

Ohne die innere Uhr keine Blüte

Die Wirkung der Tageslänge auf den Blühbeginn der Pflanzen

Jan-Hendrik Begger, Alexander Steffen, Jana Nolding, Dorothee Staiger

Universität Bielefeld, Universitätsstr. 25, 33615 Bielefeld, dorothee.staiger@uni-bielefeld.de

Der Beitrag führt in das Thema „Die circadianen Rhythmen der Pflanzenwelt“ ein und fokussiert auf die Blühinduktion bei *Arabidopsis thaliana*. Die Unterrichtseinheit ist für Ökologie-, Genetik- oder Projektkurse der Sek. II konzipiert.

Stichwörter *Arabidopsis thaliana*, Blühinduktion, Circadiane Rhythmen, Innere Uhr, Photoperiodismus

1 Einleitung

Die Chronobiologie (gr. χρόνος *chrónos* Zeit; βίος *bíos* Leben; λόγος *lógos* Lehre) ist eine Teildisziplin der Biologie, die die zeitliche Organisation physiologischer Prozesse untersucht. Sie stellt ein sehr interdisziplinäres Fachgebiet dar, da sie sich mit Pflanzen, Tieren und dem Menschen beschäftigt. Erkenntnisse aus der chronobiologischen Forschung finden Anwendung in der Arbeitswelt (z. B. bei Fragen zur Schichtarbeit), in der Medizin und in der Psychologie ([1]).

Hauptuntersuchungsgegenstand der Chronobiologie ist die innere bzw. biologische Uhr der Lebewesen sowie die circadiane Rhythmik, also endogene Rhythmen, die eine Periodenlänge von 24 Stunden aufweisen (lat. *circa diem* etwa einen Tag). Die innere Uhr dient jedem Organismus vom Einzeller bis zum Menschen als endogener autonomer Zeitgeber und steuert dessen Lebensäußerungen in rhythmisch-zyklischer Weise. Äußere Zeitgeber korrigieren die innere Uhr, damit eine genaue Periodenlänge garantiert ist. Ein bekanntes Beispiel für einen solchen exogenen Zeitgeber ist der Licht-Dunkel-Wechsel ([2], S. 1790). Dieser synchronisiert die annähernd 24-stündige endogene Rhythmik auf exakt 24 Stunden ([2], S. 1793). Dieser Vorgang wird in der Chronobiologie als Entrainment bezeichnet. Die innere Uhr nimmt dadurch eine stabile Phasenlage bezüglich des Zeitgebers an; ein zu schnell oder zu langsam laufen der inneren Uhr wird hierdurch verhindert.

Diese Tagesperiodizität von etwa 24 Stunden wird in Organismen durch circadiane Rhythmen beschrieben. Sie sind auch ohne den Einfluss exogener Zeitgeber nachweisbar und bilden eine grundlegende Basis für biologische Aktivitäten (Verhalten, Wachstum, Fortpflanzung) ([2], S. 1793). Die Freilaufperiode, also die Periode eines endogenen circadianen Rhythmus ohne ständige Synchronisation durch einen Zeitgeber wie beispielsweise Licht, schwankt dabei zwischen 21 und 27 Stunden. Diese freilaufende innere Uhr bleibt im Takt, allerdings geht die Synchronisierung mit der Umwelt durch fehlendes Entrainment verloren ([2], S. 1131f.). Durch die Entdeckung dieser

freilaufenden Perioden konnte erstmals nachgewiesen werden, dass circadiane Rhythmen von einer autonomen Uhr gesteuert werden.

In Pflanzen gehen viele physiologische Vorgänge mit dem 24-Stunden-Zyklus von Tag und Nacht einher, z. B. das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen oder die Ausrichtung der Blätter zur Sonne, um effizient Photosynthese betreiben zu können. Selbst unter künstlichen Bedingungen in einem Labor kann man für zahlreiche Prozesse in Pflanzen weiterhin die Periodenlänge von 24 Stunden feststellen.

2 Photoperiodismus

Dieser Versuch beschäftigt sich nun mit der Bedeutung circadianer Rhythmen im Bereich des Photoperiodismus. Dabei bezeichnet Photoperiodismus die Abhängigkeit physiologischer Reaktionen von der relativen Länge von Tag und Nacht (Photoperiode). Viele Organismen nutzen die Tageslänge für photoperiodische Reaktionen, damit sie sich den jeweiligen Umweltbedingungen der vorherrschenden Jahreszeit anpassen können. Die Tageslänge dient dabei als sehr zuverlässiger Indikator der Jahreszeit. So verkürzen sich die Tage zum Beispiel im Herbst und deuten auf den kommenden Winter hin, der meist schlechte Lebensbedingungen mit sich bringt. Tiere haben dann im Herbst die Möglichkeit Vorräte für den Winter anzulegen und sich durch bestimmte Verhaltensweisen oder Veränderungen von Stoffwechselfvorgängen auf den Winter einzustellen ([3], S. 107ff.).

3 Photoperiodismus bei Pflanzen (Langtag- und Kurztagpflanzen)

Bei den meisten Pflanzen hängen spezielle Entwicklungsschritte und viele physiologische Prozesse von der Dauer der täglichen Lichtphase, der so genannten Photoperiode, ab ([4], S. 249ff.). Dafür wurde der Begriff „Photoperiodismus“ geprägt, der die Abhängigkeit von der relativen Länge von Tag und Nacht angibt. Das wohl auffälligste Beispiel ist die Blütenbildung in Abhängigkeit von der relativen Länge von Tag und Nacht, also der Übergang von der Wachstumsphase zur Reproduktionsphase. Man unterscheidet dabei zwischen Langtag- und Kurztagpflanzen. Bei ersteren wird die Blütenbildung durch den Langtag induziert, also einer Lichtperiode, die eine kritische Tageslänge überschreitet, welche für jede Pflanzenart charakteristisch ist. Kurztagpflanzen dagegen beginnen zu blühen, wenn die Lichtperiode eine kritische Länge unterschreitet (Abb. 1, 2) ([3], S. 107ff.). Zusätzlich gibt es auch sog. tagneutrale Pflanzen, bei denen die Tageslänge bei der Blütenbildung keine Rolle spielt ([4], S. 249ff.).

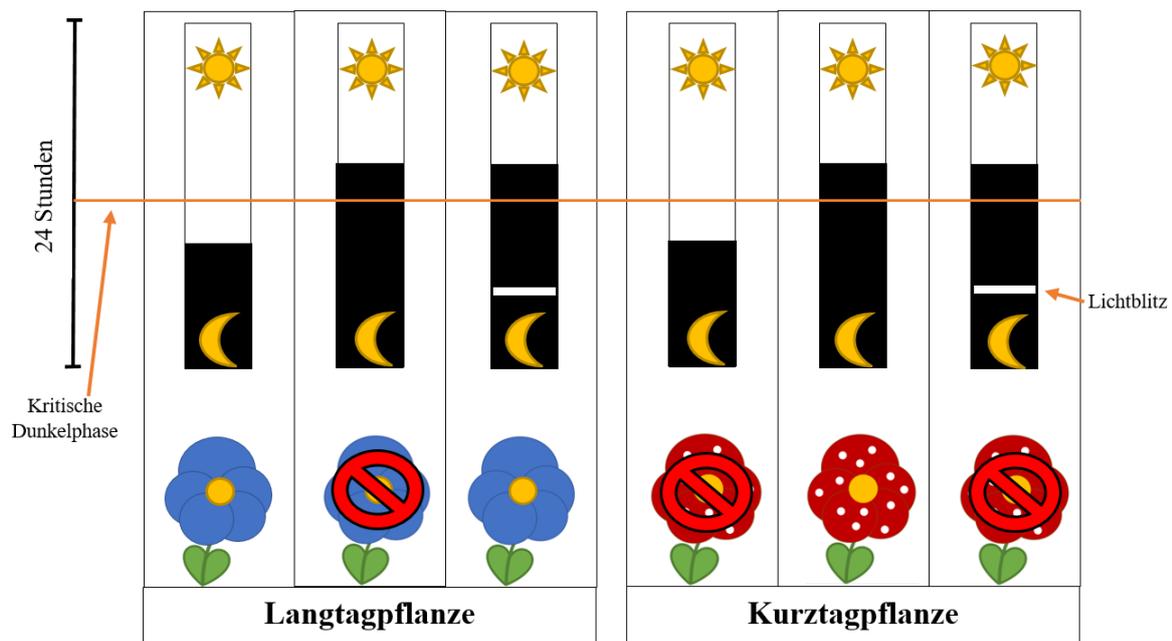


Abb. 1 Photoperiodische Steuerung der Blühinduktion.

Links: Langtagpflanze. Blüht nur, wenn die Nacht kürzer als eine kritische Dunkelphase ist (kritisches Minimum). Selbst ein Lichtblitz wirkt als künstliche Unterbrechung einer langen Dunkelphase und induziert damit die Blüte.

Rechts: Kurztagpflanze. Blüht, wenn die Nacht länger als eine kritische Dunkelphase ist (kritisches Minimum). Wenn die Dunkelphase durch Störlicht (Lichtblitz) unterbrochen wird, wird die Blühinduktion verhindert.

(Grafik erstellt von Begger, basierend auf: [2], S. 1134)

Vertreter der Langtagpflanzen sind Getreidearten, wie Weizen und Gerste, sowie die meisten der bei uns heimischen krautigen Pflanzen und viele der bei uns als Zierpflanzen und Sommerblumen kultivierten Arten. Auch die Modellpflanze Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) gehört zu den Langtagpflanzen (Abb. 2). Zu den Kurztagpflanzen zählen dagegen Getreidearten aus warmen Gebieten, wie Reis und Hirse, sowie wirtschaftlich bedeutende Pflanzen (u. a. Kaffee, Baumwolle und Sojabohne oder der bei uns als Zimmerpflanze beliebte Weihnachtsstern).



Kurztag

Langtag



Abb. 2 Oben: Der Modellorganismus Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*) als fakultative Langtagpflanze, rechts blühend (reproduktiv) im Langtag, links vegetativ im Kurztag mit rosettenartig angeordneten Laubblättern. Unten: Photoperiodische Blühinduktion der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana*.

(Quellen: Oben: http://www.uni-bielefeld.de/biologie/Zellphysiologie/Research/SRR1_Fig2.png; Unten: verändert nach: Vorlesung „Pflanzenphysiologie III“ von Frau Prof. Dr. Staiger, Universität Bielefeld)

In dem nun folgenden Abschnitt soll es um die Beziehung von Photoperiodismus und Blühinduktion gehen, die anhand der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana* erklärt wird.

Zur Blühinduktion besitzen Pflanzen ein kompliziertes Regelsystem, das den Übergang vom vegetativen zum reproduktiven Zustand des Apex (Vegetationskegel) überwacht (Abb. 2). Dieses Regelsystem wird durch zahlreiche Wege bestimmt, die sich jedoch in zwei Klassen einteilen lassen: Autonome Wege der Blühzeitkontrolle, die den Entwicklungsstand der Pflanze beachten und umweltreaktive Wege, die die Umweltbedingungen (z. B. die Tageslänge oder die Temperatur) im Hinblick auf die Blühinduktion überprüfen. Welche dieser Klassen des Regelsystems überwiegt, variiert von Pflanze zu Pflanze ([4], S. 249ff.). Es zeigt sich also, dass neben den physikalischen Bedingungen des Lichts auch das Alter der Pflanze von Bedeutung ist. Je älter die Pflanze ist, desto schneller beginnt sie zu blühen ([4], S. 249ff.). Bei *Arabidopsis thaliana* wird der Übergang von der vegetativen Entwicklung zur reproduktiven Entwicklung und anschließend zur Produktion von Samen durch unterschiedliche Faktoren verlangsamt. Das ermöglicht der Pflanze eine bestimmte

Größe zu erreichen, bevor sie Blüten ausbildet, und so den Reproduktionserfolg zu erhöhen ([4], S. 270ff.). Erst wenn diese Hemmfaktoren aufgehoben sind, kann eine Blütenbildung ermöglicht werden.

4 Die Blühinduktion

Zum Verständnis des nachfolgenden Abschnitts bietet es sich an, sich mit der Abb. 3 näher zu beschäftigen.

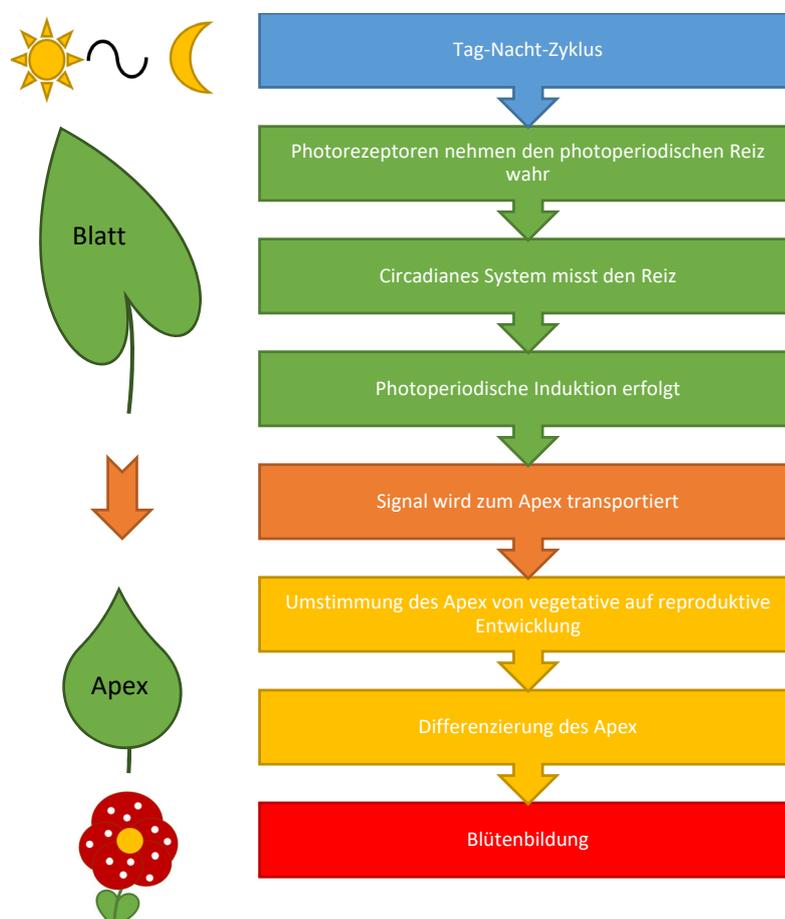


Abb. 3 Grundlagen der photoperiodischen Blühinduktion der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana*. (Grafik erstellt von Begger, basierend auf: [4], S. 271)

Vereinfacht dargestellt, läuft die Induktion wie folgt ab:

Der Lichtreiz wird im Blatt wahrgenommen. Die Photorezeptoren Phytochrom und Cryptochrom bilden hierbei die wichtigsten Rezeptorgruppen für den photoperiodischen Reiz. Durch die innere Uhr wird die Tageslänge gemessen und unter Langtagbedingungen ein als Florigen bezeichneter

Faktor bereitgestellt, der die Blühinduktion ermöglicht. Florigen wird über das Transportsystem der Pflanze von den Blättern zum Apex transportiert und löst dort die Umwandlung des vegetativen Meristems in ein Blühmeristem um ([5]).

Um die photoperiodische Blühinduktion auf molekularbiologischer Ebene zu erklären, hat sich für *Arabidopsis thaliana* folgendes Modell etabliert ([6, 7]): Von zentraler Bedeutung ist das Protein CONSTANS (CO), dessen rhythmische Expression durch die innere Uhr der Pflanze kontrolliert wird, so dass das Maximum am Abend erreicht wird. Herrscht zu diesem Zeitpunkt noch Licht, wie es unter Langtagbedingungen der Fall ist, wird CO mithilfe der aktivierten Photorezeptoren Phytochrom A und Cryptochrom stabilisiert. Herrscht dagegen bereits Dunkelheit, wie unter Kurztagbedingungen, findet keine Stabilisierung von CO statt und das Protein wird rasch abgebaut. Unter Langtagbedingungen aktiviert CO wiederum die Transkription eines anderen Proteins, FLOWERING LOCUS T (FT) in den Blättern der Pflanze. FT wird über das Phloem von den Blättern zum Apex transportiert, wo es mit dem Transkriptionsfaktor FLOWERING LOCUS D interagiert und schließlich die Transkription von Blütengenen aktiviert, die eine Umorganisation des Meristems bewirken. Es werden keine Blätter mehr gebildet, sondern ein Blütenstand. Damit ist die vegetative Wachstumsphase der Pflanze beendet und die reproduktive Phase beginnt.

Da es sich bei FT um ein Protein handelt, das zwar zunächst in den Blättern gebildet wird, im Apex aber schließlich die Blühinduktion auslöst, wird angenommen, dass es sich bei FT um das lange gesuchte Florigen handeln könnte.

Es folgt nun eine Übersicht der einzelnen Schritte, die sich zum Beispiel für ein Tafelbild eignet.

Induktion der Blütenbildung ([5, 6, 7]):

1. Im Blatt wird das photoperiodisch wirkende Licht (Licht-Dunkel-Wechsel) durch Photorezeptoren wahrgenommen.
2. Die Messung der Tageslänge findet im Blatt durch ein circadianes System statt.
3. Sind bestimmte Voraussetzungen erfüllt (geeignete Tageslänge und ausreichend viele induktive Zyklen), wird Florigen gebildet, das zur Induktion der Blütenbildung führt.
4. Florigen gelangt durch das pflanzliche Transportsystem zum Apex
5. Florigen schaltet das Apikalmeristem von vegetative auf reproduktive Entwicklung um, das heißt, dass es durch Änderungen in der Genaktivität zur Bildung von Blüten kommt (eigentliche Induktion der Blütenbildung).
6. Dabei spielen verschiedene Gene eine Rolle. Der Apex differenziert sich zu einer Blüte oder einem Blütenstand und die Blüten entwickeln sich.

5 Modellorganismus *Arabidopsis thaliana*

Da Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler nicht alle Pflanzen der Welt untersuchen können, gibt es auch für die innere Uhr der Pflanzen einen Modellorganismus. In diesem Fall ist die Wahl auf *Arabidopsis thaliana* (Ackerschmalwand) gefallen. In dem folgenden Versuch sollen sich die Lernenden näher mit dieser Modellpflanze befassen.

Aber warum wurde ausgerechnet *Arabidopsis thaliana* zum Modellorganismus für die Chronobiologie der Pflanzen? Die Ackerschmalwand wurde 1905 von Friedrich Laibach ([4], S. 270ff.) als Untersuchungsobjekt in die Botanik eingeführt, da sie nur eine kurze Generationszeit von sechs Wochen besitzt ([8], S. 43f.). Hierdurch ist es einfach im Labor, viele Pflanzen in kürzester Zeit zu züchten. Dieser Aspekt wird besonders durch den Umstand bestärkt, dass die Pflanzen Selbstbestäuber sind und weder auf Tiere noch auf abiotische Faktoren zur Bestäubung angewiesen sind ([8], S. 43f.). Interessant ist außerdem, dass, obwohl *Arabidopsis thaliana* eine Langtagpflanze ist, der Kurztag zwar die Blüteninduktion verzögern, sie jedoch nicht unterbinden kann ([8], S. 43f.). Die Pflanzen sind durch ihre Größe sehr platzsparend und zudem noch anspruchslos, was die Pflege betrifft ([8], S. 43f.). Außerdem besitzen sie nur ein kleines Genom, welches seit dem Jahr 2000 bereits vollständig sequenziert ist ([8], S. 43f.).

Bei *Arabidopsis thaliana* gibt es viele Vorgänge, die unter circadianer Kontrolle stehen, so öffnen und schließen sich die Spaltöffnungen in den Blättern circadian, womit die Transpiration im Tagesverlauf schwankt ([9], S. 30). Ein weiteres prägnantes Beispiel ist die durch die innere Uhr regulierte photoperiodische Blühinduktion ([9], S. 30).

6 Didaktische Überlegungen und Begründung des Themas für den Unterricht

Neue Kernlehrpläne für gymnasiale Oberstufen (z. B. für NRW, gültig ab 01.08.2014, [10]) orientieren sich an Kompetenzerwartungen und Basiskonzepten. Diese sollen ermöglichen, „Sachverhalte situationsübergreifend [...] anzugehen“ und „übergeordnete Strukturen [...] eines vielseitig verknüpften Wissensnetzes“ zu bilden [10].

Diese Forderung nach übergreifender und multiperspektivischer Beleuchtung eines Themas greift dieser Beitrag auf, indem er aus den Inhaltsfeldern der Sek. II die Teilbereiche „Ökologie“ und „Genetik“ vernetzt. Dabei soll die Anschaulichkeit der Thematik das geforderte „Lernen in Kontexten“ im Rahmen von Fragestellungen „aus der Praxis von Forschung“ umsetzen [10]. Diese Grundlage spiegeln die Arbeitsblätter für den Unterricht wieder [10, 11].

Bei diesem Versuch soll es darum gehen, dass die Schülerinnen und Schüler den Begriff des „Modellorganismus“ kennen lernen beziehungsweise ihn wiederholen und sich mit der Thematik der Blühinduktion auseinandersetzen. In der Biologie, aber auch in der pharmazeutischen und medizinischen Forschung, spielen Modellorganismen eine wichtige Rolle zur Erforschung

grundlegender Prinzipien. Der biologische, medizinische und ökonomische Nutzen dieser Organismen ist für uns Menschen somit von unschätzbarem Wert.

Neben dieser Thematik wird auch das Themenfeld der Chronobiologie eingeführt, welches beliebig groß behandelt werden könnte. Aufbauend auf diesem Versuch mit *Arabidopsis thaliana* lässt sich das Themenfeld auf die circadianen Rhythmen des Menschen ausdehnen. Unser körperliches Befinden, unsere Stimmung beziehungsweise unsere Gefühlslage, Lernfähigkeit oder auch Arbeitsabläufe werden in vielfältiger Weise von unserer inneren Uhr beeinflusst.

Von den Schülerinnen und Schülern werden die meisten bereits selbst bemerkt haben, dass es unter ihnen einige gibt, denen der Unterricht am Vormittag leichter fällt; andere wiederum fühlen sich im Nachmittagsunterrichtmunterer. Es lässt sich also erkennen, dass vielfältige Möglichkeiten existieren, das Thema Chronobiologie zu bearbeiten. Ein sehr anschaulicher Einstieg ermöglicht der hier beschriebene Versuch mit der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana*.

6.1 Unterrichtliche Voraussetzungen

Um das Neugierverhalten von Kindern, Jugendlichen und jungen Erwachsenen zu fördern, ist es manchmal sinnvoll, über den berühmten Tellerrand hinauszuschauen und sich nicht nur strikt am Lehrplan zu orientieren. Das Themenfeld der Chronobiologie, mit alltäglichen Fragestellungen und Problemen, bietet dazu eine sehr gute Möglichkeit junge Menschen primär zu motivieren und das alleinige Lernen für Noten in den Hintergrund zu rücken. Es wäre möglich einen Projektkurs in der Einführungsphase der gymnasialen Oberstufe zu dieser Thematik zu gestalten. Ansonsten ist dieses Thema besonders für die Qualifikationsphasen 1 und 2 geeignet. Die vier Pflichtthemen der gymnasialen Oberstufe sind: Genetik, Ökologie, Evolution und Neurobiologie. Die Chronobiologie schlägt eine Brücke zwischen allen vier Teilgebieten; deshalb ist es für den normalen Unterricht sinnvoll, sie am Ende der Oberstufe als Schwerpunktthema oder Projektarbeit zu behandeln. Das vorliegende Teilgebiet lässt sich aber auch schon in der Genetik oder der Ökologie bearbeiten.

6.2 Unterrichtliche Umsetzung

Zu Beginn erhalten die Lernenden das Informationsblatt, anhand dessen der Begriff „Modellorganismus“ mit den Lernenden besprochen werden kann. Dieses Blatt legt ein besonderes Augenmerk auf *Arabidopsis thaliana* und die Forschung mit Mutanten.

Die Lehrperson kann entweder eine eigene kleine Einführung zu diesem Modellorganismus geben oder einer Schülerin, einem Schüler oder einer Kleingruppe den Auftrag geben, ein Kurzreferat über den Organismus zu halten.

Für den Versuch teilt die Lehrkraft das Arbeitsblatt zwei aus. Hier sollen die Lernenden untersuchen, ob die Pflanze *Arabidopsis thaliana* eine Lang- oder eine Kurztagpflanze ist. Dazu bringt die Lehrperson zehn Pflanzen der Ackerschmalwand, zwei tragbare Leuchtstoffröhren, zwei Umzugskartons, zehn Vergrößerungsgläser und zwei Zeitschaltuhren mit in den Unterricht. Die

Pflanzen müssen zunächst von der Lehrkraft für mindestens 3 Wochen unter Kurztagbedingungen angezogen werden!

In Dreiergruppen können die Schülerinnen und Schüler nun mit dem Versuch beginnen. Die Lehrkraft steht hierbei für Fragen zur Verfügung und kann gegebenenfalls Hilfestellung leisten. Ausgewertet wird der Versuch, indem der photoperiodische Effekt auf die Blühinduktion gemessen wird. Dazu wird die Anzahl der Rosettenblätter gezählt, wenn der Blütenstand im Langtag eine Höhe von 0,5 cm erreicht hat

Im Anschluss an den Versuch stellt jede Kleingruppe ihre Ergebnisse anhand einer OHP-Folie, einer PowerPoint-Präsentation oder eines Posters vor und präsentiert der Lerngruppe eine kurze Deutung ihrer Ergebnisse. Anschließend können die Ergebnisse im Plenum besprochen und vor dem theoretischen Hintergrund diskutiert werden.

Zum Abschluss dieses Unterrichtsthemas fasst die Lehrperson die wichtigsten Erkenntnisse dieses Versuchs an der Tafel zusammen. Die Lernenden sollen kurz festhalten, warum sich *Arabidopsis thaliana* als Modellorganismus eignet und wie sie dies anhand ihrer eigenen Arbeit mit der Pflanze begründen können.

7 Literatur

- [1] Lexikon der Neurowissenschaften: Chronobiologie, URL:
<http://www.spektrum.de/lexikon/neurowissenschaft/chronobiologie/2174>, abgerufen am 31.03.2016
- [2] Campbell, N. A., Reece, J. B. (2009). Biologie. München: Pearson Studium
- [3] Oster, H.: Circadiane Uhren und Energiemetabolismus. In: Biologie unserer Zeit. (2014). Heft 44. Weinheim: Wiley-VCH Verlag. S. 100-106
- [4] Engelmann, W. (2007, überarbeitete Version). Rhythmen des Lebens – Eine Einführung anhand ausgewählter Themen und Beispiele. Tübingen. Im Internet zugänglich unter: <https://publikationen.uni-tuebingen.de/xmlui/handle/10900/49271>
- [5] Turck, F., Fornara F., Coupland G.: Regulation and Identity of Florigen: Flowering Locus T Moves Center Stage. Annu Rev Plant Biol. (2008). 59. S. 573-594
- [6] Andres F., Coupland G.: The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. Nature Reviews Genetics. (2012). 13. S. 627-639
- [7] Johansson M., Staiger D.: Time to flower: interplay between photoperiod and the circadian clock. Journal of Experimental Botany. (2015). 66. S. 719-730
- [8] Engelmann, W. (2009). Bio-Kalender – Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere. Tübingen. Im Internet zugänglich unter: <https://publikationen.uni-tuebingen.de/xmlui/handle/10900/49256>
- [9] Engelmann, W. (2009). Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen. Tübingen. Im Internet zugänglich unter: <https://publikationen.uni-tuebingen.de/xmlui/handle/10900/49261>
- [10] Ministerium für Schule und Weiterbildung NRW (Hrsg.) (2013): Kernlehrplan für die Sekundarstufe II Gymnasium/Gesamtschule in Nordrhein-Westfalen. Biologie. In: Schule NRW, Ritterbach, Düsseldorf, Frechen 2013.
- [11] Ministerium für Schule und Weiterbildung NRW (Hrsg.) (2014): Vorgaben zu den unterrichtlichen Voraussetzungen für die schriftlichen Prüfungen im Abitur 2015: Biologie, online abrufbar: www.standardsicherung.schulministerium.nrw.de, 09.01.2014.