

Matthias R. Zimmermann, Hubert H. Felle, Gießen;
Axel Mithöfer, Jena

Systempotentiale – Neuartige elektrische Signale in Pflanzen

Die Existenz elektrischer Signale in Pflanzen ist schon seit langem bekannt. Bisher unterschied man Aktionspotential und Variationspotential. Beide Signale beruhen auf einer Depolarisierung der Membran und sind in der Lage, die Information auch über längere Distanzen zu leiten. Durch einen neuartigen methodischen Ansatz mithilfe von Mikroelektroden, die im Zellwandbereich der Zellen platziert werden, konnte jetzt zum ersten Mal ein dritter Typ von elektrischen Signalen nachgewiesen werden. Dieses Systempotential beruht auf Hyperpolarisierung der Membran und ist ebenso ein Langstreckensignal. Es gibt erste experimentelle Hinweise dafür, dass das Systempotential eine Rolle bei der Verteidigung der Pflanzen gegen Fraßfeinde spielen könnte.

Elektrische Phänomene in lebenden Organismen werden gemeinhin mit vielzelligen Tieren und deren Nervenbahnen assoziiert. Dabei ist ihre Existenz seit mehr als 135 Jahren auch für Höhere Pflanzen bekannt. Schon 1873 schrieb der englische Physiologe John Scott Burden-Sanderson (1828–1905) in der Fachzeitschrift *Proceedings of the Royal Society of London* eine Abhandlung mit dem Titel „Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*“. Bereits Charles Darwin war von dieser Pflanze, der Venusfliegenfalle, fasziniert. Er war es auch, der Burden-Sanderson in ihrer gemeinsamen Korrespondenz auf diese insektenfangende, carnivore Pflanze aufmerksam machte.

Dionaea fängt ihre Beute durch eine schnelle Klappbewegung ihrer Fangblätter (Abb. 1). Diese Bewegung wird, wie wir heute wissen, durch Aktionspotentiale ausgelöst. Danach wurde es zunächst still um die elektrischen Signale in Pflanzen, wohl nicht zuletzt, weil Darwin und viele ihm nachfolgende Botaniker ihre Aufmerksamkeit mehr auf chemische Signale lenkten. Erst Arbeiten in den 1960er Jahren von Takao Sibaoka an der berührungsempfindlichen Sinnespflanze *Mimosa pudica* [1] rückten die elektrische Signalleitung in Pflanzen wieder mehr in den Fokus der Pflanzenphysiologen. Mittlerweile weiß man, dass elektrische Signale von allen Pflanzen genutzt werden können, um verschiedene physiologische Prozesse zu steuern; dazu gehören neben der Bewegung der Blätter bei *Dionaea* und der Mimose auch die Erhöhung der Respiration und des Gasaustausches, eine Reduktion des Phloemtransportes, die Induktion von Genexpression und anderes mehr [2].



Abb. 1. *Dionaea muscipula*, die Venusfliegenfalle. Blick auf das geöffnete Schnappblatt. Bei Berührung der schwarzen Fühlborsten werden Aktionspotentiale erzeugt, die sich nach allen Seiten rasch ausbreiten (6–20 cm/s). Darauf klappen die Blattspreitenhälften durch ein osmotisch gesteuertes Scharniergelenk in der Hauptrippe zu und halten die Beute wie in einer Reuse gefangen. [Photo Noah Elhardt/Wikipedia]

Elektrische Signalleitung in Pflanzen

Bislang kannte man zwei verschiedene elektrische Langstreckensignale, das Aktionspotential und das Variationspotential [3]. Beide sind sowohl akropetal (in Richtung Sprossspitze)

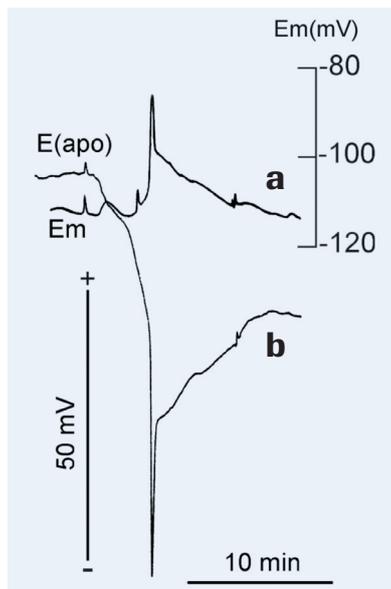


Abb. 2. Aktionspotential bei Pflanzen (ausgelöst durch Raupenbiss!). – **a.** E_m : Elektrische Spannung gemessen an der Plasmamembran (d.h. Messelektrode im Zellinneren, Referenzelektrode z.B. als Erdreferenz) in Millivolt. Das Ruhepotential liegt hier bei ca. -115 mV , doch kann es bei Pflanzen je nach Gewebe und physiologischem Zustand auch andere Werte annehmen, weshalb man meist nur die Spannungsdifferenzen angibt. Das Aktionspotential zeigt die typische Depolarisierung, hervorgerufen durch schlagartiges Öffnen

von Ionenkanälen und die Diffusion von Anionen nach außen. – **b.** $E(\text{apo})$: Elektrische Spannung gemessen außerhalb des Zellkörpers, im Apoplasten (vgl. Abb. 4). Der rasche Austritt von Anionen macht den Apoplasten negativer gegenüber der Referenz. Das Aktionspotential stellt sich bei dieser Messung als Hyperpolarisierung dar (Aus Schlag nach unten). Das Zeitintervall 10 min gilt für beide Messungen.

als auch basipetal (in Richtung Wurzel) gerichtete Signale, die über das Phloem und Xylem, also die Leitungsbahnen für Nährstoffe und Wasser, weitergeleitet werden können.

Aktionspotentiale werden nur durch Reize ausgelöst, die eine gewisse Reizschwelle überschreiten, und basieren auf der Aktivierung von Ionenkanälen. Diese Aktivierung zeigt sich in Form einer kurzzeitigen Depolarisierung der Membran: Das im Ruhezustand gegenüber der Außenseite negativ geladene Cytoplasma verändert sich in Richtung positiver Werte (Abb. 2a). Die anschließende Repolarisierung geht fließend in eine Hyperpolarisierung über (Abb. 3) und kehrt danach zum Ruhepotential zurück. Den Zustand, der bei der Überschreitung des Reizschwellenpotentials eintritt, bezeichnet man als Erregung. Eine solche Erregung führt immer zu einem voll ausgebildeten Aktionspotential, das stets gleich aussieht, weil es sich um einen koordinierten physiologischen Prozess an der Zellmembran handelt, bei

dem in definierter Reihenfolge verschiedene Kanäle und Pumpen zu „arbeiten“ beginnen. Es handelt sich dementsprechend um eine „Alles oder Nichts Reaktion“. Aktionspotentiale in Pflanzen breiten sich dann fortschreitend mit einer Geschwindigkeit von 20 bis 400 cm/min in alle Richtungen aus. Sie können durch Berührung, Kälte, Hitze oder chemische Reize initiiert werden.

Variationspotentiale sind elektrische Signale, die ebenfalls durch eine reizausgelöste Depolarisierung mit anschließender, allerdings verzögerter Repolarisierung der Membran charakterisiert sind. Sie breiten sich nicht selbst aus, variieren mit der Intensität des auslösenden Reizes und werden durch eine Art Druckwelle ausgelöst. Die Druckänderungen haben Einfluss auf die Funktionalität der Protonen-Pumpen. Auf diese Weise wird die Druckänderung in elektrische Signale umgewandelt. Sehr wahrscheinlich werden Variationspotentiale im Xylem und seinen direkt benachbarten Zellen weitergeleitet. Die Amplitude und die Geschwindigkeit des Variationspotentials nehmen mit der Entfernung vom Reizort ab, da auch der auslösende Zelldruck (Turgor) über die Strecke abnimmt. Der primär auslösende Reiz kann eine Verwundung oder eine Flamme sein. Die Depolarisierung beim Variationspotential beruht auf einer Inaktivierung der in der Plasmamembran befindlichen Protonen-Pumpen, die in Pflanzen im Wesentlichen für die Aufrechterhaltung des Ruhepotentials und für die Einstellung eines günstigen pH -Wertes verantwortlich sind, indem sie ständig Protonen entgegen des Ladungs- und Konzentrationsgradienten nach außen transportieren. Bei der Inaktivierung der Protonen-Pumpe bricht das Ruhepotential langsam zusammen.

Die Bedeutung elektrischer Signale für Pflanzen

Warum nutzen Pflanzen elektrische Signale? Es ist zu vermuten, dass bestimmte Stresssituationen durch relativ schnelle Reaktionen besser bewältigt werden können, wie zum Beispiel bei einer Verwundung durch Herbivorenfraß. Solche Reaktionen sollten nicht nur lokal am Reizort erfolgen, sondern auch systemisch, das heißt auch in nicht gereizten, entfernt liegenden Organen und Geweben, um prophylaktische Abwehrreaktionen, wie zum Beispiel die Synthese und Akkumulation von toxischen Metaboliten, einleiten zu können.

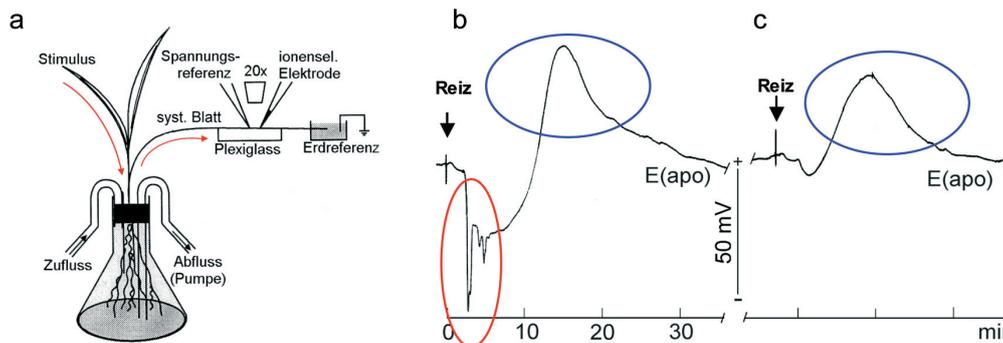


Abb. 3. Nachweis elektrischer Signale bei Pflanzen. – **a.** Messanordnung zum Nachweis der elektrischen Signale. Der Stimulus wird an einem Blatt appliziert, und das induzierte elektrische Signal wandert vom gereizten Blatt in den Spross und von dort in ein benachbartes Blatt (rote Pfeile), wo die Messelektroden (entweder ionenselektiv oder für Potentialmessungen) platziert sind. Als Erdreferenz ist die Referenzelektrode bezeichnet. – **b.** Typischer Verlauf

eines Aktionspotentials, wobei die schnelle und starke Depolarisierung der Plasmamembran zu Beginn (hier als Hyperpolarisierung im Apoplasten, $E(\text{apo})$, gemessen) hervorgehoben wurde (rotes Oval). – **c.** Typischer Verlauf eines Systempotentials, gemessen im Apoplasten. – Blaue Ovale kennzeichnen die Hyperpolarisierung, die beim Aktionspotential bei der Repolarisierung auftritt und beim Systempotential die Welle darstellt, mit der sich die Erregung ausbreitet.



Abb. 4. Schematischer Schnitt durch die oberen Schichten eines Blattes. Durch geöffnete Stomata (dunkelgrün) auf der Blattoberfläche (hellgrün) werden die Messelektroden (für Potentialmessungen oder ionenselektive Elektroden) in das innere Blattgewebe eingeführt und im Apoplasten (grau) positioniert, ohne die Pflanze zu verletzen. Mit zwei gleichzeitig eingeführten Elektroden kann man Parallelmessungen durchführen oder verschiedene Parameter abgreifen. Die Referenzelektroden sind nicht abgebildet.

Weil lokale, durch externe Reize ausgelöste Spannungsänderungen an der Plasmamembran aufgrund des hohen Systemwiderstandes nach wenigen Millimetern verschwinden und somit als elektrische Signale über längere Distanzen innerhalb der Pflanze nicht infrage kommen, werden effektivere Signalübertragungen notwendig, wie die Aktionspotentiale oder auch die für Pflanzen typischen Variationspotentiale, die dann Informationen über längere Strecken, wie zum Beispiel von Blatt zu Blatt, übermitteln können. Bislang wurden Aktionspotentiale und Variationspotentiale als die einzigen elektrischen Langstreckensignale bei Pflanzen angesehen. Allerdings kann das Variationspotential nur von sehr starken Reizen ausgelöst werden (vor allem Verletzungen), während das Aktionspotential recht unspezifische Informationen übermitteln kann. So ist das Aktionspotential bei *Dionaea* nichts anderes als ein Auslösefaktor für das Zuklappen des Fangblattes. Was bislang fehlte, war ein systemisches Signal, das von relativ schwachen Reizen ausgelöst wird, reizspezifisch bei nicht spezialisierten Pflanzen auftritt und Information von Organ zu Organ überträgt.

Die Entdeckung des Systempotentials

Bei Studien zu elektrischen Signalleitungen bei monokotylen Pflanzen fiel auf, dass Reize wie K^+ , Ca^{2+} , oder NH_4^+ -Ionen in unterschwelligen Konzentrationen, in denen sie kein Aktionspotential mehr generieren können, trotzdem ein sich ausbreitendes elektrisches Signal auslösen, das

systemisch weitergeleitet wurde (Abb. 3a, c) [4, 5]. Es konnte auch gezeigt werden, dass diese Signale reizspezifisch waren und von der Reizstärke abhingen. Nachgewiesen wurde diese bislang unbekannte elektrische Reizleitung durch eine neuartige Messmethode: Die für die Messungen notwendigen, faserartigen Feinglas-Mikroelektroden wurden, ohne das Blatt zu verletzen, durch geöffnete Stomata hindurch in die Blätter und dort in den außerhalb des membranumgrenzten Protoplasten liegenden Zellwandbereich (Apoplast) des inneren Blattgewebes positioniert (Abb. 4): Die auf diese Weise gemessenen reizinduzierten Spannungs- beziehungsweise Potentialänderungen sind in ihrer Polarität den Spannungsänderungen an der anliegenden Plasmamembran in der Regel invers (Abb. 2, vgl. Legende). Das bedeutet, dass eine Depolarisierung der Membran als Hyperpolarisierung im Apoplasten gemessen wird, und umgekehrt, eine Hyperpolarisierung der Membran als Depolarisierung detektiert wird (vgl. Abb. 3b und c). Diese Messanordnung hat zwei wesentliche Vorteile: Zum einen muss keine der Elektroden in der Zelle plaziert und die Zelle damit verletzt werden, und zum anderen können auf diesem indirekten Weg geringe Potentialänderungen an der Membran gemessen werden, die sonst im Rauschen untergehen.

Mithilfe dieser Messmethode konnte nachgewiesen werden, dass in Pflanzen eine dritte Form der elektrischen Signalleitung über längere Distanzen existiert (Abb. 3c) [4]. Dieses Signal kann durch Verwundung ausgelöst werden. Wird ein Blatt der Pflanze verletzt und eine Salzlösung auf die Wundstelle gegeben, die einen abiotischen Stress simuliert, so ist die ausgelöste Reaktion je nach Art und Konzentration der zugegebenen Kationen unterschiedlich hoch und kann über lange Strecken in unverletzten Blättern gemessen werden (Abb. 5): Das Signal pflanzt sich vom gereizten Blatt über den Spross bis zum nächsten Blatt, also systemisch, fort. Die Geschwindigkeit, mit der sich diese Signale in Form von Spannungsänderungen ausbreiten, beträgt zwischen 5 und 10 cm/min. Hierbei werden die Spannungsänderungen über die Zellmembran durch die Aktivierung von Protonen-Pumpen verursacht, was eine Hyperpolarisierung der Membran nach sich zieht (die sich bei der Messung im Apoplasten als Depolarisierung darstellt: Abb. 3c).

Eine detaillierte Analyse der Ionen im Apoplasten mittels ionenselektiver Elektroden zeigte zudem eindeutig, dass alle messbaren Ionenflüsse eine Folge der Potentialänderung

Tab. Vergleich der elektrischen Signale in Pflanzen.

Charakteristika	Aktionspotential	Variationspotential	Systempotential
Induktion	Übertreten der Spannungsschwelle	Schneller Turgoranstieg	Plasmamembran-Depolarisierung
Ausbreitung	selbst	nicht selbst, durch Turgor	selbst
Geschwindigkeit	20-400 cm/min	5-100 cm/min	5-10 cm/min
Mechanismus	Aktivierung von Ionenkanälen	Inaktivierung von Protonen-Pumpen	Aktivierung von Protonen-Pumpen
Spannungscharakteristik	Depolarisierung	Depolarisierung	Hyperpolarisierung
Dauer	< 20 s	10 s bis min	8-12 min
Signal	Alles-oder-Nichts	abgestuft, variabel	stimulusabhängig

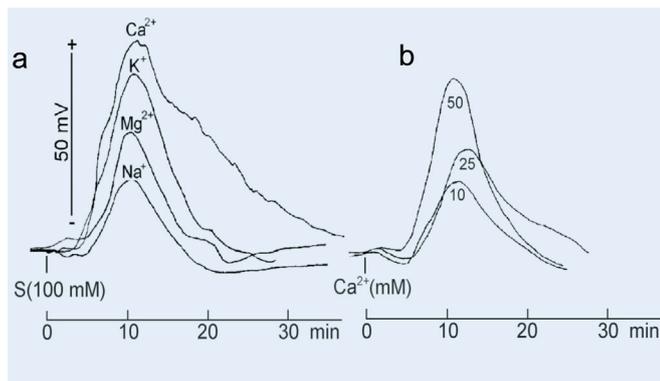


Abb. 5. Messungen vom Systempotential im Apoplasten an Gerste (*Hordeum vulgare*). Zum Zeitpunkt 0 wurden die angegebenen Ionen als Stimulus (S) appliziert und Aufbau und Abklingen des Potentials an der betreffenden Stelle über die Zeit gemessen. – **a.** Die Systempotentiale wurden jeweils durch verschiedene Kationen ausgelöst, die auf eine Wundstelle appliziert wurden. – **b.** Konzentrationsabhängiges Auslösen von Systempotentialen durch Ca^{2+} -Ionen. Diese Befunde demonstrieren, dass mit dem Systempotential Informationen über Art und Stärke von Reizen weitergeleitet werden können.

und nicht dessen Auslöser sind. Das so gemessene „Systempotential“ ist dementsprechend weder mit einem klassischen Aktionspotential noch mit einem Variationspotential vergleichbar, die beide auf Depolarisierung beruhen (vergleiche Tabelle). Darüber hinaus ist das Systempotential modulierbar: Die Stärke ebenso wie die Art des auslösenden Reizes können die Amplitude des systemischen Signals beeinflussen (Abb. 5); somit können wesentlich mehr Informationen codiert und übertragen werden.

Fazit und Ausblick

Das Systempotential konnte sowohl in verschiedenen Monokotylen als auch in Dikotylen Pflanzen nachgewiesen werden, darunter Mais (*Zea mays*), Gerste (*Hordeum vulgare*) und Tabak (*Nicotiana tabacum*). Diese Vielfalt ist ein deutlicher Hinweis darauf, dass es sich um ein allgemeines Prinzip der elektrischen Erregungsleitung in Pflanzen handelt. Die nächste Aufgabe besteht nun darin, die biologische und physiologische Bedeutung des Systempotentials für die Pflanze weiter zu untersuchen. Das heißt, es ist zu klären, unter welchen Bedingungen solch ein Signal in der Natur tatsächlich verursacht und wodurch es ausgelöst wird und welche Prozesse in der Pflanze durch das Systempotential initiiert werden. Erste Ergebnisse deuten bereits darauf hin, dass diese neuartigen elektrischen Signale durch Herbivorenfraß, zum Beispiel von Insektenlarven, ausgelöst werden können und in vom Befallsort entfernten Organen der Pflanze an der Induktion von Abwehrreaktionen beteiligt sind.

Literatur

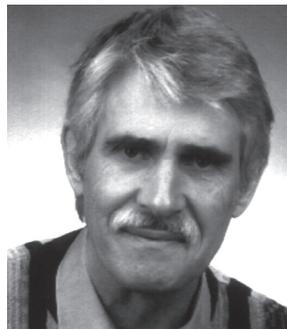
[1] T. S. Sibaoka, *Science* **137**, 226 (1962). – [2] J. Fromm, S. Lautner, *Plant Cell Environ.* **30**, 249 (2006). – [3] E. Davies: Electrical signals in plants: facts and hypothesis. In: A. G. Volkov (Hrsg.): *Plant electrophysiology*. Springer-Verlag, Berlin 2006. – [4] H. H. Felle, M. R. Zimmermann, *Planta* **226**, 203 (2007). – [5] M. R. Zimmermann et al., *Plant Physiol.* **149**, 1593 (2009).



Matthias R. Zimmermann (geb. 31. Juli 1975, Heidelberg), studierte von 1999 bis 2004 Biologie an den Universitäten Heidelberg und Gießen. Nach seinem Diplom begann er 2005 seine Promotion im Rahmen eines DFG-geförderten Projektes unter der Anleitung von Prof. Dr. H. H. Felle an der Universität Gießen über systemische, elektrophysiologische Signalübertragung in Pflanzen.

Institut für Allgemeine und Spezielle

Botanik der Universität Gießen, Senckenbergstr. 17, 35390 Gießen. E-Mail: Matthias.R.Zimmermann@bot1.bio.uni-giessen.de



Prof. Dr. **Hubert H. Felle** (geb. 28. Oktober 1943, Salzburg, Österreich), studierte Biologie und promovierte an der Universität Tübingen. Auf eine 2-jährige Post-doc-Zeit an der Yale University (Medical School), USA, folgten die Habilitation an der Universität Gießen und darauf die Ernennung zum Privatdozenten und apl. Professor. Dort ist er Leiter der Arbeitsgruppe „Elektrophysiologische Signalübertragung“.

Institut für Allgemeine und Spezielle Botanik der Universität Gießen, Senckenbergstr. 17, 35390 Gießen. E-Mail: Hubert.Felle@bio.uni-giessen.de



Priv. Doz. Dr. **Axel Mithöfer** (geb. 6. März 1961, Osnabrück) studierte Biologie an der Universität Osnabrück und promovierte 1992 am Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie an der Ruhr-Universität Bochum. 1999 habilitierte er sich im Fach Botanik an der LMU München mit Arbeiten zu Pflanze-Pathogen-Wechselwirkungen. Seit 2003 ist er Leiter der Arbeitsgruppe „Plant Defence Physiology“ am Max-Planck-Institut für Chemische Ökologie in der Abteilung Bioorganische Chemie in Jena.

Max-Planck-Institut für Chemische Ökologie, Hans-Knöll-Str. 8, 07745 Jena. E-Mail: amithoefer@ice.mpg.de