

Gottfried Wagner

Wie Pflanzen sehen – Ein Kapitel molekularer Photobiologie

Pflanzen in ihrer weiten Entfaltung als Samenpflanzen, Farne, Moose, einschließlich der Algen und photosynthetischen Bakterien, sind dem Lichte zugetan, da sie Strahlungsenergie in chemische Bindungsenergie umzuwandeln verstehen. Pflanzen sind also unverzichtbare Zwischenglieder in einem Prozeß, den wir terrestrisch orientierte Menschen mit unserem Katabolismus nur dankend zur Kenntnis nehmen können: Die Sonne als fundamentale Energiequelle mit fortlaufender Wasserstoff-Fusion bei Temperaturen von zehn Millionen °C ist von unserem Globus so weit entfernt und gefiltert, daß sie dem terrestrischen Leben hoffentlich nicht gefährlich werden kann. Der solare Energietransfer funktioniert jedoch nur, da leistungsfähige Kollektoren in Form der Pflanzen zur Verfügung stehen, um die extraterrestrisch in 150 Millionen Kilometer Entfernung thermo-nuklear produzierte Energie terrestrisch einfangen und allem Leben nutzbar machen zu können. Insofern erstaunt es nicht, daß Pflanzen zahlreiche Bewegungserscheinungen entwickelt haben, um ihre Kollektoren in günstige Position zum Licht zu bringen. Molekular beruhen die zugrundeliegenden pflanzlichen Sehvorgänge jedoch nur auf wenigen Photorezeptor-Typen, das heißt Lichtantennen (*Chromophore*), verknüpft mit spezifischen Proteinen (*Chromophor + Apoprotein = Chromoprotein*). Am bekanntesten sind die Retinal-Proteine, die auch unseren menschlichen Sehvorgang ermöglichen und besonders durch grünes Licht energetisiert werden. Zusammen mit der Familie der Cryptochrome als Blaulicht-Rezeptoren und den besonders wichtigen Phytochromen als Rotlicht-Re-

zeptoren ist der gesamte Spektralbereich des sichtbaren Lichtes abgegriffen; für ultraviolettes Licht findet man vereinzelt spezielle UV-A-Rezeptoren.

Einige Fallstudien pflanzlicher Sehvorgänge sollen den heutigen Kenntnisstand verdeutlichen:

(a) Halobakterien

Die Mitglieder der Urfamilie Halobacteriaceae sind an das Leben unter glühender Sonne in tropisch-warmen, nahezu salzgesättigten Sole-Seen ausgezeichnet angepaßt – eine Situation also wie zum Beispiel im sogenannten Toten Meer, wo diese Organismen tatsächlich auch vorkommen. Das massenhafte Auftreten dieser extremophilen Bakterien zu Urzeiten der Erde erzeugte den Rohstoff für die heutigen Erdölvorkommen im Sonnengürtel der Erde. In der halobakteriellen Zellmembran wurden bisher vier Retinal-Proteine gefunden und gut charakterisiert: Bakteriorhodopsin fungiert als lichtgetriebene elektrogene Protonenpumpe, Halorhodopsin als lichtgetriebene elektrogene Chlorid-Pumpe, und die sensorischen Rhodopsine I und II dienen den mobilen Bakterien als Sehpigmente zum Aufsuchen eines geeigneten Lichtmilieus, gut für die Lichtenergie-Wandlung.

Nach Absorption von grün-orangem Licht durchlaufen *Bakteriorhodopsin* und *Halorhodopsin* photochemische Reaktionskreisläufe und stoßen über ihre extrem kurzlebigen Zwischenstufen auch in den blau-ultravioletten Spektralbereich vor (siehe Abbildung 1). Die relativen Intensitäten dieser spektralen Fenster Grün-Orange (weiches

Licht) gegenüber Blau-Ultraviolett (hartes Licht) im Mischlicht der Sonne bestimmen das Fließ-Gleichgewicht der photochemischen Reaktionskreisläufe dieser Retinal-Proteine und damit den Wirkungsgrad der gekoppelten *Photophosphorylierung*: Der Wirkungsgrad der Lichtenergie-Wandlung bis zur Entstehung der „energiereichen“ Bindung des Adenosin-tri-phosphat (ATP) ist im grün-orangen Spektralbereich gut, im blau-ultravioletten Spektralbereich jedoch sehr schlecht [Wagner, 1993].

Bakteriorhodopsin als das quantitativ vorherrschende Retinal-Protein bildet in der intakten Zelle klar umrissene Zellmembran-Areale, die bis zu 50% der Membranoberfläche bedecken können. Aufgrund ihrer Farbe wurden diese Membranareale als „Purpur-Membran“ benannt. Bakteriorhodopsin besteht (als Chromoprotein) aus der Lichtantenne des *Retinals*, und einem Proteinanteil, dem *Bakterio-Opsin*. Eine kovalente Bindung zwischen der ϵ -Aminogruppe des Lysin in der Sequenzposition-216 des Proteins und dem 15-C-Atom am Retinal verbindet als „Schiff“’sche Base“ beide Komponenten. Das Apoprotein Bakterio-Opsin ist das einzige Protein in der Purpurmembran. Sein Trockengewicht-Anteil beträgt 75% und die Molekularmasse 26000 Dalton. Die restli-



Abb. 1a: Die Anordnung eines Bakteriorhodopsin-Moleküls in der halobakteriellen Zellmembran, schematisiert in perspektivischer Seitenansicht gezeigt. Bakteriorhodopsin ist aus sieben α -helikal gewundenen Kettenabschnitten aufgebaut, dargestellt als zueinander geneigte Stäbchen. Nach Wagner, 1993.

chen 25% Trockengewicht-Anteil verteilen sich auf Membranlipide, so daß etwa zehn Lipid-Moleküle einem Bakteriorhodopsin-Molekül zuzuordnen sind. Bakteriorhodopsin in der Purpurmembran ist in einem zweidimensional-kristallinen, hexagonalen Gitter angeordnet und durchspannt senkrecht zur Membranoberfläche die gesamte fünf nm breite Zellmembran. Abbildungen 1a und 1b zeigen ein einzelnes Bakteriorhodopsin-Molekül, schematisiert in der halobakteriellen Zellmembran beziehungsweise in erhöhter Strukturauflösung mit sichtbarer Retinal-Position im Zentrum der sieben α -Helices [Oesterhelt et al., 1991].

Bakteriorhodopsin und Halorhodopsin besitzen bioenergetische Bedeutung, weil sie unter Nutzung von Lichtenergie Protonen gerichtet aus dem Zellinneren in das Außenme-



Abb. 1b: Detailansicht eines Bakteriorhodopsin-Moleküls, orientiert wie in Abb. 1a. Membranlipide füllen die Lücken zwischen den α -helikal gewundenen, stäbchenförmigen Kettenabschnitten, die den Retinal-Chromophor zentral im Protonen-Kanal umschließen. Elektronenmikroskopische Strukturanalyse, Aminosäure-Sequenzierung und Gel-Elektrophorese weisen darauf hin, daß die α -Helices durch Peptidspangen an ihren Enden schleifenartig untereinander verbunden sind. Nach Wagner, 1993.

dium beziehungsweise Chlorid-Ionen gerichtet aus dem Außenmedium in des Zellinnere pumpen können. Auf diese Weise wird die Strahlungs-Energie des Lichtes in biologisch nutzbare Energie umgewandelt, denn aus dem Protonen- bzw. Chlorid-Transport resultiert ein Konzentrationsgradient für Protonen bzw. Chlorid über der Zellmembran. Infolge der Ladungstransporte steigt auch die Membranspannung. Anhand der Nernst-Gleichung läßt sich ausrechnen, daß eine Erhöhung zum Beispiel des Protonengradienten ($[H^+]$ außen/ $[H^+]$ innen) um den Faktor zehn elektrochemisch gleichwertig ist einer Membranspannungserhöhung um etwa 60 mV. Diese gewonnene elektrochemische Energie wird schließlich in Form der „energiereichen“ Bindung des Adenosin-triphosphates (siehe oben) umgesetzt. Wir finden also bereits bei diesen Uroorganismen die Fähigkeit zur Photophosphorylierung, ein Phänomen, das sich auch bei den photosynthetisierenden Chlorophyll-Pflanzen findet und dort großartig fortentwickelt wurde.

Nach den bioenergetischen Rhodopsinen der Halobakterien, deren Struktur und Funktion schon länger bekannt sind, werden auch die sensorischen Rhodopsine und ihre zugehörigen Signalkaskaden in jüngster Zeit molekular charakterisiert. An sich kann man erwarten, daß ein Membran-energetisierender Prozeß wie die Photophosphorylierung – empfindlich für die Wellenlängen-Verteilung des Sonnenlichtes – es den Bakterien erlauben sollte, zum Beispiel während ihrer Schwimmbewegungen, Änderungen im Lichtmilieu zu erkennen und sich entsprechend zu verhalten. Tatsächlich verhalten sich Halobakterien als schwimmende Organismen unterschiedlich in grün-orangem Licht gegenüber blau-ultraviolettem Licht. Der wellenlängenabhängige Wirkungsgrad der Photoenergetik, wie oben erwähnt, kann einer der Signalgeber sein. Um sich in dieser entscheidenden Frage halobakterieller Photoökologie jedoch nicht nur auf ein System

zu verlassen, haben Halobakterien die Sensorischen Rhodopsine I und II entwickelt. *Sensorisches Rhodopsin I* reagiert empfindlich auf kleinste Veränderungen im Wellenlängen-Gleichgewicht der Sonne, während *Sensorisches Rhodopsin II* schon „von Geburt an“ die heranwachsenden Bakterien vor zu viel Lichtgenuß warnt; entsprechend regulieren sie die Tauchtiefe in ihren teiltrüben Sole-Seen, in die kurzwelliges Licht weniger tief eindringt als langwelliges Licht [Wagner und Marwan, 1992].

Die Halobakterien-Zellen werden über ein Geißelbündel an einem Zellende zum Schwimmen angetrieben. Das Geißelbündel für sich besteht wiederum aus fünf bis zehn Geißelfilamenten, die eine rechts-gewundene halbsteife Helix bilden. Im Gegensatz zu eukaryotischen Geißeln, die mit dem Zellkörper fest verwachsen sind und peitschenartig schlagen, sind bakterielle Geißeln um ihre Achse frei drehbare Strukturen, die durch einen molekularen Rotationsmotor in ihrer Geißelbasis angetriebenen werden. Halobakterien schwimmen vorwärts durch Drehen des Geißelbündels im Uhrzeigersinn, rückwärts durch Drehen entgegen dem Uhrzeigersinn. Zellen im nicht gereizten Zustand schalten die Drehrichtung des Geißelbündels und damit die Schwimmrichtung etwa alle zehn Sekunden spontan um. Aufgrund von Brown'scher Molekularbewegung oder Kollision mit anderen Partikeln weicht häufig der Weg im Rückwärtsgang vom ursprünglichen Weg ab, so daß eine Zufallsverteilung der Einzelzellen am bakteriellen Tummelplatz erfolgt.

Licht-Reize und auch chemische Reize modulieren die Wahrscheinlichkeit, mit der der Motor umschaltet: Durch einen Lockreiz wird das spontane Umschalten verzögert, durch einen Fluchtreiz gefördert. Als Ergebnis dieses Umschaltens mit veränderter Wahrscheinlichkeit ergibt sich nach einem Mechanismus des gesteuerten Zufalls eine mittelbare, mit Umwegen behaftete, Orien-

tierung im Raum: Zellen werden durch grünes bis oranges Licht angelockt bzw. durch blaues bis ultraviolettes Licht in die Flucht geschlagen.

Der primäre photochemische Schritt in allen vier Retinal-Proteinen der Halobakterien ist die Isomerisierung des all-*trans* Retinal in seinen 13-*cis* Zustand mit nachfolgender Konformationsänderung der unterschiedlichen Apo-Proteine. Die Re-Isomerisierung des 13-*cis* Zustandes in den all-*trans* Zustand im Dunkeln wird über das Apo-Protein katalysiert, getrieben durch den Anteil der photonischen Energie, der bei der Protein-Relaxation wieder frei wird. Alternativ wird nach Absorption eines weiteren Photons der 13-*cis* Zustand im Licht photochemisch

rückbeschleunigt. Der wesentliche Unterschied zwischen den Pumpen und den Sensoren besteht in einer längeren Lebenszeit der 13-*cis* Zwischenstufe im Falle der Sensoren, beziehungsweise im Ionentransport, der die Retinal-Isomerisierungen der Pumpen begleitet.

Die Primärstruktur von SR-I wurde sowohl durch Protein-Sequenzierung als auch durch Klonieren und Gen-Sequenzieren bestimmt. Das Protein besteht aus 239 Aminosäuren, die die Membran über vermutlich sieben transmembrane Helices, vergleichbar dem Bakteriorhodopsin (siehe Abbildungen 1a und 1b), durchspannen. Eine Sequenz-Homologie von nur 14% zu Bakteriorhodopsin und Halorhodopsin wurde gefunden. Da au-

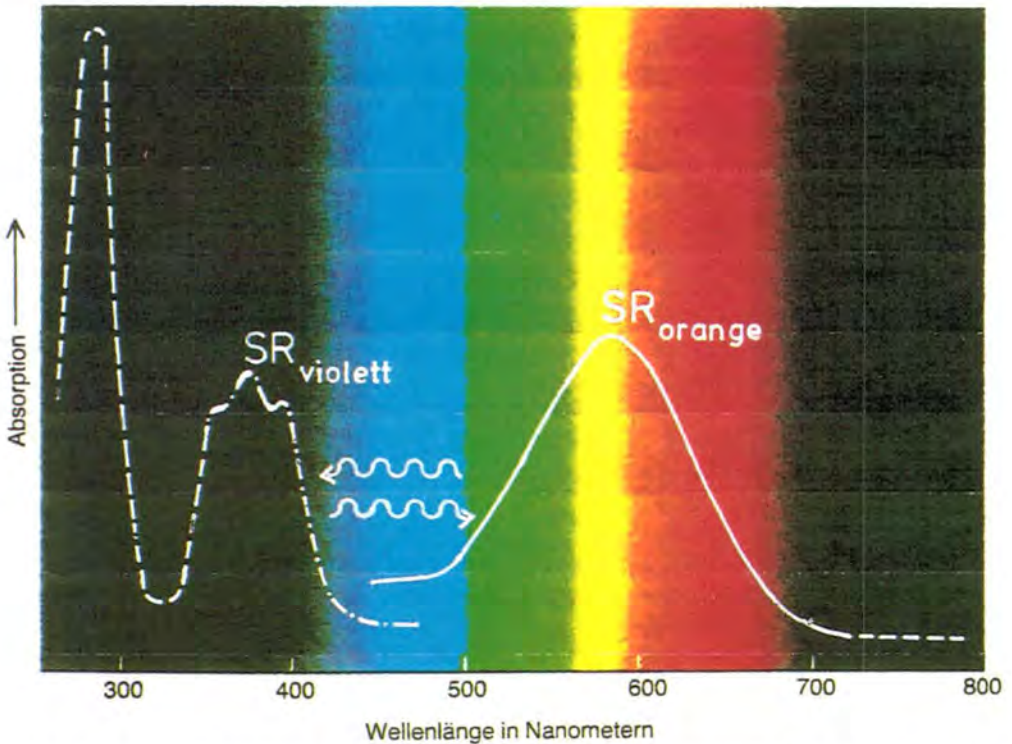


Abb. 1c: Die photonisch ineinander überführbaren Formen von Sensorischem Rhodopsin (SR-I), im Grundzustand zur Absorption von grün-orangem Locklicht (SR_{orange}) und im angeregten Zustand zur Absorption von blau-ultraviolettem Fluchtlicht (SR_{violett}). Das Absorptionsspektrum von SR_{violett} ist bis in den UV-B-Bereich extrapoliert. Nach Wagner, 1993.

Berdem keine Homologie zu Rinder-Rhodopsin und der Familie der Sieben-Helix-Rezeptoren besteht, die G-Protein-Kaskaden auslösen, scheinen die halobakteriellen Sensor-Rhodopsine eine neue Familie von Photorezeptoren darzustellen. Überraschend ist, daß der Sekundär-Struktur von SR-I offenbar die große cytoplasmatische Domäne fehlt, die von tierischen Rhodopsinen und eubakteriellen Chemotaxis-Rezeptoren bekannt ist. Dies läßt vermuten, daß die Signalweitergabe bei den Halobakterien entweder ein Ereignis innerhalb der Membran oder die Funktion eines zweiten assoziierten Proteines ist [Rothärmel und Wagner, 1994].

SR-I ist ein besonders schönes *Beispiel eines photochromen Pigmentes* (vergleiche Abbil-

dung 1 mit Abbildung 2), zellulär eingesetzt für die sensorische Unterscheidung von langwelligem gegenüber kurzwelligem Licht (Absorptionsmaxima 587 nm bzw. 373 nm). Nach Absorption eines Quants grün-orangen Lichtes durch den Grundzustand von SR-I bildet sich der relativ langlebige Zwischenzustand (SR-I₃₇₃), der ein Locksignal an den Flagellen-Motor sendet und dessen Umschalten verzögert (siehe Abbildung 1c). Wie oben erwähnt, kann der Zwischenzustand entweder thermisch im Dunkeln zerfallen oder er kann selbst ein Photon absorbieren, jetzt im kurzwelligeren Bereich, um einen Alternativ-Weg für die Rückreaktion einzuschlagen. Dieser Alternativweg schließt die Bildung eines Fluchtsignals ein und

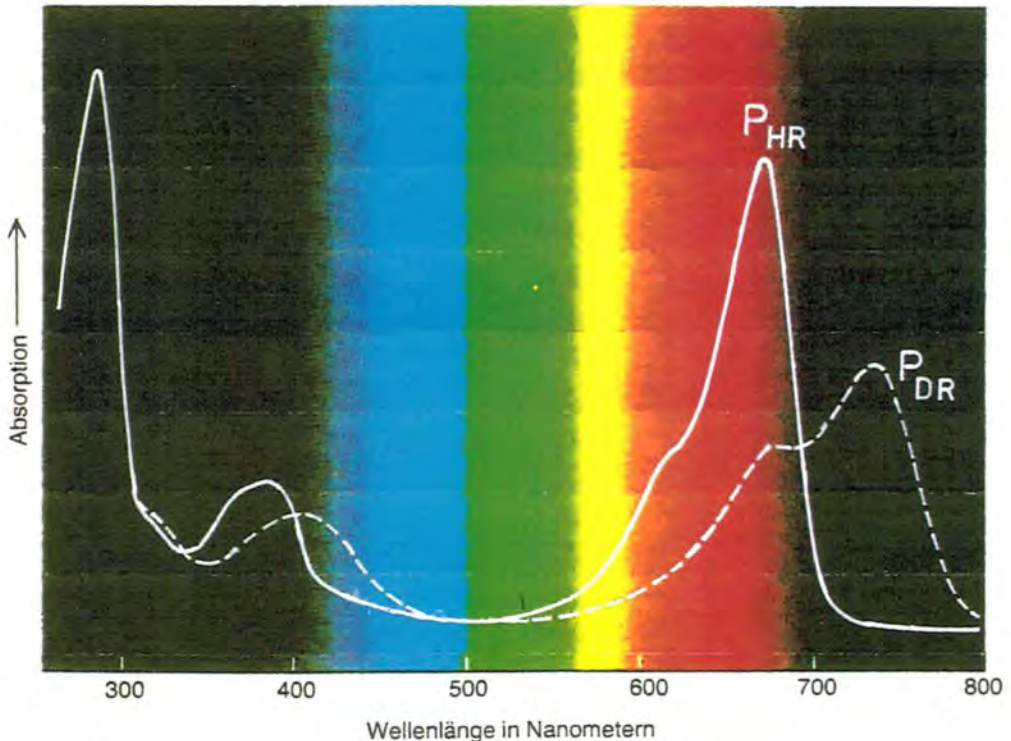


Abb. 2a: Die photonisch ineinander überföhrbaren Formen von Phytochrom, im Grundzustand zur Absorption von hellrotem Licht (P_{HR}) und im angeregten Zustand zur Absorption von dunkelrotem Licht (P_{DR}). Das Absorptionsspektrum von Phytochrom ist bis in den UV-B-Bereich extrapoliert. Phytochrom ist ein photochromer Schalter: P_{DR} = Ein; P_{HR} = Aus. Nach Hensel, 1993.

fördert ein Umschalten des Motors. Dieser Mechanismus der Farbunterscheidung zwischen Grün-Orange und Blau-UV beruht also auf einer einzelnen Photorezeptor-Spezies, wobei sowohl die Grün-Orange als auch die Blau-UV absorbierende Form photobiologisch wirksam sind (vergleiche hierzu den grundsätzlich simpleren Wirkungsmodus von Phytochrom: siehe unten).

(b) Mougeotia

Am Fallbeispiel der Halobakterien konnte die Photobiologie bis in den molekularen Bereich verfolgt werden. Eukaryotische Pflanzen sind intrazellulär kompartimentiert und funktionieren schon deshalb komplexer; für optimale *Photosynthese* ist jedoch auch hier günstige Lichtversorgung unerlässlich. Neben dieser Licht-Optimierung ist bei kompartimentierten Pflanzen sogar die Entwicklung der artspezifischen Gestalt lichtgesteuert (Photomorphogenese): Bekanntlich bilden auskeimende Kartoffeln im Dunkeln lange, bleiche Sprosse mit kleinen weißlichen Blättern, die unfähig zur Photosynthese sind. Sobald ein solcher Sproß das Licht sieht, ergrünt er rasch, die Blätter vergrößern sich, und die Pflanze nimmt ihre normale Gestalt an. Das *Phytochrom-System* ist der entscheidende Photorezeptor für diese Art Steuerungsprozesse (siehe Abbildung 2). Phytochrom besteht aus einer Lichtantenne, die chemisch dem Chlorophyll ähnelt, und einem Protein-Anteil; dieses Bauprinzip hatten wir bereits bei den Retinal-Proteinen kennengelernt (siehe Abbildung 1). Die Analogie läßt sich noch fortsetzen: Phytochrom vermag zwischen zwei Zustandsformen zu wechseln, nämlich zwischen einer Hellrot- und einer Dunkelrot-absorbierenden Form. Die Hellrotform des Phytochroms (P_{HR}) besitzt ein Absorptionsmaximum bei 665 nm Wellenlänge. Durch ein Lichtquant entsprechender Wellenlänge wird P_{HR} in die Dunkelrotform (P_{DR}) überführt, die maximal

bei 735 nm absorbiert. Bei Eintreffen eines Photons von dunkelrotem Licht wird P_{DR} photochemisch schnell oder im Dunkeln thermochemisch langsam, in die Hellrotform zurückverwandelt. Die physiologisch wirksame Form ist das P_{DR} (vergleiche den Unterschied zu SR-I; Abbildung 1c); liegt P_{DR} zellulär in ausreichender Konzentration vor, induziert es eine Kette molekularer Prozesse. Durch abwechselnde Belichtung mit Hellrot bzw. Dunkelrot können die beiden photochromen Formen fast beliebig oft ineinander umgewandelt werden, auch experimentell im Reagenzglas. Auf fast magisch anmutende Weise ist diese Umwandlung jeweils mit einem Farbumschlag verbunden, der analog auch bei den Retinal-Proteinen beobachtet werden kann; diese Tatsachen faszinieren immer wieder auch Teilnehmerinnen und Teilnehmer in entsprechenden Laborpraktika. Die Beobachtung verhilft zu einer wesentlichen Erkenntnis: Phytochrom ist ebenfalls ein Mitglied der Familie der *photochromen Pigmente*, das im Wirkungsmodus recht einfach ein- oder ausgeschaltet sein kann. Licht betätigt den Phytochrom-Schalter, je nach vorherrschender Wellenlänge im Spektrum.

In der Natur existiert gewöhnlich kein hellrots oder dunkelrotes Licht, sondern Weißlicht. Dies enthält beide Rotanteile, die sich nur bei Morgen- und Abendröte deutlich verlagern, und kann somit während des Tages den Phytochrom-Schalter sowohl einwie ausschalten. Die Situation scheint verwirrend, ist aber ziemlich einfach. Grob gesagt ist tagsüber im Weißlicht immer die Hälfte der Phytochrom-Schalter ein-, die andere ausgeschaltet (siehe Abbildung 2b), und das genügt als Signal, beispielsweise zum Auskeimen von Salatsamen (Achänen von *Lactuca sativa*), zur Auslösung von morphogenetischen Prozessen zum Beispiel bei der Kartoffel (siehe oben) oder zu Chloroplasten-Orientierungen, die wir uns jetzt ansehen wollen.



CARLÉ
BEDACHUNGEN

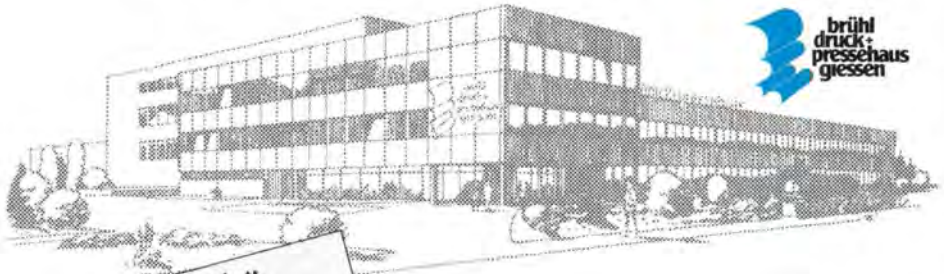
**Wir steigen Ihnen
auf's**

Dach

**Flachdach
Steildach
Metalldach
Fassade
Spenglerarbeit
Reparatur-Service**

Carlé GmbH & Co. KG Bedachungen · Oberlachweg 9 · 35394 Giessen
Telefon (06 41) 40 09-0 · Fax (06 41) 9 40 09-30

Mit der Zeitung durch die Jahrhunderte



Seit 1750
Ihre Tageszeitung

Aktuell
Unverwechselbar
Informativ

Die Chloroplasten als Organelle der Photosynthese – eingeordnet in die Funktionseinheit der Zelle – müssen bestrebt sein, sich optimal nach dem Sonnenlicht auszurichten: Bei starkem Licht versuchen sie durch zielgerichtete Deckungssuche, sich vor zu viel Licht zu schützen; daneben wird Photooxidation durch Carotinoide in der Chloroplastenmembran und notfalls durch den Kohlenhydrat-abbauenden Stoffwechselweg der Photorespiration vermieden. Bei schwachem Licht hingegen, wenn die Photosynthese noch nicht lichtgesättigt ist, versuchen sie das Maximum an Strahlungs-Energie zu absorbieren. Neben der Wahrnehmung der Lichtintensität spielt also die Wahrnehmung der Lichtrichtung eine wesentliche Rolle: Bei Dunkelheit sind die Chloroplasten in den Blattzellen zum Beispiel der Wasserlinse (*Lemna trisulca*) zufallsverteilt. Bei Schwachlicht wandern sie zielgerichtet in die Zellbereiche, die voll ausgeleuchtet sind; bei Starklicht suchen sie die gegenteiligen Positionen. Ähnliche Chloroplasten-Orientierungen, die immer unmittelbar-zielgerichtet ablaufen, finden sich bei Moosen, Farnen und Algen (vergleiche im Gegensatz dazu die mittelbare, mit Umwegen behaftete, Orientierung der oben diskutierten Halobakterien).

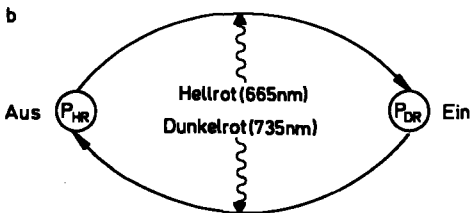


Abb. 2b: Funktions-Schema des photochromen Schalters Phytochrom. Der Grundzustand P_{HR} geht nach Hellrotbestrahlung um 665 nm Wellenlänge in den langlebigen Anregungszustand P_{DR} über. Bei Bestrahlung mit dunkelrotem Licht um 735 nm wird dieser Anregungszustand seinerseits energetisiert und fällt dann schnell in den Grundzustand P_{HR} zurück. Ohne Zusatzbelichtung zerfällt P_{DR} langsam (nicht gezeigt). Nach Hensel, 1993.

Chloroplasten werden durch die Skelett-Proteine der Zelle, das sogenannte Cytoskelett, bewegt. Häufig erlaubt das Protein Aktin, bekannt auch vom quergestreiften Muskel von Tier und Mensch, im Zusammenspiel mit Myosin die notwendige Bewegungsarbeit. Bei der Alge *Mougeotia* haften die Aktinfilamente an den Kanten des einzelnen bandförmigen Chloroplasten und ziehen zur Zellperipherie. Als Widerlager der Bewegung dürfte die Plasmamembran dienen. Eine Chloroplasten-Reorientierung kommt offenbar dadurch zustande, daß sich die Aktinbindungsstellen entlang der Plasmamembran verlagern (beziehungsweise ihre Bindungsaktivität ändern) und so den Chloroplasten über die Filamente in eine neue Position ziehen (siehe Abbildung 2c). Die Lichtrichtung wird über das Phytochroms-

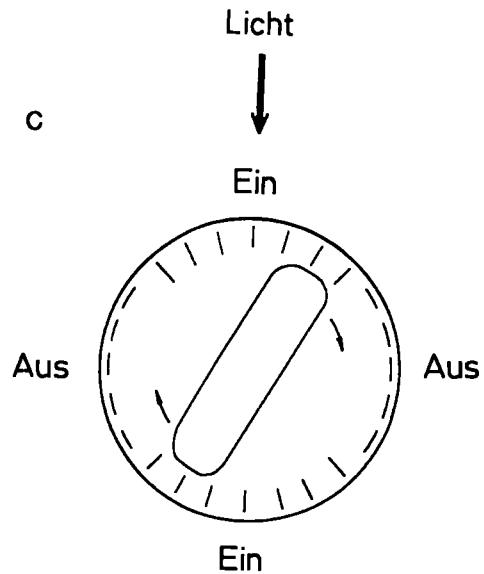


Abb. 2c: Schematischer Querschnitt durch die zylindrische Zelle der Alge *Mougeotia*. Die Striche stellen die Phytochrom-Antennen dar; die Schalter werden bei einseitigem Licht lokal ein- bzw. ausgeschaltet. Die resultierende Drehung des diagonal eingespannten Chloroplasten ist durch gebogene Pfeile angedeutet. Nach Hensel, 1993.

stem erkannt, während ein Cryptochrom die Lichtintensität mißt. Das vektorielle Signal durch Phytochrom wird mit dem skalaren Signal durch Cryptochrom in einer Transduktionskette verrechnet und führt unmittelbar zur Flächenstellung unter Schwachlichtbedingungen bzw. Kantenstellung unter Starklichtbedingungen [Wagner und Grolig, 1992; Wada et al., 1993].

Zur Photochemie und Lokalisation von Phytochrom bei *Mougeotia* existiert eine ausgearbeitete Hypothese: Die Phytochrom-Moleküle im Grundzustand (P_{HR}) liegen mit ihren lichtabsorbierenden Achsen, den Lichtantennen, parallel zur zylindrischen Zelloberfläche. Bei Bestrahlung werden nun vorwiegend jene Phytochrom-Moleküle in ihre Dunkelrot-absorbierende Form (P_{DR}) überführt, die senkrecht zum Lichteinfall stehen. Es bildet sich so ein P_{DR}/P_{HR} -Gradient aus zwischen den Zellflanken und der Front- und Rückseite der Zelle. Die Lichtantennen der P_{DR} -Moleküle liegen nicht – wie bei P_{HR} – parallel der Zelloberfläche, sondern „klappen um“ und stehen nun senkrecht. Dieser sogenannte Flip-Flop-Dichromismus sorgt dafür, daß der Phytochromgradient entlang dem Zylinderumfang langfristig erhalten bleibt – ein Muster ist entstanden. Das feingewebte Cytoskelett an den Plastidenkanten greift nun dieses Muster ab und setzt so schließlich Lichtrichtung in Bewegungsrichtung um. An der Bewegungsausführung ist, neben Actomyosin und Calcium, das Protein Calmodulin beteiligt.

(c) Hafer-Keimling und seine Verwandte

Ein auskeimender Samen richtet in der Regel seine Wurzel vom Licht weg (negativer Phototropismus), während der Sproß dem Licht folgt (positiver Phototropismus). Die Haferkoleoptile ist für dieses Phänomen ein klassisches Untersuchungsobjekt und wird unter den Süßgräsern nur von dem für die

Weltenernährung so wichtigen Reis übertroffen: Schon Charles und sein Sohn Francis Darwin beschrieben in ihrem 1880 erschienen Buch *The Power of Movement in Plants*, daß die Koleoptilenspitze der Ort sein müsse, an dem die Richtung des einfallenden Lichtes wahrgenommen wird (siehe Abbildung 3). Die Stärke dieser positiven Koleoptil-Krümmung bleibt bei konstanter Lichtdosis konstant, gleichgültig, ob die Bestrahlungsstärke oder die Bestrahlungsdauer variiert werden. Daher gilt für solche Reaktionen das sog. Reizmengengesetz: Reizmenge = Intensität (I) \times Einwirkungszeit (t).

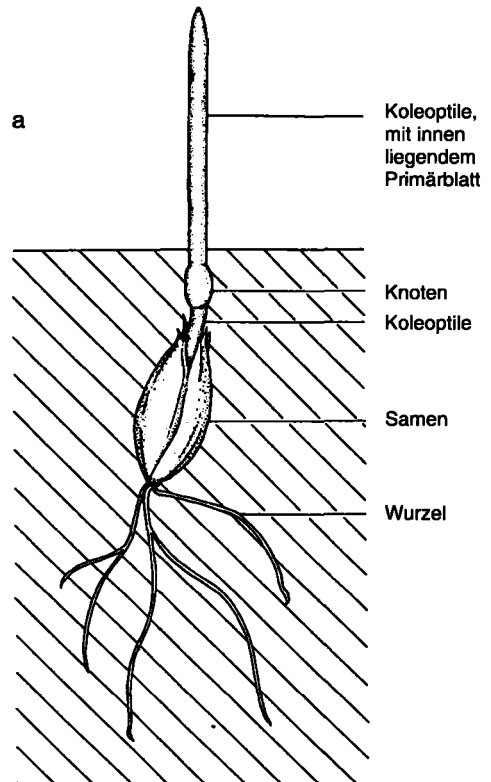


Abb. 3a: Der Aufbau eines auskeimenden Getreidekorns. Oberhalb des ersten Knotens wächst das Primärblatt, das erste Blatt am Sproß, aus. Es wird von der scheidenartigen Koleoptile umhüllt. Im weiteren Keimungsverlauf stellt die Koleoptile ihr Wachsen ein und wird vom Primärblatt durchstoßen. Nach Hensel, 1993.

Trotz intensivster Bemühungen konnte noch nicht geklärt werden, welches Pigment als Photorezeptor für den Phototropismus der Koleoptile der Süßgräser, einschließlich der bekannten Sorten wie Hafer, Reis, Weizen, Gerste, Roggen, Hirse und Mais entscheidend ist. Wellenlängen des ultravioletten und des Blaubereichs rufen eine deutliche Reaktion hervor. Das Wirkungsspektrum zeigt im Blaubereich zwei Maxima; dies deutet zunächst auf Carotinoide hin, erlaubt aber nicht die Erklärung der Lichtwirkung im UV-Bereich. Dort besitzt das Absorptionsspektrum von Flavinen einen deutlichen Gipfel; es weicht jedoch im Blaubereich vom Verlauf des Wirkungsspektrums ab. Da die beteiligten Pigmente also noch nicht bekannt sind und unter Umständen weitere Photorezeptoren wie die Pterine berücksichtigt werden müssen, hat die vorläufige Summen-Bezeichnung „Cryptochrom“ auch hier noch ihre Berechtigung. Bei dem unscheinbaren Wildkraut *Arabidopsis* (Ackerschmalwand), das der pflanzlichen Molekularbiologie den Zugang eröffnet hat, wurde kürzlich ein Pterin/Flavin-Chromoprotein als Blaulicht-Rezeptor molekularbio-

logisch konkretisiert [Ahmad und Cashmore, 1993].

In der vielzelligen Koleoptile wird die Lichtrichtung über den Helligkeitsunterschied im Gewebequerschnitt registriert (siehe Abbildung 3). Mit sensibler Glasfaseroptik konnte dieser Lichtgradient direkt gemessen werden (er beträgt 1:4 zwischen der beschatteten und der belichteten Seite in der kuppelförmigen Spitze der Koleoptile). Der Helligkeitsgradient und damit der Gradient angeregter Photo-Rezeptoren wird in eine komplizierte Wachstumsreaktion umgesetzt: Die Wachstumshemmung auf der belichteten Seite geht mit einer leichten Wachstumsförderung auf der Schattenseite einher. Wie sich zeigen läßt, ist das pflanzliche Wuchshormon Auxin für die Wachstumssteuerung in Haferkoleoptilen verantwortlich (siehe Abbildung 3b). Auxin wird in der Koleoptilenspitze synthetisiert und strömt zur Steuerung von Geradeaus-Wachstum laminar von der Spitze im Koleoptil-Mantel nach unten. Für den Phototropismus bedeutet dies, daß die Photorezeptor-Aktivierung zu einer Umsteuerung des laminaren Auxinstromes führt, mit dem Ergebnis erhöhter Strömungsdichte auf der be-

b

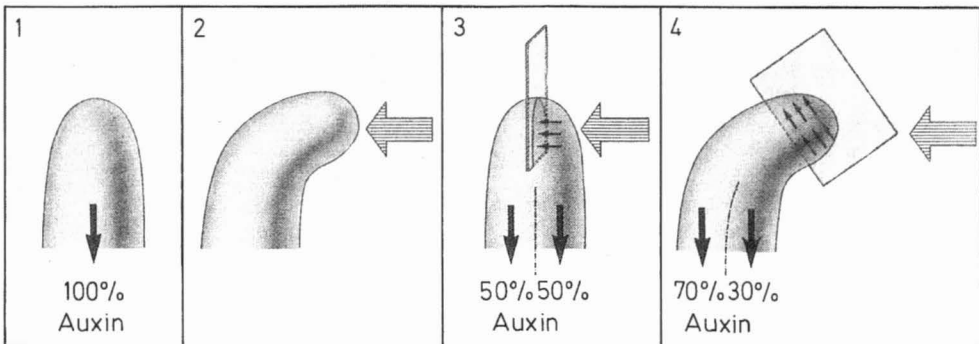
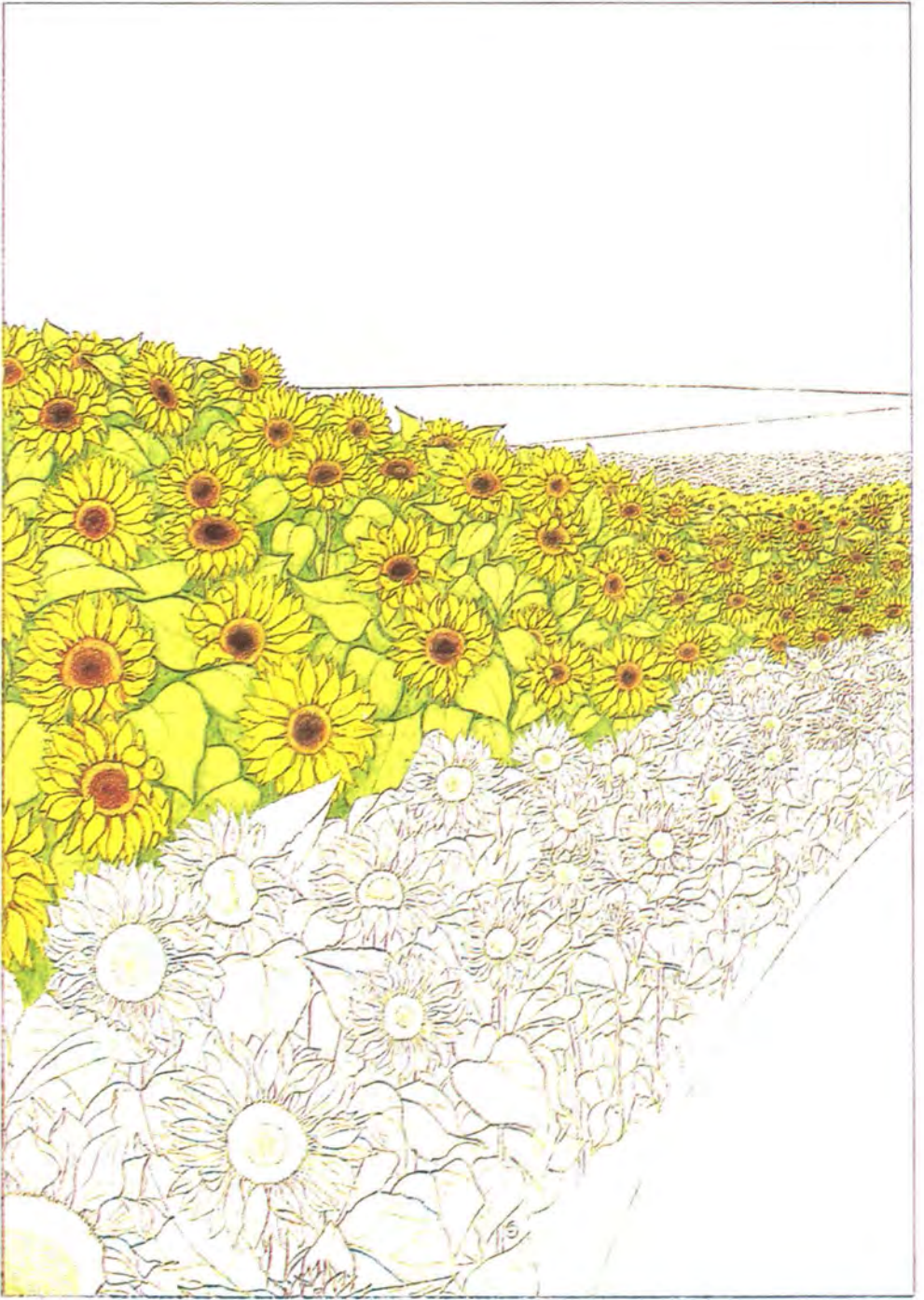


Abb. 3b: Phototrope Krümmung einer Koleoptile und die Rolle von Quer- und Längstransport des Wuchshormons Auxin. (1) Lichteinfall von oben: Laminarer Auxintransport von der Koleoptilspitze nach unten. (2) Lichteinfall von rechts: positive Krümmung. (3) Lichteinfall von rechts, Quertransport von Auxin durch senkrecht zum Lichteinfall eingeschoenes Diaphragma gehemmt: unveränderter Auxintransport nach unten, keine Krümmung. (4) Lichteinfall von rechts, Quertransport von Auxin durch parallel zum Lichteinfall eingeschoenes Diaphragma nicht gehemmt: veränderter Auxintransport nach unten, positive Krümmung. Nach Lüttge et al., 1994.



schatteten und verminderter Strömungsdichte auf der belichteten Koleoptilseite. Der Mechanismus der Lichtsteuerung des Auxintransportes ist noch unbekannt.

Epilog

Jeder von uns ist sicherlich schon einmal erfreut um ein Sonnenblumenfeld herumgewandert um die präzise Ausrichtung der Blüten zu bewundern: Durch Wachstumsbewegung können die Blütenstände junger Sonnenblumen dem Gang der Sonne folgen; bei älteren Pflanzen hört diese Fähigkeit unvermittelt auf und führt dazu, daß alle Blütenstiele gen Osten ausgerichtet bleiben [Hensel, 1993]. Führt der Weg von Westen an das Feld heran, so sieht man zunächst nur die grünen Hochblätter. Geht man weiter um das Feld herum, so zeigen sich die Blütenstände von der Seite, und schließlich blickt man auf Zehntausende goldgelber, gleichförmig ausgerichteter Sonnenblumen (siehe Abbildung 4).

Dieses Beispiel im Großmaßstab macht uns den langen Entwicklungsweg deutlich, den die Seh-Fähigkeit auch bei Pflanzen seit Urorganismen wie den Halobakterien zurückgelegt hat. Grundprinzipien, dort schon erkennbar, wurden oft beibehalten und durch die einsetzende intrazelluläre Kompartimentierung zunehmend komplexer vernetzt. Hinzu kommt der Übergang von der einzelligen zur mehrzelligen und schließlich vielzelligen Pflanze, mit einsetzender Zell-Zell-Kommunikation bis hin zu ausgeprägter Gewebespezifität. Der Kosmos der Einzelzelle wurde so dreidimensional erweitert.



Abb. 4: Das typische Erscheinungsbild eines Feldes mit blühenden Sonnenblumen: Einheitlich recken sich Tausende von Blütenständen der Sonne entgegen. Junge Sonnenblumen folgen dem Tagesgang der Sonne, ältere Pflanzen behalten schließlich eine feste Position bei – sie schauen alle gen Osten. Aus Hensel, 1993; Zeichnung von Elisabeth Jansen, Oberdorf 43, 53804 Much; reproduziert.

Pflanzen haben die Fähigkeit zur freien Ortsbewegung im Laufe ihrer Höherentwicklung frühzeitig aufgegeben; im Augenblick der Bodenverankerung ist für Pflanzen die Standortentscheidung gefallen. Sie fordert dann vielfältige Optimierungen auch der Lichtnutzung, mit dem für uns Menschen so erfreulichen Ergebnis eines ausgerichteten Sonnenblumenfeldes oder eines geschlossenen Blätterdaches in einem gesunden Wald. Die Lichtorientierung der Pflanzen ist ein entscheidender Faktor für die Bilanz eingefangener thermo-nuklearer Energie der Sonne, ohne die tierisches und menschliches Leben nicht denkbar wären. Pflanzliche Orientierung in ihrer vielfältigen und zunehmend verstandenen Vernetzung bietet ein Lehrstück für effiziente Energienutzung unter umweltfreundlichen Bedingungen. Der Mensch war schon immer findig im Erkennen von Naturabläufen bis in den molekularen und atomaren Bereich. Zur Lösung augenfälliger Probleme sollte er auch fähig sein, von der pflanzlichen Photobiologie bis ins Detail zu lernen.

Danksagung

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft und das Bundesministerium für Forschung und Technologie haben die Arbeiten im Gießener Institut großzügig unterstützt. Für hilfreiche Hinweise danke ich Herrn Dr. Franz Grolig.

Literatur

- 1 Ahmad, Margaret and Cashmore, A.R.: HY4 gene in *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature* 366 (1993) 162–166.
- 2 Hensel, W.: Pflanzen in Aktion. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg-Berlin-Oxford 1993.
- 3 Lüttge, U., Kluge M. und Bauer, Gabriela: Botanik. Ein grundlegendes Lehrbuch. Verlag Chemie, Weinheim 1994.
- 4 Oesterhelt, D., Bräuchle, Ch. and Hampp, N.: Bacteriorhodopsin: a biological material for information processing. *Quart. Reviews Biophysics* 24 (1991) 425–478.

5 Rothärmel, T. and Wagner, G.: Isolation and characterization of a calmodulin-like protein from *Halobacterium salinarum*. *Journal of Bacteriology* (1994)

6 Wada, M., Grolig, F. and Haupt, W.: Light-oriented chloroplast positioning. Contribution to progress in photobiology. *J. Photochem. Photobiol.* 17 (1993) 3–25.

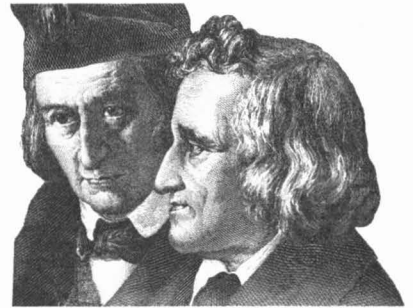
7 Wagner, G.: Halobakterien – Leben im biotischen Grenzbereich. In: *Extremophile – Mikroorganismen in*

ausgefallenen Lebensräumen (K. Hausmann, B.P. Kremer, Hsg.), Verlag Chemie, Weinheim 1993.

8 Wagner G. and Grolig, F.: Algal chloroplast movements. In: *Algal Cell Mobility* (M. Melkonian, ed.), Chapman and Hall, New York 1992.

9 Wagner, G. and Marwan, W.: Locomotion. *Progress Botany* 53 (1992), 126–152.

So manche Geldweisheit gehört ins Reich der Märchen.



„Wer gut essen will, kauft Aktien. Wer gut schlafen will, nimmt Anleihen.“ Noch immer zitiert man diese alte Börsenregel gern.

**Jakob und
Wilhelm Grimm
auf dem
1000-Mark-Schein.**

Obwohl es sich längst herumgesprochen hat, daß gerade die festverzinslichen Wertpapiere ihre Besitzer oft mit ebenso sicheren wie satten Erträgen verwöhnen.

Und daß man auch die verlockenden Chancen der Aktienanlage nutzen kann, ohne seine verdiente Nachtruhe aufs Spiel zu setzen. Zum Beispiel, indem man in ausgewählte Aktienfonds investiert, die erfahrene Profis kontinuierlich betreuen.

Daß Reichtum unerwartet vom Himmel fällt, wie im Märchen vom Sterntaler, bleibt auch künftig der Erzählkunst der Brüder Grimm vorbehalten.

Zuverlässigere Tips zum Mehren Ihres Vermögens geben Ihnen unsere Beraterinnen und Berater.

Dresdner Bank

