Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaften beider Basel

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Basel ; Naturforschende Gesellschaft Baselland

Band: 9 (2006)

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

Autor: Stöcklin, Jürg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-676593

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

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

Jürg Stöcklin

Zusammenfassung: Der im schweizerischen Gentechnikgesetz verwendete Begriff der «Würde der Kreatur» wirft die Frage auf, welche spezifischen Eigenschaften die «Würde» von Pflanzen begründen können. In der vorliegenden Literaturstudie werden aus Sicht der modernen Biologie die Unterschiede im Wesen von Pflanzen und Tieren dargelegt. Es wird beschrieben, wie Pflanzen Informationen aus ihrer Umwelt verarbeiten und entsprechend darauf reagieren können. Schliesslich werden daraus Argumente für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen abgeleitet. Auf Grund ihrer Ernährungsweise unterscheiden sich Pflanzen und Tiere zwar grundsätzlich in ihrer Organisation, hingegen kaum hinsichtlich ihrer grundlegenden zellulären Strukturen, Prozesse und ihrer Komplexität. Ein offensichtlicher Unterschied von Pflanzen und Tieren betrifft ihre Individualität. Teile von Pflanzen können sich verselbständigen. Verletzungen oder die Abtrennung von Teilen stellen die Integrität einer Pflanze nicht in Frage. Erdgeschichtlich betrachtet sind Pflanzen und Tiere junge Organismen, die eine sehr viel längere gemeinsame Vorgeschichte haben. Genauso wie Tiere reagieren Pflanzen auf ihre Umgebung durch komplexe Wechselwirkungen zwischen äusseren Reizen und inneren Signalen. Die Signalübertragung beruht auf erstaunlich ähnlichen Mechanismen wie bei Tieren. Während Tiere sich bewegen und auf Reize mit Verhaltensänderungen reagieren, antworten festsitzende Pflanzen auf Reize aus ihrer Umgebung durch Entwicklungsprozesse und Anpassungen in ihrem Wachstum. Eine grosse Plastizität im Entwicklungsprogramm von Pflanzen kompensiert dabei die fehlende Mobilität. Pflanzen haben kein Nervensystem, entwickelten aber für die innere Kommunikation ein differenziertes Hormonsystem und benützen für die zelluläre Kommunikation Aktionspotentiale, die den Signalen in Nervenfasern von Tieren ähnlich sind. Licht spielt für Pflanzen eine Schlüsselrolle, weshalb ihre Möglichkeiten, Wachstum und Entwicklung der Verfügbarkeit und der Qualität von Licht anzupassen, besonders ausgeprägt sind. Höchst differenziert sind die Reaktionsmöglichkeiten auf Berührung und bei der Abwehr gegen Stress, Frassfeinde und Pathogene. Dazu haben Pflanzen eine Vielzahl unspezifischer und spezifischer Abwehrmechanismen entwickelt. Dabei bestehen Ähnlichkeiten zu Tieren, z.B. bei der Resistenzentwicklung gegen Pathogene, so dass von einem einfachen Immunsystem bei Pflanzen gesprochen wird. Insgesamt beruht die Wesensart von Pflanzen und Tieren auf getrennten Entwicklungslinien, die durch die andersartige Ernährungsweise bedingt ist. Die sensiblen Möglichkeiten von Pflanzen, auf ihre Umwelt zu reagieren, wurden auch schon als «pflanzliche Intelligenz» bezeichnet. Die Unterschiede von Pflanzen und Tieren, Umweltreize wahrzunehmen, zu verarbeiten und darauf zu reagieren, sind gradueller Natur und in ihrer Einzigartigkeit nicht gegeneinander auszuspielen. Aus biologischer Sicht kann keine Höherentwicklung von Tieren im Vergleich mit Pflanzen postuliert werden. Nur aus anthropozentrischer Sicht, wenn der Mensch seine Selbstähnlichkeit zu einem Kriterium macht, gibt es Argumente für eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit von Tieren und Pflanzen.

Abstract: Modern concept in Biology on the Nature of Plants and Their Differences from Animals. The notion of a «dignity of creature» used in the formulation of the Swiss law on genetic engineering raises the issue of what are the specific qualities that could be the basis of any «dignity» of plants. The present literature review describes – from the view of modern biology – the differences in the nature of plants and animals. It points out how plants process information from their environment and how they are able to react correspondingly. From these considerations, then, arguments will be derived in favour of a protection of plants. Although, due to their way of nutrition, plants and

animals differ fundamentally in their organization, they do not differ largely in their basic cellular structures, processes, and their complexity. One obvious difference between plants and animals concerns their individuality. The integrity of a plant is not yet jeopardized by the fact that parts of it are injured or severed. Seen from a geo-historical point of view, plants and animals are young organisms with a much longer common pre-history. Like animals, plants react to their environment by a process of complex interactions among external stimuli and internal signals. Their signal transfer is based on mechanisms astonishingly similar to that of animals. While animals move, and react to stimuli by changing behaviours, plants – fixed to some place – respond to stimuli from their environment by development processes and adaptations in their growth. A high plasticity in the development programme of plants compensates for their lack of mobility. Plants do not have a nervous system, but for their internal communication they have developed a differentiated hormonal system, and for their cellular communication they use action potentials similar to the signals in nerve fibres of animals. Light is of key importance for plants, and therefore they have developed a marked variety of ways to adapt their growth and development to the availability and quality of light. They have highly differentiated ways of reacting to touch or defending against stress, herbivores or pathogens. Against these threats, plants have developed a multitude of unspecific as well as specific defence mechanisms. In this respect, there are similarities to animals – e.g. in their way of developing resistance against pathogens – so that one speaks of a simple immune system in plants. Altogether, the nature of plants and that of animals are based on separate developmental lines, dependent on different ways of nutrition. The abilities of plants to react sensitively to their environment have been called «plant intelligence» by some researchers. The differences in plant and animal ways of perceiving, processing and reacting to environmental stimuli are gradual in nature, their respective uniqueness cannot be set off against one another. From a biological point of view, it cannot be postulated that animals are more highly developed than plants. It is only from an anthropocentric perspective – taking similarity to humans as a criterion – that one might argue that plants are less worth to be protected than animals.

Key words: dignity of creature, differences between plants and animals, plant protection.

1. Einleitung

Der vorliegende Text entstand im Auftrag der Eidgenössischen Ethikkommission für die Biotechnologie im Ausserhumanbereich (EKAH) mit dem Ziel, aus naturwissenschaftlicher Sicht Grundlagen bereit zu stellen für die Diskussion der Umsetzung des Gentechnikgesetzes für den ausserhumanen Bereich. Dieses Gesetz macht in Artikel 8 «Achtung der Würde der Kreatur» folgende Aussagen:

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

2 Ob die Würde der Kreatur missachtet ist, wird im Einzelfall anhand einer Abwägung zwischen der Schwere der Beeinträchtigung von Tieren und Pflanzen und der Bedeutung der schutzwürdigen Interessen beurteilt. Schutzwürdige Interessen sind insbesondere:
a. die Gesundheit von Mensch und Tier;
b. die Sicherung einer ausreichenden Ernährung;

c. die Verminderung ökologischer Beeinträchtigungen;
d. die Erhaltung und Verbesserung ökologischer Lebensbedingungen;
e. ein wesentlicher Nutzen für die Gesellschaft auf wirtschaftlicher, sozialer oder ökologischer Ebene;
f. die Wissensvermehrung.

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

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

Der Vollzug des zitierten Gesetzesparagraphen wirft grundsätzliche Fragen auf, weil zumindest in unserem Kulturkreis Pflanzen in deutlichem Unterschied zu Tieren stärker als blosse Objekte wahrgenommen werden. Pflanzen werden weniger offensichtlich als Lebewesen wahrgenommen, die um ihrer selbst willen geachtet und geschützt werden müssen. Genauso selbstverständlich wie zwischen Mensch und Tier unterschieden wird, scheinen aus menschlicher Warte zwischen Tieren und Pflanzen grundlegende Unterschiede zu existieren, die eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit begründen könnten. Dass der Gesetzgeber den Begriff «Würde der Kreatur» ausdrücklich auch auf Pflanzen bezieht, ist bemerkenswert, wirft aber sofort die Frage auf, welche spezifischen Eigenschaften von Pflanzen diese «Würde» begründen können.

Bei der vorliegenden, von der EKAH in Auftrag gegebenen Studie ging es nicht darum, den Begriff «Würde» aus ethischer oder rechtsphilosophischer Sicht zu thematisieren, sondern aus der Sicht der modernen Biologie in erster Linie drei Fragenkomplexe zu beleuchten und zu beurteilen, nämlich:

- Inwiefern unterscheiden sich Pflanzen in ihrem Wesen von höheren Tieren?
- Welche Möglichkeiten haben Pflanzen, Informationen aus ihrer Umgebung aufzunehmen, zu speichern und darauf zu reagieren, und wie sind diese Möglichkeiten im Vergleich mit entsprechenden Fähigkeiten von Tieren zu bewerten?
- Welche Argumente ergeben sich aus den spezifischen Eigenschaften, der Lebens- und Funktionsweise für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen und unterscheidet sich diese grundsätzlich von derjenigen von Tieren?

2. Zu den Unterschieden zwischen Pflanzen und Tieren

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

Die Begriffe «Pflanzen» und «Tiere» wurden bis vor Kurzem mit den beiden üblichen systematischen Grossgruppen lebender Organismen, dem Pflanzenreich (regnum vegetabile) und dem Tierreich (regnum animale) gleichgesetzt (Linnaeus 1735). Heute wissen wir, dass es sich dabei nicht um natürliche Verwandtschaftsgruppen mit gemeinsamer Abstammung handelte, sondern um ernährungsphysiologisch differenzierte Organisationstypen. Pflanzen können als photoautotrophe (zur Photosynthese befähigte) Organismen definiert werden, die sich selbstständig ernähren können. Alle anderen Organismen, darunter die Tiere und der Mensch, sind heterotroph und müssen organische Stoffe aus ihrer Umgebung aufnehmen, weil sie diese nicht selbst aus anorganischen Verbindungen aufbauen können. Die Grundlage allen Lebens und die Basis der Nahrungsketten in sämtlichen Lebensräumen der Biosphäre sind deshalb photoautotrophe Organismen, das heisst Pflanzen. Alle heterotrophen Organismen sind von den photoautotrophen abhängig, oder anders formuliert, die erstaunliche Organismenvielfalt der Erde wäre undenkbar, ohne die Bestimmung der

Pflanzen, gefressen zu werden. Das gilt im Rahmen von Nahrungsketten auch für einen Grossteil der heterotrophen Organismen.

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

Die Einteilung in ein Pflanzen- und ein Tierreich hat in der wissenschaftlichen Taxonomie eine lange Tradition. Bereits Linné (1735) verteilte alle bekannten Lebensformen auf ein Tier- und ein Pflanzenreich. Auch nach der Entdeckung der vielfältigen Mikrobenwelt hielt sich diese Einteilung hartnäckig. Die Bakterien wurden wegen ihrer starren Zellwände dem Pflanzenreich zugeordnet, einzellige Organismen mit Chloroplasten ebenso, weil sie zur Photosynthese befähigt sind. Einzeller, die sich bewegen können und Nahrung aufnehmen, wurden als «Tiere» bezeichnet. Einzeller hingegen, die beweglich sind, aber Photosynthese betreiben, wurden sowohl von der Botanik als auch von der Zoologie beansprucht. Auch die Pilze wurden zu den Pflanzen gestellt (vermutlich, weil sie ortsgebunden sind), obwohl Pilze keine Photosynthese betreiben und mit grünen Pflanzen wenig Gemeinsamkeiten haben (Campell und Reece 2003). Diese Einteilung der Organismen in 2 Reiche gilt heute als überholt, seit sie von Whittaker (1969) mit überzeugenden Argumenten in Frage gestellt wurde. Neu schlug er vor, die Organismen in 5 Reiche zu unterteilen. Das System der 5 Reiche fand grosse Anerkennung als tauglicher Versuch, die Vielfalt des Lebens in ein stammesgeschichtlich (auf Evolution beruhend) vernünftiges Schema einzuordnen, und wird auch in der vorliegenden Arbeit benutzt.

Der Unterschied zwischen Prokaryoten und Eukaryoten ist grundlegender

Die für die moderne Biologie gültige stammesgeschichtliche Einteilung der lebenden Organismen beruht auf molekularen Analysen hochkonservierter DNS- oder RNS-Sequenzen (Palmer et al. 2004). Als grundlegend gilt heute die Unterscheidung zwischen den Prokaryoten und den Eukaryoten, wobei innerhalb der Prokaryoten zwischen den eigentlichen Bakterien, den Eu-Bacteria, und den Archae-Bacteria unterschieden wird. Letztere sind oft an extreme Umweltbedingungen angepasst.

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

Eukaryoten umfassen die 4 Reiche Protista, Plantae, Fungi und Animalia

Die Organismen der übrigen 4 Reiche sind durchwegs Eukaryoten, Organismen, deren Zellen einen echten Kern besitzen, welcher von einer Kernmembran umschlossen ist. Die Reiche der Plantae (Pflanzen), Fungi (Pilze) und Animalia (Tiere) sind vielzellige eukaryotische Organismen, während das Reich der Protisten ein Sammelsurium vorwiegend einzelliger eukaryotischer Organismen darstellt, die weder den Pflanzen, Pilzen noch den Tieren zugeordnet werden können. Auch die eukaryotischen Algen werden zu den Protisten gestellt. Unter den Protisten finden sich die ersten eukaryotischen Abkömmlinge der Prokaryoten, die mindestens eine Milliarde Jahre vor der Entstehung vielzelliger Pflanzen, Pilze und Tiere entstanden sein dürften (Schopf und Walter 1983).

Da die meisten Protisten einzellig sind, darf man sie als die einfachsten eukaryotischen Organismen betrachten, die jedoch auf zellulärer Ebene sehr komplex sein können. Dies erstaunt nicht, müssen doch in einer einzigen Zelle alle vitalen Grundfunktionen ausgeführt werden, die bei den vielzelligen Pflanzen und Tieren durch

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

Entstehung der Mehrzeller: Pflanzen und Tiere entwickeln sich verschieden

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

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

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

Pilze sind ebenfalls meist mehrzellige Eukaryoten, die früher trotz ihrer heterotrophen Lebensweise dem Pflanzenreich zugeordnet wurden. Heute ist bekannt, dass Pilze eine eigenständige Organismengruppe (ein eigenes Reich) darstellen, die sich generell von anderen Eukaryoten bezüglich Ernährung, struktureller Organisation, Wachstum und Reproduktion unterscheidet. Auf Grund molekulargenetischer Befunde haben Pilze und Tiere wahrscheinlich gemeinsame Vorfahren. Trotz ihrer einzigartigen ökologischen Rolle in Ökosystemen (Abbauprozesse in essentiellen Stoffkreisläufen), als Symbiosepartner von Pflanzen (Mykorrhiza) und ihrer wirtschaftlichen Bedeutung für den Menschen (Gewinnung von Antibiotika oder von Enzymen für die Nahrungsmittelherstellung) wird auf die Pilze hier nicht weiter eingegangen.

Erdgeschichtlich betrachtet sind sowohl Tiere als auch Pflanzen relativ junge Organismengruppen. Beide Gruppen entstanden auf der Grundlage einer fast 3 Milliarden Jahre dauernden Evolution prokaryotischer und eukaryotischer einzelliger Lebensformen. Diese Kontinuität des Lebens äussert sich im nahezu universellen Charakter des genetischen Codes. Der genetische Code bedeutet die Verschlüsselung von biologischer Information in der Desoxyribonucleinsäure (DNS), dem Stoff, aus dem die Gene bestehen. Anders formuliert, alle Organismen verwenden dieselbe genetische Sprache, die erst in den 60er Jahren des letzten Jahrhunderts aufgeklärt wurde (Nirenberg et al. 1965), ein Ereignis, welches den heutigen transdisziplinären Charakter der modernen Biologie massgeblich verursacht hat. Genetische, biophysikalische, biochemische und physiologische Erkenntnisse bilden heute das Fundament der allgemeinen Biologie. Molekular-, Zell-, Evolutions- und Entwicklungsbiologie sind über die klassischen Fächer der Biologie und Zoologie hinausgewachsen, was nicht darüber hinwegtäuschen sollte, dass zwischen Pflanzen und Tieren Wesensunterschiede bestehen, die im Folgenden genauer beschrieben werden sollen.

2. 2. *Ähnlichkeiten und Unterschiede von Pflanzen und Tieren*

Pflanzliche und tierische Zellen unterscheiden sich nur wenig

Die Unterschiede zwischen prokaryotischen und eukaryotischen Zellen sind deutlich grösser als diejenigen zwischen Pflanzen- und Tierzellen. Im Verlauf der Entstehung der Protisten entstanden all jene Zellstrukturen und Prozesse, die sich nur bei den Eukaryoten finden: der membranumschlossene Zellkern, Mitochondrien, Chloroplasten, das intrazelluläre Membransystem, das Zytoskelett der typischen Eukaryotengeissel, Chromosomen mit linearer DNS und zahlreichen assoziierten Proteinen, diploide Stadien des Entwicklungszyklus, mitotische Zellteilung, meiotische Zellteilung und Sexualität. Die Mitose ermöglicht die Reproduktion des grossen Genoms des eukaryotischen Kerns, die mit ihr verwandte Meiose ist ein wesentlicher Bestandteil der sexuellen Fortpflanzung der Eukaryoten. Ein wichtiger Schritt zur eukaryotischen Zelle bildete die Entstehung der Mitochondrien und Chloroplasten. Nach der Endosymbiontentheorie sind die Vorläufer der Mitochondrien Bakterien, die als Symbionten in Urformen der eukaryotischen Zelle lebten, während die Chloroplasten Nachkommen von autotrophen Prokaryoten sind, die zu Symbiosepartnern grösserer Zellen wurden (Margulis 1971). Die Ähnlichkeit von Chloroplasten und Mitochondrien mit Prokaryoten und die Ergebnisse der modernen molekularen Systematik unterstützen die Endosymbiontentheorie. Die wichtigen Energie bereitstellenden Prozesse von Pflanzen und Tieren sind also ein prokaryotisches Erbe.

Die meisten Strukturen, Prozesse und die Komplexität pflanzlicher und tierischer Zellen sind weitgehend identisch. Sowohl Tier- als auch Pflanzenzellen sind von einer Plasmamembran umgeben, beide enthalten einen Zellkern, Ribosomen, ein Labyrinth aus Membranen, das Endoplasmatische Reticulum, ein weiteres membranumhülltes Zellorganell, den Golgi-Apparat, Mitochodrien zur Bereitstellung der Energie, Peroxisomen mit oxidativen Enzymen, Mikrofilamente und Mikrotubuli des Zytoskeletts.

Darüber hinaus gibt es aber auch einige wichtige Unterschiede zwischen tierischen und pflanzlichen Zellen. Pflanzenzellen enthalten einen zusätzlichen Typ membranumhüllter Organellen, die Plastiden. Darunter als wichtigstes Plastid die Chloroplasten, die mittels der Photosynthese Sonnenlicht in chemische Energie umwandeln und diese in Form von Stärke und anderen organischen Molekülen speichern. Tierische Zellen speichern ihre Kohlenhydratreserven vorwiegend als Glycogen. Tierischen Zellen fehlt die für Pflanzenzellen typische dicke Zellwand ausserhalb der Plasmamembran, die zur Festigung beiträgt und pflanzliche Zellen vor mechanischer Beschädigung schützt. Tierische Zellen verfügen dafür über eine hoch entwickelte extrazelluläre Matrix, die nicht nur als Stütze dient, sondern auch Beweglichkeit, Aktivität und Entwicklung der Zellen beeinflusst.

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

Pflanzen und Tiere unterscheiden sich grundlegend in ihrer Organisation

Auf Grund ihrer unterschiedlichen Ernährungsweise unterscheiden sich Tiere und Pflanzen in ihrer Organisationsform deutlich voneinander. Die Weichenstellung zwischen Autotrophie und Heterotrophie führte zu völlig anderen Bahnen der Evolution. Allerdings, nachdem die Tiere den Pflanzen aufs Festland gefolgt waren, beeinflussten sich Tiere und Pflanzen gegenseitig in ihrer weiteren Evolution. Da Tiere direkt oder indirekt auf organische Nahrung angewiesen sind, die primär von Pflanzen bereitgestellt wird, beeinflusste ihre Entwicklung auch diejenige der Pflanzen. Viele Tiere wurden zu Spezialisten und ernähren sich von ganz bestimmten Pflanzenarten oder Pflanzenteilen, manche Tiere wurden für Pflanzen nützlich, indem sie Pollen oder Samen

und Früchte verbreiten, die ihnen gleichzeitig als Nahrung dienen. Die natürliche Selektion verstärkt solche Wechselbeziehungen noch, indem diese den Reproduktionserfolg der beteiligten Organismen verbessert. Die heutige Biodiversität ist deshalb massgeblich eine Folge der gegenseitigen Beeinflussung (Koevolution) von Pflanzen, Tieren und weiterer Organismengruppen. Diese gegenseitige Abhängigkeit beruht geradezu auf der grundsätzlichen Verschiedenheit in der Organisation von Pflanzen und Tieren.

Pflanzen sind modulär, Tiere unitär gebaut

Die Organisation von Pflanzen zeichnet sich durch einen offenen Bauplan aus, sie sind modulär aufgebaut, ihr Wachstum ist gekennzeichnet durch die Wiederholung immer gleicher oder ähnlicher Teile (Module, Sprosse, Blätter) und findet gleichzeitig an zahlreichen Vegetationspunkten statt (Abb. 1). Pflanzen steht zeit ihres Lebens embryonales Gewebe (Meristeme) zur Verfügung, was bedeutet, dass Pflanzen als genetische Individuen potentiell unsterblich sind. Altes totes Gewebe kann abgestossen werden und Meristeme können jederzeit neues Gewebe und Organe bilden. Pflanzliche Zellen sind oft totipotent, d.h. die Zelldifferenzierung ist reversibel, eine Zelle kann sich wieder zu teilen beginnen und hat sich die Fähigkeit bewahrt, neue Gewebe zu bilden oder sogar die ganze Pflanze zu regenerieren.

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

Abb. 1: Zitterpappeln. Der moduläre Bau von Pflanzen ermöglicht diesen die Bildung von Klonen durch die Wiederholung immer gleicher Bauelemente. Zitterpappelwäldchen bestehen nicht selten aus Stämmen eines einzigen Klons.

Abb. 2: Pflanzen sind perfekte Sonnenkollektoren. Durch Internodientorsion erreicht die Rote Heckenkirsche eine optimale Ausrichtung ihrer Blätter zum Licht. (Botanische Bilddatenbank, www.unibas.ch/botimage/)

Pflanzen vergrössern ihre äussere, Tiere ihre innere Oberfläche

Als autotrophe Organismen sind Pflanzen perfekte Sonnenkollektoren, weil sie zu ihrer Ernährung Lichtenergie in chemische Energie umwandeln müssen (Abb. 2). Sie tendieren zu einer möglichst grossen äusseren Oberfläche, um Lichtenergie und CO_2 mit den Blättern, Nährsalze und Wasser mit den Wurzeln aufzunehmen. Eine der wichtigsten Ressourcen für Pflanzen, CO_2, ist gleichmässig im Raum verteilt und überall verfügbar. Etwas eingeschränkter gilt dies auch für Licht, am wenigsten für Nährsalze und Wasser. Pflanzen sind mit Ausnahme bestimmter Reproduktionszellen unbeweglich, als Ersatz für Beweglichkeit haben sie jedoch die Möglichkeit, sich während ihres ganzen Lebens weiterzuentwickeln und auf essentiell notwendige Ressourcen, die räumlich heterogen verteilt sind, zuzuwachsen. Ein effizientes Leitungssystem, welches in alle Teile des Pflanzenkörpers führt, ist eine Bedingung für die Lebensweise der Pflanzen. Das Xylem transportiert Wasser und Nährstoffe aus den Wurzeln in die Blätter. Das Phloem transportiert Photosyntheseprodukte, im wesentlichen Zucker, aus den Blättern an den Ort des Verbrauchs oder in Speicherorgane. Die offene Organisation des Pflanzenkörpers schränkt hingegen die Möglichkeit zur Entwicklung zentraler Organe ein. Abfallprodukte des Stoffwechsels beispielsweise müssen deshalb von jeder pflanzlichen Zelle selbst entsorgt werden, Licht wird überall im Pflanzenkörper wahrgenommen.

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

Individualität existiert bei Pflanzen auf verschiedenen Ebenen

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

tomere schliesslich sind die Konstruktionseinheiten von Modulen, bestehend aus einem Knoten mit Blatt und Achselknospe und dem zugehörigen Zwischenknotenstück. Pflanzen können deshalb als Metapopulation von Teilindividuen betrachtet werden (White 1979). Dieser offene, moduläre Bauplan von Pflanzen äussert sich in einer fast unbegrenzten Regenerationsmöglichkeit. Potentiell kann jeder Vegetationspunkt, jedes vegetative Meristem, zu einer neuen Pflanze auswachsen. Vor allem bei einfacheren Pflanzen (Moosen, Farnpflanzen) haben auch einzelne Zellen oder Gewebeteile dieses Potential. Bei höhern Pflanzen ist Regeneration aus einzelnen Zellen experimentell möglich. Praktisch äussert sich dieses Regenerationspotential in der fast unbegrenzten Möglichkeit, Pflanzen durch Stecklinge, Ableger, Knollen oder Ausläufer zu vermehren, sie immer wieder zu beschneiden oder in der Möglichkeit, ihre Form durch Schnitt oder andere Massnahmen zu beeinflussen. Diesen vom Menschen genutzten Möglichkeiten entsprechen weitgehende strukturelle Anpassungen von Pflanzen an ihre Umwelt bezüglich Grösse und Form, die weit über die Möglichkeiten von Tieren hinaus gehen. Bekannte Beispiele dafür sind Windformen bei Bäumen oder der Zwergwuchs im Gebirge.

Genomgrösse und Anzahl Gene von Pflanzen und Tieren

Zwischen Genomgrösse und Komplexität eines Organismus besteht ein Zusammenhang. Zahlreiche Genome von Prokaryoten und Eukaryoten sind heute entschlüsselt, einschliesslich jenes des Menschen (Storch et al. 2001). So beträgt die Genomgrösse des Bakteriums *Escherichia coli* 4.7 x 10^6 bp (Basenpaare; Blattner et al. 1997), für die haploiden Zellen der Taufliege beträgt sie 2 x 10^8 bp (Adams et al. 2000), bei der Hausmaus sind es 3.0 x 10^9 bp (Waterston et al. 2002) und beim Menschen 3.2 x 10^9 bp (Storch et al. 2001). Die Genomgrösse ist allerdings gerade bei Eukaryoten nicht immer ein zuverlässiger Hinweis auf Komplexität, da nicht alle DNS-Gene codiert und oft grosse Mengen repetitiver DNS vorhanden sind, deren Funktion man noch nicht genau versteht. Bei Pflanzen ist die Genomgrösse insgesamt variabler als bei Tieren und schwankt zwischen z.B. 1.5 x 10^8 bp für die Ackerschmalwand *(Arabidopsis thaliana)* und 1 x 10^{11} bp für die Waldlilie *(Trillium)*. Die Genomgrösse der meisten Tiere liegt irgendwo dazwischen.

Nimmt man die Anzahl Gene als Mass für Komplexität, so schwankt diese zwischen 500 und 8'000 bei Bakterien und liegt bei komplexeren Eukaryoten wie Protozoen, Würmern oder Fliegen zwischen 12'000 und 14'000 (Miklos und Rubin 1996). Das Genom der Taufliege enthält beispielsweise ca. 12'000 Gene. Es wird geschätzt, dass für die Bildung eines eukaryotischen Organismus gerade ungefähr 12'000 verschiedene Gene notwendig sind. Häufig sind es aber auf Grund hoher Kopienzahl und Multigenfamilien wesentlich mehr (bis zu 43000). Die Anzahl Gene beim am besten erforschten Pflanzengenom der Ackerschmalwand *(Arabidopsis thaliana)*, einer unscheinbaren einjährigen Pflanze, wird mit etwa 25'000 angegeben (The Arabidopsis Initiative 2000). Es besteht heute die Meinung, dass sich im Genom der meisten Pflanzen ca. 20'000 bis 30'000 Gene finden. Die Anzahl Gene der Hausmaus und des Menschen wird mit 30000–40000 angegeben (Storch et al. 2001) und ist beträchtlich kleiner als ursprünglich vermutet. Erwähnenswert ist auch, dass neben der nuklearen DNS Chloroplasten und Mitochondrien zusätzliche, eigene DNS besitzen.

Auf Grund der bekannten Genomgrösse und der Anzahl Gene ist es zum jetzigen Zeitpunkt schwierig, auf eine grundsätzlich unterschiedliche Komplexität von Pflanzen und Tieren zu schliessen. Erneut bestätigt sich, dass mit der Entstehung eukaryotischer Zellen auch auf der molekularen und genetischen Ebene eine grosse Komplexität erreicht wurde. Dies war wohl die Voraussetzung für die, im erdgeschichtlichen Massstab, rasche Entwicklung sehr unterschiedlicher vielzelliger Organisationsformen. Auch die genetische Diversität von Pflanzen und Tieren ist auf Grund von molekularen Daten nicht grundsätzlich verschieden. So ist zum Beispiel der Anteil Gene mit unterschiedlichen mütterlichen und väterlichen Allelen bei Pflanzen etwa gleich gross wie beim Menschen (Nevo 1978).

3. Wie Pflanzen ihre Umwelt wahrnehmen und auf sie reagieren

3. 1. Pflanzen sind nicht passive Automaten

Eine etwas vereinfachte, aber trotzdem gängige Vorstellung, die sich zum Teil auch in biologischen Lehrbüchern findet, unterstellt, dass Pflanzen passive Organismen sind, welche auf Veränderung in der Verfügbarkeit von Ressourcen (Licht, Wasser, Nährstoffe) in ihrer Umwelt oder auf Stress (Konkurrenz, Verletzung, Pathogene) nur mit vorprogrammierten Wachstumsreaktionen reagieren. Eine solche Sichtweise von Pflanzen hält einer genaueren Prüfung nicht stand (Aphalo und Ballaré 1995, Taiz und Ziegler 1998); sie wird aber durch die festsitzende Lebensweise von Pflanzen und das Fehlen eines Nervensystems begünstigt, zumindest aus menschlicher Sicht.

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

3. 2. Wechselwirkung zwischen äusseren Reizen und inneren Signalen

Bei den Anpassungen von Pflanzen an ihre Umgebung sind wie bei Tieren komplexe Wechselwirkungen zwischen Reizen und inneren Signalen beteiligt (Signaltransduktionsketten), die innere und äussere Reize mit spezifischen zelluläre Reaktionen verbinden. Die Signaltransduktionsketten beruhen auf biochemischen Reaktionen, welche das ursprüngliche Signal verstärken und letztlich zur Aktivierung oder Unterdrückung der Expression von Genen führen. Der Signalübertragung bei Pflanzen liegen überraschend ähnliche Mechanismen zugrunde, wie sie sich auch bei der Übertragung von Signalen in tierischen Zellen finden (Campell und Reece 2003). Zellen kommunizieren oft mittels chemischer Botenstoffe. Die Ähnlichkeit der molekularen Einzelheiten der Signalübertragung beispielsweise bei prokaryotischen Hefen und Säugetieren kommt daher, dass die Signalübertragung bei mehrzelligen Organismen auf Entwicklungen bei den Urformen der Pro- und Eukaryoten zurückgeht, die dann später im Verlauf der Stammesgeschichte für neue Funktionen abgewandelt wurden. Über grössere Entfernungen hinweg erfolgt der Signalaustausch bei Pflanzen und Tieren vorwiegend mittels Hormonen. Bei Pflanzen erreichen Hormone ihr Ziel manchmal über Gefässe (Xylem und Phloem; Lüttge et al. 1999), meist aber auf einem Weg durch das Zellinnere oder indem sie als Gas (zum Beispiel Ethylen) durch die Luft diffundieren. Indem das Zytoplasma benachbarter Zellen durch die Plasmodesmen in Verbindung steht, können Signalstoffe ungehindert von einer Zelle in die andere gelangen.

Signaltransduktionsketten und sekundäre Botenstoffe

Damit Zellen auf ein chemisches Signal reagieren, muss ein Signalstoff zuerst von spezifischen Rezeptoren erkannt werden, die entweder im Zellinnern oder an der Zelloberfläche, in der Plasmamembran, lokalisiert sind. Man spricht von einem Schlüssel-Schloss-Mechanismus. Wird der Rezeptor aktiviert, wird das chemische

Signal auf andere Moleküle übertragen. Da diese Übertragung oft Veränderungen in einer ganzen Kaskade von Molekülen auslöst, spricht man von Signaltransduktionsketten. Dabei spielen oft so genannte sekundäre Botenstoffe eine Rolle, die das Signal verstärken und dann eine spezifische Antwort der Zelle auslösen. Dabei kann es sich um fast jede denkbare Aktivität der Zelle handeln, oft um eine gesteigerte Aktivität von Enzymen, die bestimmte Stoffwechselprozesse steuern oder um den Umbau des Cytoskeletts der Zelle. In der Regel führen Signalketten zu Veränderungen der Genexpression. Die Signalketten bewirken, dass diese Vorgänge in den richtigen Zellen, zum richtigen Zeitpunkt und koordiniert mit andern Zellen des Organismus ablaufen (Campell und Reece 2003).

Sekundäre Botenstoffe nehmen eine Schlüsselstellung in Signaltransduktionsketten ein. Dabei handelt es sich nicht um Eiweisse, sondern um kleine, wasserlösliche Moleküle oder Ionen, die sich in der Zelle durch Diffusion leicht ausbreiten können. Zu den häufigsten sekundären Botenstoffen gehören zyklisches Adenosinmonophosphat (cAMP), zyklisches Guanosinmonophosphat (cGMP) und Kalziumionen. Hormone bewirken in der Regel eine erhöhte Konzentration einer oder mehrerer dieser sekundären Botenstoffe. Ihre Funktion erkannte man zuerst bei Tieren, zum Beispiel die Rolle von cAMP beim Adrenalinstoffwechsel. cAMP ist jedoch ein universeller Botenstoff in Organismen, auch bei Pflanzen. Desgleichen gilt für Kalziumionen, die beim Schliessmechanismus der Spaltöffnungen als second messenger beteiligt sind. Das cGMP, das beim Sehvorgang von Wirbeltieren und beim Menschen eine Funktion hat, spielt auch in Pflanzen eine Rolle, beispielsweise bei der Phytochrom-Wirkung (Campell und Reece 2003).

Hormone haben im vielzelligen Pflanzenkörper eine koordinierende Funktion

Hormone sind Botenstoffe, die in einem Körperteil gebildet werden und dann in einen andern transportiert werden, um dort gezielt in bestimmten Zellen und Geweben eine Reaktion auszulösen. Hormone sind unabdingbar in arbeitsteilig organisierten mehrzelligen Organismen, um koordinierte Entwicklung, Wachstum und Funktion sicherzustellen. Typisch für Hormone ist, dass sie in kleinen Mengen wirksam sind und grosse Veränderungen auslösen können. Hormonsignale müssen verstärkt werden, was durch die Veränderung der Genexpression, durch Beeinflussung schon vorhandener Enzyme oder durch Veränderungen von Membraneigenschaften geschehen kann. Signalketten können ein Hormonsignal verstärken und es mit spezifischen Reaktionen der Zelle verbinden. In Pflanzen steuern Hormone in erster Linie Wachstum und Entwicklungsprozesse. Sie beeinflussen Teilung, Streckung und Differenzierung von Zellen (Lüttge et al. 1999). Hormone können aber auch kurzfristigere physiologische Reaktionen auf Grund äusserer Reize bewirken.

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

Jedes Hormon bewirkt eine breite Palette von Effekten in Pflanzen, wobei die Wirkung vom Ort, dem Entwicklungsstadium der Pflanzen, der Hormonkonzentration und der Reaktionsbereitschaft der Zelle abhängt. Hormone wirken auch nicht unabhängig voneinander, sondern die Wirkung eines Hormons hängt von seiner Konzentration relativ zu andern Hormonen ab.

Auxin wurde als erstes Wachstumshormon nachgewiesen. Bereits Darwin beschäftigte sich mit durch Licht verursachten Wachstumsphänomenen bei Pflanzen und veröffentlichte seine Ergebnisse 1881 unter dem Titel «The power of movement in Plants». Er folgerte, dass in der Spitze von Keimlingen ein Botenstoff gebildet wird, der in der Wachstumszone des Stängels die beschattete Seite stärker wachsen lässt als die

belichtete. 1926 wurde dann die wachstumssteigernde Substanz in der Spitze von Haferkeimlingen nachgewiesen und nach dem griechischen auxein (wachsen) benannt (Went 1926).

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

Die Cytokinine wurden entdeckt, als untersucht wurde, was pflanzliche Zellen zur Teilung anregt (van Overbeek et al. 1941). Cytokinine werden in Wurzeln, in wachsenden Embryos und in Früchten gebildet. Sie steuern Morphogenese von Spross und Wurzeln, die Chloroplastendifferenzierung, Zellstreckung, Alterungsprozesse (Seneszenz) und zusammen mit Auxin Zellteilung und Zelldifferenzierung. Die Apikaldominanz, die Fähigkeit von Endknospen, das Austreiben von Seitenknospen zu verhindern, wird von der Wechselwirkung zwischen Auxin und Cytokinin gesteuert. Dabei wirken Cytokinine aus den Wurzeln dem Effekt des Auxins entgegen. Cytokinine werden auch von Bakterien gebildet. *Agrobacterium tumefaciens*, das bei Pflanzen Wurzelhalsgallen verursacht, provoziert durch *Phyto-Oncogene* die Bildung von Cytokinin in den sich irregulär teilenden Zellen des Gallengewebes. Es wurde sogar postuliert, dass alle Cytokinine von symbiontischen Bakterien stammen (Holland 1997).

Gibberelline werden vorwiegend in Wurzeln und jungen Blättern gebildet. Ihre auffälligste Wirkung ist, dass sie das Sprosswachstum von Rosetten- und zwergwüchsigen Pflanzen fördern (Kurosawa 1926; Phinney et al. 1957). Neben dem Streckungswachstum spielen sie eine Rolle in verschiedenen Phasen der Samenkeimung, beispielsweise dem Brechen der Keimruhe und bei der Mobilisierung von Speicherstoffen des Samens. Ausserdem stimulieren sie den Übergang vom Juvenil- zum Reifestadium, die Blüh-induktion, die Geschlechtsbestimmung und den Fruchtansatz.

Abscisinsäure wird in fast allen Zellen synthetisiert, die Plastiden enthalten. Es wird über Xylem und Phloem transportiert. Abscisinsäure wirkt häufig als Gegenspieler von Wachstumshormonen (Auxin, Cytokinine, Gibberelline). Es bewirkt z.B. die Samenruhe. Während der Samenreifung kann die Abscisinsäure-Konzentration auf das 100-Fache ansteigen. Auch Trockenstress führt zu einer Erhöhung der Abscisinsäure (Milborrow 1967) und dadurch zum Schliessen der Stomata. Bei niedrigem Wasserpotential steigert ABA das Wurzel:Spross-Verhältnis.

Fast alle Teile einer Pflanze können Ethylen bilden. Besonders aktiv wird Ethylen von Sprossknoten und Meristemen gebildet, aber auch vom Gewebe reifender Früchte, alternden Blättern und Blüten. Verwundung und physiologischer Stress können ebenfalls Ethylenbildung auslösen. Die Wirkung von Ethylen wurde zuerst bei der Fruchtreifung (Crocker et al. 1935) und dem Keimlingswachstum gefunden (Neljubow 1901). Mittlerweile kennt man weitere Wirkungen, beispielsweise auf die Zellstreckung, Blütenbildung und Seneszenz (Altern). Letzteres ist die Folge eines ablaufenden genetischen Programms, das durch Ethylen ausgelöst wird. Hindernisse (mechanischer Stress) lösen bei Keimlingen eine Ethylenbildung aus, die zur Folge hat, dass durch Verlangsamung des Längenwachstums, Krümmung und Verdickung der Sprossachse das Hindernis umwachsen wird. Bei vielen Prozessen, z.B. Blattfall, spielt programmierter Zelltod eine Rolle. Oft ist dies die Wirkung von Ethylen. So führt eine Verschiebung von Ethylen und Auxin zum Blattfall durch das Absterben der Zellen in der Trennschicht.

3. 3. Reaktionen auf Licht: Photomorphogenese

Licht spielt als Umweltfaktor im Leben von Pflanzen eine Schlüsselrolle. Licht führt deshalb bei Pflanzen zu ausgeprägten Reaktionen, die in ihrer Gesamtheit als Photomorphogenesen be-

zeichnet werden. Pflanzen können nicht nur das Vorhandensein von Licht, sondern auch seine Richtung, Intensität und Qualität (Farbe) messen. Durch die Wahrnehmung von Licht können Pflanzen die Tages- und Jahreszeit messen. Rotes und blaues Licht sind für die Photomorphogenese am wichtigsten.

Phytochrom, das Hellrot/Dunkelrot-System der Pflanzen

An den meisten photomorphogenetischen Prozessen ist als Photorezeptor das Pigment Phytochrom beteiligt. Entdeckt wurden die Phytochrome bei Untersuchungen der Samenkeimung. Samen können oft jahrelang in einem Ruhezustand verharren, bevor eine Veränderung der Beleuchtung eintritt. In den 1930er Jahren wurde entdeckt, dass gequollene Samen keimen, wenn sie auch nur wenige Minuten mit hellrotem Licht bestrahlt werden. Phytochrom hat die Eigenschaft zwischen zwei leicht unterschiedlichen Strukturformen zu wechseln. Im Dunkeln liegt Phytochrom in der blau gefärbten Form vor. Diese absorbiert hellrotes Licht und wird dadurch in die dunkelrotes Licht absorbierende Form umgewandelt. Während des Tages, durch die Anwesenheit von Licht, erreicht das Verhältnis der beiden Formen ein subtiles Gleichgewicht, welches durch das Hellrot/Dunkelrot-Verhältnis des absorbierten Lichts bestimmt ist. Phytochrom ist also ein molekularer Schaltmechanismus, welcher der Pflanze die Anwesenheit von Licht signalisiert und gleichzeitig Informationen über die Qualität des Lichts liefert. Alle grünen Pflanzen einschliesslich der Algen besitzen diese Hellrot/Dunkelrot (HR/DR) sensitiven Pigmente, was nahelegt, dass diese Wellenlängen des Lichts Informationen enthalten, die Pflanzen ermöglichen, sich unterschiedlichen Lichtbedingungen anzupassen. Bemerkenswert ist dabei, dass morphogene Effekte von hellrotem Licht, durch anschliessende Bestrahlung mit dunkelrotem Licht rückgängig gemacht werden können (Borthwick et al. 1952). Tatsächlich variiert das HR/DR-Verhältnis erstaunlich, je nach Umgebung. Grüne Blätter absorbieren vorwiegend hellrotes Licht, sind aber relativ durchlässig für dunkelrotes Licht, so dass das HR/DR-Verhältnis Pflanzen Informationen liefert über das Ausmass ihrer Beschattung und die Nachbarschaft anderer Pflanzen.

Phytochrom-induzierte Reaktionen von Pflanzen

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

Morphologische Reaktionen als Folge einer Bestrahlung durch Licht treten unterschiedlich verzögert auf. So dauert es bis zur phytochrom-induzierten Ausrichtung von Chloroplasten der Alge *Mougeotia sp.* nur wenige Minuten (Haupt und Bock 1962), während sich die Blühinduktion bei photoperiodischen Arten über Wochen erstrecken kann. Auch Wachstumsreaktionen können schnell ablaufen. Die durch Rotlicht verursachte Hemmung des Sprosswachstums beim weissen Gänsefuss findet innert 8 Minuten statt. Interessant ist, dass durch hellrotes Licht induzierte Vorgänge sich nur innerhalb einer bestimmten Zeitspanne umkehren lassen. Auf Grund des heutigen Wissens vermutet man, dass durch Phytochrom gesteuerte morphologische Reaktionen das Ergebnis einer Schritt für Schritt

ablaufenden Sequenz von gekoppelten biochemischen Vorgängen sind, sich die Wirkung von Licht also indirekt über einen oder mehrere Signaltransduktionswege entfaltet.
Einige Effekte von hellrotem und dunkelrotem Licht sind so schnell, dass direkte Wechselwirkungen zwischen Phytochrom und Membranpotentialen vermutet werden. So beträgt die Zeitverzögerung zwischen der Bildung der dunkelrotes Licht absorbierenden Form von Phytochrom und einer messbaren Potentialänderung in Zellen der Alge *Nitella sp.* nur 1.7 Sekunden (Arens 1939) und bei Zellen von *Avena sp.* (Hafer) 4.5 Sekunden.

Durch das Phytochrom-System bedingte Reaktionen können in drei Typen eingeteilt werden. Reaktionen auf sehr wenig Licht (very low fluence response) sind nicht reversibel und benötigen, um ausgelöst zu werden, weniger als einen Zehntel des Lichts, welches ein Glühwürmchen bei einem einzigen Aufglühen ausstrahlt. Rotlicht von so geringer Intensität kann z.B. bei im Dunkeln gekeimtem Hafer das Wachstum der Coleoptile (Keimblatt) bewirken (duBuy und Nuernbergk 1934) oder beim Samen von *Arabidopsis sp.* die Keimung auslösen. Diese geringe Lichtmenge wandelt weniger als 0,02% des gesamten Phytochroms um. Reaktionen auf wenig Licht (low fluence responses) sind reversibel und beinhalten die bereits erwähnten klassischen HR/DR-Reaktionen, wie die Förderung von Keimung oder die Ausrichtung von Blattbewegungen ans Licht. Hochintensitätsreaktionen (high intensity responses) erfolgen proportional zur Strahlung und erfordern relativ hohe Lichtintensitäten. Ein Beispiel ist die Induzierung des Streckungswachstums bei Keimlingen.

Vermeidung von Beschattung und die Wahrnehmung von Nachbarn

Eine ökologisch besonders wichtige Rolle spielt Phytochrom für Pflanzen bei der Vermeidung von Beschattung. Das Phytochrom-System liefert Pflanzen Informationen über das Ausmass der Beschattung durch andere Pflanzen, was ihnen erlaubt, durch Stängelverlängerung, reduzierte Verzweigungshäufigkeit oder raschere Sprossbildung ihre Form zu verändern oder den Chlorophyll-Gehalt pro Blattfläche zu ändern (Casal und Smith 1989, Schmitt und Wulff 1993, Ballaré 1994). Solche Reaktionen werden als Schattenfluchtreaktionen bezeichnet, weil sie Pflanzen ermöglichen, die ihnen verfügbare Menge photosynthetisch wirksamen Lichts zu optimieren. Als Reaktion auf Beschattung wenden Pflanzen mehr Ressourcen darauf, in die Höhe, das heisst dem Licht entgegen zu wachsen. Reaktionen auf Beschattung sind von Art zu Art verschieden und finden sich eher bei Sonnenpflanzen, die offene Habitate bevorzugen und weniger bei Schattenpflanzen. Die Lichtqualität kann Pflanzen Informationen über Nachbarn vermitteln selbst bevor Beschattung eintritt, weil die horizontale Strahlung bereits durch die Lichtreflexion von Blättern verändert wird. Dadurch werden Nachbarn wahrgenommen, noch bevor eine Beschattung eintritt und durch eine frühzeitige morphologische Reaktionen kann auf die Anwesenheit von Nachbarn reagiert werden (Sanchez et al. 1993). Dies ist ein gutes Beispiel dafür, dass Pflanzen nicht erst reagieren, wenn Veränderungen eingetreten sind, sondern Informationen verarbeiten können, welche die zukünftige Verfügbarkeit wichtiger Ressourcen betreffen.

Circadiane Rhythmen

Viele Stoffwechselvorgänge in Pflanzen verlaufen in wechselnden Phasen hoher und tiefer Aktivität, so die Transpiration, die Atmung oder die Synthese bestimmter Enzyme. Solche Rhythmen beruhen auf einem endogenen Mechanismus, der ohne Umweltstimuli auf der Grundlage eines endogenen Oszillators abläuft. Die Periodik nennt man circadiane Rhythmen, wenn sie mit einer Frequenz von ungefähr 24 Stunden abläuft. Die endogen Perioden schwanken zwischen 21 und 27 Stunden. Licht, bzw. der Tag/Nacht-Wechsel wirkt als Taktgeber und stellt solche biologischen Uhren durch negative Rückkoppelung auf genau 24 Stunden ein. Beteiligt sind dabei Rot- und Blaulicht. Da der Rotlichteffekt durch dunkelrotes Licht reversibel ist, geht man davon aus, dass Phytochrom beteiligt ist.

Die Schlafbewegung von Blättern ist ein gut untersuchter Rhythmus. Am Tag entfalten sich Blätter oder Fiederblättchen horizontal und falten sich in der Nacht zusammen. Diese als Nyctinastie bezeichneten Bewegungen finden sich oft bei Schmetterlingsblütler. Die Mimose ist ein bekanntes Beispiel. Die Veränderung der Blattstellung kommt durch rhythmische Turgor-Änderungen in spezialisierten Zellen (Pulvini) an der Blattstielbasis zustande. Die Turgor-Änderungen kommen (wie bei den Schliesszellen der Stomata) durch Kalium- und Chlorid-Ionenfluss durch die Plasmamembran der Zellen zustande.

Phytochrom steuert auch die circadiane Rhythmik der Expression von Genen, welche für Proteine des Photosystems II codieren, das für die Photosynthese benötigt wird (Anderson und Kay 1995). Fortschritte bei der Aufklärung des molekularen Mechanismus der Zeitmessung bei *Arabidopsis thaliana* haben gezeigt, dass dieser funktionell analog funktioniert wie Bestandteile der inneren Uhr bei der Taufliege, der Maus oder dem Menschen (Staiger 2000).

Photoperiodismus

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

Blaulichteffekte: Phototropismus, Stomatabewegung

Zahlreiche Vorgänge in Pflanzen werden durch die Wahrnehmung von Blaulicht ausgelöst. Dazu gehört der Phototropismus, also das Wachsen von Sprossen hin zum Licht, die lichtinduzierte Hemmung des Längenwachstums (Hypocotyl), wenn ein Keimling die Erdoberfläche durchbricht oder das lichtinduzierte Schliessen und Öffnen der Stomata. Im Gegensatz zur HR/DR-Reversibilität des Phytochroms ist die Spektroskopie der Blaulichteffekte komplex, weil auch Chlorophylle und Phytochrom blaues Licht absorbieren. In den letzten Jahren wurden auf Grund von Untersuchungen an *Arabidopsis*-Mutanten mehrere Photo-Rezeptoren für Blaulicht gefunden: Cryptochrom (bewirkt die Inhibition des Hypocotyl-Längenwachstums), Phototropin (beim Phototropismus), und Zeaxanthin (für das Öffnen der Stomata).

Der Phototropismus wurde bereits von Darwin (1881) beschrieben, der beobachtete, dass Graskeimlinge zum Licht hin wachsen. Die einseitige Blaulichtrezeption im Keimling führt zuerst zu einer ungleichen Verteilung des Hormons Auxin, was wiederum einseitiges Wachstum und dadurch die Krümmung bewirkt. Im Unterschied zu phytochrom-induzierten Wachstumsreaktionen, die nach 15–90 Minuten auftreten, können Hypocotylreaktionen auf Blaulicht schon nach 15 Sekunden beobachtet werden. Zu den schnellsten durch Blaulicht ausgelösten Reaktionen gehört die Depolarisation von Membranen der Hypocotylzellen (Cho und Spalding 1996). Die Wachstumsrate dieser Zellen sinkt daraufhin schnell ab. Heute weiss man, dass Blaulicht die Expression von Genen reguliert, die an wichtigen morphogenetischen Prozessen beteiligt sind (Tilghman et al. 1997).

Spaltöffnungen (Stomata), in der Regel auf Unter- oder auch Oberseiten von Blättern, regulieren durch ihre Schliessbewegungen den Wasserverlust durch Transpiration und die CO_2-Aufnahme und damit die Photosynthese von Pflanzen (Abb. 3). Bei ausreichender Wasserversorgung ist Licht das wichtigste Umweltsignal für die Kontrolle dieser Öffnungsbewegungen. Die Spaltöffnungen schliessen sich im Allgemeinen

nachts und öffnen sich tagsüber. Blaulicht stimuliert die Öffnung der Stomata durch induzierte Änderungen der Osmoregulation der Schliesszellen. Der Blaulichtrezeptor befindet sich wahrscheinlich in der Plasmamembran der Schliesszellen. Dieser wiederum aktiviert Protonenpumpen, wodurch die Aufnahme von Kalium-Ionen in die Schliesszellen in Gang gesetzt wird, was ihre Öffnung bewirkt (Raschke 1975). Verschiedene Formen von Umweltstress (Wassermangel, hohe Temperaturen über Mittag) können dazu führen, dass sich die Stomata auch am Tag schliessen, was ein Absinken der Photosynthese zur Folge hat. Der ständig notwendige Kompromiss zwischen hoher Photosyntheserate und zuviel Wasserverlust durch Transpiration führt dazu, dass die Schliesszellen auf Grund verschiedener Stimuli sehr kurzfristig, sozusagen von einem Moment auf den andern sensibel auf ihre Umwelt reagieren können. Das Öffnen und Schliessen der Stomata gehört zu den komplexesten umweltabhängigen Mechanismen, die Pflanzen entwickelt haben. Jedes Blatt besitzt Tausende von Stomata. Dabei werden innere und äussere Signale, lokale Informationen und solche, die den Wasserhaushalt der ganzen Pflanze betreffen integriert, um die Photosynthese den Gegebenheiten anzupassen.

3. 4. Reaktionen auf Schwerkraft: Gravitropismus

Dass autotrophe Pflanzen auf Licht reagieren, ist kaum eine Überraschung. Aber auch im Dunkeln wachsen Keimlinge nach oben, Wurzeln nach unten. Orientierungshilfe ist dabei die Schwerkraft (Gravitropismus). Anders als Licht kann Schwerkraft keine Gradienten erzeugen, weil alle Teile der Pflanze der Schwerkraft gleichermassen ausgesetzt sind. Wie also nehmen Pflanzen die Schwerkraft wahr? Nur Bewegung oder Sedimentation von Teilchen ermöglicht eine Wahrnehmung der Schwerkraft. Diese Funktion wird offenbar von spezialisierten, stärkehaltigen Plastiden (Amyloplasten) wahrgenommen (Masson 1995). Amyloplasten, die als Schwerkraftsensoren fungieren, werden als Statolithen bezeichnet. Möglicherweise sorgen Kontakte zwischen den sedimentierenden Amyloplasten und dem Endoplasmatischen Reticulum für die Wahrnehmung der Schwerkraft. Diese ist in Wurzeln in der Wurzelhaube (Calyptra) lokalisiert. Die Ansammlung von Statolithen an der Basis von Zellen führt zuerst zu einer Umverteilung von Kalzium. Welche Rolle den Amyloplasten dabei genau zukommt, ist noch nicht genau bekannt (Sievers et al. 1996). Wie

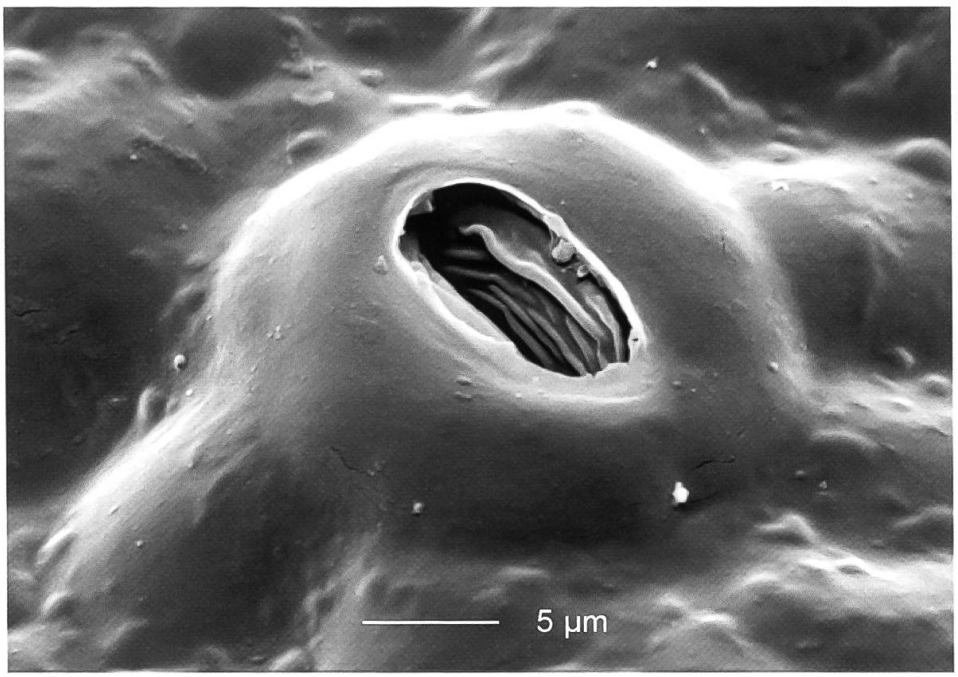

Abb. 3: Spaltöffnung der Buche. Das Öffnen und Schliessen der Spaltöffnungen gehört zu den komplexesten Mechanismen, mit denen Pflanzen ihre Photosynthese den Umständen anpassen. Dabei werden innere und äussere Signale, lokale Informationen und solche, die den Wasserhaushalt der ganzen Pflanze betreffend integriert. (D. Mathys/ Ch. Körner: Zentrum für Mikroskopie/Botanisches Institut/Universität Basel)

beim Phototropismus kommt es zu einer Verlagerung des Hormons Auxin, welches beim Gravitropismus eine Hauptrolle spielt. Kalzium und Auxin reagieren nicht auf die Schwerkraft, sie müssen aktiv verlagert werden. Neuerdings wurde gezeigt, dass verschiedene Pflanzen (Algen der Gattung *Chara*, stärkefreie Mutanten von *Arabidopsis sp.*, Fitzelle und Kiss 2001) die Schwerkraft auch ohne Statolithen wahrnehmen können. Dies führte zur Vermutung, dass der gesamte Protoplast als Statolith wirkt und die Schwerkraft an Kontaktflächen des Plasmalemmas mit der Zellwand wahrgenommen wird (Pickard und Ding 1993, Wayne und Staves 1996).

3. 5. Reaktion auf Berührung: Mechanosensorik

Viele Pflanzen sind auf Berührungsreize äusserst empfindlich. Beispielsweise haben Bäume an windexponierten Standorten kürzere und dickere Stämme als solche an geschützten Standorten. Je heftiger die Beanspruchung durch Wind ist, desto widerstandsfähiger entwickelt sich die Pflanze. Offensichtlich reagieren Pflanzen auf mechanische Beanspruchung mit Änderung der Körperform. Sie verfügen über eine Mechanosensorik, bei welcher als Reaktion auf Berührung und Erschütterung eine charakteristische Abfolge biochemischer Veränderungen erfolgt. Dabei spielen Kalzium-Ionen eine herausragende Rolle bei der unmittelbaren Signalübertragung (Knight et al. 1992, Weiler 2000).

Weltweit existieren Tausende von Ranken-, Winden- und Kletterpflanzen, bei denen verschiedenste Organe auf Kontaktreize reagieren, um geeignete Stützen zu erfassen und an ihnen hochzuwachsen (Abb. 4). Die Ranken von Kletterspezialisten sind berührungsempfindlicher als die menschliche Haut. Die Ranken der Zaunrübe *(Bryonia dioica)*, die hier als Beispiel dienen soll, reagieren noch auf das Streicheln mit einem nur 0.00025 Milligramm schweren Faden, der auf der menschlichen Haut keine Empfindung mehr auslöst (Weiler 2000). Ranken dieser Pflanze (ein fadenförmig umgebildetes Blatt) beschreiben Suchbewegungen. 20–30 Sekunden

Abb. 4: Blattstiel und Ranke einer Liane *(Smilax aspera)*. Ranken von Kletterspezialisten sind weitaus berührungsempfindlicher als die menschliche Haut. Sekunden nach einem Reiz beginnt die Rankenspitze mit einer Krümmung. Signalstoff ist die Jasmonsäure. (Botanische Bilddatenbank, www.unibas.ch/botimage/)

nach einem Berührungsreiz krümmt sich die Rankenspitze, nach wenigen Minuten ist eine Stütze umwachsen. Nach zwei Stunden hat sich die Ranke in eine Spirale umgewandelt und beginnt Festigungsgewebe zu bilden, das sie hochelastisch macht. Die Zaunrübe besitzt charakteristische Fühltüpfel, deren Zellwände speziell dünn und über die Plasmamembran mit dem Membransystem der Zelle verbunden sind. Der Kontaktreiz wird auf dieses übertragen, worauf Kalzium ins Zellplasma entlassen wird, vermutlich als direktes Signal für regulatorische Enzyme. Als Signalstoff fungiert Jasmonsäure, ein pflanzlicher Wachstumsregulator mit ausgedehntem Wirkungsbereich, der auch von Bedeutung bei Abwehrreaktionen von Pflanzen gegen Pathogene ist (Creellman und Mullet 1997). Die Jasmonsäure fasziniert Pflanzenbiologen, weil ihre Struktur und Biosynthese Parallelen zu Eicosanoiden hat, die in Säugern eine zentrale Funktion bei Entzündungsreaktionen spielen (Taiz und Zeiger 2000).

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

3. 6. Reaktionen auf Stress

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

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

Blattfläche. Sind Pflanzen länger dauerndem und wiederholtem Wasserstress ausgesetzt, reagieren sie mit verstärktem Wurzelwachstum auf Kosten des Sprosswachstums. Dadurch verbessert sich die Balance zugunsten der Wasseraufnahme und es können tiefere Bodenschichten für die Wasseraufnahme erschlossen werden. Pflanzen, die in heissem Klima leben (Sukkulenten), besitzen oft einen besonderen Weg zur CO_2-Anreicherung, den Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM), der es ermöglicht, dass die Stomata sich nur nachts öffnen, wodurch die Effektivität der Wassernutzung enorm gesteigert wird. Es gibt auch Pflanzen, bei denen CAM eine fakultative Möglichkeit ist, und die erst bei Wasserstress auf CAM umschalten.

Wurzeln beziehen den Sauerstoff, den sie zur Atmung benötigen, meist direkt aus dem Boden. In überfluteten Böden kommt es zu Sauerstoffmangel. Wasserpflanzen und solche, die an überschwemmte Standorte angepasst sind, besitzen Interzellularsysteme, durch welche Sauerstoff und andere Gase diffundieren können. Bei Pflanzen, die nicht an solche Bedingungen angepasst sind, regt der Sauerstoffmangel die Bildung des Hormons Ethylen an, das selektiv einige Zellen der Wurzelrinde veranlasst abzusterben. Dadurch entsteht ein neues Interzellularsystem, durch welches Sauerstoff leichter diffundieren kann.

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

Frost kann Zellen durch intrazelluläre Eiskristallbildung töten. Sinken die Temperaturen unter den Gefrierpunkt, bilden sich in den meisten Pflanzen in Zellwänden und Interzellularen Eiskristalle und entziehen dabei dem Zellinnern Wasser, wodurch die Konzentration gelöster Substanzen steigt und ein Gefrieren verhindert. Bei nicht resistenten Pflanzen führt entweder Eisbildung in der Zelle oder Dehydrierung zum Tod. Frosttolerante Arten bauen zur Erleichterung der Zellentwässerung als Reaktion auf tiefe Temperaturen ihre Zellmembranen um und erhöhen die Konzentration von Schutzstoffen (Proteine und bestimmte Zucker). Dazu braucht es in der Regel eine mehrere Tage dauernde Akklimatisierung bei tiefen Temperaturen (Körner 2003).

Wachsende Zellen überleben Temperaturen über 45°C nur selten, trockene Samen können im Extrem noch 120°C, Pollen 70°C aushalten. Im allgemeinen überleben nur Einzeller Temperaturen über 55°C. Hitzestress hemmt zuerst die Photosynthese, dann die Atmung und stört wie extreme Kälte die Stabilität von Membranen und Proteinen. Blätter schützen sich gegen Hitze durch erhöhte Verdunstung (Kühlung) und mit ähnlichen morphologischen Anpassungen wie gegen Wasserstress. Viele Pflanzen synthetisieren bei hohen Temperaturen niedermolekulare Hitzeschockproteine (HSP), teilweise schon 3–5 min nach einem Hitzeschock, was zu einer erhöhten thermischen Toleranz führt. Möglicherweise schützen HSP Enzyme und andere Proteine vor Denaturierung (Vierling 1991).

3. 7. Abwehr gegen Frassfeinde und Pathogene

Pflanzen sind in ihrem Lebensraum mit einer grossen Zahl potentieller Schadorganismen konfrontiert (Abb. 5), denen sie wegen ihrer festsitzenden Lebensweise nicht entfliehen können, gegen die sie sich jedoch mit strukturellen und chemischen Barrieren zur Wehr setzen (zwei Drittel aller Tierarten sind Herbivoren und ernähren sich direkt von Pflanzen; 30% aller Pilze, 10-15% der Bakterien, 45% aller Viren und alle Viroide sind pflanzenpathogen). Pflanzen produzieren eine enorme Zahl von Substanzen, die keine offensichtliche Funktion für Wachstums- und Entwicklungsprozesse haben. Dabei handelt es sich um Phenole, Terpenoide und stickstoff-

haltige Verbindungen (Alkaloide, cyanogene Glykoside und Glucosinolate). Zusammenfassend werden diese Substanzen als sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe bezeichnet. Die Anzahl bekannter Verbindungen geht in die Zehntausende. Diese Substanzen bilden einen chemischen Abwehrschild, weil viele eine abstossende oder giftige Wirkung auf Pathogene und Frassfeinde besitzen. Andere wirken als Lockstoffe für Feinde der Pflanzenschädlinge. Die Fähigkeit von Pflanzen, Abwehrstoffe zu bilden, ist weit verbreitet. Als Reaktion darauf haben viele Mikroben und Pflanzenfresser Möglichkeiten entwickelt, sich ohne Schaden von sekundärstoffhaltigen Pflanzen zu ernähren oder sie zu befallen, ein Selektionsdruck, der wiederum neue Abwehrstoffe in Pflanzen hervorgebracht hat (Koevolution).

Pflanzen haben zahlreiche weitere Abwehrmöglichkeiten entwickelt, um Frassfeinde abzuschrecken und das Eindringen von Pathogenen zu behindern. Beispiele sind die Einlagerung von Lignin, Gerbstoffe oder Alkaloide (Nikotin, Atropin, Morphin, Strychnin, Psilocybin) in Geweben, die Beschichtung und Einlagerungen (Cutin, Suberin, Wachse) in die Zellwand oder die Bildung von Dornen und Stacheln. Auf solche strukturelle Abwehrmechanismen wird hier

Abb. 5: Es ist Schicksal von Pflanzen, gefressen zu werden. Frassschäden lösen eine ganze Kaskade von Abwehrmechanismen aus, einschliesslich der Bildung flüchtiger Substanzen (Alarmone), welche Feinde von Frassinsekten anlocken können oder benachbarte Pflanzen «warnen». (J. Stöcklin: Botanisches Institut, Universität Basel)

nicht weiter eingegangen. Im Folgenden werden Reaktionsmöglichkeiten von Pflanzen auf den akuten Befall durch Feinde beschrieben.

Induzierte Abwehr gegen Frassfeinde

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

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

Der Befall durch Herbivoren führt häufig zur Freisetzung von flüchtigen Substanzen. Es handelt sich dabei um ätherische Öle (Monoterpene und Sesquiterpene), die eine insektenvertreibende Wirkung haben. Mais, Baumwolle und andere Pflanzen produzieren nach beginnendem Insektenfrass flüchtige Terpene (Alarmone), die räuberische oder parasitäre Insekten anlocken, die dann wiederum die Herbivoren befallen (Turlings et al. 1995). Befallene Kiefern nebeln sich mit einem flüchtigen Stoff ein, der bei den Schadinsekten als Juvenilhormon wirkt und diese daran hindert, geschlechtsreif zu werden (Wildt et al. 2001). Mittels flüchtiger Substanzen können sich Pflanzen gegenseitig «warnen», indem bei nichtbefallenen Nachbarn vorbeugende Abwehrreaktionen induziert werden können. Flüchtige Methylester der Jasmonsäure, die von einer befallenen Pflanze abgegeben werden, können bei benachbarten Tomatenpflanzen die Bildung von Proteininhibitoren induzieren, aber nur, wenn die Pflanzen in geringem Abstand unter einer Glasglocke gehalten werden (Sitte et al. 2002). Für solche Alarmpheromone existieren aus den letzten Jahren immer mehr experimentelle Befunde auch aus Freilandstudien (Dicke et al. 2003). Flüchtige Substanzen, die als Reaktion auf mechanische Verletzung oder Frassschäden freigesetzt werden, induzieren Jasmonsäure und chemische Verteidigung bei ihren gewarnten Nachbarn (Engelberth et al. 2004). Beispielsweise wurde in sorgfältig durchgeführten Feldexperimenten und parallel dazu im Labor bei Erlen *(Alnus glutinosa)* nachgewiesen, dass durch simulierten Blattfrass nicht nur bei behandelten Bäumen, sondern auch bei nichtbehandelten Nachbarn Resistenz gegen Blattkäfer induziert wird. Der Effekt war zeit- und distanzabhängig (Dolch und Tscharntke 2000, Tscharntke et al. 2001). Dass solche spezifischen Reaktionen auf flüchtige Substanzen auf der Expression spezifischer Resistenzgene beruhen, konnte in Laborversuchen bei Limabohnen festgestellt werden. Nicht befallene Bohnen reaktivierten als Antwort auf flüchtige Substanzen, die von durch Spinnmilben befallenen Nachbarn derselben Art abgegeben wurden, selbst mehrere Resistenzgene und konnten sich dadurch vorbeugend gegen Spinnmilbenbefall schützen (Arimura et al. 2000). In neueren Studien mit Bohnen konnte nachgewiesen werden, dass der In-

formationsaustausch zwischen Pflanzen über drohenden Herbivorenbefall auch auf unterirdischem Weg über das Feinwurzelwerk erfolgen kann (Diecke und Dieckman 2001, Guerrieri et al. 2002). Es wird vermutet, dass dabei der Informationsaustausch durch Verbindungen über Mykorrhiza-Pilze zwischen dem Wurzelsystem verschiedener Pflanzen eine Rolle spielen könnte (Simard et al. 1997).

Induzierte Abwehr gegen Pathogene

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

Verschiedene sekundäre Pflanzenstoffe haben eine antibakterielle Wirkung (Saponine, Phenylpropane) und spielen schon in der intakten Pflanze als antipathogene Abwehrstoffe eine Rolle. Viele antipathogenen Abwehrstoffe werden aber erst durch eine Infektion induziert. Dabei kann zwischen einer unspezifischen und einer spezifischen Reaktion unterschieden werden. Eine unspezifische Abwehr wird durch Elizitoren ausgelöst, die als Abbauprodukte von beschädigten Zellwänden des Pathogens und/ oder der Pflanze entstehen und schon in kleinsten Konzentrationen eine allgemeine Pathogenabwehr auslösen (Ebel und Cosio 1994). Die Elizitoren induzieren im Bereich der Infektionsstelle die Bildung von Phytoalexinen. Dabei handelt es sich um eine heterogene Gruppe sekundärer Pflanzenstoffe mit starker antibakterieller Wirkung, die sich vor einer Infektion nicht nachweisen lassen, sondern nach einer Infektion sehr schnell (durch die Aktivierung von mRNS) neusynthetisiert werden. Oft wird auf das Eindringen von Pathogenen auch mit der Bildung von Lignin oder Kallose reagiert, also mit Polymeren, die als Barriere wirken. Oft werden hydrolytische Enzyme gebildet, die Zellwände der Pathogene angreifen. Die unspezifische Abwehr führt zu einer systemischen Reaktion durch die Bildung von PR-Proteinen (pathogen related), die z.T. auch antimikrobiell wirken, aber vermutlich vorwiegend dazu dienen, eine Signalkette auszulösen, die verschiedene Formen der Pathogenabwehr in der Pflanze aktiviert. Das Eindringen von Pilzen, deren Zellwände Chitin enthalten, induziert eine ganze Palette von Glucanasen, Chitinasen und anderen Hydrolasen. Chitin, ein Hauptbestandteil der Zellwand von Pilzen, spielt dabei die Rolle eines allgemeinen Auslösers für die Resistenz gegen Pathogene. Auch hier spielen Jasmonate als Glied der Signalkette vom Elizitoren zu den Abwehrgenen eine wichtige Rolle.

Die spezifische Abwehr beruht auf der Existenz von pflanzlichen Resistenzgenen (Baker et al. 1997). Pflanzen haben einige hundert solcher Resistenzgene, deren Produkte bestimmte Moleküle (Avirulenz-Gene) eines Pathogens erkennen. Dies wird als Gen-für-Gen-Erkennung bezeichnet. Daraufhin wird über eine Signalübertragungskette eine verstärkte Verteidigung des infizierten Gewebes ausgelöst. Diese Hypersensitivitätsreaktion besteht in einer verstärkten Bildung von Phytoalexinen und PR-Proteinen. Zusätzlich kommt es zum Absterben der Zellen in der Umgebung der Infektionsstelle, wodurch den Pathogenen die Lebensgrundlage entzogen und ihre Ausbreitung verhindert wird. Die oft zahlreichen kleinen Läsionen auf Blättern zeugen von solchen erfolgreichen Abwehrreaktionen.

Neben der spezifischen lokalen Abwehr von Pathogenen, entwickeln Pflanzen auf Grund einer Infektion oft eine generell erhöhte Resistenz überall im Pflanzenkörper gegen weitere Angriffe durch ein breites Spektrum von Pathogenen. Das Phänomen wird als systemische, erworbene Resistenz (SER) bezeichnet. Es beruht auf der Gen-für-Gen-Erkennung zwischen Pathogen und Pflanze und entwickelt sich innerhalb weniger Tage nach einer Infektion (Ryals et al. 1996). Eine der Substanzen, die bei der SER eine Rolle spielen, ist die Salizylsäure, deren Konzentration sich nach einem Pathogenbefall in der Infektionszone deutlich erhöht. Es wird vermutet, dass Salizylsäure über das Gefässsystem in andern Teilen der Pflanze die systemische Resistenz gegen Pathogene auslöst. Neuere Studien deuten darauf hin, dass zusätzlich der Methylester der Salizylsäure als gasförmiger Bo-

tenstoff auf entfernte Teile der Pflanze und sogar auf Nachbarpflanzen wirkt und dort eine systemische Resistenz auslöst (Shulaev et al. 1997). Kürzlich wurde entdeckt, wie Pflanzen das Protein Flagellin, aus dem Bakteriengeisseln bestehen, erkennen, und welche Abwehrmechanismen dadurch in der Pflanze ausgelöst werden (Felix et al. 2004). Interessant dabei ist, dass auch Säugetiere auf Flagellin reagieren. Es zeigt sich, dass bei der Resistenzentwicklung gegen Pathogene überraschende Ähnlichkeiten bei Pflanzen und Tieren bestehen. Heute wird von einem, wenn auch im Vergleich mit höheren Tieren, einfachen Immunsystem bei Pflanzen gesprochen.

4. Phänotypische Plastizität: «pflanzliches Verhalten»

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

In den letzten Jahren hat das Interesse an phänotypischer Plastizität von Pflanzen enorm zugenommen (Novoplansky 2002). Phänotypische Plastizität wird dabei oft als eine Art von Verhalten interpretiert, welches Pflanzen als Kompensation für ihre fehlende Beweglichkeit entwickelt haben (Silvertown und Gordon 1989, Hutchings und de Kroon 1994). Tierisches Verhalten schliesst als wesentliche Elemente rasche Reaktionsfähigkeit und Bewegung mit ein. Pflanzliches Verhalten ist demgegenüber an Wachstums- oder Entwicklungsprozesse gebunden und benötigt deshalb in der Regel auch mehr Zeit als tierisches Verhalten. Ein weiterer Unterschied ist, dass Pflanzen wegen ihrer Bauweise ihr Verhalten oft durch lokal verarbeitete Informationen steuern und moduläre Einheiten einen hohen Grad von funktioneller Unabhängigkeit haben können. Zum Teil erfordert Plastizität allerdings einen überraschend hohen Grad an Koordination zwischen Teilen derselben Pflanze. Es besteht heute kein Zweifel mehr, dass die grosse phänotypische Plastizität von Pflanzen ein adaptives, evoluiertes Phänomen ist, welches Pflanzen erlaubt, besser zu wachsen, zu überleben und sich fortzupflanzen (Scheiner und Lyman 1991). Ob ein bestimmtes Verhalten mit Absicht geschieht, oder einfach nur als Folge eines bestimmten Umweltstimulus, ist dabei nicht relevant. Auch bei Tieren ist es kaum möglich festzustellen, ob ein bestimmtes Verhalten auf Grund einer zielgerichteten Wahl oder nur reaktiv auf bestimmte Umweltbedingungen erfolgt (Silvertown und Gordon 1989).

Phänotypische Plastizität von Organismen bedeutet, dass diese auf die Menge an Ressourcen, auf ihre räumliche und zeitliche Verfügbarkeit und auf alternative Umweltsituationen durch Wachstum oder durch permanente oder reversible Form- und Statusveränderungen reagieren. Tiere und Pflanzen dürften sich dabei kaum unterscheiden, wenn Veränderungen in der Aktivierung von Enzymen und andern Molekülen beteiligt sind. Einen besonderen Stellenwert hat phänotypische Plastizität für Pflanzen hingegen, wenn es um die Aufnahme von räumlich und zeitlich heterogen verteilten Ressourcen (Licht, Wasser, Nährsalzen) geht, die Pflanzen wegen ihrer festsitzenden Lebensweise nicht selbstverständlich zur Verfügung stehen. In diesem Fall sind morphologische und entwicklungsbedingte Plastizität für Pflanzen entscheidend. Pflanzen sind in der Lage, aktiv in Richtung von mehr Licht hinzuwachsen, oder sich über gezieltes Wurzelwachstum in Böden ungleich verteilte Nährstoffe und Wasser zu erschliessen (Birch und Hutchings 1994). Solches Suchverhalten beruht auf der hochentwickelten Fähigkeit von Pflanzen, auf kleine Unterschiede im Ressourcenangebot zu reagieren (Hutchings und John 2003). Dies schliesst die Möglichkeit ein, bei geringem Angebot aktiv nach Nährstoffen und Wasser zu suchen und sich ein erhöhtes Angebot

durch lokal erhöhtes Wurzelwachstum zu erschliessen, oder durch morphologische Spezialisierung auf ein besseres Ressourcenangebot zu reagieren. Wachstum und Formveränderungen auf Grund eines variablen Lichtangebots haben dieselbe Funktion. Morphologische Plastizität bei Pflanzen hat man mit dem Appetenzverhalten von Tieren verglichen, die nach Nahrung suchen (Salzman 1985). Die Möglichkeit einer Arbeitsteilung zwischen räumlich getrennten Teilen ein- und derselben (klonalen) Pflanze spielt bei solchem pflanzlichen «Verhalten» eine entscheidende Rolle (Stuefer et al. 1996, Hutchings und Wijesinghe 1997). Dabei können sich Teile einer Pflanze morphologisch spezialisieren, um entweder Assimilate zu bilden (grosse Blattentwicklung) oder Wasser und Nährstoffe aufzunehmen (starkes Wurzelwachstum) und diese untereinander auszutauschen. Pflanzen sind offensichtlich in der Lage, bevorzugt jene Teile zu fördern, deren zukünftige Entwicklung für den Gesamtorganismus am förderlichsten ist. Dies setzt aber voraus, dass die einzelnen Teile einer Pflanze nicht nur auf lokales Ressourcenangebot reagieren, sondern eine vermutlich durch Hormone regulierte Steuerung existiert, die Informationen aus der Gesamtpflanze verarbeiten kann (Ballaré 1994, Sachs und Hassidim 1996, Novoplansky 2002). Die komplexen Signal- und Informationsverarbeitung, die es Pflanzen ermöglicht, sich in einer dynamischen Umwelt optimal zu verhalten, ist noch ungenügend erforscht.

5. Sind Pflanzen intelligent?

Der Begriff Intelligenz wird üblicherweise nicht im Zusammenhang mit Pflanzen verwendet, weil die verschiedenen Definitionen von Intelligenz meistens kognitive Fähigkeiten wie Lernfähigkeit, Problemlösen, Voraussicht und Ent-

Abb. 6: Die Kleeseide *(Cuscuta campestris)* parasitiert andere Pflanzen. Ihr Verhalten wurde als «intelligent» bezeichnet. Auf Grund einer einmaligen Berührung «entscheidet» die Kleeseide, ob sich eine Parasitierung eines potentiellen Wirts lohnt oder nicht. (Botanische Bilddatenbank, www.unibas.ch/botimage/)

scheiden beinhalten. Solche gelten als spezifische Leistungen des Zentralnervensystems und des Gehirns höherer Wirbeltiere. Intelligentes Verhalten schliesst gemeinhin auch rasche Reaktionsfähigkeit und Bewegung mit ein, Eigenschaften die Tiere, aber nicht Pflanzen, auszeichnen. Kürzlich hat Trewavas (2003) in einem provokativen, gleichzeitig aber fundiert recherchierten Essay die bemerkenswerten Möglichkeiten von Pflanzen auf ihre Umwelt zu reagieren, als pflanzliche Intelligenz bezeichnet (Abb. 6). Dieser Autor vertritt die Meinung, dass ausser wenn Intelligenz mit menschlicher Intelligenzleistungen und Willensfreiheit gleichgesetzt wird, wenig Gründe dafür bestehen, eine scharfe Grenze zwischen tierischen und pflanzlichen kognitiven Fähigkeiten zu ziehen. Genauso wie bei Pflanzen sind die meisten Möglichkeiten von Tieren, auf ihre Umwelt zur reagieren, genetisch determiniert und beinhalten auch variable, plastische Reaktionen auf Umweltreize. Bei Tieren ist Verhalten in der Regel mit Bewegung verbunden, während Pflanzen auf ihre Umgebung eher durch Wachstums- und Entwicklungsprozesse und damit langsamer reagieren. Dies entspricht ihrer unterschiedlichen Lebensweise und ist nach Trewavas (2003) kein Grund dafür, das eine Verhalten grundsätzlich als intelligenter als das andere zu beurteilen. Dieser Autor stützt sich auf eine Definition von Stenhouse (1974), der tierische Intelligenz als «adaptiv variables Verhalten während der Lebensdauer eines Individuums» bezeichnet hat und betont, dass sich intelligente Verhaltensweisen sowohl bei Tieren als auch bei Pflanzen entwickelt haben. Gemeinsam ist, dass intelligentes Verhalten sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren entstanden ist, um Fitness zu optimieren und deshalb, bei allen Unterschieden, miteinander verglichen werden kann. Grundlage der Argumentation von Trewavas (2003) bilden die Erkenntnisse der modernen Zellbiologie. Nämlich, dass sich Signaltransduktionsketten und die Kommunikation zwischen Zellen bei Pflanzen und Tieren nicht grundsätzlich unterscheiden und beide viele Eigenschaften mit neuronalen Netzwerken gemeinsam haben. Diese Eigenschaften können als zelluläres Lernen und zelluläres Gedächtnis oder zelluläre Intelligenz bezeichnet werden (Trewavas 1999). Physiologische Erregbarkeit und Reaktionsfähigkeit, wie sie sich bei Einzellern entwickelt hat, sind die Grundlage für die Entwicklung der Kommunikation zwischen Körperzellen mehrzelliger Organismen und damit sowohl für die Entwicklung zentralisierte Nervensysteme von Tieren als auch für die internen Kommunikation, wie sie für Pflanzen typisch sind. Es fällt Trewavas (2003) nicht schwer, zahlreiche Reaktionsweisen von Pflanzen zu beschreiben, die nicht nur auf einer äusserst sensiblen Wahrnehmung von Umweltbedingungen beruhen, sondern die Korrektur von fehlerhaftem Verhalten (Erinnerung), Berücksichtigung vergangener Erfahrung (Lernen) oder Voraussicht und Entscheidungsmöglichkeiten beinhalten. Nur weil die Wahrnehmung ihrer Umwelt, Lernen und Erinnerung bei Pflanzen auf der Ebene von Zellen und Geweben, nicht aber auf der Grundlage eines zentralen Nervensystems beruht, darf nach Trewavas (2003) kognitiven Leistungen von Pflanzen die Intelligenz nicht abgesprochen werden.

Das Konzept einer pflanzlichen Intelligenz wurde von Firn (2004) kritisiert. Dieser Autor verneint die von Trewavas (2003) aufgeführten Möglichkeiten von Pflanzen nicht. Er geht aber davon aus, dass Verhalten und Intelligenz Konzepte darstellen, die nur im Zusammenhang mit Individualität, wie sie für Tiere, aber nicht für Pflanzen typisch ist, Sinn machen. Firn (2004) schätzt die Autonomie von Organen und Teilen einer Pflanze als grösser, die koordinierten kognitiven Leistungen der Gesamtpflanze als geringer ein als Trewavas (2004). Firn (2004) kritisiert, dass Begriffe wie Lernen, Gedächtnis und Wahlmöglichkeiten für Pflanzen benützt werden, weil sie im allgemeinen Verständnis mentale Fähigkeiten bezeichnen, die über die Möglichkeiten einzelner Zellen und Gewebe hinausgehen. Inwiefern adaptive Verhaltensweisen von Pflanzen ein Resultat der Reaktionsmöglichkeiten autonomer Teile sind und inwiefern sie auf koordinierten Leistungen der ganzen Pflanze beruhen, ist noch ungenügend erforscht (Novoplansky 2002).

Die Diskussion über pflanzliche Intelligenz hat den Verdienst, die Aufmerksamkeit auf die gerne unterschätzten Möglichkeiten zu richten, mit welchen Pflanzen auf ihre Umwelt reagie-

ren. Dabei besteht allerdings auch die Gefahr, dass die Verwendung von Intelligenz für die Verhaltensweisen von Pflanzen, davon ablenkt, was Pflanzen auszeichnet und besonders macht. Pflanzliche Intelligenz, sofern man diesen Begriff verwenden will, ist jedenfalls nicht gleichzusetzen mit den mentalen Möglichkeiten höherer Wirbeltiere oder des Menschen.

6. Argumente für die Schutzwürdigkeit von Pflanzen

6. 1. Der Verlust durch das Aussterben einer Art ist unwiderruflich

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

6. 2. Die individuelle Integrität von Tieren ist verletzlicher als diejenige von Pflanzen

Der offensichtlichste Unterschied zwischen Pflanzen und Tieren betrifft ihre Individualität, bedingt durch die unterschiedliche Organisation und Lebensweise. Die Integrität von Tieren wird durch den Verlust von Teilen in Frage gestellt und führt meistens zum Tod, während bei Pflanzen Teile in der Regel entfernt oder abgetrennt werden können, ohne dass dies den Tod des Individuums zur Folge hat. Die Integrität von Pflanzen wird dadurch nicht in Frage gestellt. Es könnte argumentiert werden, dass der Verlust von Teilen auch bei Pflanzen spezifische, stressbedingte Reaktionen auslösen kann. Es wäre aber unverhältnismässig, solche Reaktionen von Pflanzen mit dem offensichtlich vorhandenen Schmerzempfinden oder der Leidensfähigkeit von Tieren gleichzusetzen. Immerhin schliesst die Evolution von Tieren und Pflanzen mit ein, dass Pflanzen Nahrung für Tiere sind. Entsprechend schützen viele Pflanzen ihre überlebensnotwendigen Teile und exponieren nur solche, die ersetzbar sind (beispielsweise Gräser). Der Verlust von Individuen hingegen kann bei Pflanzen genauso wie bei Tieren zu einer genetischen Verarmung führen, welche das Aussterberisiko einer Art erhöhen kann. Die moduläre Organisation von Pflanzen und die Möglichkeit sich klonal zu vermehren, verkleinert hingegen für zahlreiche Pflanzenarten das Risiko auszusterben.

6. 3. Pflanzen sind ebenso einzigartig wie Tiere, aber letztere sind dem Menschen ähnlicher

Ob sich auf Grund der Unterschiede zwischen Pflanzen und Tieren eine unterschiedliche Schutzwürdigkeit begründen lässt, ist eine Frage des Massstabs. Aus biologischer Sicht sind die Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen geringer, als eine anthropozentrische Sichtweise, die spezifisch menschliche Lebensäusserungen zum Massstab erhebt, nahelegt. Der Standpunkt, dass der Mensch das Endprodukt einer zielgerichteten Evolution darstellt und deshalb als Mass aller Dinge zu gelten hat, ist aus Sicht der modernen Biologie nicht mehr haltbar. Die Komplexität der Lebensäusserungen von Pflanzen und Tieren, einschliesslich des Menschen, sind auf zellulärer Ebene vergleichbar und das Resultat einer 3 Milliarden Jahre dauernden gemeinsamen Evolutionsgeschichte. Die Wesens-

art von Tieren und Pflanzen als mehrzellige Organismen beruht demgegenüber auf getrennten Entwicklungslinien, die durch die autotrophe Lebensweise von Pflanzen einerseits und die heterotrophe Lebensweise von Tieren andererseits geprägt ist. Beide Entwicklungslinien sind in ihrer Einzigartigkeit ausgesprochen verschieden und charakterisiert durch die Entstehung von Fähigkeiten, deren Gemeinsamkeit darin besteht, dass sie Wachstum, Reproduktion und Fitness ihrer Träger sicherstellen. Die Entstehung des Gehirns ist ein singuläres Ereignis in der Evolution der Wirbeltiere, welches mit der Fähigkeit zu denken, zu fühlen und mit der Entstehung des menschlichen Bewusstseins einen vorläufigen Höhepunkt erreicht hat, und sich nur schwerlich mit der Singularität der Evolution der Blütenpflanzen vergleichen lässt. Keine Pflanze wird je die Fähigkeit entwickeln, Gedichte oder Liebesbriefe zu verfassen. Die Vielfalt der Möglichkeiten hingegen, welche die Blütenpflanzen zur Anlockung von Insekten, Vögeln und anderen Tieren als Bestäuber und Samenausbreiter entwickelt haben, um ihre Reproduktion sicherzustellen, ist auf einer ganz anderen Ebene ähnlich bemerkenswert. Genauso schwierig fällt es, die Einzigartigkeit des Nervensystems von Tieren aufzurechnen gegen die Einzigartigkeit der Photosynthese und ihrer Regulation durch die Spaltöffnungen bei Pflanzen. Am ehesten liesse sich hier noch eine Superiorität von Pflanzen begründen, da ohne diese tierisches Leben unmöglich wäre, tierisches Leben jedoch hingegen viel seltener eine Voraussetzung für das Überleben von Pflanzen darstellt.

Spontan und rational begründet, macht der Mensch immer wieder seine Selbstähnlichkeit zum Kriterium, um eine besondere Schutzwürdigkeit lebender Organismen zu begründen. Konsequenterweise werden dabei kognitive Leistungen des Zentralnervensystems zu einem der wichtigsten Kriterien erhoben und folgerichtig die Schutzwürdigkeit zumindest von Wirbeltieren höher bewertet als jene von Pflanzen. Insofern als dabei Schmerzempfinden und Leidensfähigkeit Kriterien sind, ist dieser Standpunkt nachvollziehbar. Er soll deshalb hier auch nicht radikal hinterfragt, aber immerhin insofern relativiert werden, als die kognitiven Leistungen von Pflanzen sich weniger deutlich von Tieren unterscheiden, als dies eine oberflächliche Sicht aus menschlicher Warte nahelegen könnte. Nur wenn der Besitz eines Zentralnervensystems zu einem absoluten Kriterium gemacht wird, unterscheiden sich Tiere grundsätzlich von Pflanzen. Inwiefern Eigenschaften des menschlichen Bewusstseins und Denkfähigkeit auch Tieren eigen sind, wird heute heftig diskutiert und ist mit naturwissenschaftlichen Methoden nur schwer zu beurteilen. Zunehmender Konsens besteht immerhin darin, dass Bewusstsein und Verstand emergente Eigenschaften des Gehirns sind. Dies macht es wahrscheinlich, dass diesbezügliche Unterschiede zwischen Mensch und Tier gradueller Art sind. In mancher Hinsicht sind auch die Unterschiede von Tieren und Pflanzen, Informationen aus ihrer Umwelt aufzunehmen, zu verarbeiten und darauf zu reagieren, gradueller Natur. Die Unterschiede beruhen weitgehend auf der unterschiedlichen Organisation und Lebensweise von Pflanzen und Tieren und entspricht deshalb ihrem jeweiligen Wesen. Aus biologischer Sicht eine Höherentwicklung von Tieren im Vergleich zu Pflanzen zu postulieren, ist kaum berechtigt. Aus anthropozentrischer Sicht kann hingegen begründet werden, weshalb der Mensch seine Selbstähnlichkeit zum Massstab erhebt: Dass viele Tiere dem Menschen ähnlicher sind als Pflanzen, lässt sich nicht bestreiten.

7. Dank

Der Autor dankt Bernhard Schmid und Christian Körner für wertvolle Anregungen, Gisela Weise für die Übersetzung der Zusammenfassung, Anne Gilgen, Christian Heitz und Hermann Hecker für Verbesserungen einer früheren Version des Manuskripts.

8. Literatur

Adams, M.D., S.E. Celniker, R.A. Holt et al. (2000): The genome of *Drosophila melanogaster*. Science 287: 2185–2195.

Anderson, S.L. & S.A. Kay (1995): Functional dissection of circadian clock-regulated and phytochrome-regulated transcription of the *Arabidopsis* CAB2

gene. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 92: 1500–1504.

Aphalo, P.J. & C.L. Ballaré (1995): On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. Functional Ecology 9 (1): 5–14.

Arabidopsis Genome Initiative (2000): Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. Nature 408 (6814): 796–815.

Arens, K. (1939): Physiologische Multipolarität der Zelle von *Nitella* während der Photosynthese. Protoplasma 33: 295–300.

Arimura, G., R. Ozawa, T. Shimoda, T. Nishioka, W. Boland & J. Takabyashi (2000): Herbivory-induced volatiles elicit defense genes in lima bean leaves. Nature 406 (6795): 512–515.

Baker, B., P. Zambryski, B. Staskawicz & S.P. Dinesh-Kumar (1997): Signaling in plant-microbe interactions. Science 276 (5313): 726–733.

Ballaré, C.L. (1994): Light gaps: sensing the light opportunities in highly dynamic canopy environments. In: Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and belowground (eds: Caldwell, M.M. & R.W. Pearcy), 73–110.

Bergey, D.R., G.A. Hoi & C.A. Ryan (1996): Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 93 (22): 12053–12058.

Birch, C.P.D. & M.J. Hutchings (1994): Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. Journal of Ecology 82 (3): 653–664.

Blattner, F.R., G. Plunkett, C.A. Bloch, N.T. Perna, V. Burland, M. Riley, J. Collado-Vides, J.D. Glasner, C.K. Rode, G.F. Mayhew, J. Gregor, N.W. Davis, H.A. Kirkpatrick, M.A. Goeden, D.J. Rose, B. Mau & Y. Shao (1997): The complete genome of *Escherichia coli* K-12. Science 277 (5331): 1453–1462.

Borthwick, H.A., S.B. Hendricks, M.W. Parker, E.H. Toole & V.K. Toole (1952): A reversible photoreaction controlling seed germination. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 38 (8): 662–666.

Bradshaw, A.D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics 13: 115–155.

Campbell, N.A. & J.B. Reece (2003): Biologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg. 6. Auflage.

Casal, J.J. & H. Smith (1989): The function, action, and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. Plant, Cell and Environment 12 (9): 855–862.

Cho, M.H. & E.P. Spalding (1996): An anion channel in *Arabidopsis* hypocotyls activated by blue light. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 93 (15): 8134–8138.

Creelman, R.A. & J.E. Mullet (1997): Biosynthesis and action of jasmonates in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 48: 355–381.

Crocker, W., A.E. Hitchcock & P.W. Zimmerman (1935): Similarities in the effects of ethylene and the plant auxins. Contributions from Boyce Thompson Institute 7: 231–248.

Darwin, C. (1881): The power of movements in Plants. Appleton-Century-Crofts New York.

Dicke, M., A.A. Agrawal & J. Bruin (2003): Plants talk, but are they deaf? Trends in Plant Science 8 (9): 403–405.

Dicke, M. & H. Dijkman (2001): Within-plant circulation of systemic elicitor of induced defence and release from roots of elicitor that affects neighbouring plants. Biochemical Systematics and Ecology 29 (10): 1075–1087.

Dolch, R. & T. Tscharntke (2000): Defoliation of alders *(Alnus glutinosa)* affects herbivory by leaf beetles on undamaged neighbours. Oecologia 125 (4): 504–511.

du Buy, H.G. & E. Nuernbergk (1934): Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Ergebnisse der Biologie 10: 207–322.

Ebel, J. & E.G. Cosio (1994): Elicitors of plant defense responses. International Review of Cytology 148: 1–36.

Engelberth, J., H.T. Alborn, E.A. Schmelz & J.H. Tumlinson (2004): Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 101 (6): 1781–1785.

Firn, R. (2004): Plant intelligence: an alternative point of view. Annals of Botany 93 (4): 345-351.

Fitzelle, K.J. & J.Z. Kiss (2001): Restoration of gravitropic sensitivity in starch-deficient mutants of *Arabidopsis* by hypergravity. Journal of Experimental Botany 52 (355): 265–275.

Guerrieri, E., G.M. Poppy, W. Powell, R. Rao & F. Pennacchio (2002): Plant-to-plant communication mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. Journal of Chemical Ecology 28 (9): 1703–1715.

Haupt, W. & G. Bock (1962): Die Chloroplastendrehung bei Mougeotia IV. Die Orientierung der Phytochrom-Moleküle im Cytoplasma. Planta 59 (1): 38–48.

Holland, M.A. (1997): Occam's razor applied to hormonology – are cytokinins produced by plants? Plant Physiology 115 (3): 865–868.

Hutchings, M.J. & H. DeKroon (1994): Foraging in plants – the role of morphological plasticity in resource acquisition. Advances in Ecological Research 25: 159–238.

Hutchings, M.J. & D.K. Wijesinghe (1997): Patchy habitats, divison of labour and growth dividends in clonal plants. Trends in Ecology and Evolution 12 (10): 390–394.

Kendrick, R.E. & B. Frankland (1983): Phytochrome and Plant Growth. Edward Arnold, London. 2. Auflage.

Knight, M.R., S.M. Smith & A.J. Trewavas (1992): Wind-induced plant motion immediately increases cytosolic calcium. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 89 (11): 4967–4971.

Körner, C. (2003): Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer Verlag Berlin. 2. Auflage.

Kurosawa, E. (1926): Experimental studies on the nature of the substance secreted by the «bakanae» fungus. Natural History Society of Formosa 16: 213–227.

Linnaeus, C. (1735): Systema naturae. Leiden.

Lüttge, U., M. Kluge & G. Bauer (1999): Botanik. Wiley-VCH, Weinheim. 3. Auflage.

Margulis, L. (1971): The origin of plant and animal cells. American Scientist 59 (2): 230–235.

Masson, P.H. (1995): Rest gravitropism. Bioessays 17 (2): 119–127.

Milborrow, B.V. (1967): Identification of (+)-abscisin 2[(+)-dormin] in plants and measurement of its concentrations. Planta 76 (2): 93–113.

Neljubow, D.N. (1901): Über die horizontale Nutation der Stengel von *Pisum sativum* und einiger anderer Pflanzen. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 10: 128–139.

Nevo, E. (1978): Genetic diversity in nature – patterns and theory. Evolutionary Biology 23: 217–246.

Nirenberg, M., P. Leder, M. Bernfiel, R. Brimacom, J. Trupin, F. Rottman & C. O'Neal (1965): RNA codewords and protein synthesis VII. On general nature of RNA code. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 53 (5): 1161–1165.

Novoplansky, A. (2002): Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. Evolutionary Ecology 16 (3): 177–188.

Palmer, J.D., D.E. Soltis & M.W. Chase (2004): The plant tree of life: an overview and some points of view. American Journal of Botany 91 (10): 1437–1445.

Phinney, B.O., C.A. West, M.B. Ritzel & P.M. Neely (1957): Evidence for gibberellin-like substances from flowering plants. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 43 (5): 398–404.

Pickard, B.G. & J.P. Ding (1993): The mechanosensory calcium-selective ion-channel – key component of a plasmalemmal control centre? Australian Journal of Plant Physiology 20 (4-5): 439–459.

Raschke, K. (1975): Stomatal action. Annual Review of Plant Physiology 26: 309–340.

Ryals, J.A., U.H. Neuenschwander, M.G. Willits, A. Molina, H.Y. Steiner & M.D. Hunt (1996): Systemic acquired resistance. Plant Cell 8 (10): 1809–1819.

Sachs, T. & M. Hassidim (1996): Mutual support and selection between branches of damaged plants. Vegetatio 127 (1): 25–30.

Salzman, A.G. (1985): Habitat selection in a clonal plant. Science 228 (4699): 603–604.

Sanchez, R.A., J.J. Casal, C.L. Ballaré & A.L. Scopel (1993): Plant responses to canopy density mediated by photomorphogenic processes. International Crop Science I (ed: Buxton, D.R.), Crop Science Society of America, Madison, 779–786.

Scheiner, S.M. & R.F. Lyman (1991): The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. Journal of Evolutionary Biology 4 (1): 23–50.

Schlichting, C.D. (1986): The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 667–693.

Schmitt, J. & R.D. Wulff (1993): Light spectral quality, phytochrome and plant competition. Trends in Ecology and Evolution 8 (2): 47–51.

Shinozaki, K. & K. Yamaguchi-Shinozaki (1997): Gene expression and signal transduction in water-stress response. Plant Physiology 115 (2): 327–334.

Schopf, J.W. & M. R. Walter (1983): Archean microfossils: new evidence of ancient microbes. In Earths Earliest Biosphere: Ist Origin and Evolution. (J.W. Schopf, ed.). Princeton University Press, Princeton, N.J., 214–239.

Shulaev, V., P. Silverman & I. Raskin (1997): Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. Nature 385: 718-721.

Sievers, A., B. Buchen & D. Hodick (1996): Gravity sensing in tip-growing cells. Trends in Plant Science 1 (8): 273–279.

Silvertown, J. & D.M. Gordon (1989): A framework for plant behavior. Annual Review of Ecology and Systematics 20: 349–366.

Simard, S.W., D.A. Perry, M.D. Jones, D.D. Myrold, D.M. Durall & R. Molina (1997): Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. Nature 388 (6642): 579–582.

Sitte, P., E.W. Weiler, J.W. Kadereit, A. Bresinsky & C. Körner (2002): Strasburger, Lehrbuch der Botanik. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg. 35. Auflage.

Staiger, D. (2000): Biologische Zeitmessung bei Pflanzen. Biologie in unserer Zeit 30 (2): 76–81.

Stockinger, E.J., S.J. Gilmour & M.F. Thomashow (1997): *Arabidopsis thaliana* CBF1 encodes an AP2 domain-containing transcriptional activator that binds to the C-repeat/DRE, a cis acting DNA regulatory element that stimulates transcription in response to low temperature and water deficit. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 94 (3): 1035–1040.

Storch, V., U. Welsch & M. Wink (2001): Evolutionsbiologie. Springer Verlag, Berlin.

Stuefer, J.F., H. DeKroon & H.J. During (1996): Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. Functional Ecology 10 (3): 328–334.

Sultan, S.E. (2000): Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science 5 (12): 537–542.

Taiz, L. & E. Zeiger (2000): Physiologie der Pflanzen. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

Thaler, J.S. (1999): Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. Nature 399 (6737): 686–688.

Tilghman, J.A., J. Gao, M.B. Anderson & L.S. Kaufman (1997): Correct blue-light regulation of pea Lhcb genes in an *Arabidopsis* background. Plant Molecular Biology 35 (3): 293–302.

Trewavas, A. (1999): How plants learn. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 96 (8): 4216–4218.

Trewavas, A. (2003): Aspects of plant intelligence. Annals of Botany 92 (1): 1–20.

Trewavas, A. (2004): Aspects of plant intelligence: an answer to Firn. Annals of Botany 93 (4): 353–357.

Tscharntke, T., S. Thiessen, R. Dolch & W. Boland (2001): Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. Biochemical Systematics and Ecology 29 (10): 1025–1047.

Turlings, T.C.J., J.H. Loughrin, P.J. McCall, U.S.R. Rose, W.J. Lewis & J.H. Tumlinson (1995): How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 92 (10): 4169–4174.

van Overbeek, J., M.E. Conklin & A.F. Blakeslee (1941): Factors in coconut milk essential for growth and development of Datura embryos. Science 94: 350.

Vierling, E. (1991): The roles of heat-shock proteins in plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 42: 579–620.

Vince-Prue, D. (1975): Photoperiodism in plants. McGraw-Hill, London.

Wasternack, C. & B. Hause (2000): Stressabwehr und Entwicklung: Jasmonate – chemische Signale in Pflanzen. Biologie in unserer Zeit 30 (6): 312–320.

Waterston, R.H., K. Lindblad-Toh, E. Birney et al. (Mouse Genome Sequencing Consortium) (2002): Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. Nature 420 (6915): 520–562.

Wayne, R. & M.P. Staves (1996): A down to earth model of gravisensing or Newton›s Law of Gravitation from the apple's perspective. Physiologia Plantarum 98 (4): 917–921.

Weiler, E.W. (2000): Wie Pflanzen fühlen. Spektrum der Wissenschaft Heft 3: 60–66.

Went, F.W. (1926): On growth-accelerating substances in the coleoptile of Avena sativa. Proceedings of Nederlands Akademy van Wetensch 30: 10–19.

White, J. (1979): The plant as a metapopulation. Annual Review of Ecology and Systematics 10: 109-145.

Whittaker, R.H. (1969): New concepts of kingdoms of organisms. Science 163 (3863): 150–160.

Wildt, J., P. Rockel & E. Lausch (2001): Die Stresssignale der Pflanzen. Spektrum der Wissenschaft Heft 8: 50–55.

Zipfel, G., S. Robatzek, L. Navarro, E.J. Oakeley, J.D.G. Jones, G. Felix & T. Boller (2004): Bacterial disease resistence in *Arabidopsis* through flagellin perception. Nature 428 (6984): 764–767.

PD Dr. Jürg Stöcklin
Botanisches Institut der Universität Basel
Schönbeinstr. 6
4056 Basel
juerg.stoecklin@unibas.ch