelmann (2003b), *Fliegende Uhren*: Engelmann (2003d), *Uhren, die nach dem Mond gehen*: Engelmann (2003e), *Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt*: Engelmann (2004), *Depressionen: Versuche auf Spitzbergen* (noch in Arbeit): Engelmann (2003c), *Rhythmen in Strukturen von Pflanzen*: Engelmann and Hellrung (2003)). Sie sind unter <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox> als pdf-Dateien gespeichert.

## 5 Weitere Bücher



# Literaturverzeichnis

- Alford, D. and Tibbitts, T. (1971). Endogenous short period rhythms in the movements of unifoliate leaves of *Phaseolus angularis* Wight. *Plant Physiol.*, 47:68–70. [54](#)
- Bardal, T., Johnsson, A., and Chapman, D. (2004). Short-Period Circumnutations Found in Sunflower Hypocotyls in Satellite Orbit. A Reappraisal of Data from Spacelab-1. *Journal of Gravitational Physiology*. [41](#), [42](#)
- Brown, A. H. (1993). Circumnutations: from Darwin to space flights. *Plant Physiol.*, 101:345–348. [39](#)
- Bünning, E. (1983). *The physiological clock*, volume 1 of *Heidelberg Science Library*. Springer New York, 2 edition. [54](#), [55](#), [56](#)
- Carpita, N. and Gibeaut, D. (1993). Structural models of primary cell walls in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant J*, 3(1):1–30. [36](#), [37](#)
- Cosgrove, D. (2000). Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature*, 407:321–326. [37](#)
- Darwin, C. (1899). *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Gesammelte Werke. Carus, J., 2 edition. [45](#)
- Duden-Lexikon-Redaktion, editor (1969). *Duden-Lexikon in drei Bänden*. Dudenverlag Bibliographisches Institut. [44](#), [45](#)
- Engelmann, W. (1996). Leaf movement rhythms as hands of biological clocks. In Greppin, H., Degli Agosti, R., and Bonzon, M., editors, *Vistas on Biorhythmicity*, pages 51–76. University of Geneva. [64](#), [66](#)
- Engelmann, W. (1999). *Rhythmen bei Organismen*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [39](#)
- Engelmann, W. (2002). *Rhythmen des Lebens*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [67](#)
- Engelmann, W. (2003a). *Biokalendar*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [71](#)
- Engelmann, W. (2003b). *Blumenuhren*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [45](#), [67](#), [71](#)
- Engelmann, W. (2003c). *Depressionen - Versuche in Spitzbergen*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [71](#)
- Engelmann, W. (2003d). *Fliegende Uhren*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [71](#)
- Engelmann, W. (2003e). *Uhren, die nach dem Mond gehen. Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [71](#)
- Engelmann, W. (2004). *Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt*. [www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de](http://www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de). [71](#)

- Engelmann, W. and Antkowiak, B. (1998). Ultradian rhythms in *Desmodium* (Mini-review). *Chronobiol. Internat.* 15, 293-307. 61, 63
- Engelmann, W. and Hellrung, W. (2003). Rhythmen in Strukturen von Pflanzen. 71
- Engelmann, W. and Johnsson, A. (1998). Rhythms in organ movement. In Lumsden, P. J. and Millar, A. J., editors, *Biological rhythms and photoperiodism in plants*, Environmental Plant Biology. Bios Scientific Publishers Oxford, Washington DC. 40
- Enright, J. (1982). Sleep movements of leaves: In defense of Darwin's interpretation. *Oecologia*, 54:253-259. 47
- Gendreau, E., Traas, J., Desnos, T., Grandjean, O., Caboche, M., and Hofte, H. (1997). Cellular basis of hypocotyl growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 114:295-305. 35, 38
- Gradmann, D. and Buschmann, P. (1996a). Electrocoupling causes oscillations of ion transporters in plants. In Greppin, H., Degli Agosti, R., and Bonzon, M., editors, *Vistas on Biorhythmicity*, pages 239-268. University of Geneva. 64
- Gradmann, D. and Buschmann, P. (1996b). Electrocoupling causes oscillations of ion transporters in plants. In Greppin, H., Degli Agosti, R., and Bonzon, M., editors, *Vistas on Biorhythmicity*, pages 239-268. University of Geneva. 65
- Hensel, W. (1981). *Pflanzen in Aktion. Krümmen, Klappen, Schleudern*. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, Oxford. 11
- Johnsson, A. (1977). Plant Experiments: Circumnutations under free-fall conditions in space? *Proceedings of the Royal Society London*, 199:505-512. 39, 41
- Mayer, K. (1977). Die Wirkung von cAMP, Imidazol und 4-(3,4-Dimethoxybenzyl)-2-Imidazolidon auf die circadiane Blattbewegung von *Trifolium repens*. Zulasungsarbeit zur wissenschaftlichen prüfung für das lehramt an gymnasien, Universität Tübingen. 44
- Millar, A. (1999). Biological clocks in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 141:175-197. 30, 31
- Neugebauer, A. (2002). *Dreidimensionale Registrierung circadianer und ultradianer Wachstumsvorgänge des Hypokotyls von Arabidopsis thaliana und Cardaminopsis arenosa*. PhD thesis, Universität Tübingen, Germany. 21, 22, 34, 39
- Pickard, B. G. and Ding, J. P. (1993). The mechanosensory calcium-selective ion channel: Key component of a plasmalemmal control centre? *Austr. J. Plant Physiol.*, 20:439-459. 39
- Rauh, W. (1941). *Morphologie der Nutzpflanzen*. Quelle und Meyer, Leipzig. 17
- Robinson, G., Rust, T., and Scott, B. (1979). Analytical approach to the study of circadian oscillations in clover I. Recording and spectral analyses of leaf oscillations. *Aust. J. Physiol.*, 6:655-672. 48
- Roelofsen, P. (1965). Ultrastructure of the wall in growing cell and its relation to the direction of growth. *Adv. Bot. Res.* 2, 69-149. 35

Salisbury, F. B. and Ross, C. W. (1991). *Plant Physiology*. Wadsworth Publ. Co. Belmont, California, 4 edition. **39**

Schuster, J. (1996). *Untersuchungen zur Circumnutation des Hypokotyls von Arabidopsis thaliana und Helianthus annuus*. PhD thesis, Tübingen University, Cuvillier Verlag Göttingen. **26, 28, 38**

Taiz, L. and Zeiger, E. (1998). *Plant Physiology*. Sinauer Assoc. Inc., 2 edition. **20**

*Literaturverzeichnis*

# Index

- Ackerschmalwand, 19, 27  
*Arabidopsis thaliana*, 14, 19, 27  
Automobile, 61  
Auxin, 37
- Bild  
    drei-dimensionale, 23  
    drei-dimensional, 32  
Blüte, 18  
Blattgelenk, 45  
Blattspreite, 53  
Bohne, 14, 45, 53  
Bon Charal, 61
- Calcium-Kanal, 64  
Chlorid-Ionen, 64  
circadian, 27  
Circumnutation, 23, 30, 37  
Cytoplasma, 64
- Darwin, 23, 46  
Dauerlicht, 66  
Deckglas, 67  
Desmodium  
    *Desmodium*  
        gyrans, 59  
    *Desmodium*  
        gyrans, 66  
dreidimensionales Bild, 61  
*Drosophila*, 20  
Dunkelheit  
    physiologische, 39  
Dunkelkeimer, 18
- Elastizität, 37  
Embryo, 17  
    Samen, 35
- Endfieder, 59  
Epidermis, 66  
Epidermiszelle, 35, 61  
Erbsen, 45  
Expansin, 37
- Fabaceae, 59  
Farbintensität, 34  
Farbkodierung, 32  
Farbkreis, 34  
Fiederblättchen, 59  
Fiederblatt, 14  
Film, 23, 66  
Freilauf, 66
- Gürtelreifen-Prinzip, 35  
Gelenk, 53, 61, 64  
    oberes, 55  
    Schattenriß, 55  
    unteres, 55  
Gen, 19  
Getreide, 13  
Gewächshaus  
    kleines, 67  
Goethe, 64  
Gravitropismus, 32
- Holundermark, 57, 67  
Hypokotyl, 27, 35, 39  
Hypokotyllänge, 27  
Hypothesen, 11
- Insekten, 46
- Kalanchoe blossfeldiana*, 45  
Kalium-Ionen, 64  
Kamera, 23

## Index

- Keimblatt, 17  
Keimen, 13  
Klee, 13, 43  
Krümmungsreaktionen, 39
- Längsschnitt, 61  
Leitgefäße, 61  
Leitstrang, 66  
Leuchtstoffröhre, 47  
Licht–Dunkel–Wechsel, 47, 66  
Lichtkeimer, 18  
Linne, 44  
LPN, 27  
Luftballon, 57  
Lupe, 43, 57
- Mechanismus des Streckens, 35  
Mikrofibrillen, 35  
Mikroskop, 53, 57, 67  
Millimeterpapier, 49  
Mittelrippe, 49  
Motorzelle, 50, 53, 57, 61, 66  
Mutante, 19
- Nachtkerze, 45  
Nachtstellung, 55
- Objektträger, 67  
*Oenothera*, 46  
osmotisch, 64
- Parenchymzellen, 35  
Pendelbewegung, 23, 39  
Periode, 64, 66  
Periodenlänge, 27  
Photosynthese, 30  
Phototropismus, 30  
Pixel, 32  
Plasmalemma, 61  
Plastizität, 37  
Programm, 32  
Protonen, 64  
Protonenpumpen, 61, 64  
Pump–Stadium, 64  
Pumpe für Mineralstoffe, 64
- Querschnitt, 61
- Rückkopplungsmodell, 39  
Rasierklinge, 67  
Raumkapsel, 39  
Robinien, 45  
Ruheperiode, 18  
Ruhestadium, 18
- Salz, 57  
Same, 39  
Samen, 13, 17, 66  
Schlafbewegungen, 44, 47  
Schmetterlingsblütlern, 59  
Schwerelosigkeit, 39  
Schwerkraft, 39  
Seitenblättchen, 43  
Seitenfieder, 59  
Sicherheitslicht, 39  
Sonnenblume, 23  
    Keimling, 39  
Spaltöffnung, 30  
SPN, 27  
Stützelemente, 61  
Stoppuhr, 67  
Stundenuhr, 54  
Symport–Kanal, 64  
synchronisieren, 66
- Tag–Nacht–Rhythmus, 53  
Tagesrhythmus, 27  
Tagesuhr, 30  
Tagstellung, 53  
Taufliege, 20  
Telegrafpflanze, 14, 59  
Temperatur, 27, 54, 67  
Temperatur–kompensiert, 54  
Transpiration, 30  
*Trifolium*, 44  
Turgordruck, 61
- Uhr  
    innere, 49
- Vakuole, 35

Videokamera, 23

Wachstum, 27

rate, 27

zone, 37

Wildtyp, 19

Zellteilung, 35

Zellulose, 35

Mikrofibrillen, 61