

# **Bio-Kalender**

## **Das Jahr im Leben der Pflanzen und Tiere**

Wolfgang Engelmann  
Institut für Botanik, Tübingen

Erwin Bünning and Georg Melchers gewidmet  
Tübingen 2009

Publiziert bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen:

URL: <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3768/>

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

3. Auflage 2009

Die erste Auflage erschien 2004 unter <http://www.uni.tuebingen.de/plantphys/bioclox>, in der 2. Auflage 2006 wurden Text und Bilder überarbeitet.

Eine englische Version ist bei Tobias-lib, Universitätsbibliothek Tübingen unter <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3762/> publiziert, eine französische Version unter <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3763/>.

Universitäts-Bibliothek Tübingen. ©Wolfgang Engelmann 2009

Dieses Buch wurde mit LyX geschrieben, einem professionellen System zum Erstellen von Dokumenten (<http://www.lyx.org>). Es verwendet das Textsatzsystem L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X. Die Vektorgrafik-Bilder wurden mit xfig unter Linux angefertigt. Für die Diagramme wurde PyxPlot verwendet. Mareike Förster, Tübingen, fertigte eine Reihe von Bildern nach Vorlagen an. Ihr gilt mein besonderer Dank. Dirk Engelmann, die Lyx-User-Group und die Linux-User-Group Tübingen halfen oft bei technischen Fragen. Dank auch den Angestellten im Botanischen Garten Tübingen, besonders Herrn Franz, für Beratungen und Hilfe bei Aufnahmen von Pflanzen.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Einleitung</b>	<b>9</b>
<b>1 Wie sich die Lebewesen im Jahreslauf zurechtfinden</b>	<b>11</b>
<b>2 Der kleinste Kalender</b>	<b>13</b>
2.1 Leuchtalgen . . . . .	13
2.2 Wie Leuchtalgen überwintern . . . . .	18
2.3 Wie ein Algen-Kalender funktioniert . . . . .	18
2.4 Panzeralge mit Jahresuhr . . . . .	20
<b>3 Jahresuhr im Samen</b>	<b>25</b>
3.1 Pflanzen, deren Samen zu bestimmten Jahreszeiten keimen . . . . .	25
3.2 Was ist ein Samen? . . . . .	26
3.3 Samen mit einer Jahresuhr . . . . .	26
3.4 Beispiele für Jahresrhythmen bei Pflanzen . . . . .	29
<b>4 Wie man <i>Kalanchoe</i> dick machen und zum Blühen bringen kann</b>	<b>31</b>
4.1 Dicke Blätter im Kurztag . . . . .	32
4.2 Blütenbildung durch Kurztag . . . . .	32
4.3 Wie die Tageslänge im Blatt wahrgenommen wird . . . . .	34
4.4 Modelle zur photoperiodischen Blühinduktion . . . . .	35
4.5 Blühhormon Florigen und sein Transport . . . . .	40
4.6 Transport zur Sproßspitze und Blütenbildung . . . . .	42
4.7 Beispiele für Langtagpflanzen . . . . .	43
4.8 Biochemie der Blühinduktion . . . . .	44
<b>5 Kartoffelknollen</b>	<b>47</b>
5.1 Kartoffeln sind Knollen an unterirdischen Sprossen . . . . .	47
5.2 Kartoffeln werden im Kurztag gebildet . . . . .	48
5.3 Zwiebeln bilden sich im Langtag . . . . .	48
<b>6 Jahresuhr des dsungarischen Zwerghamsters</b>	<b>51</b>
6.1 Das Besondere der Jahresuhren . . . . .	53
6.2 Wo steckt die Jahresuhr und wie funktioniert sie? . . . . .	53
<b>7 Vogelzug</b>	<b>55</b>
7.1 Vom Nutzen einer Jahresuhr . . . . .	55

## Inhaltsverzeichnis

7.2	Vogelzug, Zugunruhe und Mauser . . . . .	57
<b>8</b>	<b>Versuche</b>	<b>63</b>
8.1	Induktion von Luftknollen bei <i>Begonia evansiana</i> . . . . .	63
8.2	Treiben der Kartoffeln im Laufe des Jahres . . . . .	63
8.3	Keimung und Jahresrhythmus . . . . .	64
8.4	Versuche mit der Kurztagspflanze <i>Pharbitis</i> . . . . .	64
8.4.1	Bestimmen der kritischen Dunkelperiode . . . . .	65
8.4.2	Hängt die kritische Dunkelperiode von der Temperatur ab? . . . .	66
<b>9</b>	<b>Weitere Bücher</b>	<b>67</b>
	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>69</b>

# Abbildungsverzeichnis

1.1	Wie sich die Tageslänge im Laufe des Jahres verändert . . . . .	12
2.1	Panzeralge <i>Lingulodinium</i> . . . . .	13
2.2	Lingulodinium-Biolumineszenz . . . . .	14
2.3	Meßanlage für die Biolumineszenz von <i>Lingulodinium</i> . . . . .	15
2.6	Photosynthese, Zellteilung und Zellwolken-Bildung bei <i>Lingulodinium</i> . .	16
2.4	<i>Lingulodinium</i> im normalen und im umgekehrten Licht-Dunkel-Wechsel .	17
2.5	Glimm- und Blitz-Rhythmus in einer <i>Lingulodinium</i> -Kultur . . . . .	17
2.7	Zystenbildung bei <i>Alexandrium tamarense</i> . . . . .	18
2.8	Zystenbildung der Panzeralge <i>Lingulodinium</i> . . . . .	18
2.10	Circadianer Rhythmus der Melatoninbildung bei <i>Lingulodinium</i> . . . . .	19
2.9	Zystenbildung bei <i>Lingulodinium</i> mit Melatonin . . . . .	20
2.11	Rote Tide . . . . .	21
2.12	Schlüpfen von <i>Gonyaulax</i> aus den Zysten . . . . .	22
3.1	Photoperiodische Kontrolle der Samenkeimung bei der Birke . . . . .	26
3.2	Entwicklungsgang einer Samenpflanze . . . . .	27
3.3	Jahresrhythmus der Samenkeimung des gelben Fingerhutes . . . . .	28
3.4	Jahresperiodische Wasseraufnahme von Bohnensamen . . . . .	28
3.5	Keimereitschaft des Samens von Erdbeeren . . . . .	29
3.6	Jahresringe eines Kiefernstammes . . . . .	30
4.1	Flammendes Käthchen <i>Kalanchoe</i> . . . . .	31
4.2	Blätter von <i>Kalanchoe</i> im Langtag und Kurztag . . . . .	32
4.3	Blütenbildung bei <i>Kalanchoe</i> im Kurztag . . . . .	33
4.4	Kritische Tageslänge bei Kurz- und Langtagpflanzen . . . . .	34
4.5	Photoperiodische Induktion und Evokation von Blüten . . . . .	36
4.6	Bünning-Modell zur photoperiodischen Zeitmessung . . . . .	37
4.7	Externes Koinzidenzmodell . . . . .	38
4.8	Internes Koinzidenzmodell . . . . .	39
4.9	Simulation von Oszillationen mit einem Rückkopplungsmodell . . . . .	41
4.11	Simulation von Oszillationen unter verschiedenen Licht-Dunkel-Zyklen . .	41
4.10	Simulation und photoperiodische Experimente bei <i>Chenopodium</i> . . . . .	42
4.12	Pfropfung und Photoperiodismus . . . . .	43
4.13	Unterschiede im Apex vor und nach photoperiodischer Induktion . . . . .	43
4.14	Blühend und vegetative <i>Arabidopsis</i> . . . . .	44
4.15	Grundlagen der photoperiodischen Blühinduktion von <i>Arabidopsis thaliana</i> .	46

## Abbildungsverzeichnis

5.1	Kartoffelknollen werden im Kurztag gebildet . . . . .	47
5.2	Knollenbildung bei der Kartoffel durch Jasmonat . . . . .	48
5.3	Zwiebelbildung bei der Küchenzwiebel durch Langtag . . . . .	49
6.1	Dsungarischer Zwerghamster im Sommer- und Winterkleid . . . . .	52
6.2	Jahresrhythmen beim dsungarischen Zwerghamster . . . . .	52
7.1	Weisswangengänse auf dem Zug . . . . .	56
7.2	Jährlicher Brutzyklus und Ankunftszeit von Vögeln . . . . .	56
7.3	Programmierung des Zugverhaltens bei <i>Sylvia</i> . . . . .	58
7.5	Circannualer Rhythmus des Fitislaubsängers . . . . .	59
7.4	Emlen-Käfig zum Messen der Zugunruhe . . . . .	60
7.6	Jahresrhythmus des Körpergewichts von <i>Sylvia</i> . . . . .	61
7.7	Jahresrhythmus der Gonadengröße und Mauser von Staren . . . . .	62
8.1	Kaiserwinde <i>Pharbitis nil</i> . . . . .	64
8.2	Photoperiodische Blühinduktion bei <i>Pharbitis</i> . . . . .	65
8.3	Kritische Tageslänge bestimmen . . . . .	66
8.4	Blütenknospe und vegetative Knospe von <i>Pharbitis nil</i> . . . . .	66





Solange die Erde besteht,  
folgen in stetem Wechsel  
Aussaat und Ernte,  
Frost und Hitze,  
Sommer und Winter,  
Tag und Nacht.  
Diese Ordnung ist unumstößlich

1. Mose 8, 22



# Einleitung

Ich liege in einem Schlaflabor der Universität Basel in einem Bett, völlig verkabelt für alle Arten von Messungen an Kopf, Körper, Händen und Füßen. In einer Untersuchung der Abteilung Chronobiologie soll festgestellt werden, ob und wie sich der Schlaf von älteren und jüngeren Menschen unterscheidet. Die Zeiten zwischen den verschiedenen Tests und dem regelmäßigen einfachen Essen benutze ich, um dieses Buch zu schreiben.

Viele Jahre habe ich rhythmische Vorgänge bei Lebewesen untersucht. Bereits in meiner Doktorarbeit ging es um ein Thema aus diesem Bereich. Dann habe ich neben meinen wissenschaftlichen Arbeiten auf diesem Gebiet auch in jedem Semester für Studenten Vorlesungen, Seminare und Praktika angeboten. Auch Laien, vor denen ich Vorträge hielt, fanden an diesem Gebiet und seinen Fragestellungen großes Interesse. Deshalb habe ich begonnen, einige Bücher über bestimmte Teile dieses Gebietes zu schreiben.

Dieses hier ist eins davon. Es ist für Leute gedacht, die über die Natur und ihre vielen Rätsel nachdenken und Fragen an sie stellen wollen. Naturwissenschaftler tun das, indem sie genau beobachten, ihre Fragen in Worte fassen und sich Versuche ausdenken, mit denen sie der Natur Antworten entlocken. Am Ende dieses Buches (Kapitel 8) sind eigene Versuche vorgeschlagen, um zum einen die angewendeten Methoden kennenzulernen und zum anderen auf die vielen unbeantworteten Fragen hinzuweisen, die sich durch beobachten, nach-

denken und experimentieren klären lassen.

Der Staat und damit die Bürger geben eine Menge Geld für die Forschung aus. Die Öffentlichkeit hat deshalb das Recht, auch von den Ergebnissen der Untersuchungen zu erfahren. Und die Wissenschaftler sollten sich auch verpflichtet fühlen, gelegentlich von ihrem Tun so zu erzählen, daß auch interessierte Laien sich ein Bild machen können, wie Forschung gemacht wird und voran kommt. Ich hoffe, daß mir das gelingt.

## *Einleitung*

# 1 Wie sich die Lebewesen im Jahreslauf zu-rechtfinden

Den Menschen in Europa und in vielen anderen Ländern sind die Jahreszeiten sehr vertraut. Um zu wissen, ob es Sommer, Winter, Herbst oder Frühling ist, brauchen wir nicht erst auf den Kalender zu sehen. Die Natur ändert sich im Laufe des Jahres so stark, daß wir schon als Kinder die typischen Eigenschaften der Jahreszeiten kennen: Kälte und kahle Bäume im Winter, Wärme und grüne Wälder im Sommer, buntes Laub im Herbst und blühende Obstbäume im Frühjahr (siehe Abbildung am Beginn des Buches).

Schwieriger ist es für die Menschen in den Tropen in der Nähe des Äquators, die Jahreszeit in der Natur zu erkennen. Dort ist es ständig warm und feucht, die Bäume sind immer grün, und Blüten und Früchte finden wir über das Jahr verteilt. Um zu wissen, wie weit das Jahr vorangeschritten ist, braucht man dann einen Kalender. Er teilt das Jahr in zwölf Monate ein mit je 30 oder 31 Tagen (Ausnahme: Februar. Der ist kürzer). Auf der nördlichen Erdkugel beginnt der Sommer am 21. Juni und dauert bis zum 21. August, der Winter beginnt am 21. Oktober und dauert bis zum 21. März, und Frühling und Herbst liegen dazwischen. Auf der südlichen Halbkugel beginnt der Sommer am 21. Oktober und dauert bis zum 21. März, also in den Monaten, zu denen auf der Nordhalbkugel Winter herrscht. Der Winter auf der Südhalbkugel beginnt am 21. Juni und dauert bis zum 21. August, wenn auf der Nordhalbkugel Sommer ist.

In den gemäßigten und höheren Breitengraden ändert sich im Lauf des Jahres nicht nur die Durchschnitts-Temperatur, sondern auch die Länge der Lichtzeit (*Tageslänge*). Sie ist sogar als Kalender viel zuverlässiger als die Temperatur. Abbildung 1.1 zeigt, wie sich die Tageslänge im Laufe eines Jahres regelmäßig an einem bestimmten Ort (hier Tübingen bei Stuttgart) ändert. Wenn wir also wissen wollen, welche Jahreszeit es ist, brauchen wir nur die Tageslänge zu bestimmen und von dem entsprechenden Punkt auf der Kurve hinunter auf die Zeitachse zu gehen<sup>1</sup>.

Auch viele Lebewesen können die Tageslänge messen. Sie verfügen damit über einen Jahreskalender. An einigen Beispielen soll in diesem Buch gezeigt werden, wie weit diese Fähigkeit verbreitet ist. Im nächsten Kapitel wird eine Panzeralge vorgestellt. Sie besitzt zusätzlich noch eine Jahresuhr. Solche Jahresuhren finden sich auch bei Pflanzen (Kapitel 3) und Tieren (Kapitel 6 und 7). Bestimmte Tageslängen sind bei vielen Pflanzen nötig, damit sie blühen. Dafür dient das flammende Käthchen als Beispiel (Kapitel 4). Unterirdische Knollen werden oft im Kurztag, Zwiebeln im Langtag gebildet (Kapitel 5).

---

<sup>1</sup>Diese Tageslänge gibt es zwei mal im Jahr, zum Beispiel im Frühjahr und im Herbst. Im Frühjahr würden allerdings die kommenden Tage länger sein, im Herbst kürzer

## 1 Wie sich die Lebewesen im Jahreslauf zurechtfinden

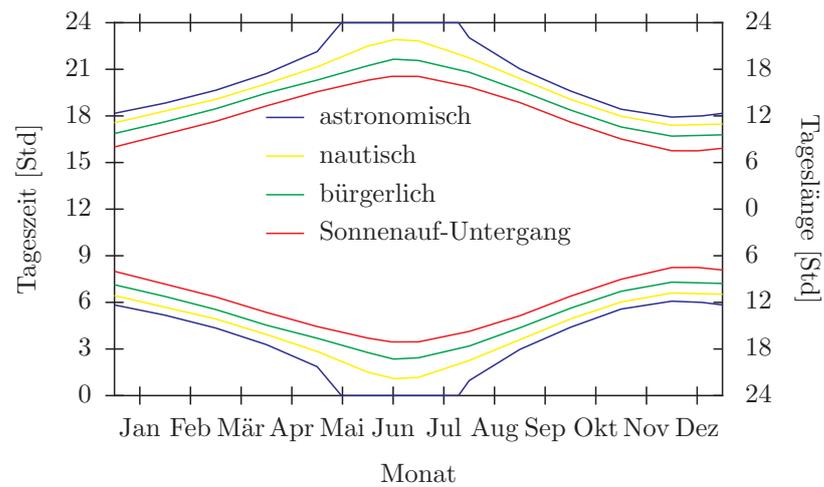


Abbildung 1.1: *Wie sich die Tageslänge im Laufe des Jahres verändert. Hier als Beispiel für Berlin,  $52.51^\circ$  nördlicher Breite,  $13.41$  östlicher Länge. Im Winter beginnt die bürgerliche Dämmerung am Morgen erst gegen 7 Uhr und am Abend gegen 17 Uhr. Im Sommer dagegen beginnt sie bereits um 3 Uhr am Morgen und um 21 Uhr am Abend. Der längste Tag ist also fast 18, der kürzeste knapp 9 Stunden. Neben der bürgerlichen Dämmerung sind auch die nautische und die astronomische Dämmerung und ferner Sonnenauf-/untergang eingetragen. Daten aus [www.GeoAstro.de](http://www.GeoAstro.de)*

## 2 Der kleinste Kalender

Die Panzeralge *Alexandrium tamarense*<sup>1</sup> lebt an der Oberfläche von Meeren<sup>2</sup>. Im Herbst bilden sich Zysten, die auf den Meeresgrund absinken und dort den Winter überdauern. Im Frühjahr schlüpfen Algen aus den Zysten und steigen mit Hilfe von Geißeln wieder zur Oberfläche des Meeres auf. Dort wachsen sie und vermehren sich. Die Algen benutzen eine eingebaute Jahresuhr als Kalender. Mit ihr erkennen sie die Zeit, zu der sie aus den Zysten schlüpfen und wieder an die Meeresoberfläche steigen.

Bei einer anderen Art, *Lingulodinium polyedra*, werden ebenfalls im Herbst Zysten gebildet. Bei ihnen wird aber die Tageslänge benutzt, um den richtigen Zeitpunkt dafür zu bestimmen. Wenn die Tage im Herbst kürzer werden, sinken die Algen zum Boden und bilden Zysten. Eine innere Tagesuhr mißt die Tageslänge. Diese Uhr steuert auch andere Vorgänge in der Alge wie das Leuchten in der Nacht, das Teilen der Zellen bei der Vermehrung, und die Photosynthese. Melatonin und 5-Methoxytryptamin sind die Botenstoffe der Dunkelperiode.

### 2.1 Leuchtalgen

Vielleicht hast Du schon einmal nachts im Mittelmeer oder einem anderen warmen

Meer gebadet und dabei erlebt, wie tausende von kleinen Leuchtpunkten zu einer Lichtwolke verschmolzen, als Du ins Wasser gesprungen bist. Ursache dieses spektakulären Feuerwerks sind kleine Panzeralgen wie *Noctiluca* im Mittelmeer, *Alexandrium tamarense* im Golf von Main und *Lingulodinium polyedra* (Abbildung 2.1) im pazifischen Ozean. Sie gehören zu den Panzeralgen oder Dinoflagellaten.

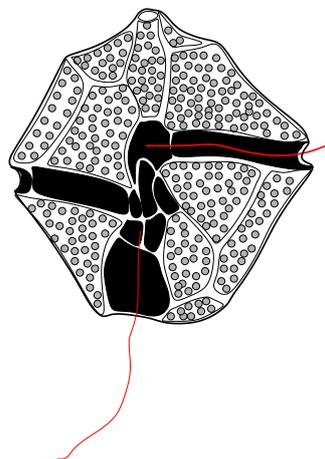


Abbildung 2.1: Die Panzeralge *Lingulodinium polyedra* ist ein Dinoflagellat mit einem Panzergehäuse aus Zelluloseplatten. In einer Quer- und einer Längs-Rinne befindet sich je eine Geißel, welche die Alge vorwärts bewegen und drehen. Ansicht von unten. Durchmesser 40 µm. Vektorgraphik des Autors nach einem Bild von [Schussnig \(1954\)](#) und einem elektronenmikroskopischen Bild von [Hastings \(2006\)](#)

Wenn man eine Kultur von *Lingulodinium polyedra* in einer Glasflasche mit Seewasser hält, kann man nachts ein feines,

<sup>1</sup>alter Name ist *Gonyaulax tamarensis*

<sup>2</sup>Japan, Europa, nordwestliches Amerika und andere Meere.

## 2 Der kleinste Kalender

geheimnisvolles bläuliches Glimmen erkennen (Abbildung 2.2). Es ist aber je nach der Nachtzeit unterschiedlich stark. Hält man die Kultur auch am Tage im Dunkeln, sehen wir kein Glimmen.

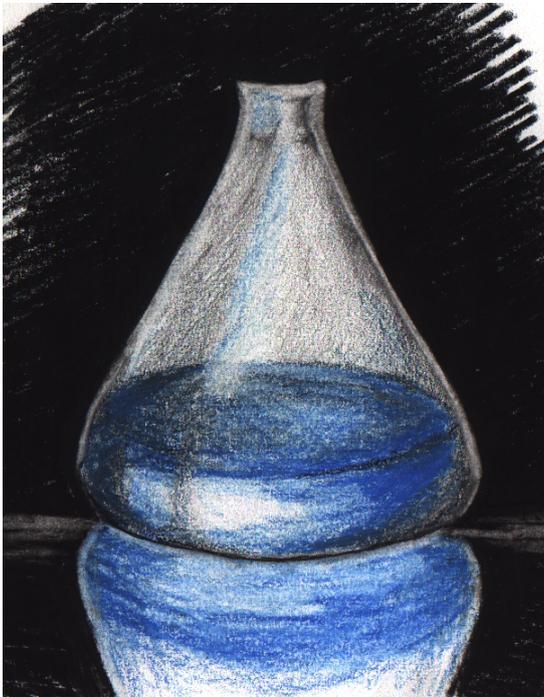


Abbildung 2.2: Die Biolumineszenz von *Gonyaulax polyedra*-Algen in einer Flasche wurde kurz nach Schütteln des Glaskolbens (der auf einem Spiegel steht) fotografiert. Von Mareike Förster gemalt nach einer Fotografie von Taylor in *Hastings* (1994).

Das könnte daran liegen, daß unsere Augen am Tage weniger auf schwaches Licht empfindlich sind als in der Nacht. Wir sehen ja am Tage mit den Zäpfchen. Das sind kleine lichtempfindliche Zellfortsätze in der lichtempfindlichen Schicht unserer Augen, der Netzhaut (*Retina*, siehe <http://webvision.med.utah.edu/>). Davon gibt es drei verschiedene Typen, die jeweils für blau, rot und grün zuständig sind. Nachts werden dann die Stäbchen für das

schwache Mond- oder Sternenlicht verwendet. Sie können zwar keine Farben sehen, sind aber sehr viel empfindlicher.

Wie können wir herauszufinden, ob es an unseren Augen liegt, daß die *Lingulodinium*-Kultur kaum zu leuchten scheint, wenn man sie am Tage im Dunkeln beobachtet, oder ob die Algen dann tatsächlich nicht leuchten? Zum Beispiel könnten wir am Tage unsere Augen lange an die Dunkelheit gewöhnen. Wenn wir sie dann immer noch nicht leuchten sehen, liegt es wohl an den Algen. Wenn Du ein Skeptiker bist und meinst, Deine Augen sind trotz längerer Dunkelheit nicht adaptiert, kannst du eine Taschenlampe mit einer Blende aus Pappe mit einem feinen Loch versehen, zum Beispiel mit einer Stecknadel. Damit das Licht so schwach ist wie die nachts leuchtenden Algen, kannst Du eine oder mehrere Schichten Papier vor die Blende kleben. Dann würdest Du die gleiche Anordnung benutzen, um die Tag-Kultur im Dunkeln anzusehen. Für gut dunkel-adaptierte Augen müßte das gedämpfte Taschenlampenlicht genauso hell erscheinen wie in der Nacht.

Noch sicherer wäre es, ein empfindliches Meßgerät für Licht zu verwenden. Damit könntest Du die Helligkeit des Algenlichtes am Tag und in der Nacht direkt messen. Solche Geräte sind aber teuer. Eine automatische Registrieranlage für die Biolumineszenz von *Lingulodinium* ist in Abbildung 2.3 gezeigt.

Es gibt aber noch eine andere Methode, unsere Frage zu beantworten: Wenn die Algen am Tage weniger stark leuchten als in der Nacht, auch dann, wenn es dauernd dunkel ist, dann könnte man diesen Rhythmus versuchen umzustellen. Wir würden dazu die Kultur in der Nacht beleuchten und am Tage im Dunkeln halten (Abbildung 2.4). Nach ein paar Tagen hat sich

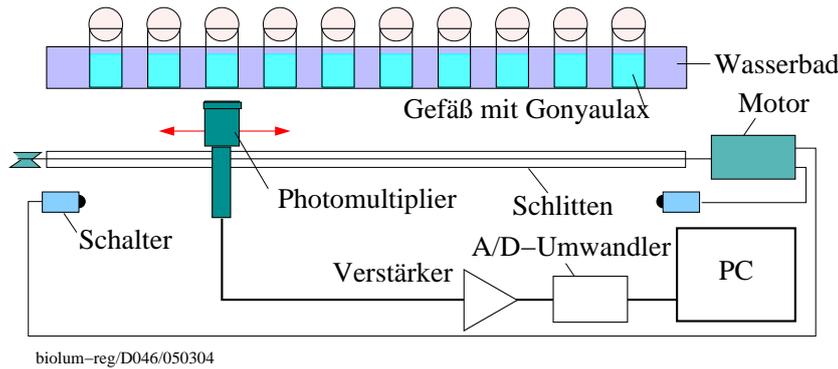


Abbildung 2.3: Meßanlage mit Sekundärelektronen-Vervielfacher (englisch Photomultiplier), um die Biolumineszenz von Lingulodinium-Algen in verschiedenen Gefäßen zu messen. Der Meßkopf wird mit einem Schlitten automatisch von einem Gefäß zum nächsten gefahren, um die Helligkeit der Biolumineszenz zu messen. Am Ende sorgt ein Schalter dafür, daß der Schlitten wieder zum ersten Gefäß fährt. Nach einer Stunde beginnt ein neuer Meßzyklus. Die analogen Werte werden verstärkt und in einem Analog-Digital (A/D-) Umwandler digitalisiert und auf einem PC gespeichert. Die Gefäße mit den Algen befinden sich in einem Wasserbad mit konstanter Temperatur

der Rhythmus der Algen verschoben. Ihre Nacht ist jetzt an unserem Tage, ihr Tag in unserer Nacht. Wir können nun zu unserer Tagzeit die Algen in deren Nachtzeit ansehen. Da jetzt unsere Augen zur Tagzeit der Algen Nacht-empfindlich sind, müßten wir das Glimmen erkennen können. Wir sehen sie aber nicht glimmen. Es liegt also an den Algen und nicht an unseren unempfindlicheren Augen, dass sie in der Tagphase nicht leuchten.

Offenbar haben die Algen einen Tagesrhythmus mit starkem Glimmen in der Nacht und ohne Glimmen am Tage. Außerdem findet dieser Rhythmus auch statt, wenn der Licht-Dunkel-Wechsel fehlt und die Algen dauernd im Dunkeln sind. Es scheint eine innere Uhr bei dieser winzigen Meeresalge am Werken zu sein, die für das periodische Glimmen verantwortlich ist (Übersicht Roenneberg and Rehman (1998)).

Es kommt aber noch verrückter: Wenn

wir unseren Glaskolben mit der Algenkultur im Dunkeln schütteln, dann wird ein sehr helles Licht in Form von tausenden von Lichtblitzen abgegeben. Das sehen wir, wenn wir in warmen Meeren ins Wasser mit leuchtenden Panzeralgen springen. Dieses Blitzen erfolgt ebenfalls rhythmisch: Wenn wir nämlich die Kultur zu verschiedenen Zeiten in der Tag- und Nachtphase schütteln, leuchten die Algen in der Nachtphase am stärksten. Das Maximum der Lichtabgabe ist aber zu einer etwas anderen Zeit als das Maximum des Glimmrhythmus (Abbildung 2.5).

Diese Algen haben also eine innere Tagesuhr, die zwei verschiedene Vorgänge periodisch kontrolliert. Dazu kommen noch eine Reihe weiterer Lebensprozesse dieser Alge, die ebenfalls einen Tagesrhythmus zeigen und von der Tagesuhr gesteuert werden (Abbildung 2.6). Zum Beispiel verläuft die Photosynthese dieser Alge rhythmisch, und auch die Zellteilung. Außerdem sam-

## 2 Der kleinste Kalender

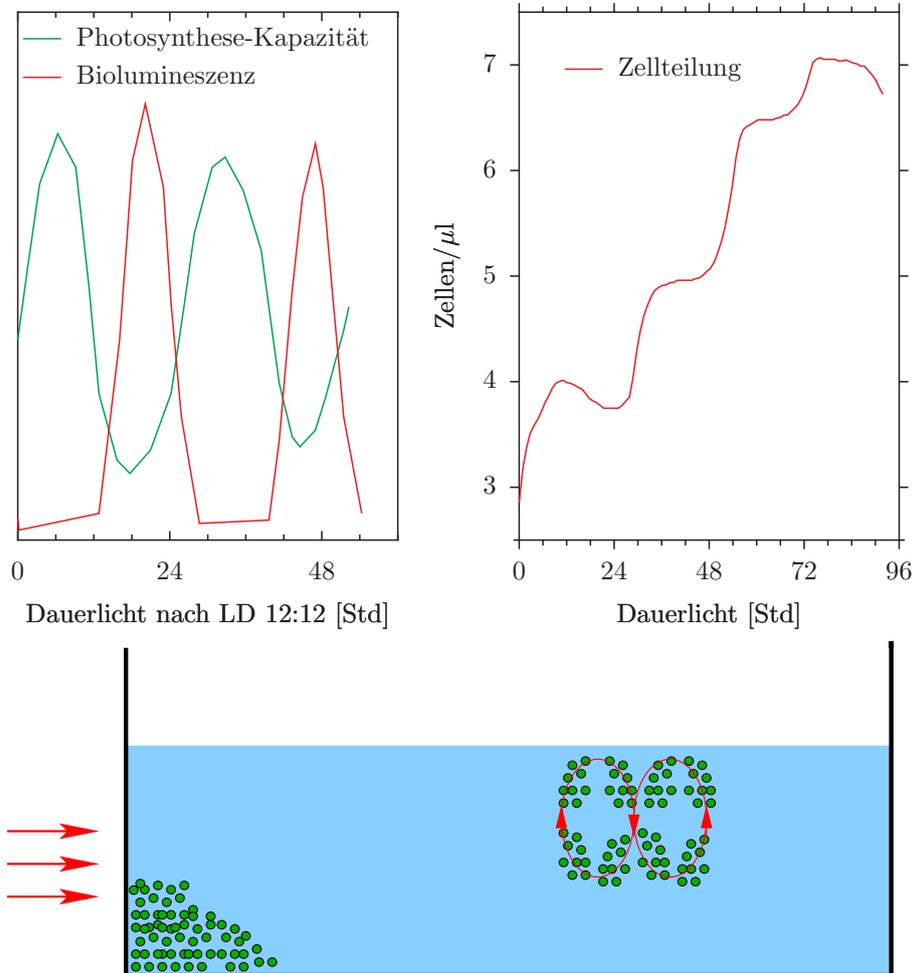


Abbildung 2.6: *Photosynthese-Rhythmus* (oben links, grüne Kurve, die rote Kurve zeigt die Biolumineszenz), *Zellteilungs-Rhythmus* (oben rechts, die Zahl der Zellen nimmt tagesperiodisch in Stufen zu) und *Zellwolken-Bildung* (unten, Zellen in der Tag-Phase an der Wasseroberfläche mit Auf- und Abbewegungen - rote Ringe und Pfeile, nachts auf dem Boden an der Licht-zugewandten Seite)

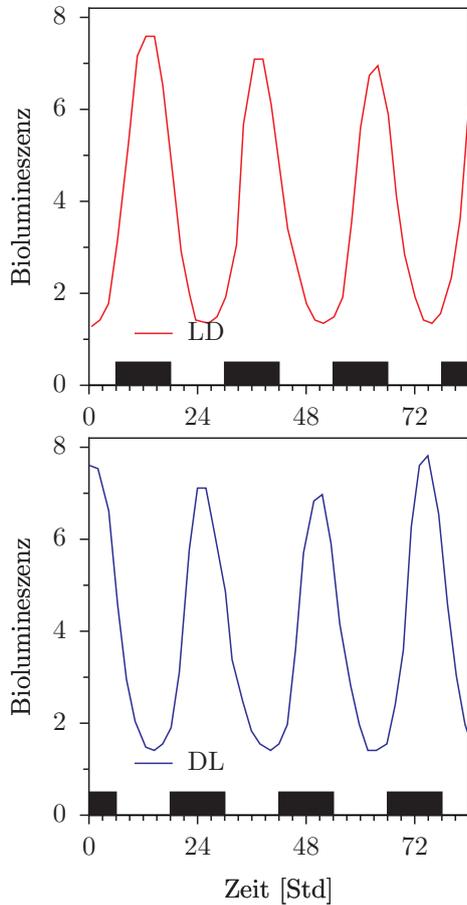


Abbildung 2.4: Lingulodinium-Kultur im normalen (oben, LD, rot) und im umgekehrten Licht-Dunkel-Wechsel (unten, DL, blau). Hier wurde die Lingulodinium-Kultur in der Nacht beleuchtet und am Tage im Dunkeln gehalten. Nach ein paar Tagen hat sich der Rhythmus der Algen verschoben. Ihre Nacht ist jetzt an unserem Tage, ihr Tag in unserer Nacht

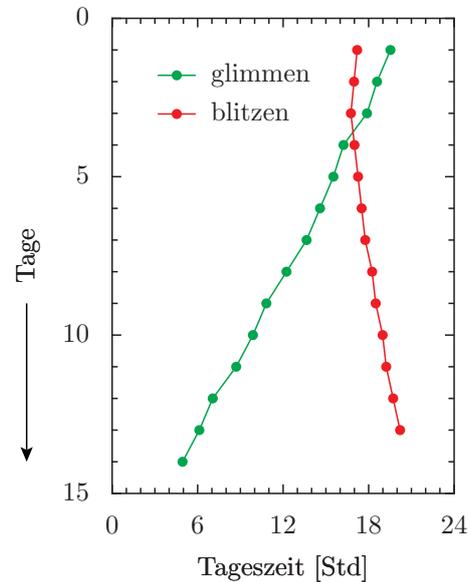


Abbildung 2.5: Schüttelt man eine Lingulodinium-Kultur in regelmäßigen Abständen über vierzehn Tage hinweg, gibt es einen Blitz-Rhythmus mit täglichen Maxima. Diese sind hier als rote Punkte aufgetragen. Sie zeigen einen Freilauf, der eine Periode von etwas über 24 Stunden hat. Parallel dazu wurde an der gleichen Kultur der Glimmrhythmus automatisch registriert und die Maxima als grüne Punkte eingetragen. Sein Freilauf ist kürzer als 24 Stunden. Glimmrhythmus und Blitzrhythmus werden also von zwei verschiedenen Tagesuhren gesteuert.

## 2 Der kleinste Kalender

meln sich die Algen in ihrer Nachtphase in Zellwolken an, während sie am Tage im Wasser verteilt sind.

Aber was hat das mit unserem Biokalender zu tun? Das werden wir im Abschnitt 2.3 sehen. Vorher wollen wir uns mit einem anderen Phänomen beschäftigen, das man bei dieser Alge beobachtet hat.

### 2.2 Wie Leuchtalgen überwintern

Wenn man *Lingulodinium*-Algen nicht in einem 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel hält, sondern in einem 10:14 Stunden-Tag (diese Tageslänge tritt im Herbst ein, wenn die Tage kürzer werden), dann werfen die Algen ihre Geißeln ab und sinken auf den Boden des Gefäßes (Abbildung 2.7). Die Alge schlüpft aus dem Panzer und bildet eine Zyste. So ist es auch in der Natur. Die Algen sinken auf den Meeresboden ab und überwintern dort. Im Frühjahr schlüpft aus der Zyste wieder eine Alge. Sie bildet einen Panzer, zwei Geißeln und gelangt an die Meeresoberfläche.

Woran merken die *Lingulodinium*-Zellen, daß Herbst ist und was bringt sie dazu, im Herbst Zysten zu bilden?

### 2.3 Wie ein Algen-Kalender funktioniert

Die Zystenbildung der Panzeralge *Lingulodinium polyedra* wird durch die Tageslänge gesteuert (Abbildung 2.8, Balzer and Hardeland (1991) und Balzer and Hardeland (1992)). Im Langtag mit 11 oder mehr Stunden Licht pro Tag sind die Algen an der Meeresoberfläche, im Kurztag mit 10.5 oder weniger Stunden Licht sind alle Zellen im Zystenstadium auf dem Meeresgrund.

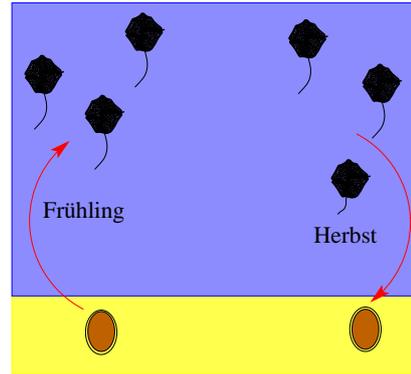


Abbildung 2.7: Im Herbst bildet *Alexandrium tamarense* Zysten, indem sie ihre Geißeln abwirft, zum Meeresboden (gelb) absinkt und aus dem Panzer schlüpft. Die Algen überwintern in einer Zystenhülle (braun in Hülle). Im Frühjahr schlüpfen sie aus dieser und bilden wieder zwei Geißeln und einen Panzer

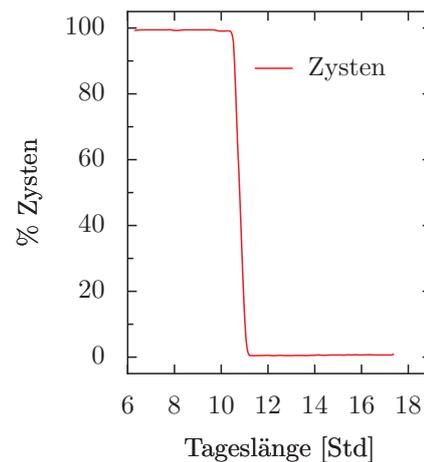


Abbildung 2.8: Im Kurztag bildet die Panzeralge *Lingulodinium polyedra* Zysten (linker Teil des Diagramms). Ist die Lichtperiode 11 Stunden oder länger, werden keine Zysten gebildet (rechter Teil des Diagramms). Wieviel Prozent der Algen Zysten gebildet haben, ist auf der senkrechten Achse dargestellt. Auf der waagerechten Achse ist die Tageslänge wiedergegeben. Nach Balzer and Hardeland (1992)

### 2.3 Wie ein Algen-Kalender funktioniert

Wenn die Tageslänge von Organismen gemessen werden kann und benutzt wird, um bestimmte Vorgänge zu steuern, nennt man das Photoperiodismus. Je nach Organismus kann ein Kurztag oder ein Langtag die photoperiodische Reaktion hervorrufen. Bei *Lingulodinium* ist es der Kurztag, der die Zystenbildung in Gang setzt und die Algen dazu bringt, auf den Meeresgrund abzusinken. Im Langtag sind die Algen an der Meeresoberfläche, wachsen und teilen sich.

Bei photoperiodischen Reaktionen ist es charakteristisch, daß ein Kurztageeffekt aufgehoben werden kann, wenn in der Mitte der Dunkelperiode Licht gegeben wird. Es ist dann so, als ob ein Langtag herrschte. So ist es auch bei *Lingulodinium*: Es werden keine Zysten gebildet, wenn die Kultur in der Mitte der Dunkelperiode für zwei Stunden belichtet wird. Es handelt sich also um eine echte photoperiodische Reaktion und nicht um eine Reaktion, die durch die Lichtmenge bedingt ist.

Allerdings müssen die Temperaturen  $16^{\circ}\text{C}$  oder niedriger sein, damit die photoperiodische Reaktion -also Zystenbildung- stattfinden kann. Ist das Meerwasser wärmer als  $16^{\circ}\text{C}$ , werden trotz Kurztag keine Zysten gebildet.

Zysten werden aber auch im Langtag gebildet, wenn dem Medium Melatonin zugegeben wird (Abbildung 2.9). Noch wirksamer ist 5-Methoxytryptamin. Mit ihm werden sogar im Dauerlicht bei  $20^{\circ}\text{C}$  Zysten gebildet.

Bei Wirbeltieren wird die Tageslänge ebenfalls durch Melatonin dem Organismus mitgeteilt (siehe Kapitel 6). Wie bei Wirbeltieren schwankt auch bei *Lingulodinium* die Konzentration des Melatonins tagesperiodisch (Abbildung 2.10). Sowohl bei den Algen als auch bei den Wirbeltieren ist die Melatonin-Produktion kurz nach Beginn der Dunkelperiode am stärksten. Melatonin dient den Organismen als Information für Dunkelheit. Das scheint bei dem Einzeller *Lingulodinium* und bei Säugern

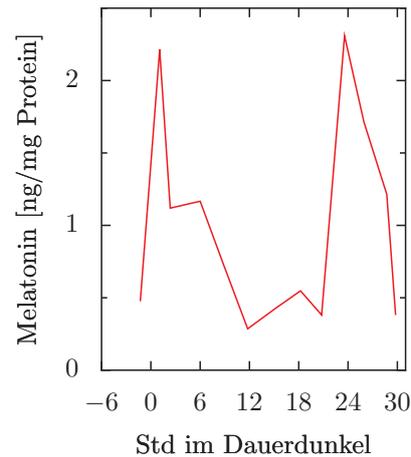


Abbildung 2.10: *Circadianer Rhythmus der Melatoninbildung (ng/mg Protein) bei Lingulodinium polyedra nach Übertragen der Kultur aus einem 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel in Dauerdunkel (zum Zeitpunkt 0, Abszisse). Nach Balzer et al. (1993)*

ganz ähnlich zu sein. Vielleicht ist Melatonin als Dunkel-Hormon während der Entwicklung der Organismen aus einfacheren Formen beibehalten worden.

Es bleiben noch eine Menge Fragen offen. Wie wird zum Beispiel die Tageslänge von den Algen gemessen?

Es zeigte sich, daß wie bei den Wirbeltieren (siehe Kapitel 6) auch bei *Lingulodinium* dazu eine innere Tagesuhr verwendet wird. Und wie dort wird nicht die Tageslänge, sondern die Nachtlänge benutzt. Ist die Nacht lang genug, wird Melatonin synthetisiert und Zysten bilden sich. Die Tagesuhr von *Lingulodinium* hatten wir schon in Abschnitt 2.1 kennengelernt. Sie steuert das Leuchten, die Teilung und die Wolkenbildung der Panzeralgen. Leider ist noch nicht bekannt, wie die Tagesuhr bei *Lingulodinium* die Nachtlänge mißt. Ebenso wenig sind die Schritte erforscht, die letztlich zur Zys-

## 2 Der kleinste Kalender

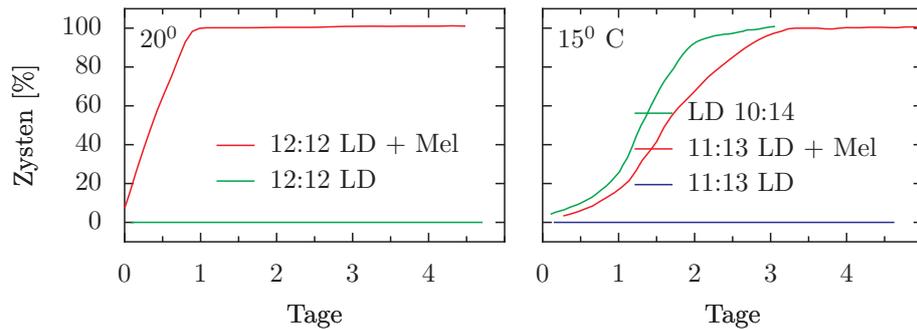


Abbildung 2.9: Zystenbildung bei *Lingulodinium* mit Melatonin. Right: Im Kurztag (10 Stunden Licht, 14 Stunden Dunkelheit) bilden sich nach wenigen Tagen Zysten (grüne Kurve), während im Langtag (11 Stunden Licht, 13 Stunden Dunkelheit) keine Zysten zu finden sind (blaue Kurve). Wird dem Medium jedoch im Langtag Melatonin (Mel) zugegeben (rechter Teil, rote Kurve), bilden sich in den nächsten Tagen Zysten. Links: Melatonin führt sogar bei 20°C zur Zystenbildung (rote Kurve). Bei dieser Temperatur werden normalerweise keine Zysten gebildet (grüne Kurve). Nach [Balzer and Hardeland \(1992\)](#)

tenbildung führen. Man weiß nur, daß Melatonin und verwandte Substanzen die Zystenbildung auslösen können.

Schließlich ist noch eine wichtige Frage, wie die Algen feststellen, daß der Winter vorbei ist. Das soll im nächsten Abschnitt behandelt werden.

### 2.4 Panzeralge mit Jahresuhr

Woran merken die Algen im Zystenstadium, daß der Winter vorbei ist und es Zeit wird, aus der Zyste zu schlüpfen und Geißeln und Panzer zu bilden, um an die Meeresoberfläche zu gelangen? Bei *Lingulodinium polyedra* ist das noch nicht untersucht. Es gibt aber eine verwandte Art, *Alexandria tamarensis*, die im Golf von Main an der Ostküste der Vereinigten Staaten vorkommt. Wie bei ihr eine Jahresuhr bewirkt, daß sie im Frühjahr aus einer Zyste schlüpfen, wurde von [Anderson and Keafer \(1987\)](#) genauer untersucht:

Unter bestimmten Bedingungen treten

diese Algen in Massen auf (*Algenblüte*) und die Population ist dann auch am Tage durch die rote Fluoreszenz des Chlorophylls sichtbar ('Rote Tide', [Abbildung 2.11](#)). Diese Panzeralgen geben einen giftigen Stoff ab. Werden die Algen von Fischen gefressen und die Fische vom Menschen gegessen, kann es zu Vergiftungen kommen. Um das zu verhindern, muß der Fischfang in den betreffenden Meeresgebieten während einer roten Tide eingestellt werden. Im Golf von Main an der Ostküste der Vereinigten Staaten kommen solche Episoden zwischen April und November vor. In dieser Zeit sind die Zellen vegetativ und bewegen sich mit zwei Geißeln.

Wie bei *Lingulodinium polyedra* sinken die Algen im Winter auf den Meeresboden, werfen Gehäuse und Geißeln ab und bilden Zysten. In ihnen überwintern sie für 2 bis 6 Monate. Im Frühjahr schlüpfen die Algen aus ihren Zysten, bilden wieder eine Hülle aus und gelangen mit Hilfe ihrer Geißeln an die Oberfläche des Meeres.



Abbildung 2.11: Luftaufnahme einer ‘roten Tide’ am Tage: Die Dichte der Dinoflagellaten ist so groß, dass die Population durch die rote Fluoreszenz des Chlorophylls sichtbar ist. Vom Autor gemalt nach einer Fotografie von Taylor in *Hastings* (1994)

Da diese Algen in einer Tiefe von 100 bis 200 Metern überwintern, können sie keine Informationen über die Jahreszeit aus der Umwelt aufnehmen. Das Tageslicht dringt nicht so tief durch das Wasser und die Wassertemperatur schwankt in dieser Tiefe um nicht mehr als ein Grad Celsius. [Anderson and Keafer \(1987\)](#) fanden, daß das Schlüpfen aus der Zyste durch einen Jahresrhythmus kontrolliert wird: Werden zu verschiedenen Jahreszeiten Proben aus dem Meeres-Sediment ins Labor gebracht, schlüpfen die Algen in einem Jahresrhythmus aus den Zysten (Abbildung 2.12, oberer Teil). Dieser Rhythmus zeigt sich auch, wenn eine im August gesammelte größere Probe in einem Kühlschrank bei 2<sup>0</sup>C gehalten wird und einzelne Proben davon zu verschiedenen Jahreszeiten in 15<sup>0</sup>C gebracht werden (Abbildung 2.12, unterer Teil). Dieser Rhythmus des Schlüpfens konnte über zwei Jahre verfolgt werden. Es handelt sich

also um einen echten *endogenen* Jahresrhythmus.

Algenpopulationen in flachem Küstenwasser zeigen diesen endogenen Jahresrhythmus nicht. Diese Algen erhalten vielleicht jahresperiodische Informationen und benötigen deshalb keinen endogenen Jahresrhythmus.

Jahresrhythmen sind auch bei anderen Dinoflagellaten bekannt.

In den naturwissenschaftlichen Fächern der Universitäten werden praktische Übungen angeboten, in denen Studenten lernen, wie man beobachtet und Versuche durchführt und auswertet. In einem solchen Praktikum haben wir auch Versuche mit der Biolumineszenz-Rhythmik von *Lincolodinium polyedra* gemacht. Parallel zum Praktikum gab es ein Seminar. In ihm wurden Veröffentlichungen von Forschern in wissenschaftlichen Zeitschriften gelesen, die mit den Themen zu tun haben, die im Prak-

## 2 Der kleinste Kalender

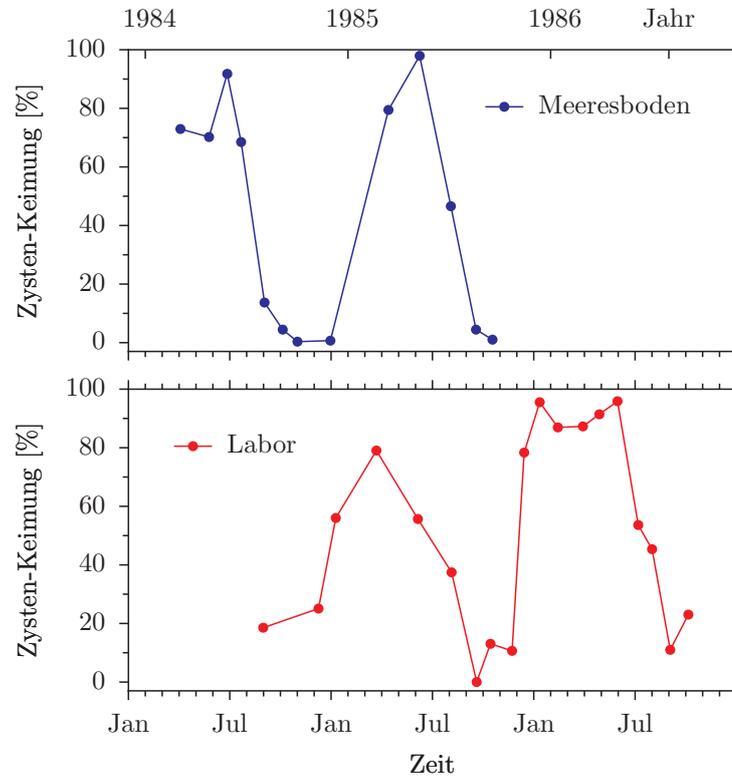


Abbildung 2.12: *Gonyaulax tamarensis* vom Golf von Main schlüpfen im Jahresrhythmus aus den Zysten. Oben: Prozentsatz der Keimung von Zysten. Jeder blaue Punkt zeigt für eine Probe vom Meeresboden, wieviel Prozent der Algen aus den Zysten geschlüpft waren. Die blaue Kurve zeigt 1984 und 1985 hohe Werte im Sommer und niedrige im Winter. Unten: Eine größere Probe vom Meeresboden wurde bei  $4^{\circ}\text{C}$  im Kühlraum gehalten. Proben davon wurden zu verschiedenen Zeiten innerhalb von zwei Jahren in  $18^{\circ}\text{C}$  überführt. Der Prozentsatz der geschlüpften Algen aus den Zysten ist als Funktion der Jahreszeit aufgetragen. Die rote Kurve zeigt, daß auch hier ein Jahresrhythmus auftritt. Nach [Anderson and Keafer \(1987\)](#)

tikum behandelt wurden. Damit die Studenten auch üben, wie man das Gelesene so zusammenfaßt, daß es von interessierten Laien verstanden wird, haben wir die schon erwähnte Arbeit von [Anderson and Keafer \(1987\)](#) gemeinsam gelesen. Dann wurde jeder Student gebeten, einen Zeitungsartikel über den Jahresrhythmus von *Gonyaulax tamarensis* zu schreiben. Einen dieser Artikel kannst Du im folgenden lesen. Vom Verfasser habe ich auch die Kapitel-Überschrift ‘Der kleinste Kalender’.

### ***Kleinster Kalender. -Einzeller mit eingebauter Jahresrhythmik entdeckt***

*Der marine Dinoflagellat Gonyaulax tamarensis, ein Einzeller mit Zellulosepanzer, den moderne Biologen heute zwischen Tier- und Pflanzenreich ansiedeln, macht oft Schlagzeilen: Er gehört zu den giftigen Algen, die an der alljährlich gefürchteten Algenpest teilhaben. Einer amerikanischen Arbeitsgruppe am ozeanografischen Institut in Woods Hole in Massachusetts fiel auf, daß am Meeresgrund eingekapselte Ruheformen dieser Art nur von Spätwinter bis Frühsommer, also rechtzeitig zur Algenblüte keimen. Dies verwunderte umso mehr, als noch Exemplare aus über 30 m Tiefe über die Jahreszeit Bescheid wußten. Dabei herrschen dort nur konstante Bedingungen. Man ging der Sache auf den Meeresgrund, zog eine größere Bodenprobe, brachte sie für zwei Jahre in konstante Laborbedingungen und nahm monatlich Stichproben für Keimungstests. Die Algen mit nur einem tausendstel Millimeter Durchmesser hatten auch hier ihren Kalender nicht vergessen. Besonders interessant daran ist, dass Mitglieder dieser Art aus seichten Gewässern ohne innere Jahresuhr ihre Keimung nur an der Witterung ausrichten. Möglicherweise muß nun also Gonyaulax tamarensis in zwei Unterarten aufgeteilt werden. Die eine davon kontrolliert ihren Lebenszyklus über eine endogene Jahresuhr.*

*Schmitt*

## 2 *Der kleinste Kalender*

## 3 Jahresuhr im Samen

*Pflanzen vermehren und verbreiten sich durch Samen. Sie überdauern in diesem Zustand ungünstige Bedingungen. Manche Samen keimen nur zu bestimmten Zeiten des Jahres. Dafür ist eine innere Jahresuhr zuständig.*

In diesem Kapitel wollen wir uns mit einem Geheimnis der Natur beschäftigen, daß bisher noch nicht aufgeklärt worden ist. Es geht um den Samen von Pflanzen, der nur zu bestimmten Jahreszeiten keimt. Zunächst werden wir uns ein paar Beispiele dafür ansehen. Dann wollen wir sehen, was der Samen für die Pflanzen bedeutet. Danach spekulieren wir darüber, wie der Samen zur richtigen Jahreszeit keimen kann.

### 3.1 Pflanzen, deren Samen zu bestimmten Jahreszeiten keimen

In vielen Gebieten der Erde ändern sich die Lebensbedingungen für die Lebewesen im Laufe eines Jahres dramatisch. Es gibt Zeiten, in denen die Temperaturen günstig sind, sodaß sich Pflanzen und Tiere entwickeln und vermehren können. Im Winter dagegen gehen viele Pflanzen ein oder hören auf zu wachsen. In anderen Gebieten der Erde sind es nicht die niedrigen Temperaturen, sondern die Trockenheit, die für die Lebewesen problematisch ist.

Höhere Pflanzen haben eine große Zahl verschiedener Strategien entwickelt, um solche ungünstigen Zeiten des Jahres zu überdauern. Die erfolgreichste ist, Samen zu bilden. Samenbildung ist charakteris-

tisch für die Samenpflanzen (Nacktsamer und Bedecktsamer).

Bei vielen Pflanzen, die wir im Garten anbauen, keimen die Samen, wenn Wasser zur Verfügung steht und die Temperatur günstig ist. Es ist dann gleichgültig, ob die Samen im Frühjahr, Sommer oder frühem Herbst ausgesät werden. Oft sind das aber spezielle Züchtungen. Die Ausgangsformen dieser Züchtungen haben dagegen ganz bestimmte Jahreszeiten, zu denen ihre Samen keimen, und andere Zeiten, zu denen die Samen ihre Ruheperiode beginnen.

Die Entwicklung der Pflanzen muß in den gemäßigten und höheren Breiten der Erde mit der Jahreszeit synchronisiert sein. Für viele einjährige Pflanzen würde es den sicheren Tod bedeuten, wenn sie im Herbst keimen und wachsen würden. Sie würden beim ersten Frost erfrieren. Stattdessen bilden höhere Pflanzen rechtzeitig vor dem Winter Samen, die erst im Frühjahr oder Sommer keimen. Samenruhe und Samenkeimung sind bei ihnen an die Jahreszeit angepaßt. Für mehr Informationen zur Samenkeimung siehe [Hegarty \(1978\)](#), [Leubner \(2000\)](#) und [Finch-Savage and Leubner-Metzger \(2006\)](#).

Was bringt Samen dazu, zu bestimmten Jahreszeiten zu keimen? Bei manchen Pflanzen sind es photoperiodische Signale, die zum Keimen nötig sind.

Zum Beispiel gibt es Samen, der nur im Langtag (Sommer) keimt, wie beim wilden Salat *Lactuca sativa* oder bei der Moorbirke *Betula pubescens* (Abbildung 3.1) und der Hängebirke *Betula pendula* ([Vanhatalo et al. \(1996\)](#)). Auch die Samenruhe

### 3 Jahresuhr im Samen

kann photoperiodisch gesteuert sein, so bei *Desmodium barbatum*. Wenn Samen dieser Pflanzenart im Kurztag reifen (zum Beispiel eine Lichtperiode von 8 Stunden), keimen mehr davon als von Pflanzen, die im Langtag reifen (zum Beispiel eine Lichtperiode von 18 Stunden, Siqueira and Valio (1992)). Andere Samen keimen nur im Kurztag (Frühjahr oder Herbst).

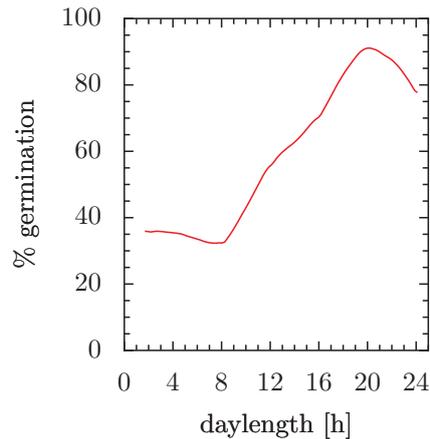


Abbildung 3.1: Die Samen der Birke *Betula pubescens* zeigen im Kurztag (2 bis 8 Stunden Licht pro Tag) eine niedrige Keimrate, während im Langtag (20:4 Stunden Licht-Dunkel-Zyklus) 90 % keimen (bei 15°C). Nach Black and Wareing (1955).

Bei anderen Pflanzen sind niedrige Temperaturen für mehrere Tage oder gar Wochen nötig, um die Samenruhe zu beenden. Wissenschaftler nennen das Vernalisation. Die Samen würden also erst keimen, wenn im Winter Frost herrschte. Werden dann die Boden-Temperaturen im Frühjahr günstig, keimen die Samen und die Pflanzen beginnen zu wachsen.

### 3.2 Was ist ein Samen?

Der Entwicklungsgang einer Samenpflanze ist in Abbildung 3.2 dargestellt. Nach der

Befruchtung bildet sich aus der Samenanlage ein Samen mit Embryo und Nährgewebe. Der Embryo im Samen einer Pflanze enthält bereits die wichtigsten Strukturen der jungen Pflanze: Wurzelanlage, Stängel und Keimblätter. Bevor er sich aber weiterentwickelt, geht sein Stoffwechsel auf Sparflamme. Der Samen wird vor den Unbilden des Winters geschützt und kann diesen ohne Schaden überdauern (siehe Taylorson and Hendricks (1977)).

### 3.3 Samen mit einer Jahresuhr

Es gibt eine Reihe von Pflanzen, bei denen die Samenkeimung weder photoperiodisch noch durch Vernalisation in Gang gebracht wird. Stattdessen wird sie durch eine innere Jahresuhr kontrolliert. Die Fähigkeit, zu keimen, wurde von Bünning und seinen Mitarbeitern in den Jahren zwischen 1940 und 1960 an 335 Pflanzenarten untersucht. Dazu wurden die Samen bei verschiedenen Temperaturen (2, 20 und 35°C) im Dauerdunkel und Dauerlicht gelagert und geprüft, wie sie im Laufe des Jahres keimen (Bünning (1951)). Von den getesteten Pflanzen zeigten 10 einen besonders deutlichen Jahresrhythmus: Sie keimten immer zu einer für eine bestimmte Art charakteristischen Jahreszeit. Zu diesen Pflanzen gehören unter anderem Johanniskraut *Hypericum*, der gelbe Fingerhut *Digitalis lutea* (Abbildung 3.3), das Gänsefingerkraut *Potentilla mollissima*, Gottes-Gnadenkraut *Gratiola officinalis*, die Chrysantheme *Chrysanthemum corymbosum*, die Mistel *Viscum album* und die wilde Erdbeere *Fragaria vesca*.

Die Lagertemperatur hatte keinen Einfluß auf den Jahresrhythmus des Keimens.

Da die Bedingungen, unter denen der Samen gehalten wurde, immer gleich blieben, muß eine innere Jahresuhr das Keimen in-

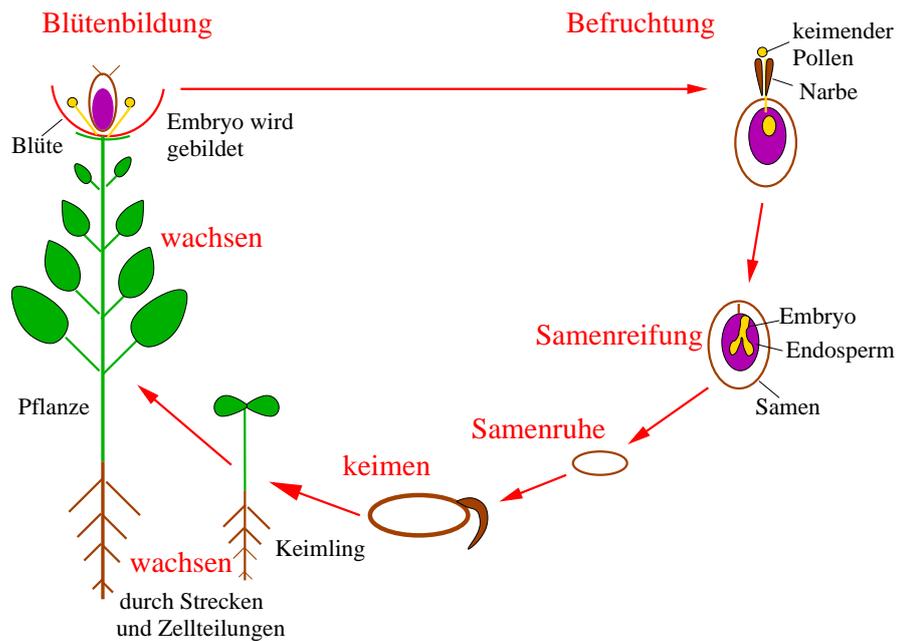


Abbildung 3.2: *Entwicklungsgang einer Samenpflanze: In der Blüte wird in der Samenanlage des Fruchtknotens der Embryo gebildet. Der Samen reift, fällt ab und geht in ein Ruhestadium über. In diesem kann er ungünstige Bedingungen wie Frost und Trockenheit überdauern. Werden die Umweltbedingungen günstig, keimt der Samen, der Keimling entwickelt sich zu einer neuen Pflanze. Diese bildet Blüten mit Pollensäcken und Fruchtknoten, in denen die Eizelle befruchtet wird und sich zum Samen entwickelt*

### 3 Jahresuhr im Samen

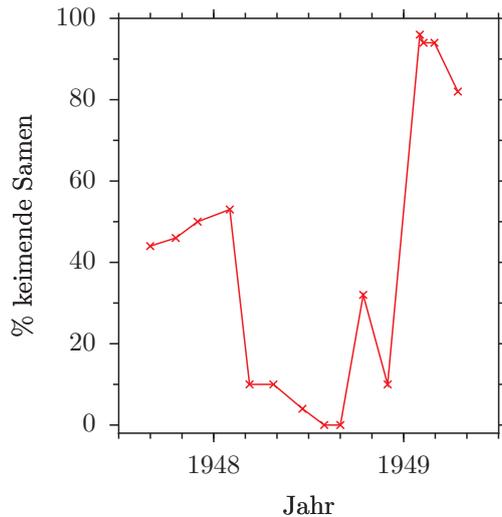


Abbildung 3.3: Jahresrhythmus der Samenkeimung des gelben Fingerhutes *Digitalis lutea*. Die Samen wurden bei  $3^{\circ}\text{C}$  gelagert und etwa alle 45 Tage auf feuchtes Filterpapier bei  $23^{\circ}\text{C}$  ins Dauerlicht gebracht. Aufgetragen ist der Prozentsatz der Samen, die zu den verschiedenen Jahreszeiten keimten. Nach *Bünning (1949)*

duziert haben. Sie muß irgendwie dem Embryo im Samen den Anstoß gegeben haben, den Ruhezustand aufzugeben und sich zu entwickeln.

Daß tatsächlich eine innere Jahresuhr vorhanden ist, kann man an trockenem Samen zeigen. Ruhender Samen hat fast keinen Stoffwechsel, aber etwas Atmung findet statt. Mißt man diesen mit einer geeigneten Apparatur, läßt sich ein endogener Jahresrhythmus demonstrieren. Er verläuft parallel zu einem Jahresrhythmus, mit dem Wasser in den Samen eindringen kann und diesen zum Quellen bringt (Abbildung 3.4).

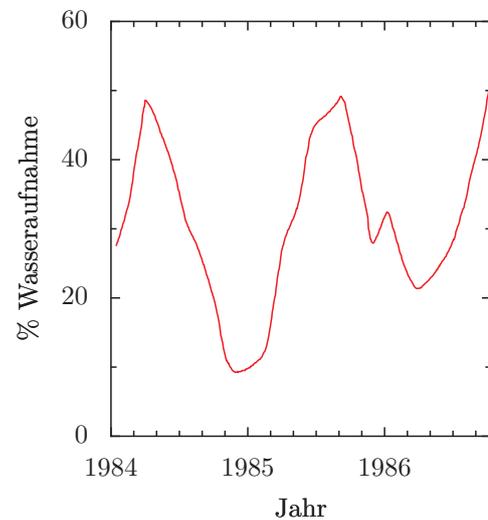


Abbildung 3.4: Jahresperiodische Schwankungen der Wasseraufnahme (in Prozent des Trockengewichtes) trockener Bohnensamen (*Phaseolus vulgaris*) in vier Stunden bei  $25^{\circ}\text{C}$  im Dunkeln von Juni 1984 bis Juli 1986. Nach *Spruyt and De Greef (1987)*

Die physiologischen Ursachen dieses Jahresrhythmus sind unbekannt.

Bei der Erdbeere *Fragaria vesca* beeinflussen die Mutterpflanzen die Keimbereitschaft: Samen, der zu verschiedenen Zeiten gereift war, wurde geerntet und die Keimbereitschaft in den folgenden Monaten ge-

messen: Sie war bei allen Proben unabhängig vom Erntezeitpunkt im Oktober am höchsten (Abbildung 3.5). Was den Jahresrhythmus der Samenkeimung synchronisiert, ist unbekannt.

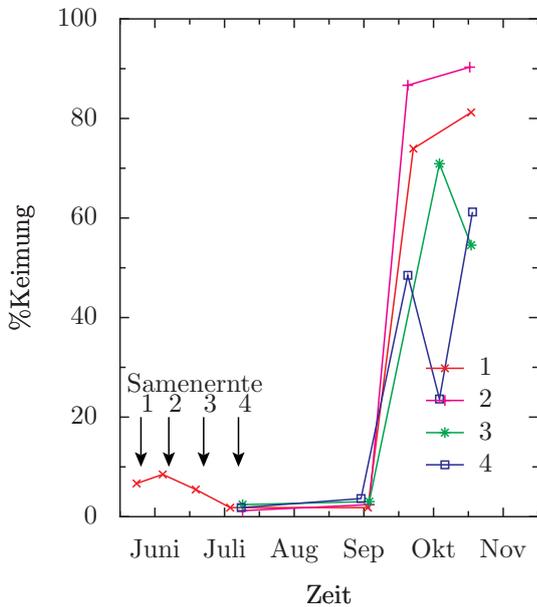


Abbildung 3.5: Keimbereitschaft des Samens von *Fragaria vesca*, der zu verschiedenen Zeiten gereift war, ist unabhängig vom Erntezeitpunkt (verschiedenfarbige Pfeile) bei allen Proben (verschiedene Kurven) im Oktober am höchsten (Bünning (1949))

### 3.4 Beispiele für Jahresrhythmen bei Pflanzen

Jahresrhythmen kann man nicht nur beim Keimen mancher Samen beobachten. Sie finden sich auch beim Bewurzeln von Weiden-Stecklingen, beim Wachsen der Wasserlinsen *Lemna* und des Hafers *Avena*, beim Laubwechsel, beim Holzzuwachs (siehe Abbildung 3.6), der sich in Jahresringen äußert, in der Frosthärte und der Knospeneruhe. Es ist noch nicht bekannt, wie diese

Jahresuhren funktionieren.

Auch bei Tieren gibt es Beispiele für Jahresuhren. Wir werden später beim dsungarischen Zwerghamster (Abschnitt 6) und beim Vogelzug (Abschnitt 7) noch davon hören. Im nächsten Kapitel werden wir sehen, daß Lebewesen auch die Tageslänge als äußeren Kalender benutzen können, um damit bestimmte Entwicklungsschritte einzuschlagen wie zum Beispiel das Blühen bei Pflanzen.

### 3 Jahresuhr im Samen

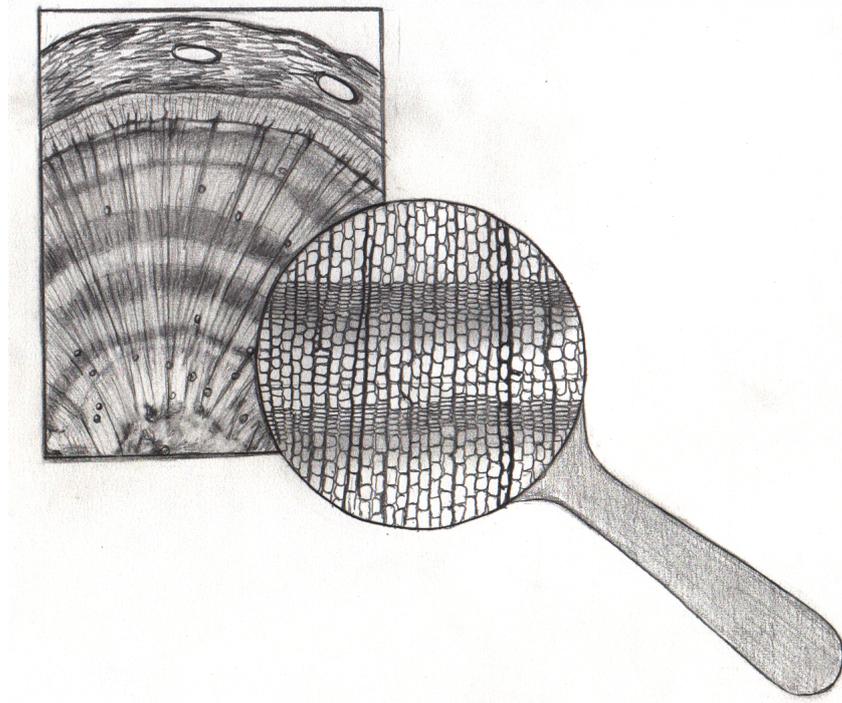


Abbildung 3.6: Links: Querschnitt durch den Stamm einer Kiefer (Radius etwa 25 cm). Außen (oben) Bast und ganz außen Kork, innen Holz. Im Holz bildet großlumiges Frühholz und kleinumiges Spätholz jeweils einen Jahresring. Unter der Lupe erkennt man das Frühholz (große Zellen mit dünnen Zellwänden) und das Spätholz (schmale Zellen mit dicken Wänden) besser. Die scharfe Grenze ist das Ende des Jahresringes und spiegelt den Wachstumsstop im Winter wider. Von Mareike Förster gezeichnet

## 4 Wie man das flammende Käthchen dick machen und zum Blühen bringen kann

*Viele Pflanzen benutzen die Tageslänge als äußeren Kalender. Eine Kurztagpflanze wie das flammende Käthchen blüht im Kurztag, Langtagpflanzen dagegen im Langtag. Bei Kalanchoe wird auch die Form der Blätter photoperiodisch bestimmt. Im Langtag sind die Blätter groß und relativ dünn, im Kurztag klein und dick.*

*Wie die photoperiodische Induktion des Blühens funktioniert und wie dabei die Tageslänge gemessen wird, ist in einem Abschnitt beschrieben.*

*In einem weiteren Abschnitt geht es um die 'Augen' der Pflanzen, mit denen sie die Tageslänge sehen.*

*Wenn Pflanzen photoperiodisch zum Blühen induziert werden, wird ein Blühreiz in den Blättern erzeugt und ein Signal an die Stellen der Pflanze weitergeleitet, an denen die Blüten entstehen.*



Abbildung 4.1: Das flammende Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana* in voller Blüte. Die Blüten sind rot gefärbt und haben vier Zipfel an der Blütenröhre. Am Fuß der Blüte ist ein grüner Kelch und ein Blütenstiel. Die Laubblätter sind fleischig

Das flammende Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana* kommt auf der Insel Madagaskar östlich von Afrika auf trockenen Standorten vor. Es gehört zu den Dickblattgewächsen (*Crassulaceen*): Damit die Pflanzen in der heißen Zeit nicht vertrocknen, haben sie dicke fleischige Blätter, in denen sie Wasser speichern können. Nach dem Winter in Madagaskar fängt sie an zu blühen. Bis zu 300 Blüten können an einer Pflanze sein. Sie sind tiefrot und sehen hübsch aus. Deshalb und weil sie im Winter blüht, wird *Kalanchoe* gern als Zierpflanze verwendet (Abbildung 4.1).

#### 4.1 Dicke Blätter im Kurztag

Wie bei zahlreichen Dickblattgewächsen wird auch bei *Kalanchoe* die Sukkulenz der Blätter photoperiodisch gesteuert. Im Kurztag werden kleine, rigide, sukkulente Blätter gebildet. Im Langtag dagegen sind die Blätter dünner, flexibel und groß (Abbildung 4.2).

Die Blätter werden sukkulent, indem die Zellen Wasser aufnehmen und sich so in der Querrichtung vergrößern. Dazu wird im Kurztag ein Stoff gebildet, der die Sukkulenz bewirkt. Das weiß man, weil sich dieser Stoff übertragen läßt, wenn ein Blatt aus dem Kurztag auf eine Pflanze im Langtag gepfropft wird. Die Blätter der gepfropften Pflanze werden dann ebenfalls sukkulent, obwohl sie weiterhin im Langtag stehen.

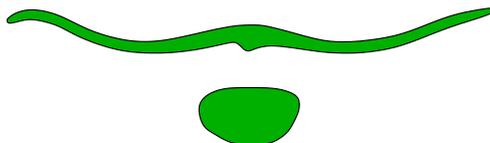


Abbildung 4.2: *Blätter von Kalanchoe blossfeldiana im Kurztag (links) und im Langtag (rechts). Darunter: Schematische Querschnitte durch Langtagblatt (oben) und Kurztagblatt (unten). Nach Harder and Witsch (1941)*

#### 4.2 Blütenbildung durch Kurztag

Im Kurztag verdicken sich bei *Kalanchoe blossfeldiana* nicht nur die Blätter, sondern die Pflanzen kommen zum Blühen. Das ist der Grund dafür, daß man die Pflanzen meistens vor Weihnachten in Blumen-geschäften und Gärtnereien kaufen kann. Hält man die Pflanzen im Langtag, bilden sie keine Blüten. Ihre Blätter sind dann dünn und groß, wie wir schon gehört haben. In Abbildung 4.3 ist dargestellt, wie viele Blüten im Schnitt gebildet werden, wenn die Lichtperiode (und damit natürlich auch die Länge der Dunkelperiode, weil ja der Tag 24 Stunden hat) verschieden lang ist. Kurztagpflanzen blühen also, wenn eine kritische Dunkelperiode *überschritten* wird.

In unseren Breitengraden gibt es viele Pflanzen, die blühen, wenn die Tage lang sind, also im Sommer. Man nennt sie deshalb Langtagpflanzen. Bei ihnen muß eine kritische Dunkelperiode *unterschritten* werden, damit sie Blüten bilden (Abbildung 4.4). Langtagpflanzen sind zum Beispiel das Weidelgras *Lolium perenne* und die Ackerschmalwand *Arabidopsis thaliana* (Abbildung 4.14). Es gibt aber auch Pflanzen, die erst blühen, wenn sie zunächst im Kurztag waren und dann in Langtag kommen (so genannte Kurz-Langtagpflanzen). Bei den Lang-Kurztagpflanzen ist das gerade umgekehrt. Tag-neutrale Pflanzen blühen unabhängig von der Tageslänge im Kurz- und Langtag. Aber auch diese brauchen ein bestimmtes Alter, bevor sie zum Blühen kommen. Statt diesen autonomen Weg zum Blühen einzuschlagen, reagieren aber viele Pflanzen auf Umweltfaktoren, wie zum Beispiel die Tageslänge.

Es gibt Kurztagpflanzen, die durch einen einzigen Kurztag zum Blühen gesetzt wer-

## 4.2 Blütenbildung durch Kurztage

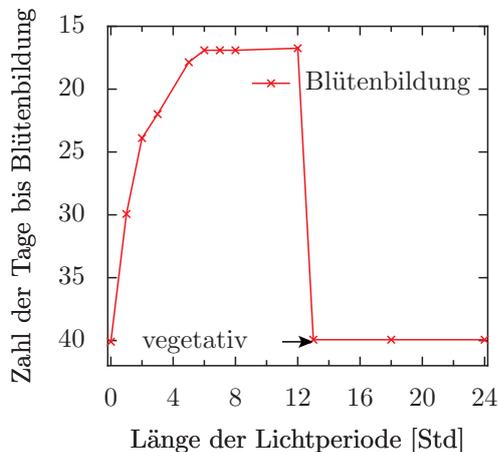


Abbildung 4.3: Wie die Blütenbildung bei *Kalanchoe blossfeldiana* von der Länge der Lichtperiode abhängt: In Tagen mit kurzen Lichtperioden (also langen Nächten wie im Winter) werden Blüten gebildet, in Tagen mit langen Lichtperioden (also kurzen Nächten wie im Sommer) nicht. Bei ganz kurzen Lichtperioden (0 bis 4 Stunden), die aber in der Heimat Madagaskar nicht vorkommen, werden weniger Blüten gebildet (Abfall der Kurve links). Die Dunkelperiode, bei der gerade die Hälfte der Blüten gebildet werden, die maximal möglich sind, nennt man die kritische Dunkelperiode. Sie liegt hier bei etwa 11.5 Stunden (entspricht 12.5 Stunden Lichtperiode; beachte, daß auf der x-Achse die Lichtperiode aufgetragen ist, [Engelmann \(2006\)](#))

den (zum Beispiel *Pharbitis nil*). Auch bei Langtagpflanzen gibt es solche, bei denen ein Langtag genügt, um die Blüten zu induzieren (zum Beispiel Weidelgras *Lolium perenne*). Diese Pflanzen eignen sich besonders gut für Experimente, weil mit nur einer wirksamen Photoperiode die Blütenbildung in Gang gebracht wird. Wenn dann auch noch die ersten Anzeichen von Blüten bald nach der Induktion sichtbar werden, kann man schnell erkennen, wie die Pflanzen auf die Behandlung reagiert haben. Die meisten Pflanzen brauchen aber mehrere Tage mit der richtigen Photoperiode, um zu blühen (sie haben einen *photoperiodischen Zähler*). So ist es auch bei *Kalanchoe*. Sie braucht mindestens sieben ‘induktive’ Kurztage, um wenigstens einige Blüten zu bilden. Je mehr Kurztage sie bekommt, desto mehr Blüten werden gebildet.

Photoperiodische Blühinduktion ist enorm wichtig für Landwirtschaft und Gartenbau (Übersicht: [Salisbury \(1985\)](#)).

Wie die Tageslänge die Blütenbildung steuert, soll in den nächsten Abschnitten besprochen werden. Es sind verschiedene Vorgänge, mit denen wir uns im Folgenden etwas genauer beschäftigen müssen, um die Blühinduktion zu verstehen:

1. Im Blatt wird das photoperiodisch wirkende Licht durch Photorezeptoren perzipiert und mit einer circadianen Uhr die Tageslänge gemessen.
2. Bei geeigneter Tageslänge und bei genügend vielen induktiven Zyklen wird im Blatt eine Blüten-induzierende Substanz gebildet.
3. Dieses ‘Florigen’<sup>1</sup> wird zum Apex transportiert.

<sup>1</sup>der Ausdruck stammt von [Chailakhyan \(1936\)](#). Nach anderen Hypothesen sollte es sich dabei

#### 4 Wie man Kalanchoe dick machen und zum Blühen bringen kann

4. Florigen stimmt den Apex um, sodass er nicht mehr vegetativ wächst, sondern letztlich Blüten bildet (Blühinduktion).
5. Im umgestimmten Apex kommt es über Änderungen in Genaktivitäten zur Blütenbildung.

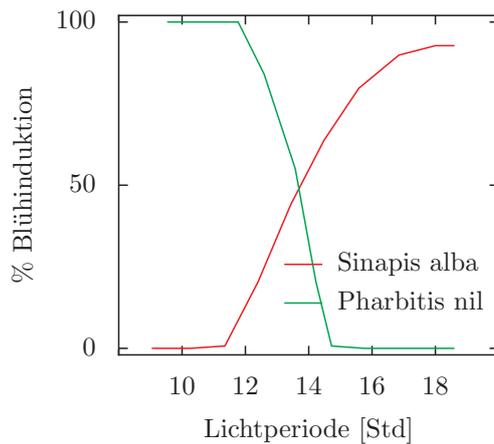


Abbildung 4.4: Kurztagpflanzen blühen, wenn eine kritische Dunkelperiode überschritten wird (grüne Kurve, flammendes Käthchen *Kalanchoe blossfeldiana*), Langtagpflanzen, wenn eine kritische Dunkelperiode unterschritten wird (rote Kurve, Weidelgras *Lolium perenne*). Beachte, daß auf der x-Achse die Lichtperiode aufgetragen ist

### 4.3 Wie die Tageslänge im Blatt wahrgenommen wird

Zunächst muß die Pflanze die Tageslänge erkennen, um zum Blühen zu kommen. Eine Kurztagpflanze wie *Kalanchoe* muß also irgendwie feststellen, daß die kritische Dunkelperiode erreicht oder überschritten ist. An welcher Stelle der Pflanze passiert das? Man hat herausgefunden, daß dafür nicht die Spitzen der Stängel zuständig sind, an denen später die Blüten entstehen, sondern die Blätter<sup>2</sup>. Im Gewebe der Blätter sind Vorrichtungen, mit denen das Tageslicht aufgenommen wird. Man nennt sie Licht-Rezeptoren. So, wie in unseren Augen in den Sinneszellen der Netzhaut Farbstoffe sind, die das Licht verschlucken und daraus Signale für das Gehirn machen, befinden sich Licht-Rezeptoren für das photoperiodisch wirkende Licht in den Blättern. Diese Rezeptoren sind anders als das

um mehrere Hormone handeln, die konzertiert zusammenwirken (Bernier et al. (1993)) oder es wird ein Blühhemmstoff abgebaut.

<sup>2</sup>wahrscheinlich im Mesophyll und in der Epidermis, wie bei *Kalanchoe blossfeldiana* von Schwabe (1968), bei *Solanum* mit periklinalen Chimären und bei weiteren Pflanzen mit photoperiodischer Beleuchtung der Blätter über die obere oder untere Epidermis gezeigt wurde (Bünning and Moser (1966), Schwabe (1968), Mayer (1973)). Die Epidermis verschiedener Pflanzen kann auch besondere anatomische Eigenschaften zeigen, durch die auch in der Dämmerung genügend Licht absorbiert werden kann (Haberlandt (1905)).

Chlorophyll, mit dem die Pflanzen aus Sonnenlicht Energie gewinnen, um damit Zucker und Stärke herzustellen. Phytochrom ist der wichtigste Licht-Rezeptor bei der Blühinduktion (Weller et al. (1997)). Wahrscheinlich wird es auch bei der Blühinduktion von *Kalanchoe* verwendet. Phytochrom ist besonders empfindlich auf rotes Licht.<sup>3</sup>

Ein Zeitmeßsystem und ein photoperiodischer Zähler spielen eine wichtige Rolle (Abbildung 4.5). Die Zeitmessung erfolgt durch ein circadianes System (siehe Abschnitt 4.4). Dabei scheint bei Langtagpflanzen eine kritische Tageslänge (Lichtperiode), bei Kurztagpflanzen eine kritische Dunkelperiode gemessen zu werden. Wird eine kritische Dunkelperiode überschritten (Kurztagpflanzen) oder unterschritten (Langtagpflanzen), wird von den Zellen im Blatt Florigen gebildet.

#### 4.4 Modelle zur photoperiodischen Blühinduktion

Bei der photoperiodischen Induktion der Blütenbildung werden bei einer Kurztagpflanze im Kurztag Blüten gebildet, im Langtag aber nicht. Was passiert dabei in der Pflanze? Viele Forscher arbeiten an dieser Frage.

Wenn ein Wissenschaftler etwas nicht versteht, macht er es wie ein Detektiv, der einen Kriminal-Fall lösen soll: Er stellt verschiedene *Hypothesen* auf, wie die Geschichte gewesen sein könnte. Hypothesen sind gewissermaßen Modelle der Wirklichkeit. Man prüft dann diese Modelle, indem man sie mit der Wirklichkeit vergleicht. Na-

turwissenschaftler tun das durch Experimente. Die Modelle müssen dann, wenn die Experimente anders ausfallen als erwartet, verbessert werden.

Man hat schon vor vielen Jahrzehnten festgestellt, daß bei photoperiodischen Vorgängen die Tageslänge (oder die Nachtlänge) durch eine innere Tagesuhr der Organismen gemessen wird. Eigentlich würde man eine einfachere Tageslängenmessung erwarten. So etwa, wie man mit einer Stoppuhr beim Wettlauf die Sprintzeit mißt. Man könnte sich vorstellen, daß mit Beginn der Dunkelperiode eine Substanz gebildet wird, die nach einer bestimmten Dauer der Nacht sich so stark angehäuft hat, daß sie die Blütenbildung in Gang setzt.

Es hat sich aber gezeigt, daß die Idee von Bünning (1936) für die meisten photoperiodischen Reaktionen zutrifft: Danach wird die photoperiodische Zeitmessung mit der Tagesuhr bewerkstelligt, die zyklisch läuft (also etwa alle 24 Stunden wieder die gleichen Zustände durchläuft). Diese Bünning-Hypothese wurde inzwischen vielfach mit Experimenten kritisch geprüft und zum Teil abgewandelt, aber die Grundidee wird heute von den meisten Forschern anerkannt.

Wie die Blühinduktion nach dieser Vorstellung geschieht, ist in Abbildung 4.6 erklärt. Licht hat demnach zwei Funktionen: Es synchronisiert die circadiane Uhr, und, je nach der photoperiodischen Konstellation der Jahreszeit (Langtage oder Kurztage) und der photoperiodischen Situation des Organismus (zum Beispiel Langtagpflanze oder Kurztagpflanze) induziert es die photoperiodische Reaktion oder nicht.

Das Prinzip dieses Modells ist also, daß eine interne Uhr je nach der Tageslänge in verschiedener Weise mit dem externen Rhythmus des Licht-Dunkel-Zyklus zusammenspielt.

<sup>3</sup>Es gibt bei Pflanzen auch andere Photorezeptoren für photoperiodische Reaktionen. Bei Kreuzblütlern wie der Ackerschmalwand *Arabidopsis* sind Blaulicht-Rezeptoren (Cryptochrome) dafür zuständig (Guo et al. (1998)).

#### 4 Wie man Kalanchoe dick machen und zum Blühen bringen kann

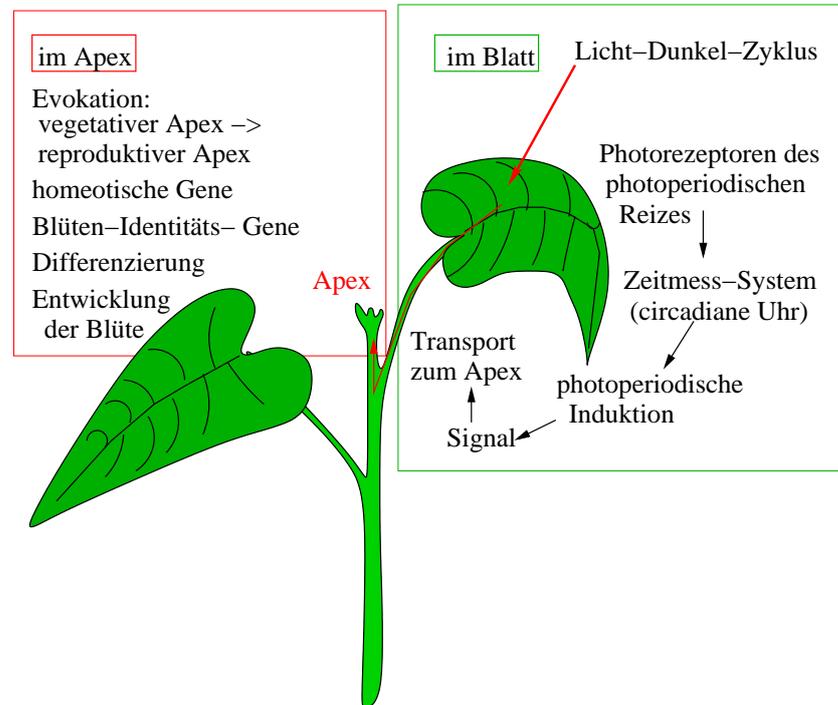


Abbildung 4.5: Im Blatt wird das photoperiodische Signal der Umwelt (der Licht-Dunkel-Wechsel) über Photorezeptoren wahrgenommen (roter Pfeil oben rechts). In einem Zeitmeßsystem (circadiane Uhr) wird die Tageslänge (Nachtlänge) ermittelt. Bei geeigneter Länge (zum Beispiel Kurztage bei Kurztagepflanzen) findet photoperiodische Induktion im Blatt statt. Ein Signal wird gebildet und (rote Linie mit Pfeil) zum Apex transportiert. Es stimmt den Apex um: statt vegetativem Wachstum kommt es zur Blütenbildung ('Evokation'). Der Apex differenziert sich zu einer Blüte oder einen Blütenstand und die Blüte entwickelt sich. Nach *Bernier (1971)*

#### 4.4 Modelle zur photoperiodischen Blühinduktion

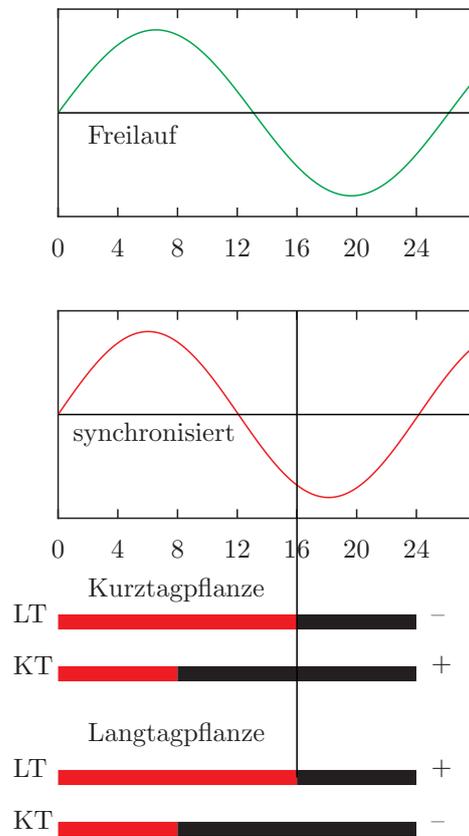


Abbildung 4.6: Bünning-Modell der photoperiodischen Induktion des Blühens (oder anderer Prozesse). Licht hat zwei Aufgaben:

Zum einen synchronisiert es die circadiane Uhr auf den Licht-Dunkel-Wechsel. Die obere Kurve zeigt eine freilaufende Schwingung der circadianen Uhr unter konstanten Bedingungen ohne Zeitgeber, die nächste Kurve eine durch den Licht-Dunkel-Wechsel auf den 24 Stunden Tag synchronisierte. Der Teil über der waagerechten Linie ist die photophile (Licht-liebende) Phase, der Teil darunter die skotophile (Dunkel-liebende).

Zweitens beeinflusst Licht das photoperiodische System unterschiedlich, je nachdem, ob Kurztag (KT) oder Langtag (LT) herrscht (untere Schemata). Im Kurztag fällt kein Licht in die skotophile Phase, im Langtag ist das der Fall. Eine Kurztagpflanze würde dann zum Blühen induziert werden (+), eine Langtagpflanze nicht (-). Im Langtag wird die skotophile Phase beleuchtet. Eine Langtagpflanze wird dann zum Blühen kommen (+), eine Kurztagpflanzen nicht (-). Nach [Bünning \(1983\)](#)

#### 4 Wie man Kalanchoe dick machen und zum Blühen bringen kann

Wie der äußere Licht-Dunkel-Zyklus die innere Uhr synchronisiert, kann unterschiedlich sein. Es hängt davon ab, ob der Beginn oder das Ende der Lichtperiode die Phase stärker beeinflusst. Im Beispiel der Abbildung 4.6 ist es der Beginn der Lichtperiode, der die Phase im Langtag und im Kurztag bestimmt. Es ist aber realistischer, daß sowohl Licht-an als auch Licht-aus beim Setzen der Phase eine Rolle spielt. Dazu später mehr.

Bünning's Hypothese wurde so modifiziert, daß nur ein kurzer Abschnitt der Oszillation Licht-empfindlich ist, die so genannte Licht-induzierbare Phase  $\Phi_i$ . Der externe Licht-Dunkel-Zyklus muß mit  $\Phi_i$  in der richtigen Art koinzidieren (siehe Pittendrigh (1964) und Abbildung 4.7). Dieses Modell wurde deshalb *externes Koinzidenzmodell* genannt. Es gibt jedoch keinen fundamentalen Unterschied zwischen den beiden Modellen: Der externe Licht-Dunkel-Zyklus könnte durchaus einen inneren Licht-Dunkel-Rhythmus im Organismus hervorrufen, der mit der kritischen Phase der circadianen Uhr interagiert.

Damit kommen wir zu einem weiteren Vorschlag, dem internen Koinzidenzmodell. Ich hatte Experimente mit *Kalanchoe* gemacht (Engelmann (1960)), bei dem die blühenden Pflanzen einige Tage im Dauerlicht standen. Die Blüten hatten ihre rhythmische Bewegung des Öffnens und Schließens eingestellt und waren fast ganz geschlossen. Wenn ich die Blüten danach einige Tage in Dunkelheit brachte, begannen sie wieder ihren tagesperiodischen Bewegungsrhythmus. Ich nannte das den 'Lichtaus Rhythmus', weil er einsetzte, nachdem das Licht ausgeschaltet worden war (Abbildung 4.8). Waren die blühenden Pflanzen für mehr als 14 Tage im Dauerdunkel<sup>4</sup>

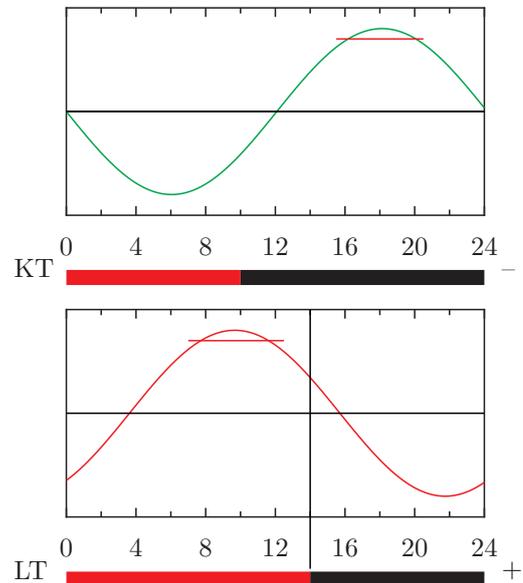


Abbildung 4.7: *Externes Koinzidenzmodell für photoperiodische Reaktionen. Licht synchronisiert die circadiane Uhr auf den äußeren Licht-Dunkel-Zyklus. Die Phase der Oszillation ist hier nicht auf Licht-an festgelegt. Obere Kurve: Im 10:14 Stunden Kurztag. Untere Kurve: Im 14:10 Stunden Langtag. Eine Licht-empfindliche Phase  $\Phi_i$  des Oszillators muß mit Licht zusammenfallen, wenn es in einem Langtag-Organismus zu einer photoperiodischen Reaktion (+) kommen soll. Nach Pittendrigh (1964)*

<sup>4</sup>das ist bei diesem Dickblattgewächs möglich;

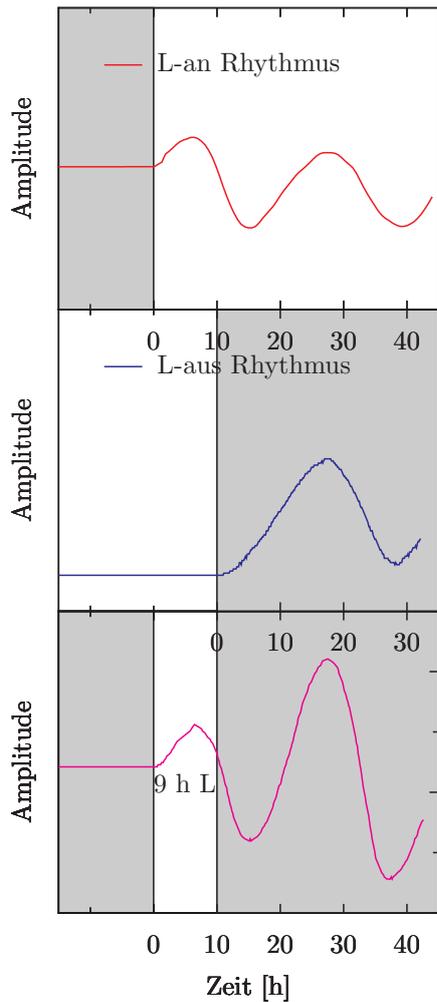


Abbildung 4.8: *Interne Koinzidenz: Licht-an Rhythmus (rot) von Kalanchoe-Blüten (Kapitel 4) nach Übergang aus DD (grau) in LL (hell). Maxima des Licht-an Rhythmus 6 und 27 h nach L-Beginn. Licht-aus Rhythmus (blau, Blüten geschlossen) nach Übergang von LL (hell) in DD (grau). Nächstes Maximum 18 h nach DD-Beginn. Magenta: Blüten einige d in DD, dann in 9 h Licht und zurück in DD. Beide Rhythmen überlagern sich, Amplitude wird verstärkt. Längere und kürzere Lichtperioden ergäben kleinere Amplituden (nicht gezeigt). Kalanchoe wird durch 9:15 h LD (hier gezeigt) maximal Blüh-induziert. Überlagerung eines Licht-an- und eines Licht-aus Rhythmus spiegeln die Stärken photoperiodischer Induktion in verschiedenen LD-Zyklen wieder*

, zeigen die Blütenblätter keine Bewegung mehr und sind maximal geöffnet. Übertrug ich die Blüten in Dauerlicht, wurde eine circadiane Blütenblatt-Bewegung in Gang gesetzt, die ich 'Licht an Rhythmus' nannte.

Die Abbildung zeigt, daß das erste Maximum des Licht-an-Rhythmus 5 Stunden nach Übergang ins Licht auftritt, und das erste Maximum des Licht-aus Rhythmus 15 Stunden nach Übergang in Dunkelheit. Wird den Blüten eine Lichtperiode von 10 Stunden angeboten, überlagern sich die beiden Rhythmen so, daß das erste Licht-aus Maximum und das erste Licht-an-Maximum zusammenfallen. Das entspricht überraschenderweise der Tageslänge, ab der die photoperiodische Blühinduktion von *Kalanchoe* beginnt. Ich schlug deshalb vor, daß die Überlagerung eines 'Licht-an-Rhythmus' und eines 'Licht-aus-Rhythmus' für die photoperiodische Reaktion (hier: Blühinduktion) verantwortlich ist. In diesem Modell der photoperiodischen Zeitmessung wird ein interner Rhythmus in einem Organismus durch den Beginn des Lichtes und ein anderer interner Rhythmus durch den Beginn der Dunkelheit induziert (Engelmann (1966), Engelmann (1967)). Die beiden Rhythmen überlagern sich. Je nachdem, wie weit die beiden Rhythmen voneinander entfernt sind, erhöht oder verringert sich die Amplitude der Summenkurve der beiden Oszillationen. Oszillationen mit hoher Amplitude führen zu photoperiodischer Reaktion.

Um dieses interne Koinzidenzmodell zu erklären, wird die Blühinduktion von *Kalanchoe* im folgenden benutzt und die Blütenblattbewegung dient als Zeiger für die beiden unterschiedlichen Oszillatoren.

---

es hat genügend Reservestoffe, um diese lange Hungerzeit zu überstehen; grünes Licht als physiologische Dunkelheit erleichtert das Wässern der Pflanzen und das Hantieren

Der wichtigste Punkt von Bünning's Idee war, daß eine circadiane Uhr für die photoperiodischen Reaktionen benutzt wird: Ein interner Oszillator in einem Organismus wird (1) durch den externen Licht-Dunkel-Zyklus synchronisiert. (2) Je nachdem, ob die Dunkel-liebende Phase in Dunkelheit fällt oder teilweise Licht bekommt, wird eine Kette von Ereignissen induziert, die zu einer photoperiodischen Reaktion führt oder nicht. Es gibt aber eine Reihe von Punkten, die nicht ganz klar sind.

Einer dieser Punkte ist, wie der Oszillator durch den Licht-Dunkel-Zyklus synchronisiert wird. Im Beispiel der Kurztagpflanzen, wie es in Abbildung 4.6 gezeigt ist, nahm Bünning an, daß der Übergang von Dunkelheit nach Licht die Phase der Uhr setzt (die photophile Phase, rot in der Abbildung, fällt mit Licht-an des Langtages und des Kurztages zusammen). Das muß aber nicht so sein. Noch muß das Licht-aus die Phase setzen. Es ist vielmehr wahrscheinlicher, dass die Synchronisation komplizierter ist. Wir werden darauf zurückkommen (siehe Abbildung 4.9).

Ein zweiter vager Punkt ist, welcher Teil des Zyklus des internen Oszillators in welcher Weise mit dem Licht-Dunkel-Zyklus interagiert. Auch das wurde im externen Koinzidenzmodell bereits angesprochen, aber nicht ausreichend.

Um diese Fragen zu beantworten, haben wir (Bollig et al. (1976)) ein Rückkopplungsmodell benutzt, das zunächst für die Beschreibung ultradianer Rhythmen entwickelt und später auf circadiane Rhythmen ausgedehnt wurde (Johnsson and Karlsson (1972), Karlsson and Johnsson (1972)). Der Modell-Oszillator wird durch den Licht-Dunkel-Zyklus getrieben (mit einem Analog-Computer simuliert, bei dem die verschiedenen Licht-Dunkel-Zyklen in das Programm gefüttert wurden) und die

sich ergebenden Daten als Kurven dargestellt (siehe Abbildung 4.9). Eine Reihe von Experimenten zur Blühinduktion des roten Gänsefuß *Chenopodium rubrum* wurden parallel zu den Simulationen durchgeführt, wobei die gleichen Kombinationen von Licht-Dunkel-Zyklen verwendet wurden. Wir versuchten, aus den Simulationen einen Indikator der photoperiodischen Induktion zu finden. Der Abstand zwischen *Licht-an* des LD-Zyklus und dem nächsten Minimum der Oszillation (das Zeichen wurde nicht beachtet) wurde  $\psi$  genannt und der Mittelwert aller  $\psi$ 's ergab eine ziemlich gute Voraussage der photoperiodischen Induktion (siehe Abbildung 4.10 und Abbildung 4.11).

Statt anzunehmen, daß der Übergang von Dunkelheit nach Licht (*Licht-an*) oder Licht-aus die Phase der Uhr setzt, ist es viel wahrscheinlicher, dass die Synchronisation durch den Licht-Dunkel-Wechsel komplizierter ist und etwa der Situation entspricht, wie sie gerade beschrieben wurde. Welcher Teil des Zyklus des internen Oszillators mit dem Licht-Dunkel-Zyklus interagiert, wurde ebenfalls angedeutet.

### 4.5 Blühhormon Florigen und sein Transport

Nun zurück zu den biochemischen Grundlagen der Blühinduktion. Gibt es ein universelles Blühhormon? Dafür sprechen folgende Befunde:

- Wird eine photoperiodisch reagierende Pflanze in nicht-induktiven Bedingungen gehalten und nur ein Blatt oder wenige Blätter photoperiodisch behandelt, kommt die Pflanze zum Blühen (Zeevaart (1984)).
- Wird ein Spross oder Blatt pho-

#### 4.5 Blühhormon Florigen und sein Transport

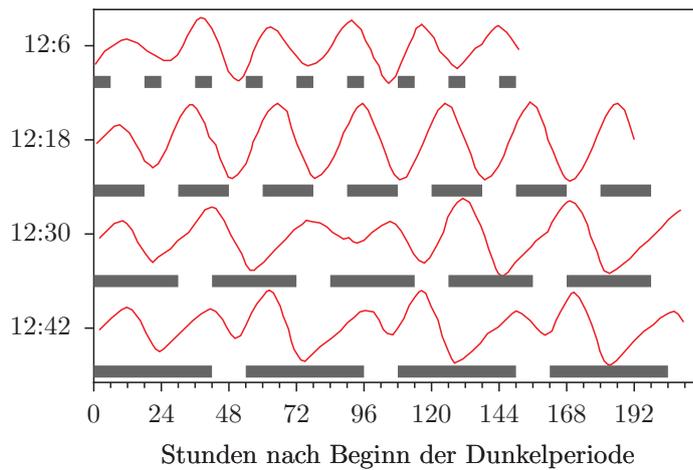


Abbildung 4.9: Simulationen von Oszillationen mit einem Rückkopplungsmodell. Es wurden verschiedene Licht-Dunkel-Zyklen verwendet, wie an der y-Achse gezeigt (LD 12:6, 12:18, 12:30, 12:42 Stunden). Der Modell-Oszillator wird durch einen Licht-Dunkel-Zyklus getrieben (auf einem Analogcomputer durchgeführt, bei dem diese verschiedenen Licht-Dunkel-Zyklen in das Programm gefüttert wurden) und die sich ergebenden Werte wurden als Kurven dargestellt. Der Abstand  $\psi$  zwischen Licht-an (Änderungen zwischen schwarzen und weißen Balken) zum nächsten Minimum erwiesen sich als Indikator der photoperiodischen Induktion (siehe Abbildung 4.11 und 4.10). Nach [Bollig et al. \(1976\)](#)

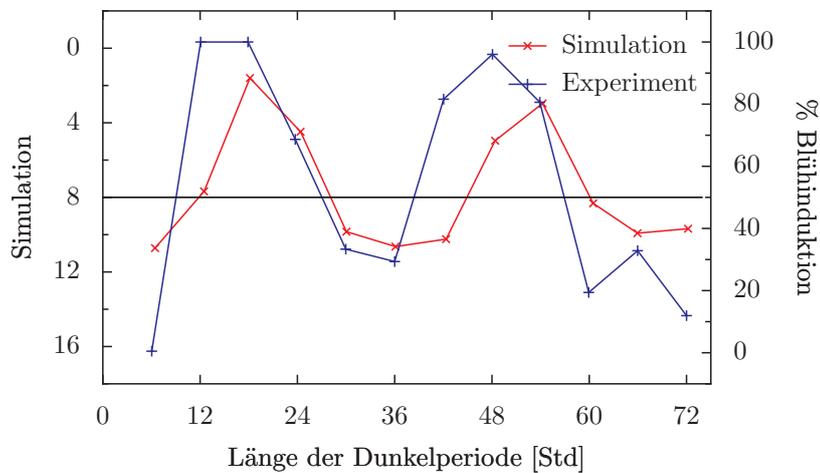


Abbildung 4.11: Simulationen (rote Kurve) und Experimente (blaue Kurve) zur Blühinduktion von *Chenopodium rubrum* Pflanzen Ökotyp 374 unter LD-Zyklen mit 6 Stunden Lichtperiode und verschiedenen Dunkelperioden (Abszisse). Die Blühinduktion (rechte y-Achse) und die  $\psi$  Werte (linke y-Achse) zeigen ein ähnliches Muster. Nach [Bollig et al. \(1976\)](#)

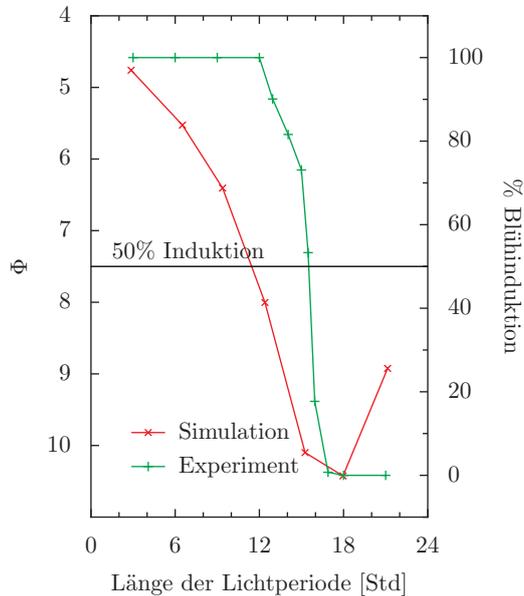


Abbildung 4.10: *Simulation von Oszillationen und Ergebnisse photoperiodischer Experimente mit verschiedenen langen Lichtperioden (x-Achse) und entsprechenden Dunkelperioden in 24 Stunden-Zyklen. Pflanzen des Ökotyp 374 des roten Gänsefuß *Chenopodium rubrum* wurden im Dauerlicht angezogen und in drei Zyklen mit verschiedenen LD Zeiten gebracht. Der Prozentsatz blühender Pflanzen (grüne Kurve) ist zusammen mit dem  $\psi$  Wert der Simulationen (rote Kurve) gezeigt. Hohe Blühinduktion bis zu 12 Stunden, keine Induktion über 16 Stunden. Die (rote)  $\psi$  Kurve ähnelt in ihrem Zeitverlauf der experimentell gefundenen (grün). Einzelheiten in [Bolliq et al. \(1976\)](#)*

toperiodisch induziert und auf eine nicht-induzierte Pflanze unter nicht-induktiven Bedingungen gepfropft, wird Blühen induziert (Abbildung 4.12).

- Wird ein Blatt photoperiodisch induziert und auf eine Pflanze gepfropft, die photoperiodisch unempfindlich ist, blüht diese früher ([Lang and Melchers \(1948\)](#)).

Dieses Blühormon sollte eine Organbildende Substanz sein (ein *Inducer*, [Sachs \(1880\)](#)) oder Stoffe, die Blühgene anstellen ([Zeevaart \(1984\)](#)). Es wurde auch vermutet, daß die Blüh-kontrollierenden Signale aus fördernden **und** hemmenden Komponenten bestehen könnten. Mit Mutanten von *Arabidopsis* hat man kürzlich erfolgreich versucht, die Vorgänge besser zu verstehen. Dabei wurden moderne genetische Methoden (vorwärts- und rückwärts-Genetik), Genom-Technologie ([Wellmer and Riechmann \(2005\)](#)) und Microarray-Technik ([Yamada et al. \(2003\)](#)) eingesetzt (siehe Abschnitt 4.8).

## 4.6 Transport zur Sproßspitze und Blütenbildung

Jedenfalls müssen die Blüten-induzierenden Substanzen zum Apex transportiert werden. Es ist nicht bekannt, ob diese bei Kurztagpflanzen und Langtagpflanzen gleich sind. Wenn die Blüten-induzierenden Substanzen im Gewebe des Apex angekommen sind, wird dieses so programmiert, daß jetzt statt vegetativer Triebe Blüten gebildet werden. Dabei spielen bestimmte Gene eine Rolle, die das Meristem im Apex entsprechend verändern. Außerdem werden auch Gene aktiviert, die für die Blühzeit

## 4.7 Beispiele für Langtagpflanzen

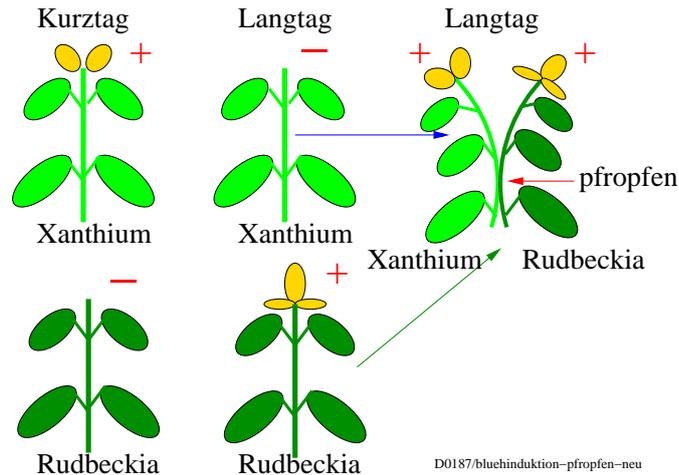


Abbildung 4.12: Pfropfen eines photoperiodisch induzierten Kurztag-Reises der Kurztagpflanze *Xanthium strumarium* (gemeine Spitzklette, blüht April bis Mai) auf eine nicht-induzierte Langtag-Wirtspflanze *Rudbeckia hirta* (rauhhaariger Sonnenhut), blüht Juli bis September) induziert Blüten. Nach Okuda (1953)

zuständig sind. Auf jeden Fall ändert sich der Stoffwechsel im Meristem des Apex. Schon einige Stunden nach Ankunft der Blüten-induzierenden Substanzen hat sich das Differenzierungsmuster am Apex geändert (die sichtbaren Unterschiede sind in Abbildung 4.13 dargestellt). Es ist jetzt stabil auf Blütenbildung determiniert. Man nennt diese Vorgänge *Evokation*.

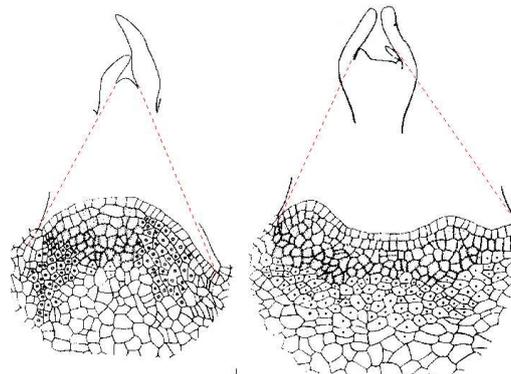


Abbildung 4.13: Entwicklung des Apex von *Pharbitis nil* unter nicht-induktiver Photoperiode (Langtag, links) und nach photoperiodischer Induktion durch Kurztag (rechts). Die Unterschiede werden an Hand von makroskopischen (oben) und mikroskopischen (unten) Bildern des Apex verdeutlicht. Nach Imamura and Marushige (1967).

## 4.7 Beispiele für Langtagpflanzen

Zu den Langtagpflanzen gehören unter anderem die Ackerschmalwand *Arabidopsis thaliana*, Frühjahrssorten des Hafers *Avena sativa*, Senf *Sinapis alba* und Wiesenklee *Trifolium pratense*. Durch einen einzigen Langtag werden der rote Gauchheil *Anagallis arvensis*, der Senf *Sinapis alba*, und der Taumellolch *Lolium temulentum* (ein Gras) zur Blütenbildung induziert. Zwei bis drei Tage braucht das schwarze Bilsenkraut *Hy-*

#### 4 Wie man Kalanchoe dick machen und zum Blühen bringen kann

*oscyamus niger*, vier Tage die Ackerschmalwand *Arabidopsis thaliana* und sechs Tage das Nelkenleimkraut *Silene armeria*.

Besonders gut ist die photoperiodische Induktion der Blüten bei *Arabidopsis thaliana* untersucht (Abbildung 4.14). Diese Pflanze hat eine Reihe von Vorteilen, vor allem eine kurze Generationszeit von nur drei Wochen. Dadurch bekommt man relativ rasch Nachkommen. *Arabidopsis thaliana* ist klein und anspruchslos. Man kann sie deshalb leicht im Labor züchten. Die Pflanze hat ein kleines Genom, also relativ wenig Gene. Als Selbstbestäuber braucht man die Pflanzen nicht durch Insekten oder Wind bestäuben zu lassen. Langtag beschleunigt das Blühen, Kurztag verzögert es, kann aber das Blühen nicht unterbinden. Es gibt verschiedene Rassen, deren photoperiodische Reaktionen auf Langtag sich unterscheiden. Die frühesten blühen bereits elf Tage nach der Keimung, die spätesten 112 Tage danach. Für die Induktion der Blütenbildung genügen vier Tage mit Dauerlicht.



Von *Arabidopsis thaliana* gibt es zahlreiche Mutanten, bei denen die photoperiodische Reaktion geändert ist. Mehr als 80 Gene beeinflussen die Blühzeit (man nennt sie Blühzeit-Gene oder *flowering time genes*). Andere Mutanten betreffen die Photorezeptoren des photoperiodischen Reizes. Außerdem gibt es Mutanten, bei denen die Übertragung des Signals beeinflusst ist, das den photoperiodischen Reiz nach der Perception weiterleitet.

Abbildung 4.14: Ackerschmalwand *Arabidopsis* als fakultative Langtagpflanze, oben blühend im Langtag, unten vegetativ im Kurztag mit rosettenartig angeordneten Laubblättern

### 4.8 Biochemie der Blühinduktion

Pflanzen benutzen verschiedene Kontrollsysteme, um zum richtigen Zeitpunkt des Jahres zu blühen und Samen anzusetzen

(siehe rechten Teil der Abbildung 4.15 und dortige Legende). Eine dieser Kontrollen läuft über den Autonomen Pfad (A.P.). Die Pflanze muß zunächst eine juvenile Phase durchlaufen und ein bestimmtes Entwicklungsstadium erreichen, bevor sie blüht. Andere Kontrollsysteme benutzen Umweltsignale wie Tageslänge (P.P), Temperatur (V.P.) und Feuchtigkeit des Bodens. Wenn diese die richtigen Bedingungen gemeldet bekommen, wird Blühen induziert. Welche Wege vorherrschen, hängt von der Pflanzenart ab und variiert stark (Aukerman and Amasino (1996)).

Abbildung 4.15 zeigt ein Schema der photoperiodischen Blühinduktion der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana*. Nachdem das Licht durch Photorezeptoren in den Blättern aufgenommen wurde, mißt dort eine circadiane Uhr die Tageslänge. Ist die Lichtperiode lang genug, kommt es zur Blühinduktion. Dabei spielt das Protein CO (CONSTANS) eine zentrale Rolle: Es vermittelt zwischen der Umwelt, der circadianen Uhr und der Induktion des Blühens (Hayama et al. (2003)). Da CO bei Langtagpflanzen wie *Arabidopsis thaliana* nur im Licht stabil ist und im Dunkeln durch Proteasomen abgebaut wird, reichert es sich nur im Langtag, aber nicht im Kurztag an. Es induziert die Synthese von FT durch das *ft*-Gen (Valverde et al. (2004)). Die mRNA von FT wird aus den Blättern zum Apex transportiert<sup>5</sup> und verbindet sich mit dem dort vorhandenen FD. Ohne FT ist FD inaktiv. Durch den FT-FD-Komplex wird die Blütenbildung im Meristem des Apex angestoßen (Evokation, Abe et al. (2005), Wigge et al. (2005)). Dabei werden Blühmeristem-Identitäts-Gene wie *ap1*,

*ap2*, *cal* und *lfy* aktiviert und die Blütenbildung beginnt (wird im ABC(-DE)-Modell beschrieben, siehe Parcy (2005)).

Die Interaktion von CO und FT scheint bei Pflanzen allgemein verbreitet zu sein (Griffiths et al. (2003), Izawa et al. (2003)). Die photoperiodischen Reaktionen verlaufen bei der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana* und beim Reis *Oryza sativa* über die gleichen genetischen Wege. Aber die Funktionen unterscheiden sich (Hayama and Coupland (2003)): CO hemmt bei Kurztagpflanzen FT und damit die Blühinduktion. Lange Dunkelperioden würden also die Expression von FT fördern, weil die CO Aktivität niedrig ist. Wie der Schalter auf biochemischer Ebene funktioniert, der dafür sorgt, daß Langtagpflanzen im Langtag und Kurztagpflanzen im Kurztag blühen, ist noch nicht bekannt (Cremer and Coupland (2003)).

<sup>5</sup>vielleicht auch das FT, da es ein kleines Protein ist (Huang et al. (2005))

4 Wie man Kalanchoe dick machen und zum Blühen bringen kann

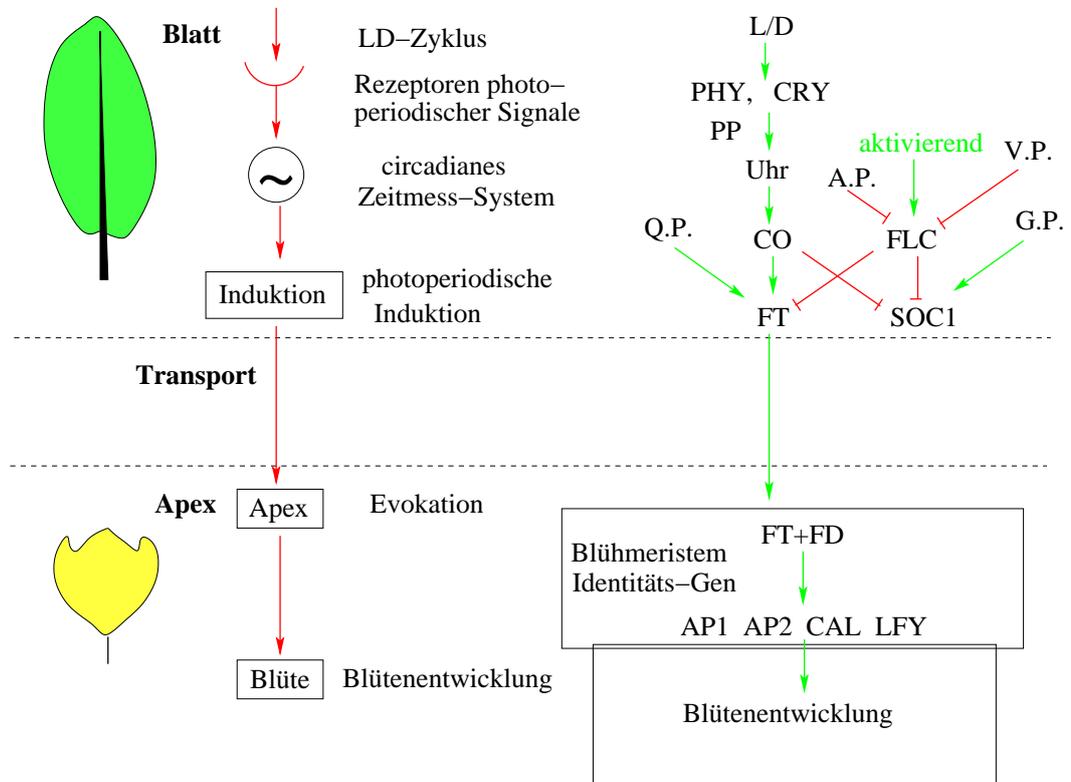


Abbildung 4.15: Grundlagen der photoperiodischen Blühinduktion der Langtagpflanze *Arabidopsis thaliana*. Links: Im Blatt wird die Art des Licht-Dunkel-(LD)Zyklus (Lang- oder Kurztag) über Photorezeptoren ermittelt und die Tageslänge mit einem circadianen Zeitmess-System festgestellt. Bei geeigneter Tageslänge kommt es zur photoperiodischen Induktion. Ein Signal wird zu den Spitzen der Pflanze (Apex, Mehrzahl Apices) transportiert und bewirkt dort die Blütenbildung. Rechts: Biochemische Grundlagen der Blühinduktion (grüne Pfeile: fördernde, rote Schwerter: hemmende Vorgänge). Im photoperiodischen Pfad (PP) wird Licht über Phytochrome und Cryptochrome absorbiert, die Tageslänge mit einer circadianen Uhr gemessen und über das Protein CONSTANS (CO) in das Signal FT umgewandelt. Es verbindet sich im Apex mit FD. Dadurch werden Blüheristem-Identitäts-Gene induziert, die zur Blütenbildung führen. Weiterhin gibt es einen Autonomeren Pfad (A.P.), einen Vernalisations-Pfad V.P., einen Gibberelinsäure-Pfad (G.P.) und einen weiteren Pfad (Q.P.), die alle ebenfalls zur Blütenbildung führen können

## 5 Kartoffelknollen

*Kartoffelknollen werden an unterirdischen Sprossen gebildet, indem sich die Spitzen verdicken und in die Zellen Stärke eingelagert wird. Die Knollen können ungünstige Bedingungen überdauern und danach wieder austreiben, um neue Pflanzen zu bilden. Die Knollenbildung passiert im Herbst und wird durch die kürzeren Tage induziert. Die Tageslänge wird von den Blättern aufgenommen. Sie bilden hemmende und fördernde Signale, die in die unterirdischen Sprosse gelangen und dort die Knollen induzieren.*

*Zwiebelbildung wird durch lange Tage, also im Sommer, induziert.*

Kartoffeln sind nach Reis, Weizen und Gerste das viertwichtigste Grundnahrungsmittel der Menschen. Sie stammen ursprünglich aus Südamerika und wurden von den dortigen Indianern kultiviert.

### 5.1 Kartoffeln sind Knollen an unterirdischen Sprossen

Vielleicht ist es neu für Dich (wie für viele andere Leute), daß die Kartoffelknollen keine Verdickung der Wurzeln sind, sondern an unterirdischen *Sprossen* gebildet werden. Man nennt diese Sprosse, die im Boden wachsen, Stolonen. Kartoffelknollen werden gebildet, indem sich die Stolonen an ihren Spitzen verdicken (Abbildung 5.1). Dabei strecken sich die Zellen quer zur Längsachse und lagern Stärke ein.

Daß die Kartoffelknollen tatsächlich an-normalerweise oberirdisch wachsenden-Sprossen gebildet werden, kann man an

den kleinen Schuppenblättchen erkennen. Sie umgeben die 'Augen' der Kartoffelknolle, fallen aber frühzeitig ab. Die Blattnarben sind noch zu erkennen. In den Blattnarben sind die Achselknospen als Augen eingesenkt. Sie treiben später zu Seitentrieben aus, wenn die Kartoffelknolle vom Landwirt in die Erde gelegt wird.

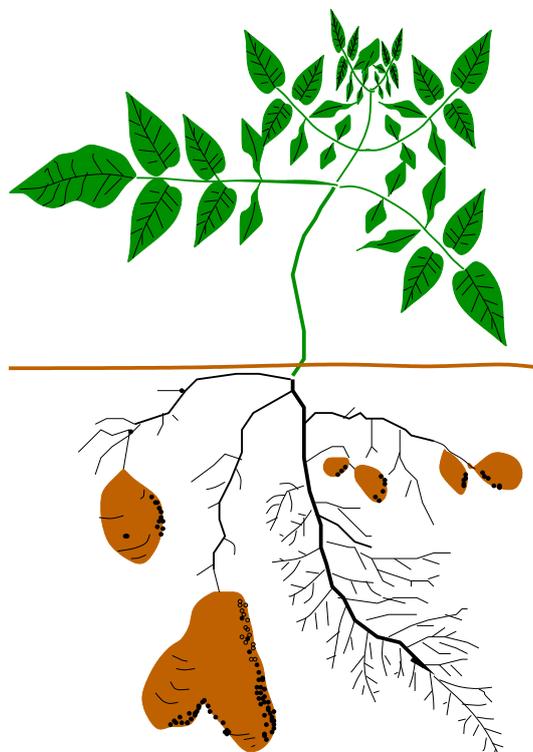


Abbildung 5.1: *Im Kurztag bilden sich an den Enden der unterirdischen Stolonen der Kartoffelpflanze Knollen, die sich senkrecht zur Längsachse verdicken. Die horizontale Linie deutet die Oberfläche des Bodens an. Wurzelsystem unter den Stolonen*

## 5.2 Kartoffeln werden im Kurztag gebildet

Die Knollenbildung bei der Kartoffel wird durch eine Reihe von Faktoren beeinflusst. Dazu gehören Umgebungs-Temperatur, Stickstoffgehalt des Bodens, das physiologische Alter der Pflanzen und vor allem die Tageslänge. Bei den ursprünglichen Kartoffelsorten in Südamerika werden die Knollen im Kurztag induziert. Langtag hemmt die Knollenbildung (Ewing and Struik (1998)). Auch südamerikanische Kulturformen wie *Solanum demissum* und *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* bilden nur im Kurztag Knollen. Entscheidend ist dabei die Länge der Dunkelperiode. Denn wenn die Nacht von einem Lichtpuls unterbrochen wird, bilden sich keine Knollen. Rotes Licht ist dabei am wirksamsten. Als Lichtrezeptor wird von den Pflanzen Phytochrom verwendet. Die meisten europäischen und nordamerikanischen Kulturformen zeigen nur noch eine schwache photoperiodische Reaktion oder bekommen auch im Langtag Knollen (Frühkartoffeln!).

Wie bei der Blühinduktion wird auch bei der Knollenbildung das photoperiodisch wirkenden Licht in den Blättern aufgenommen. Auch hier wird die Länge der Dunkelperiode von einer circadianen Uhr ermittelt. Ist die Dunkelperiode länger als eine kritische Dauer, wird ein Signal gebildet<sup>1</sup> und zu den unterirdischen Sprossen (Stolonen) geleitet. Wahrscheinlich besteht

<sup>1</sup>Dieses Signal lässt sich durch Pfropfen nachweisen. Induzierte Blätter der Kartoffel bringen auch im Langtag gehaltene Pflanzen zur Knollenbildung, wenn sie erfolgreich aufgepfropft worden sind. Im Kurztag induzierte Blätter von Tabakpflanzen können Kartoffeln im Langtag ebenfalls dazu bringen, Knollen zu bilden. Tabak und Kartoffeln gehören zur gleichen Pflanzenfamilie (Chailakhyan et al. (1981), Martin et al. (1982)).

das Signal aus einer Substanz, die unter induktiven Bedingungen zunimmt, und einer hemmenden Substanz, die unter induktiven Bedingungen abnimmt. Als hemmende Substanzen kommen Gibberelline in Frage (Tizio (1971)). Jasmonsäure sowie Tuberosäure sind möglicherweise fördernde Substanzen (Koda et al. (1988), Abbildung 5.2).

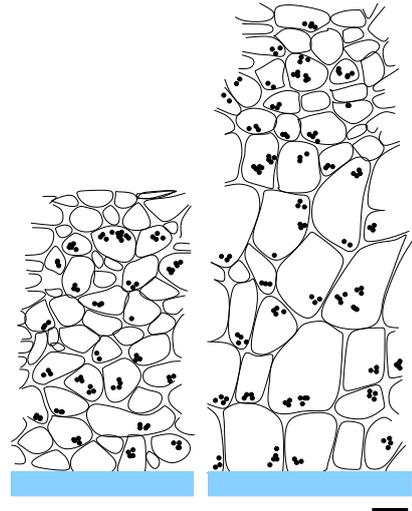


Abbildung 5.2: Werden Kartoffelscheiben auf Agar (blau) gelegt, dem  $10^{-4}M$  Jasmonsäure zugefügt wurde (rechter Teil der Abbildung): Die Zellen strecken sich. Kontrolle ohne Jasmonat links. Balken  $100\ \mu m$ . Nach einer Fotografie von Takahashi et al. (1994)

## 5.3 Zwiebeln bilden sich im Langtag

Zwiebeln werden im Gegensatz zu den Knollen der Kartoffel in den meisten Fällen im Langtag gebildet. Die Küchenzwiebel *Allium cepa* und der Knoblauch *Allium proliferum* sind Beispiele (Abbildung 5.3). Die gelbe Zittauer Zwiebel braucht min-

### 5.3 Zwiebeln bilden sich im Langtag

destens 14 Stunden Langtag. In südlicheren Breiten sind Stämme verbreitet wie die süße spanische Zwiebel, die auch in kürzeren Tageslängen (12-13 Stunden) Zwiebeln ansetzt. Ihre kritische Tageslänge ist also kürzer. Um Zwiebeln zu bilden, sind bei *Allium ascalonicum* 7 bis 28 Langtage nötig (Esashi (1961)).

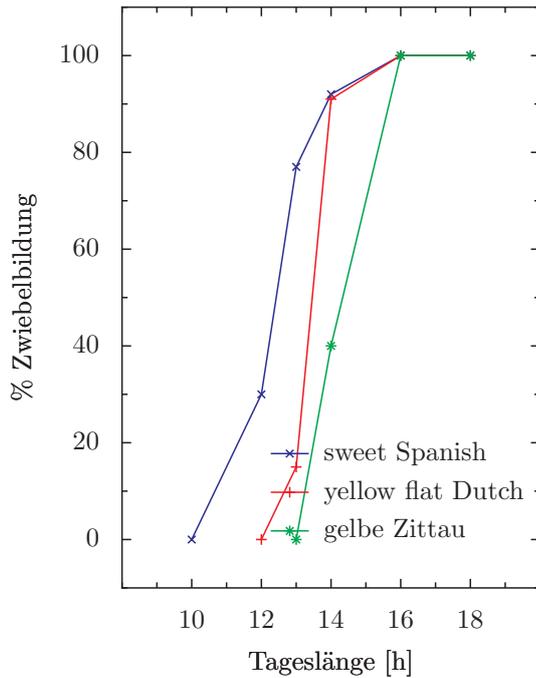


Abbildung 5.3: Abhängigkeit der Zwiebelbildung (Prozentsatz) bei drei verschiedenen *Allium cepa* Kultursorten von der Tageslänge (Stunden). Nach Magruder and Allard (1937)

5 *Kartoffelknollen*

## 6 Jahresuhr des dsungarischen Zwerghamsters

*Der dsungarische Zwerghamster besitzt eine Jahresuhr. Sie steuert das Gewicht der Tiere, die Fellfärbung, die Hodengröße der Männchen, die Fortpflanzungszeit und das Verhalten der Tiere über das Jahr hinweg. Da diese innere Jahresuhr nicht genau geht, muß sie ständig nachgestellt werden. Dazu wird die Tageslänge benutzt, die sich ja im Laufe eines Jahres in charakteristischer Weise ändert und als genauer Kalender verwendet werden kann.*

*Um nachzuweisen, daß eine Jahresuhr läuft, müssen Versuche in Klimakammern gemacht werden, in denen die Temperatur konstant gehalten wird und die Tageslänge immer gleich lang ist.*

*Wo im Gehirn der Säuger die Jahresuhr steckt, ist noch nicht bekannt.*

*Eine Jahresuhr hat Vorteile für Tiere.*

Der dsungarische Zwerghamster (*Phodopus sungorus*, Abbildung 6.1) lebt in unterirdischen Bauten in den Steppen der Dsungarei im Norwesten Chinas. Sie fressen Gras- und Kräutersamen, grüne Pflanzenteile und Insekten. In diesen Gebieten ändert sich die Umwelt im Laufe des Jahres stark. Das gilt besonders für die Temperatur. Sie kann im Sommer auf 45<sup>0</sup>C steigen und im Winter bis auf -64<sup>0</sup>C fallen. Die Tiere sind deshalb mit ihrem Stoffwechsel, in ihrem Körperbau und in ihrem Verhalten auf diese extremen Bedingungen eingestellt.

Du erinnerst Dich: Wir hatten in den vorausgegangenen Kapiteln Organismen kennengelernt, die den Jahreslauf photoperiodisch mitkriegen können, indem sie die Tageslänge mit einer Tagesuhr messen. Wir hatten aber auch Fälle, in denen eine innere Jahresuhr die Orientierung im Jahresgang ermöglicht. Diese Jahresuhr wird dann meistens photoperiodisch gestellt, da sie nicht so genau geht, daß ein Lebewesen ohne eine Synchronisation mit der Umwelt auskommt.

So ist es auch bei den dsungarischen Zwerghamstern. Die Tiere pflanzen sich nur zu einer Jahreszeit fort, in der die Jungen die besten Chancen haben, zu überleben. Das wird bei diesen Tieren nicht nur photoperiodisch gesteuert, sondern unterliegt einem Jahresrhythmus (siehe jahresperiodische Änderung des Hodengewichts in Abbildung 6.2 und in dieser Abbildung auch weitere Jahresrhythmen, Hoffmann (1978)). Auch andere Nagetiere wie der Goldhamster werden bei ihrer Fortpflanzung neben der Tageslänge von einer Jahresuhr beeinflusst, aber beim dsungarischen Zwerghamster ist sie viel ausgeprägter. Trotzdem würde eine innere Jahresuhr allein nicht ausreichen, die nötigen Änderungen im Körper auf eine bestimmte eng begrenzte Zeit festzulegen. Denn diese Jahresuhr hat einen Rhythmus, der etwas von der Länge eines Jahres abweichen kann. Deshalb muß die Jahresuhr zusätzlich durch die Tageslänge (Photoperiode) mit dem Jahresrhythmus der Umwelt synchronisiert werden. Auf diese Weise wird zum Beispiel beim dsungarischen Zwerghamster erreicht, daß alle Männchen zur

## 6 Jahresuhr des dsungarischen Zwerghamsters



Abbildung 6.1: *Dsungarischer Zwerghamster (Phodopus sungorus) im dunklen Sommerkleid (links) und weißen Winterkleid (rechts). Aquarell des Autors*

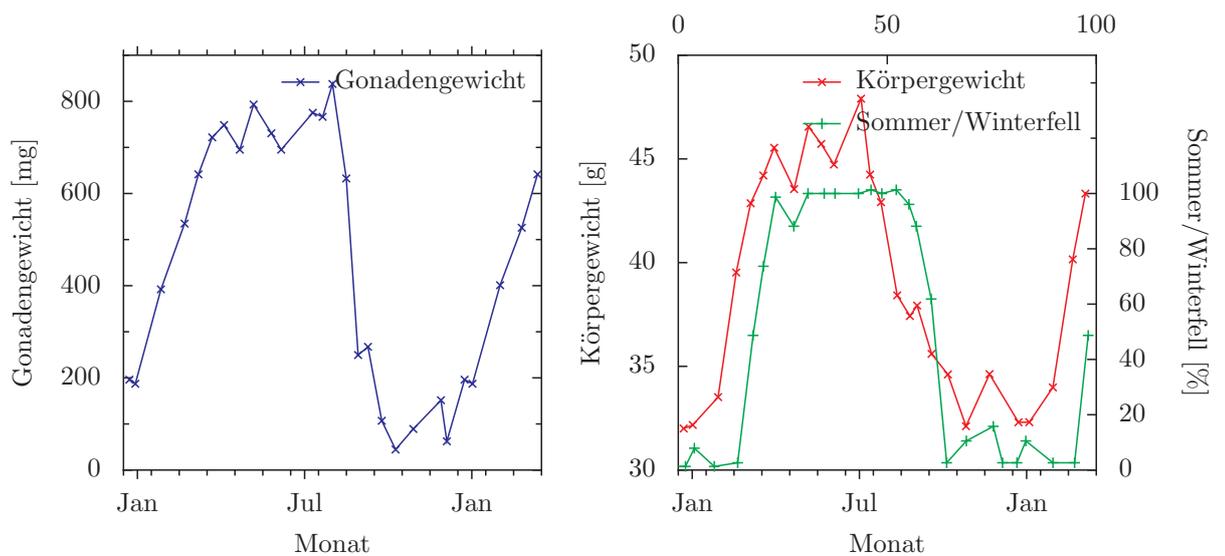


Abbildung 6.2: *Jahresrhythmus beim dsungarischen Zwerghamster Phodopus sungorus. Im Spätsommer und Herbst sinken Körpergewicht (oben, rot) und die Gonaden bilden sich zurück (Regression, unten). Nachdem die Tiere einige Zeit im Kurztag waren, wird die Regression beendet: Die Gonaden entwickeln sich wieder, das Körpergewicht nimmt zu (Rekrudescenz). Der Prozentsatz der Tiere im Sommerkleid ist ebenfalls dargestellt (rechts, grün). Nach Hoffmann (1973).*

## 6.2 Wo steckt die Jahresuhr und wie funktioniert sie?

gleichen Zeit Spermien entwickeln und kurz danach alle Weibchen ihren Östrus haben. Damit wird die Fortpflanzung der Tiere gut abgesichert.

Bei dieser Synchronisation durch die Tageslänge spielt wie auch bei anderen Wirbeltieren das Hormon der Zirbeldrüse, Melatonin, eine wichtige Rolle. Es wird nur während der Nacht gebildet und braucht eine bestimmte Länge der Dunkelperiode, um produziert zu werden. Es vermittelt den Tieren, ob die Nacht lang oder kurz ist. Damit können die Tiere die Jahreszeit erkennen.

Auch bei anderen Säugern wie Erdhörnchen (Winterschlaf beim Goldmantel-Erdhörnchen *Spermophilus lateralis*), Eichhörnchen (Körpergewicht von *Tamias striatus*), Fledermäusen und Schafen sind Jahresrhythmen bekannt.

### 6.1 Das Besondere der Jahresuhren

Wann kann man von einer Jahresuhr sprechen? Es könnten ja auch bestimmte Vorgänge in der Umwelt, die sich im Laufe des Jahres ändern, von den Tieren wahrgenommen werden. Dazu brauchen die Tiere keine Jahresuhr. Wenn es sich wirklich um eine innere Jahresuhr handelt, muß man nachweisen, daß sie auch unter konstanten Bedingungen läuft. Man darf also die Tiere nicht dem natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel aussetzen, der sich ja im Laufe des Jahres ändert. Stattdessen könnte man die Tiere dauernd im gleichen Tag von 12 Stunden Licht und 12 Stunden Dunkelheit halten. Auch die Umgebungstemperatur muß immer gleich sein. Außerdem sollte man den Vorgang, der von der Jahresuhr kontrolliert wird, nicht nur ein Jahr lang beobachten, sondern mindestens zwei, möglichst

aber noch länger. Bei einer echten Jahresuhr zeigt sich dann, daß der beobachtete Jahresrhythmus des Tieres nicht genau 12 Monate dauert, sondern davon abweicht. Er ist also etwas kürzer oder länger. Ein echter Jahresrhythmus sollte außerdem robust und weitgehend unabhängig von der Temperatur sein, in der die Tiere leben. Sie kann zum Beispiel in einem Versuch 15<sup>0</sup>, in einem anderen Versuch 25<sup>0</sup>C betragen.

Da der Takt der inneren Jahresuhr nicht genau 12 Monate, sondern etwas länger oder kürzer ist, muß ein jahreszeitlicher Zeitgeber die Uhr auf genau 12 Monate synchronisieren. Dazu wird in der Natur in der Regel die Tageslänge benutzt. Die Lichtrezeptoren für photoperiodische Zeitgeber der Jahresuhr sind unbekannt. Aber auch andere Zeitgeber können die Jahresuhr synchronisieren, wie zum Beispiel Temperaturänderungen, Nahrungsmangel, Monsun-Niederschläge, soziale Zeitgeber.

### 6.2 Wo steckt die Jahresuhr und wie funktioniert sie?

Wo im Säuger steckt die Jahresuhr? Nach [Stetson \(1971\)](#) und [Kuenzel \(1972\)](#) scheint der Hypothalamus im Gehirn beteiligt zu sein. Die Signale dieser Uhr werden über die neuroendokrine Achse Auge, Hypothalamus und Gonaden weitergegeben. Aber genaueres weiß man noch nicht. So ist zum Beispiel noch völlig unbekannt, wie die Zeitmessung funktioniert. Es ist auch nicht untersucht, ob und welche Neurotransmitter an der Jahresuhr beteiligt sind oder von ihr benutzt werden, um die Informationen von der Uhr an die Zielorgane zu leiten. Ob Hormone für den Jahresrhythmus eine Rolle spielen, könnte untersucht werden, indem man sie eliminiert oder zufügt.

Die Gonaden der Säuger scheinen

nicht für die Funktion der Jahresuhr nötig zu sein, denn kastrierte Tiere besitzen noch Jahresrhythmen. Zwar bestimmt die Jahresuhr über das Hypophysen-Hypothalamus-System, wann die Gonadotrophin-Sekretion beginnt und endet. Der Jahresrhythmus funktioniert aber unabhängig von der Sekretion der Gonadenhormone. Auch die Zirbeldrüse beeinflusst den Jahresrhythmus kaum, wie gezeigt werden kann, wenn man sie entfernt. Das Pinealorgan ist jedoch für die photoperiodische Wirkung nötig.

Jahresrhythmen sind genetisch verankert. So besitzen Jungtiere vom Streifenhörnchen (*Citellus lateralis*) einen Jahresrhythmus, auch wenn sie unter Konstantbedingungen geboren wurden.

Jahresrhythmen sind bei Organismen weit verbreitet. Wir finden sie nicht nur bei Säugern, sondern auch bei anderen Wirbeltieren, Wirbellosen und bei Pflanzen und Einzellern (siehe Kapitel 2).

Welche Bedeutung haben Jahresrhythmen? Mit einer Jahresuhr können zum Beispiel Jahreszeiten im Samen der Pflanzen vorausgesagt werden und die Keimung kann zum richtigen Zeitpunkt starten (siehe Kapitel 3). Wenn jahresperiodische Zeitgeber in der Umwelt fehlen, wie am Boden des Meeres (siehe Kapitel 2), ist eine Jahresuhr sicherlich von Vorteil. Ein Zugvogel wird durch eine Jahresuhr auch in den Tropen daran erinnert, daß es nun Zeit wird, wieder in höhere Breitengrade zu fliegen. Außerdem können sich Organismen mit einer Jahresuhr gegen unzuverlässige Einflüsse der Umwelt wie Temperatur und Feuchtigkeit absichern. Mehr dazu im nächsten Kapitel.

# 7 Vogelzug

*Jahresrhythmen sind besonders gut an Vögeln untersucht worden. Bei ihnen sind es vor allem Vorgänge, die mit dem Zug in die Winterquartiere und in die Sommerquartiere und mit dem Fortpflanzungsverhalten verbunden sind. Dazu gehören Gonadenwachstum und Zugverhalten, das Wechseln des Federkleides (Mauser), Änderungen im Körpergewicht und welche Nahrung zu welcher Jahreszeit bevorzugt wird.*

Jährlich ziehen etwa 600 Millionen Vögel zu ihren Brutgebieten oder in die Winterquartiere (siehe Abbildung 7.1). Die Wanderung beträgt jedes Jahr zum Teil viele Monate (bis zu neun), während die Brutzeit kurz sein kann (ein Monat). Deshalb ist ein genauer Fahrplan nötig. Dieser Fahrplan liegt als endogenes Zeitprogramm vor. Es ist genetisch festgelegt.

Kurzstreckenzieher können flexibler sein. Bei ihnen variieren deshalb Abflug und Ankunftszeiten stärker. Neun Monate wandern sie, einen Monat brauchen sie für die Brut.

Wie genau solche Jahresrhythmen funktionieren können, zeigt sich bei den sogenannten 'Kalendervögeln'. Sie kommen innerhalb weniger bestimmter Tage des Jahres aus ihren Winterquartieren in unseren Breitengraden an. Der Wasserläufer zum Beispiel erscheint in Helsinki zwischen dem ersten und achten Mai ( $4.5 \pm 2.06$  Tage), die nördliche Mauerschwalbe *Pterochelidon albifrons albifrons* erreicht San Juan Capistrano in Kalifornien um den 19. März (Abbildung 7.2).

## 7.1 Vom Nutzen einer Jahresuhr

Bei tropischen Formen und Zugvögeln in der Nähe des Äquators sind Jahresrhythmen sinnvoll. Die Unterschiede der Tageslänge sind nämlich in diesen Gebieten zu gering, um über photoperiodische Signale die Zugzeiten festzulegen. Die Tiere leben praktisch unter konstanten Bedingungen. Sie müssen aber zu bestimmten Zeiten des Jahres bestimmte Vorgänge oder Verhaltensweisen initiieren. Zum Beispiel müssen Zugvögel, die in den Tropen überwintern, den Zug in die Brutgebiete zum richtigen Zeitpunkt beginnen. Ohne Jahresuhr wären sie Spielball der Umweltbedingungen, und eine vorübergehende Unregelmäßigkeit in der Periodik der Umwelt könnte verheerende Folgen haben.

Die Synchronisation mit der Umwelt geschieht über ein Wechselspiel der inneren Jahresuhr mit Zeitgebern aus der Umwelt wie beispielsweise photoperiodische Signale. Es gibt aber auch zusätzliche Feinregulatoren. Insgesamt wird dadurch die Anpassung an die Umwelt auf der einen Seite sehr flexibel, auf der anderen Seite aber auch sehr zuverlässig.

Ein innerer Jahreskalender erlaubt, sich zeitgerecht zu verhalten. Die Tiere werden nicht überrascht, sondern sind auf die Änderungen der Umwelt 'innerlich' vorbereitet. Das ist vielleicht auch der Grund dafür, warum die meisten endogenen Jahresrhythmen kürzer als 12 Monate sind. Die innere Jahresuhr 'läutet' dann schon vor

## 7 Vogelzug



Abbildung 7.1: Weisswangengänse auf dem Zug von Grönland über Island (dieses Bild) nach Schottland. Gemalt vom Autor nach einer Fotografie in *Perrin and Mongibeaux (2002)*

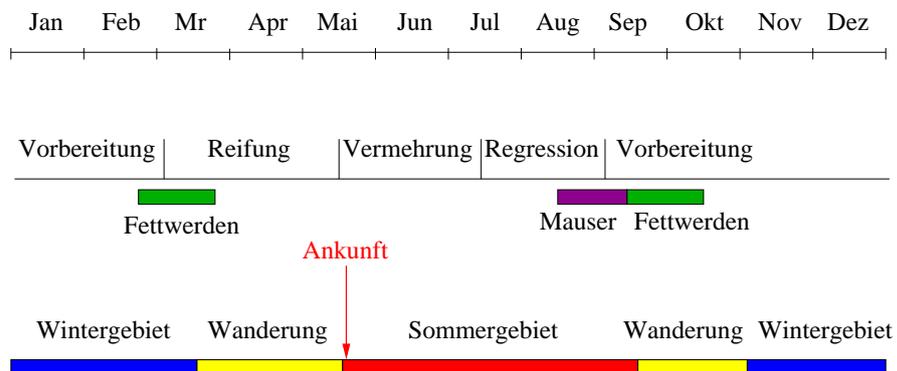


Abbildung 7.2: Typischer jährlicher Brut- und Zug-Zyklus von Vögeln der gemäßigten Breiten. Ganz oben Jahreszeit (Monate). Darunter Reihenfolge der Ereignisse im Vogel mit Vorbereitung des Körpers auf den Zug wie zum Beispiel viel fressen, um Nahrungsreserven anzulegen, Reifung der Gonaden, Fortpflanzung, Rückbilden der Gonaden und Vorbereitung auf den Herbstzug in den Süden mit Mauser und viel Fressen. Der untere Teil zeigt die Aufenthaltszeiten im Sommer- und Winterquartier und die Zugzeiten. Bei Kalendervögeln wird die Ankunftszeit im Sommerterritorium auf einige wenige Tage eines bestimmten Monats beschränkt. Nach *Beck (1963)*

Beginn der zu erwartenden Ereignisse. Die Tiere können sich beizeiten darauf vorbereiten. Dadurch können beispielsweise Fortpflanzung und Winterschlaf in die richtige Jahreszeit gelegt werden, die Geschlechter können zu Beginn der Fortpflanzungszeit synchronisiert werden, spezifische Zeitprogramme können als Handlungsketten ablaufen.

Die Jahresuhr steuert auch die Dauer und Stärke von Vorgängen. Das bedeutet, daß in dem abgebildeten Fall auch die Höhe des Fettdepots für die einzelnen Phasen des Winterschlafes vorprogrammiert ist. Bei verschiedenen Grasmücken-Arten (hier in Abbildung 7.3 dargestellt: Gartengrasmücke *Sylvia borin*, Mönchsgrasmücke *cantillans*, Dorngrasmücke *communis*, Weissbartgrasmücke *atricapillata*, Sardengrasmücke *melanocephala* und Samtkopfgasmücke *sarda*) ist die Dauer, Menge und das zeitliche Muster der Zugunruhe vorprogrammiert. Durch die Vektoren-Navigation finden auch unerfahrene Zugvögel automatisch ihr Zug-Ziel.

## 7.2 Vogelzug, Zugunruhe und Mauser

Den Trieb zum Wandern auf der Suche nach Nahrung haben viele Tiere. Sie ziehen im Winter aus dem Gebirge in Täler oder in der heißen Jahreszeit aus der Steppe in feuchtere Gebiete. Es wird sogar diskutiert, daß die Dinosauriere Wanderungen durchführten (siehe [Engelmann and Hellrung \(2003\)](#)).

Bei Vögeln sind diese Züge sehr viel ausgeprägter. Oft beginnt der Zug bereits, wenn Nahrung noch reichlich vorhanden ist. So ist es beim Pirol und dem Mauersegler. Vor dem Zug werden sie unruhig: Sie zeigen Zugunruhe. Manche Vögel sind

Langstreckenzieher. Sie legen große Entfernungen zwischen den Winter- und Sommergebieten zurück. Die Küstenseeschwalbe zieht zwei mal im Jahr etwa 10 000 km. Die Rauchschwalbe zieht im Herbst nach Südafrika und im Frühjahr zurück. Auch kleine Vögel wie der Rubinkehlkolibri ziehen über weite Strecken. Dieser Vogel überquert den Golf von Mexiko. Er wiegt normalerweise nur 2g und legt vor dem Zug nochmals 2g an Gewicht zu. Während des Zuges orientieren sich viele Vögel nach der Sonne oder, wenn sie nachts ziehen, nach den Sternen.

Beobachtungen am Grünlaubsänger (*Phylloscopus trochilus*, [Gwinner \(1968\)](#)) gaben erste Hinweise, daß der Vogelzug jahresperiodisch kontrolliert wird. Dieser Singvogel hält sich lange in Gebieten am Äquator auf. Im März beginnt er in die höheren nördlichen Breiten zu ziehen, im späten Juli und August zieht er wieder in die äquatorialen Gebiete. Wie viele kleine Zugvögel zieht auch er nachts, obwohl er normalerweise ein Tag-aktiver Vogel ist. Wird er in Käfigen gehalten, entwickelt er zu diesen Jahreszeiten Zugunruhe. Man kann sie im Emle-Käfig messen ([Abbildung 7.4](#)).

Die Vögel bereiten sich auf den Zug vor: Das Federkleid wird gewechselt (Mauser). Ferner wird Fett im Körper abgelagert. Dadurch nimmt das Körpergewicht stark zu. Zunächst wurde vermutet, daß diese Vorgänge durch die Tageslänge in Gang gesetzt werden. Die Unterschiede in der Tageslänge sind aber für Vögel, die in der Nähe des Äquators leben, sehr gering. Deshalb war es nicht so verwunderlich, als man fand, daß diese Änderungen in der Physiologie und im Verhalten auch eintraten, wenn die Tiere für längere Zeit im Labor unter immer gleichen Tageslängen (12:12 stündiger Licht-Dunkel-Wechsel) gehalten

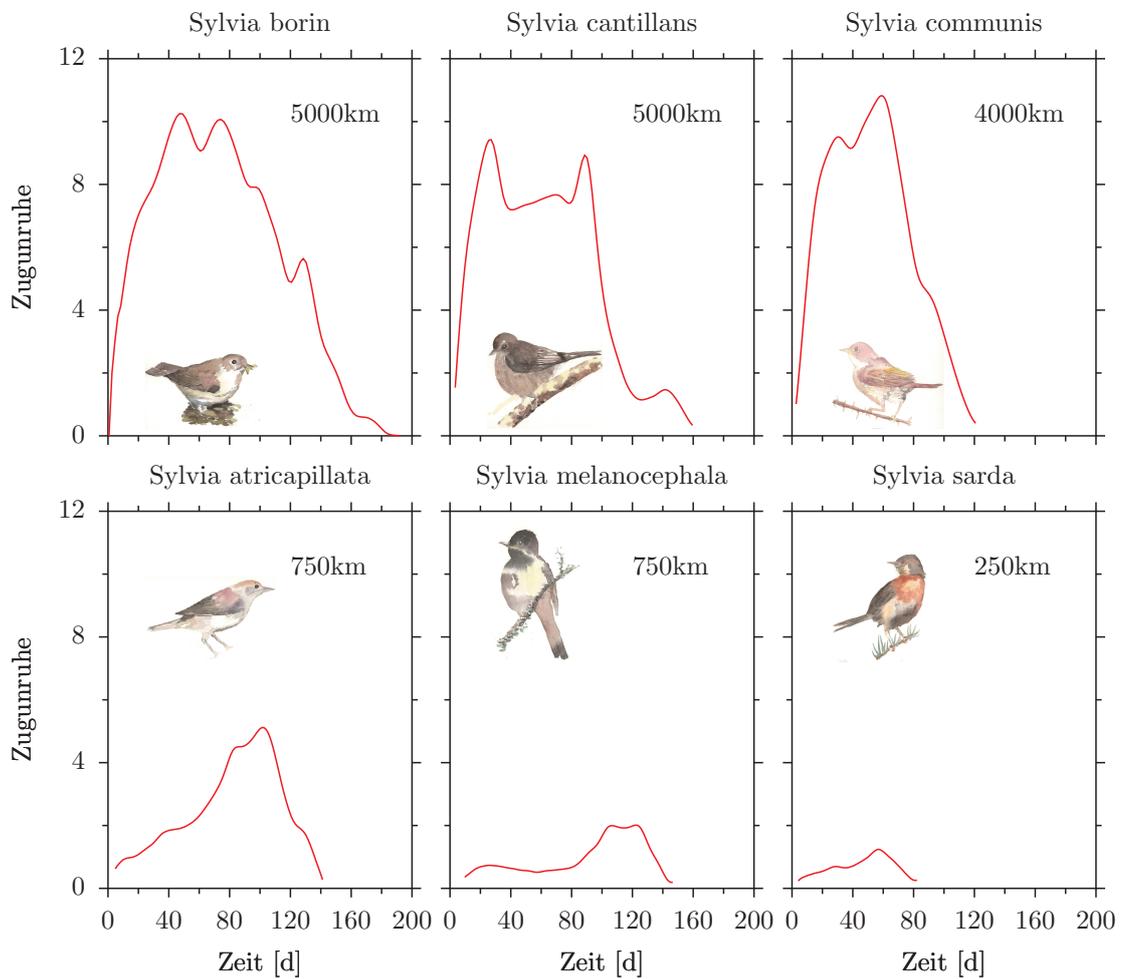


Abbildung 7.3: Eine Jahresuhr kontrolliert die Dauer und Stärke (Amplitude) der nächtlichen Aktivität. Bei den Grasmückenarten (untere Bilder) Gartengrasmücke *Sylvia borin*, Mönchsgrasmücke *cantillans*, Dorngrasmücke *communis*, Weissbartgrasmücke *atricapillata*, Sardengrasmücke *melanocephala* und Samtkopfgrasmücke *sarda* sind Dauer, Menge und Zeitmuster der Zugunruhe vorprogrammiert. Die nächtliche Aktivität (Kurven im oberen Teil, Zahl der nächtlichen 0.5 Stunden-Intervalle mit Aktivität) ist bei den Langstrecken-Fliegern am höchsten und längsten. Nach [Berthold \(1973\)](#) (Kurven). Bilder vom Autor gemalt nach Fotografien in [Delin and Svensson \(1989\)](#)

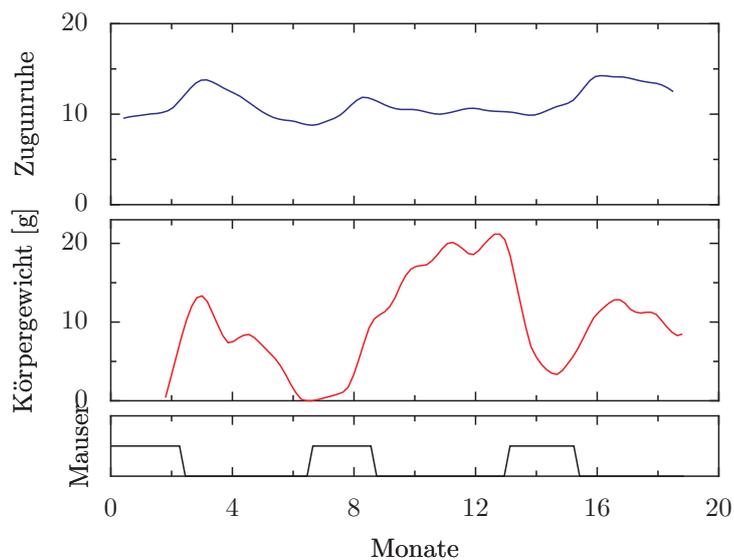


Abbildung 7.5: *Circannualer Rhythmus des Körpergewichtes (blaue Kurve), der nächtlichen Aktivität (rote Kurve) und der Mauser (schwarze Balken) eines Fitislaubsängers (Phylloscopus trochilus), der 18 Monate unter konstanter Temperatur und im 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel gehalten wurde. Zugunruhe: Zahl der nächtlichen zehn Minuten-Intervalle mit Aktivität aufgetragen gegen die Jahreszeit (Monate). Nach Gwinner (1967)*

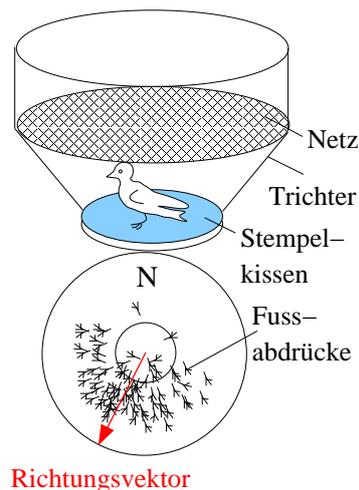


Abbildung 7.4: In einem Emlen-Käfig kann die Zugunruhe gemessen werden. Ein Stempelkissen (blau) in der Mitte färbt die Füße des Vogels. Bei Zugunruhe will der Vogel in die Zugrichtung fliegen. Er hüpfert dazu auf die entsprechenden Stellen des Papiers im Trichter und färbt sie mit der Stempelkissenfarbe ein. Vom Autor nach *Emlen and Emlen (1966)*

wurden. Nach 28 Monaten Registrierung ergab sich für die nächtliche Aktivität eine Kurve, wie sie in Abbildung 7.5 dargestellt ist. Man erkennt einen circannualen Rhythmus von 10 Monaten (*Gwinner (1967)*). Auch ohne äußere Zeitgeber läuft also in den Tieren ein endogenes Jahresprogramm ab, das die Vorbereitungen zum Zug und den Zug selbst steuert. Da die 'Freilaufperiode' deutlich von der Länge eines Jahres abweicht (10 statt 12 Monate), muß es sich um einen endogenen Rhythmus handeln.

Ähnliche Untersuchungen wurden auch an Grasmücken durchgeführt. Abbildung 7.6 zeigt, wie sich die Gonadengröße von Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) im Verlauf von 33 Monaten bei konstanter Temperatur von 20°C und in einem konstanten Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 Stunden im Vergleich mit einer unter Naturtag gehaltenen Gruppe ändert (*Berthold et al. (1972)*). Mönchsgrasmücken (*Sylvia atricapilla*) wurden sogar über 8 Jahre in einem 10:14-stündigen Licht-Dunkel-Wechsel gehalten (*Berthold (1978)*). Auch bei ihnen zeigte sich ein endogener Jahresrhythmus der Mauser. Die Periodenlänge betrug 10 Monate, sodaß in den acht Jahren neun endogene Jahre abliefen.

Jahresrhythmen der Gonadengröße wurden eingehend an Staren (*Sturnus vulgaris*) untersucht (*Gwinner (1981)*). In Abbildung 7.7 ist das Ergebnis eines Experimentes gezeigt, in dem Tiere für 43 Monate in einem 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel gehalten wurden. Die Kurven zeigen, daß Hodengrößen und die Zeiten der Mauser jahresperiodisch schwanken.

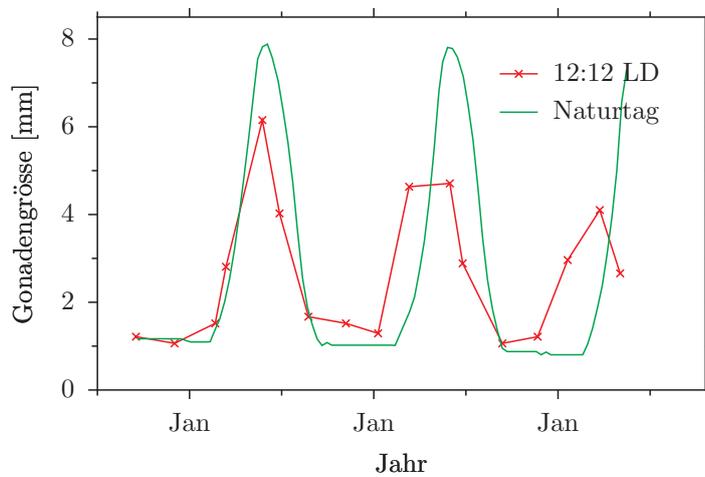


Abbildung 7.6: Jahresperiodische Änderungen der Gonadengröße von Gartengrasmücken (*Sylvia borin*) im Verlauf von 33 Monaten bei konstanter Temperatur von 20°C. Eine Gruppe (grüne Kurve) wurde im Naturtag gehalten, eine zweite (rote Kurve) im 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Wechsel. Jeweils Januar markiert. Nach [Berthold et al. \(1972\)](#)

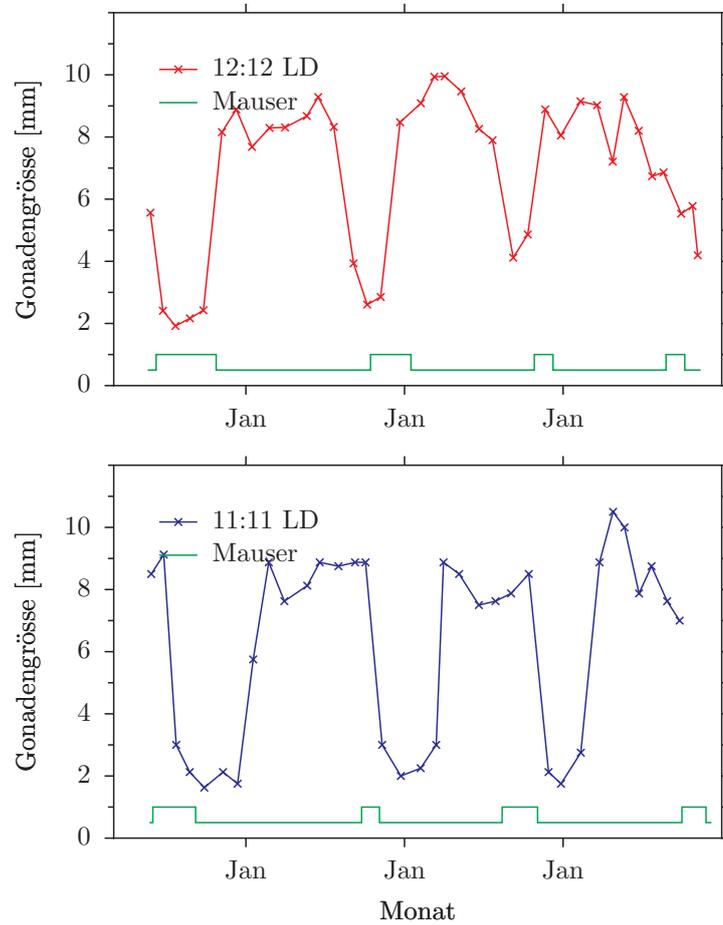


Abbildung 7.7: *Circannualer Rhythmus der Gonadengröße (Kurve) und der Mauser (Balken) beim Star (Sturnus vulgaris). Das Tier wurde 43 Monate einzeln in einem 12:12 stündigen Licht-Dunkel-Zyklus (obere Kurve, rot) oder in einem 11:11 stündigen Licht-Dunkel-Zyklus (untere Kurve, blau) gehalten. Die grüne Kurve gibt die Mauserzeiten wieder. Nach Gwinner (1981)*

## 8 Versuche

Einige Versuche werden beschrieben, die sich ohne größeren Aufwand durchführen lassen: Bildung von Luftknollen durch Kurztag bei Begonien, ob beim Keimen der Kartoffelknollen ein Jahresrhythmus besteht, Jahresrhythmus des Keimens einiger Pflanzen, photoperiodische Blühinduktion der Kaiserwinde und ob sie von der Temperatur abhängt.

### 8.1 Induktion von Luftknollen bei *Begonia evansiana*

*Begonia evansiana*<sup>1</sup> gehört zu den tropischen und subtropischen Schiefblattgewächsen<sup>2</sup> (Begoniaceae). Die Familie besteht aus fünf Gattungen und 820 Arten. Es sind Kräuter und Halbkräuter hauptsächlich feuchter Standorte. Man findet sie oft in Wäldern, aber auch an trockeneren und kühleren Orten. Sie wird oft in botanischen Gärten gehalten.

Die Gattung *Begonia* hat etwa 800 Arten. *Begonia rex* (Rex-Begonien oder Blattbegonien) und die zahlreichen Züchtungen sowie Knollenbegonien mit ihren großen Blüten und dem üppigen Flor gehören dazu. Knollen dienen der Speicherung von Wasser und helfen, ungünstige Zeiten zu überdauern. Ein Vertreter ist *Begonia evansiana*. Vielleicht bekommst Du eine Pflanze oder eine Luftknolle, wenn Du danach fragst und erzählst, was Du damit

vor hast<sup>3</sup>.

Bei *Begonia evansiana* genügen bereits ein bis zwei Kurztage, um Luftknollen zu induzieren. Am besten nimmst Du die Sommerzeit zu diesem Versuch, da dann im Langtag keine Knollen gebildet werden. Wenn Du nun die Pflanzen für zwei Nächte so abdunkelst, daß sie Kurztage bekommen (zum Beispiel 16 Stunden Dunkelheit), werden Luftknollen gebildet.

Wenn Du mehrere Pflanzen zur Verfügung hast, kannst Du auch die Länge der Dunkelperiode variieren. Bei welcher Nachtlänge werden noch Knollen gebildet? Dunkelperioden von 16, 14, 12, 10 und 8 Stunden könntest Du ausprobieren.

Was passiert, wenn Du in der Mitte der langen Dunkelperiode für eine Stunde Licht gibst?

### 8.2 Treiben der Kartoffeln im Laufe des Jahres

Wenn im Herbst die Kartoffeln für den Winter in den Keller gebracht worden sind, kannst Du alle vier Wochen einige davon in Blumentöpfe mit feuchter Gartenerde legen und beobachten, ob sie keimen und wie lange das dauert. Vergiß nicht, die Töpfe mit einem Schild mit dem Pflanzdatum zu

<sup>3</sup>aus Samen Pflanzen zu ziehen dauert sehr lange, nämlich bis zu einem Jahr. Die Luftknollen bilden sich in den Blattachsen und können nach kühler Lagerung -aber ohne Frost- im Frühjahr gepflanzt werden. Verwende gut durchlüftete, neutrale bis leicht saure (pH 6-7) Erde und halte die Pflanzen feucht. Halbschatten ist zur Anzucht am günstigsten.

<sup>1</sup>synonym mit *Begonia grandis*. Blüht von Juli bis August.

<sup>2</sup>der Name kommt von der unsymmetrischen Gestalt der Blätter

versehen. Am besten stellst Du unter den Blumentopf eine Schale, die immer Wasser enthält, damit die Erde gleichmäßig feucht bleibt.

Gibt es Jahreszeiten, zu denen die Kartoffeln leichter treiben?

### 8.3 Keimung und Jahresrhythmus

Im Kapitel 3 wurde erwähnt, daß die Samen folgender Pflanzen jahresrhythmisch keimen: Tüpfel-Johanniskraut *Hypericum perforatum*, der gelbe Fingerhut *Digitalis lutea* (Abbildung 3.3), das Gänsefingerkraut *Potentilla mollissima*, Gottes-Gnadenkraut *Gratiola officinalis*, die Trauben-Wucherblume *Chrysanthemum corymbosum*, die Laubholz-Mistel *Viscum album* und die Wald-Erdbeere *Fragaria vesca*. Sammle Samen von einer oder mehreren dieser Pflanzen und bringe sie in gut verschließbare Gefäße mit einem Beutel Silika-Gel (das hält das Gefäß trocken)<sup>4</sup>. Nimm alle 14 Tage eine Probe von Samen und säe sie auf Erde in Blumentöpfen aus. Wie bei den Kartoffeln kannst Du unter den Blumentopf eine Schale mit Wasser stellen, damit die Erde gleichmäßig feucht bleibt.

Gibt es Jahreszeiten, zu denen die Samen leichter keimen?

<sup>4</sup>bei der Mistel dürfen die Beeren nicht trocken werden. Halte sie im Kühlschrank in einem Gefäß in einem Netz über Wasser. Außerdem müssen die Beeren mit einer kleinen Leuchtstoffröhre beleuchtet werden. Wenn die Beeren länger als drei Tage im Dunkeln sind, keimen sie nicht mehr. Das Kabel kann von außen durch die Türabdichtung in den Kühlschrank gelegt werden. Am besten bleibt die Drossel wegen der Wärmeproduktion außen.

### 8.4 Versuche mit der Kurztagspflanze *Pharbitis*

Dieser CD ist Samen der Kaiserwinde *Pharbitis nil* beigelegt<sup>5</sup>. Der Stamm 'violett' läßt sich bereits durch einen einzigen Kurztag photoperiodisch zum Blühen bringen (Abbildung 8.1). Außerdem können be-



Abbildung 8.1: *Kaiserwinde* *Pharbitis nil*. Links vegetative Pflanze im Langtag, rechts blühende Pflanze im Kurztag

reits Pflanzen induziert werden, bei denen gerade die Keimblätter entfaltet und noch keine weiteren Blätter vorhanden sind. Die frühen Anzeichen der Blütenbildung lassen sich unter dem Binokular schon wenige Tage nach der photoperiodischen Induktion erkennen. Dadurch können Versuche in kurzer Zeit durchgeführt werden. Näheres zur Anzucht in Engelmann and Klemke (1983). Die Samen werden über Nacht in Leitungswasser gequollen und dann 15 mm tief in

<sup>5</sup>Samen können von der Maruthane Trading Company in Tokyo (Japan) bezogen werden. Sie lassen sich im Kühlschrank einige Jahre aufbewahren.

Gartenerde in Töpfen gepflanzt. Man läßt sie unter einer weißen Leuchtstoffröhre keimen.

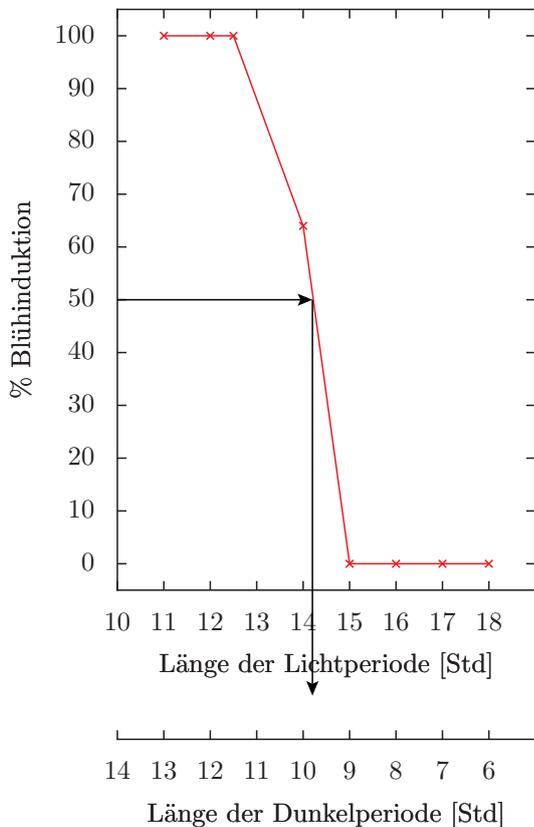


Abbildung 8.2: Blühinduktion als Funktion der Länge der Licht- (obere  $x$ -Achse) beziehungsweise Dunkelperiode (untere  $x$ -Achse) bei *Pharbitis nil*. Ordinate: Mittlere Zahl der Blüten pro Pflanze (10 Pflanzen pro Wert). Bei der kritischen Dunkelperiode werden 50 % der maximal sich bildenden Blüten induziert. Sie beträgt hier also 9.8 Std. Nach *Takimoto and Hamner (1964)*

### 8.4.1 Bestimmen der kritischen Dunkelperiode

Bei *Pharbitis nil* Stamm violet induziert ein einziger Kurztag mit einer 16 stündigen Dunkelperiode die Blütenbildung. Auch kürzere Dunkelperioden induzieren. Die kritische Dunkelperiode beträgt für Keimlinge 9-10 h. Das kannst Du in einem Versuch nachprüfen:

Wenn die Keimblätter sich voll entfaltet haben, werden die Pflanzen durch eine einzige Dunkelperiode photoperiodisch induziert. Dazu bringst Du die Pflanzen in Gruppen zu je 5 Pflanzen in einen dunklen Raum (bis auf fünf Pflanzen, die als Kontrolle im Licht bleiben). Nach 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 und 20 Stunden holst Du die jeweiligen Gruppen heraus und stellst sie wieder unter die weiße Leuchtstoffröhre<sup>6</sup> (siehe Abbildung 8.3).

Bereits eine Woche nach der Dunkelperioden-Behandlung kannst Du unter dem Binokular oder mit einer starken Lupe den Zustand der Knospen überprüfen. Blütenknospen haben zwei lange Brakteen und einen breiten Apex, während die vegetativen Knospen kurze, ungleiche Brakteen besitzen und einen spitzen Vegetationspunkt aufweisen (Abbildung 8.4).

Bestimme die mittlere Zahl der Blüten pro Pflanze in jeder Gruppe. Trage die Ergebnisse gegen die Länge der Dunkelperiode auf. Bei 50% der maximal erreichbaren Induktion liegt die kritische Dunkelperiode

<sup>6</sup>es darf kein Licht auf die übrigen Gruppen im Dunkeln fallen. Um etwas zu sehen, kannst Du als Sicherheitslicht eine Taschenlampe mit einer grünen Folie verwenden

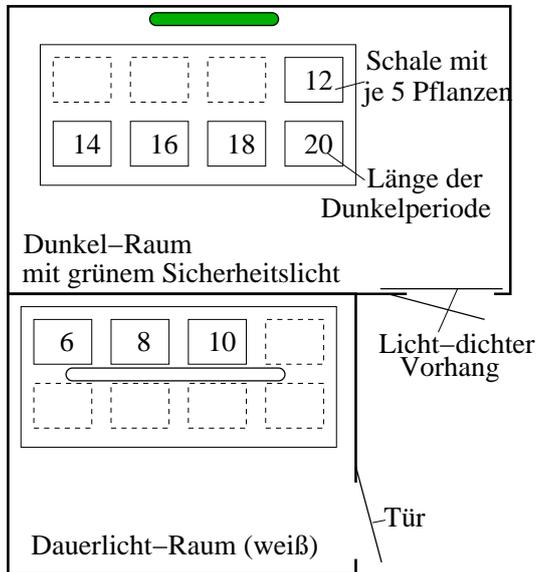


Abbildung 8.3: In zwei Kellerräumen läßt sich die kritische Tageslänge bestimmen. Zunächst werden die Kaiserwinden in acht Gruppen mit je fünf Pflanzen im Dauerlicht unter einer weißen Leuchtstoffröhre angezogen. Wenn die Keimblätter entfaltet sind, werden alle acht Gruppen in den Dunkelraum gebracht. Eine grüne Leuchtstoffröhre dient als Sicherheitslicht. Nach 6 Stunden wird die eine Schale wieder in den Dauerlicht-Raum zurückgebracht. Nach 8 Stunden die nächste, nach 10 Stunden die dritte Schale. Nach 20 Stunden sind dann alle Gruppen wieder im Dauerlicht. Eine Woche später kann unter dem Binokular nachgesehen werden, welche Pflanzen Blüten angesetzt haben (siehe Abbildung 8.4)

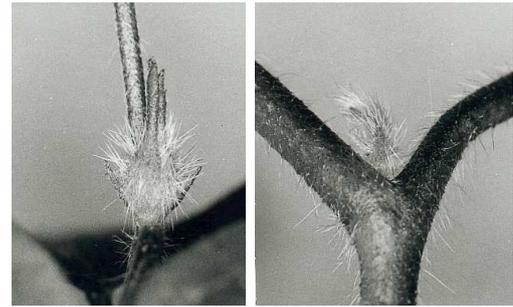


Abbildung 8.4: Blütenknospe (links) und vegetative Knospe (rechts) von *Pharbitis nil*

(siehe Abbildung 8.2).

#### 8.4.2 Hängt die kritische Dunkelperiode von der Temperatur ab?

Die Versuche kannst Du auch bei einer anderen Umgebungstemperatur durchführen (zum Beispiel im Winter im Keller bei 15° Raumtemperatur). Dadurch kannst Du feststellen, ob die kritische Dunkelperiode der Blühinduktion durch die Temperatur beeinflusst wird. Circadiane Rhythmen sind ja in ihrer Periodenlänge Temperaturkompensiert.

Photoperiodische Experimente an *Pharbitis nil* sind in einem Praktikumsbuch (Engelmann (1999)) beschrieben.

## 9 Weitere Bücher

Ich habe einige weitere Bücher geschrieben oder bin noch dabei, sie zu schreiben. Sie befassen sich ebenfalls mit Themen, die mit rhythmischen Vorgängen bei Lebewesen zu tun haben - mein Spezialgebiet als Wissenschaftler (Engelmann (2007), Engelmann (2004c), Engelmann (2003), Engelmann (2009b), Engelmann (2009a), Engelmann (2008b), Engelmann (2008a), Engelmann (2004d), Engelmann (2004b), Engelmann (2004a)).

## 9 Weitere Bücher

# Literaturverzeichnis

- Abe, M., Kobayashi, Y., Yamamoto, S., Daimon, Y., Yamaguchi, A., Ikeda, Y., Ichinoki, H., Notaguchi, M., Goto, K., and Araki, T. (2005). FD, a bZIP protein mediating signals from the floral pathway integrator FT at the shoot apex. *Science*, 309:1052–1056. **45**
- Anderson, D. and Keafer, B. (1987). An endogenous annual clock in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra*. *Nature*, 325:616–617. **20, 21, 22, 23**
- Aukerman, M. and Amasino, R. (1996). Molecular genetic analysis of flowering time in *Arabidopsis*. *Sem. Cell. Devel. Biol.*, 7:427–433. **45**
- Balzer, I. and Hardeland, R. (1991). Photoperiodism and effects of indoleamines in a unicellular alga, *Gonyaulax polyedra*. *Science*, 253:795–797. **18**
- Balzer, I. and Hardeland, R. (1992). Effects of indoleamines and short photoperiods on the encystment of *Gonyaulax polyedra*. *Chronobiol. Int.*, 9:260–265. **18, 20**
- Balzer, I., Pöggeler, B., and Hardeland, R. (1993). Circadian rhythms of indoleamines in a dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra*: Persistence of melatonin rhythm in constant darkness and relationship to 5-methoxytryptamine. In Touitou, Y., Arendt, F., and Pévet, P., editors, *Melatonin and the pineal gland. From basic science to clinical application*, pages 183–186. Elsevier, Amsterdam. **19**
- Beck, S. D. (1963). *Animal photoperiodism*. Holt, Rinehart and Winston, N.Y. **56**
- Bernier, G. (1971). Structural and metabolic changes in the shoot apex in transition to flowering. *Can. J. Bot.*, 49:803–819. **36**
- Bernier, G., Havelange, A., Houssa, C., Petitjean, A., and Lejeune, P. (1993). Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell*, 5:1147–1155. **34**
- Berthold, P. (1973). Relationship between migratory restlessness and migration distance in six *Sylvia* species. *Ibis*, 155:594–599. **58**
- Berthold, P. (1978). Concept of endogenous control of migration in warblers. In Schmidt-Koenig, K. and Keeton, W. T., editors, *Animal Migration, Navigation, and Homing*, pages 275–282. Springer, Berlin Heidelberg. **60**
- Berthold, P., Gwinner, E., and Klein, H. (1972). Circannuale Periodik bei Grasmücken. I. Periodik des Körpergewichts, der Mauser und der Nachtunruhe bei *Sylvia atricapilla* und *S. borin* unter verschiedenen konstanten Bedingungen. *J. Ornithol.*, 113:170–190. **60, 61**
- Black, M. and Wareing, P. F. (1955). Growth studies in woody species. VII. Photoperiodic control of germination in *Betula pubescence* Ehsh. *Physiol. Plant.*, 8:300–316. **26**
- Bollig, I., Chandrashekar, M., Engelmann, W., and Johnsson, A. (1976).

- Photoperiodism in *Chenopodium rubrum*. An explicit version of the Bünning hypothesis. *Internat. J. Chronobiology*, 4:83–96. **40, 41, 42**
- Bünning, E. (1936). Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 54:590–607. **35**
- Bünning, E. (1949). Zur Physiologie der endogenen Jahresrhythmik in Pflanzen, speziell in Samen. *Z. Naturf.*, 4b:167–176. **28, 29**
- Bünning, E. (1951). Erbliche Jahresrhythmen bei Pflanzen. *Umschau*, 51:268–270. **26**
- Bünning, E. (1983). *The physiological clock*, volume 1 of *Heidelberg Science Library*. Springer New York, 2 edition. **37**
- Bünning, E. and Moser, I. (1966). Unterschiedliche photoperiodische Empfindlichkeit der beiden Blattseiten von *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta*, 69:296–298. **34**
- Chailakhyan, M. K. (1936). On the hormonal theory of plant development. *C. R. Dokl. Acad. Sci. URSS*, 3:442. **33**
- Chailakhyan, M. K., Yanina, L. I., Devedzhyan, A. G., and Lotova, G. N. (1981). Photoperiodism and tuber formation in grafting of tobacco onto potato. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 257:1276–1280. **48**
- Cremer, F. and Coupland, G. (2003). Distinct photoperiodic responses are conferred by the same genetic pathway in *Arabidopsis* and in rice. *Trends Plant Sci*, 8:405–407. **45**
- Delin, H. and Svensson, L. (1989). *Der Kosmos-Vogelatlas*. Frankh Stuttgart. **58**
- Emlen, S. T. and Emlen, J. T. (1966). A technique for recording migratory orientation of captive birds. *Auk*, 83:361–367. **60**
- Engelmann, W. (1960). Endogene Rhythmik und photoperiodische Blühinduktion bei *Kalanchoe*. *Planta*, 55:496–511. **38**
- Engelmann, W. (1966). Effect of light and dark pulses on the emergence rhythm of *Drosophila pseudoobscura*. *Experientia* 22, 606–608. **39**
- Engelmann, W. (1967). Tagesrhythmisches Schlüpfen von *Drosophila pseudoobscura* und tagesrhythmische Blütenblattbewegung von *Kalanchoe blossfeldiana* als Überlagerung von An- und Aus-Rhythmen. *Nachrichten der Akad. Wiss. Göttingen II Mathem.-Physikal. Klasse*, 10(10):141. **39**
- Engelmann, W. (1999). *Rhythmen bei Organismen*. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. **66**
- Engelmann, W. (2003). *Wie Pflanzen wachsen und sich bewegen*. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. **67**
- Engelmann, W. (2004a). *How to stop a biological clock: Point of singularity*. <http://bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de>. **67**
- Engelmann, W. (2004b). *Rhythmen in strukturen von organismen*. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3793>. **67**
- Engelmann, W. (2004c). *Wie man eine biologische Uhr stoppen kann: Singularitätspunkt*. Internet. **67**

- Engelmann, W. (2004d). Wie pflanzen wachsen und sich bewegen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3777>. 67
- Engelmann, W. (2006). *Rhythmen des Lebens*. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. 33
- Engelmann, W. (2007). Rhythmen des Lebens - eine einf hrung anhand ausgew hlter themen und beispiele. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3799>. 67
- Engelmann, W. (2008a). Blumenuhren, zeitged chtnis und zeitvergessen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3800>. 67
- Engelmann, W. (2008b). Unsere inneren uhren - biologische zeitmessung bei menschen und anderen s ugern. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3773>. 67
- Engelmann, W. (2009a). Fliegende Uhren. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3762>. 67
- Engelmann, W. (2009b). Uhren, die nach dem mond gehen. einfluss des mondes auf die erde und ihre lebewesen. <http://tobias-lib.ub.uni-tuebingen.de/volltexte/2009/3766>. 67
- Engelmann, W. and Hellrung, W. (2003). Rhythmen in Strukturen von Pflanzen. <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox>. 57
- Engelmann, W. and Klemke, W. (1983). *Biorhythmen. Biologische Arbeitsb cher*, volume 34. Quelle und Meyer Heidelberg. 64
- Esashi, Y. (1961). Studies on the formation and sprouting of aerial tubers in *Begonia evansiana* Andr. VI. Photoperiodic conditions for tuberization and sprouting in the cutting plants. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 27:101–112. 49
- Ewing, E. E. and Struik, P. C. (1998). Tuber formation in potato: Induction, initiation and growth. *Hort. Rev.*, 14:89–197. 48
- Finch-Savage, W. E. and Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171:501–523. 25
- Griffiths, S., Dunford, R. P., Coupland, G., and Laurie, D. A. (2003). The evolution of CONSTANS-like gene families in barley, rice, and *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 131:1855–1867. 45
- Guo, H., Yang, H., Mockler, T., and Lin, C. (1998). Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 279:1360–1363. 35
- Gwinner, E. (1967). Circannuale Periodik der Mauser und der Zugunruhe bei einem Vogel. *Naturwiss.*, 54:447. 59, 60
- Gwinner, E. (1968). Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugv geln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubs nger (*P. sibilatrix*). *J. Ornithol.*, 109:70–95. 57
- Gwinner, E. (1981). Circannual rhythms: Their dependence on the circadian system. In Follett, B. K. and Follett, D. E., editors, *Biological clocks in seasonal reproductive cycles*, pages 153–169. Wright, Bristol. 60, 62

- Haberlandt, G. (1905). *Die Lichtsinnesorgane der Blätter*. Engelmann Leipzig. 34
- Harder, R. and Witsch, H. v. (1941). Über den Einfluss der Tageslänge. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*, 89:341–411. 32
- Hastings, J. W. (1994). Biological clocks. *Mitteilungen der Alexander von Humboldt-Stiftung*, 63:17–23. 14, 21
- Hastings, J. W. (2006). Homepage. <http://www.mcb.harvard.edu/hastings/Images/gony.gif>. 13
- Hayama, R. and Coupland, G. (2003). Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering. *Current Opinion in Plant Biology*, 6:13–19. 45
- Hayama, R., Yokoi, S., Tamaki, S., Yano, M., and Shimamoto, K. (2003). Adaptation of photoperiodic control pathways produces short-day flowering in rice. *Nature*, 422:719–722. 45
- Hegarty, T. W. (1978). The physiology of seed hydration and dehydration, and the relation between water stress and the control of germination: a review. *Plant, Cell and environment*, 1:101–119. 25
- Hoffmann, K. (1973). Zur Jahresperiodik beim Dsungarischen Zwerghamster *Phodopus sungorus* Pallas. *Oecologia*, 12:89–118. 52
- Hoffmann, K. (1978). The influence of photoperiod and melatonin on testis size. *J. comp. Physiol.*, 85:267–. 51
- Huang, T., Böhlenius, H., Eriksson, S., Parcy, F., and Nilsson, O. (2005). The mRNA of the *Arabidopsis* gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering. *Science*, 309:1694–1096. 45
- Imamura, S. and Marushige, Y. (1967). The morphology and development of floral primordia. In Imamura, S. I., editor, *Physiology of flowering in Pharbitis nil.*, pages 7–13. Jap. Soc. Plant Physiol. Tokyo. 43
- Izawa, T., Takahashi, Y., and Yano, M. (2003). Comparative biology comes into bloom: genomic and genetic comparison of flowering pathways in rice and *Arabidopsis*. *Curr Opin Plant Biol*, 6:113–120. 45
- Johnsson, A. and Karlsson, H. G. (1972). A feedback model for biological rhythms. I. Mathematical description and basic properties of the model. *Journal of theoretical Biology*, 36:153–174. 40
- Karlsson, H. G. and Johnsson, A. (1972). A feedback model for biological rhythms. II. Comparisons with experimental results, especially on the petal rhythm of *Kalanchoe*. *J. Theor. Biol.*, 36:175–194. 40
- Koda, Y., Omer, E. A., Yoshihara, T., Shibata, H., Sakamura, S., and Okazawa, Y. (1988). Isolation of a specific potato tuber-inducing substance from potato leaves. *Plant Cell Physiol.*, 29:1047–1051. 48
- Kuenzel, W. J. (1972). Dual hypothalamic feeding system in a migratory bird, *Zonotrichia albicollis*. *Am. J. Physiology*, 223:1138–1142. 53
- Lang, A. and Melchers, G. (1948). Auslösung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen unter Kurztagbedingungen durch Aufpfropfung von Kurztagpflanzen. *Z. Naturf.*, 3b:108–111. 42

- Leubner, G. (2000). Seed germination. Sachs, J. (1880). Stoff und Form der Pflanz-  
<http://www.seedbiology.de/germination.asp>. *zenorgane. Arb. Botan. Institut Würz-*  
*burg*, 3:452–488. 25
- Magruder, R. and Allard, H. A. (1937). Salisbry, F. B. (1985). Photoperiodism.  
Bulb formation in onions and length of *Horticulture Reviews (Am Soc Hortic*  
day. *J. agr. Res.*, 54:715–752. 49 *Sci)*, 4:66–105. 33
- Martin, C., Vernay, R., and Paynot, N. Schussnig, B. (1954). *Grundriss der Pro-*  
(1982). Physiologie vegetale. Photoperi- *tophytologie*. VEB Gustav Fischer, Jena.  
odisme, tuberization, floraison et pheno- 13  
lamides. *C. R. Hebd. Seance Acad. Sci.*,  
295:565–568. 48
- Mayer, W. (1973). Weitere Hinweise für Schwabe, W. W. (1968). Studies on the  
die Bedeutung der Epidermis als Ort der role of the leaf epiderm in photoperiodic  
Lichtperzeption bei circadianen Laub- perception in *Kalanchoe blossfeldiana*. *J*  
blattbewegungen. *Z. Naturf.*, 28c:776. 34 *Exp Bot*, 19:108–113. 34
- Okuda, M. (1953). Flower formation Siqueira, L. O. M. and Valio, I. F. M.  
of *Xanthium canadense* under long-day (1992). Germinação de sementes de *Des-*  
conditions induced by grafting with long *modium barbatum* (L.) benth. *Revista*  
day plants. *Bot. Mag. Tokyo*, 66:247– *Brasileira de Botanica*, 15:135–138. 26  
255. 43
- Parcy, F. (2005). Flowering: a time for in- Stetson, M. H. (1971). Neuroendocrine con-  
tegration. *Int J Dev Biol*, 49:585–593. trol of photoperiodically induced fat de-  
45 position in white-crowned sparrow. *J. ex-*  
Perrin, J. and Mongibeaux, J.-F. (2002). *periment. Zoology*, 176:409–413. 53  
*Nomaden der Lüfte*. Gerstenberg. 56
- Pittendrigh, C. S. (1964). The entrainment Takahashi, K., Fujino, K., Kikuta, Y., and  
of circadian oscillations by light and their Koda, Y. (1994). Expansion of potato  
role as photoperiodic clocks. *American cells in response to jasmonic acid. Plant*  
*Naturalist*, 98:261–294. 38 *Science*, 100:3–8. 48
- Roenneberg, T. and Rehman, J. (1998). Takimoto, A. and Hamner, K. C. (1964).  
Survival in a temporal world - the circadian Effect of temperature and preconditioning  
program of the marine unicell on photoperiodic response of *Phar-*  
*Gonyaulax*. In Chaddick, M. X., Baum- *bitis nil. Plant Physiology*, 39:1024–1030.  
berg, S., Hodgson, D. A., and Phillips- 65  
Jones, M. K., editors, *Microbial Respon-*  
*ses to Light and Time*, pages 237–250.  
University Press Cambridge. 15
- Taylorson, R. B. and Hendricks, S. B.  
(1977). Dormancy in seeds. *Ann. Rev.*  
*Plant Physiol.*, 28:331–154. 26

- Tizio, R. (1971). Action et role probable de certaines gibberellines (A1,A3, A4, A5, A9, et A13) sur la croissance des stolones et la tuberalization de la pomme de terre (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res.*, 14:193–204. 48
- Valverde, F., Mouradov, A., Soppe, W., Ravenscroft, D., Samach, A., and Coupland, G. (2004). Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science*, 303:1003–1006. 45
- Vanhatalo, V., Leinonen, K., Rita, H., and Nygren, M. (1996). Effect of prechilling on the dormancy of *Betula pendula* seeds. *Canadian Journal of Forest Research*, 26:1203–1208. 25
- Weller, J., Reid, J., Taylor, S., and Murfet, I. (1997). The genetic control of flowering in pea. *Trends Plant Sci*, 2:412–418. 35
- Wellmer, F. and Riechmann, J. L. (2005). Gene network analysis in plant development by genomic technologies. *Int J Dev Biol*, 49:745–759. 42
- Wigge, P. A., Kim, M. C., Jaeger, K. E., Busch, W., Schmid, M., Lohmann, J. U., and Weigel, D. (2005). Integration of spatial and temporal information during floral induction in *Arabidopsis*. *Science*, 309:1056–1059. 45
- Yamada, K., Lim, J., Dale, J. M., Chen, H., Shinn, P., Palm, C. J., Southwick, A. M., Wu, H. C., Kim, C., and Nguyen, M. e. a. (2003). Empirical analysis of transcriptional activity in the *Arabidopsis* genom. *Science*, 302:842–846. 42
- Zeevaart, J. (1984). Photoperiodic induction, the floral stimulus, and flower-promoting substances. In Vince-Prue,

# Index

- ABC-Modell, 45  
*Alexandrium tamarense*, 13  
*Allium ascalonicum*, 49  
*Allium cepa*, 48  
*Allium proliferum*, 48  
*Anagallis*, 43  
Apex, 42  
*Arabidopsis*, 32, 43  
*Avena*, 30, 43
- Bünning-Hypothese, 35  
*Begonia evansiana*, 63  
*Betula pendula*, 25  
*Betula pubescens*, 25  
Biolumineszenz, 14  
Blühhormon, 40  
Blühinduktion, 35  
    photoperiodische, 33  
Blütenbildung, 32, 65
- Chenopodium*, 40  
*Chrysanthemum*, 26, 64  
CONSTANS, 45  
Crassulaceen, 31
- Desmosium barbatum*, 25  
*Digitalis*, 26, 64  
Dinoflagellaten, 13  
Dunkelperiode, kritische, 35
- Eichhörnchen, 53  
Evokation, 42
- Fledermaus, 53  
Florigen, 33  
*Fragaria*, 26, 28, 64  
FT, 45
- Gibberellin, 48  
Goldhamster, 51  
Gonaden, 53  
Grünlaubsänger, 57  
Grasmücken, 57, 59  
*Gratiola*, 26, 64
- Hyoscyamus*, 43  
*Hypericum*, 26, 64  
Hypothalamus, 53  
Hypothese, 35
- Jahreskalender, 55  
Jahresrhythmus, 51, 54  
Jahresringe, 30  
Jahresuhr, 11, 26, 53  
    Dinoflagellaten, 20  
Jahreszeit, 11  
Jasmonsäure, 48
- Küstenseeschwalbe, 57  
*Kalanchoe*, 31, 34  
Kalendervogel, 55  
Kartoffel treiben, 63  
Kartoffelknollen, 47  
Knollenbildung, 48  
Koinzidenzmodell  
    externes, 38  
    internes, 38  
Kontrollsystem, 44  
    photoperiodisches, 44  
    Vernalisation, 44  
Kurztagpflanze, 34
- Lactuca sativa*, 25  
Langstreckenzieher, 57  
Langtagpflanzen, 32

## Index

- Lemna*, 30  
Licht-Rezeptoren, 34  
*Lingulodinium polyedra*, 13  
*Lolium*, 32, 43  
Luftknolle, 63
- Mauerschwalbe, 55  
Mauersegler, 57  
Mauser, 57, 59  
Melatonin, 19, 53  
Modell, 35  
Mutanten, 44
- Pfropfen, 40  
*Pharbitis nil*, 33, 64  
*Phodopus sungorus*, 51  
photoperiodischer Zähler, 33  
Photoperiodismus, 19  
Photosynthese-Rhythmus, 15  
Phytochrom, 35, 48  
Pirol, 57  
*Potentilla*, 26, 64  
Proteosomen, 45
- Rückkopplungsmodell, 40  
Rauchschwalbe, 57  
Rubinkehlkolibri, 57
- Samen, 26  
    trockener, 28  
Samenbildung, 25  
Samenkeimung, 25, 26  
Samenruhe, 25  
Schaf, 53  
Sekundärelektronen-Vervielfacher, 15  
*Silene*, 43  
*Spermophilus*, 53  
Star, 59  
Streifenhörnchen, 54  
Sukkulenz, 32  
Synchronisation, 40, 55
- Tageslänge, 11  
Tagesuhr, 19  
tagneutrale Pflanzen, 32
- Trifolium*, 43  
Tuberonsäure, 48
- Vernalisation, 26  
*Viscum*, 26, 64
- Winterschlaf, 57
- Zeitmessung, 35  
Zeitungsartikel, 21  
Zellteilungs-Rhythmus, 15  
Zugunruhe, 57  
Zugvogel, 55  
Zwerghamster, dsungarischer, 51  
Zwiebeln, 48  
Zysten-Bildung, 18