

# **Rhythmen in Strukturen von Organismen**

Wolfgang Engelmann  
Institut für Botanik, Tübingen

Tübingen 2009

Publiziert bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen:

URL: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3793/>

Lizenz: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/doku/lizenzen/xx.html>

3. Auflage 2009

Die erste Auflage erschien 1998 unter <http://www.uni.tuebingen.de/plantphys/bioclox>, in der 2. Auflage 2004 wurden Text und Bilder überarbeitet.

Eine englische Version ist bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen unter <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3794/> publiziert.

Universitäts-Bibliothek Tübingen. ©Wolfgang Engelmann 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. Mareike Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Ihr gilt mein besonderer Dank. Dirk Engelmann, die Lyx-User-Group und die Linux-User-Group Tübingen halfen oft bei technischen Fragen.



All things from eternity  
are of like forms  
and come round  
in a circle

Marcus Aurelius Antonius



# Inhaltsverzeichnis

<b>Einleitung</b>	<b>7</b>
<b>1 Die tägliche Wartung der Augen</b>	<b>11</b>
1.1 Bau des Wirbeltierauges . . . . .	11
1.2 Bau der Sehzellen . . . . .	11
1.3 Sehzellen werden innerlich erneuert . . . . .	11
1.4 Kosten und Nutzen der Sehzellen-Erneuerung . . . . .	19
<b>2 Licht ernten</b>	<b>23</b>
2.1 Chloroplasten von <i>Selaginella</i> bei Tag und Nacht . . . . .	23
2.2 Chloroplastenbewegungen und -formänderungen bei anderen Pflanzen . . . . .	26
2.3 Chloroplastenbewegung bei Algen . . . . .	28
<b>3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten</b>	<b>33</b>
3.1 Stärkebildung und Stärkeabbau . . . . .	33
3.2 Die Schichten der Stärkekörner . . . . .	38
3.3 Stärkekörner zeigen Pflanzen, wo oben und unten ist . . . . .	38
<b>4 Wie Schnecken sich in Schale werfen</b>	<b>43</b>
4.1 Musterbildung durch positive und negative Rückkopplung . . . . .	43
<b>5 Korallenuhren und Tageslänge</b>	<b>47</b>
<b>6 Wie alt ist eine Fliege und wann war ein Dino erwachsen?</b>	<b>51</b>
6.1 Rhythmische Kutikula-Ablagerungen im Aussenskelett . . . . .	51
6.2 Rhythmische Ablagerungen in Brustspangen von Fliegen . . . . .	54
6.3 Über das Alter junger Dinos . . . . .	54
<b>7 Von Hexenringen und Sporenstreifen: Pilze beim Wachsen und Vermehren</b>	<b>57</b>
7.1 Die Zeitgeschichte vom Schimmelpilz <i>Neurospora</i> . . . . .	60
7.2 Wie die circadianen Uhr von <i>Neurospora</i> funktioniert . . . . .	62
7.2.1 Die Spieler und die Bühne . . . . .	62
7.2.2 Das Spiel . . . . .	63
7.2.3 Ziele des Spiels . . . . .	66
7.3 Ausgänge der Uhr und Kontrolle der Zeiger . . . . .	68
7.3.1 Uhr-kontrollierte Gene . . . . .	69
<b>8 Das Hut-Spiel einer Ur-Uhr</b>	<b>71</b>

*Inhaltsverzeichnis*

<b>9 Demonstrationen, Simulationen und Versuche</b>	<b>77</b>
9.1 Demonstrationen . . . . .	77
9.2 Simulationen . . . . .	77
9.2.1 Die Mischmasch-Machine . . . . .	78
9.3 Versuche . . . . .	80
<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>81</b>

# Abbildungsverzeichnis

0.1	Wellige Struktur im Wüstensand . . . . .	7
0.2	Jahresringe eines Baumes . . . . .	8
0.3	Pilzsporen-Ringe auf einem Apfel . . . . .	8
1.1	Wirbeltierauge . . . . .	12
1.2	Netzhaut des Auges . . . . .	13
1.3	Aufbau eines Stäbchens in der Netzhaut des Auges . . . . .	14
1.5	Übergangs vom Zellkörper einer Sehzelle zum äußeren Segment . . . . .	15
1.6	Netzhautschicht mit äußeren Segmenten und Phagozytose . . . . .	15
1.8	Müllentsorgung der Sehzellen durch Phagosomen . . . . .	16
1.9	Wann die Membranscheiben der Sehzellen abgestossen werden . . . . .	16
1.10	Abbau der verbrauchten Sehzell-Membranscheiben . . . . .	17
1.4	Übergang vom Zellkörper einer Sehzelle zum äußeren Segment . . . . .	18
1.7	Abgabe der Membranscheibchen von der Spitze von Stäbchenzellen . . . . .	18
1.13	Innere Erneuerung der Stäbchen in der Netzhaut des Auges . . . . .	19
1.11	Wie die Scheibchen der Sehzellen erneuert werden . . . . .	20
1.12	Autoradiografie . . . . .	20
1.14	Erneuerung der Membranscheiben und Molekülaustausch in Sehzellen . . . . .	21
2.1	<i>Selaginella serpens</i> . . . . .	23
2.2	Epidermis des Blattes von <i>Selaginella</i> am Tage und in der Nacht . . . . .	24
2.5	Tagesperiodische Formänderung der Chloroplasten von <i>Selaginella</i> . . . . .	24
2.3	Blatt von <i>Selaginella</i> mit Untersuchungsregion . . . . .	25
2.4	Chloroplasten von <i>Selaginella</i> zu verschiedenen Tageszeiten . . . . .	25
2.6	Schwankungen des pH-Wertes am Tag und in der Nacht . . . . .	26
2.7	Änderung der Chloroplastenform durch Säurepuffer . . . . .	26
2.8	Lichtreaktion der Chloroplasten von <i>Adiantum</i> . . . . .	27
2.9	Tag- und Nachtstellung der Phäoplasten von <i>Dictyota</i> . . . . .	29
2.13	Circadiane Chloroplastenwanderung bei <i>Acetabularia</i> . . . . .	29
2.10	Circadiane Änderungen der Transmission des <i>Dictyota</i> Thallus . . . . .	30
2.11	Chloroplastenwanderung bei <i>Halimeda</i> . . . . .	31
2.12	Chloroplastenwanderung von <i>Halimeda</i> und Temperatur . . . . .	32
3.1	Wie Pflanzen Stärke machen . . . . .	34
3.2	Zucker und Stärke . . . . .	35
3.3	Struktur des Amylopektins . . . . .	36
3.4	Aufbau des Amylopektins . . . . .	37
3.5	Stärke Korn im Lichtmikroskop . . . . .	39

## Abbildungsverzeichnis

3.6	Stärkekorner . . . . .	39
3.7	Wurzelspitze reagiert auf Schwerkraft . . . . .	40
3.9	Modell der Schwerkraft-Empfindlichkeit der Statocyten . . . . .	41
3.8	Statozyte der Wurzelspitze, schematisch . . . . .	42
3.10	Statozyte der Wurzelspitze mit Amyloplasten und Aktinfilamenten . . . . .	42
4.1	Wie Muschelschalen gebildet werden . . . . .	43
4.2	Struktur einer Muschelschale . . . . .	44
4.3	Modell für Musterbildung . . . . .	44
4.4	Simulation der Musterbildung durch Aktivator und Inhibitor . . . . .	45
4.5	Gestreifte Wulste in der Schale einer Meeresschnecke . . . . .	46
4.6	Simulation eines gestreiften Schalenmusters . . . . .	46
5.1	Koralle mit Hartskelett-Fuß . . . . .	47
5.2	Zahl der Schichten in fossilen Korallen-Füßen . . . . .	48
5.3	Schichtenbildung im Fuß einer fossilen Koralle . . . . .	48
5.4	Stromatolithen . . . . .	49
6.1	Die Chitinuhr einer Küchenschabe . . . . .	51
6.2	Wie die Chitinhülle aufgebaut ist . . . . .	52
6.3	Tagesperiodische Chitinlamellen bei Küchenschaben . . . . .	53
6.4	Brust und Muskelspangen einer <i>Drosophila</i> -Fliegen . . . . .	54
6.6	Riesen-Dinosaurier . . . . .	55
6.5	Tagesperiodische Chitinschichten bei Fliegen . . . . .	56
7.1	Hexenring eines Pilzes . . . . .	58
7.2	<i>Neurospora</i> im Wachstumsröhrchen . . . . .	58
7.3	Dauerlicht unterdrückt Konidien-Rhythmus von <i>Neurospora</i> . . . . .	59
7.4	Temperaturkompensation der Konidienbildung von <i>Neurospora</i> . . . . .	60
7.5	Synchronisation der circadianen Konidienbildung bei <i>Neurospora</i> . . . . .	60
7.6	Konidienbildung an Lufthyphen von <i>Neurospora</i> . . . . .	61
7.7	Entwicklungszyklus von <i>Neurospora</i> . . . . .	61
7.8	Modell des Rückkopplungs-Oszillators von <i>Neurospora</i> . . . . .	64
7.9	Wie Licht auf den Oszillator von <i>Neurospora</i> wirkt . . . . .	65
7.10	Modell von Lakin-Thomas . . . . .	67
8.1	Gestaltwechsel einer Meeresamöbe . . . . .	72
8.3	Keine Synchronisation des Gestaltwechsels durch Licht . . . . .	72
8.2	Gestaltwechsel einer Meeresamöbe bei verschiedenen Temperaturen . . . . .	73
8.4	Synchronisation des Gestaltwechsels durch mehrere Zeitgeber . . . . .	74
8.5	Wie circadiane Uhren entstanden sein könnten . . . . .	75
9.1	Vier Typen der Mischmasch-Machine . . . . .	79
9.2	Beispiele für die vier Typen der Mischmasch-Machine . . . . .	80



# Einleitung

In der Natur können wir viele Strukturen beobachten, die einen periodischen Aufbau haben. Sandflächen sind oft nicht strukturlos, sondern regelmäßig geriffelt (Abbildung 0.1). Die Schalen der Schnecken und Muscheln (Abbildung 4.2), die Jahresringe von Bäumen (Abbildung 0.2, siehe Klein and Eckstein (1988)), ringförmige Pilzsporen auf reifem Obst (Abbildung 0.3) sind Beispiele aus der belebten Natur. In der Wüste sind es Winde, die dem Sand ein Muster verleihen<sup>1</sup>. Periodische Vorgänge in der Umwelt oder im Inneren bewirken bei Lebewesen rhythmisch strukturierte Phänomene. Sie sind sehr weit verbreitet, oft auch sehr auffällig, aber viel häufiger verborgen und erst bei genauerem Hinsehen und mit Hilfe von Binokular und Mikroskop zu erkennen.

Einige dieser Zeit-Strukturen sollen in diesem Buch beschrieben werden. Zunächst wird gezeigt, wie sich die Sehzellen der Wirbeltiere täglich erneuern. Die meisten Körperzellen werden ja in mehr oder weniger langen Intervallen völlig erneuert. Bei den Sehzellen beschränkt sich die Erneuerung aber auf die Teile, die die Pigmente zum Absorbieren des Lichtes tragen. Die verbrauchten Elemente werden an der Spitze der Sehzellen abgestossen und abgebaut. Damit dabei die Sehfunktion nicht beeinträchtigt wird, geschieht das zu Zeiten, in denen die Sehzellen nicht dringend ge-



Abbildung 0.1: Große Sandflächen wie zum Beispiel in der Wüste sind oft nicht einförmig flach, sondern durch Winde wellig geformt (siehe auch das Bild am Anfang des Buches). Auch Dünen entstehen durch Winde: Hinter einer kleinen Erhebung sammelt sich mehr Sand an, die Erhebung wird dadurch größer und im Schneeball-Prinzip bildet sich eine Düne, Herrmann (2006). Dieses und das erste Bild des Buches wurde freundlicherweise von Hans-Ulrich Seitz, Tübingen, zur Verfügung gestellt. Erstes Bild: Algerien, Großer östlicher Erg in der Nähe des Forts Bir Djedid, März 2001; diese Bild: Lybien, Erg Ubari zwischen Idri und Ubari mit Wüstenläuferlerche *Alaemon alaudipes*, März 2000

<sup>1</sup>Dünen entstehen durch Winde, die Sandkörner mit 100 bis 300  $\mu\text{m}$  Durchmesser in einer Höhe zwischen 5 und 20cm mitnehmen und ablagern. Sie sind Fallen für Sand. Genauerer in Herrmann (2006)

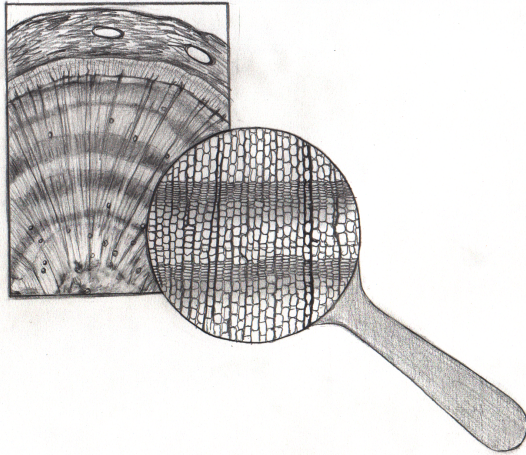


Abbildung 0.2: Jahresringe eines Baumes. Außen (oben) Bast und ganz außen Kork, innen Holz. Im Holz bildet großlumiges Frühholz und kleinumiges Spätholz jeweils einen Jahresring. Unter der Lupe erkennt man das Frühholz (große Zellen mit dünnen Zellwänden) und das Spätholz (schmale Zellen mit dicken Wänden) besser. Die scharfe Grenze ist das Ende des Jahresringes und spiegelt den Wachstumsstopp im Winter wieder



Abbildung 0.3: In der Mitte des ersten Sporenringes wurde der Apfel von einer Spore des Pilzes Sclerotinia infiziert. Sie keimte und das Pilzmycel breitete sich in alle Richtungen aus. Nach einer gewissen Zeit bildeten sich synchron an den Enden des Mycels Sporen, die man hier als weissliche Gebilde erkennt. Das Mycel wuchs weiter und bildete nach dem gleichen Zeitabschnitt Sporen. Ein zweiter Ring und weitere Ringe bildeten sich

braucht werden.

Grüne Pflanzen leben vom Licht. Sie müssen deshalb beim Keimen, Wachsen und bei ihrer Verbreitung Strategien anwenden, um Licht für die Photosynthese zu bekommen. Andererseits kann zu viel Licht auch schaden. Wir werden einige dieser Strategien kennenlernen, mit denen Pflanzen Licht optimal ernten können. Manche Pflanzen können zum Beispiel ihre Blätter drehen. Andere verschieben die Chloroplasten in ihren Zellen so, daß sie optimal Licht bekommen. Bei zu wenig Licht wandern diese Lichternte-Einrichtungen an die Flächen der Zellen, auf die das Licht senkrecht auftrifft. Bei zu viel Licht wandern sie an die seitlichen Wände.

Als nächstes werden die schichtförmigen Ablagerungen in den Stärkekörnchen der Chloroplasten und Amyloplasten von Pflanzen vorgestellt. Während der Photosynthese werden Zucker hergestellt, die bei Überschuß in Form von Stärke gespeichert werden. Sie wird während des Tages abgelagert, und die täglichen Ablagerungsschichten sind in den Stärkekörnchen zu erkennen.

Insekten sind von einem äußeren Panzer umgeben, der dem Körper Halt gibt und die Tiere schützt. Allerdings müssen nach einiger Zeit die alten Panzer abgeworfen und neue gebildet werden, weil sonst das wachsende Insekt keinen Platz mehr hätte. Die Chitinhülle wird von einer Epidermis in täglichen Schichten produziert, bis sie die endgültige Dicke erreicht hat. Schnitte durch die Außenhülle zeigen diese Schichten. Ihre Zahl gibt das Alter der Tiere wieder. Als Beispiel wird ein Fußglied von Küchenschaben und eine Chitinspange im Brustabschnitt von Fruchtfliegen vorgestellt. Schichten können auch im Jahresrhythmus gebildet werden, wie bei den Jahresringen der Bäume. Sie ent-

stehen, weil die Wachstumsbedingungen in unseren Breitengraden im Laufe des Jahres stark schwanken. Auch bei Dinosauriern hat man solche Jahresringe im Knochenbau gefunden und durch sie herausgefunden, wieviele Jahre sie brauchten, bis sie erwachsen waren.

Hexenringe von Fruchtkörpern der Pilze sieht man gelegentlich auf Wiesen und in Wäldern. Sie entstehen, wenn das Pilzmycel von der keimenden Spore aus in alle Richtungen sternförmig auswächst und nach einer bestimmten Zeit (oder durch günstige Umweltbedingungen hervorgerufen) Fruchtkörpern ('Pilze') bildet. Oft findet man auch im Herbst an Obst Pilzringe. Werden Sporen bestimmter Pilze auf ein festes Nährmedium in einer Schale geimpft, wachsen sie wie ein Hexenring radial aus und bilden nach einer bestimmten Zeit Sporenträger aus, die einen Ring bilden. Danach wächst das Mycel weiter, um nach einiger Zeit wieder einen solchen Ring zu formen. Schließlich besteht die Schale aus lauter konzentrischen Kreisen. Je nach dem Pilz sind die Ringe genau einen Tag, mehrere Tage oder Wochen voneinander entfernt. Tägliche Ringe bildet der rote Brotschimmel *Neurospora crassa*. Die innere Tagesuhr, die dafür verantwortlich ist, wurde bei diesem Pilz besonders eingehend untersucht. Man weiß heute auch, wie die Uhr auf molekularbiologischer Ebene funktioniert und wie der Rhythmus der Sporenbildung vom Licht-Dunkel-Wechsel des Tages getaktet wird.

Eine Meeresamöbe von der Küste Australiens sucht Nahrung, indem sie auf dem Untergrund im Wasser (meistens Steine) wie ein Netz kriecht und dabei Algen aufnimmt und verdaut. Nach einiger Zeit zieht sie sich zusammen, bildet eine Art Hut und verdaut. Danach begibt sie sich wieder auf Nahrungssuche. Wir werden se-

## *Einleitung*

hen, daß es sich dabei um ein ganz ungewöhnliches rhythmisches Verhalten handelt, das durch Kombination verschiedener Zeitgeber an die rhythmische Struktur der Umwelt (Tag-Nacht-Wechsel, Temperaturwechsel, Gezeiten) angepaßt wird.

Einige Demonstrationen, Beobachtungs- und Versuchsvorschläge sollen dazu anregen, sich näher mit diesen interessanten Themen zu beschäftigen. Auf Literatur wird in den verschiedenen Kapiteln hingewiesen. Folgende Bücher, die sich zum Teil oder ausschließlich mit periodischen Strukturen beschäftigen, werden empfohlen:

Bünning (1965), Bünning (1983), Engelmann (2007), Engelmann (2004a), Engelmann and Klemke (1983), Grell (1987), Meinhardt (2003), Neville (1975), Neville (1967), Pannella (1972), Pannella and McClintock (1968), Runcorn (1966), Smith and Denyer (1992), Smith et al. (1997), Wada et al. (2003), Winfree (1986)

# 1 Die tägliche Wartung der Augen

*Es wird kurz beschrieben, wie ein Wirbeltierauge und die Licht-empfindliche Netzhaut aufgebaut ist. Die Struktur und Funktion der Sehzellen und ihre Verschaltung mit Ganglienzellen wird erwähnt. Dann wird dargestellt, wie sich die Sehzellen täglich erneuern. Das betrifft zum einen die Moleküle der Sehzellen insgesamt und zum anderen die Membranscheiben, die die Pigmente zum Absorbieren des Lichtes tragen. Die verbrauchten Elemente werden an der Spitze der Sehzellen abgestossen und durch Phagosomen abgebaut. Damit dabei die Sehfunktion nicht beeinträchtigt wird, geschieht die Erneuerung zu Zeiten, in denen die Sehzellen nicht dringend gebraucht werden. Die hohen Kosten der präventiven Sehzellen-Erneuerung werden mit ihrem Nutzen verglichen.*

## 1.1 Bau des Wirbeltierauges

Die Augen der Wirbeltiere bestehen aus einem Glaskörper, dem vorn eine Linse vorgelagert ist und der innen von der Netzhaut (Retina) ausgekleidet ist (Abbildung 1.1). Diese enthält die Licht-empfindlichen Zellen und eine Reihe weiterer Strukturen, die in Abbildung 1.2 gezeigt und beschrieben sind. Die Signale der Lichtsinneszellen werden über spezielle Nervenzellen an das Gehirn weitergeleitet und dort zu Sinneseindrücken verarbeitet. Die Sinneszellen sind im Wirbeltierauge anders angeordnet, als man zunächst denken würde: Statt auf der Innenseite des Glaskörpers ins Licht zu sehen, sind sie an der Außenseite der Retina

angeordnet und das Licht muß erst durch die Nerven- und anderen Zellen und Strukturen dringen, um sie zu treffen.

## 1.2 Bau der Sehzellen

Die Sehzellen der Wirbeltiere bestehen aus Stäbchen und Zäpfchen. Sie liegen in der Netzhaut (Retina) des Auges. In Abbildung 1.3 ist ein Stäbchen dargestellt. Es besteht aus einem äußeren Segment, einem inneren Segment mit Ellipsoid- und Myoid-Teil, einer Faser und Synapsen am Ende. Der Übergang vom Zellkörper zum äußeren Segment erfolgt durch Zilien (Abbildung 1.4). Eine elektronenmikroskopische Aufnahme und ein vergrößertes Modell zeigt Abbildung 1.5. Durch die Zilien wird das Material aus dem Zellkörper in das äußere Segment transportiert. Mit ihm werden dort die Membranen der Scheiben und ihre Pigmente und weitere Bestandteile erneuert. Eine elektronenmikroskopische Aufnahme von einem Teil des äußeren Segmentes mit den Membranscheiben und eine solche vom Myoid ist in Young (1998) (dort in Abbildung 3) dargestellt. Sie zeigen die starken Unterschiede beider Strukturen im Bau.

## 1.3 Sehzellen werden innerlich erneuert

Die meisten Körperzellen werden nach einiger Zeit (die je nach dem Zelltyp sehr unterschiedlich sein kann) durch neue ersetzt.

## 1 Die tägliche Wartung der Augen

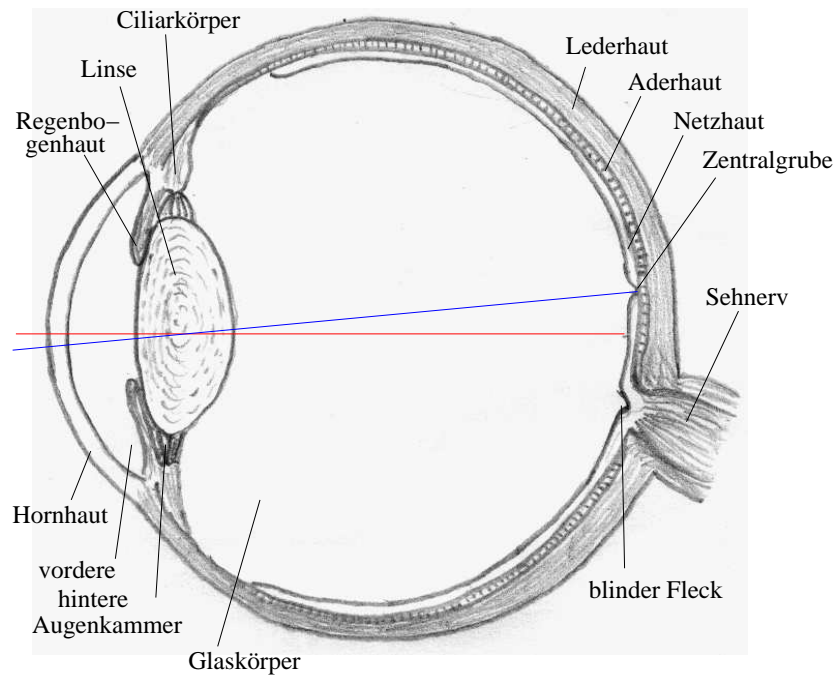


Abbildung 1.1: *Auge eines Wirbeltieres mit Hornhaut, vorderer Augenkammer, Regenbogenhaut, Linse, Ciliarkörper, Glaskörper, Netzhaut, Aderhaut, Lederhaut, Zentralgrube, blindem Fleck und Sehnerv. Augenachse (rot) und Sehlinie (blau) sind eingezeichnet. Pigmentzellen. Vom Autor gezeichnet nach einer Abbildung in [Mörke and Mergenthaler \(1959\)](#)*

### 1.3 Sehzellen werden innerlich erneuert

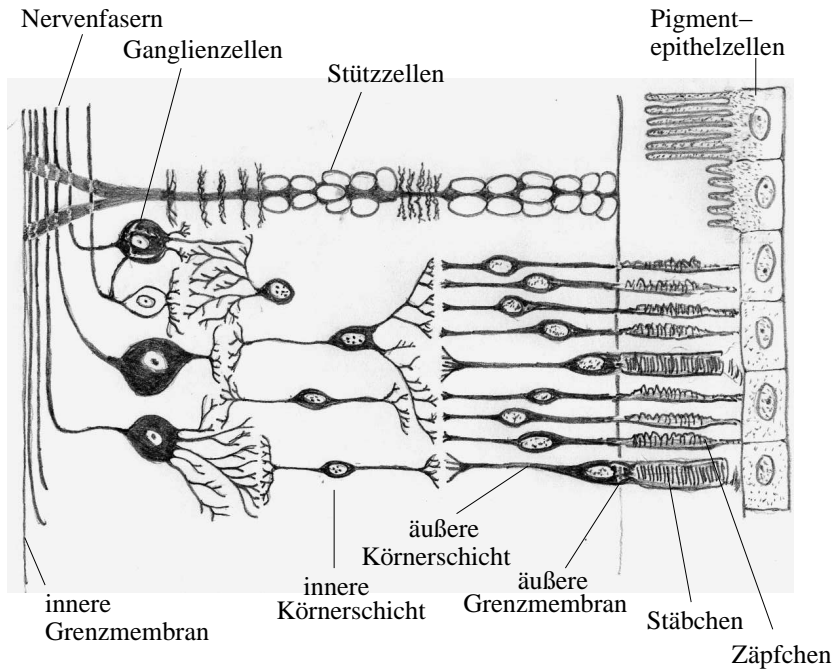


Abbildung 1.2: Netzhaut mit innerer Grenzmembran, Ganglienzellen mit Nervenfasern, innere Körnerschicht mit bipolaren und sonstigen Nervenzellen, Stützzellen, äußere Körnerschicht mit Zellkernen der Stäbchen und Zäpfchen, äußere Grenzmembran, Stäbchen und Zäpfchen, Pigmentepithel und Pigmentzellen. Glaskörper und Linse würden links liegen, von dort kommt also das Licht. Vom Autor gezeichnet nach einer Abbildung in [Mörke and Mergenthaler \(1959\)](#)

## 1 Die tägliche Wartung der Augen

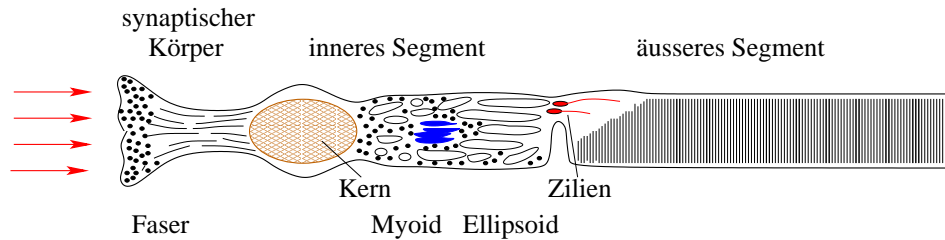


Abbildung 1.3: Aufbau eines Stäbchens in der Netzhaut des Auges des Rhesus-Affen. Lichteinfall (rote Pfeile) von links. Rechts äusseres Segment mit Geldrollen-artig angeordneten zahlreichen Membranscheiben (elektronenmikroskopisches Bild in [Abbildung 1.5](#)), in denen die Sehpigmente liegen. Links daneben inneres Segment mit Ellipsoid und Myoid. Cilien (rot) verbinden die beiden Segmente (das ist in [Abbildung 1.4](#) genauer dargestellt). Das Ellipsoid besteht aus dicht beieinander liegenden Mitochondrien. Das Myoid enthält den Golgi-Komplex (blau), freie und Membran-gebundene Ribosomen, Vesikel und Vakuolen. Der Kern (braun) ist im unteren Teil des Myoids oder dem Nervenfasern-artigen Fortsatz mit Synapsen, in dem zahlreiche Mikrotubuli vorherrschen. Am Ende des synaptischen Körpers sind kleine Vesikel. Nach einer Aufnahme in [Young \(1998\)](#) vom Autor gezeichnet

Die Sehzellen in den Augen bleiben jedoch erhalten. Sie werden nur innerlich erneuert. Das geschieht auf zweierlei Weise. Einmal werden ständig Moleküle erneuert, die im Myoid-Teil des inneren Segmentes hergestellt und über den Ellipsoid-Teil in das äussere Segment transportiert werden. Zum anderen werden im unteren Teil des äusseren Segmentes neue Membranscheiben gebildet, indem sich die Außenmembran einstülpt ([Abbildung 1.5](#)) und sich später zu Scheiben umbildet. Am unteren Ende bilden sich also neue Scheiben. Damit die äusseren Segmente der Sehzellen sich dadurch nicht immer mehr verlängern, werden an der Spitze die alten Scheiben Paketweise abgegeben ([Abbildung 1.6](#)), in Phagosomen gehüllt (rechtes Bild in [Abbildung 1.6](#)), abgebaut und entsorgt ([Abbildung 1.8](#)). Das Ablösen eines Membranscheiben-Paketes ist in dem elektronenmikroskopischen Bild in [Abbildung 1.7](#) gezeigt.

Das geschieht aber nicht ständig, sondern zu Zeiten, zu denen die entsprechen-

den Sehzellen nicht gebraucht werden. Bei den Stäbchen, die nachts gebraucht werden, werden die alten Scheibchen morgens entsorgt, bei den Zäpfchen, die zum Farbssehen am Tage benötigt werden, am Abend ([Abbildung 1.9](#)).

Die Phagosomen sind nicht nur im Licht-Dunkel-Wechsel rhythmisch aktiv, sondern auch unter konstanten Dauerdunkel-Bedingungen, wie [Abbildung 1.10](#) zeigt. Demnach ist nicht der Lichtbeginn für die hohe Phagozytose des Stäbchen-Mülls verantwortlich, sondern eine circadiane Uhr.

Um zu zeigen, wie neue Membranscheiben am unteren Teil des äusseren Segmentes gebildet werden, wurden radioaktiv markierte Aminosäuren in Tiere injiziert und verschieden lange Zeiten gewartet. Dann wurden die Tiere getötet und Schnitte durch die Netzhaut der Augen angefertigt. Mit der autoradiografischen Methode (siehe [Abbildung 1.12](#)) ergaben sich Bilder, wie sie in [Abbildung 1.11](#) als Zeichnungen dargestellt sind. Bei den am frü-



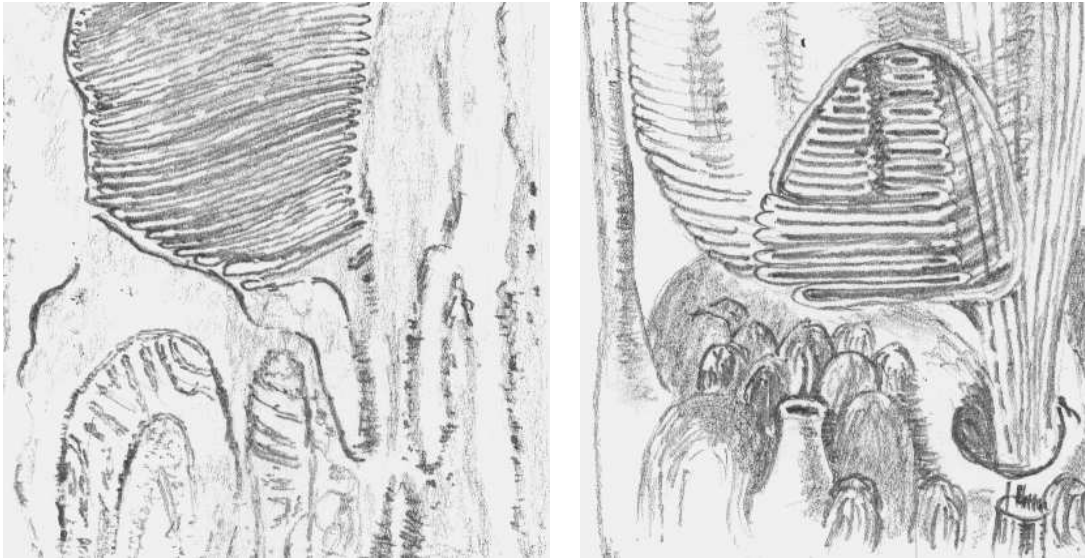


Abbildung 1.5: Links: Zeichnung nach einem elektronenmikroskopischen Bild vom Übergang des Zellkörpers einer Sehzelle zum äußeren Segment. Rechts: Teil aus Abbildung 1.4, der dem linken Bild entspricht. Der Strang mit den Zilien ist in dem rechten Modell zu erkennen. In ihm ist der untere Teil des äußeren Segmentes aufgeschnitten, um zu zeigen, wie sich die äußere Membran einstülpt, um Zickzack-förmige Membranen zu bilden. Später (weiter oben) bilden sich aus diesen Einstülpungen Scheiben, die nicht mehr mit der Hüllmembran des äußeren Segmentes in Verbindung stehen. In den Membranen dieser Scheiben liegen die Sehpigmente. Nach einer Aufnahme in Young (1998) vom Autor gezeichnet

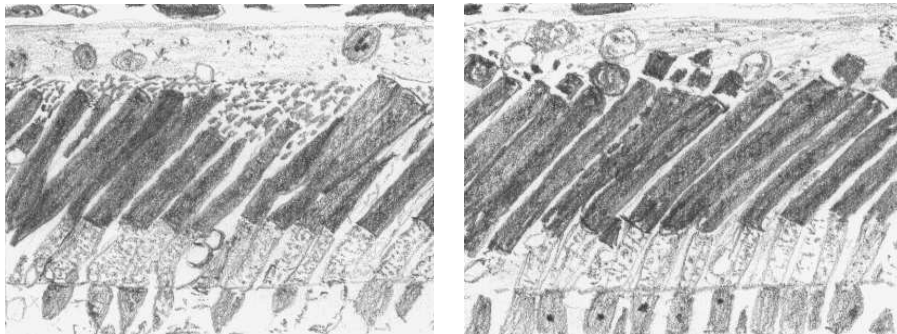


Abbildung 1.6: Netzhautschicht eines Auges mit äußeren Segmenten (oberer Teil), inneren Segmenten (unterer Teil) und Kernen (ganz unten, ovale Gebilde). Rechter Teil zu einer Zeit präpariert, in der die Membranscheiben von der Spitze der äußeren Segment-schicht abgestoßen werden und von Phagozyten abgebaut werden. Nach einer Aufnahme in Young (1998) vom Autor gezeichnet

## 1 Die tägliche Wartung der Augen

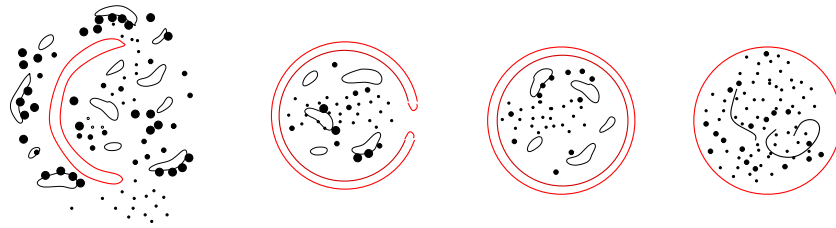


Abbildung 1.8: Die an den Spitzen der Stäbchen abgegebenen Scheiben werden von Membranen (Mondsichel-artiges Gebilde) umhüllt. Der innere Teil der Doppelmembran verschwindet zusammen mit den umhüllten alten Scheiben in diesen Phagosomen. Nach [Young \(1998\)](#)

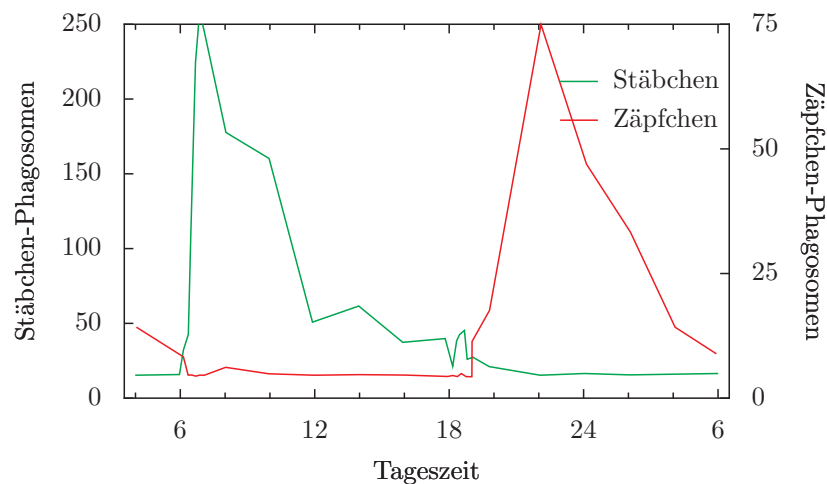


Abbildung 1.9: Die Membranscheiben der Sehzellen werden am Ende des äußeren Segmentes Paket-weise abgestossen, während gleichzeitig in der Nähe der Zilien neue Membranscheiben gebildet werden. Das geschieht aber nicht ständig, sondern zu Zeiten, zu denen die entsprechenden Sehzellen nicht gebraucht werden. Bei den Stäbchen, die nachts gebraucht werden, werden die alten Scheibchen morgens entsorgt (grüne Kurve), bei den Zäpfchen, die zum Farbsehen am Tage benötigt werden, am Abend (rote Kurve). Nach [Herman \(1983\)](#)

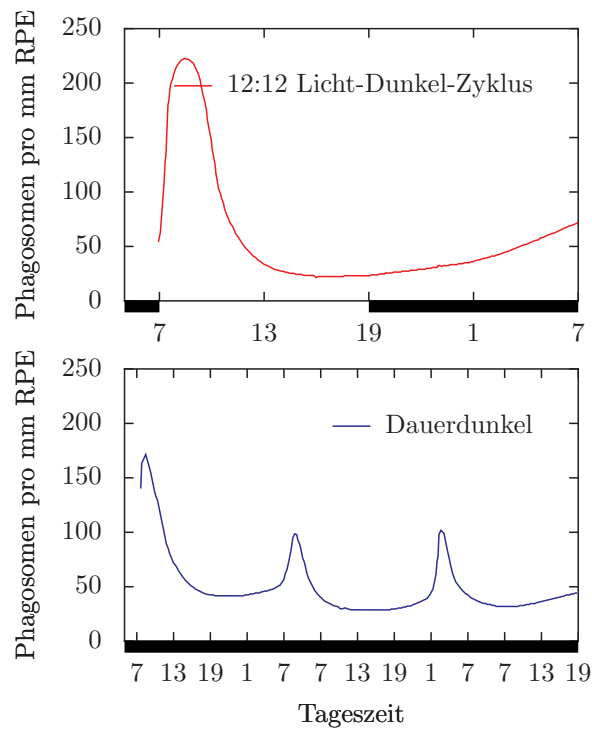


Abbildung 1.10: Abbau der verbrauchten Membranscheiben (RPE, retinales Pigment-Epithel) der Stäbchen durch Phagosomen im Licht-Dunkel-Wechsel (oben) und im Dauerdunkel (zweieinhalb Tage gemessen, unten. Beachte die unterschiedlichen Längen der x-Achsen!). Demnach ist nicht der Lichtbeginn für die hohe Phagozytose verantwortlich (oben), sondern eine circadiane Uhr (unten). Aus [Young \(1998\)](#)

## 1 Die tägliche Wartung der Augen

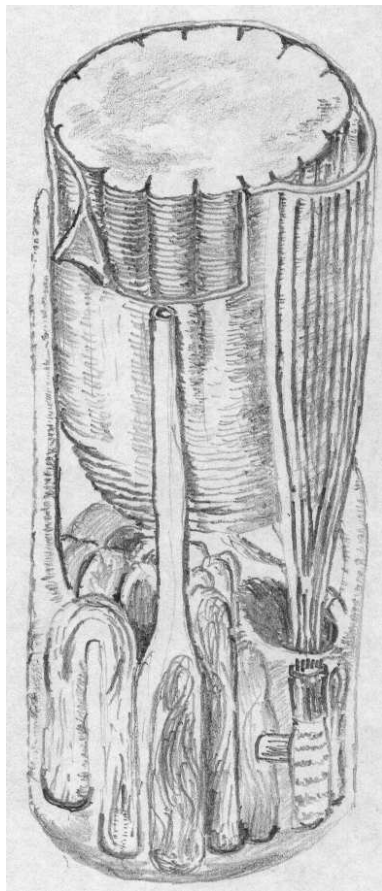


Abbildung 1.4: Übergang vom Zellkörper einer Sehzelle zum äußeren Segment. Der Strang mit den Zilien ist rechts zu erkennen. Er entspringt dem Basalkörper, an dem unten ein gestreifter Wurzelteil hängt. Die Zilien sind die einzige Verbindung zwischen Zellkörper (unten) und äußerem Segment (oben) und dienen der Versorgung der dicht gepackten Scheiben mit den Sehpigmenten. Ein Teil des äußeren Segmentes ist aufgeschnitten, um die Anordnung der Membranen zu zeigen. Im Ellipsoid um die Basis der Cilien herum befinden sich mehrere Mitochondrien und drei nach oben ragende Fortsätze mit unbekannter Funktion. Nach einer Aufnahme in Young (1998) vom Autor gezeichnet

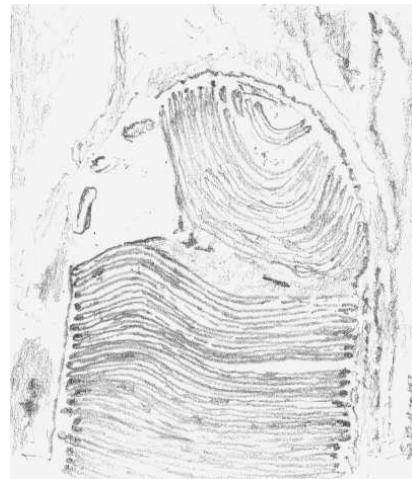


Abbildung 1.7: Dieses elektronenmikroskopische Bild zeigt, wie sich ein Paket von Membranscheibchen des äußeren Segmentes eines Stäbchens ablöst. Nach einer Aufnahme in Young (1998) vom Autor gezeichnet

hesten untersuchten Sehzellen ist die Radioaktivität im Myoid-Teil des Zellkörpers nachweisbar (dunkle Punkte im Plasma, A). Die Proteine sind dann (B) gehäuft am Golgi-Komplex zu finden. Dort werden sie mit Kohlehydraten verbunden und dadurch modifiziert. Viele dieser Verbindungen passieren nun den engen Hals mit den Cilien und werden in einige der neu gebildeten Membraneinstülpungen eingebaut (C). Wenn sich dann diese Einstülpungen zu Membranscheiben umwandeln, bleiben die markierten Proteine in ihnen und rutschen mit der Scheibe allmählich weiter nach oben (D), während neue Membranscheiben gebildet werden. Schließlich gelangen sie ans Ende des äußeren Segmentes (E) und werden in kleinen Paketen abgeworfen (F).

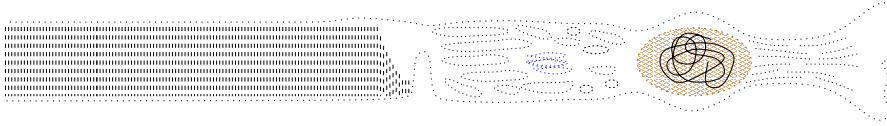


Abbildung 1.13: Im Gegensatz zu vielen anderen Körperzellen werden die Sehzellen innerlich erneuert. Nur die DNA (dunkle Strukturen) im Kern bleibt erhalten. Alle anderen Teile der Zelle werden in unterschiedlichen Zeiträumen und zu unterschiedlichen Zeitpunkten erneuert (punktiert gezeichnet). Aus [Young \(1998\)](#)

### 1.4 Kosten und Nutzen der Sehzellen-Erneuerung

Die Sehzellen werden also ständig innerlich erneuert. Das ist sehr viel aufwändiger als die Kosten des Sehens selbst. Immerhin können sich auch die am meisten benutzten Sehzellen in der Fovea während des Schlafes mehrere Stunden des Tages ausruhen. Die Prozesse zum Erneuern laufen aber ständig ab, 24 Stunden pro Tag. Ohne Ruhepause wird Material hergestellt, transportiert, eingebaut und abgebaut. Es ist eine enorme Aufgabe. Täglich werden allein im äußeren Segment im Auge des Rhesusaffen 80 bis 90 Scheiben der Stäbchen erneuert. Es dauert also bei 900 Scheiben pro Stäbchen 9 bis 12 Tagen, bis die Sehzelle erneuert ist. Das passiert 35 mal pro Jahr. Beim Menschen dürfte das ähnlich sein. Bei einem 80-jährigen hätten sich die Stäbchen dreitausend mal erneuert. Das entspricht 90 Millionen Membranen der Scheiben.<sup>1</sup>

Warum wird so viel in das Erneuern der Sehzellen gesteckt? Eigentlich wäre es ja garnicht nötig, noch funktionierende Teile dauernd auszutauschen. Offenbar ist es von grossem Vorteil bei der Evolution der Wirbeltiere gewesen, ständig die Bestand-

teile der Sehzellen zu erneuern, noch bevor sie überhaupt abgenutzt sind. Dieses *präventive Erneuern* kann man mit dem Austausch von Verschleißteilen bei wichtigen technischen Geräten und Fahrzeugen vergleichen. Beim Flugzeug wartet man nicht, bis die Reifen bereits abgenutzt sind, sondern tauscht sie in regelmäßigen Intervallen vorher aus.

Dabei werden zum einen neue Membranscheiben gebildet. Zum anderen werden in der gesamten Sehzelle einschließlich des äußeren Segmentes ständig Moleküle ausgetauscht. Diese beiden Erneuerungsvorgänge sind in [Abbildung 1.14](#) schematisch dargestellt.

Unabhängig vom Alter des Tieres besteht eine Sehzelle durch dieses Erneuerungsprogramm dauernd aus neuen Teilen. Es schützt die Sehzellen auch bei alten Tieren davor, daß sich ihre Funktion verschlechtert oder daß sie verloren geht. Die Funktionstüchtigkeit der Sehzellen überschreitet bei weitem die Lebenserwartung eines Wirbeltieres ([Friedenwald \(1942\)](#)). Das ist verständlich, wenn man daran denkt, daß bei Wirbeltieren (und vielen anderen Tieren) der Gesichtssinn ganz besonders wichtig ist, und zwar auch im Alter. Sehzellen werden also alt, ohne zu altern.

Wenn Material für die Erneuerung der Sehzellen fehlt oder knapp ist, kommt es allerdings zu Problemen. Fettsäuren, Vit-

<sup>1</sup>Diese Erneuerungen finden auch bei anderen Vorgängen statt. Im Verdauungstrakt der Ratte werden in 20 bis 30 Tagen so viele Zellen ersetzt, wie die Ratte Körperzellen besitzt ([Leblond \(1965\)](#)).

## 1 Die tägliche Wartung der Augen

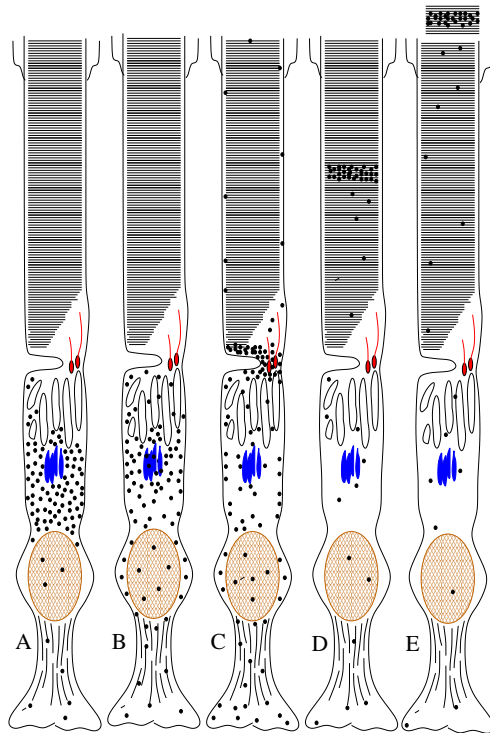


Abbildung 1.11: Radioaktiv markierte Aminosäuren wurden in Tiere injiziert und verschieden lange Zeiten gewartet. Dann wurden die Tiere getötet und Schnitte durch die Netzhaut der Augen angefertigt. Mit der autoradiografischen Methode (siehe Abbildung 1.12) ergaben sich Bilder, wie sie hier als Zeichnungen dargestellt sind. Bei den am frühesten untersuchten Sehzellen ist die Radioaktivität im Myoid-Teil des Zellkörpers nachweisbar (dunkle Punkte im Plasma, A). Die Proteine sind dann (B) gehäuft am Golgi-Komplex zu finden. Dort werden sie mit Kohlehydraten verbunden und dadurch modifiziert. Viele dieser Verbindungen passieren nun den engen Hals mit den Cilien und werden in einige der neu gebildeten Membraneinstülpungen eingebaut (C). Wenn sich dann diese Einstülpungen zu Membranscheiben umwandeln, bleiben die markierten Proteine in ihnen und rutschen mit der Scheibe allmählich weiter nach oben (D), während neue Membranscheiben gebildet werden. Schließlich gelangen sie ans Ende des äußeren Segmentes und werden in kleinen Paketen abgeworfen (E). Aus Young (1998)

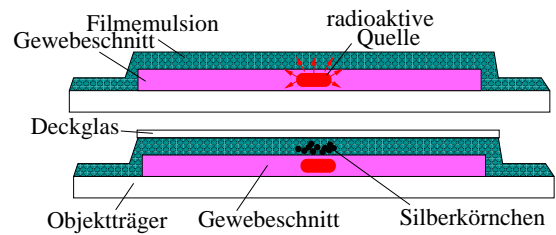


Abbildung 1.12: Die Markierungen in Abbildung 1.11 wurden autoradiografisch hergestellt und nachgewiesen. Dazu wird ein radioaktiv markiertes Präparat auf einen Objektträger gelegt, mit einer dünnen Filmemulsion bedeckt und im Dunklen für eine gewisse Zeit den radioaktiven  $\beta$ -Strahlen ausgesetzt. Der Film wird entwickelt und die Silberkörner liegen über den radioaktiven Stellen. Aus Young (1998)

amin A und Taurin können nicht vom Körper hergestellt werden. Fehlen sie in der Nahrung, degenerieren die Sehzellen. Bei dem RCS-Stamm von Ratten ist ein Erneuerungsweg gestört: Das Pigmentepithel kann die abgeworfenen oberen Teile der äußeren Segmente nicht vernichten. Sie sammeln sich an der Spitze der Stäbchen an und diese degenerieren.

Beim 'Refsums-Syndrom' ist die Erneuerung der Fettsäuren in den Sehzellen gestört und sie sterben ab. Beim 'Bassen-Kornzweig-Syndrom' wird in der Leber kein  $\beta$ -Lipoprotein hergestellt. Dadurch können keine Fettsäuren transportiert werden und die Sehzellen sterben ab. Bei der *Retinitis pigmentosa* wird die Lebensdauer der Sehzellen herabgesetzt. Offenbar wird bei dieser Mutation das Erneuerungssystem der Sehzellen beeinträchtigt.

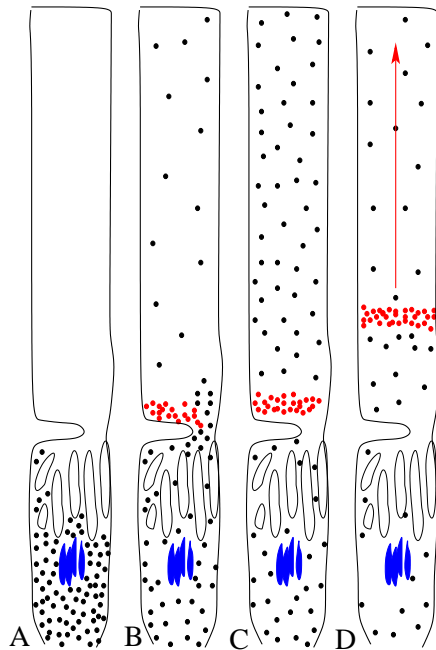


Abbildung 1.14: Das Schema zeigt den Unterschied zwischen Erneuerung der Membranen (rot) und Ersatz der Moleküle in den Sehzellen. Radioaktive Markierung mit Aminosäuren und Autoradiografie zeigen, wie die Substanzen im Myoid gebildet (A), zum äußeren Segment transportiert (B) und dort für neue Membranscheiben verwendet werden (C, rote Punkte), die dann allmählich zum Ende des Segmentes gelangen (D, roter Pfeil). Wie die Moleküle in der gesamten Zelle ersetzt werden, sieht man an den verteilten schwarzen Punkten der markierten Aminosäuren. Aus [Young \(1998\)](#)

## *1 Die tägliche Wartung der Augen*



## 2 Licht ernten

*Licht ist für grüne Pflanzen lebensnotwendig. Es kann aber auch zu Schäden führen, wenn es zu stark ist. Verschiedene Mechanismen verhindern das. So können Chloroplasten, in denen die Photosynthese abläuft, von stark bestrahlten Stellen in der Zelle an die Seitenwände wandern. Das wurde am Bärlapp *Selaginella* untersucht, kommt aber auch bei vielen höheren Pflanzen und zahlreichen Algen vor.*

Grüne Pflanzen leben vom Licht. Sie müssen deshalb beim Keimen, Wachsen und Verbreiten Strategien anwenden, um optimal Licht zu bekommen. Es dient als Energiequelle, um aus Kohlendioxid in der Luft und aus dem Wasser des Bodens Zuckerverbindungen herzustellen. Diese Photosynthese läuft in besonderen Organellen der Pflanzenzellen ab, den Chloroplasten.

Pflanzen, die wenig Licht bekommen, weil sie zum Beispiel im Schatten von Bäumen wachsen, können ihre Blätter so einstellen, daß sie optimal Licht ernten können. Beim Sauerklee kannst Du das gut beobachten. Mit einer Lupe erkennst Du auch die Gelenke zwischen den Enden der Blättchen und dem Blattstiel. Sie können die Blättchen in die richtige Lage drehen, um viel Licht aufzutanken.

Eine Pflanze kann aber auch durch zu viel Licht geschädigt werden. Um das zu verhindern, senkt ein Sauerklee seine Blättchen ab. Dann trifft weniger Licht auf die Blättchen. Andere Pflanzen benutzen einen anderen Trick, um Lichtschaden zu vermeiden. Bei ihnen werden die Chloroplasten von den Stellen der Zellen, auf die das Licht

senkrecht einstrahlt, an die Seiten der Zellen transportiert, die parallel zum einfallenden Licht stehen. Außerdem verändern sie ihre Form. Statt flächig werden sie kugelig. Das kannst Du an dem Moosfarn *Selaginella serpens* beobachten (Abbildung 2.1).



Abbildung 2.1: *Moosfarn Selaginella serpens*. Botanischer Garten Tübingen

Auch bei Algen können Chloroplasten ihre Form ändern oder an andere Stellen der Zelle wandern. Dafür werden einige Beispiele angeführt.

### 2.1 Chloroplasten von *Selaginella* bei Tag und Nacht

Zahlreiche Pflanzen verändern die Gestalt der Chloroplasten in ihren Zellen tagesperiodisch. Am Morgen sind sie flach, abends kugelig. Dazu gehört auch der Bärlapp *Selaginella serpens*. Er ist eine west-

## 2 Licht ernten

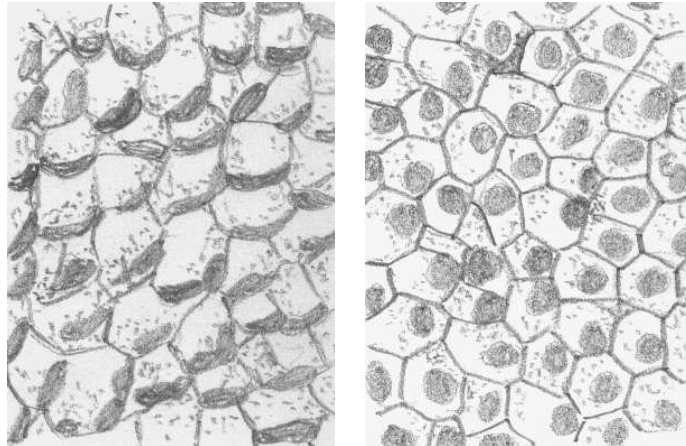


Abbildung 2.2: Die Chloroplasten in den Epidermiszellen eines Selaginella-Blattes sind am Tage flach ausgebreitet (links) und in der Nacht kugelig (rechts). Jede Zelle hat nur einen Chloroplasten, der groß ist. Zeichnung vom Autor nach einer Fotografie von [Busch \(1953\)](#)

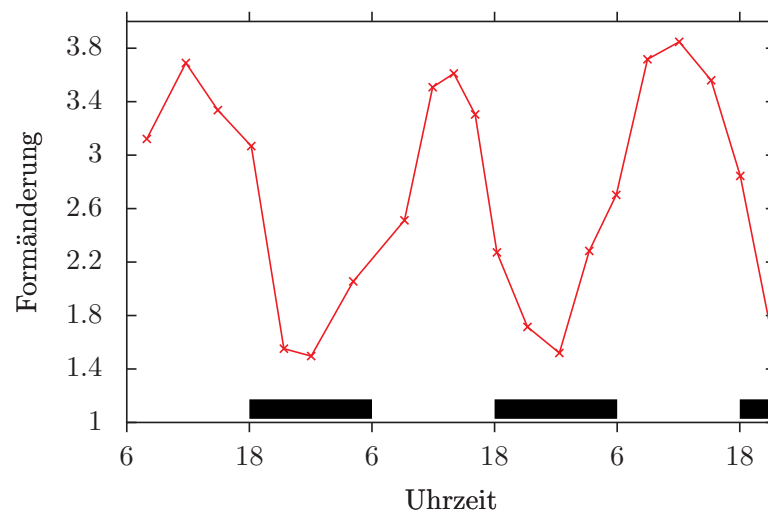


Abbildung 2.5: Formänderung der Chloroplasten von Selaginella zu verschiedenen Tageszeiten im 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel (Licht von 6 bis 18 Uhr, Dunkelheit von 18 bis 6 Uhr, schwarze Balken). Auf der senkrechten Achse ist als Maß für die Formänderung der Chloroplasten der Längen-Breiten-Index aufgetragen. Nach [Busch \(1953\)](#)

## 2.1 Chloroplasten von Selaginella bei Tag und Nacht

indische Schattenpflanze. Seine Trichterförmigen Epidermiszellen in den Blättern besitzen jeweils nur einen Chloroplasten.<sup>1</sup> Er ist groß und kann seine Form und Lage tageszeitlich stark verändern (Abbildung 2.2). Busch (1953) hat diese Formänderungen und Verschiebungen der Chloroplasten untersucht. Dazu hat sie die Chloroplasten der oberen Epidermiszellen von Blättern an jeweils gleichen Stellen (rot markiert in Abbildung 2.3) zu verschiedenen Tageszeiten ausgemessen und die Ergebnisse als Bild (Abbildung 2.4) und als Diagramm dargestellt (Abbildung 2.5). Am Tage sind

förmig (Abbildung 2.4).

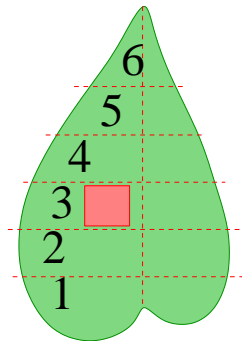


Abbildung 2.3: Die Chloroplasten in den Epidermiszellen eines Selaginella-Blattes ändern ihre Form nicht gleichzeitig in allen Regionen des Blattes (1-6) zu den verschiedenen Tageszeiten. Der Übergang von der Tag- in die Nachtform und von der Nacht- in die Tagform beginnt vielmehr von unten her und setzt sich zur Spitze fort. Deshalb wurde dafür immer die rot markierte Untersuchungsregion in Abschnitt 3 gewählt. Nach Busch (1953)

die Chloroplasten flach und breit, in der Nacht kugelig. Die Zwischenform ist Ei-

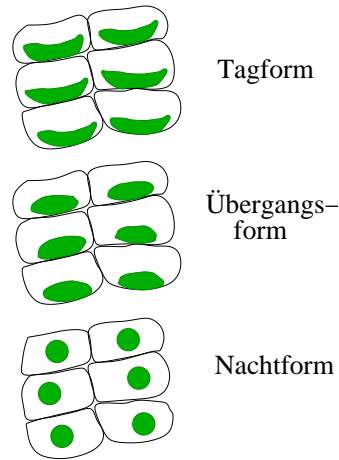


Abbildung 2.4: Chloroplasten von Selaginella zu verschiedenen Tageszeiten. Am Tage sind die Chloroplasten flach und breit, in der Nacht kugelig. Die Zwischenform ist Ei-förmig. Nach Busch (1953)

Mißt man den pH-Wert des Cytoplasmas zu den verschiedenen Tageszeiten, schwankt dieser. Er ist nachts niedriger (pH 5,6, also saurer) als am Tage (pH 5,9, Abbildung 2.6). Gibt man einen Säurepuffer zum Blattpräparat, kann man die Chloroplastenform ändern. Puffer mit einem pH von 5 bis 6 bewirken die flache Tagform, Puffer mit niedrigerem (pH 4-5) oder höherem (6,5 bis 7) pH-Wert die Tagform. Extremere Werte denaturieren die Chloroplasten oder bringen sie zum Platzen (Abbildung 2.7).

Die Chloroplasten sind negativ geladen. Man kann sie durch ein elektrisches Feld dazu bringen, zur Kathode (negativ geladene Elektrode des elektrischen Feldes) zu wandern. Es ist interessant, daß alle Chloroplasten mit ihrer konvexen (gekrümmten) Seite zum Sproß des Zweiges hin ausgerichtet sind.

<sup>1</sup>Auch die Epidermiszellen der Unterseite haben diese Besonderheit. Die Chloroplasten der Zellen, die im Inneren des Blattes (Mesophyll) liegen, verändern sich dagegen im Laufe des Tages nicht.

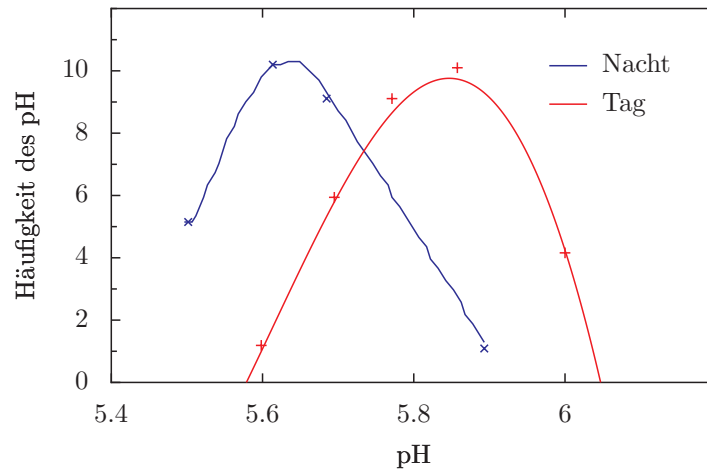


Abbildung 2.6: Um 12 Uhr und um Mitternacht wurden die pH-Werte im Cytoplasma der oberen Selaginella-Epidermiszellen gemessen und aufgetragen. Die Werte sind Nachts (blau) niedriger (saurer; sie schwanken um pH 5.6) als am Tage (rot, die Werte schwanken um 5.9). Nach *Busch (1953)*

## 2.2 Chloroplastenbewegungen und -formänderungen bei anderen Pflanzen

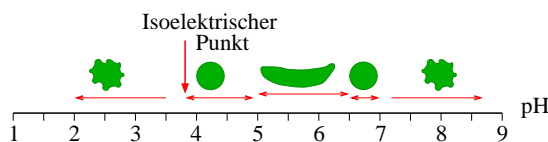


Abbildung 2.7: Änderung der Chloroplastenform durch Säurepuffer. Puffer mit einem pH von 5 bis 6 bewirken die flache Tagform, Puffer mit niedrigerem (pH 4-5) oder höherem (6.5 bis 7) pH-Wert die Tagform. Extremere Werte denaturieren die Chloroplasten oder bringen sie zum platzen. Aus *Busch (1953)*

Auch bei anderen Pflanzen ändert sich die Form der Chloroplasten im Laufe des Tages. Das wurde zum Beispiel von *Bünning (1942)* für Seerosen, Tabak und Bohnen beschrieben. Bei anderen Pflanzen und Algen bewegen sich die Chloroplasten je nach der Lichtintensität oder der Tageszeit an die beleuchtete Seite der Zelle (perikline Wand) oder an die seitlichen Wände, die nur von oben vom Licht getroffen werden (antikline Wände).

Diese Photobewegung ist beim Farn *Adiantum*, bei der höheren Pflanze *Arabidopsis* und beim Moos *Physcomitrella* näher untersucht worden. Abbildung 2.8 zeigt ein Beispiel für die Akkumulations- und die Vermeide-Reaktion der Chloroplasten von *Adiantum*. Im Schatten erleichtert die Akkumulationsreaktion die Photosynthese, weil die flachen Chloroplasten direkt

## 2.2 Chloroplastenbewegungen und -formänderungen bei anderen Pflanzen

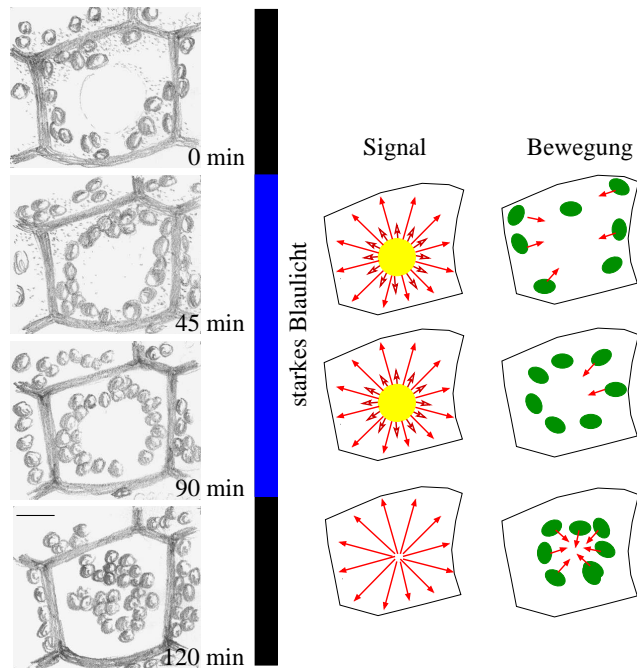


Abbildung 2.8: Lichtreaktion der Chloroplasten von einem Prothallus des Farnes *Adiantum*. Im Dunklen wandern die Chloroplasten an die Seitenwände (antikline Wände, oberes linkes Bild '0'). Die Zelle wurde mit einem starken blauen Mikro-Lichtstrahl beleuchtet (weißer Fleck). Daraufhin beginnen die Chloroplasten zum bestrahlten Teil zu wandern (ganz rechts oben und Bild '45 min'). Sie können aber nicht in den Lichtkreis wandern, weil das Licht zu stark ist ((Bild '90 min'). Wird das Licht ausgeschaltet, bewegen sich die Chloroplasten in das vorher beleuchtete Gebiet ('120 min'). Das Signal 'Akkumulieren' (mittlere senkrechte Reihe) kann demnach lange Strecken wandern, das Vermeide-Signal aber nicht. Aus [Wada et al. \(2003\)](#)

vom Licht getroffen werden. Im starken Licht wird Lichtschaden vermieden, weil die Chloroplasten an den seitlichen Wänden liegen, die weniger vom Licht getroffen werden. Solche Reaktionen sind besonders wichtig für Pflanzen, die an Stellen mit starken Lichtunterschieden wachsen (zum Beispiel unter Bäumen).

Als Lichtrezeptoren dienen Phototropine. Das sind Proteinkinasen, die durch blaues Licht angeregt werden. Flavin-Mononukleotid FMN dient als Chromophor (Farbstoffträger). Phototropin 1 bewirkt eine Akkumulation bei niedrigen Lichtintensitäten. Phototropin 2 bewirkt ebenfalls eine Akkumulation bei niedrigen Lichtintensitäten, aber zusätzlich eine Vermeidereaktion bei hohen Lichtintensitäten. Phototropine sind auch bei der Reaktion von Spaltöffnungen als Photorezeptoren beteiligt.

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Chloroplasten bewegen, liegt bei  $0.3 \mu\text{m}$  pro Minute. Die Chloroplasten scheinen sich an Aktinfilamenten zu bewegen. Auch Calcium-Ionen spielen eine Rolle.

### 2.3 Chloroplastenbewegung bei Algen

Bei vielen Algen können sich die Chloroplasten bewegen. Auch hier wird dadurch, wie bei den höheren Pflanzen, die Lichtausbeute optimiert und Lichtschaden vermieden.

Bei einigen *Ulva*-Arten wurde die Lichtabsorption des Thallus zu verschiedenen Zeiten des Tages gemessen. Die Unterschiede zwischen Tag und Nacht sind ziemlich groß. Blaues und rotes Licht wird absorbiert (Britz and Seliger (1973)). Der Thallus von *Ulva* besteht nur aus zwei Zellschichten. Jede Zelle besitzt einen einzigen großen becherförmigen Chloroplasten. Am Tag ist der Chloroplast an der Außenseite der Zelle ausgebreitet, sodaß er viel Licht aufnehmen kann. Nachts bewegt er sich an

die Profalseite der Zelle. Dadurch kommen die Absorptionsunterschiede zustande.

Parallel dazu wurde auch die Photosynthese registriert. Beide Messungen ergaben große Unterschiede zwischen der Tag- und Nachtphase, aber auch unter konstanten Bedingungen. Das zeigt, daß dabei eine circadiane Uhr beteiligt ist (Britz and Briggs (1976), Britz et al. (1976)).

Auch bei der Braunalge *Dictyota dichotoma* bewegen sich die Chromatophoren (Nultsch et al. (1984), Abbildung 2.10). Hier besteht der Thallus aus drei Zellschichten, der oberen und unteren Epidermis und einer farblosen Zwischenschicht. Die Phaeoplasten (mehrere pro Zelle) sind am Tage anders angeordnet als in der Nacht. Dieser Wechsel setzt sich auch in konstanter Dunkelheit als circadianer Rhythmus fort (Abbildung 3.9). Der Rhythmus läßt sich auch in der *isolierten* oberen oder unteren corticalen Zellschicht noch beobachten. Es wird vermutet, dass die Algen auf diese Weise vor hohen Lichtintensitäten während der Ebbe geschützt werden.

Bei großen siphonophoren Grünalgen wie *Caulerpa* (Dawes and Barilotti (1969)) und *Halimeda* (Drew and Abel (1992)) schwankt die Verteilung der Chloroplasten besonders stark. Bei diesen Algen sind die einzelnen Zellen zu einem Gesamtkörper ohne Zwischenzellwände verschmolzen. Sie stecken in einer Calciumkarbonat-Struktur und haben an der Oberfläche primäre Utrikel (Abbildung 2.11). Am Tage sammeln sich die Chloroplasten in diesen Utrikeln, um Licht für die Photosynthese zu absorbieren. Im Dunklen ziehen sie sich in die Medullar-Filamente im Inneren des Kalkgebildes zurück. Die Algen sehen dann völlig weiß aus, während sie am Tage eine kräftige grüne Farbe haben. Auch hier werden die Verschiebungen der Chloroplasten

### 2.3 Chloroplastenbewegung bei Algen

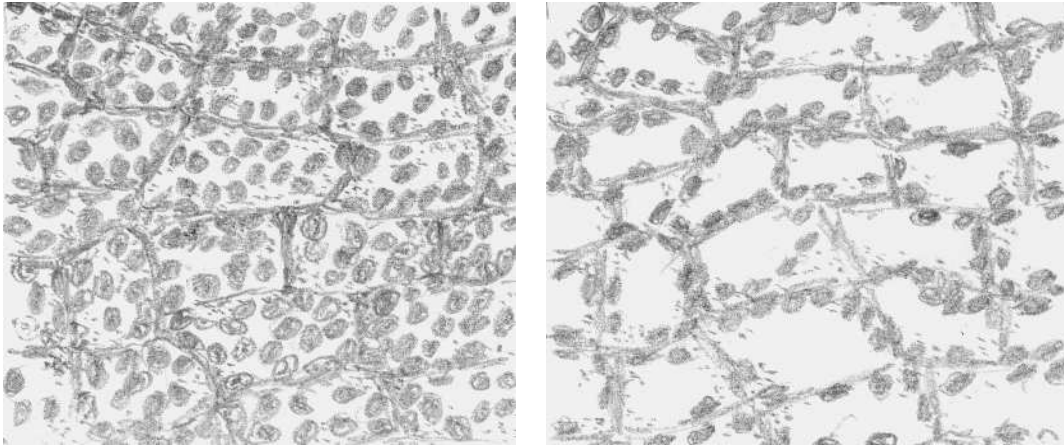


Abbildung 2.9: *Tag- und Nachtstellung der Phaeoplasten im Thallus von Dictyota. Links in der Tagstellung mit Phäoplasten auf der beleuchteten Fläche, rechts in der Nachtstellung mit Phäoplasten vor allem an den Seitenwänden. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in Nultsch et al. (1984)*

durch einen circadianen Rhythmus gesteuert. Die Periodenlänge ist bei verschiedenen Wassertemperaturen gleich (Drew and Abel (1995), Abbildung 2.12).

Eine weitere Alge, bei der sich die Chloroplasten im Tagesrhythmus bewegen, ist *Acetabularia* (Koop et al. (1978)). Die Chloroplasten wandern in der Nacht zum Rhizoid am Fuß der Alge und am Tage zu den oberen Teilen (Abbildung 2.13). Diese Bewegung wird circadian gesteuert. Sie lässt sich unter dem Mikroskop beobachten und mit Hilfe von Lichtschranken photoelektrisch automatisch registrieren (Koop et al. (1978), Broda et al. (1979)). Auch die Zahl, Form und Ultrastruktur der Chloroplasten ändert sich tagesperiodisch (rund in der Dunkelperiode, oval in der Lichtperiode, siehe Vanden Driessche et al. (1976)).

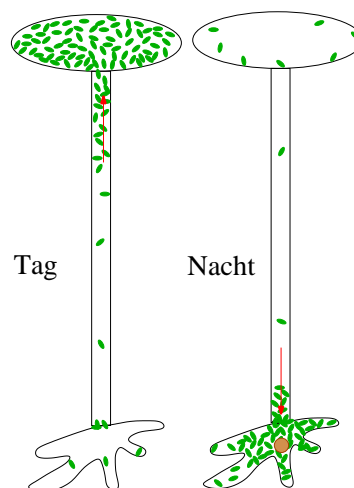


Abbildung 2.13: *Circadiane Chloroplastenwanderung einer Acetabularia mediterranea Zelle. Am Tage im Hut und oberen Stiel angereichert (links), nachts im Rhizoid und unteren Teil des Stiels. Nach Schweiger (1984)*

## 2 Licht ernten

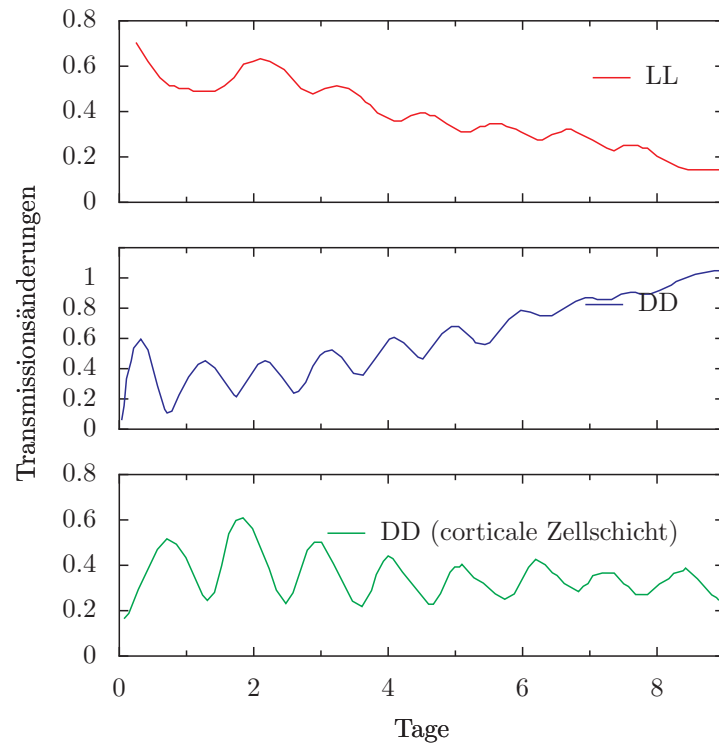


Abbildung 2.10: *Circadiane Änderungen der Transmission des Dictyota dichotoma Thal. Die Transmission des Lichtes wurde mit einem Mikrophotometer mit Licht von  $10^{-4} \text{Wm}^{-2}$  bei einer Wellenlänge von 439 nm gemessen. Die Transmission ist ein Maß für die mehr antikline oder perikline Lage der Chromatophoren. Die obere Kurve (rot) zeigt den Rhythmus im Dauerlicht, die Kurve in der Mitte (blau) bei physiologischer Dunkelheit (schwaches blaues Licht bei  $10^{-4} \text{Wm}^{-2}$ ) und die untere Kurve (grün) den Rhythmus einer isolierten corticalen Zellschicht. Nach Nultsch et al. (1984)*



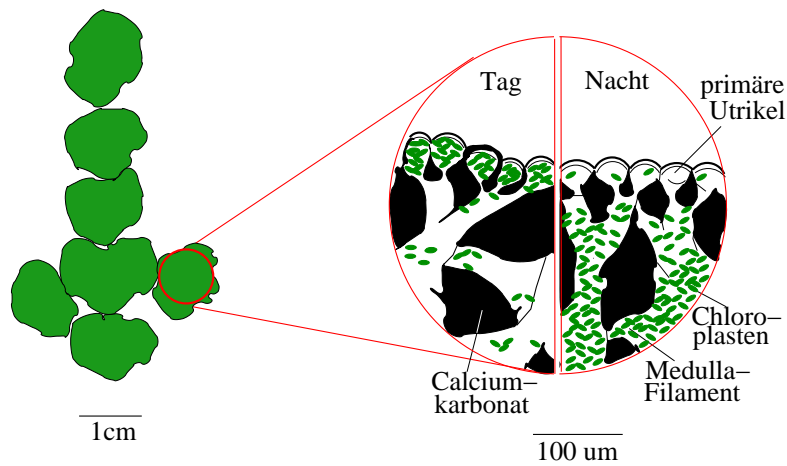


Abbildung 2.11: Halimeda ist eine siphonophore Grünalge, bei der die einzelnen Zellen zu einem Gesamtkörper ohne Zwischenzellwände verschmolzen sind (linkes Bild). Sie stecken in einer Struktur aus Calciumkarbonat und haben an der Oberfläche primäre Utrikel. Die Verteilung der Chloroplasten schwankt sehr stark zwischen Tag (linker Teil der rechten Skizze) und Nacht (rechter Teil der rechten Skizze), sodaß die Algen am Tage grün und in der Nacht weiß aussehen. Nach *Drew and Abel (1992)*

## 2 Licht ernten

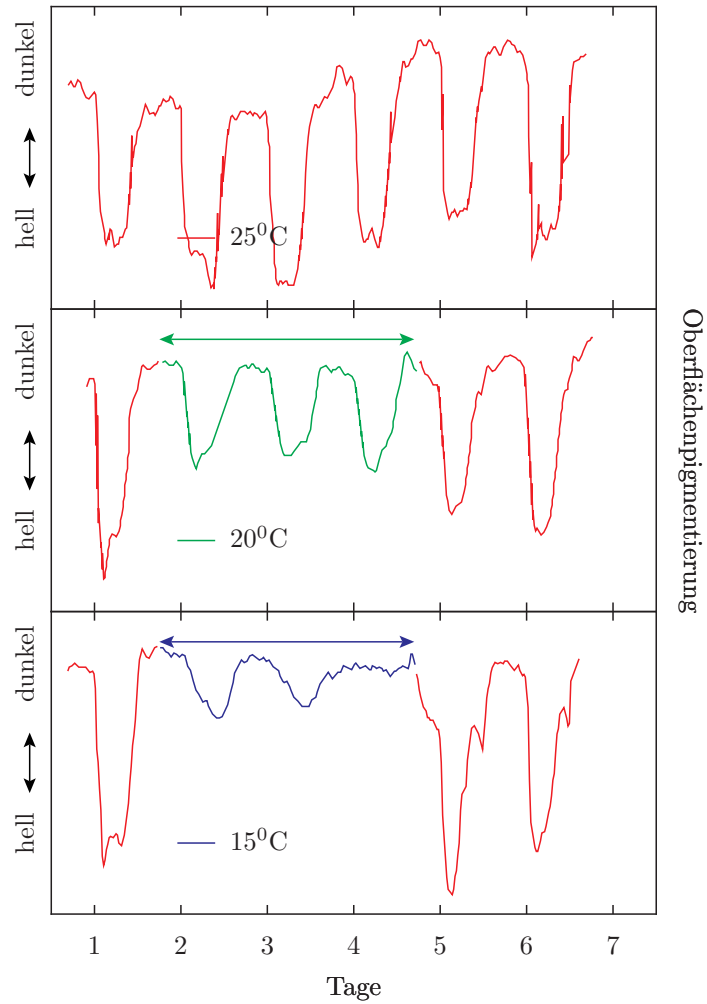


Abbildung 2.12: Die Chloroplastenwanderung von *Halimeda* schwankt zwar stärker bei höheren Wassertemperaturen (vergleiche oberes Bild, 25° C, mit dem mittleren Bild bei 20°), aber die Periodenlänge ändert sich nur wenig. Nach [Drew and Abel \(1995\)](#)

## 3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten

*Während der Photosynthese der Pflanzen werden Zucker hergestellt, die bei Überschuß in Form von Stärke nachts in den Stärkekörnchen der Chloroplasten und Amyloplasten gespeichert werden. Die täglichen Ablagerungsschichten sind in den Stärkekörnchen zu erkennen.*

Licht ist die Quelle der Energie grüner Pflanzen. Sie haben dafür in den Zellen spezielle Organellen, die Chloroplasten. In ihnen wird während der Photosynthese Zucker und ATP hergestellt. ATP ist die Energiewährung der Zelle, Zucker die Ausgangssubstanz für Verbindungen, die zum Leben, Wachsen und Vermehren der Pflanzen benötigt werden.

Im Laufe eines Tages wird in der Regel mehr Zucker produziert als verbraucht. Der Überschuß wird als Stärke gespeichert. Das hat zwei entscheidende Vorteile: Einmal nimmt Stärke sehr viel weniger Platz ein als Zucker, da die Zuckermoleküle sehr dicht gepackt sind. Zum anderen hat Stärke eine sehr geringe Saugkraft: Im Gegensatz zum Zucker zieht sie viel weniger Wasser an.

Abgelagert wird die Stärke in Stärkekörnern, die sich entweder in den Chloroplasten befinden, oder in den Amyloplasten von Knollen und anderen Speicherorganen. Bei einer ganzen Reihe von Pflanzen sind in den Stärkekörnchen tägliche Ablagerungsschichten zu erkennen.

Wir wollen in diesem Kapitel zunächst die Stärke etwas unter die Lupe nehmen, aus was sie besteht, wie sie aufgebaut ist und wie sie von den Pflanzen pro-

duziert und wieder abgebaut wird. Als nächstes werden wir die Stärkekörnchen der Chloroplasten und Amyloplasten mit ihren schichtförmigen Stärke-Ablagerungen genauer ansehen. Schließlich lernen wir, wie Pflanzen mit Hilfe von Stärkekörnchen die Senkrechte im Raum finden können.

Über die Schichtung der Stärkekörner siehe [Wunder \(1988\)](#). Detaillierte Übersichten geben [Smith et al. \(1997\)](#) und [Ball and Morell \(2003\)](#).

### 3.1 Stärkebildung und Stärkeabbau

Stärkekörner bestehen hauptsächlich aus Stärke. Daneben enthalten sie noch etwa 1% Eiweiß in Form von Enzymen, 3% Phosphorsäure, 1% Mineralstoffe und 20% Wasser. Die Stärke besteht je nach Pflanze und Organ aus 15 bis 30% Amylose<sup>1</sup> und 70 bis 85% Amylopektin<sup>2</sup>. Der Gehalt an Amylose und Amylopektin kann sich bei verschiedenen Arten stark unterscheiden. Rotalgen-Stärke besteht zum Beispiel nur aus Amylopektin. Andererseits gibt es neue Erbsenzüchtungen, deren Amylosegehalt bis zu 85% betragen kann.

Wie der während der Photosynthese gebildete Zucker zu Stärke umgebaut wird, zeigt [Abbildung 3.1](#). Die-

<sup>1</sup>Amylon ist das griechische Wort für Stärke und bedeutet, dass sie ohne Mühle (a-mylon) gewonnen wird

<sup>2</sup>Pektin ist vom lateinischen Wort für Kamm abgeleitet. Es deutet auf die Seitenzweige des Moleküls hin

### 3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten

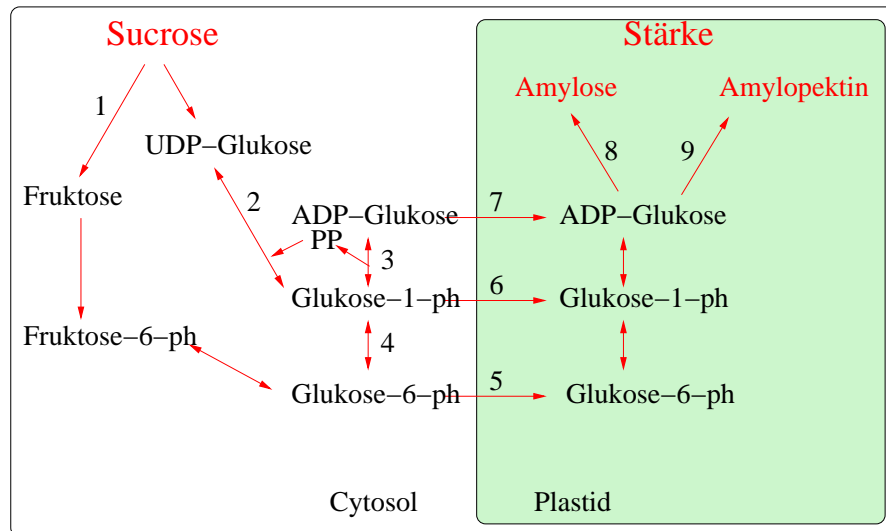


Abbildung 3.1: Die Stärke wird von Pflanzen in Chloroplasten oder Amyloplasten (Plastiden) gebildet. Sie besteht aus Amylose und Amylopektin. Ausgang der Synthese ist Rohrzucker (Sucrose), der bei der Photosynthese entsteht. Drei verschiedene Zuckerphosphate können mit speziellen Transportern (5 und 6: Hexose-Phosphat-Transporter; 7: ADP-Glukose-Transporter) vom Cytoplasma in die Plastiden transportiert werden: Glukose-6-Phosphat, Glukose-1-Phosphat und ADP-Glukose. Aus ihnen wird im Plastid mit Stärke-Synthase (8) Amylose und mit Stärke-Synthase und Stärke-verzweigendem Enzym (9) Amylopektin synthetisiert. Weitere beteiligte Enzyme bei der Umwandlung von Zucker im Cytosol sind Sucrose-Synthase (1), UDP-Sucrose-Pyrophosphorylase (2), ADP-Sucrose-Pyrophosphorylase (3), Phosphoglukomutase (3). Aus *Smith et al. (1997)*

### 3.1 Stärkebildung und Stärkeabbau

ses Dimer wird durch UDP-Sucrose-Pyrophosphorylase zu den monomeren Zuckern abgebaut. Nach Phosphorylierung werden die drei entstandenen Zuckerphosphate Glukose-6-Phosphat, Glukose-1-Phosphat und ADP-Glukose mit speziellen Transportern vom Cytoplasma (Cytosol) in die Plastiden transportiert. Aus ihnen wird im Plastid mit Stärke-Synthase Amylose und mit Stärke-Synthase und Stärkeverzweigendem Enzym Amylopektin synthetisiert.

Die chemische Struktur von Glukose, Fruktose und Sucrose ist in [Abbildung 3.2](#) zu sehen. Rohrzucker besteht also aus Fruktose und Glukose. Die Abbildung zeigt auch, wie Glukose zu Stärke (oder bei  $\beta$ -Bindung zu Zellulose) verknüpft wird. [Abbildung 3.3](#) zeigt, wie Glukosemoleküle zu Amylose und Amylopektin verbunden werden. Amylose besteht aus etwa tausend bis dreitausend Glukosemolekülen, die durch  $\alpha$ -1,4-Bindungen verknüpft sind und eine Helix bilden. Im Amylopektin sind zusätzlich noch 1,6-Bindungen. Sie erlauben, dass sich das Molekül verzweigt. Mit 6000 bis 50000 Monomeren (also einzelnen Glukose-Molekülen) gehört Amylopektin zu den größten Polymeren. Ein Modell des Amylopektins stammt von Robin 1974. Es ist in [Abbildung 3.4](#) dargestellt und erklärt auch, wie Stärkeschichten entstehen könnten. Amylopektin wird durch lösliche und an die Stärkekörnchen gebundene Stärke-Synthase hergestellt. Dazu kommen noch mehrere Verzweigungs-Enzyme (branching enzymes) und Verzweigungsauflösende Enzyme (debranching enzymes, zum Beispiel die Pullulanase). Näheres in [Ball and Morell \(2003\)](#). Es entstehen so stark kristalline und dicht verpackte, osmotisch unwirksame Kohlehydratspeicher, die aber jederzeit als Lieferant von Kohlenstoffverbindungen und als Treibstoff für

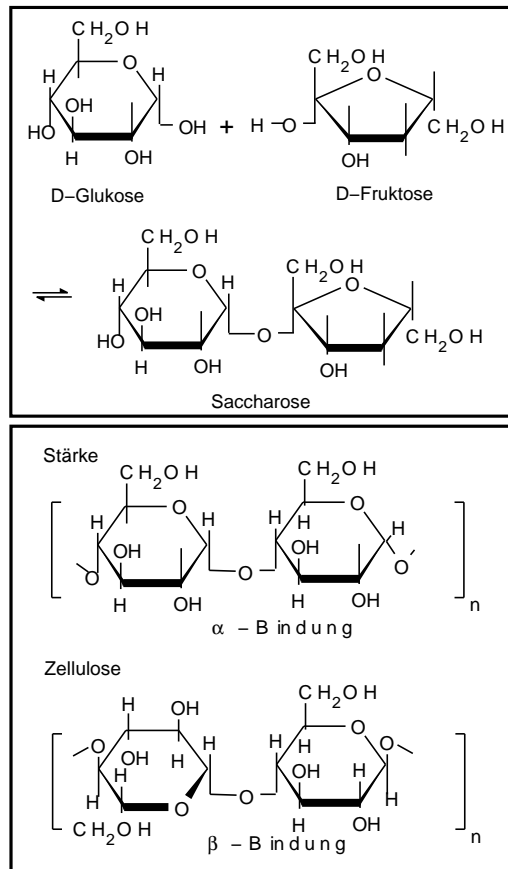


Abbildung 3.2: Saccharose (Rohrzucker) wird aus Glukose und Fruktose gebildet (oben). Stärke wird wie Zellulose aus zahlreichen Glukose-Molekülen synthetisiert (unten). Bei der Stärke werden die Glukose-Moleküle mit  $\alpha$ -Bindungen verknüpft, bei der Zellulose mit  $\beta$ -Bindungen. Durch die unterschiedliche räumliche Anordnung entstehen dadurch Helix-förmig gedrehte, bei der Zellulose fadenförmige Polymere

### 3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten

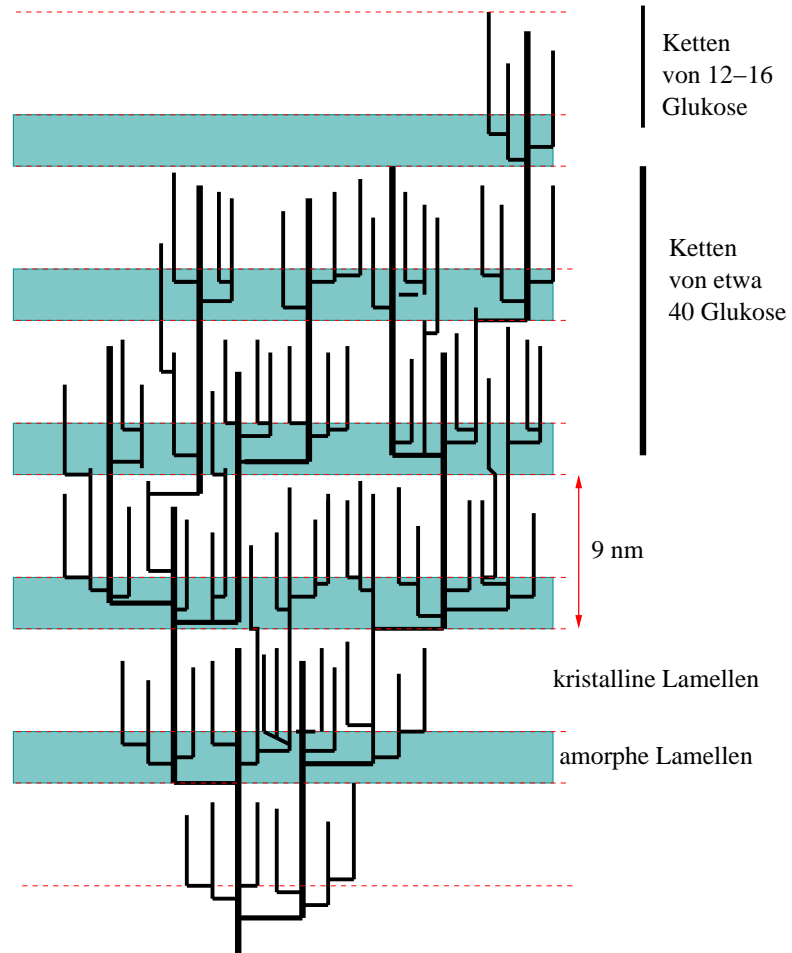


Abbildung 3.3: *Struktur des Amylopektins. Aus Smith et al. (1997)*

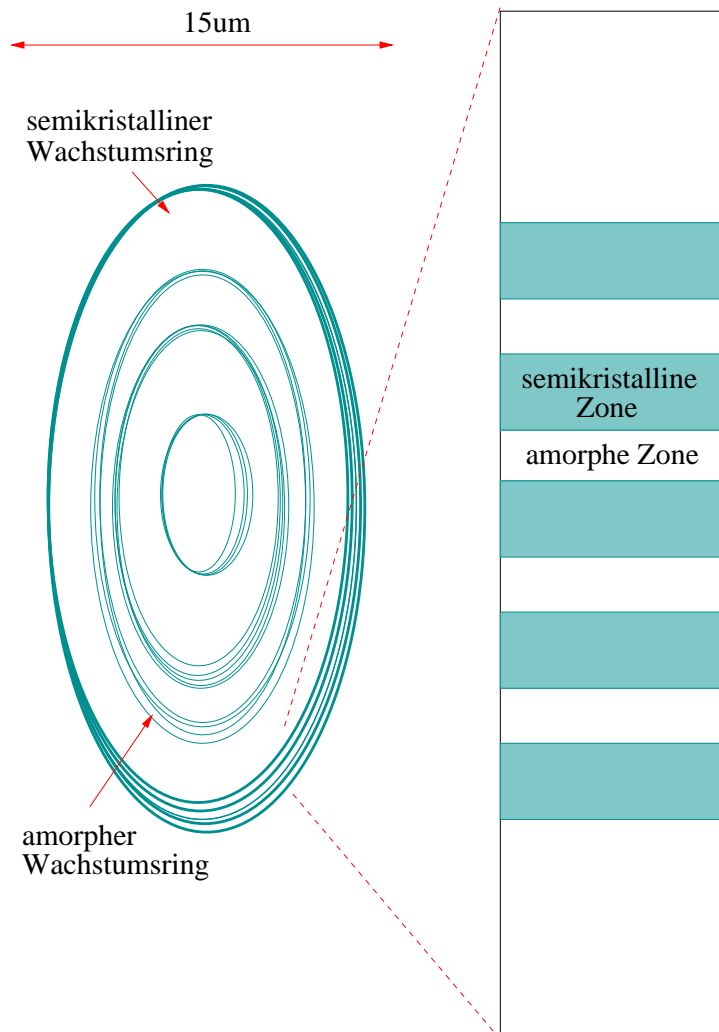


Abbildung 3.4: Aufbau des Amylopektins. Aus *Smith et al. (1997)*

den Stoffwechsel der Pflanzen verfügbar sind.

Unbekannt ist bisher noch, wie die Polysaccharid-Synthese gestartet wird. Bei Tieren, die Glykogen statt Stärke speichern, dient ein Glycogenin als Starter. Ein entsprechendes Amylogenin wurde vermutet, aber nicht gefunden. Es ist auch noch unbekannt, wie das Stärkekorn initiiert wird.

Zahl, Größe und Form der Stärkekörner stehen unter genetischer Kontrolle. Es ist noch nicht bekannt, durch welche Gene diese bestimmt werden.

## 3.2 Die Schichten der Stärkekörner

Mehl besteht aus Stärkekörnern. Beim Getreide sind sie etwa  $50\mu\text{m}$  dick, bei Kartoffelknollen bis  $100\mu\text{m}$ . Besonders klein sind die Stärkekörner im Pollen ( $0.5\mu\text{m}$ ). Im Licht-, Polarisations- oder Elektronenmikroskop kann man im Stärkekorn Schichten erkennen (Abbildung 3.6 und 3.5). Sie werden beim Weize und bei der Kartoffel jeden Tag gebildet. Hält man die Pflanzen statt im Licht-Dunkel-Wechsel im Dauerlicht und untersucht dann die Stärkekörner, gibt es beim Weizen keine Schichten mehr, wohl aber noch bei der Kartoffel (Abbildung 3.5). Bei dieser scheint also eine innere Tagesuhr die Schichten zu kontrollieren (Buttrose (1962)).

## 3.3 Stärkekörner zeigen Pflanzen, wo oben und unten ist

Stärkekörner sind nicht nur eine Speicherform von Kohlehydraten der Pflanzen. Sie können auch Signale erzeugen, die den Pflanzen helfen, sich im Raum zu orientie-

ren. Ein Sproß wächst in der Regel senkrecht nach oben, eine Hauptwurzel senkrecht in den Boden. Kippt man eine Pflanze zur Seite, kann man beobachten, wie nach einiger Zeit in den Zellen der Wurzelspitze die Amyloplasten mit den Stärkekörnern von der ursprünglichen Spitzenlage auf die seitlichen Wände fallen (Abbildung 3.7). Sie bewirken über eine Reihe von Folgereaktionen, daß die Wurzelspitze sich wieder nach unten krümmt.

Dazu muß zunächst der Schwerkraft-Reiz von der Pflanze aufgenommen werden. Nach der Statolithentheorie sind dafür spezifische Zellen, die Statozyten, verantwortlich (Abbildung 3.8). Sie enthalten Amyloplasten mit Stärkekörnern<sup>3</sup> ('Statolithen'). Die Statolithen haben eine größere Dichte als das Cytoplasma. Sie beträgt für Stärke 1.3, während die Dichte des Cytosols und des Kernes nur 1.0 ist. Aber auch die Größe der Partikel ist wichtig. Zu kleine und zu leichte Partikel zeigen Brownsche Bewegung und eignen sich nicht als Schwerkraft-Rezeptoren. Für die Statolithen-Hypothese sprechen eine Reihe von Argumenten, die von Sievers et al. (1996) diskutiert werden.

Man hat eingewendet, daß auch Mutanten, die keine Stärkekörner mehr produzieren können, noch auf die Schwerkraft reagieren. Aber diese Mutanten besitzen noch Amyloplasten. Und diese können auch ohne Stärkekörner noch wirken (Kiss et al. (1989)), da ihre Dichte größer als 1 ist.

Ein detaillierteres Modell der Statolithen-Hypothese ist von Yoder et al. (2001) (Tensegrity-based Model). Es ist in Abbildung 3.9 schematisch dargestellt. Die Schwerkraft-empfindlichen Zellen sollen nach diesem Modell aus einem Aktin-Netzwerk im Cytoplasma bestehen. Es ist im Inneren der Zelle dichter als am Rande. Es steht mit Signal-

<sup>3</sup> oder bei der Armleuchteralge *Chara* Vesikel mit  $\text{BaSO}_4$



### 3.3 Stärkekörner zeigen Pflanzen, wo oben und unten ist

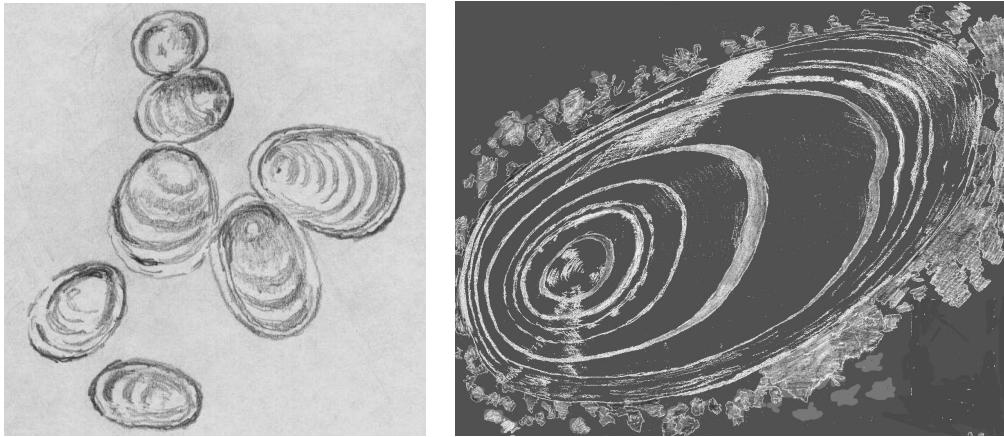


Abbildung 3.5: Links: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Stärkekornes der Kartoffel. Man erkennt tägliche Ablagerungsschichten, obwohl die Kartoffelpflanze während der Knollenbildung in konstanter Temperatur und im Dauerlicht gehalten wurde. Rechts ein Stärkekorn aus gleichen Bedingungen wie im linken Bild, aber im Elektronenmikroskop fotografiert. Vom Autor gezeichnet nach Bildern in [Buttrose \(1962\)](#)

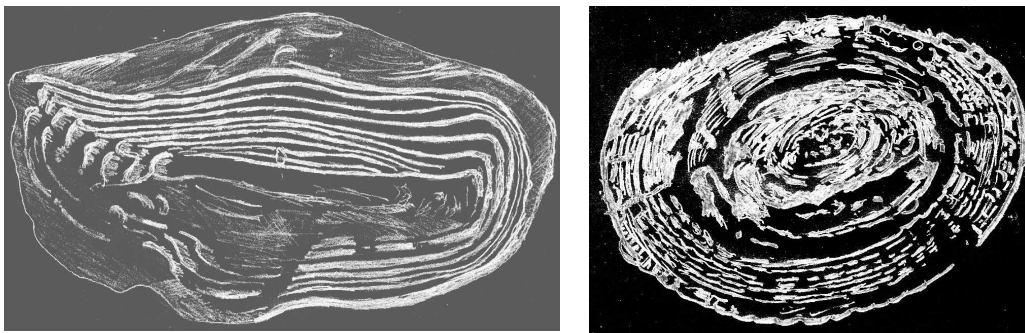


Abbildung 3.6: Links Rasterelektronenmikroskopische und rechts elektronenmikroskopische Aufnahme eines Stärkekornes der Gerste. Im rechten Bild wurde mit Amylase angedaut, um den Schichtenbau besser erkennen zu können. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in [Ball and Morell \(2003\)](#)

### 3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten

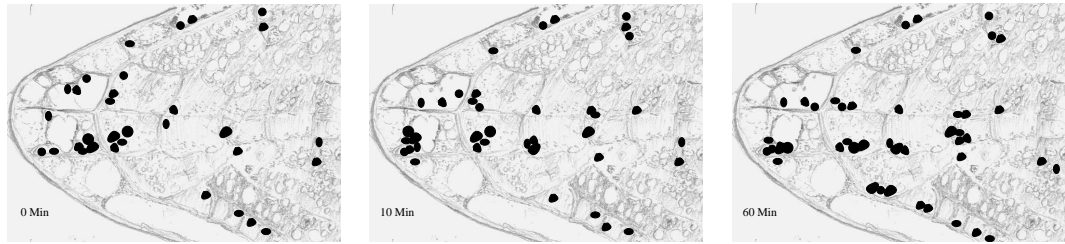


Abbildung 3.7: In der Wurzelspitze sind Zellen (Statozyten), die mit Hilfe von Amyloplasten (dunkle Körnchen) die Schwerkraft wahrnehmen können. Das linke Bild wurde aufgenommen, nachdem die Wurzelspitze gerade auf die Seite gelegt worden war (0 Min). 10 Minuten später bewegen sich die Amyloplasten bereits auf die neue Unterseite (mittleres Bild). Nach 60 Minuten haben sie sich auf der Unterseite angesammelt (rechtes Bild). Sie bewirken, daß die Wurzelspitze sich wieder nach unten krümmt. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in [MacCleery and Kiss \(1999\)](#)

Rezeptoren in der Plasma-Membran in Verbindung. Diese Rezeptoren sind auf Zug-Kräfte empfindlich. Die Statolithen (Amyloplasten) sind nicht direkt mit dem Cytoskelett-Netzwerk verbunden. Sie können die Rezeptoren lokal aktivieren oder inaktivieren, indem sie das Netzwerk lokal zerstören und damit die Zugkräfte im Netzwerk beeinflussen. Assymetrisch organisiertes nodales endoplasmatisches Retikulum könnte das System mit einem Richtungsvektor versorgen, indem es bestimmte Stellen der Plasmamembran vor direktem Kontakt mit den Statolithen schützt. Dass Aktin-Filamente in den Statocyten vorkommen, zeigt [Abbildung 3.10](#).

Nachdem der Schwerkraft-Reiz aufgenommen wurde, muß er in ein Signal umgewandelt werden, welches das Wachstum so steuert, daß die gewünschte Reaktion (senkrecht nach oben beim Spross, nach unten bei der Wurzel) stattfindet (siehe [Abbildung 3.9](#)). Eine laterale Umverteilung von Auxin durch die Schwerkraftreizung ([Cholodny \(1926\)](#), [Went \(1926\)](#)) oder Änderungen in der

Empfindlichkeit auf Auxin ([Salisbury et al. \(1988\)](#), [Evans \(1991\)](#)) könnten zu dieser Reaktion führen. Gravitrope Experimente an Koleoptilen von [Edelmann \(2001\)](#) sprechen für ein anderes Modell: Auf der Seite, die das Organ zum Aufkrümmen bringt, wird ein Faktor abgegeben, der die Zellwände aufweicht. Auf der Gegenseite wird dieser Faktor von den Zellen zurückgehalten. Dadurch krümmt sich ein Stängel nach oben.

### 3.3 Stärkeköerner zeigen Pflanzen, wo oben und unten ist

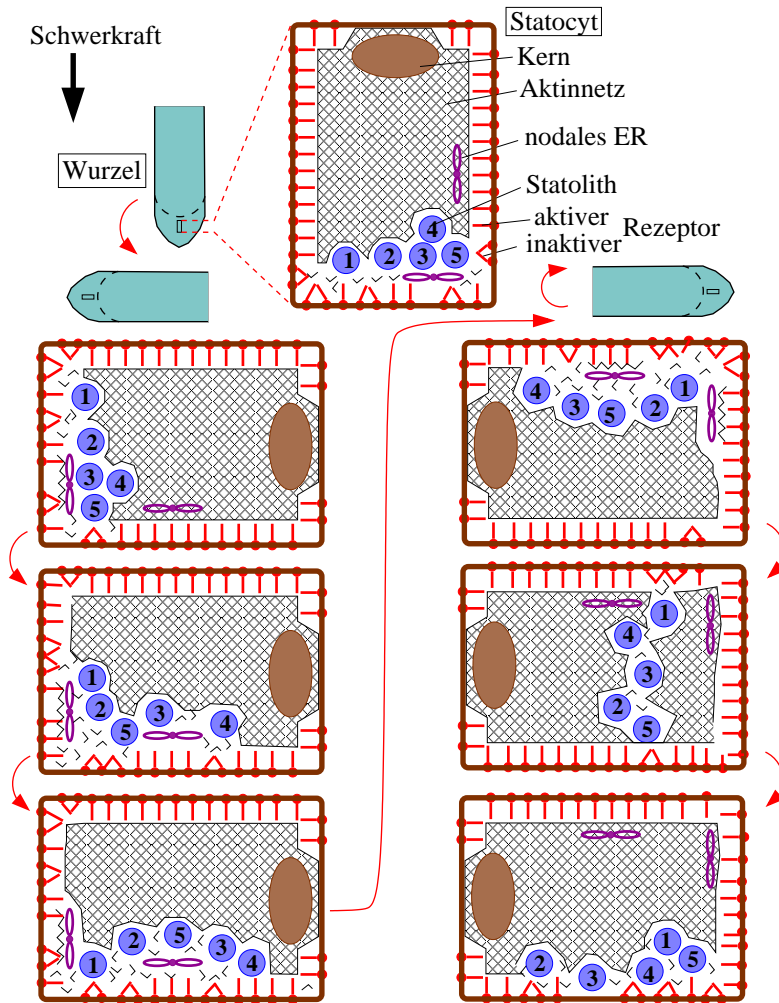


Abbildung 3.9: In der Wurzelspitze (Columella) sind Zellen (Statocyten), die mit Hilfe von Amyloplasten (hier:1-5, blau) die Schwerkraft wahrnehmen können. Ein Aktin-Netz (netzförmig markiert) ist im Inneren des Cytoplasmas dichter als am Rande. Es steht mit Signal-Rezeptoren (rot) in der Plasmamembran (braun) in Verbindung. Diese Rezeptoren sind auf Zug-Kräfte empfindlich. Die Amyloplasten sind nicht direkt mit dem Cytoskelett-Netz verbunden. Sie können die Rezeptoren lokal aktivieren oder inaktivieren, indem sie das Netz lokal zerstören und damit die Zugkräfte im Netz beeinflussen. Asymmetrisch organisiertes nodales endoplasmatisches Retikulum (ER, magenta) könnte das System mit einem Richtungsvektor versorgen, indem es bestimmte Stellen der Plasmamembran vor direktem Kontakt mit den Statolithen schützt. Kern braun. Das oberste Bild zeigt die Situation in der Statocyste einer senkrecht wachsenden Wurzelspitze. Wird die Pflanze gekippt, so daß die Wurzel horizontal liegt (linke Bildreihe), sinken die Amyloplasten auf Grund ihrer höheren Dichte im Cytoplasma nach unten und inaktivieren teilweise die Zug-Rezeptoren. Dreht man die Wurzel um (rechte Bildreihe), gelangen die Amyloplasten an die obere Seite und sinken nun durch die Schwerkraft zur unteren Seite, indem sie sich einen Kanal durch das Aktinnetz bahnen. Auch hier werden die Zug-Rezeptoren teilweise inaktiviert. Nach [Yoder et al. \(2001\)](#)

### 3 Stärke-Ablagerungen in Zeit-Schichten

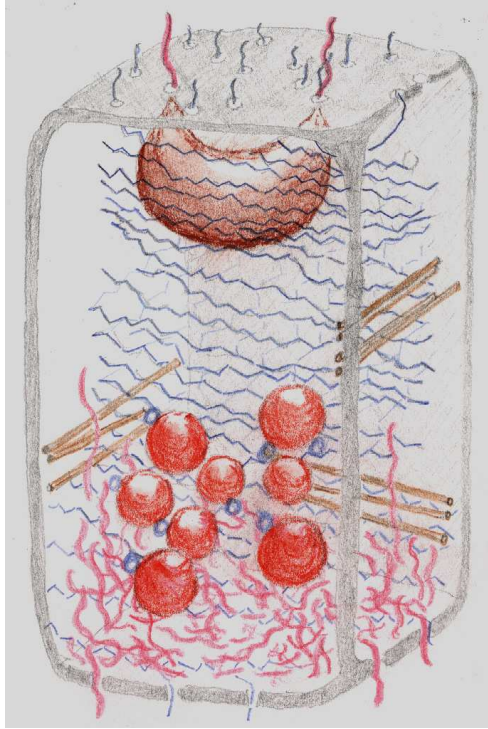


Abbildung 3.8: Schema der Wirkung der Amyloplasten (kugelige Gebilde im unteren Teil, rot) in einer Statocyte. Sie interagieren mit einem Netz aus Aktin-Filamenten (braun), Zug-Rezeptoren im Plasmalemma (blau) und dem endoplasmatischen Retikulum (rote Fäden, siehe Abbildung 3.9). Sie können die Schwerkraft (senkrecht nach unten) wahrnehmen und bewirken, daß die Wurzelspitze in die Erde wächst. Kern braun. Vom Autor skizziert nach einer Abbildung in *Driss-Ecole et al. (2003)*

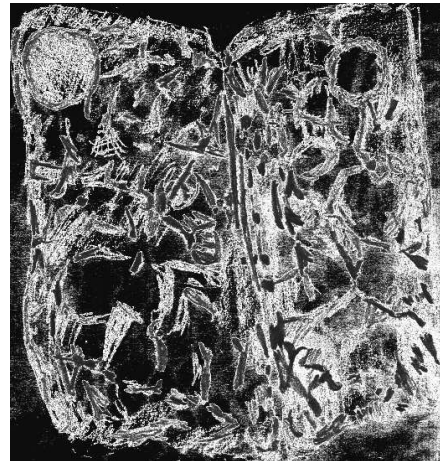
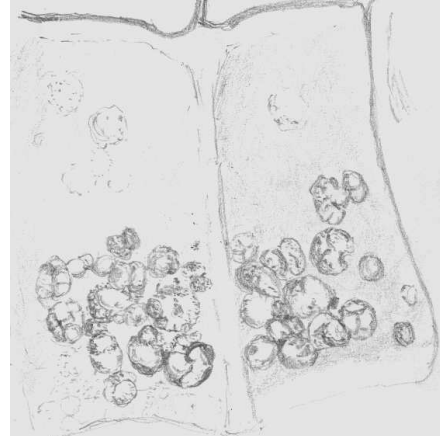


Abbildung 3.10: Statocyte der Wurzelspitze mit Amyloplasten (oben) und Aktinfilamenten (unten). Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in *Collings et al. (2001)*

## 4 Wie Schnecken sich in Schale werfen

*Durch den Mantel der Schnecken und Muscheln werden die Gehäuse und Schalen gebildet. Unterschiede zwischen Tag und Nacht äußern sich als Schichten. Sie können durch die Gezeiten, Spring- und Nipptiden und Unterschiede im Wachstum während eines Jahres beeinflusst werden. Die Muster können erfolgreich durch Modelle simuliert werden.*

Meinhardt hat ein Buch geschrieben, dessen deutschen Titel ich als Überschrift für dieses Kapitel übernommen habe. Ich empfehle es wärmstens. Eine neuere Auflage liegt auf Englisch vor ([Meinhardt \(2003\)](#)). In diesem Buch wird beschrieben, wie die Muster der Schalen von Schnecken und Muscheln zustande kommen. Es enthält eine große Zahl von Simulation und auch Programme, die man selbst ändern kann.

Muscheln und Schnecken haben oft eine auffällige Struktur ihrer Schalen (Abbildung 4.2). Beim Wachsen wird das Gehäuse vergrößert, indem am Rand durch den Mantel des Tieres neues Schalenmaterial abgelagert wird. Das ist in [Abbildung 4.1](#) gezeigt. Da sich die Ablagerungen am Tage und in der Nacht unterscheiden, gibt es ringförmige Schichten. Auch die Gezeiten und die Springtiden können sich bei Meeresschnecken und -muscheln im Schalenbau widerspiegeln. Schließlich werden auch Jahresrhythmen, die sich zum Beispiel durch unterschiedliche Temperaturen des Meerwassers im Sommer und Winter ergeben, in den Schalen permanent in den Schichten verewigt. Schalentiere spiegeln also im Muster ihrer Schalen längst vergangene Er-

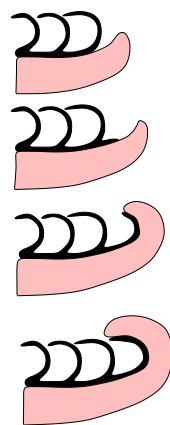


Abbildung 4.1: *Muschelschalen werden vom Mantelsaum gebildet. Er krümmt sich nach oben, scheidet das Schalenmaterial (vor allem Calciumkarbonat) aus und es entsteht eine weitere Schalenkammer (unteres Bild)*

eignisse wieder.

Wie diese Strukturen und die zusätzlichen Muster und Färbungen der Muscheln entstehen können, hat Meinhardt in seinem Buch und in Veröffentlichungen beschrieben. Wir wollen uns hier ein solches Modell ansehen. Es beruht auf dem Prinzip der positiven und negativen Rückkopplung.

### 4.1 Musterbildung durch positive und negative Rückkopplung

Um die Musterbildung bei einer Muschelschale (oder bei anderen Objekten) zu verstehen, müssen die Prozesse beschrieben werden, die zu den Ablagerungen führen.



Abbildung 4.2: *Struktur einer Muschel Ma-coma baltica. Die unterschiedlichen Ringe und Sub-Ringe kommen durch tidale, tägliche und monatliche Unterschiede in der Ablagerung des Calciumkarbonates zustande.* Aus *Rensing and Deutsch (1988)*

Solche Ablagerungen können zu einer Färbung der Schale führen oder zu einer Strukturänderung (verschiedene Dicken, Ringe), oder zu beidem. Wir wollen uns hier auf die Färbung beschränken. Für die beteiligten Substanzen spielen drei Faktoren eine wichtige Rolle: Die Produktionsrate des Farbstoffes in einer Zelle des Mantelsaumes, die Abbaurate, und die Interaktion mit den benachbarten Zellen. Alle Zellen des Mantelsaumes bilden im Laufe des Wachstums die Muster der Muschelschale.

*Gierer and Meinhardt (1972)* zeigten, daß in einem zunächst homogenen Zustand durch eine lokale Selbstverstärkung zusammen mit einem fern-wirkenden antagonistischen Effekt ein Muster entstehen kann. Die lokale Selbstverstärkung bewirkt eine immer stärkere Abweichung vom homogenen Ausgangszustand. Man nennt das positive Rückkopplung. Der fern-wirkende antagonistische Effekt beschränkt die positive Rückkopplung und begrenzt sie auf eine Stelle. Das Prinzip dieses Aktivator-Inhibi-

tor-System ist in *Abbildung 4.3* dargestellt.

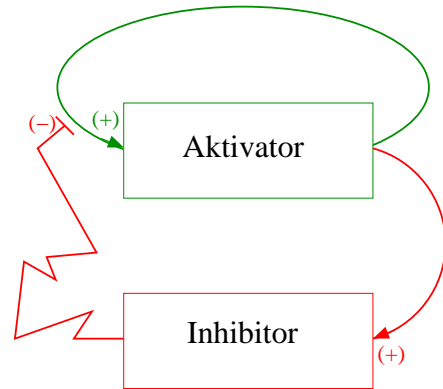


Abbildung 4.3: *Musterbildung durch Autokatalyse eines Aktivators (grün mit grünem (+) und Pfeil) und fern-wirkendem Inhibitor (rote Zickzack-Linie mit kurzem Strich (-) als Zeichen für Hemmung).* Nach *Meinhardt (2003)*

Wie sich lokal ein Muster bilden kann, ist in den vier Bildern von *Abbildung 4.4* gezeigt.

Durch eine kleine lokale Störung erhöht sich die Konzentration des Aktivators spontan. Durch Autokatalyse verstärkt sich dieser Effekt. Etwas verzögert wird auch der Inhibitor stärker gebildet, da (siehe *Abbildung 4.3*) der Aktivator nicht nur sich selbst, sondern auch den Inhibitor verstärkt. Es entsteht eine Wolke von Hemmstoff um den Aktivator. Der Hemmstoff breitet sich aber schneller seitlich aus (mindestens 7 mal schneller als der Aktivator). Außerdem wird der Hemmstoff rascher abgebaut als der Aktivator. Dadurch wird der Aktivator nur lokal verstärkt.

Die Vorgänge lassen sich durch die beiden folgenden Differentialgleichungen beschreiben:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= s(a^2/b + b_a) - r_a + D_a \partial^2 a / \partial x^2 \\ \frac{\partial b}{\partial t} &= s a^2 - r_b b + D_b \partial^2 b / \partial x^2 \end{aligned}$$

t ist dabei die Zeit, x die räumliche Ko-

#### 4.1 Musterbildung durch positive und negative Rückkopplung

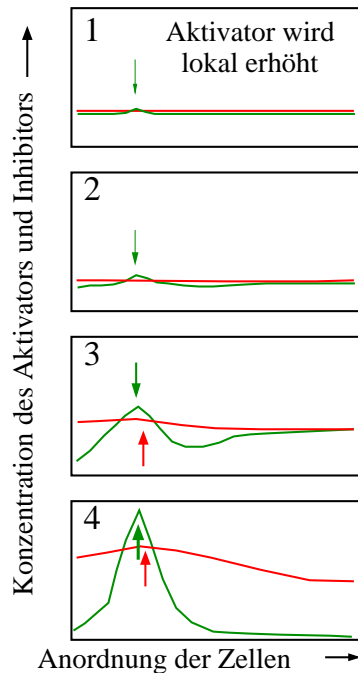


Abbildung 4.4: Simulation der Musterbildung durch Aktivator (grün) und Inhibitor (rot). Auf der horizontalen Achse ist die Zellreihe aufgetragen, die für die Musterbildung verantwortlich ist (Randzellen im Mantel). Auf der senkrechten Achse ist die Konzentration des Aktivators und des Inhibitors abgetragen. Im Bild 1 erhöht sich die Konzentration des Aktivators spontan (durch grünen Pfeil markiert). Durch Autokatalyse verstärkt sich dieser Effekt (Bilder 2-4, der grüne Pfeil wird dicker). Etwas verzögert wird auch der Inhibitor stärker gebildet (Bild 3), da der Aktivator nicht nur sich selbst, sondern auch den Inhibitor verstärkt. Der Hemmstoff breitet sich aber schneller seitlich aus und bewirkt dadurch, daß der Aktivator sich nur lokal verstärkt. Nach [Meinhardt \(2003\)](#)

ordinate (die Zellen sind nebeneinander angeordnet),  $D_a$  und  $D_b$  die Diffusionskoeffizienten, und  $r_a$  und  $r_b$  die Abbau-Raten von a und b. Die einzelnen Terme bedeuten:

$sa^2/b$  Produktionsrate. Der Aktivator a beeinflusst das System nicht-linear autokatalytisch. Durch den Inhibitor b wird die Produktion verlangsamt. s beschreibt die Fähigkeit der Zellen, autokatalytisch zu wirken.

$-r_a a$  Abbaurate. Sie ist proportional zur Zahl der vorhandenen Moleküle

$D_a \partial^2 a / \partial x^2$  Austausch durch Diffusion

$b_a$  ursprüngliche Produktion des Aktivators. Nötig für Start des Systems bei niedriger Konzentration des Aktivators, für die Regeneration des Musters, für neue Maxima während des Wachstums und für selbsterregte Schwingungen

$b_b$  ursprüngliche Produktion des Inhibitors.

In der Natur kann das dann zu einem Streifenmuster bei Schnecken führen, wie sie zum Beispiel in [Meinhardt \(2003\)](#) mit der gestreiften Schale der Meeresschnecke *Lyria planicostata taiwanica* dargestellt ist. Ein solches Streifenmuster sieht man auch auf den Wulsten der Davidsharfe *Harpa ventricosa*, die allerdings zwischen den Wulsten noch Pigment-Muster anderer Zeit-abhängiger Prozesse zeigt (Abbildung 4.5). Wie sich so ein Streifenmuster zeitlich entwickelt, ist in Abbildung 4.6 dargestellt. Streifen parallel zum Mantelrand entstehen, wenn der Aktivator periodisch in allen Saumzellen aktiv ist. Näheres im Buch von [Meinhardt \(2003\)](#).

#### 4 Wie Schnecken sich in Schale werfen



Abbildung 4.5: *Gestreifte Wulste in der Schale der indo-pazifischen Meeresschnecke Harpa ventricosa. Sie zeigen ein stabiles räumliches Muster. Zwischen den Wulsten werden die Pigmentmuster von anderen Zeit-abhängigen Prozessen bestimmt. Aufnahme von Hans Meinhardt, Tübingen*

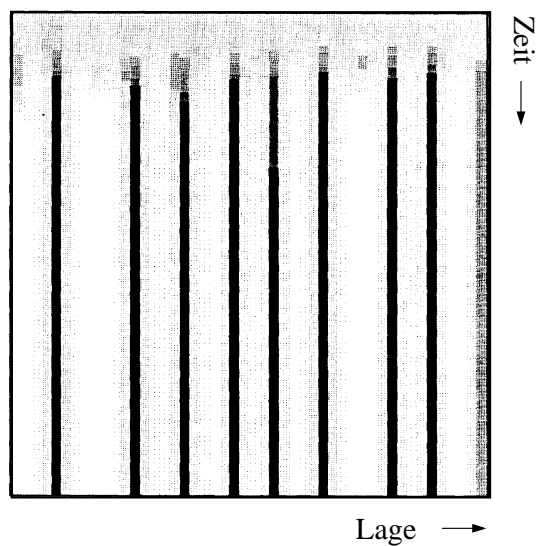


Abbildung 4.6: *Simulation der Musterbildung der Meeresschnecke Lyria planicostata taiwanica in Abbildung 4.5 durch das im Text und Abbildung 4.4 beschriebene Modell. Aus Meinhardt (2003)*



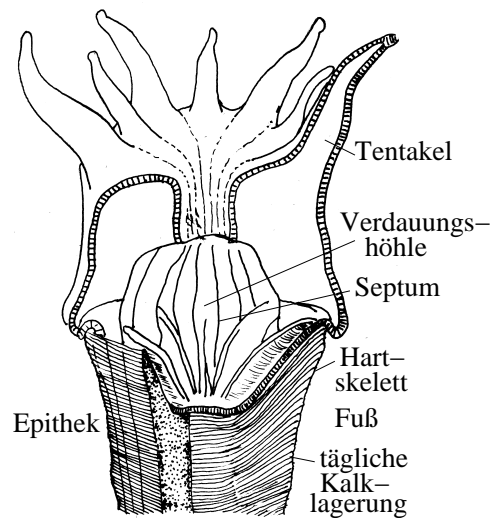
## 5 Korallenuhren und Tageslänge

*Die Ablagerung von Calcium-Karbonat im Fuß der Korallen ist ein weiteres Beispiel für Schichtenbildung. Fossile Korallen zeigen, dass vor 400 Millionen Jahren ein Jahr 400 Tage hatte.*

Korallen sind in den warmen Meeren weit verbreitet. Sie gehören zum Stamm der Nesseltiere (*Cnidaria*) und zur Klasse der Blumentiere (*Anthozoa*). Hartkorallen sondern einen Fuß (*Epithek*) aus Kalk (Calciumkarbonat  $\text{CaCO}_3$ ) ab. Jede Nacht wird eine neue Schicht gebildet (Abbildung 5.1). Es sind 20 bis 30 Schichten pro Millimeter, und man kann sie mit einem *Mikrodensitometer* messen. Die Gezeiten modulieren die Ablagerungsschichten. Außerdem kann man jährliche Veränderungen erkennen. Sie werden durch die unterschiedlichen Meerwasser-Temperaturen im Sommer und Winter verursacht. Wenn man die täglichen Ablagerungsschichten innerhalb eines Jahres bestimmt, kommt man bei heute lebenden Korallen auf 365; sie spiegeln also die Zahl der Tage pro Jahr wieder.

Auch fossile Korallen zeigen diese Schichten (Abbildung 5.3). Erstaunlicherweise findet man aber 400 Tagesschichten pro Jahr bei Korallen, die vor 400 Millionen Jahren im Devon lebten. Demnach hatte das damalige Jahr 400 statt 365 Tage ([Pannella et al. \(1968\)](#)).

Wie kann das sein? Es ist bekannt, dass sich der Mond wegen der Gezeitenreibung immer mehr von der Erde entfernt. Wenn eine Schlittschuhläuferin eine Pirouette dreht, kann sie ihre Umdrehung verlangsamen, wenn sie die Arme aus-



D279/koralle/210604

Abbildung 5.1: *Koralle mit Hartskelett-Fuß (Epithek). Er besteht aus tagesperiodisch abgelagertem Calciumkarbonat  $\text{CaCO}_3$ . Auf dem Fuß sitzt die Koralle. Mit Tentakeln fängt sie Nahrung, nimmt sie über einen Schlund auf und verdaut sie in einer Verdauungshöhle mit Septen. Nach [Runcorn \(1966\)](#)*

## 5 Korallenuhren und Tageslänge

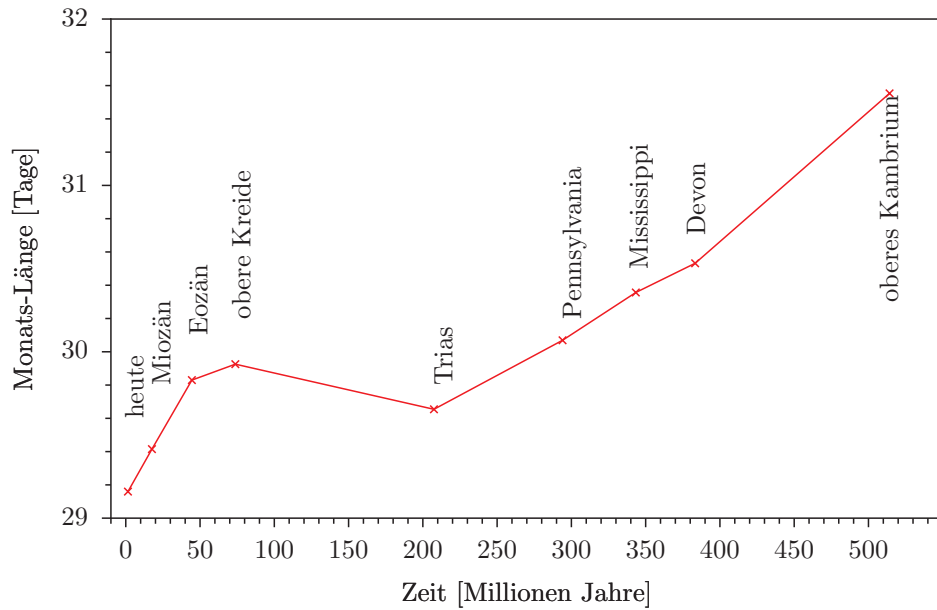


Abbildung 5.2: Zahl der in einem Jahr abgelegten tagesperiodischen  $\text{CaCO}_3$ -Schichten (linke  $y$ -Achse) im Fuß (Epithek) von fossilen Korallen aus unterschiedlichen Perioden der Erdgeschichte (obere  $x$ -Achse: Alter der Erde. Untere  $x$ -Achse: Bezeichnung des Erdalters). Die  $y$ -Achse gibt die Länge des Tages an, die in den jeweiligen Erdzeiten herrschte. Nach [Rosenberg and Runcorn \(1975\)](#)

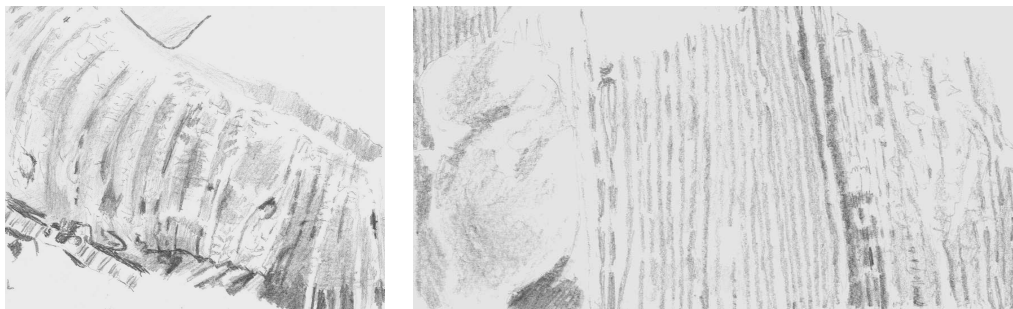


Abbildung 5.3: Jahres- (links) und tagesperiodische (rechts) Schichtenbildung im Fuß (Epithek) einer fossilen Koralle. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in [Runcorn \(1966\)](#)

streckt. So ist es auch mit dem Erde-Mond-System: Wenn der Mond sich von der Erde entfernt, wird die Umdrehung der Erde verlangsamt. Berechnungen und Hochrechnungen aus Beobachtungen zeigen, dass ein Tag in 10 000 Jahren um 2 Sekunden länger wird. Vor 400 Millionen Jahren hatte also ein Tag nur 22 Stunden. Da sich aber der Umlauf der Erde um die Sonne nicht geändert hat, bestand das Erdjahr damals aus 400 Tagen. So findet man tatsächlich bei fossilen Korallen am Epithek mehr Schichten pro Jahr als bei rezenten<sup>1</sup>.

Auch Gezeitenrhythmen und Monatsrhythmen lassen sich an Fossilien erkennen. Vergleicht man diese 'Abdrücke' fossiler Korallen mit den physiologischen Vorgängen rezenter Organismen, die zu den zeitlichen Strukturen der Schichtenbildung führen, findet man bei Korallen aus dem mittleren Devon 13 Monatsbanden pro Jahr statt 12 bei rezenten Korallen. Ein Monat ist also heute länger als vor 400 Millionen Jahren.

Solche Geochronometer wurden bereits von [Whitfield \(1898\)](#) beschrieben und intensiv von [Wells \(1963\)](#) untersucht. Es gibt einen interessanten Artikel ([Runcorn \(1966\)](#)) und ein Buch ([Rosenberg and Runcorn \(1975\)](#)) über dieses Thema. Muscheln, Cephalopoden und Stromatolithen (Algen, *Conophyton*) zeigen ebenfalls solche Ablagerungen. Kürzlich wurden jahresperiodische Ablagerungen auch in Knochen fossiler Dinosaurier gefunden (jährliche: [Curry \(1999\)](#), tägliche: [Ricqlès \(1983\)](#)), die vor etwa 150 Millionen Jahren lebten. Darüber mehr im nächsten Kapitel.



Abbildung 5.4: *Fossile Stromatolithen aus Marokko, Hamada du Guir süd-südöstliches Erfoud; freundlicherweise zur Verfügung gestellt von Hans-Ulrich Seitz, Tübingen*

---

<sup>1</sup>Die lunare Gezeitenreibung verlangsamt die Erdumdrehung um 18.1 Sekunde pro eine Millionen Jahre, die tidale Sonnen-Erde-Interaktion um 5 Sekunden. Das sind also 23 Sekunden pro eine Millionen Jahre [Johnson \(1975\)](#)

## 5 *Korallenuhren und Tageslänge*

## 6 Wie alt ist eine Fliege und wann war ein Dino erwachsen?

*Schichten werden bei verschiedenen Insekten als tägliche Ablagerungen beim Aufbau des Chitinpanzers gebildet. So fügen Schaben täglich ihrem Hautskelett eine neue Chitinschicht zu und verstärken es damit. Bei Fruchtfliegen hat man Chitinschichten an den Spangen im Brustteil gefunden, an denen die Flügelmuskel ansetzen. Zählt man die Chitinlamellen aus, kann man das Alter der Tiere bis zum Fertigstellen der Chitinstruktur bestimmen.*

Insekten sind von einem äußeren Panzer umgeben, der dem Körper Halt gibt und die Tiere schützt. Allerdings muß nach einiger Zeit der alte Panzer abgeworfen und ein neuer gebildet werden, weil sonst das wachsende Insekt keinen Platz mehr hätte. Die Chitinhülle wird von einer Epidermis produziert, bis sie die endgültige Dicke erreicht hat. Bei einigen Insekten wurde gefunden, daß diese Chitinlagen im Laufe eines Tages ihre Struktur ändern. Das kann man dann zum Beispiel in Querschnitten im Polarisationsmikroskop als helle und dunkle Schichten erkennen. Die Zahl dieser Doppelschichten gibt also das Alter der Tiere wieder. Als Beispiel wird ein Fußteil von Küchenschaben und eine Chitinspange im Brustabschnitt von Fruchtfliegen vorgestellt.

Küchenschaben sind bei uns als lästige Ungeziefer verschrien. In der Zoologie werden sie aber oft als Versuchstiere benutzt, weil sie leicht zu züchten sind. Wegen ihrer Größe lernen Studenten an ihnen den Bau und die Anatomie von Insekten ken-

nen. Selten zeigt man ihnen dabei allerdings eine Struktur-Uhr, die man verwenden kann, um das Alter des geschlechtsreifen Tieres (*Imago*) zu bestimmen (Abbildung 6.1). Im folgenden Abschnitt wird darüber berichtet.



Abbildung 6.1: Wird der Femur vom Hinterbein einer Küchenschabe mit einer Rasierklinge quer geschnitten (siehe den Strich), lassen sich im Polarisationsmikroskop helle und dunkle Schichten in der Chitinhülle erkennen (Abbildung 6.3). Sie spiegeln das Alter der adulten Tiere seit der Häutung wieder. Nach Engelmann and Klemke (1983)

### 6.1 Rhythmische Ablagerungen im Kutikula- und Aussenskelett

Unmittelbar nach der Häutung eines Insekts ist die Kutikula noch farblos, weich und dünn. Nachdem sie sich auf die endgültige Größe ausgedehnt hat, färbt sie sich aus und härtet innerhalb weniger Stunden. Sie kann sich aber noch viele Tage lang ver-



## 6.1 Rhythmische Kutikula-Ablagerungen im Aussenskelett

dicken. Die epidermalen Zellen der Endokutikula sekretieren die Kutikula oft nicht gleichmäßig über den Tag verteilt ab, sondern tagesrhythmisch (Abbildung 6.2 und 6.3).o Nachts wird Chitin in speziell organisierten Lamellen als Kristallite abgelagert. Am Tage wird zwar Chitin in gleicher Menge sekretiert, aber nicht in Lamellen. So entstehen pro Tag zwei Schichten, die unter dem Polarisationsmikroskop unterschiedlich aussehen: eine doppelbrechende (lamellierte) und eine dunkle (nicht-lamellierte) Wachstumsschicht (Abbildung 6.3, Neville (1975)).

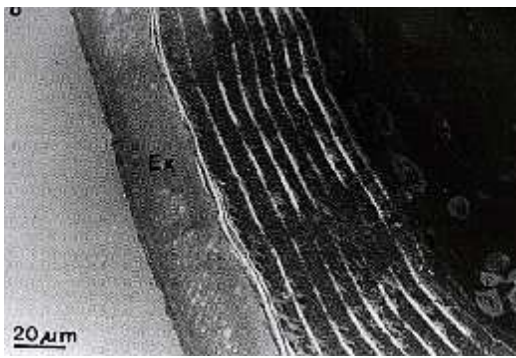


Abbildung 6.3: Chitinlamellen im Aussenskelett der Tibia vom Bein einer Küchenschabe (*Leucophaea maderae*). Es sind acht helle (und eine neunte schwächere) Schichten mit dunklen Zwischenräumen zu erkennen. Sie kommen zustande, weil die Epidermiszellen der Endokutikula nachts das Chitin in anders organisierten Lamellen abgelagert als am Tage. So entstehen pro Tag zwei Wachstumsschichten, die unter dem Polarisationsmikroskop unterschiedlich aussehen: eine helle doppelbrechende (lamellierte) und eine dunkle (nicht-lamellierte). Nach Wiedemann (1978)

Diese rhythmische Schichtenbildung kann auch unter konstanten Bedingungen

stattfinden. Sie ist also nicht eine direkte Reaktion auf den Licht-Dunkel-Wechsel oder andere tagesperiodisch sich ändernde Umweltfaktoren (zum Beispiel Temperaturunterschiede zwischen Tag und Nacht), sondern ein Vorgang, der von einer inneren Uhr getrieben wird (Weber (1994)). Hält man Wanderheuschrecken im Dauerdunkel, wird Chitin über 2 Wochen rhythmisch in die Kutikula abgelagert.

Die Periode beträgt 23 Stunden. Sie wird kaum von der Temperatur beeinflusst (zwischen 22 und 30° C beträgt der  $Q_{10}$ <sup>1</sup> 1.04). In Dauerlicht von 100 Lux dämpft der Rhythmus in einem Tag aus. Die Lamellenbildung des Chitins ist dann von der inneren Uhr entkoppelt. Dieser Rhythmus kann durch einen Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert werden. Dazu werden aber nicht normale Photorezeptoren verwendet und zur Weiterleitung des Signals auch nicht das neuroendokrine System: Ein verdunkeltes Bein lagert nämlich im Dauerlicht weiterhin endogen rhythmisch Chitin ab. Die Epidermiszellen sind also direkt auf Licht empfindlich. Die Schwelle der Empfindlichkeit liegt zwischen 1 und 10 Lux, die maximal wirkenden Wellenlängen sind 435-520 nm.

Ein Rhythmus der Chitinablagerung wurde im Dauerdunkel bei 13°C auch bei der Höhlen-Laubheuschrecke *Dolichopoda hinderi* gefunden (Neville (1965)). Bei höherer Temperatur waren die Schichten dicker, aber die Enddicke gleich. Bei höherer Temperatur gab es also weniger Schichten.

Ein weiteres Beispiel ist die Weta *Hemideina thoracica*, eine Heuschrecke (Orthoptera: Stenopelmatidae) aus Neuseeland. Die Schichtenbildung wird von einem Oszillator gesteuert, der nicht identisch ist mit dem, von dem die lokomotorische Aktivität kontrolliert wird (Waddell et al. (1990)).

<sup>1</sup>der  $Q_{10}$  gibt an, um wieviel schneller oder langsamer eine Reaktion bei einer um 10° höheren Temperatur verläuft. Bei einem  $Q_{10}$  von 2 verläuft die Reaktion bei einer 10°C höheren Temperatur doppelt so schnell, bei einem  $Q_{10}$  von 1 verläuft sie genauso schnell. Bei einem  $Q_{10}$  kleiner als 1 verläuft die Reaktion bei der höheren Temperatur langsamer.

## 6.2 Rhythmische Ablagerungen in Brustspangen von Fliegen

Tägliche Wachstumsschichten wurden auch an den inneren Anheftungsstellen (*Apodeme*) der Muskeln von Fliegen und Mücken gefunden (Abbildung 6.4). Sie können dazu benutzt werden, das Alter von *Drosophila* Fliegen zu bestimmen, die im Freien gefangen wurden (Johnston and Ellison (1982) und Abbildung 6.5).

## 6.3 Über das Alter junger Dinos

Schichten können auch im Jahresrhythmus gebildet werden, wie uns die Jahresringe der Bäume zeigen (Abbildung 0.2). Sie entstehen, weil die Wachstumsbedingungen in unseren Breitengraden im Laufe des Jahres stark schwanken.

Auch bei Dinosauriern hat man solche Jahresringe gefunden. Sie zeigen sich während des Wachstums im Knochenbau. Man hatte bisher oft angenommen, daß ein Riesen-Dinosaurier wie zum Beispiel der *Apatosaurus* (Abbildung 6.6) viele Jahre braucht, bis er erwachsen ist. Nun hat Curry (1999) aber an Schulterknochen jährliche Ablagerungen gefunden, die zeigen, daß so ein Koloss bereits nach 8 Jahren ausgewachsen war. Sicher war das auch ganz sinnvoll, denn ein junger Dinosaurier war immer in Gefahr, von seiner Mutter zertrampelt zu werden, wenn sie oder er nicht aufpaßten. Auch physiologisch ist so ein schnelles Wachstum durchaus möglich. Wenn eine heute lebende Gans ihre Knochen nicht nur ein Jahr wachsen lassen würde, bis sie erwachsen ist, sondern acht Jahre lang im gleichen Tempo, würde auch

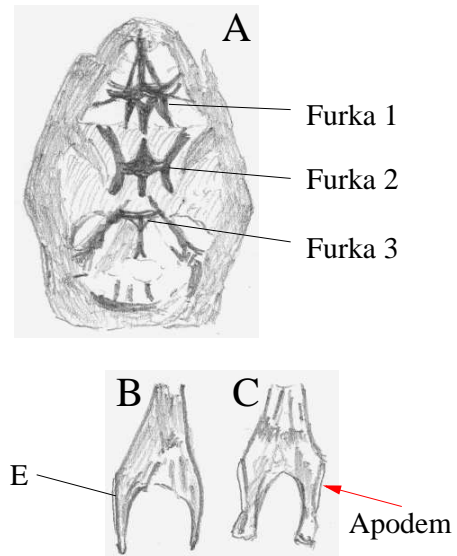


Abbildung 6.4: A: Aufsicht auf die Brust einer *Drosophila*-Fliege von unten. Die Muskelspangen 1 bis 3 sind bezeichnet (Furka 1 bis 3) und Furka 3 in den unteren Bildern B und C herauspräpariert gezeigt. In Bild B ist Furka 3 eines frisch geschlüpften Tieres abgebildet. Der Ansatzpunkt der Muskeln (Apodem) ist noch nicht gewachsen. Deshalb ist die Endodermis-schicht E noch am Rand. Das daneben liegende Bild C stammt von der Furka 3 einer 8 Tage alten Fliege. Das Apodem (Pfeil) ist über der Endodermis gewachsen und zeigt Schichten, die in Abbildung 6.5 vergrößert dargestellt sind. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in Johnston and Ellison (1982)



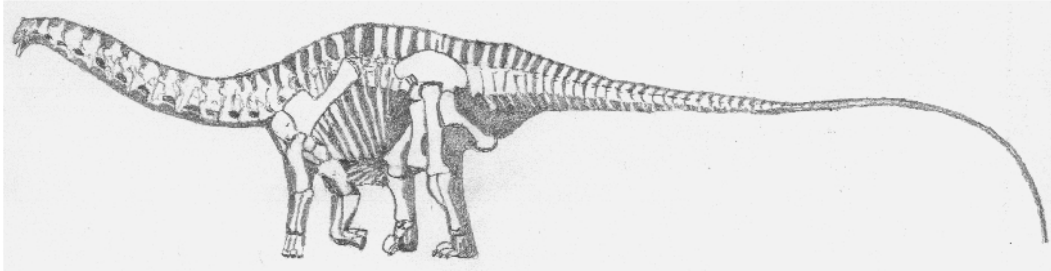


Abbildung 6.6: *Skelett und Umrisse eines Riesen-Dinosauriers Apatosaurus. In den Knochen der Schulterblätter wurden Wachstumsschichten gefunden, die zeigen, daß diese Tiere in 8 bis 11 Jahren erwachsen waren. Die erwachsenen Tiere lebten dann wahrscheinlich einige hundert Jahre und wogen 30 Tonnen. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in Curry (1999)*

## 6 Wie alt ist eine Fliege und wann war ein Dino erwachsen?

ein Dinosaurier-großes Tier entstehen.

Warum die Dinosauriere so groß geworden sind und was das für Vorteile hatte, wird gerade stark diskutiert. Vermutlich waren zur Zeit der Dinosauriere die klimatischen Bedingungen so, daß die Tiere zu den verschiedenen Jahreszeiten große Strecken wandern mußten, um das ganze Jahr über genug zum Fressen zu haben. Aus dem Körperbau weiß man, daß sie nicht besonders schnell laufen konnten. Aber durch ihre Größe kamen sie trotzdem schnell voran, weil jeder Schritt sie eine tüchtige Strecke voranbrachte.

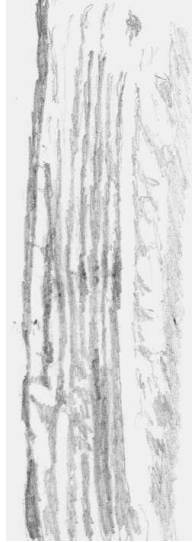


Abbildung 6.5: *Chitinlamellen an der Ansatzstelle der Muskeln (Apodem) in der Brustspanne 3 (Furka, siehe Abbildung 6.4) von Fruchtfliegen (*Drosophila mercatorum*). E ist die Schicht beim Schlüpfen der Fliege, die darunter liegenden Schichten (weiß markiert) wurden jeden Tag danach angelegt. Der weiße Balken rechts unten entspricht 10  $\mu\text{m}$ . Es sind acht Doppelschichten zu erkennen. Sie kommen zustande, weil die Epidermiszellen der Endokutikula nachts das Chitin in anders organisierten Lamellen abgelagert als am Tage. Im Polarisationsmikroskop erkennt man je eine helle doppelbrechende (lamellierte) und eine dunkle (nicht-lamellierte) Lage. Vom Autor gezeichnet nach Abbildungen in [Johnston and Ellison \(1982\)](#)*

## 7 Von Hexenringen und Sporenstreifen: Pilze beim Wachsen und Vermehren

*Hexenringe der Pilze entstehen, wenn Pilzmycel radial auswächst und nach einer bestimmten Zeit Fruchtkörper ausbildet. Auch an Obst findet man Pilzringe. Tägliche Ringe bildet der rote Brotschimmel *Neurospora crassa*. Sie werden durch eine innere Tagesuhr gesteuert. Es ist untersucht worden, wie diese Uhr auf molekularbiologischer Ebene funktioniert und wie der Rhythmus der Sporenbildung vom Licht-Dunkel-Wechsel des Tages getaktet wird. Bei anderen Pilzen sind die Ringe genau einen Tag, mehrere Tage oder Wochen voneinander entfernt.*

Hexenringe von Fruchtkörpern der Pilze sieht man gelegentlich auf Wiesen und in Wäldern (Abbildung 7.1). Sie entstehen durch radiales Wachstum des Pilzmycels und die Ausbildung von Fruchtkörpern ('Pilze') nach einer bestimmten Zeit (oder werden durch günstige Umweltbedingungen hervorgerufen).

Öfter findet man auch im Herbst an Obst Pilzringe (Abbildung 0.3). Werden Sporen bestimmter Pilze auf ein festes Nährmedium in einer Schale geimpft, wachsen sie wie ein Hexenring radial aus und bilden nach einer bestimmten Zeit Sporenträger aus, die einen Ring bilden. Danach wächst das Mycel weiter, um nach einiger Zeit wieder einen solchen Ring zu formen. Schließlich besteht die Schale aus lauter konzentrischen Kreisen. Je nach dem Pilz sind die Ringe genau einen Tag, mehrere Tage oder Wochen voneinander entfernt.

Tägliche Ringe bildet der rote Brot-

schimmel *Neurospora crassa* (Abbildung 7.5). Die innere Tagesuhr, die dafür verantwortlich ist, wurde bei diesem Pilz besonders eingehend untersucht. Man weiß heute auch, wie diese Uhr auf molekularbiologischer Ebene funktioniert und wie der Rhythmus der Sporenbildung vom Licht-Dunkel-Wechsel des Tages getaktet wird. Für diese Untersuchungen hat man Wachstumsröhrchen benutzt, in die ein heisses Medium aus Agar und Nährlösung gegossen wird. Nach dem Erkalten kann man dann einige Sporen an den Anfang des Röhrchens impfen (Abbildung 7.2). Sie keimen und wachsen im Wachstumsröhrchen in die Richtung mit frischem Medium. Dabei werden in Tagesabständen Konidienbanden gebildet. Markiert man die Wachstumsfront jeden Tag um zum Beispiel 12 Uhr mit einem Strich auf dem Glasrohr, kann man die Zeit zwischen zwei Konidienbanden mit einem Zentimetermaßstab messen. Da das Wachstum gleichmäßig ist, kann die Entfernung in 'Zeit' geeicht und die Periodenlänge des Rhythmus berechnet werden.

Im Licht wird dieser Rhythmus unterdrückt. Schon  $4.2 \text{ erg/cm}^2 \text{ sec}$  genügen dafür (Abbildung 7.3).

Die Periodenlänge des Rhythmus ist bei verschiedenen Temperaturen gleich, obwohl die Wachstumsgeschwindigkeit sehr stark von ihr abhängt (bei  $10^\circ\text{C}$  höherer Temperatur wächst das Mycel doppelt so schnell, Abbildung 7.4). Diese Eigenschaft ist typisch für echte circadiane Rhythmen.

## 7 Von Hexenringen und Sporenstreifen: Pilze beim Wachsen und Vermehren



Abbildung 7.1: Hexenring eines Egerlings auf einer Lichtung. Gemalt vom Autor

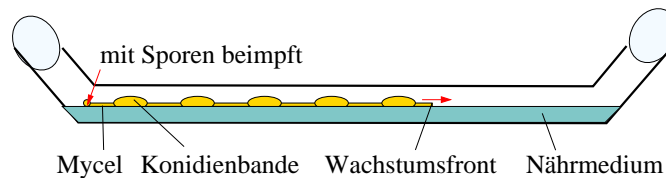


Abbildung 7.2: Sporen von *Neurospora crassa* werden auf Agar mit Nährstoffen geimpft (links). Sie keimen und wachsen im Wachstumsröhrchen (roter Pfeil). Dabei werden in Tagesabständen Konidienbanden gebildet (siehe Abbildung 7.6). Markiert man die Wachstumsfront jeden Tag um zum Beispiel 12 Uhr mit einem Strich auf dem Glasrohr, kann man die Zeit zwischen zwei Konidienbanden mit einem Zentimetermaßstab messen. Da das Wachstum gleichmäßig ist, kann die Entfernung in 'Zeit' geeicht und die Periodenlänge des Rhythmus berechnet werden

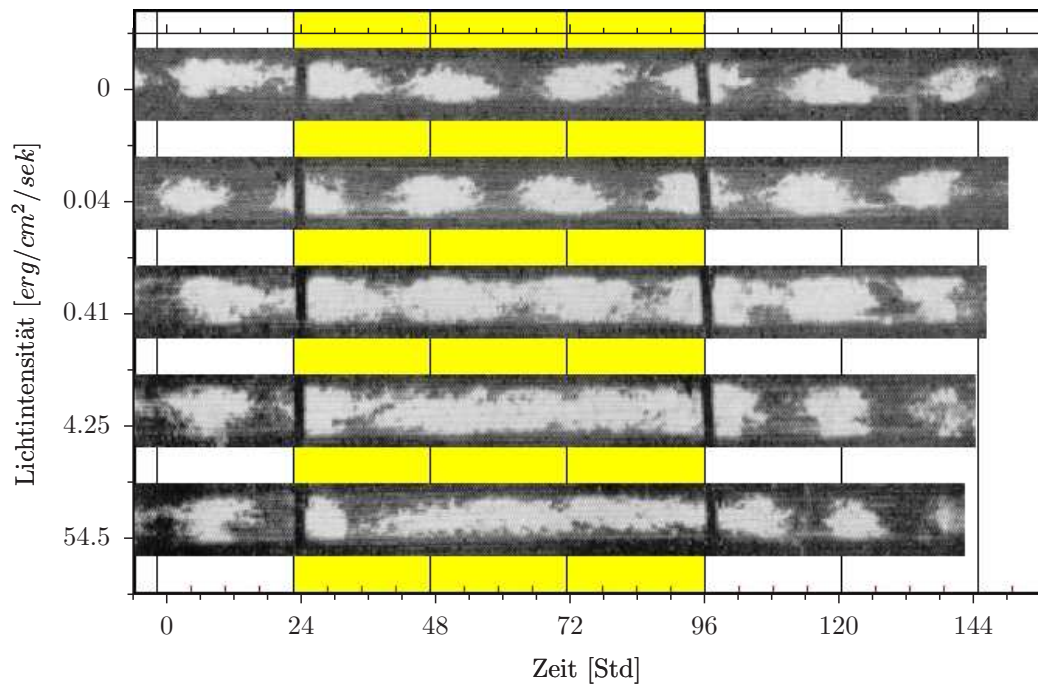


Abbildung 7.3: *Wachstumsröhrchen mit Mycelien von Neurospora wurden aus dem Dunklen für 72 Stunden (gelber Hintergrund) in Dauerlicht verschiedener Intensitäten (auf der y-Achse angegeben) übertragen. Die rhythmische Konidienbildung wird bereits bei Intensitäten von  $4.2 \text{ erg/cm}^2 \text{ sec}$  unterdrückt. Nach [Paietta and Sargent \(1983\)](#)*

## 7.1 Die Zeitgeschichte vom Schimmelpilz *Neurospora*

Wenn eine Spore an den Rand einer Petrischale gelegt wird, in der ein geeignetes Agar-Medium sich befindet, keimt sie aus und das Mycel wächst von dort über die Schale zum Rand. Täglich werden dabei in Ringen Sporen gebildet, die durch ihre gelbliche Farbe stärker auffallen als das Mycel (Abbildung 7.5). Von der Seite ge-

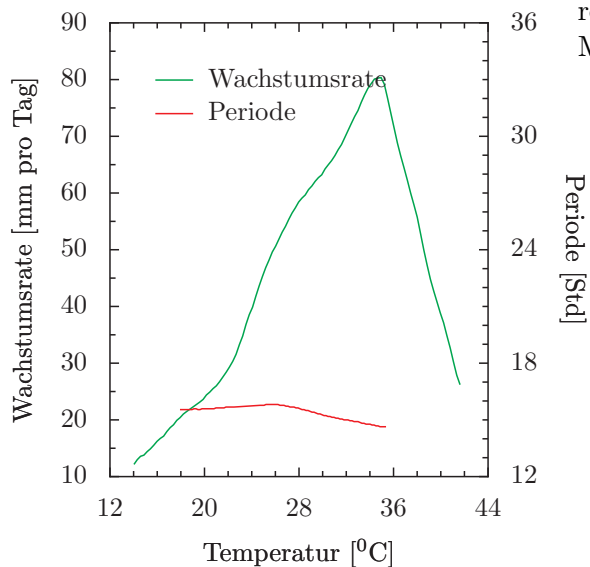


Abbildung 7.4: Die Periodenlänge der circadianen Konidienbildung von *Neurospora crassa* ist zwischen  $18^{\circ}$  und  $30^{\circ}$  unabhängig von der Temperatur (rote Kurve, rechte y-Achse), während die Wachstumsrate stark von der Temperatur abhängt (grüne Kurve, linke y-Achse). Nach (Gardner and Feldman (1981))

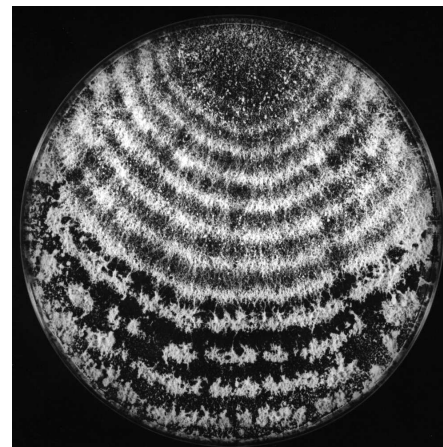


Abbildung 7.5: Konidiosporen von *Neurospora crassa* wurden auf einem Agarmedium inokuliert und begannen von dieser Stelle aus zunächst im Dauerdunkel zu keimen. Synchronisation des circadianen Rhythmus der Konidienbänderbildung durch danach gegebenen 12:12h Licht-Dunkel-Wechsel. Kurz vor Licht-an beginnt die Bildung der Konidienbänder und ist einige Stunden danach abgeschlossen

sehen wächst das Mycel nach dem Auskeimen der Spore zunächst im Mycel. Dann bilden sich Lufthyphen, indem das Mycel an die Oberfläche wächst. An den Lufthyphen werden Konidiophoren mit Konidien (Makrosporen) gebildet. Täglich wiederholt sich dieser Vorgang (Abbildung 7.6).

## 7.1 Die Zeitgeschichte vom Schimmelpilz Neurospora

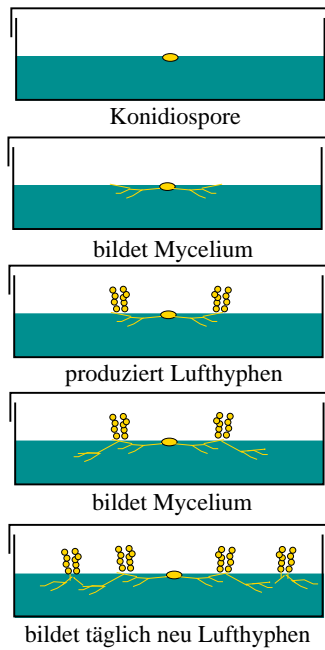


Abbildung 7.6: Von oben nach unten: Konidiosporen von *Neurospora crassa* keimen. Sie wachsen als Hyphen auf einem Substrat zu einem Mycel aus. Nach einiger Zeit werden Lufthyphen produziert, die aus dem Substrat als Konidiophoren heraus wachsen und Konidiosporen bilden. Danach wachsen sie wieder mit normalem Mycel auf dem Substrat, bis die nächsten Konidienbänder gebildet werden. Nach [Rensing \(1993\)](#)

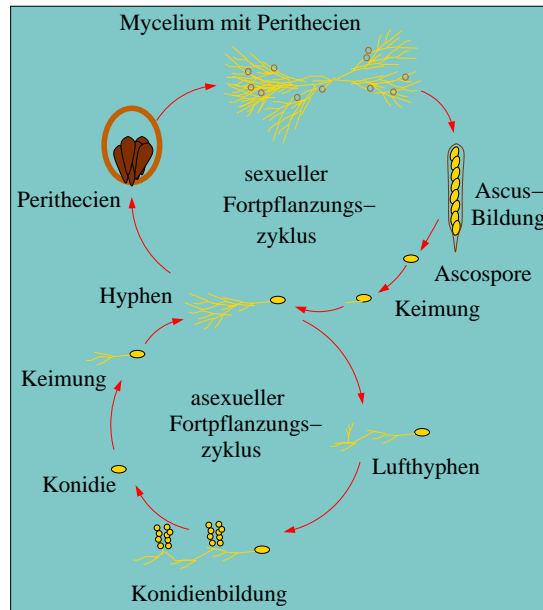


Abbildung 7.7: Entwicklungszyklus und Generationswechsel von *Neurospora*. Sexueller (oben) und asexueller (unten) Fortpflanzungs-Zyklus von *Neurospora*. Oben: Nach der Keimung bilden Ascosporen ein Mycelium (coenocytisch, das heißt, viele Kerne im gemeinsamen Cytoplasma). Aus Protoperithezien werden Perithezien. In einem Perithecium werden Asci gebildet, in denen wieder Ascosporen entstehen. Damit ist der sexuelle Fortpflanzungszyklus abgeschlossen. Unten: Im asexuellen Fortpflanzungs-Zyklus bilden sich Luft-Hyphen, die später Konidien ('Makrokonidien') produzieren. Sie keimen und bilden neues Mycel. Das Umschalten zwischen undifferenziertem Mycel und Luft-Hyphen wird von einer circadianen Uhr bewerkstelligt. Nach [Russo \(1986\)](#)

## 7.2 Wie die circadianen Uhr von *Neurospora* funktioniert

*Neurospora* eignet sich besonders gut dazu, den Uhr-Mechanismus aufzuklären, der die Konidienbildung zeitlich steuert. Der Pilz ist leicht zu züchten, zu kreuzen, es gibt sehr viele Mutanten und der tagesperiodische Rhythmus der Konidienbildung ist einfach zu registrieren.

Um aufzuklären, wie die Uhr funktioniert, hat man zunächst versucht, Substanzen und Hemmstoffe zuzugeben, die mit bestimmten Teilen des Stoffwechsels interferieren. Es wurde dann nachgesehen, ob die circadiane Uhr durch diese Behandlung beeinflusst wird: Hat sich ihre Periode geändert oder läuft sie nicht mehr? Werden die Substanzen nur für eine bestimmte Zeit gegeben, können sie den Rhythmus verschieben. Solche Versuche zeigten, daß Membranen und Fettsäuren wichtig sind. Auch Hemmstoffe der Proteinsynthese wirken auf die Uhr.

Wirkungsvoller war es allerdings, mit Mutanten zu arbeiten. Bekannte biochemische Mutanten können zum Beispiel untersucht werden, um herauszufinden, ob bei ihnen der Rhythmus geändert ist. Wenn das nicht der Fall ist, ist der betroffene Stoffwechselweg für die Uhr nicht essentiell. Außerdem können Mutanten benutzt werden, die Eigenschaften der Uhr ändern. Dann muß herausgefunden werden, was bei diesen Mutanten anders ist als im Wildtyp.

Von *Neurospora crassa* sind weit mehr als 5000 Mutanten bekannt. Bei einigen ist die rhythmische Konidienbildung beeinflusst (Übersicht [Lakin-Thomas et al. \(1990\)](#)). Einige dieser Uhr-Mutanten haben die Temperaturkompensation verloren und in einigen weiteren Fällen ist die Empfind-

lichkeit gegenüber Licht betroffen ([Loros et al. \(1986\)](#), [Loros and Feldman \(1986\)](#), [Gardner and Feldman \(1981\)](#), [Dharmananda \(1980\)](#)). Bei anderen Mutationen ist die Periodenlänge verändert. Diese Mutanten sind besonders interessant, weil dabei die Eigenschaft der Uhr verändert ist.

Besonders intensiv wurden die *frq* Mutanten untersucht. Sie haben schnellere oder langsamere circadiane Uhren als der Wildtyp, aber eine normale Wachstumsrate. Das *frq* Gen befindet sich auf dem Chromosom IV R. Dieses Gen und sein Produkt spielt eine entscheidende Rolle für den circadianen Rhythmus (Übersichten der genetischen Untersuchungen: [Feldman and Dunlap \(1983\)](#); Übersichten der molekularbiologischen Untersuchungen geben [Dunlap \(1993\)](#), [Aronson et al. \(1994\)](#), [Loros \(1995\)](#), [Liu et al. \(1997\)](#), [Dunlap et al. \(1998\)](#), [Lakin-Thomas \(1998\)](#), [Loros and Dunlap \(2001\)](#)).

Beim *Neurospora*-System interagieren circadiane Kontrolle, Kontrolle durch Licht, Stoffwechsel-Kontrollen und Kontrollen der Entwicklung miteinander. Deshalb ist der Mechanismus ziemlich kompliziert.

Hier sollen die circadiane Kontrolle, die Kontrolle durch Licht und die Funktion auf molekularer Ebene sehr kurz besprochen werden. Zunächst werden wir die Spieler kennen lernen, dann das Spiel (die Interaktionen zwischen den Spielern), und schließlich die Regeln und Ziele des Spiels.

### 7.2.1 Die Spieler und die Bühne

Das Produkt FRQ der *frq*-mRNA des *frq*-Gens ist eins der Hauptspieler im circadianen Spiel von *Neurospora crassa*. Das *frq* Gen wurde kloniert und sequenziert. Es ist eine 7.7 kb DNA mit zwei Transkripten (4 und 4.5kb). Alle *frq*-Mutationen sind



Punktmutationen: Es ist nur eine einzige Aminosäure im Protein geändert.

Zwei weitere Spieler sind wichtig, White Color WC-1 und WC-2. Sie werden durch die *wc-1* und *wc-2* Gene exprimiert. Auch sie wurden kloniert. Es handelt sich um Transkriptionsfaktoren, die bei der Signalübertragung und Wahrnehmung des Lichtes eine Rolle spielen.

Ein weiterer Spieler im circadianen System von *Neurospora* ist das *vivid* Gen (*vvd*). Es transkribiert VVD, ein neu entdecktes Mitglied der PAS Proteine. Es wurde geklont und charakterisiert (Heintzen et al. (2001)). Es beeinflusst Eingang und Ausgang der Uhr, ohne Teil des Uhr-Mechanismus zu sein (*vvd* Null-Mutanten sind noch rhythmisch).

Andere Spieler müssen am circadianen System von *Neurospora* beteiligt sein, da *frq*-Null Mutanten noch rhythmisch sind (allerdings nicht circadian). Diese Spieler sind bisher noch nicht bekannt (siehe Unterabschnitt 7.2.2).

### 7.2.2 Das Spiel

Vor allem durch molekularbiologische Untersuchungen der Gruppe von Dunlap wurde ein Modell für die circadiane Uhr von *Neurospora* entwickelt (Abbildung 7.8). Danach ist das Produkt FRQ des *frq* Gens eine wesentliche Komponente des circadianen Oszillators. Die mRNA und das FRQ Protein des *frq* Gens sind Teile des Rückkopplungssystems. In ihm regelt FRQ seine eigene Expression über den *white color* Komplex WCC (Lee et al. (2000), Aronson et al. (1994)). Die Proteinsynthese ist für die Übertragung des Blaulicht-Signals auf die circadiane Uhr wichtig. FRQ wird mit der Zeit immer stärker phosphoryliert, vor allem durch eine Calcium/Calmodulin-abhängige Phosphokinase. Phosphorylier-

tes FRQ wird aber abgebaut, sodaß mit zunehmender Phosphorylierung seine Konzentration sinkt (Yang et al. (2001)).

**Licht** beeinflusst das circadiane System, indem es das *frq* Gen zum arbeiten bringt: Es wird über den WCC-Komplex aktiviert (Abbildung 7.8, und Abbildung 7.9). Es schaltet die negative Rückkopplung des FRQ auf seine eigene Synthese aus. Das Modell erklärt die Wirkung einzelner Lichtpulse auf den Rhythmus der Konidienbildung im Dauerdunkel, das Verhalten im Licht-Dunkel-Wechsel und in Photoperioden mit nur zwei kurzen Lichtperioden pro Tag. Es erklärt auch, wie ein Lichtsignal den Rhythmus verfrüht oder verzögert je nach der Phase, zu der es gegeben wurde. Unabhängig vom Effekt auf die Uhr überträgt WCC Lichtsignale auch auf Lichtempfindliche und Uhr-kontrollierte Gene. Es gibt weitere Gene, die sowohl durch die Uhr als auch direkt durch Licht kontrolliert werden.

Schließlich ist das *vivid* Gen (*vvd*) am Spiel beteiligt. Es beeinflusst Eingänge und Ausgänge der Uhr. Es wird durch Licht induziert, aber unabhängig davon durch die circadiane Uhr kontrolliert, ohne Teil des Uhr-Mechanismus zu sein.

#### Temperatur

Wie Lichtpulse sind auch Temperaturpulse in der Lage, den circadianen Rhythmus von *Neurospora* zu verschieben (Francis and Sargent (1979), Liu et al. (1998), Gooch et al. (1994)). Innerhalb bestimmter Grenzen wird die Periodenlänge nur geringfügig von der Umgebungstemperatur beeinflusst. Sowohl Temperaturpuls-Wirkungen als auch Temperaturkompensation der Uhr können durch das molekularbiologische Modell erklärt werden.

Temperaturkompensation kommt zustande, weil je nach der Temperatur unterschiedliche Mengen von zwei verschiedenen

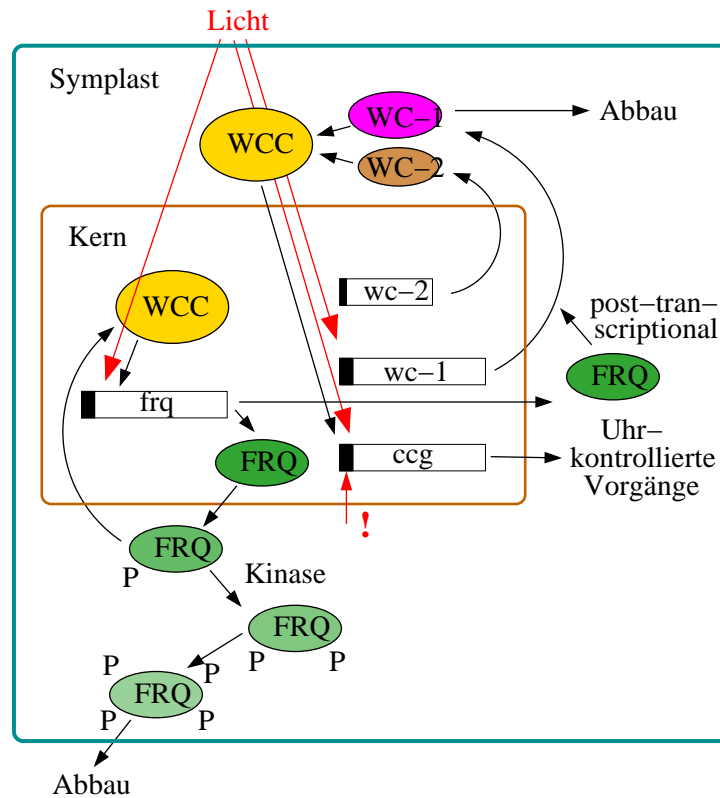


Abbildung 7.8: Modell des Rückkopplungs-Oszillators von *Neurospora crassa*. Die Produktion der mRNA und des FRQ Proteins des *frq*-Gens sind Teile des Rückkopplungs-Systems im circadianen Uhrwerk. FRQ spielt mehrere Rollen. Es reguliert die *frq*-mRNA über trans-wirkende Faktoren circadian regulierter Elemente (CCRE's) und bewirkt auf diese Weise eine spezifische Transkription zu bestimmten Tageszeiten. Es aktiviert weiterhin direkt oder indirekt Gene, die auf diese Weise durch die circadiane Uhr kontrolliert und deshalb 'clock controlled genes' (*ccg*'s) genannt werden. Lichts beeinflusst die Transkription des *frq*-Gens. Das Protein WC-1 leitet das Lichtsignals weiter. Licht beeinflusst außerdem die Uhr-kontrollierten Gene (*ccg*'s) auch direkt. Auch das *wc-1*-Gen wird vom Licht direkt beeinflusst. (Nach Dunlap et al. (1998))

## 7.2 Wie die circadianen Uhr von Neurospora funktioniert

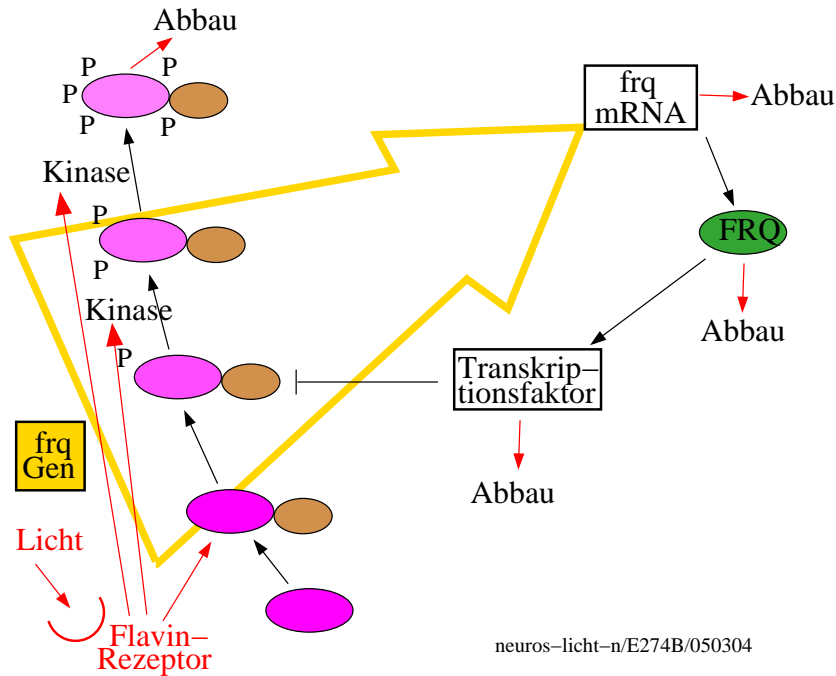


Abbildung 7.9: Wie Licht auf den molekularen Rückkopplungs-Oszillator von Neurospora wirkt: WC-1 (magenta) und WC-2 (braun) spielen eine entscheidende Rolle. WC-1 wird konstitutiv im Dunkeln exprimiert (unten). Mit Licht bildet es mit WC-2 den WCC Komplex. Dieses neu synthetisierte WCC (zweites von unten) wird sowohl im Licht als auch im Dunkeln durch Kinasen phosphoryliert (P) und dadurch inaktiviert und abgebaut. Licht wird über einen Flavin-Rezeptor aufgenommen und aktiviert (rote Pfeile vom Flavin-Rezeptor) die Kinasen stärker. Das verstärkt die frq-Transkription (frq-Gen gelb, gelb umrandeter Pfeil, frq-mRNA im Kasten oben rechts). Dadurch wird die Phosphorylierung des WC-1 im WCC erhöht (viertes von unten). Es wird mehr FRQ (grünes Oval) gebildet. FRQ erzeugt einen Transkriptionsfaktor (Kasten), der die Bildung des schwach phosphorylierten WCC (drittes von unten) im Dunkeln hemmt (Blockierzeichen). Im Licht ist der Transkriptionsfaktor nicht mehr in der Lage, das phosphorylierte WCC zu hemmen.

Fazit: Das Uhr-Protein FRQ hemmt also seine eigene Transkription, aber durch Licht wird diese Hemmung unterdrückt. Nach Ruoff et al. (1999)

Arten von FRQ gebildet werden (Liu et al. (1997)). Bei höherer Temperatur wird mehr sFRQ gemacht, bei niedrigerer Temperatur mehr lFRQ. Somit hängt das Verhältnis der beiden FRQ's zueinander von der Temperatur ab. Die beiden FRQ-Arten bestimmen die Periodenlänge in unterschiedlicher Weise. Bei viel sFRQ ist die Periodenlänge kürzer, bei viel lFRQ länger.

**FLO Oszillator** Die Rolle des FRQ wurde kürzlich in zweierlei Weise neu interpretiert: Eine Gruppe zieht in Zweifel, ob es wirklich ein essentieller Bestandteil des circadianen Uhrwerks ist (also ein Rädchen im Uhrwerk). Sie behauptet, dass FRQ nur an Prozessen beteiligt ist, die vor dem eigentlichen Oszillator liegen und (über Lipid-Signale?) auf den richtigen Oszillator einwirken (Roenneberg and Merrow (1998), Lakin-Thomas (2000)). Es wurde vorgeschlagen (Roenneberg and Merrow (1998)), Transkription und Feedback des Proteins auf seine eigene mRNA-Bildung aus dem eigentlichen Oszillator herauszunehmen (Abbildung 7.10).

Die andere Gruppe fügt einen weiteren Oszillator (oder vielleicht auch mehrere?) zum FRQ-Oszillator hinzu (so genannter FRQ-less Oszillator FLO). Obwohl der FRQ Oszillator für den circadianen Rhythmus benötigt wird, ist er wahrscheinlich nicht ausreichend (Iwasaki and Dunlap (2000)).

Gründe dafür, einen zusätzlichen Oszillator anzunehmen, sind frühere Berichte über die frq9 Mutante (Loros and Feldman (1986), Loros et al. (1986)). Danach zeigt diese Mutante noch einen Rhythmus, auch wenn ihm mehrere Charakteristika eines echten circadianen Rhythmus fehlen. So taucht der Rhythmus nur in einem Teil der Kulturen in den Wachstumsröhrchen

auf, die Periodenlänge ist ziemlich variabel (12 bis 35 Stunden), der Rhythmus kann nicht durch Lichtzyklen synchronisiert werden, und er besitzt keine Temperatur- und Nährmedium-Kompensation. Sie erinnert uns an den eigentümlichen Rhythmus von *Thalassomyxa australis* (siehe Abschnitt 8) und stellt vielleicht einen Entwicklungsrhythmus dar.

### 7.2.3 Ziele des Spiels

Wir haben eben in groben Zügen den molekularbiologischen Mechanismus der *Neurospora*-Uhr kennengelernt. Es ist nun an der Zeit, nach dem Sinn des Spieles zu fragen. Das Spiel hat folgende Ziele:

**Eine zuverlässige Uhr:** Der Mechanismus eines circadianen Oszillators, der aus miteinander verknüpften positiv und negativ wirkenden Rückkopplungsschleifen besteht, bestimmt nicht nur die Periodenlänge der circadianen Uhr, sondern verleiht ihr auch Robustheit und Zuverlässigkeit. Die Stärke der FRQ Oszillation und damit die Robustheit des Rhythmus nehmen mit der Menge an WC-1 und WC-2 zu (Yang et al. (2001)).

**Synchronisation durch Licht:** Eine circadiane Uhr ist in der Lage, auch unter Dauerlicht (oder Dauerdunkel) und konstanten Temperatur-Bedingungen zu laufen und von ihr abhängige Ereignisse zu steuern. In der Natur muss sie aber auf den 24 Stunden Tag synchronisiert werden. Sonst würde sie rasch außer Takt kommen mit dem Tag-Nacht-Zyklus und könnte nicht mehr als zuverlässige Uhr dienen. Wir sahen, dass dafür Photorezeptoren und Transduktions-Wege zur Uhr vorhanden sind.

## 7.2 Wie die circadianen Uhr von Neurospora funktioniert

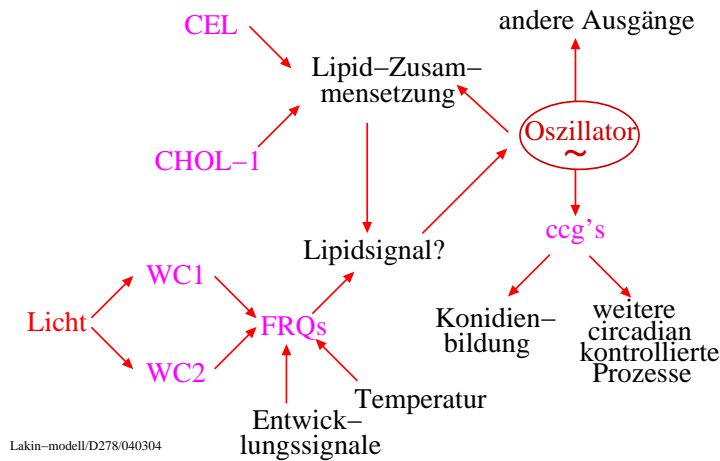


Abbildung 7.10: Nach Lakin-Thomas ist FRQ nicht direkt ein Bestandteil des circadianen Oszillators, sondern vielmehr ein Teil vor dem Oszillator. Licht wirkt über WC-1 und WC-2 auf FRQ (Temperatur und Signale der Entwicklung beeinflussen ebenfalls FRQ). FRQ beeinflusst den circadianen Oszillator über Lipid-Signale. Experimente mit der Mutante *cel* und *chol-1* sprechen für diese Interpretation. *CEL* und *CHOL-1* beeinflussen die Lipid-Zusammensetzung und damit das Lipid-Signal und den Oszillator. Der circadiane Oszillator kontrolliert 'clock controlled genes' (ccg's), die Konidienbildung und andere Prozesse beeinflussen. Der circadiane Oszillator hat Ausgänge und einer von ihnen koppelt auf die Lipid-Zusammensetzung zurück. Nach [Lakin-Thomas \(1998\)](#)

**Synchronisation durch Temperatur:**

Temperaturzyklen sind bei *Neurospora* noch stärkere Zeitgeber als Licht-Dunkel-Zyklen. Das könnte für einen Pilz wichtig sein, der oft auf Substraten wächst, die nicht dem Tageslicht ausgesetzt sind.

**Temperaturkompensation:** Zusätzlich liefert der circadiane Uhr-Mechanismus von *Neurospora* eine Temperaturkompensation, die für eine zuverlässige Uhr wichtig ist.

**Photoperiodismus bei *Neurospora*?** Es wurde kürzlich diskutiert, ob die jahresperiodische Sporenabgabe, die man oft bei Pilzen findet, auch bei *Neurospora* vorhanden ist und ob sie photoperiodisch kontrolliert wird (Roenneberg and Merrow (2001)). Wenn das so wäre, ist anzunehmen, daß die Tageslänge durch eine circadiane Uhr gemessen wird, wie es von anderen photoperiodisch reagierenden Organismen bekannt ist.

### 7.3 Ausgänge der Uhr und Kontrolle der Zeiger

Das circadiane System von *Neurospora* und wahrscheinlich das anderer Organismen ist also sehr viel komplizierter als ursprünglich gedacht. Im vorletzten Abschnitt haben wir uns mit dem Uhrwerk beschäftigt und wie man es untersuchen kann. Da der Mechanismus bisher nicht gut bekannt ist, müssen wir die Zeiger der Uhr benutzen, um auf die Eigenschaften der Uhr zu schließen, oder Mutanten verwenden, die die Uhr beeinflussen. Die Ausgänge der Uhr und die Art, wie die beobachteten Rhythmen hervorgebracht werden, sind aber ebenfalls wichtige Teile des circadianen Systems und es lohnt

sich, sie zu untersuchen. Außerdem sollte es auch helfen, den zu Grunde liegenden Mechanismus zu verstehen, wenn man die Wege der äußeren Rhythmen bis zur Uhr zurückverfolgt.

Am besten ist bei *Neurospora* untersucht, wie ein circadianer Rhythmus das Wachstum auf und unter der Oberfläche periodisch umschaltet, sodaß die Hyphen jetzt in die Luft wachsen und danach Konidien bilden. Rhythmische Konidienbildung zeigt sich nur an der Wachstumsfront des Myceliums, während es über das Agar-Medium wächst. Dort wird entschieden, ob Lufthyphen oder normale Hyphen gebildet werden.

Viele biochemische Rhythmen sind mit diesem Umschalten in der Entwicklung verbunden: Wieviel normale Hyphen, Lufthyphen, Hyphenverzweigungen gebildet werden, was passiert, wenn in den Lufthyphen Querwände gebildet werden (*Septen*), wenn reife Konidien abgegeben werden, die Kerne sich teilen. Glykolyse, Lipidstoffwechsel, der Glyoxalatzyklus, der Tricarbonsäurezyklus, die Ablagerung von Lipiden sind betroffen. Kohlenhydrate, CO<sub>2</sub>-Produktion, die Aktivität einer Reihe von Enzymen sind rhythmisch.

Es muss natürlich erst einmal geprüft werden, ob diese Vorgänge nur deshalb rhythmisch sind, weil sie von der Konidienbildung abhängen. Das ist nicht der Fall. Vielmehr scheint die circadiane Uhr vor allem Enzyme an entscheidenden Punkten des Stoffwechsels zu kontrollieren. Das wurde nicht nur bei *Neurospora*, sondern auch bei anderen Organismen gefunden und scheint ein allgemeines Prinzip circadianer Kontrolle zu sein.

### 7.3.1 Uhr-kontrollierte Gene

Gene, die auch unter konstanten Bedingungen tagesrhythmisch exprimiert werden, nennt man *clock-controlled Genes* (‘ccgs’). Funktionieren diese Gene nicht mehr, wird die *Uhr* nicht beeinflusst, sondern nur der *Ausgang* der Uhr über diese Gene. Wie werden diese Gene von der Uhr kontrolliert? Das geschieht über Faktoren, die Phasenspezifische Zeit-Informationen der Uhr an die Ziel-Gene weitergeben (Einzelheiten bei [Loros and Dunlap \(2001\)](#)). Inzwischen sind eine ganze Reihe von ccgs bekannt und viele werden durch neue Methoden hinzukommen (differentielles Screening, Mikroarray-Analyse).

Wie diese Zeit von der Uhr abgelesen wird, ist noch nicht richtig verstanden. Wie bereits erwähnt, sind dabei transkriptionale und translationale Schritte beteiligt.

Eine wirksame Methode, das zu untersuchen, ist die subtraktive Hybridisierung von Morgen- gegen Abend-mRNA mit Tages-spezifischen cDNA-Bibliotheken (siehe [Bell-Pederson et al. \(1996\)](#)) und das *Neurospora* cDNA Sequenzierungsprojekt <http://www.genome.ou.edu/fungal.html>).

Im nächsten Schritt würde man die Promotoren der ccgs charakterisieren. Diese clock control regulatory elements (CCRE’s) definieren Uhr-Boxen. Trans-wirkende Faktoren, die CCRE’s binden und kontrollieren, müssen isoliert werden. Folgt man dieser Kaskade rückwärts, kann man schließlich Faktoren isolieren, die mit Komponenten des Uhr-Mechanismus interagieren. Einige dieser Schritte könnten für die einzelnen Organismen spezifisch sein, andere sind vielleicht konservativ und bei vielen Organismen zu finden.

ccgs werden oft zusätzlich durch Licht und durch Entwicklungsschritte kontrolliert (siehe Tabelle 2 in [Loros and Dunlap \(2001\)](#)). Es müssen also neben den von der Uhr kontrollierten noch andere spezifische Regionen vorhanden sein. Sie geben Regulationen durch Entwicklung und durch Licht an die Genexpression weiter.

Ob man wirklich zwischen ccgs und Genen der Uhr strikt unterscheiden muß, ist etwas fraglich geworden. So ist die Expression des *frq* gens nicht nur unter Uhr-

Kontrolle, sondern zusätzlich direkt durch Licht kontrolliert.

7 Von Hexenringen und Sporenstreifen: Pilze beim Wachsen und Vermehren



## 8 Das Hut-Spiel einer Ur-Uhr

*Eine Meeresamöbe von der Küste Australiens sucht Nahrung, indem sie wie ein Netz über die Umgebung kriecht und die Algen aufnimmt und verdaut. Nach einiger Zeit zieht sie sich zusammen, bildet eine Art Hut und verdaut. Danach beginnt wieder die Nahrungssuche. Wir werden sehen, daß es sich dabei um ein ganz ungewöhnliches rhythmisches Verhalten handelt, das durch Kombination verschiedener Zeitgeber an die rhythmische Struktur der Umwelt (Tag-Nacht-Wechsel, Temperaturwechsel, Gezeiten) angepaßt wird.*

1987 wurde von Grell<sup>1</sup> (Grell (1985)) an der Westküste Australiens eine neue marine Amöbenart entdeckt, die er *Thalassomyxa australis* nannte. Sie lebt in felsigen Aushöhungen in der Brandungszone des Meeres und wechselt rhythmisch zwischen einer Ruhephase und einer aktiven Phase (Abbildung 8.1). Während der Ruhe sieht sie wie ein flacher Hut aus. Dann bilden sich viele Pseudopodien, die über das Substrat kriechen und dabei einzellige Meeresalgen aufnehmen und verdauen. Von diesem Tier wurde vom Institut für den wissenschaftlichen Film in Göttingen ein Film gedreht, den man ausleihen kann (Grell (1987)). Er zeigt die Lebensweise dieser Amöbe und ihren Wechsel zwischen Ruhe und Bewegung.

Ursprünglich glaubte Grell, daß dieser rhythmische Übergang von einer unbeweglichen Form in eine netzförmige aktive Form im Gezeitenwechsel stattfindet. Wir haben dann aber in einer Reihe von Ver-

suchen gefunden, daß der Wechsel zwischen Ruhe und Bewegung bei 22°C alle 25 Stunden erfolgt. Das ist beinahe die Länge eines Tages und wir dachten deshalb, es wäre ein Tagesrhythmus. Organismen mit einem echten Tagesrhythmus zeigen sehr ähnliche Periodenlängen, wenn man sie bei verschiedenen Umgebungstemperaturen untersucht. Man sagt, ihr Rhythmus ist Temperatur-kompensiert.

Um das zu prüfen, haben wir den Formwechsel bei 10, 15, 20 und 26°C mit einer Videokamera aufgenommen und als Zeitrafferfilm ausgewertet. Wir notierten, zu welchen Zeiten die Ruhephase beendet und begonnen wurde und bestimmten daraus die Periodenlängen. Zu unserer Überraschung handelte es sich um einen Rhythmus, der nicht Temperatur-kompensiert war. Bei höheren Temperaturen (26°C) betrug die Periodenlänge des Formwechsels nur 19 Stunden, bei 10°C wurde sie auf fast 90 Stunden verlangsamt (Abbildung 8.2).

Organismen mit einem circadianen Rhythmus lassen sich ferner auf den 24-Stunden-Takt der Umwelt synchronisieren. Meistens dient dazu der Licht-Dunkel-Wechsel. Wir haben deshalb in einigen weiteren Versuchen diese typische Eigenschaft nachweisen wollen. Aber auch hier gab es eine Überraschung: Die Amöben liessen sich damit nicht synchronisieren (Abbildung 8.3).

Als nächstes probierten wir, den Formwechsel der Amöben mit einem Temperaturwechsel zwischen 15 und 23°C zu synchronisieren. Auch das gelang nicht. Da die

<sup>1</sup>Professor Grell war ab 1957 Ordinarius für Protozoologie an der Universität Tübingen

## 8 Das Hut-Spiel einer Ur-Uhr

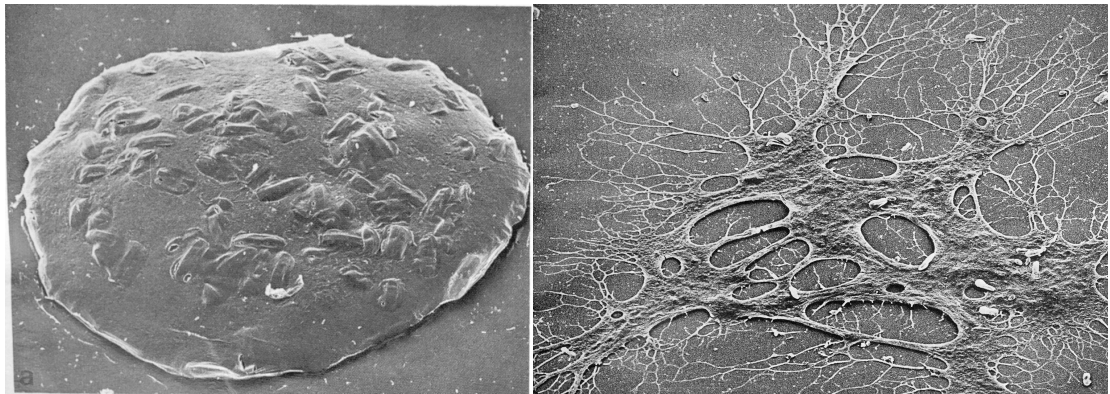


Abbildung 8.1: *Gestaltwechsel einer Meeresamöbe: Links in der Hut-förmigen Ruhephase beim Verdauen von einzelligen Algen, rechts in der aktiven Phase, in der die Amöbe mit einem Netz aus Pseudopodien über das Substrat kriecht und Nahrung aufnimmt. Bilder von Grell (Tübingen)*

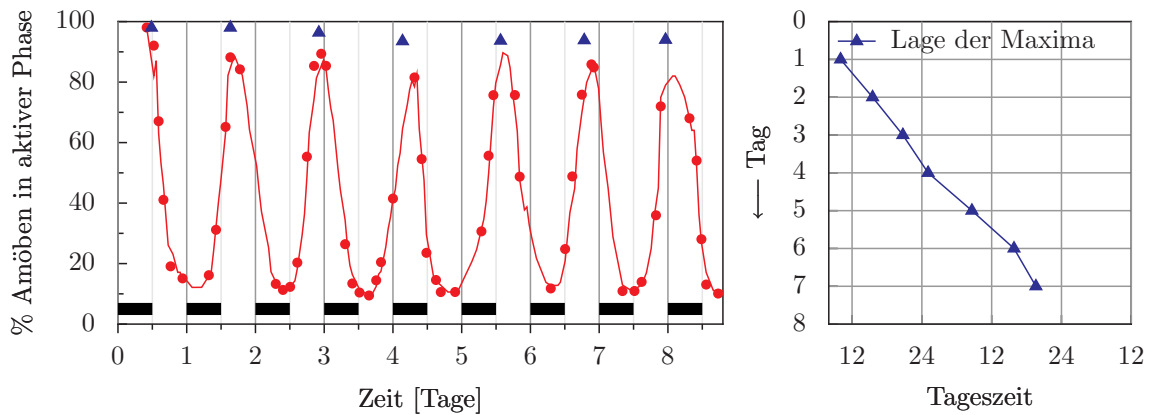


Abbildung 8.3: *Circadiane Rhythmen werden normalerweise durch einen Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert ('getaktet'). Das ist aber bei der Amöbe *Thalassomyxa australis* nicht der Fall, wie das Diagramm zeigt. Im linken Bild ist der Prozentsatz von aktiven Amöben der beobachteten Amöben-Populationen im Verlauf von acht Tagen im 12:12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel (weiss: Lichtzeit, grau: Dunkelzeit) als rote Kurve aufgetragen. Die höchsten Werte dieser Kurve kommen jeden Tag einige Stunden später. Das lässt sich im rechten Diagramm besser erkennen. Hier wurden nur die Höchstwerte (Maxima) als rote Dreiecke Tage-weise untereinander eingetragen und mit einer schwarzen Kurve verbunden. Wäre der Rhythmus des Gestaltwechsels der Amöben mit dem Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert, müssten die Maxima untereinander liegen. Stattdessen treten sie jeweils 7 Stunden später auf. Die Periodenlänge des Gestaltwechsels beträgt also  $24+7=31$  Stunden. Trotz Licht-Dunkel-Wechsel zeigen die Amöben einen 'Freilauf'*

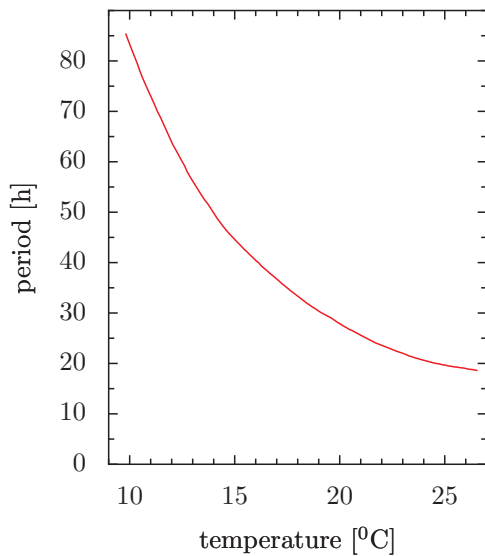


Abbildung 8.2: *Gestaltwechsel einer Meeresamöbe bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Auf der senkrechten Achse ist die Zeit in Stunden aufgetragen, in der die Amöben wieder die ursprüngliche Gestalt (zum Beispiel die Hutform) angenommen haben (man nennt diese Zeit Periodenlänge)*

Amöben an der Meeresküste leben, die von Ebbe und Flut beeinflusst wird, versuchen wir als nächstes die Flut zu simulieren, indem wir die Kulturen im Abstand von 6 Stunden periodisch schüttelten. Wieder Fehlanzeige.

Erst als wir verschiedene Zeitgeber (Temperaturwechsel, Licht-Dunkel-Wechsel, periodisches Schütteln) kombinierten, konnten wir den Formwechsel der Amöben synchronisieren (Abbildung 8.4).

Dieser Organismus besitzt also eine sehr ausgefallene Art eines Rhythmus bei seinem Formwechsel. Er ist im Gegensatz zu normalen Tagesrhythmen Temperaturabhängig und nicht durch einen Licht-Dunkel-Wechsel synchronisierbar. Auch ein Temperaturwechsel kann ihn nicht auf 24 Stunden synchronisieren. Schütteln im Gezeitentakt synchronisiert ebensowenig. Erst die Kombination der verschiedenen Umwelt rhythms taktet den Rhythmus.

Möglicherweise handelt es sich also hier um einen Vorläufer circadianer Uhren, eine Art Ur-Uhr, die noch nicht alle charakteristischen Eigenschaften 'moderner' circadianer Uhren besitzt. Das Schema in Abbildung 8.5 soll zeigen, wie sich vielleicht circadiane Uhren mit Temperaturkompensation und Synchronisationsfähigkeit aus Vorläufern entwickelten, die noch keine Temperaturkompensation besaßen und nicht synchronisiert werden konnten. Die meisten 'schnellen Uhren' (man nennt sie ultradiane Uhren, also Uhren, die schneller laufen als die circadianen Uhren) haben Periodenlängen, die stark von der Temperatur abhängen. Es gibt aber unter diesen auch einige Fälle, bei denen der ultradiane Rhythmus nicht mehr durch die Umgebungstemperatur beeinflusst wird. In dem Schema ist angedeutet, wie sich typische moderne circadiane Uhren mit Temperaturkompensa-

## 8 Das Hut-Spiel einer Ur-Uhr

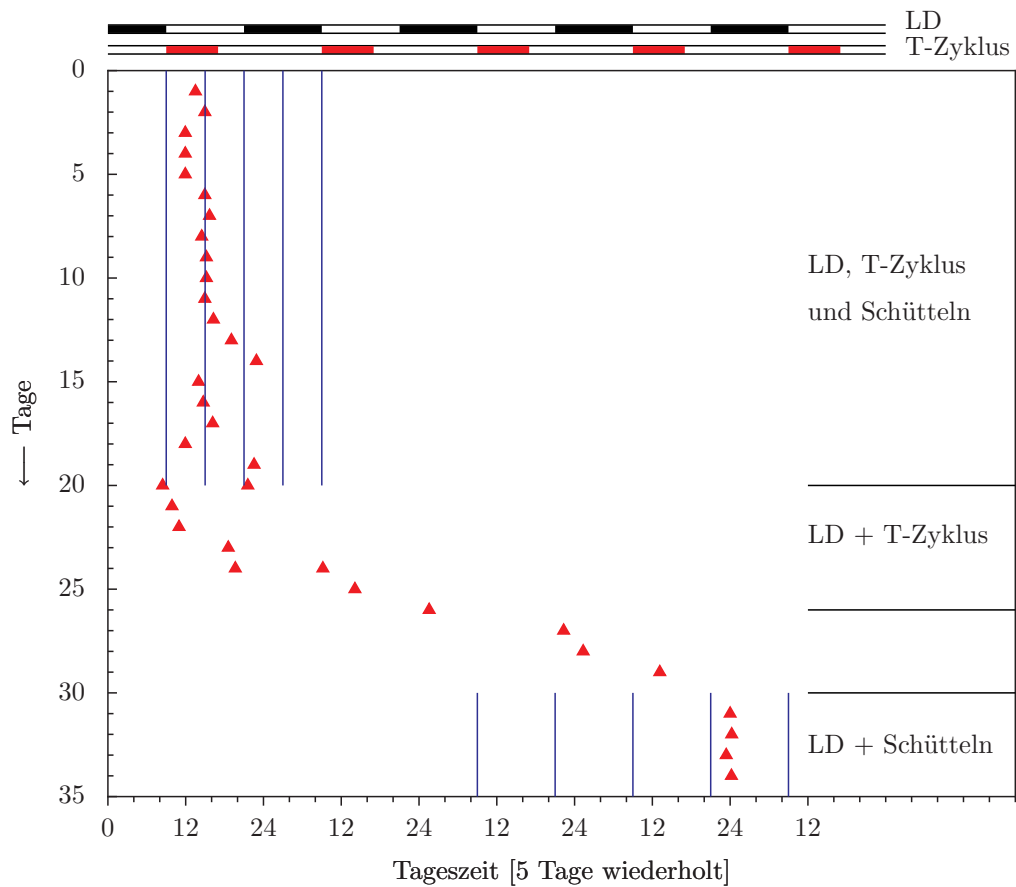


Abbildung 8.4: Meeresamöben *Thalassomyxa australis* wurden im 12:12-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel und einem Wechsel zwischen 12 Stunden höherer Temperatur und 12 Stunden niedrigerer Temperatur gehalten. Zusätzlich wurden die Kulturen alle 6 Stunden für 15 Minuten geschüttelt, womit der Beginn und das Ende der Flut simuliert werden sollte. In den zwanzig Tagen mit dieser Behandlung waren die Amöben an den meisten Tagen auf 24 Stunden synchronisiert. Ein Licht-Dunkel-Wechsel kombiniert mit einem Wechsel zwischen 12 Stunden höherer Temperatur und niedrigerer Temperatur genügte nicht, den Gestaltwechsel zu synchronisieren (Tag 20 bis 27). Aus der Abbildung 8.3 wissen wir bereits, daß ein Licht-Dunkel-Wechsel allein nicht synchronisiert. Das zeigte sich auch hier wieder (Tag 28 bis 31). Ein Licht-Dunkel-Wechsel kombiniert mit Schütteln nach jeweils 6 Stunden synchronisiert den Gestaltwechsel hingegen

Rhythmusart	Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge	
	stark	schwach
Ultradian (Min, Std)		
Circadian (ca.24Std)		
Synchronisation durch Zeitgeber		

Abbildung 8.5: *Wie circadiane Uhren entstanden sein könnten*

tion und Synchronisierbarkeit aus solchen Vorläufer-Uhren entwickelt haben könnten. Das ist aber reine Spekulation.

Jedenfalls scheinen sich circadiane Rhythmen sehr viel früher entwickelt zu haben, als bisher angenommen wurde, da sie inzwischen auch bei Cyanobakterien (blaugrüne Algen), die zu den Prokaryonten gehören, gefunden wurden. Cyanobakterien wurden als Fossilien im Gunflint in Ontario gefunden und haben schon vor 2 Milliarden Jahren gelebt. Sie können Luftstickstoff fixieren und verwerten, haben dabei aber eine Schwierigkeit: Der bei der Photosynthese entstehende Sauerstoff hemmt das Enzym für die Stickstofffixierung. Zwei verschiedene Strategien wurden eingesetzt, um diesem Dilemma zu entgehen: Manche Cyanobakterien trennen Photosynthese und Stickstofffixierung räumlich, indem letztere in speziellen

Zellen abläuft, die Heterocysten genannt werden und besonders dicke, Sauerstoffundurchlässige Wände haben. Andere Cyanobakterien benutzen eine zeitliche Trennung: Nachts wird Stickstoff fixiert, am Tage Photosynthese betrieben. Die Steuerung übernimmt dabei eine circadiane Uhr, die auch unter konstanten Bedingungen (schwaches Dauerlicht) noch erfolgreich beide inkompatiblen Vorgänge voneinander trennt.



## 9 Demonstrationen, Simulationen und Versuche

Wie ein Schimmelpilz Bänder bildet, der Sauerklee seine Blättchen hebt und senkt, die Chloroplasten in den Blättern eines Moosfarnes ihre Gestalt ändern und Kartoffelstärke-Körnchen Schichten bilden, kann untersucht werden. Simulationen ergeben Muster, die auch bei bestimmten chemischen Reaktionen beobachtet werden.

Einige Demonstrationen, Beobachtungs- und Versuchsvorschläge sollen dazu anregen, sich näher mit diesem interessanten Thema zu beschäftigen. Genauere Anleitungen für Versuche sind bei [Engelmann and Klemke \(1983\)](#) und [Engelmann \(2007\)](#) nachzulesen.

### 9.1 Demonstrationen

**Neurospora-Konidienbanden:** Wenige

Sporen von *Neurospora crassa* werden auf eine Agar-Nährlösung in einer Schale geimpft. Die Sporen keimen und bilden jeden Tag einen Ring aus Konidienträgern mit zahlreichen orangenen Konidiosporen (siehe Abbildung 7.5). Einen kurzen Zeitraffer-Film vom Wachstum und der Konidien-Bänder-Bildung von *Neurospora crassa* kann man sich unter J. Dunlap's Internet-Adresse ansehen oder herunterladen:

<http://www.dartmouth.edu/~biochem/dunlap/>

oder auch bei V. Gooch

<http://www.northwestern.edu/ccbm>

**Sauerklee *Oxalis acetosella*:** In Nadelwäldern findet man oft den Sauerklee *Oxalis acetosella*. Im Lichtschatten drehen sich die dreiteiligen Fiederblättchen so, daß sie möglichst viel Licht aufnehmen können. Ist das Licht sehr stark, senken sich die Blättchen ab. Auch in der Nacht sind die Fiederblättchen abgesenkt. Dazu nimmst Du am besten eine Pflanze mit Erde in einem Topf nach Hause und beobachtest sie dort.

**Moosfarn *Selaginella*:** Formänderungen der Chloroplasten in den Epidermiszellen können unter dem Präpariermikroskop beobachtet werden. Siehe Abbildung 2.2.

**Stärkekörner der Kartoffel:** Die Schichten der Stärkekörner einer Kartoffelknolle lassen sich unter einem Mikroskop beobachten.

### 9.2 Simulationen

Zelluläre Automaten werden in Physik, Mathematik, Lebenswissenschaften und Wirtschaftswissenschaften häufig angewendet, um bestimmte Vorgänge zu simulieren. Ein solches Modell wurde von Martin Gerhardt und Heike Schuster von der Universität Bielefeld (siehe [Dewdney \(1988\)](#)) vorgeschlagen. Es heißt die Mischmasch-Machine. Näheres dazu unter <http://surf.de.uu.net/zooland!htm>.

Dort ist auch eine Demonstration zu finden (<http://www.geocities.com/SiliconValley/Ridge-2628/mischmasch/maschine.html>) und das C-Programm für die Simulation zum herunterladen.

### 9.2.1 Die Mischmasch-Machine

Es benutzt eine Matrix von Zellen, zum Beispiel 500\*500 (Zahl der Spalten w, Zahl der Zeilen h). Jede Zelle ist zur Zeit t in einem bestimmten Zustand. Im Zustand 0 ist die Zelle gesund, im Zustand n krank. In Zwischenzuständen zwischen 0 und n ist die Zelle infiziert. Je näher dieser Zwischenzustand an n ist, umso stärker ist die Zelle infiziert.

Der Zustand der Zellen einen Zeitschritt t+1 (ein 'Tick') später hängt vom eigenen Zustand und vom Zustand der benachbarten Zellen ab.<sup>1</sup> Dazu gibt es folgende Spielregeln: Ist die Zelle gesund (Zustand 0), hängt sein Zustand einen Tick später von der Zahl der infizierten (A) und der kranken Nachbarzellen (B) ab. Außerdem spielen noch zwei Parameter k1 und k2 eine Rolle. Sie gewichten die gesunden Zellen. Der Zustand jeder Zelle wird durch die folgende Gleichung bestimmt:

$$[A/k1] + [B/k2]$$

Dabei bedeuten die eckigen Klammern, daß die Werte abgerundet werden. Wenn also  $A/k1 = 2.34$  ist, wird daraus 2. Wie stark eine Zelle zu einer bestimmten Zeit infiziert ist, hängt von zwei Größen ab: Wie stark die Nachbarzellen infiziert sind und wie schnell sich die Infektion ausbreitet (durch g bestimmt). Der Infektionsgrad wird berechnet, indem man die Sum-

<sup>1</sup>Nachbarn können entweder die voll anschließenden Zellen sein ('Neumann Nachbarschaft') oder zusätzlich noch die Zellen an den vier Ecken ('Moore-Nachbarschaft').

me S der Zustandszahlen der Zelle und ihrer Nachbarn durch die Zahl A der infizierten Nachbarzellen teilt. Dazu wird noch der Wert g, also wie schnell sich die Infektion ausbreitet, addiert. Der Zustand einer Zelle ist also im nächsten Zeitschritt t+1

$$[S/A] + g$$

Eine Zelle kann aber nicht kränker als n werden. Schließlich ist noch eine Spielregel, daß eine kranke Zelle (also mit dem Zustand n) einen Tick später wieder gesund wird (die Infektion ist sozusagen durch das Immunsystem überwunden).

In einem Simulationsversuch kann zum Beispiel die Matrix aus  $20*20 = 400$  Zellen bestehen, n kann 100, k1 2 und k2 3 sein. Dann wird noch die Geschwindigkeit der Infektion g festgelegt und die Zahl der Rechenschritte (=Ticks, zum Beispiel t, t+1, t+2 ... t+10000).

Je nach dem gewählten g ergeben sich vier verschiedene Typen, die eindimensional in Abhängigkeit von der Spielzeit in Abbildung 9.1 dargestellt sind. Bei sehr niedrigen Werten von g passiert nicht viel. Die meisten Zellen bleiben langweilig gesund. Wird g etwas erhöht, werden die meisten Zellen infiziert und bleiben infiziert, obwohl gesunde Zellen unregelmäßig und zufallsverteilt auftauchen. Das ist Typ 1.

Bei noch höherem g ergibt sich eine regelmäßige Folge von Infektionsringen, die etwa 30 Zyklen lang anhalten. Gelegentlich werden sogar alle 400 Zellen gesund, bevor dann eine neue Infektionswelle beginnt. Das ist Typ 2.

Bei Typ 3 wird g weiter erhöht. Etwa alle zwanzig Zyklen wechseln infizierte Zellen mit gesunden ab.

Schließlich ergibt sich bei noch höherem g der Typ 4. Wenige Zyklen nach Spielbeginn schwankt die Zahl der infizierten Zellen mit ziemlicher Regelmäßigkeit um einen Sättigungswert von etwa 75%.



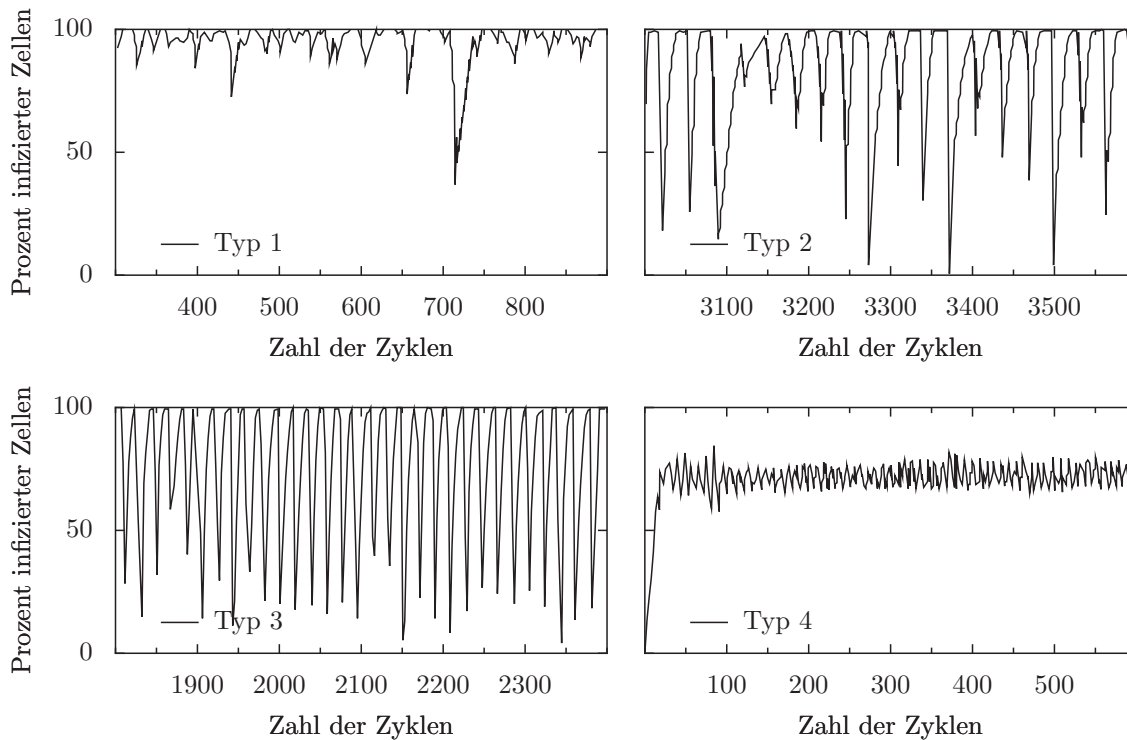


Abbildung 9.1: Je nach der gewählten Infektionsgeschwindigkeit  $g$  ergeben sich vier verschiedene Typen, die hier eindimensional in Abhängigkeit von der Spielzeit dargestellt sind.

*Typ 1* ergibt sich bei niedrigen Werten von  $g$ : Die meisten Zellen werden infiziert und bleiben infiziert, obwohl gesunde Zellen unregelmäßig und zufallsverteilt auftauchen.

*Typ 2* ergibt sich bei höherem  $g$ : Es tritt eine regelmäßige Folge von Infektionsringen auf, die etwa 30 Zyklen lang anhalten. Gelegentlich werden sogar alle Zellen gesund, bevor dann eine neue Infektionswelle beginnt.

*Typ 3* mit noch höherem  $g$ : Etwa alle zwanzig Zyklen wechseln infizierte Zellen mit gesunden ab.

*Typ 4* bei sehr hohem  $g$ : Wenige Zyklen nach Spielbeginn schwankt die Zahl der infizierten Zellen mit ziemlicher Regelmäßigkeit um einen Sättigungswert von etwa 75%. Aus [Dewdney \(1988\)](#)



Abbildung 9.2: Je ein Beispiel für die vier verschiedenen Typen der Mischmasch-Maschine. Hier wurden  $100 \times 100$  bis  $500 \times 500$  Zellen benutzt und die Ergebnisse Farb-kodiert. Von links nach rechts: Typ 1: Wellen breiten sich nur kurze Strecken aus, bevor sie verschwinden. Typ 2: Wellen wandern kreisförmig nach außen. Die Breite der Bänder schwankt stark. Typ 3: Die Wellen sind kreisförmig, aber regelmäßiger als beim vorigen Typ. Sie spiegeln das regelmäßige Kommen und Gehen infizierter Zellen wieder. Typ 4: Die Wellen folgen einem spiralförmigen Muster, daß sich vom Zentrum der Matrix ausbreitet. Vom Autor gemalt nach einer Abbildung aus [Dewdney \(1988\)](#)

Je ein Beispiel für die vier verschiedenen Typen ist in [Abbildung 9.2](#) zu finden. Hier wurden  $100 \times 100$  oder  $500 \times 500$  Matrizen benutzt und die Ergebnisse Farb-kodiert. Wellen im Typ 1 breiten sich nur kurze Strecken aus, bevor sie verschwinden. Beim Typ 2 wandern Wellen kreisförmig nach außen. Die Breite der Wellen schwankt stark. Auch beim Typ 3 sind die Wellen kreisförmig, aber regelmäßiger. Sie spiegeln das regelmäßige Kommen und Gehen infizierter Zellen wieder. Beim Typ 4 folgen die Wellen einem spiralförmigen Muster, daß sich vom Zentrum der Matrix ausbreitet.

schaftler ([Engelmann \(2007\)](#), [Engelmann \(2004a\)](#), [Engelmann \(2009a\)](#), [Engelmann \(2009c\)](#), [Engelmann \(2009b\)](#), [Engelmann \(2008b\)](#), [Engelmann \(2008a\)](#), [Engelmann \(2004c\)](#), [Engelmann \(2009b\)](#), [Engelmann \(2004b\)](#)). Auch dort sind zum Teil Versuche beschrieben.

Es wird sehr empfohlen, die Simulation selbst durchzuführen. Dazu auf <http://surf.de.uu.net/zooland/#H> gehen und dort die *Hodgepodge machine* von Jörg Heitkötter oder alternativ die *Mischmasch-Maschine* von Claus Claves anklicken.

### 9.3 Versuche

Versuche zu den in diesem Buch behandelten Themen finden sich in den folgenden Büchern: [Engelmann and Klemke \(1983\)](#) und [Engelmann \(2004a\)](#). 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 Wissen-

# Literaturverzeichnis

- Aronson, B. D., Johnson, K. A., Loros, J. J., and Dunlap, J. C. (1994). Negative feedback defining a circadian clock: autoregulation of the clock gene frequency. *Science*, 263:1570–1572. [62](#), [63](#)
- Ball, S. G. and Morell, M. K. (2003). From bacterial glycogen to starch: Understanding the biogenesis of the plant starch granule. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 54:207–233. [33](#), [35](#), [39](#)
- Bell-Pederson, D., Shinohara, M. L., Loros, J. J., and Dunlap, J. C. (1996). Circadian clock-controlled genes isolated from *Neurospora crassa* are late night- to early morning-specific. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93:13096–13101. [69](#)
- Britz, S. and Briggs, W. R. (1976). Circadian rhythms of chloroplast orientation and photosynthetic capacity in *Ulva*. *Plant Physiol.*, 58:22–27. [28](#)
- Britz, S., Pfau, J., Nultsch, W., and Briggs, W. R. (1976). Automatic monitoring of a circadian rhythm of change in light transmittance in *Ulva*. *Plant Physiol.*, 58:17–21. [28](#)
- Britz, S. J. and Seliger, H. H. (1973). Endogenous and photoperiodic diurnal rhythms of in vivo light absorption and scattering in the green alga *Ulva lactuca* L. *Biol. Bull.*, 144:12–18. [28](#)
- Broda, H., Schweiger, G., Koop, H., Schmid, R., and Schweiger, H. (1979). Chloroplast Migration: A Method for Continuously Monitoring a Circadian Rhythm in a Single Cell of *Acetabularia*. *Developmental Biology of Acetabularia*, pages 163–168. [29](#)
- Bünning, E. (1942). Untersuchungen über den Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. *Z. Bot.*, 37:433. [26](#)
- Bünning, E. (1965). Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen. In Ruhland, W., editor, *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, volume 15,1, pages 383–408. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. [10](#)
- Bünning, E. (1983). *The physiological clock*, volume 1 of *Heidelberg Science Library*. Springer New York, 2 edition. [10](#)
- Busch, G. (1953). Über die photoperiodische Formänderung der Chloroplasten von *Selaginella serpens*. *Biol. Zentralblatt*, 72:598–629. [24](#), [25](#), [26](#)
- Buttrose, M. S. (1962). The influence of environment on the shell structure of starch granules. *J. Cell Biol.*, 14:159–167. [38](#), [39](#)
- Cholodny, N. (1926). Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 65:447–459. [40](#)
- Collings, D. A., Zsuppau, G., Allen, N. S., and Blancaflor, E. B. (2001). Demonstration of prominent actin filaments in the root columella. *Planta*, 212:392–403. [42](#)

- Curry, K. A. (1999). Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria : Saurpoda): New insights on growth rates and longevity. *J. Vertebrate Paleontol.*, 19:654–665. 49, 54, 55
- Dawes, C. J. and Barilotti, D. C. (1969). Cytoplasmic organisation and rhythmic streaming in growing blades of *Caulerpa prolifera*. *Am. J. Botany*, 56:8–15. 28
- Dewdney, A. K. (1988). Computer recreations: The hodgepodge machine makes waves. *Sc. American*, 259:86–89. 77, 79, 80
- Dharmananda, S. (1980). *Studies on the circadian clock of Neurospora crassa: Light-induced phase shifting*. PhD thesis, University of California, Santa Cruz. 62
- Drew, E. A. and Abel, K. M. R. (1992). Studies on *Halimeda*: IV. An endogenous rhythm of chloroplast migration in the siphonous green alga, *Halimeda distorta*. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*, 23:128–135. 28, 31
- Drew, E. A. and Abel, K. M. R. (1995). Studies on *Halimeda*: V. Effect of temperature on chloroplast migration in this siphonous green alga. *Biol. Rhythm Res.*, 26:48–54. 29, 32
- Driss-Ecole, D., Lefranc, A., and Perbel, G. (2003). A polarized cell: The root statocyte. Minireview. *Physiol. Plant.*, 118:305–312. 42
- Dunlap, J. C. (1993). Genetic analysis of circadian clocks. *A.R.Physiol.*, 55:683–728. 62
- Dunlap, J. C., Loros, J. J., Crosthwaite, S. K., Liu, Y., Garceau, N., Bell-Pedersen, D., Shinohara, M., Luo, C., Collett, M., Cole, A. B., and Heintzen, C. (1998). The circadian regulatory system in *Neurospora*. *Microbial Responses to Light and Time*. 62, 64
- Edelmann, H. G. (2001). Lateral redistribution of auxin is not the means for gravitropic differential growth of coleoptiles: A new model. *Physiol. Plantarum*, 112:119–126. 40
- Engelmann, W. (2004a). Rhythmen in Organismen - Beobachten, experimentieren, messen und auswerten. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3790>. 10, 80
- Engelmann, W. (2004b). Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3xxx>. 80
- Engelmann, W. (2004c). Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3777>. 80
- Engelmann, W. (2007). Rhythmen des Lebens - Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3799>. 10, 77, 80
- Engelmann, W. (2008a). Blumenuhren, Zeitgedächtnis und Zeitvergessen. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3800>. 80
- Engelmann, W. (2008b). Unsere inneren Uhren - Biologische Zeitmessung bei Menschen und anderen Säugern. <http://tobias-lib.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3773>. 80

- Engelmann, W. (2009a). Biokalender - Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3768>. 80
- Engelmann, W. (2009b). Fliegende Uhren - Die Uhren der Tafliege. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3795>. 80
- Engelmann, W. (2009c). Uhren, die nach dem Mond gehen. Einfluss des Mondes auf die Erde und ihre Lebewesen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3766>. 80
- Engelmann, W. and Klemke, W. (1983). *Biorhythmen. Biologische Arbeitsbücher*, volume 34. Quelle und Meyer Heidelberg. 10, 51, 77, 80
- Evans, M. L. (1991). Gravitropism. Interaction of sensitivity modulation and effector distribution. *Plant Physiol.*, 95:1–5. 40
- Feldman, J. F. and Dunlap, J. C. (1983). *Neurospora crassa*: A unique system for studying circadian rhythms. *Photochem. Photobiol. Rev.*, 7:319–xx. 62
- Francis, C. D. and Sargent, M. L. (1979). Effects of temperature perturbations on circadian conidiation in *Neurospora*. *Plant Physiology*, 64:1000–1004. 63
- Friedenwald, J. S. (1942). The eye. In Cowdry, E. V., editor, *Problems of aging - Biological and medical aspects*, page 535. The Williams and Wilkins Co., Baltimore. 19
- Gardner, G. F. and Feldman, J. F. (1981). Temperature compensation of circadian period length in clock mutants of *Neurospora crassa*. *Plant Physiology*, 68:1244–1248. 60, 62
- Gierer, A. and Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*, 12:30–39. 44
- Gooch, V. D., Wehseler, R. A., and Gross, C. G. (1994). Temperature effects on the resetting of the phase of the *Neurospora* circadian rhythm. *Journal of Biological Rhythms*, 9:83–94. 63
- Grell, K. (1987). Film: Der Formwechsel von *Thalassomyxa australis* (Promycetozoidae)". 10, 71
- Grell, K. G. (1985). Der Formwechsel des plasmodialen Rhizopoden *Thalassomyxa australis* n. G., n. Sp. *Protistologica*, 21:215–233. 71
- Heintzen, C., Loros, J., and Dunlap, J. (2001). The PAS Protein VIVID Defines a Clock-Associated Feedback Loop that Represses Light Input, Modulates Gating, and Regulates Clock Resetting. *Cell*, 104(3):453–464. 63
- Herman, K. G. (1983). Rods, rhabdoms, and rhythms. *BioScience*, 33:432–438. 16
- Herrmann, J. (2006). Vom Winde weht - wie Fluiddynamik hilft, Entstehung und Bewegung von Sanddünen zu verstehen. In *Vom Urknall zum Bewußtsein - Selbstorganisation der Materie*, pages 101–108. Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte, Bremen. 7
- Iwasaki, H. and Dunlap, J. C. (2000). Microbial circadian oscillatory systems in *Neurospora* and *Synechococcus*: models for cellular clocks. *Current Opinion in Microbiology*, 3:189–196. 66

- Johnson, H. D. (1975). Tide- and wave-dominated inshore and shoreline sequences from the late Precambrian, Finnmark, North Norway. *Sedimentology*, 22(1):45–74. **49**
- Johnston, J. S. and Ellison, J. R. (1982). Exact age determination in laboratory and field-caught *Drosophila*. *J. Insect Physiol.*, 28:773–779. **54, 56**
- Kiss, J. C., Hertel, R., and Sack, F. D. (1989). Amyloplasts are necessary for full gravitropic sensitivity in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 177:198–206. **38**
- Klein, P. and Eckstein, D. (1988). Die Dendrochronologie und ihre Anwendung. *Spectrum der Wissenschaft*, 1:56–68. **7**
- Koop, H.-U., Schmid, R., Heunert, H.-H., and Milthaler, B. (1978). Chloroplast migration: A new rhythm in *Acetabularia*. *Protoplasma*, 97:301–310. **29**
- Lakin-Thomas, P. L. (1998). Choline depletion, frq mutations, and temperature compensation of the circadian rhythm in *Neurospora crassa*. *Journal of Biological Rhythms*, 13:268–277. **62, 67**
- Lakin-Thomas, P. L. (2000). Circadian rhythms: new functions for old clock genes. *Trends in Genetics*, 16:135–142. **66**
- Lakin-Thomas, P. L., Cote, G. G., and Brody, S. (1990). Circadian rhythms in *Neurospora crassa*: biochemistry and genetics. *Critical Reviews in Microbiology*, 17:365–416. **62**
- Leblond, C. P. (1965). The time dimension in histology. *Am. J. Histology*, 116:1. **19**
- Lee, K., Loros, J., and Dunlap, J. (2000). Interconnected Feedback Loops in the *Neurospora* Circadian System. *Science*, 289(5476):107–110. **63**
- Liu, Y., Garceau, N. Y., Loros, J. J., and Dunlap, J. C. (1997). Thermally regulated translational control of FRQ mediates aspects of temperature responses in the *Neurospora* circadian clock. *Cell*, 89:477–486. **62, 66**
- Liu, Y., Merrow, M., Loros, J. J., and Dunlap, J. C. (1998). How temperature changes reset a circadian oscillator. *Science*, 281:825–829. **63**
- Loros, J. (1995). The molecular basis of the *Neurospora* clock. *Semin. Neurosci.*, 7:3–13. **62**
- Loros, J. and Dunlap, J. C. (2001). Genetic and molecular analysis of circadian rhythms in *Neurospora*. *Ann. Rev. Physiol.*, 63:757–794. **62, 69**
- Loros, J. J. and Feldman, J. F. (1986). Loss of temperature compensation of circadian period length in the frq-9 mutant of *Neurospora crassa*. *Journal of Biological Rhythms*, 1:187–198. **62, 66**
- Loros, J. J., Richman, A., and Feldman, J. F. (1986). A recessive circadian clock mutant at the frq locus in *Neurospora crassa*. *Genetics*, 114:1095–1110. **62, 66**
- MacCleery, S. A. and Kiss, J. Z. (1999). Plastid sedimentation kinetics in root of wildtype and starch-deficient mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 120:183–192. **40**
- Meinhardt, H. (2003). *The algorithmic beauty of sea shells*. Springer Berlin, Heidelberg, New York, Hong Kong London Milan Paris Tokyo, 3 edition. **10, 43, 44, 45, 46**
- Mörike, K. D. and Mergenthaler, W. (1959). *Biologie des Menschen. Ein Lehrbuch der Anatomie, Physiologie*

- und Entwicklungsgeschichte des Menschen für Nichtmediziner. Quelle und Meyer, Heidelberg. 12, 13
- Neville, A. C. (1965). Circadian organization of chitin in some insect skeletons. *Journal of Cell Science*, 3(76):315. 53
- Neville, A. C. (1967). Daily growth layers in animals and plants. *Biol. Reviews*, 42:421–441. 10
- Neville, A. C. (1975). *Biology of the arthropod cuticle*. Springer, New York. 10, 52, 53
- Nultsch, W., Rüffer, U., and Pfau, J. (1984). Circadian rhythms in the chromatophore movements of *Dictyota dichotoma*. *Marine Biology*, 81:217–222. 28, 29, 30
- Paietta, J. and Sargent, M. L. (1983). Modification of blue light photoreceptor in the photoinduction of protoperithecia in *Neurospora crassa*. *Plant Physiology*, 72:764–766. 59
- Pannella, G. (1972). Paleontological evidence on the earth's rotational history since early precambrian. *Astrophysics and Space Science*, 16:212–237. 10
- Pannella, G. and McClintock, C. (1968). Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. *J. Paleontology*, 42:64–80. 10
- Pannella, G., McClintock, C., and Thompson, M. (1968). Palaeontological evidence of variations in length of synodic month since late cambrian. *Science*, 162:792–796. 47
- Rensing, L. (1993). *Oscillations and morphogenesis*. Marcel Dekker New York, Basel, Hong Kong. 61
- Rensing, L. and Deutsch, A. (1988). *Natur und Form: Schönheit und Gesetzmäßigkeiten rhythmischer Strukturen*. Universität Bremen. 44
- Ricqlès, A. (1983). Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica*, 28:225–232. 49
- Roenneberg, T. and Merrow, M. (1998). Molecular circadian oscillators: An alternative hypothesis. *JBR*, 13:167–179. 66
- Roenneberg, T. and Merrow, M. (2001). Seasonality and photoperiodism in fungi. *Journal of Biological Rhythms*, 16:403–414. 68
- Rosenberg, G. D. and Runcorn, S. K. (1975). *Growth rhythms and the history of the earth's rotation*. Interdisciplinary winter conference on biological clocks and changes in the earth's rotation. Geophysical and astronomical consequences. Wiley-Interscience-London, New York, Sydney, Toronto. 48, 49
- Runcorn, S. K. (1966). Corals as palaeontological clocks. *Scientific American*, 215(October):26–33. 10, 47, 48, 49
- Ruoff, P., Vinsjevnik, M., Monnerjahn, C., and Rensing, L. (1999). The Goodwin oscillator: On the importance of degradation reactions in the circadian clock. *JBR*, 14:469–479. 65
- Russo, V. (1986). Are carotenoids the blue light photoreceptor in the photoinduction of protoperithecia in *Neurospora crassa*? *Planta*, 168:56–60. 61
- Salisbury, F. B., Gillespie, L., and Rorabaugh, P. (1988). Gravitropism in higher plant shoots. V. Changing sensitivity to auxin. *Plant Physiol.*, 88:1189–1194. 40

- Schweiger (1984). Auf der Suche nach dem molekularen Mechanismus der circadianen Uhr. *Mannheimer Forum, Boehringer, Mannheim*, 84/85:115–172. **29**
- Sievers, A., Buchen, B., and Hodick, D. (1996). Gravity sensing in tip-growing cells. *Trends in Plant Science*, 1:273–279. **38**
- Smith, A. M. and Denyer, K. (1992). Starch synthesis in developing pea embryos. *New Phytol.*, 122:21–33. **10**
- Smith, A. M., Denyer, K., and Martin, C. (1997). The synthesis of the starch granule. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 48:67–87. **10, 33, 34, 36, 37**
- Vanden Driessche, T., Dujardin, E., Magnusson, A., and Sironval, C. (1976). *Acetabularia mediterranea*: Circadian rhythms of photosynthesis and associated changes in molecular structure of the thylakoid membranes. *Int. J. Chronobiol.*, 4:111–124. **29**
- Wada, M., Kagawa, T., and Sato, Y. (2003). Chloroplast movement. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 54:455–468. **10, 27**
- Waddel, B., Lewis, R., and Engelmann, W. (1990). Localization of the circadian pacemakers of *Hemideina thoracica* (Orthoptera; Stenopelmatidae). *J. Biol. Rhythms*, 5:131–139. **53**
- Weber, F. (1994). Cyclic layer deposition in the cockroach (*Blaberus craniifer*) endocuticle: A circadian rhythm in leg pieces cultured in vivo. *J. Insect Physiol.*, 41:153–161. **53**
- Wells, J. W. (1963). Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197:948–950. **49**
- Went, F. W. (1926). On growth accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam*, 30:10–19. **40**
- Whitfield, R. (1898). Notice of a remarkable specimen of the West India coral *Madrepora palmata*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 10:463–464. **49**
- Wiedenmann, G. (1978). *Eigenschaften von zwei Tagesrhythmen bei Schaben der Arten Leucophaea maderae (Fabricius) und Blaberus fuscus (Burmeister)*. PhD thesis, University of Tübingen (Germany). **53**
- Winfree, A. T. (1986). *The timing of biological clocks*. Scientific American Books, Inc., New York. **10**
- Wunder, U. (1988). Die Schichtung von Stärkekörnern. In Rensing, L. and Deutsch, A., editors, *Natur und Form: Schönheit und Gesetzmäßigkeiten rhythmischer Strukturen*, pages 57–62. Universität Bremen. **33**
- Yang, Y. H., Cheng, P., Zhi, G., and Liu, Y. (2001). Identification of a calcium/calmodulin-dependent protein kinase that phosphorylates the *Neurospora* circadian clock protein FREQUENCY. *J. Biol. Chemistry*, 276(41064-41072). **63, 66**
- Yoder, T. L., Zheng, H. Q., Todd, P., and Staehlin, L. A. (2001). Amyloplast sedimentation dynamics in maize columella cells support a new model for the gravity-sensing apparatus of roots. *Plant Physiology*, 125:1045–1060. **38, 41**
- Young, M. W. (1998). The molecular control of circadian behavioral rhythms and



their entrainment in *Drosophila*. *Annu. Rev. Biochem.*, 67:135–152. 11, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21

*Literaturverzeichnis*

# Index

- Ablagerungsschichten, 33
- Acetabularia*, 29
- Adiantum*, 26
- ADP-Glukose, 35
- Agar-Medium, 60
- Aktinfilament, 28
- Aktivator, 44
- aktive Phase, 71
- Aminosäuren, 14
- Amylopektin, 33, 35
- Amyloplasten, 33
- Amylose, 33, 35
- Apatosaurus*, 54
- Apodeme, 54
- Arabidopsis*, 26
- ATP, 33
- Ausgänge der Uhr, 68
- Autokatalyse, 44
- autoradiografische Methode, 14
- Auxin, 40
  
- Bassen-Kornzweig-Syndrom, 20
- Brownsche Bewegung, 38
  
- Calcium-Ionen, 28
- Caulerpa*, 28
- Chitinhülle, 9, 51
- Chitinspange, 9
- Chloroplasten, 23, 33
  - Bewegung, 28
  - Ultrastruktur, 29
- Chromophor, 28
- circadiane Kontrolle, 62
- circadiane Uhr, 14, 28
- Cyanobakterien, 75
  
- Demonstrationen, 77
  
- Devon, 49
- Dictyota dichotoma*, 28
- Dinosaurier, 9
  - Alter, 54
- Dolichopoda hinderi*, 53
- Drosophila*
  - Alter, 54
  
- Ellipsoid, 11
- Endokutikula, 53
- Enzyme
  - Rhythmen, 68
- Epidermiszellen, 25
- Epithel, 47
- Erde-Mond-System, 49
- Erneuern
  - präventives, 19
  
- Fettsäuren, 19, 62
- Flavin-Mononukleotid, 28
- FLO Oszillator, 67
- Formänderung, 23
- Formwechsel, 71
- Fovea, 19
- FRQ, 62, 63
- frq Gen, 62
- Fruchtfliegen, 51
- Fruktose, 35
  
- Gelenke, 23
- Geochronometer, 49
- Gesichtssinn, 19
- Gezeiten, 43
  - reibung, 47
  - rhythmen, 49
  - wechsel, 71
- Glukose-6-Phosphat, 35

## Index

- Golgi-Komplex, 18
- Grünalgen
  - siphonophoren, 28
- Halimeda*, 28
- Hemideina thoracica*, 53
- Hemmstoffe, 62
- Heterocysten, 75
- Hexenringe, 9, 57
- Hybridisierung
  - subtraktive, 69
- Inhibitor, 44
- Jahresrhythmen, 43
- Jahresringe, 7, 9, 54
- Küchenschaben, 51
- Koleoptilen, 40
- Konidien
  - banden, 77
- Konidienbildung, 68
- Konidiophoren, 60
- Korallen
  - fossile, 47
  - uhren, 47
- Kristallite, 53
- Lamellen, 53
- Licht, 57, 63
  - ernte-Einrichtungen, 9
  - ernten, 23
  - schaden, 28
- Lipoprotein, 20
- Lufthyphen, 60
- Makrosporen, 60
- Mantelsaum, 44
- Medullar-Filamente, 28
- Meeresamöbe, 9
- Membranen, 11, 62
- Membranscheiben, 11
- Mikrodensitometer, 47
- Mischmasch-Machine, 78
- Monatsrhythmen, 49
- Moosfarn, 77
- Muscheln, 43
- Musterbildung, 44
- Mutanten, 62
- Myoid, 11
- Netzhaut, 11
- Neurospora*, 62
- Neurospora crassa*, 9, 57
- Periodenlänge, 57
- pH-Wert, 25
- Phaeoplasten, 28
- Phagosomen, 14
- Phagozytose, 14
- Phosphokinase, 63
- Photoperiodismus, 67
- Photorezeptoren, 53
- Photosynthese, 23, 28, 33, 75
- Phototropine, 28
- Physcomitrella*, 26
- Pigmente, 11
- Pilzmycel, 57
- Pilzsporen, 7
- Plastid, 35
- Polarisationsmikroskop, 51
- Proteinsynthese, 62
- Pseudopodien, 71
- Pullulanase, 35
- Rückkopplung
  - positive, 44
- Ratten
  - RCS-Stamm, 20
- Refsums-Syndrom, 20
- Retinitis pigmentosa, 20
- Rhesusaffe, 19
- Rhizoid, 29
- Rhythmus
  - circadianer, 28
- Rohrzucker, 35
- Ruhephase, 71
- Sauerklee, 23, 77
- Saugkraft, 33

- Schalen
  - Muster, 43
- Schnecken, 43
  - Streifenmuster, 45
- Schwerkraft
  - Reiz, 38
  - Rezeptoren, 38
- Segment
  - äußeres, 11
  - inneres, 11
- Sehzellen, 7
  - Bau, 11
  - Erneuerung, 11, 19
- Selaginella serpens*, 23
- Stäbchen, 11
- Stärke, 33
  - Ablagerungen, 33
  - Kartoffel, 38
  - Synthese, 35
  - Weizen, 38
- Stärkebildung, 33
- Stärkekörnchen, 9
- Stärkekörner, 33, 77
  - Schichten, 38
- Statolithentheorie, 38
- Statozyten, 38
- Stromatolithen, 49
- Sucrose, 35
- Synchronisation, 71
  - durch Licht, 67
  - durch Temperatur, 67
  
- Taurin, 19
- Temperatur, 63
- Temperaturkompensation, 62, 63, 67
- Thalassomyxa australis*, 71
- Thallus, 28
- Transkriptionsfaktoren, 62
  
- UDP-Sucrose-Pyrophosphorylase, 35
- Uhr-kontrollierte Gene, 68
- Uhren
  - Vorläufer, 75
- Ulva*, 28
  
- Versuche, 80
- Vitamin A, 19
- vivid Gen, 63
- VVD, 63
  
- Wachstumsröhrchen, 57
- Wachstumsschicht, 53
- Wand
  - antikline, 26
  - perikline, 26
- Wanderheuschrecken, 53
- WCC, 63
- White Color, 62
- Wirbeltierauge
  - Bau, 11
- Wurzelspitze, 38
  
- Zäpfchen, 14
- Zeitgeber, 73
- Zilien, 11
- Zucker, 33
- Zuverlässigkeit, 67
- Zytoplasma, 25, 35