



## Auch sie haben kein ewiges Leben: Altern und Alter bei Pflanzen

KARIN KRUPINSKA

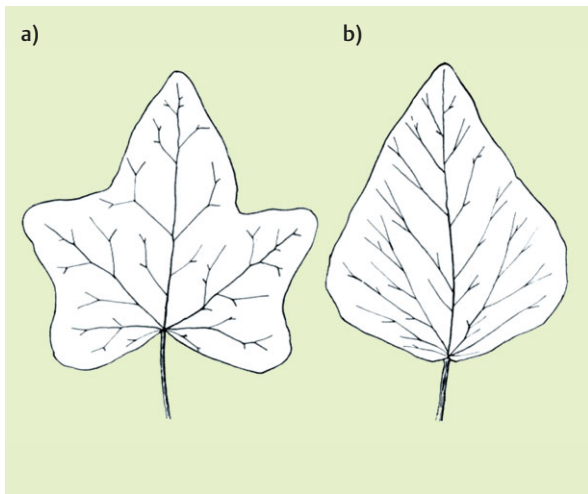
*Bei Pflanzen gibt es eine Vielzahl verschiedener Lebensstrategien. Während solche mit vegetativer Vermehrung potenziell unsterblich sind, gibt es andere mit kurzer Lebensspanne, die bereits nach einmaliger Fruchtbildung sterben. Bei der Suche nach den zellulären Ursachen des Alterns und nach möglichen Alterungssignalen stieß man auf die reaktiven Sauerstoffverbindungen, die auch bei anderen Organismengruppen Alterungsprozesse auslösen.*

Bei Höheren Pflanzen nennt man die erste Entwicklungsphase nach der Keimung juvenile Phase, auf die die adulte Phase und schließlich die reproduktive Phase folgt. Bei vielen krautigen Pflanzen geht die reproduktive Phase in der Regel mit einer Alterung der Blätter einher (siehe Kasten „Die Seneszenz der Blätter“ auf Seite 176). Während der Seneszenz werden wertvolle Inhaltsstoffe in den Blättern remobilisiert und zu den sich entwickelnden Blüten und Früchten mit den Samen transportiert. Die Seneszenz führt zum

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 179 erklärt.



**ABB. 1**  
a) Männliche und weibliche Pflanzen des Hanfes (*Cannabis sativa*) während der Blühphase. Während die Blätter der männlichen Pflanzen (b) schon vergilbt sind, sind die der weiblichen Pflanzen (c) noch grün.



**ABB. 2** Verschiedenblättrigkeit beim Efeu (*Hedera helix*). Die Schemazeichnung von Blättern a) junger und b) alter Triebe stammt aus [8]. Die Photographie zeigt Efeu an einem Eichenstamm. Die breiten gelappten Blätter der jungen Triebe sind deutlich von den lanzettförmigen Blättern der alten Triebe zu unterscheiden.

Tod der betroffenen Organe und bei einjährigen Pflanzen schließlich zum Tod der ganzen Pflanze.

Im Vergleich zu Tieren gibt es bei Pflanzen erhebliche Unterschiede in der Lebensdauer: von wenigen Tagen bis hin zu mehreren tausend Jahren im Fall einiger Bäume und zur potenziellen Unsterblichkeit von Klonen mit vegetativer Vermehrung. Die Lebensdauer der verschiedenen Organe kann von der Lebensdauer der gesamten Pflanze deutlich abweichen. Dies ist besonders auffällig bei den Laubbäumen, die jährlich ihre Blätter abwerfen, ohne dabei selbst zu sterben.

### Pflanzen mit verschiedenen Lebensstrategien und unterschiedlicher Lebensdauer

Im Hinblick auf Reproduktion und Lebensdauer kann man zwei große Gruppen von Pflanzen unterscheiden:

► monokarpische und ► polykarpische Pflanzen.

Bei den **monokarpischen** Pflanzen kommt es nach der Reproduktion zum Absterben der gesamten Pflanze. Das bedeutet, dass die Reproduktion und das Altern beziehungsweise Sterben hier zusammen zu betrachten sind. In der Regel sind monokarpische Pflanzen ein- oder zweijährig. Allerdings gibt es auch Ausnahmen, wie beispielsweise die Sisalagave, die in der Regel erst nach sechs bis zwölf Jahren blüht und danach abstirbt (siehe Tabelle auf dieser Seite).

Vielen Hobbygärtnern wurde erst durch das Bambussterben von 1990 bewusst, dass auch mehrjährige Pflanzen altern und sterben. In der Regel vermehrt sich der einkeimblättrige Bambus vegetativ durch Bildung neuer Sprosse aus den Wurzeln. Zur Blüte kommt es je nach Art nur alle sechs bis 100 Jahre. Da alle Gartenbambuspflanzen in Deutschland vermutlich von einer Pflanze abstammten, kam es 1990 zu einem Massensterben, das sich nach 15 Jahren wiederholt hat. Ein ähnliches Massensterben von Bambuspflanzen hatte in den 1980er Jahren in China zur Folge, dass 250 der damals insgesamt noch 1500 lebenden Pandabären

starben, denn Pandabären benötigen 12–18 kg Bambus pro Tag.

Eine Besonderheit unter den monokarpischen Pflanzen sind zweihäusige Pflanzen, bei denen die weiblichen etwas länger leben als die männlichen Pflanzen. Ein Beispiel hierfür ist der Hanf (*Cannabis sativa*). Der bei der Seneszenz der männlichen Pflanzen freigesetzte Stickstoff wird in den Boden transportiert und dient den weiblichen Pflanzen schließlich als Dünger. Auf diese Weise wird sowohl der Stickstoff aus den weiblichen als auch aus den männlichen Pflanzen für den Aufbau der Früchte verwertet.

Als **polykarpische** Pflanzen bezeichnet man Bäume und Sträucher, die wiederholte Reproduktionsphasen haben und deren Lebensspanne unabhängig von der sexuellen Reproduktion ist. Bei diesen Pflan-

**TAB. MAXIMALE LEBENSDAUER VON PFLANZEN-ARTEN (OBERIRDISCHE TEILE)**

Pflanze	maximale Lebensdauer
<b>Einjährige Pflanzen:</b>	
<i>Amaryllis lucida</i>	10 Tage
<i>Arabidopsis thaliana</i>	8 – 10 Wochen
Hanf ( <i>Cannabis sativa</i> ), männliche Pflanzen	ca. 4 Monate
Hanf ( <i>Cannabis sativa</i> ), weibliche Pflanzen	ca. 5 Monate
<b>Perennierende (ausdauernde) Pflanzen:</b>	
Sisalagave ( <i>Agave sisalana</i> )	6 – 12 Jahre
Gelbe Waldanemone ( <i>Anemone ranunculoides</i> )	7 Jahre
Skandinavischer Thymian ( <i>Thymus chamaedrys</i> )	14 Jahre
Efeu ( <i>Hedera helix</i> )	200 Jahre
Birke ( <i>Betula verucosa</i> )	120 Jahre
Apfelbaum ( <i>Pyrus malus</i> )	200 Jahre
Schottische Kiefer ( <i>Pinus silvestris</i> )	500 Jahre
Olivenbaum ( <i>Olea europaea</i> )	700 Jahre
Riesensequoia ( <i>Sequoia gigantea</i> )	3200 Jahre
Bristlecone-Kiefer ( <i>Pinus aristata</i> )	4600 Jahre

Angaben u.a. aus [8].



## DIE SENESZENZ DER BLÄTTER

Das Phänomen der Blattalterung, auch Blattseneszenz genannt, ist jedem von der herbstlichen Laubverfärbung bekannt. Die dem Laubfall vorangehende auffällige gelbe bis rote Verfärbung der Blätter geht auf den Abbau des Chlorophylls [3] zurück, das in jungen Blättern die gelben Farbstoffe (Carotinoide) überdeckt. Das für die grüne Farbe der Pflanzen verantwortliche Chlorophyll ist im Photosyntheseapparat der Chloroplasten an der Umwandlung von Lichtenenergie in chemische Energie beteiligt. Einige Blätter, beispielsweise die des Weines, bilden während der Seneszenz auch zusätzlich rote Anthocyane. Während Chlorophylle und Carotinoide in den Chloroplasten vorkommen, akkumulieren die Anthocyane in der Vakuole der Zelle.

Zusätzlich zu den Chlorophyllen werden während der Blattseneszenz auch die übrigen Komponenten des Photosyntheseapparates – die Proteine und Lipide – abgebaut. Folge dieses Abbaus ist eine Abnahme der Photosyntheseleistung. Die während der Seneszenzphase freigesetzten Bausteine der Proteine (Aminosäuren) werden entweder für die Synthese von Speicherproteinen oder für den Aufbau neuer Proteine in jungen Blättern, Samen und Früchten verwendet. Die Bausteine der Lipide werden als Energiequelle genutzt. Die farblosen Abbauprodukte des Chlorophylls werden in die Vakuole eingelagert.

Die Blattseneszenz ist also ein Recyclingprozess für Stickstoff und andere wertvolle Stoffe.

Bei Bäumen wird der Stickstoff in Form von Amid (Glutamin, Asparagin) über das Phloem in den Stamm transportiert, wo er zum Aufbau von Speicherproteinen genutzt wird (Winterspeicher). Auch in Zwiebeln und Knollen kann der Stickstoff gespeichert werden. Bei den ein- und zweijährigen Pflanzen wird der Stickstoff aus den älteren Blättern zu jüngeren Blättern transportiert und von dort aus letztlich für den Aufbau von Samen und Früchten genutzt.

Drei Viertel des gesamten Stickstoffs in einer Pflanzenzelle befindet sich in den Chloroplasten. Davon entfallen 70 % des Stickstoffs in den Chloroplasten auf das Schlüsselenzym der Kohlendioxidfixierung, die Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase (Rubisco). Die übrigen 30 % liegen in den Pigment-Protein-Komplexen des Photosyntheseapparates vor. Erst nach dem Abbau des Chlorophylls sind die Proteine dieser Komplexe für Proteasen zugänglich. Das bedeutet, dass Pflanzen, in denen der Abbau der

Chlorophylle gestört ist, weniger Stickstoff remobilisieren können. An transgenen Tabakpflanzen, die während der Seneszenzphase vermehrt ▶ Cytokine bilden und daher länger grün bleiben, konnte gezeigt werden, dass sich dies unter Nährstoffmangelbedingungen nachteilig auf die Produktivität (Biomasse, Samenertrag) auswirkt. Den Cytokinen ähnelnde Stoffe werden von Blattparasiten – Pilzen und Insektenlarven – ausgeschieden, um den Abtransport der Nährstoffe aus befallenen Bereichen des Blattes zu verhindern. Diese Bereiche sind auf vergilbenden Laubblättern als „grüne Inseln“ erkennbar [3].

Die Steuerung der Blattseneszenz wurde in den vergangenen zehn Jahren vorwiegend an einer Laborlinie der Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* untersucht. Bei den Rosettenblättern von *A. thaliana* kommt es nach kurzer Vergilbung sofort zum Eintrocknen und Verbraunen der Blätter. Dies führte dazu, dass die Seneszenz von vielen Forschern als eine besondere Form des programmierten Zelltods eingeordnet wurde.

Durch Untersuchungen an Rosettenblättern von *A. thaliana* und Blättern anderer Pflanzen wie Gerste, Mais und Tabak hat man Gene identifiziert, die während der Seneszenzphase eine erhöhte Aktivität besitzen. Diese Gene werden als seneszenzassoziierte Gene (SAG) bezeichnet. Die meisten codieren für Proteine, die eine Rolle bei den Abbauprozessen während der Seneszenz spielen. Andere codieren für Proteine, die die Zellen vor oxidativem Stress und zu frühem Zelltod schützen.

Einige der seneszenzassoziierten Gene sind auch bei Zelltodprozessen infolge von Pathogenbefall oder anderer Stresseinwirkung aktiv. Es ist anzunehmen, dass in den befallenen Blattteilen vor dem Tod noch wertvolle Nährstoffe remobilisiert werden. Untersuchungen an Pflanzen, deren Blätter wie beim Tabak oder den Getreidepflanzen vor dem Absterben eine lange Phase der Vergilbung aufweisen, haben klar gezeigt, dass Zelltod und Seneszenz unabhängige Prozesse sind und unterschiedlich gesteuert werden. Während Cytokine das Seneszenzprogramm unterdrücken können, haben sie keinen Einfluss auf den Zelltod. Pflanzen, in denen die Seneszenzphase unterdrückt wird, können die wertvollen Nährstoffe nicht vollständig remobilisieren und haben daher eine geringere Produktivität. Daraus ist zu folgern, dass die Blattseneszenz eine wichtige Bedeutung für das Überleben und die Fortpflanzung von Pflanzen hat.

zen wird der Alterungsprozess stärker durch Umweltfaktoren beeinflusst als bei monokarpischen Pflanzen. In der Regel wachsen alte Pflanzen langsamer als junge Pflanzen und zeigen eine typische Abnahme der Verzweigungen. Einige Pflanzen weisen auch altersabhängige Unterschiede im Habitus und in der Blattmorphologie auf. Beim Efeu, *Hedera helix*, kann man an einer Pflanze juvenile Triebe und alte Triebe, die Blüten bilden, einfach an der Blattform unterscheiden. An jungen Trieben sind die Blätter stark gelappt und an älteren Trieben einfach rautenförmig ausgebildet (Abbildung 2). Außerdem bilden junge Triebe Wurzeln, alte nicht. Die Blattform wird beibehalten, wenn Stecklinge zur Vermehrung verwendet werden. Die „Jungpflan-

zen“ aus den Zweigen der Blütenregion werden fälschlicherweise als unterschiedliche Varietät unter dem Namen *Hedera helix* var. *arborea* verkauft.

In anderen Fällen kann man junge und ältere Blätter an der Blattaderung unterscheiden. So sind die Maschen der Nervatur bei alten Weinstöcken erheblich enger als bei jungen Weinstöcken [8].

Auch unter den Bäumen findet man zweihäusige Arten, bei denen die männlichen Pflanzen ihre Blätter vor den weiblichen Pflanzen abwerfen [8]. Dazu gehört der Ginkgo, ein beliebter Parkbaum, der auch als lebendes Fossil bezeichnet wird.

Einjährige Pflanzen, die an Wüstenstandorte angepasst sind, haben eine besonders kurze Lebensdauer.

Auch viele Knollengewächse haben sehr kurze Lebenszeiten. Der angeblich älteste heute noch lebende Baum ist eine Kiefer in Kalifornien, deren Alter auf 4600 Jahre geschätzt wird. Auch wenn sie nicht mehr sehr ansehnlich aussieht, ist sie auch heute noch in der Lage, neue Blätter zu bilden (Abbildung 3). Derartig alte Bäume werden gern für eine Jahresringchronologie herangezogen. Damit erhält man Auskunft über das Klima vergangener Zeiten. Knollen und vor allem Samen können erheblich älter werden als die eigentliche Pflanze. So hat man für Samen einiger Pflanzen gezeigt, dass sie ihre Keimfähigkeit über mehrere hundert Jahre erhalten können.

Die Altersangaben in der Tabelle auf Seite 175 gelten nur für die oberirdischen Teile einer Pflanze. Es gibt Beispiele für Pflanzen, bei denen der Wurzelstock erheblich älter werden kann. Bei der so genannten „tausendjährigen Rose“ am Hildesheimer Dom nimmt man an, dass der Wurzelstock tatsächlich mehrere hundert Jahre alt ist.

Bei einigen Pflanzen hängt die Lebensdauer auch vom Standort ab. Molisch (1929) nennt Berichte, nach denen in unseren Breiten angebaute Kulturpflanzen wie der Flachs (*Linum*) unter anderen klimatischen Bedingungen ausdauernd werden und baumartige Stämme entwickeln können. Auch durch Pfropfung kann sich die Lebensdauer ändern: So berichtet Molisch (1929), dass ein normaler Apfelbaum 200 Jahre alt wird, aber nur 15 bis 25 Jahre, wenn er auf den so genannten Paradiesapfel *Malus paradisiaca* gepropft wird [8]. Durch Pfropfung auf mehrjährige Unterlagen können auch Sprosse von einjährigen Pflanzen mehrjährig werden.

### Wie messen Pflanzen die Zeit?

Wie alle Organismen besitzen Pflanzen eine biologische Uhr, mit der sie die chronologische Zeit messen können. Für das Altern scheint in vielen Fällen aber eine physiologische/metabolische Zeitmessung entscheidend zu sein. In seiner 1929 abgefassten Schrift über die „Lebensdauer der Pflanzen“ hat Molisch bereits das Tempo der Assimilations- und Dissimilationsprozesse für das Altern verantwortlich gemacht. Beispielsweise können die Zahl der Blätter, Organe oder die Aktivität der Photosynthese für die Alterung wichtig sein [8].

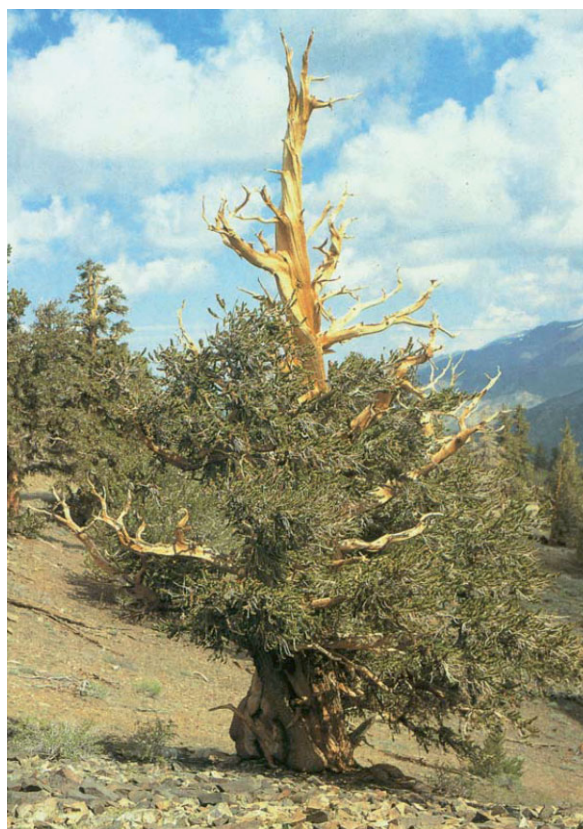
Bei den monokarpischen Pflanzen ist die Zeitmessung offensichtlich mit der Entwicklung gekoppelt. Obwohl Pflanzen mit vegetativer Vermehrung potenziell ewig leben könnten, gibt es auch hier klare Anzeichen dafür, dass die Wuchskraft mit der Zeit abnimmt. Entsprechende Beobachtungen hat man beispielsweise bei der zu den Teichlinsen (*Lemnaceae*) gehörenden *Spirodela spec.* gemacht. Bei Klonen von Gräsern vermutet man, dass sie mehr als 10.000 Jahre alt sind. Die Ursache von Altern und Tod ist bei Klonen wie auch

bei Bäumen und Sträuchern wahrscheinlich eine Ansammlung von Mutationen in den Zellen der ► Meristeme.

Von Molisch wurde 1929 die Theorie vertreten, dass Pflanzen altern, weil sie im Laufe ihres Lebens toxische Substanzen und Mineralien akkumulieren würden. Toxische Substanzen können als Nebenprodukte des Stoffwechsels entstehen. Damit wäre die Lebenszeit an die metabolische Aktivität des Organismus gekoppelt. Vor 50 Jahren stellte Harman die Theorie auf, dass das Altern von Zellen und Organismen sowie degenerative Krankheiten durch die so genannten freien Radikale verursacht würden. Die toxischen Substanzen von Molisch und Harmans Radikale würde man aus heutiger Sicht als reaktive Sauerstoffverbindungen (► ROS) bezeichnen. In tierischen Zellen entstehen sie zu 90 % in den Mitochondrien, in Pflanzenzellen ist die Photosynthese in den Chloroplasten die Hauptquelle. Den reaktiven Sauerstoffverbindungen wird bei allen Organismen eine Schlüsselrolle in den Alterungsprozessen zugesprochen. Entsprechend gibt es Hinweise, dass bei Pflanzen wie bei Tieren eine erhöhte Menge an antioxidativen Verbindungen, die ROS unschädlich machen können, zu einer Verlängerung der Lebensdauer führen kann.

### Genetische Grundlagen des Alterns

Wie bei den Tieren ist bei den Pflanzen die Lebensdauer ein Charakteristikum der Art. Besonders intensiv



**ABB. 3** Ein Exemplar der „Bristlecone-Kiefer“ (*Pinus aristata*) in den White Mountains in Kalifornien. Von dieser Kiefer gibt es Exemplare mit einem Alter von mehr als 4600 Jahren. Aus: Urania Pflanzenreich 1992, Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin.

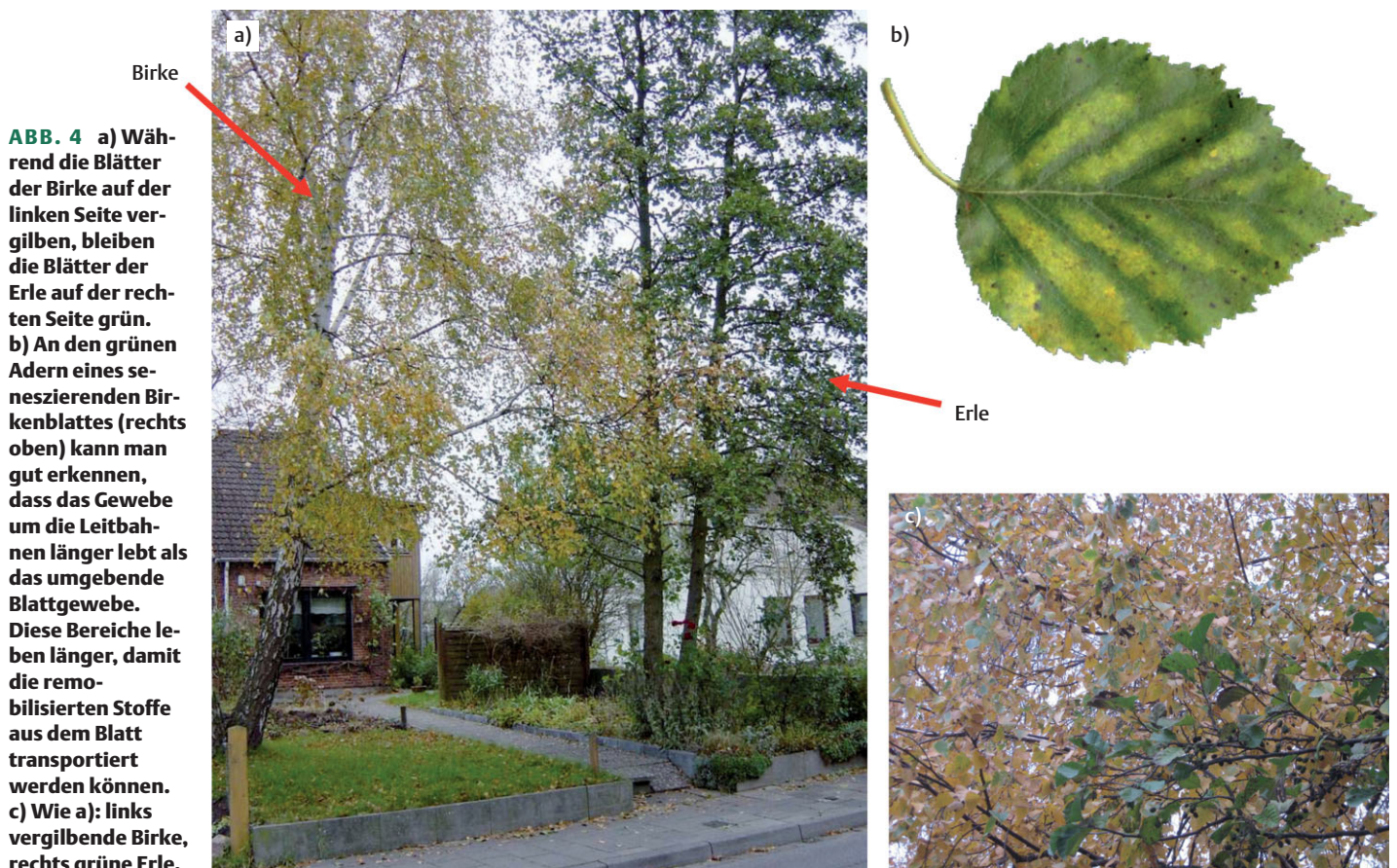
untersucht sind die genetischen Faktoren, die die Lebensspanne bestimmen, bei der Modellpflanze Ackerschmalwand (*Arabidopsis thaliana*), deren Genom im Jahr 2000 vollständig entschlüsselt war. Von *A. thaliana* gibt es umfangreiche Mutantensammlungen, in denen man auch Mutanten mit unterschiedlicher Lebensdauer findet.

*A. thaliana* ist eine typische Ruderalpflanze mit kurzer Lebensdauer, die man umgangssprachlich als Unkraut bezeichnen würde. Die Untersuchungen an Mutanten von *A. thaliana* unterstützen die „Radikalthorie des Alterns“. Mutanten mit verlängerter Lebensdauer besitzen auch eine erhöhte antioxidative Kapazität und Toleranz gegenüber Herbiziden, die oxidativen Stress auslösen. Damit besteht sowohl bei Pflanzen wie auch bei Tieren ein Zusammenhang zwischen der Produktion reaktiver Sauerstoffverbindungen und der Lebensspanne.

Die Lebensdauer einer monokarpischen Pflanze wie *A. thaliana* ist eng gekoppelt mit der Zeit des Blühens und scheint vorwiegend vom Übergang von der vegetativen Phase zur reproduktiven Phase abzuhängen. Entsprechend ist zu erwarten, dass Mutanten mit verlängerter Lebensdauer auch später blühen. Extreme Beispiele sind die Mutanten *gi* (*gigantea*) und *lfy* (*leafy*), die kontinuierlich Blätter und Seitensprosse

bilden. Das Gen *lfy* ist offensichtlich am Übergang von der vegetativen zur reproduktiven Phase beteiligt. Über das Gen *gigantea* ist die Pflanzenentwicklung an die biologische Uhr gekoppelt. Die Mutante *efs* mit einer verkürzten Lebensdauer ist eine typische Frühblühmutante. In diesem Fall fehlt ein Faktor, der die Blütenbildung hemmt.

Für Untersuchungen zur genetischen Grundlage der Lebensdauer eignen sich vor allem solche Mutanten, die nicht nur im Blühzeitpunkt verändert sind, sondern bei denen alle Phasen der Entwicklung gleichmäßig verkürzt oder verlängert sind. Ein Beispiel ist die Mutante *ttl1*. Wenn man das betreffende Gen in Pflanzen zur Überexpression bringt, erhält man Pflanzen mit verlängerter Lebensdauer. Der Seneszenzforscher Larry Noodén (University of Michigan, USA) hat systematisch untersucht, ob Mutanten mit veränderter Lebensdauer auch eine entsprechend veränderte Lebensdauer der Blätter haben. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen zeigten, dass eine verlängerte Lebenszeit in der Regel mit der Produktion von mehr Blättern einhergeht [10], ohne dass sich die Lebensdauer der Blätter ändert. Dies deutet darauf hin, dass auch bei monokarpischen Pflanzen die Alterung der Pflanze und die Seneszenz der Blätter unabhängige Prozesse sind. Es ist bislang nur eine Mutante bekannt, bei der die Lebens-





## GLOSSAR

**Autophagocytose:** Komplizierter Prozess, der dem Abbau von defekten Organellen in der Zelle dient. Der Prozess ist am besten an Zellen der Bäckerhefe untersucht, kommt aber bei allen höheren Organismen vor.

**Cytokinine:** Pflanzenhormone, die vielfältige Wirkungen auf Wachstum und Entwicklung haben; unter anderem verzögern sie Alterungsprozesse.

**Meristeme:** Gewebe mit teilungsfähigen, totipotenten Zellen (Stammzellen).

**monokarpische Pflanzen:** Pflanzen, die nur einmal fruchten; in der Regel ein- oder zweijährige Pflanzen.

**polykarpische Pflanzen:** mehrjährige Pflanzen, die wiederholt blühen und fruchten.

**ROS:** reaktive Sauerstoffverbindungen.

dauer der Blätter in gleicher Weise verändert ist wie die Lebensdauer der Pflanze. Dies ist die Mutante *apg-9*, der ein Protein fehlt, das am Abbau von defekten Organellen und Proteinkomplexen beteiligt ist. Den in der Mutante veränderten Prozess nennt man ► Autophagocytose.

Da man über die Mutantanalyse mehrere Gene kennengelernt hat, die die Lebensdauer beeinflussen, kann man unter Verwendung gentechnischer Methoden nun gezielt Pflanzen mit veränderter Lebensdauer erzeugen. Ein Beispiel sind langlebige Pflanzen, die das *apg9*-Gen aus Hefezellen enthalten und das zugehörige Protein herstellen. Die transgenen Pflanzen zeichnen sich gegenüber den Kontrollpflanzen durch eine erhöhte Kapazität zum Abbau defekter Organellen und Proteinkomplexe über Autophagocytose aus.

Bisher kennt man von polykarpischen Pflanzen keine Mutanten mit veränderter Lebensdauer der Blätter und der gesamten Pflanze. Allerdings gibt es auch dort deutliche Anzeichen für eine genetische Kontrolle der Lebensdauer. Altersabhängige Veränderungen in der Physiologie und Struktur der Blätter gehen einher mit Änderungen in der Genexpression.

### Die Bedeutung der Blattseneszenz für das Überleben

Die Lebensdauer einzelner Organe, wie beispielsweise der Blätter, ist bei Pflanzen unabhängig von der Lebensdauer der gesamten Pflanze. Bei den einjährigen Pflanzen beträgt die Lebensdauer der Blätter nur wenige Monate. Bei den Koniferen erreichen die Blätter in der Regel ein Alter von mehreren Jahren. Ein besonders extremes Beispiel ist das bis zu 100 Jahre alt werdende Blatt von *Welwitschia mirabilis*, einem lebenden Fossil aus der Gruppe der nacktsamigen Cycadophytina.

Von *A. thaliana* gibt es eine Reihe von Mutanten, die eine veränderte Blattlebensdauer haben, ohne dass die Lebensdauer der Pflanze verändert ist. Gentechnische Ansätze ermöglichten es, gezielt die Lebensdauer der Blätter zu manipulieren, ohne die Lebensspanne der Pflanze zu verändern. Zu deutlichen mehrtägigen Veränderungen in der Lebensspanne von Blättern kommt es bei Manipulation von übergeordneten Genen: Diese codieren für die Transkriptionsfaktoren, welche die Transkription von seneszenzassoziierten

Genen bewirken. Kürzlich wurde berichtet, dass in Mutanten mit einem fehlenden Vertreter der NAC-Transkriptionsfaktoren die Lebensdauer der Blätter verlängert ist, während Blätter von transgenen Pflanzen, die den Faktor vermehrt bilden können, schneller altern [1].

Die augenscheinliche Veränderung der Blätter während der Seneszenz ist der Verlust des Chlorophylls. Als Folge des gezielten Abbaus von Chlorophyllen, Proteinen und Lipiden sinkt die Photosyntheseleistung der Blätter (siehe Kasten „Die Seneszenz der Blätter“ auf Seite 176).

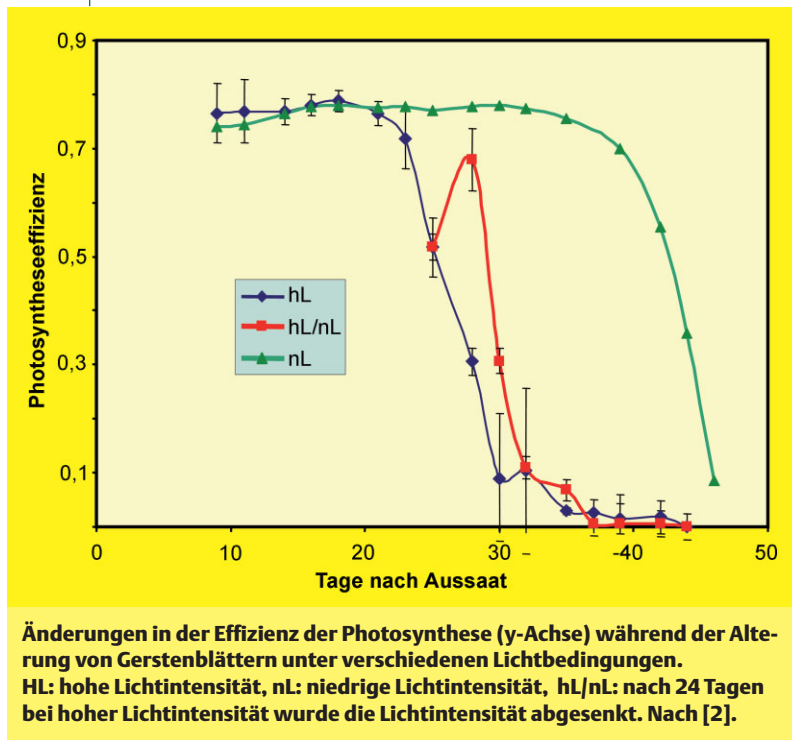
Um ein effizientes „Recycling“ von Proteinen und anderen wertvollen Substanzen in den Blättern zu gewährleisten, müssen diese auf ganz bestimmten dafür vorgesehenen biochemischen Wegen abgebaut werden. Die Abbauprodukte werden dann aus dem seneszierenden Blatt heraustransportiert (Zucker und Amide als Transportstoffe) und an anderer Stelle als Baustoffe zum Aufbau neuer Biomoleküle eingesetzt. Voraussetzung für den Transport ist, dass die Zellen um die Leitgewebe später altern als der Rest der Blätter. Dies kann man beispielsweise bei den seneszierenden Blättern der Birke im Herbst sehr schön beobachten. Doch es gibt auch Bäume, die verschwenderisch mit dem Stickstoff umgehen und ihre Blätter grün abwerfen. Ein Beispiel ist die Erle, die in Symbiose mit Actinomyceten lebt, die den Luftstickstoff fixieren können (Abbildung 4).

### Einfluss von Umweltfaktoren auf die Seneszenz

Umweltfaktoren beeinflussen die Entwicklung der Pflanze in allen Phasen und damit auch das Altern. Der Einfluss von Klima und Standort auf das Altern wurde bereits von Molisch (1929) beschrieben [8]. Heute wissen wir, dass viele Stresssituationen die Photosynthese beeinträchtigen und die Bildung von reaktiven Sauerstoffverbindungen (ROS) fördern können, wodurch Alterungsprozesse ausgelöst und beschleunigt werden.

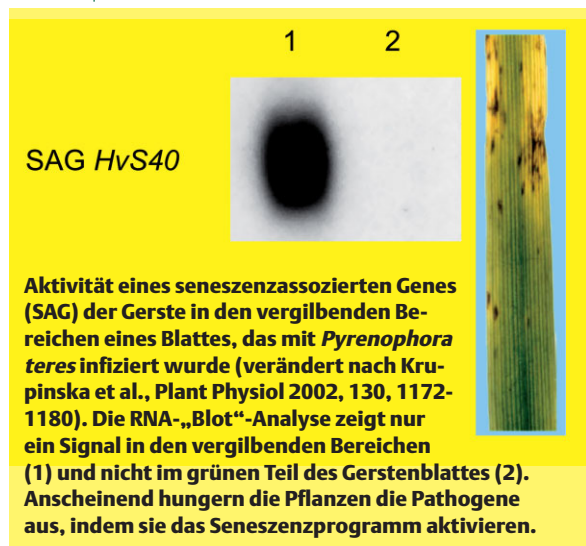
Unter den Umweltfaktoren, die die Lebensdauer der Blätter beeinflussen, kommt dem Licht eine besondere Rolle zu. Eine hohe Lichtdosis infolge langer Tage und/oder hoher Lichtintensitäten fördert die Alterungsprozesse. Dieser Befund weist darauf hin, dass

**ABB. 5 | ALTERUNG UND LICHTBEDINGUNGEN**



eine erhöhte Aktivität der Photosynthese die Alterung unterstützt. Die Lichtdosis kann über die Photosyntheseaktivität beziehungsweise die dabei entstehenden reaktiven Sauerstoffverbindungen als Zeitmesser dienen. Wenn weniger reaktive Sauerstoffverbindungen gebildet werden, wie dies bei niedrigen Temperaturen, niedrigen Lichtintensitäten beziehungsweise im Schatten der Fall ist, dann werden die Alterungsprozesse in der Regel verzögert.

**ABB. 6 | GERSTENBLATT NACH INFEKTION MIT DEM PILZ *PYRENOPHORA TERES***



Unter Feldbedingungen wird der Seneszenzverlauf von einer Vielzahl gleichzeitig auf die Pflanzen einwirkender Faktoren beeinflusst. Dennoch ist es möglich, den Einfluss einzelner Faktoren zu beobachten, wenn diese sich plötzlich ändern. Bei unseren Versuchen zur Seneszenz von Gerstenpflanzen wurde beobachtet, dass ein Regentag nach einer Phase sonnigen und trockenen Wetters den Seneszenzprozess umkehren kann. Zieht man Gerstenpflanzen unter kontrollierten Bedingungen in einer Klimakammer mit hoher Lichtintensität an und senkt plötzlich die Lichtintensität, kommt es vorübergehend zu einem Anstieg in der Photosynthese, der hier als Zeichen für eine Umkehr des Seneszenzprogramms gewertet werden kann (Abbildung 5).

Neben abiotischen Faktoren wie Licht und Temperatur haben auch Pathogene verschiedener Art (biotische Faktoren) einen Einfluss auf den Seneszenzverlauf. Untersuchungen zur Genexpression in infizierten Blättern haben ergeben, dass normalerweise während der Seneszenz aktivierte Gene auch bei der Abwehr von Pathogenen aktiviert werden. Für die Koordination der Abwehrprozesse verwenden Pflanzen die Signalmolekül Salicylsäure, deren Menge in Blättern auch während der Seneszenz zunimmt.

Es ist anzunehmen, dass Pflanzen zur Abwehr von Pathogenen um die Infektionstellen herum das Seneszenzprogramm einschalten. Aus den seneszierenden Bereichen werden die Nährstoffe abtransportiert, wodurch den Pathogenen die Lebensgrundlage entzogen wird (Abbildung 6).

Beim Befall von Blättern durch Pathogene sowie auch unter vielen anderen Umweltsituationen, die die Seneszenz beschleunigen, kommt es zu einer vermehrten Bildung von reaktiven Sauerstoffverbindungen. Es wurde gezeigt, dass die Entgiftung von reaktiven Sauerstoffspezies in jungen Pflanzen effektiver ist als in alten Pflanzen. Folglich sind junge Pflanzen in der Regel stressresistenter als alte Pflanzen. Beispielsweise haben Sergi Munné-Bosch und Leonore Alegre von der Universität in Barcelona zeigen können, dass bei Zistrosen, einem typischen holzigen Gewächs der mediterranen Macchia, die Menge an Vitamin E-Verbindungen in Blättern älterer Pflanzen geringer ist als in Blättern jüngerer Pflanzen und der oxidative Stress in den Chloroplasten mit zunehmendem Alter der Pflanzen ansteigt [9].

Als Folge des Verbrennens von fossilen Energieträgern wird in Zukunft eine noch stärkere Erhöhung der Kohlendioxidkonzentration in der Atmosphäre und eine Erwärmung der Erde erwartet. Dieses Phänomen ist bekannt als Treibhauseffekt. Mit einer Vielzahl an Untersuchungen versucht man schon heute, die Auswirkungen dieser Klimaänderung auf die Landwirtschaft und die gesamte Vegetation zu verstehen. Dabei wurde festgestellt, dass eine erhöhte Kohlendioxid-



konzentration die Entwicklung der Blätter und damit auch die Seneszenzphase beschleunigt [7]. Welche Auswirkungen die beschleunigte Blattentwicklung auf das Alter mehrjähriger Pflanzen hat, ist zur Zeit kaum abzuschätzen. Zu vermuten ist aber, dass die Lebensdauer der Pflanzen durch diese Klimaveränderungen beeinflusst wird. Es ist anzunehmen, dass die klimatischen Veränderungen – wie auch damit gekoppelte Änderungen in der Stoffwechselaktivität – die Aktivität des Genoms über Modifikationen des Chromatins ohne Änderungen in der DNA-Sequenz nachhaltig verändern (Epigenetik).

### Wirtschaftliche Bedeutung der Blattseneszenz

Die Lebensdauer der Blätter von Kulturpflanzen ist für die Landwirtschaft von großer Bedeutung. Der Ertrag hängt direkt von der Photosyntheseleistung der Blätter und der Remobilisierung der Assimilate ab. Kommt es bei Getreidepflanzen in Folge von Trockenperioden zu einer verfrühten Vergilbung der Blätter, nimmt der Ertrag stark ab. Man spricht in diesem Fall von „Notreife“. Aufgrund der hohen Temperaturen bei geringem Niederschlag lagen beispielsweise die Erträge im Sommer 2006 deutlich unterhalb des Durchschnitts.

Während Getreidepflanzen sehr effiziente Verwerter und Recycler von Stickstoff sind (siehe Kasten „Die Seneszenz der Blätter“ auf Seite 176), ist Raps sehr ineffizient im Hinblick auf die Wiederverwertung des Stickstoffs. Durch einen verfrühten Blattabwurf während der Reife gelangt Stickstoff zurück in den Boden, steht für die Ertragsbildung nicht mehr zur Verfügung und belastet die Atmosphäre mit stickstoffhaltigen Gasen. Dies ist ein aktuelles Problem im Fall des Raps, der in den dichten Feldbeständen alle unteren Blätter verliert. Da die Bedeutung von Raps als Öl- und Energiepflanze in Europa stetig zunimmt, sind die Züchter aufgefordert, Sorten mit einer erhöhten Stickstoffeffizienz bereitzustellen (Mitteilung der Norddeutschen Pflanzenzucht-Lembke KG, Hohenlieth). Zukünftige Sorten sollten den Stickstoff der Blätter besser remobilisieren, um höhere Ölerträge für die Produktion von Biodiesel zu erzielen.

Seneszenzprozesse haben auch eine große ökonomische Bedeutung für den Verkauf von Gemüse, Obst und Schnittblumen. Die Alterung der Pflanzenprodukte während der Lagerung nennt man *post-harvest* Seneszenz. Wie bei der Blattseneszenz kommt es zum Abbau des Chlorophylls und zum Erschlaffen des Gewebes. Durch Lagerung bei niedrigen Temperaturen und in einer sauerstoffarmen Atmosphäre kann die *post-harvest* Seneszenz verzögert werden.

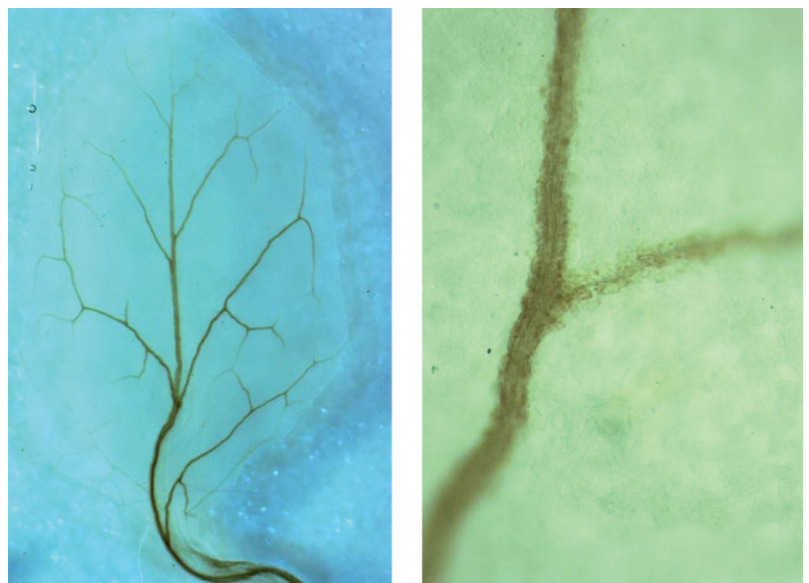
### Reaktive Sauerstoffverbindungen als Signale

Unter Stresssituationen vermehrt gebildete reaktive Sauerstoffverbindungen können die natürlichen Alte-

rungsprozesse verfrüht auslösen und beschleunigen. In letzter Zeit mehren sich die Hinweise, dass das langlebige Wasserstoffperoxid als Signalmolekül an der Auslösung der Seneszenz beteiligt ist. Durch eine spezifische Färbung kann man es zu Beginn der Seneszenz in den Adern der Blätter nachweisen (Abbildung 7).

Mögliche Quellen für Wasserstoffperoxid sind die Mitochondrien und die Chloroplasten. Wenn es beispielsweise bei Stress zu einem Abfall in der Photosyntheseleistung des Blattes kommt, können die in der Lichtreaktion der Photosynthese aus dem Wasser freigesetzten Elektronen nicht mehr zur Reduktion von Kohlendioxid eingesetzt werden, sondern werden auf Sauerstoff übertragen. Bei dieser Ventilreaktion wird der Sauerstoff oft nicht vollständig zu Wasser reduziert, sondern es entsteht Wasserstoffperoxid. Eine alternative Quelle in den Chloroplasten ist der NDH-Atmungskomplex, über den in [4] berichtet wurde.

Wasserstoffperoxid ist im Vergleich zu anderen reaktiven Sauerstoffverbindungen relativ langlebig und kann auch über Membranen diffundieren. Die Menge an Wasserstoffperoxid in der Zelle kann durch Enzyme beeinflusst werden. Dazu gehören die Ascorbatperoxidase in den Chloroplasten sowie die Katalase. Diese Enzyme sind in der Lage, das Wasserstoffperoxid in Wasser und in Sauerstoff zu zerlegen. Da die Aktivität dieser Enzyme zu Beginn der Seneszenz abnimmt, kann es dann zu einem Anstieg in der Menge an Wasserstoffperoxid kommen. Ulrike Zentgraf in Tübingen hat kürzlich gezeigt, dass die Menge an Wasserstoffperoxid in Blättern von *Arabidopsis thaliana* kurz vor Beginn der Seneszenz ansteigt [11].



**ABB. 7** Farbnachweis von Wasserstoffperoxid im Leitgewebe eines ausgewachsenen Blattes von *Arabidopsis thaliana*. Das Blatt wurde vor der Färbung durch Extraktion der Chlorophylle gebleicht. Das rechte Bild zeigt einen vergrößerten Ausschnitt. Bild: C. Desel, Botanisches Institut der CAU Kiel.



Als antagonistisch wirkendes Signalmolekül kann Stickstoffmonoxid (NO) die Seneszenzprozesse regulieren. Es kann sowohl die Seneszenz als auch Fruchtungsprozesse verzögern [6]. Es ist denkbar, dass das Verhältnis dieser beiden Signalmoleküle über den Beginn und Verlauf der Seneszenzprozesse entscheidet. Von beiden Signalmolekülen weiß man, dass sie die Aktivität von Genen regulieren, unter anderem von Genen für Transkriptionsfaktoren.

Während man beginnt, die Steuerung von Seneszenzprozessen bei einjährigen Pflanzen und bei Pflanzenorganen zu verstehen, sind die Faktoren, die das Alter von mehrjährigen polykarpischen Pflanzen steuern, noch nicht bekannt. Die einzige Baumart, von der transgene Linien für molekulargenetische Untersuchungen zur Verfügung stehen, ist die Pappel (*Populus tremula*, *Populus alba*). Darunter gibt es auch transgene Pflanzen mit verändertem Gehalt an antioxidativen Enzymsystemen. Ob sich die erhöhte antioxidative Kapazität in den Blättern dieser Pflanzen auch auf das Lebensalter auswirkt, lässt sich aber momentan noch nicht absehen.

### Zusammenfassung

Bei vielen Pflanzen ist die Alterung mit der sexuellen Reproduktion verbunden. Bei diesen als monokarpisch bezeichneten Pflanzen kommt es nach dem Fruchten zum Tod. Mehrjährige polykarpische Pflanzen, die mehrfach fruchten, bevor sie sterben, altern unabhängig von ihrer Reproduktion. Pflanzen unterschiedlichen Alters können sich in der Morphologie und im Stoffwechsel unterscheiden. Ältere Pflanzen haben eine niedrigere Stressresistenz und können reaktive Sauerstoffverbindungen schlechter entgiften als jüngere Pflanzen. Wie bei tierischen Organismen sind diese Sauerstoffverbindungen an der Alterung beteiligt. Sie wirken in hoher Konzentration toxisch und können in geringen Mengen Signalwirkung haben.

### Literatur

- [1] Y. Guo, S. Gan, AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence, *Plant Journal* 2006, 46, 601-612.
- [2] K. Humbeck, K. Krupinska, The abundance of minor chlorophyll A/b-binding proteins CP29 and LHCl of barley (*Hordeum vulgare* L.) during leaf senescence is controlled by light, *J. Exp. Bot.* 2003, 54, 375-383.
- [3] K. Krupinska, Warum wird das Blattgrün im Herbst abgebaut?, *Biol. Unserer Zeit* 2006, 36, 278.
- [4] K. Krupinska, Atmungskomplex in den Chloroplasten löst Alterungsprozesse aus, *Biol. Unserer Zeit* 2005, 35, 294-295.
- [5] K. Krupinska, Cannabis sativa L. – Nutzpflanze mit Vergangenheit und Zukunft, *Biol. Unserer Zeit* 1997, 27, 123-129.
- [6] Y. Y. Leshem, Nitric oxide in plants. Occurrence, Function and Use, 2000, Kluwer Academic Publishers, Niederlande.
- [7] A. Miller, C. H. Tsau, D. Hemphill, M. Endres, S. Rodermel, M. Spalding, Elevated CO<sub>2</sub> effects during leaf ontogeny – a new perspective on acclimation, *Plant Physiology* 1997, 115, 1195-1200.
- [8] H. Molisch, Die Lebensdauer der Pflanzen, 1929, Verlag Gustav Fischer, Jena.
- [9] S. Munné-Bosch, L. Alegre, Plant aging increases oxidative stress in chloroplasts, *Planta* 2002, 214, 608-615.
- [10] L. D. Noodén, J. P. Penney, Correlative controls of senescence and plant death in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), *J. Exp. Bot.* 2001, 52, 2151-2159.
- [11] P. Zimmermann, C. Heinlein, G. Orendi, U. Zentgraf, Senescence-specific regulation of catalases in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, *Plant, Cell and Environment* 2006, 29, 1049-1060.

### Die Autorin



Karin Krupinska, geb. 1954 in Kassel. Promotion 1984 im Fachbereich Biologie der Universität Marburg; 1986-1987 Forschungsaufenthalt am Carlsberg-Forschungszentrum in Kopenhagen; 1994 Habilitation; 1990 bis 1995 Leiterin einer vom BMFT geförderten Nachwuchsgruppe am Institut für Allgemeine Botanik in Hamburg; 1995-1998 Lehrstuhl für Allgemeine Botanik am Botanischen Institut der Universität zu Köln; ab 1998 Professorin für Zellbiologie am Botanischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. Forschungsgebiete: Regulation der Blattseneszenz; Genexpression in Plastiden; Funktion der Tocochromanole (Vitamin E).

#### Korrespondenz:

Prof. Dr. Karin Krupinska  
Botanisches Institut  
Olshausenstraße 40  
24098 Kiel  
Email: kkrupinska@bot.uni-kiel.de