©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Chemische Steuerung der Pflanzenentwicklung

Hochschul-Prof. Dr. Riklef KANDELER, Wien

Vortrag gehalten am 4. April 1973

Entwicklung ist ein Prozeß, den wir alle von uns selbst kennen. Als Erwachsene gehen wir allerdings gerne davon aus, daß wir die Entwicklung schon hinter uns haben. Entwicklung, so denken wir, ist auf den ersten Lebensabschnitt beschränkt. Es folgt eine lange Phase des Erwachsenseins und erst später setzen dann Alterungsprozesse ein. Biologisch gesehen ist das jedoch nicht richtig. Der Physiologe R. Ehrenberg hat schon 1923 erstmals darauf hingewiesen, daß wir von Lebensbeginn ab altern. Anderseits laufen Wachstum und Gestaltbildung bis zum Lebensende weiter. Formbildung und Alterung gehen also nebeneinander her. Entwicklung verstehen wir daher erst, wenn wir Strukturaufbau und Strukturabbau in die Betrachtung einbeziehen. Bei Pflanzen sind diese Verhältnisse besonders deutlich: Ein Baum, der seine Blätter abwirft, bildet gleichzeitig neue Blätter in den Knospen. Daß aber auch in den Zellen eines Organes Strukturaufbau

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

und -abbau nebeneinander herlaufen, hat Matile an den Blüten der Trichterwinden gezeigt. Die Kurve des Eiweißgehaltes der Blütenkrone ist nur die Resultante aus gleichzeitigem Eiweißaufbau und Eiweißabbau. Im ersten Entwicklungsabschnitt ist neben dem relativ starken Eiweißaufbau ein Eiweißabbau nachweisbar. Im späteren Entwicklungsverlauf bleibt neben dem dann dominierenden Eiweißabbau ein Eiweißaufbau deutlich erhalten.

Der Zustand, in dem aufbauende und abbauende Vorgänge gleich stark sind, ist auf einen sehr kurzen Zeitraum beschränkt. Die Lebensprozesse sind zu kompliziert, als daß auf längere Zeit ein Gleichgewicht aufrecht erhalten werden könnte. Trotz aller Kontroll- und Regelprozesse, die die mannigfaltigen Stoffwechselprozesse in Zellen, Geweben und Organen koordinieren, sind fortwährende Strukturänderungen, also Entwicklungsprozesse, unumgänglich. Entscheidend ist nun für den Organismus, daß auch diese Dynamik ihrerseits wiederum kontrolliert bzw. reguliert wird.

Eine große Rolle bei der Steuerung der Pflanzenentwicklung spielen bestimmte chemische Substanzen. Anhand eines Einzelbeispieles, der Blütenbildung, wollen wir uns zunächst ansehen, welche Substanzen es sind, die eine entwicklungssteuernde Funktion in der Pflanze übernehmen können. Bei der Zichorie kann man die Blütenbildung einerseits mit Oestrogenen, andererseits mit Gibberellinen auslösen. Die Wirksamkeit der Oestrogene ist besonders bemerkenswert, da diese Stoffe bei Tier

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

und Mensch als weibliche Geschlechtshormone bekannt sind. Der Nachweis der blühinduzierenden Wirkung einer Substanz genügt jedoch nicht, um ihr eine Steuerfunktion in der Pflanze zuzusprechen. Es könnte ja ein „Drogeneffekt" vorliegen. Die Untersuchungen von Kopcewicz haben nun aber ergeben, daß bei verschiedenen Pflanzen Oestrogene immer gerade dann gebildet werden, wenn die Blütenbildung beginnt. Diese Stoffe scheinen also an der Steuerung der Blütenbildung beteiligt zu sein. Ob sie allerdings als echte Blühhormone anzusehen sind, bleibt noch zu prüfen. Denkbar wäre auch, daß sie normalerweise nicht eigentlich die Blütenbildung auslösen, sondern die Aufgabe haben, den einmal hergestellten Blühzustand zu stabilisieren.

Unter den typischen Pflanzenhormonen sind bisher die Gibberelline am intensivsten in ihrer Wirkung auf die Blütenbildung untersucht worden. Kurztagpflanzen benötigen in der Regel einen relativ niedrigen, Langtagpflanzen einen relativ hohen Gibberellinspiegel zur Blütenbildung. Sowohl bei Kurztagpflanzen als auch bei Langtagpflanzen nimmt der Gibberellingehalt bei Übertragung in Kurztag ab. Bei der schwarzen Johannisbeere steigt im Kurztag gleichzeitig der Gehalt an Hemmstoffen vom Abscisinsäuretyp („Abscisine"). Auch diese Phytohormongruppe ist offensichtlich an der Vermittlung des photoperiodischen Reizes beteiligt. Bei der Kurztagpflanze *Lemna paucicostata* ist Blütenbildung im Langtag insbesondere dann zu erreichen,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

wenn nicht nur der Gibberellingehalt durch Zugabe des Herbicids CCC erniedrigt, sondern auch der Abscisinsäuregehalt durch „Zufütterung" erhöht wird.

Eine der kleinsten Blütenpflanzen ist *Wolffia microscopica*, deren Sprosse nur etwa 1 mm lang sind. Als freischwimmende Wasserpflanze ist sie — ähnlich wie auch *Lemna* — für Fütterungsversuche besonders geeignet, da die Applikation der zu untersuchenden Stoffe über die Nährlösung erfolgen kann. Die Pflänzchen können in Erlenmeyerkolben oder Reagenzgläsern steril und unter definierten Licht- und Temperaturbedingungen kultiviert werden. An diesem Material sind daher besonders viele stoffliche Wirkungen auf die Blütenbildung gefunden worden (s. Lemnaceen in Tabelle 1). Hier sei zunächst erwähnt, daß Maheshwari und Mitarbeiter bei *Wolffia microscopica* mit Cytokininen (also einer weiteren Phytohormongruppe) Blütenbildung erreichen konnten.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1

Chemoregulation der Blütenbildung bei Lemnaceen und Plumbago indica

	Lemnaceen LTP	Lemnaceen KTP	Plumbago KTP
Hormone			
Oestrogene	+		
Gibberelline	+	—	—
Auxine		—	—
Abscisine		+/—	+
Cytokinine	—	+	+
Äthylen	—	0	+
Metabolite			
Zucker	+/—	+/—	+
Nucleinsäure-Bausteine	+/—	+/—	—
Stickstoff-Verbindungen	+/—	+/—	+
Cofaktoren			
Ascorbinsäure	+/—	+	
NADH	+/—	—	
Fe^{3+}	+/—	+	
Cu^{2+}	—	+	
Permeabilitätsändernde Stoffe			
Acetylcholin	—	+	
Ca^{2+}		+/—	

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

LTP = Langtagpflanzen
KTP = Kurztagpflanzen
\+ = Blühförderung
— = Blühhemmung
+/— = Blühförderung oder Blühhemmung je nach den Versuchsbedingungen
0 = keine Wirkung

Ein anderes wichtiges Untersuchungsobjekt ist die Kurztagpflanze *Plumbago indica*. Dem Ehepaar Nitsch gelang es, Stengelstücke dieser Pflanze im Reagenzglas auf Agar zur Regeneration von vegetativen Sprossen bzw. Blüten zu bringen. Auch in diesem Zusammenhang wurden viele stoffliche Beeinflussungen der Blütenbildung erreicht (Tabelle 1). Es zeigte sich, daß alle bisher bekannten Phytohormongruppen wirksam sind. Durch Zugabe von Gibberellinen oder Auxinen wurde die Blütenbildung gehemmt, durch Gabe von Abscisinsäure, Cytokininen bzw. Äthylen gefördert.

Hormone sind Botenstoffe, die die Prozesse in den verschiedenen Teilen eines Organismus aufeinander abstimmen. Sie besitzen also stets und ausschließlich die Aufgabe, bestimmte Stoffwechsel- und Entwicklungsprozesse umzusteuern. Ihre Beteiligung an der Blühinduktion ist daher nicht verwunderlich. Interessant ist nun, daß auch solche Stoffe über die jeweilige Form der Weiterentwicklung mitentscheiden, die primär andere Aufgaben im Stoffwechsel besitzen. So hat etwa die Zuckerkonzentration in der Pflanze häufig eine besondere Bedeu-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

tung für die Blütenbildung. Aus den Versuchen mit *Plumbago*-Stengelstücken ist zu entnehmen, daß hier nicht einfach eine allgemeine Entwicklungsförderung vorliegt. Je nach der Rohrzucker-Konzentration im Nähragar werden vegetative Sprosse oder Blüten gebildet.

Ein spezifischer Effekt ist vor allem dann deutlich, wenn eine Substanz zwar die Blütenbildung beeinflußt, das vegetative Wachstum aber weder fördert noch hemmt. Neben verschiedenen Aminosäuren ist es bei *Lemna gibba* das Ammonium-Ion, das in diesem Sinne speziell die Blütenbildung verhindert. Ein weiteres Beispiel für die Wirkung von Stoffwechselzwischenprodukten (Metaboliten) sind die Nucleinsäure-Bausteine. Butenko kultivierte Sproßspitzen der Kurztagpflanze Perilla auf Agar und erhielt Blütenbildung im Langtag, wenn er dem Nährboden Adenosin zugab. Auch hier liegt keine allgemeine Entwicklungsförderung vor, da die blühenden Regenerate kleiner blieben als die vegetativen Kontrollen.

Insbesondere bei den Untersuchungen mit Lemnaceen hat sich ergeben, daß außer den bisher genannten Stoffen auch verschiedene Stoffwechsel — Cofaktoren, sowie ferner bestimmte permeabilitätsändernde Stoffe die Blühreaktion der Pflanze bestimmen können. Die Kurztagpflanze *Lemna paucicostata* kann im Langtag zur Blüte gebracht werden, wenn der Nährlösung gleichzeitig Ascorbinsäure (Vitamin C) und Acetylcholin zugegeben wird. Acetylcholin ist bei vielen tierischen Nerven für die

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Impulsübertragung an den Synapsen verantwortlich und übt seine Wirkung über eine Erhöhung der Membrandurchlässigkeit aus.

Betrachtet man das bisher Gesagte noch einmal zusammenfassend (vgl. Tabelle 1), so ist ganz deutlich, daß eine große Zahl sehr unterschiedlicher Substanzen an der Steuerung der Blütenbildung teilnimmt. Man kann sich diese Tatsache zunächst verständlich machen mit dem Hinweis, daß es für die Pflanze sinnvoll ist, wenn zu der Entscheidung: „Blühen oder Weiterwachsen?" die Zustimmung der verschiedensten „Instanzen" vorliegt. Diese Formulierung ist jedoch nur ein Bild und enthebt uns nicht der Aufgabe, die Wirkungsweise jedes einzelnen dieser Stoffe zu analysieren.

Im zweiten Teil des Vortrages wollen wir uns daher mit der Frage nach dem Wirkungsmechanismus stofflicher Entwicklungssteuerung beschäftigen. Am besten untersucht sind in dieser Hinsicht die Hormone. Um die Wirkungsweise der Cytokinine und Abscisine kennenzulernen, sehen wir uns ihre steuernde Wirkung auf den Vorgang der Blattalterung näher an.

Der herbstliche Kurztag steigert den Abscisin-Gehalt im Blatt und ruft damit eine Beschleunigung der Vergilbung hervor. Die Cytokinine, die aus der Wurzel über die Leitbahnen in die Blätter transportiert werden, verlangsamen andererseits die Blattalterung. Die antagonistische Wirkung der beiden Hormone ist häufig sehr einfach demonstrierbar. Während die Blattflächen zwischen den Ner-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

ven im Herbst relativ schnell gelb werden (etwa bei Wein- oder Eichenblättern), bleiben die Gewebe in der direkten Umgebung der Nervatur (also der Cytokininquelle) noch lange grün. Auch im Experiment ist der gegensätzliche Effekt von Abscisinen und Cytokininen gut nachzuweisen. Abscisinsäure induziert nach den Untersuchungen von van Overbeek und Mitarbeitern bei *Lemna*-Sprossen Vergilbung und Winterknospenbildung. Zusätzliche Gabe von Benzyladenin hebt den Abscisinsäure-Effekt auf.

Bei genauerer Untersuchung der Cytokininwirkung auf die Blattalterung zeigt sich ein weiterer Effekt. Behandelt man nur die eine Hälfte eines Tabakblattes mit Kinetin, so wird in diesem Teil die Vergilbung unterbunden. In der anderen Blatthälfte wird das Gelbwerden dagegen deutlich beschleunigt. Die Ursache für diese Umkehrung der Cytokininwirkung in der Nachbarschaft des Hormons fanden Mothes und Engelbrecht. Anwesenheit von Cytokinin an einer Stelle sorgt dafür, daß verschiedene Stoffe (Phosphat, Sulfat, Glucose, Aminosäuren) aus der Umgebung bevorzugt dorthin transportiert werden. Wird z. B. auf das eine Fiederblatt von Saubohnen-Blättern ein Tropfen mit radioaktiv markiertem Glycin aufgetragen, so wandert das Glycin in das andere Fiederblatt nur dann, wenn dies mit Kinetinlösung besprüht wird. Werden dagegen Glycin und Kinetin auf das gleiche Fiederblatt appliziert, unterbleibt sogar die Ausbreitung des Glycins in dieser Fieder. Cytokinine induzieren

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

also einen gerichteten Stofftransport. Da dieser Transport auch gegen das etwa vorhandene Konzentrationsgefälle durchgeführt wird und damit nur von besonderen „Pumpen" in den Plasmamembranen, den sog. Permeasen bewerkstelligt werden kann, kommen wir zu der Schlußfolgerung, daß die Cytokininwirkung in diesem Fall in einer Aktivierung oder Induktion von Permeasen besteht. Zur weiteren Demonstration dieses Mechanismus der Cytokininwirkung sei kurz auf die Ausnützung des Effektes durch Parasiten hingewiesen. Blattbewohnende Insektenlarven der Gattung *Nepticula* scheiden einen cytokininartigen Stoff aus und erreichen dadurch eine Verbesserung der Ernährung an ihrem Aufenthaltsort. Ganz Entsprechendes gilt für den Rostpilz *Uromyces phaseoli*, der auf Bohnen-Blättern schmarotzt. Auch er sorgt durch Cytokinin-Ausscheidung dafür, daß organische Substanzen (z. B. radioaktiv markiertes Glycin) in gesteigertem Maß an die infizierte Stelle transportiert werden.

Das Vergilben der Blätter beruht auf einem Abbau des Chloroplasteneiweißes und als Folge auf einem Abbau der Chlorophylle. Die Blattvergilbung und ganz allgemein die Blattalterung sind also primär von dem Kräfteverhältnis von Eiweißsynthese und Eiweißabbau abhängig. Die Cytokinine kontrollieren dieses Kräfteverhältnis indirekt dadurch, daß sie die für die Synthese notwendigen Bausteine umverteilen. Mit dieser Erklärung ist jedoch nur der eine Teil der Cytokininwirkung erfaßt. Aus

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

weiteren Untersuchungen geht hervor, daß die Cytokinine zusätzlich auf einem anderen Wege in den Eiweißhaushalt eingreifen.

Die Arbeitsgruppe Udvardy, Farkas und Mitarbeiter hat gezeigt, daß in Hafer-Blättern die Aktivität einer bestimmten Ribonuclease durch Kinetin gemindert, durch Abscisinsäure aber erhöht wird. Die Effekte treten innerhalb von 3 Stunden auf, also zu einem Zeitpunkt, zu dem eine allgemeine Beeinflussung des Eiweißhaushaltes noch nicht feststellbar ist. Gerade die Ribonucleasen haben nun aber eine entscheidende Bedeutung für die Eiweißsynthese. Sie katalysieren den Abbau von Ribonucleinsäuren, die ihrerseits eine Voraussetzung für den Aufbau der Eiweiße sind. Wenn also Kinetin die Ribonuclease-Aktivität herabsetzt, dann wird auf diese Weise die Fähigkeit zur Eiweißbildung verbessert und so z. B. die Vergilbung gehemmt.

Insgesamt läßt sich festhalten, daß die Cytokinine einerseits in den Stofftransport und andererseits in die Aktivität bzw. die Bildung von Enzymen steuernd eingreifen. In dieser allgemeinen Form gilt die Aussage auch für alle anderen Pytohormone. Immer wieder hat die Analyse ergeben, daß Änderungen an Membranen und der Enzymgarnitur die beiden Primäreffekte der pflanzlichen Hormone sind. Damit ist eine gewisse Vorstellung gewonnen von der chemischen Steuerung der Pflanzenentwicklung. Die Ausarbeitung der Steuerungsmechanismen im Einzelnen für jeden einzelnen Stoff und die Untersuchung der vielen Wechsel-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

wirkungen zwischen den verschiedenen Steuerungsvorgängen bleibt jedoch eine Aufgabe der Zukunft. Abschließend sei noch ein Wort zu den betrachteten Alterungsprozessen gesagt. Wir haben gesehen, daß auch die Alterung gesteuert und in bestimmten Situationen beschleunigt wird. Die Alterung ist also vom Organismus selbst „gewollt". Es handelt sich bei der Alterung nicht um einen Verschleiß oder gar (wie manche Mediziner auch heute noch meinen) um eine Krankheit, die es zu kurieren gilt. Altern ist ohne Zweifel ein biologisch sinnvoller Vorgang. Auch für uns selbst ist es wichtig, uns mit diesem Gedanken anzufreunden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1973

Band/Volume: 113

Autor(en)/Author(s): Kandeler Riklef

Artikel/Article: Chemische Steuerung der Pflanzenentwicklung. 28-39