

# Tagesperiodische Wachstumsschwankungen in jungen Blättern und Wurzeln von Blütenpflanzen

Achim Walter (Zürich)

## Zusammenfassung

Pflanzen sind ortsfeste Organismen, die während ihrer Entwicklung einer erheblichen Variation von Umweltfaktoren ausgesetzt sind. Ihre Wachstumsprozesse finden in Geweben statt, die einen hohen Wassergehalt aufweisen. Das koordinierte Ablaufen von Wachstumsprozessen während eines Tagesganges setzt einen genügenden Nachschub von Wasser, Kohlenhydraten, Energie und mineralischen Nährstoffen voraus. Abhängig von der Organisationsform des pflanzlichen Körperbaus gestaltet sich die zeitliche Verfügbarkeit dieser «Wachstumssubstrate» innerhalb von 24 Stunden unterschiedlich. Daher kommt es in Blättern von Pflanzen unterschiedlicher Organisationsformen zu unterschiedlichen Strategien hinsichtlich des Zeitpunkts des maximalen Wachstums während des Tagesganges. Blätter von Gräsern wachsen zu beliebigen Zeitpunkten zu; bei ihnen ist die Wachstumszone nicht der Umwelt exponiert, betreibt selbst noch keine Photosynthese und erfährt keinen Wasserverlust durch Transpiration. Blätter typischer eudikotyler Pflanzen haben dagegen keine räumlich getrennten Zonen von Wachstum und Photosynthese und ihre Wachstumszone ist bereits der Umwelt exponiert. Zeiten maximalen Wachstums liegen hier an den Tag-Nacht-Übergängen. Sukkulente Pflanzen, die ihre Spaltöffnungen tagsüber geschlossen halten, wachsen praktisch ausschliesslich am Tag. Diese unterschiedlichen Wachstumsstrategien sind bislang nur wenig untersucht und in ihrer Konsequenz hinsichtlich der anthropogenen Nutzung von Pflanzen kaum diskutiert.

Der Artikel basiert auf der Einführungsvorlesung «Fest verwurzelt und doch hoch dynamisch – Pflanzenwachstum neu verstehen», gehalten von Achim Walter am 8.4.2011 an der ETH Zürich.

## Diel growth fluctuations in young leaves and roots of flowering plants

Plants are sessile organisms that are exposed to a pronounced variation of environmental factors during their development. Plant growth processes take place in tissues with high water content. The coordinated implementation of diel (24 h) growth processes requires a sufficient supply of water, carbohydrates, energy and mineral nutrients. The temporal availability of these «growth substrates» differs during 24 h depending on the organization of the plant body plan. Therefore, leaves of plants with different organization show different strategies with respect to the timing of their maximal growth rate during the diel cycle. Grass leaves grow maximally at random times. Their growth zone is not exposed to the environment, does not conduct photosynthesis and does not lose water due to transpiration. Leaves of typical eudicot plants do not have separate zones of growth and photosynthesis and the growth zone is exposed towards the environment. Maximal growth takes place at day-night-transitions. Succulent plants close their stomata and grow preferentially during the day. These different growth strategies are hardly investigated up to now and their consequences with respect to human utilization of plants are hardly discussed.

This article is based on the introductory lecture «Firmly rooted but highly dynamic – a novel approach to capture plant growth» given by Achim Walter on 04/08/2011 at ETH Zurich.

**Schlagwörter:** Physiologie – Photosynthese – Bildverarbeitung – Agrarwissenschaften – Blatt – Wurzel  
**Keywords:** physiology – photosynthesis – image processing – agricultural sciences – leaf – root

## 1 KONZEPTFORMULIERUNG – WACHSTUM IST EIN DYNAMISCHER PROZESS

Pflanzen sind ein omnipräsenter Teil unserer Umwelt. Nahezu überall, wo menschliches Leben möglich ist, gedeiht eine Vielfalt von Pflanzen. Pflanzliches Leben erscheint den meisten Menschen statisch, da sich Pflanzen nicht aktiv fortbewegen. Neben ihren ökologischen und ästhetischen Funktionen erfüllen Pflanzen für uns vor allem einen Zweck: Während ihres Wachstums bringen sie «en passant» Gewebe, Organe und Produkte hervor, die wir kaum anderweitig synthetisieren können und die für unser Leben essenziell sind. Wir kultivieren Pflanzen, um ihre Gewebe und Organe als Nahrungsmittel, als Tierfutter oder als Rohstoffe für Kleidung, Baumaterialien oder zur Energieproduktion zu verwenden. Dabei bauen wir Pflanzen nicht nur an, sondern wir bringen sie gezielt zur Vermehrung, selektieren, züchten und verändern sie von Generation zu Generation. Nahezu jedes pflanzenwissenschaftliche Forschungsprojekt, das einen Praxisbezug avisiert, macht daher eine Aussage darüber, wie Wachstum durch geplante Experimente verändert wird bzw. wie Wachstumsveränderungen festgestellt werden sollen. Man sollte also meinen, dass das Verständnis pflanzlicher Wachstumsprozesse so weit entwickelt ist, dass es nichts Grundlegendes mehr zu analysieren gäbe. Doch dem ist nicht so. Die dynamische Natur von pflanzlichen Wachstumserscheinungen und Reaktionen ist Pflanzenwissenschaftlern zwar schon lange bekannt (DARWIN, 1875, 1880, 1899; SACHS 1887), wird aber selbst in vielen modernen Forschungsansätzen nicht berücksichtigt.

Eine zentrale Wissenslücke kommt durch die intuitive, unzutreffende Annahme zustande, dass Pflanzen statische Lebewesen sind, deren kurzfristige, zeitliche Bewegungen und Wachstumsreaktionen irrelevant sind. Pflanzliches Wachstum ist jedoch ein hoch koordiniert und dynamischer Prozess: Es verläuft nicht gleichmässig, nicht ruckartig, nicht zufällig, sondern es folgt bestimmten Mustern und Verteilungen. Typischerweise bewegen sich Pflanzen dabei auch senkrecht zu ihrer Hauptwachstumsrichtung, da nicht alle Gewebe synchronisiert miteinander wachsen, sondern Phasenverschiebungen zu sogenannten «Circumnutationsbewegungen» führen (Abb. 1). Die meisten Bewegungen, Wachstumsprozesse und Veränderungen der Geschwindigkeit von Wachstumsprozessen spielen sich langsamer ab, als wir dies mit unserem Wahrnehmungsapparat erfassen können. In Zeitraffer-Aufnahmen sind diese Prozesse und ihre Veränderungen zwar leicht darzustellen; dennoch

gibt es nur vergleichsweise wenige Untersuchungen dazu, wann ein Blatt, wann eine Wurzel, wann eine Weizenähre zuwächst. Dieser Artikel soll eine Einführung in dieses Thema darstellen und die mögliche Relevanz von Befunden dieses Forschungsgebietes aufzeigen.

### 1.1 Grundzüge der pflanzlichen Organisation: Photosynthese und Wachstum verlaufen nicht synchron

Pflanzen sind autotrophe Organismen. Das heisst, ihr Metabolismus ist lediglich auf die Aufnahme von Energie und anorganischer Materie angewiesen. Die Energiegewinnung erfolgt über die Lichtsammelkomplexe der Photosynthese-Apparate in den Chloroplasten sowie über Atmungsprozesse. Diese Energie wird genutzt, um organische Verbindungen aus mineralischen Nährstoffen, Kohlendioxid (CO<sub>2</sub>) und Wasser aufzubauen. Wesentliche biochemische Reaktionen sind hierbei die «Dunkelreaktion» der Photosynthese sowie viele direkt oder indirekt mit der Photosynthese in Zusammenhang stehende Stoffwechselwege. Die Photosynthese dient zwar der Konversion von Sonnenenergie in chemisch für uns und andere, heterotrophe Organismen nutzbare chemische Energie, aber sie ist nicht «gleichzusetzen» mit den Wachstumsprozessen der Pflanze. Während der Photosynthese werden Kohlenhydrate aufgebaut, deren Synthese ihrerseits Voraussetzung für die Synthese vieler anderer Verbindungen ist, die die pflanzliche Biomasse ausmachen. Jedoch werden die syn-

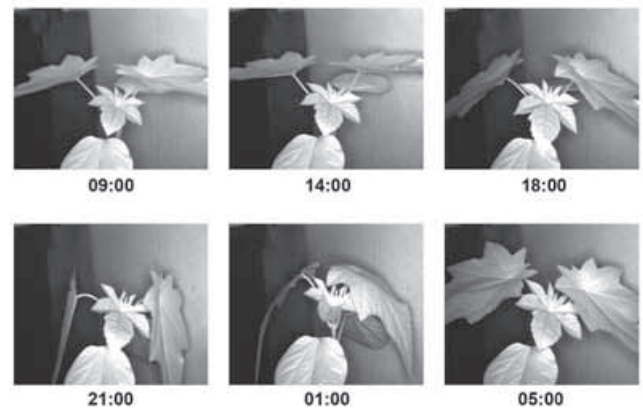


Abb. 1. Blattorientierung von *Ricinus communis* während 24 h. Circumnutations-Bewegungen der Stiele und Mittelrippen sorgen vor allem in der Nacht für eine dynamische Veränderung der Blattposition und -orientierung.

Fig. 1. Leaf orientation of *Ricinus communis* during 24 h. Circumnutations of petioles and midveins cause a dynamical change of leaf orientation especially at night.

thetisierten Verbindungen nicht notwendigerweise unmittelbar in den Aufbau der Biomasse investiert, sondern oft zwischengespeichert, an andere Orte transportiert, für Abwehr oder Kommunikationszwecke eingesetzt, ausgetrieben oder zur Energie- oder Energiegewinnung rasch wieder abgebaut. Nur etwa die Hälfte des einmal in der Photosynthese assimilierten Kohlenstoffes verbleibt auch langfristig in einer Pflanze (LAMBERS et al., 1998). Anders ausgedrückt: Eine höhere Photosyntheserate oder -leistung einer Pflanze resultiert nicht unbedingt in einem intensiveren Wachstum der Pflanze oder eines bestimmten Organs.

Um wachsen zu können, muss die Pflanze neben Kohlenhydraten, aus denen Speicher-Polymere wie Stärke und Zellwandgerüst-Polymere wie Zellulose angelegt werden, weitere «Wachstumssubstrate» in koordinierter Art und Weise zur Verfügung haben. Dies sind mineralische Nährelemente, Wasser, Energie und Sauerstoff. Die Photosynthese ist daher zwar eine herausragende Voraussetzung für das Ablaufen von Wachstumsprozessen, aber sie stellt nur einen von mehreren Eingangskanälen dar, über den «Substrate» für Wachstumsprozesse bereitgestellt werden.

## 1.2 Unterschiedliche Photosynthese-Strategien von Pflanzen mit unterschiedlicher Organisationsform

Dennoch ist es notwendig, an dieser Stelle näher auf die Photosynthese einzugehen, um zu verstehen, wieso es zur Realisierung von unterschiedlichen Wachstumsstrategien bei Pflanzen mit unterschiedlicher Organisationsform kommen kann. Während der Photosynthese wird Lichtenergie eingefangen, um mit ihrer Hilfe organische Verbindungen aufzubauen. Während des Wachstums werden diese organischen Verbindungen dann zu funktioneller, pflanzlicher Biomasse aufgebaut. Beide Prozesse, Photosynthese und Wachstum, sind im Verlauf der Evolution so optimiert worden, dass verschiedene Typen von Pflanzen in verschiedenen Umwelten möglichst erfolgreich gedeihen konnten. Dies erfordert teilweise unterschiedliche Strategien. Bei der Photosynthese sind dies die gut erforschten Strategien der  $C_3$ ,  $C_4$  und CAM-Pflanzen.  $C_3$ -Pflanzen bilden als erstes biochemisches Produkt der Photosynthese ein Kohlenhydrat mit einem Grundgerüst von drei Kohlenstoffatomen (3-Phosphoglycerat). Die meisten Pflanzen unserer Breiten verfolgen diese Strategie.  $C_4$ -Pflanzen fixieren  $CO_2$  in einem ersten Schritt in einem Kohlenhydrat mit vier Kohlenstoffatomen (Malat), und sie führen bestimmte biochemische Reaktionen in räumlich voneinander getrennten Geweben durch. Dies führt letztendlich dazu, dass diese

Pflanzen eine höhere Nutzungseffizienz für Wasser aufweisen, aber typischerweise mehr Energie (höhere Lichtstärken) für ein angemessenes Wachstum benötigen im Vergleich zu  $C_3$ -Pflanzen. Mais und Zuckerrohr sind typische  $C_4$ -Pflanzen.

Die dritte zentrale Photosynthese-strategie ist schliesslich diejenige der Pflanzen, die einen sogenannten «Crassulacean Acid Metabolism» (CAM, Crassulaceen-Säurestoffwechsel) betreiben. Diese Pflanzen öffnen ihre Spaltöffnungen nur nachts und lassen sie tagsüber geschlossen. Dadurch können sie bei sehr geringer Wasserverfügbarkeit und unter hohen Temperaturen gedeihen. Dieser funktionellen Gruppe gehören vor allem sukkulente Pflanzen an, die sich unter anderem hierdurch an aride Klimate angepasst haben. Alle funktionellen Gruppen können Licht naturgemäss nur tagsüber einfangen. Die Unterschiede zwischen den funktionellen Gruppen beruhen darauf, dass die mit dieser Lichtenergie angetriebenen, biochemischen Reaktionen entweder gleichzeitig mit dem Energie-Einfang (tagsüber,  $C_3$ ) oder phasenverschoben (nachts, CAM) stattfinden – bzw. dass sie in den gleichen Organellen ablaufen, in denen der Lichteinfang stattfindet ( $C_3$ , CAM) oder in anderen Organellen (in Chloroplasten der Zellen der Leitbündelscheiden,  $C_4$ ). Die drei unterschiedlichen Strategien sind mit einer jeweils unterschiedlichen enzymatischen und morphologischen Ausstattung der Pflanze verbunden und sie führen dazu, dass die Pflanzen unterschiedliche ökologische Nischen besetzen. Ausserdem haben sie sehr direkte Auswirkungen auf die Aufnahme von Wasser und mineralischen Nährstoffen aus dem Boden, da dies im Zuge der Transpiration geschieht. Nur bei geöffneten Stomata wird dem Boden in nennenswertem Umfang Wasser entzogen, in dem wiederum Nährelemente gelöst sind.

## 1.3 Die gleichzeitige Verfügbarkeit von Wasser und Kohlenhydraten ist essenziell für das Ablaufen von Wachstumsprozessen

Die Photosynthese und alle weiteren, nachgelagerten biochemischen Reaktionen können nur in einem wässrigen Milieu ablaufen. Die geregelte Zufuhr von Wasser zu wachsendem Gewebe ist daher für das Funktionieren von Pflanzen unabdingbar. Typische relative Wassergehalte von wachsenden Geweben liegen bei ca. 90%. In Bezug auf das aus dem Boden während der Transpiration aufgenommene Wasser verbleibt dennoch nur etwa 1% dauerhaft in der Pflanze. 99% des aufgenommenen Wassers werden während der Transpiration wieder verdunstet (LAMBERS et al., 1998). Ein Überdruck an Wasser ist aus biophysika-

lischer Sicht der Motor zum Antrieb der Wachstumsprozesse (LOCKHART, 1965; WALTER et al., 2009): Wachstum geschieht nur dann, wenn der Innendruck der Zellen die Zellwände ausdehnen kann. Nur dann wird der kontinuierliche Einbau von Zellwandbausteinen so geregelt, dass es zu einer Vergrößerung der Zellen und zum Wachstum eines Organs kommt. Da die Zellwand zu einem erheblichen Anteil aus Zellulose, also aus Kohlenhydraten, aufgebaut ist, müssen gleichzeitig eine hohe Wasserverfügbarkeit und eine hohe Kohlenhydrat-Produktionsrate gewährleistet sein, um ein koordiniertes Wachstum zu gewährleisten und nicht nur eine kurzfristige, elastische Dehnung von Gewebe oder eine Verdickung von Zellwänden ohne gleichzeitige Streckung zu bewirken.

Der Wachstumsprozess erfolgt also im feuchten, gut mit Wasser versorgten Gewebe. Viele der Strukturen, die wir dann ernten oder nutzen und die uns vorwiegend in ihrer getrockneten Form interessieren, trocknen zu einem späteren Zeitpunkt aus. Plakativ gesagt: Holz wächst nicht als Holz und ein Weizenkorn wächst nicht als Weizenkorn, sondern diese und andere Strukturen wachsen nur dann, wenn sie einen relativen Wassergehalt von etwa 90% haben und wenn die Pflanzen es sich während des Wachstums leisten können, nahezu alles aufgenommene Wasser unmittelbar wieder zu verdunsten. Um ein dynamisches Prozessverständnis von Wachstum zu erhalten, muss daher die unmittelbare Wachstumsleistung des Organs betrachtet werden und nicht der durch sein Trockengewicht charakterisierte Endzustand.

#### 1.4 Pflanzen leben gleichzeitig in zwei verschiedenen, dynamisch variierenden Umwelten

Unter welchen Umständen können Pflanzen nun eine maximale Verfügbarkeit von Wasser und Kohlenhydraten für Wachstumsprozesse realisieren? Gibt es – analog zu den Verhältnissen bei der Photosynthese – auch in Bezug auf die zeitliche Ausprägung der Wachstumsintensität von Pflanzen, also deren Wachstumsdynamik, unterschiedliche Strategien im Pflanzenreich? Gibt es unterschiedliche Strategien in Bezug auf die räumliche Verteilung von Wachstumserscheinungen in verschiedenen Geweben? Gibt es hier Analogien zu den unterschiedlichen pflanzlichen Lebensformen nach Raunkiaer (RAUNKIAER, 1934), die sich hinsichtlich ihrer Überwinterungsstrategie auf einer längeren zeitlichen Skala als der hier betrachteten unterscheiden? Um diese Fragen beantworten zu können, ist es notwendig, die Einbettung der Pflanze in ihre Umwelt

näher zu analysieren. Pflanzen sind sessile Organismen. Demzufolge können sie nicht vor unerwartet kalten Nächten, den heißen Mittagsstunden, langen Trocken- oder Kälteperioden flüchten. Stattdessen halten sie diesen extremen Bedingungen stand. Sie haben sich im Verlauf der Evolution darauf angepasst, optimal in einer gewissen Matrix von Umweltbedingungen zu gedeihen, die sich im Verlauf des Jahres ändern, im Verlauf eines Tages dynamisch variieren und oft unvorhersehbar fluktuieren kann. Noch dazu wachsen Pflanzen permanent gleichzeitig in zwei grundverschiedenen Umwelten: Mit einer Hälfte ihres Körpers befinden sie sich in der Atmosphäre, während die andere

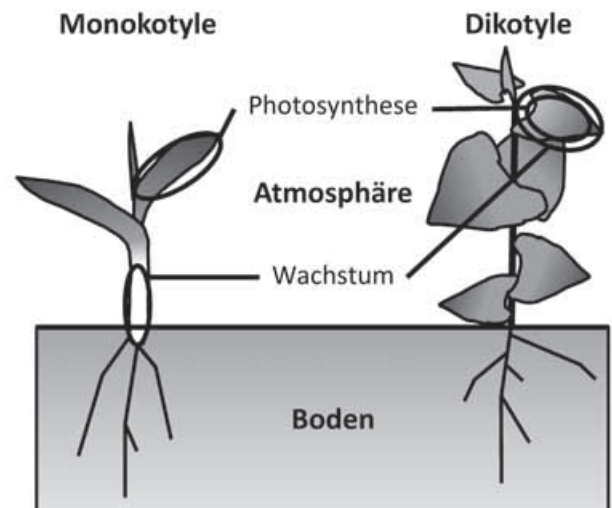


Abb. 2. Lage der Zonen des Wachstums und der Photosynthese in jungen Blättern von monokotylen bzw. dikotylen Pflanzen. Bedingt durch die unterschiedliche Lage und Exposition der Wachstumszone in Blättern beider Gruppen haben sich unterschiedliche Wachstumsmuster entwickelt. Die Blattwachstumszone dikotyler Pflanzen ist einer sich ständig verändernden Temperatur und Lichtintensität ausgesetzt und betreibt in der Regel bereits selbst Photosynthese. Die Wachstumszone des monokotylen Blattes ist näher am Boden und in der Blattscheide des nächst älteren Blattes gelegen; sie hat keine funktionellen Spaltöffnungen und betreibt noch keine Photosynthese. Die im Boden im Dunklen zuwachsende Wurzel ist geringeren Fluktuationen von Temperatur und Feuchte als der Spross ausgesetzt.

Fig. 2. Location of zones of growth and photosynthesis in young leaves of monocot and dicot plants. Due to the different orientation and exposition of the growth zone in both plant groups, different growth patterns have evolved. The leaf growth zone of dicot plants is exposed to ever-changing temperatures and light intensities and is typically engaged in photosynthesis. The growth zone of the monocot leaf is located closer to the ground and is situated within the sheath of the next older leaf. This growth zone does not have functional stomata and is not involved in photosynthesis. Roots grow in the continually dark soil. There, they are exposed to much less severe fluctuations of temperature and moisture compared to the shoot.

Hälfte im Boden einer völlig anderen raum-zeitlichen Matrix von Umweltbedingungen ausgesetzt ist (Abb. 2; WALTER et al., 2009).

Ihre Energiereserven und die biochemischen Wachstumssubstrate für die Wachstumsprozesse beider Körperhälften werden jedoch aus einem einzigen Pool gespeist. Pflanzen müssen daher die Wachstumsprozesse von unterirdischen und oberirdischen Organen – im Wesentlichen von Wurzeln und Blättern – aufeinander abstimmen. Eine Koordination muss dabei nicht nur im Hinblick auf den Verbrauch von Ressourcen erfolgen, sondern auch im Hinblick auf den Ausbau der Kapazität zur Aufnahme von Ressourcen: Die Vergrößerung der gesamten Oberfläche von Blättern und Wurzeln stellt für die Pflanze die einzige Möglichkeit dar, um ihre Kapazität zur Aufnahme von Energie und CO<sub>2</sub> (über die Blattoberfläche) beziehungsweise von Wasser und Nährelementen (über die Wurzeloberfläche) zu steigern. Eine angemessene Steigerung der Aufnahmekapazität kann im Hinblick auf Konkurrenz mit benachbarten Pflanzen oder im Hinblick auf ein zügiges Erreichen eines bestimmten Entwicklungsstadiums zur Überwinterung oder zur Fortpflanzung lebensnotwendig sein.

## 2 CHARAKTERISIERUNG DER DYNAMIK UND VERTEILUNG VON WACHSTUMSPROZESSEN

Zur Charakterisierung des Wachstumsverhaltens benötigt es spezielle Methoden, die eine rasche, aber kleinskalige Zunahme der Grösse eines Organs analysieren können. Solche Methoden stehen für die Analyse der Blattverlängerung prinzipiell seit langem zur Verfügung. Bereits um 1870 gelangen erste Vermessungen, mit welcher zeitlichen Dynamik sich Blätter im Verlauf eines Tages strecken. Dabei wurde die gerichtete Vorwärtsbewegung einer Blattspitze mechanisch mit einem Schreibersystem auf einer rotierenden Trommel aufgezeichnet (sog. Auxanometer; SACHS, 1887). Im 20. Jahrhundert wurden verschiedentlich mit Hilfe von elektronischen Systemen Blattverlängerungen studiert (Überblick in WALTER & SCHURR, 2005). Eine flächige Analyse der Wachsrates eines typischen dikotylen Blattes (eigentlich: Blattes einer Pflanze der Gruppe der Eudikotylen) gelang jedoch erst vor kurzem mit Hilfe digitaler Bildverarbeitungsverfahren (Abb. 3; Überblick in WALTER et al., 2009). Solche Verfahren erlauben die Ermittlung von Wachsrates aus Bildsequenzen, also aus Zeitraffer-Filmen heraus. Zur Analyse des Wachstumsverhaltens müssen die Blätter in einer geeigneten Weise in der

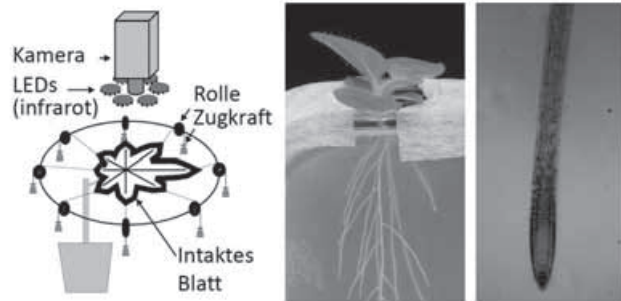


Abb. 3. Skizze eines Aufbaus zur Vermessung von Blattwachstumsraten mit Hilfe von Zeitraffer-Filmen (links) sowie Spross (Mitte) und Wurzel (rechts) von Pflanzen bei Kultivierung in mit Agar gefüllten Petrischalen. In durchsichtigem, mit den notwendigen mineralischen Nährelementen versehenem Agar kann auch Wurzelwachstum visualisiert werden. Gleichzeitig kann in dieser Anzuchtform die Umwelt des Sprosses kontrolliert und der Spross kann gegebenenfalls manipuliert werden.

Fig. 3. Schematic drawing of a setup to monitor leaf growth from time-lapse movies (left); shoot (middle) and root (right) of plants cultivated in Petri dishes filled with agar. Root growth can be visualized in translucent agar that contains all essential mineral nutrients. In this cultivation system, the environment of the shoot can be controlled and the shoot can be manipulated as well.

Focalebene einer Kamera fixiert werden, da Bewegungen zur Kamera hin oder von der Kamera weg die Wuchsanalyse verfälschen würden. Dabei müssen die auf das Blatt einwirkenden Kräfte in ihrer Auswirkung untersucht werden, um zu gewährleisten, dass dadurch die natürliche Dynamik des Blattwachstums-Tagesganges nicht gestört wird (WALTER et al. 2002a). Die Aufnahme der Bildsequenzen geschieht im nahen Infrarot, um Analysen bei Tag und Nacht zu ermöglichen.

Die Berechnung der Wachsrates basiert auf einer Bewegungsanalyse von natürlichen optischen Marken (wie Blattader-Kreuzungen oder Haaren), deren Divergenz (Geschwindigkeit des Auseinanderstrebens) die momentane relative Wachsrates des Blattbereiches zwischen den betrachteten Marken angibt (Abb. 4). Mit Hilfe dieses Verfahrens konnten mittlerweile die Blattwachstums-Tagesgänge von mehr als zwei Dutzend Arten beschrieben werden. Mit demselben bildverarbeitenden Verfahren gelang es auch, die Wachsrates von zuwachsenden Wurzeln zu analysieren. Die Wurzel muss sich dabei in einem durchsichtigen Medium befinden und auf einer stabilen Unterlage wachsen, sodass sie sich nicht auf die Kamera zu- oder wegbewegen kann. Dies kann durch eine Kultivierung in mit Agar gefüllten Petrischalen (Abb. 3) oder durch eine Kultivierung auf einer schräg ausgerichteten Grundplatte in einer hydroponischen Anlage (WALTER et al. 2002b)

erreicht werden. Dabei muss darauf geachtet werden, dass nicht zu viel sichtbares Licht die Wurzel erreicht.

In den Versuchen zur Charakterisierung des Blattwachstums von dikotylen Pflanzen unter kontrollierten Bedingungen zeigte sich, dass das Wachstum periodisch erfolgt, wobei die Uhrzeiten des maximalen bzw. minimalen Blattwachstums nicht stark von den Aussenbedingungen abhängen (Abb. 4; WALTER et al., 2009). Eine grosse Anzahl von Arten weist in den frühen Morgenstunden die maximale Wachstumsaktivität auf (z.B. *Arabidopsis thaliana*, *Nicotiana tabacum*, *Ricinus communis*); einige Arten zeigen ein um zwölf Stunden phasenverschobenes Wachstumsverhalten mit maximaler Wachstumsaktivität am Ende des Tages (z.B. *Populus deltoides*, *Glycine max*). Diese Unterschiede zwischen den Arten können bislang nicht mit Unterschieden im Metabolismus in Zusammenhang gebracht werden. CAM-Pflanzen weisen ihr Wachstumsmaximum dagegen in der Mitte des Tages auf (GOUWS et al., 2005); zu einem Zeitpunkt also, wenn die Energiegewinnung maximal, der

Wasserverlust durch Transpiration aber minimal ist. Bei der fakultativen CAM-Pflanze *Clusia minor* konnte gezeigt werden, dass der Wechsel vom CAM zum C<sub>3</sub>-Stoffwechsel mit einem Wechsel der Wachstumsaktivität verbunden ist (WALTER et al., 2008): Bei Trockenheit folgt diese Pflanze der CAM-Strategie (HAAG-KERWER et al., 1992), lässt die Stomata tagsüber geschlossen und wächst dann am intensivsten zu, während bei Bewässerung innerhalb weniger Tage eine Umstellung auf C<sub>3</sub>-Photosynthese erfolgt, die mit einer Verlagerung der Haupt-Wachstumsaktivität in die frühen Morgenstunden hinein einhergeht (WALTER et al., 2008). Bei allen bisher untersuchten monokotylen Arten wurden dagegen erratische, stark von den gewählten Aussenbedingungen beeinflusste Blattwachstums-Tagesgänge festgestellt (BEN-HAJ-SALAH & TARDIEU, 1995), die stets über eine Analyse der Blattverlängerungsrate quantifiziert werden. Dies deckt sich mit widersprüchlichen Befunden der Literatur, in denen von Wachstums-Maxima zu unterschiedlichen Tageszeiten berichtet wird (Überblick in WALTER & SCHURR, 2005; WALTER et al., 2009).

Da viele der genannten Untersuchungen an Mais, also einer C<sub>4</sub>-Art durchgeführt wurden, wurde die Hypothese, dass dieses Verhalten mit der Photosynthese-Strategie zusammenhängt, überprüft. Die breitblättrige, dikotyle C<sub>4</sub>-Art *Flaveria bidentis* zeigte jedoch einen typischen Tagesgang des Wachstums mit einem Maximum in den frühen Morgenstunden, der nicht mit den vorherrschenden Temperaturbedingungen korreliert war, so dass diese Hypothese widerlegt werden konnte (POIRÉ et al., 2010a).

Auch für Wurzeln fanden umfangreiche Untersuchungen des Tagesganges der Wachstumsaktivität statt. Hier zeigte sich, ähnlich wie für Blätter monokotyler Pflanzen, dass die Wachstumsaktivität stark von der Umgebungstemperatur abhängt sowie von der Lichtintensität, die den Spross bzw. das Wurzelsystem selbst erreicht (Überblick in WALTER et al. 2009). Hohe Lichtintensitäten am Spross, an die die Pflanze nicht angepasst war, führten zu einer raschen Erhöhung der Wuchsrates der Wurzel (NAGEL et al., 2006). Eine Belichtung der Wurzel selbst führte tagsüber dagegen zu einer Verringerung der Wachstumsaktivität (SCHMIDT & WALTER, 2010). Wenn die Wurzel jedoch nahezu im Dunkeln zuwachsen konnte und der Spross in einem Lichtmilieu stand, an das die Pflanze über mehrere Tage hinweg gewöhnt war, war kein Tagesgang der Wachstumsaktivität an der Wurzel zu erkennen. Hierauf untersuchte Arten umfassen *Arabidopsis thaliana*, *Zea mays*, *Nicotiana tabacum* und *Nicotiana attenuata*. In der Literatur findet man auch hiervon abweichende Befunde,

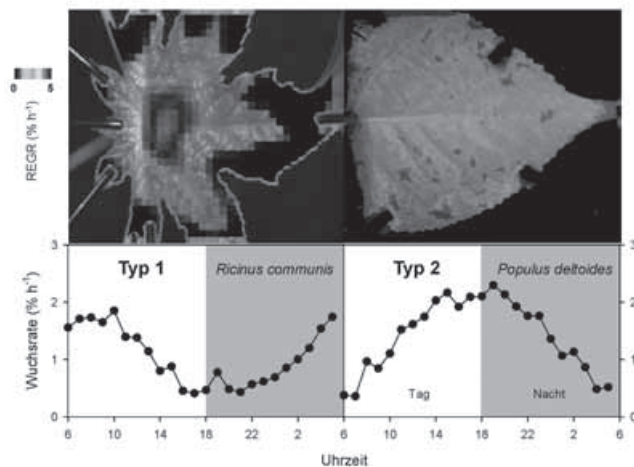


Abb. 4. Typische Variation der Blattwachstumsraten von dikotylen Pflanzen während 24 h. Untere Abbildungen: Pflanzen von Typ 1 (wie z.B. *Ricinus communis*) wachsen in den frühen Morgenstunden am schnellsten; Pflanzen vom Typ 2 (wie z.B. *Populus deltoides*) dagegen am späten Abend (gemittelte Wuchsrates der gesamten Blattspreite). Obere Abbildungen: Farbcodierte Darstellungen der über 24 h gemittelten, lokalen Wuchsrates auf der Blattspreite (relative elemental growth rate, REGR).

Fig. 4. Typical variation of diel (24 h) leaf growth patterns in dicot plants. Lower panels: Type 1 plants (such as *Ricinus communis*) grow fastest during early morning hours; type 2 plants (such as *Populus deltoides*) grow fastest at late evening (depicted are average growth rates of the entire lamina). Upper panels: Color-coded depictions of local growth rates within the leaf lamina, averaged during the diel cycle (relative elemental growth rate, REGR).

die selbst unter «steady-state-Bedingungen» der Wurzel von *Arabidopsis thaliana* einen Wachstums-Tagesgang zuschreiben (YAZDANBAKHSH & FISAHN 2010; YAZDANBAKHSH et al., 2011). Dieses Ergebnis könnte allerdings durch spezielle Anzuchtbedingungen bzw. durch eine Beleuchtung der Wurzeln mit sichtbarem Licht während des Tages zustande gekommen sein.

### 3 VERÄNDERUNG VON GRUNDMUSTERN DES BLATTWACHSTUMS DURCH VARIATION VON UMWELT UND GENOMAUSSTATTUNG

Auf Basis dieser Anfangsbefunde wurden weiter gehende Analysen angestellt, bei denen das Blattwachstum von Pflanzen untersucht wurde, die veränderten Umweltbedingungen ausgesetzt wurden bzw. die gentechnisch modifiziert waren. Dabei zeigt sich, dass eine Reduktion der Wasser-Verfügbarkeit zu einer Minimierung der Wachrate vor allem am Tag führte (POIRÉ et al., 2010b). Die Realisation dieser verminderten Wasserverfügbarkeit erfolgte durch Abkühlung des Wurzelraums. Eine Reduktion des Reserve-Kohlenhydrates Stärke führte dem gegenüber zu einem verminderten Blattwachstum in der Nacht (WIESE et al., 2007). Eine Erhöhung des CO<sub>2</sub>-Gehaltes wirkte sich ebenfalls in einer Förderung des Wachstums bei Nacht aus, die mit einer Erhöhung des Stärke-Gehaltes in zuwachsenden Blättern verbunden war (WALTER et al., 2005). Versuche mit Pflanzen, die von Tag/Nacht-Wechselbedingungen in Dauerlichtbedingungen überführt wurden, zeigten wiederum, dass die circadiane Uhr entscheidenden Anteil an der Ausprägung des Wachstums-Tagesganges in Blättern hat (POIRÉ et al., 2010a). Bei monokotylen Arten konnten in entsprechenden Dauerlichtversuchen dagegen keine derartige Kontrolle durch die circadiane Uhr festgestellt werden (POIRÉ et al., 2010a). Derzeit finden Analysen an Pflanzen statt, deren circadiane Uhr verändert ist; erste Resultate bestätigen den grossen Einfluss, den eine funktionierende circadiane Uhr auf ein geregeltes Zustandekommen der rhythmischen Wachstumsaktivität im Spross hat. Sekundär beeinflusst könnte auch das Wurzelwachstum durch eine veränderte circadiane Uhr sein: Da sich Kohlenhydratflüsse vom Spross entscheidend auf die Intensität des Wurzelwachstums auswirken und da diese durch eine Veränderung der circadianen Uhr des Sprosses allein schon stark beeinträchtigt sind, ist eine Beeinträchtigung des Wachstums auch in der Wurzel zu erwarten.

### 4 BEDEUTUNG DER RÄUMLICHEN ORGANISATION VON BLATTWACHSTUMSZONEN FÜR DIE ZEITLICH UNTERSCHIEDLICHEN WACHSTUMSTRATEGIEN

Die Verfügbarkeit von Wasser und Kohlenhydraten sowie die zeitliche Abstimmung mit anderen Stoffwechselfvorgängen in der Pflanze sind entscheidend für das Zustandekommen von Wachstumsprozessen. Eine unterschiedliche Organisation der Photosynthese oder ein unterschiedliches Timing der Wasseraufnahme (C<sub>3</sub> versus CAM) kann den Zeitpunkt des Wachstums stark beeinflussen. Auch die räumliche Organisation der Gewebe bzw. der Zeitpunkt der Ausdifferenzierung von Geweben spielt jedoch eine wichtige Rolle hinsichtlich dessen, wann Wachstumsprozesse genau stattfinden. Die Blätter von typischen monokotylen Pflanzen (in diesem Artikel werden hierunter Gräser inklusive aller wichtigen Getreidearten verstanden) wachsen lediglich an der Basis zu (Abb. 2). Die Blattbasis ist dabei noch vollständig von der Blattscheide des nächst älteren Blattes umhüllt und sie verfügt noch nicht über einen funktionierenden Photosynthese-Apparat bzw. über funktionelle Stomata. Da die Blattspitze aber bereits eine funktionierende Photosynthese aufweist, wird die wachsende Zone des Blattes stets von Xylem durchströmt, ohne dabei selbst Wasser über die Transpiration zu verlieren.

Photosynthese und Wachstum finden also an zwei getrennten Orten statt. Kohlenhydrate werden über das bereits funktionelle Phloem in das wachsende Gewebe hinein angeliefert. Im wachsenden Blatt der typischen dikotylen Pflanze findet dagegen bereits sehr früh Photosynthese statt. Während das Gewebe expandiert, ist es gleichzeitig der Umwelt exponiert und betreibt selbst Photosynthese. Wasser geht aus dem wachsenden Gewebe heraus durch Transpiration verloren. Dass dieser Unterschied in der Organisation der wachsenden Gewebe Unterschiede hinsichtlich der Wachstumsstrategie der Blätter mit sich bringen könnte, wurde bereits vor vielen Jahren erkannt (ROZEMA et al., 1987). Wie tiefgreifend diese Unterschiede jedoch hinsichtlich der Organisation von Wachstums-Tagesgängen sein können, wird erst durch die oben angesprochenen Untersuchungen jüngerer Datums klar.

Diese Befunde können dahingehend interpretiert werden, dass die räumliche Trennung von Wachstums- und Photosynthese-Prozessen bei Blättern grasartiger monokotyler Pflanzen dazu führt, dass es keine bevorzugte Tageszeit des Wachstums gibt und dass daher die Wachstumsprozesse opportunistischer gesteuert werden: Wenn genügend

Wasser und Kohlenhydrate zur Verfügung stehen, kann das monokotyle Blatt jederzeit in Wachstumsprozesse investieren. Für das dikotyle Blatt wäre es dagegen «unklug», massiv zu einem Zeitpunkt zuzuwachsen, an dem viel Wasser durch Transpiration verloren geht bzw. an dem durch eine kurzfristige Erhöhung der Einstrahlung in den Mittagsstunden rasch ein lokales Wasserdefizit auftreten könnte. In diesem Fall ist es daher günstiger, zu den Tagesrandzeiten eine optimale Wuchsrate anzustreben, wenn entweder noch genügend Kohlenhydrate aus der unmittelbaren Photosynthese zur Verfügung stehen (Abend) oder wenn die aus den Vorratsdepots abgebauten Kohlenhydrate noch in so ausreichender Menge vorhanden sind, dass eine genügend hohe Versorgung vorliegt (am frühen Morgen).

Maximale Wachstumsraten der CAM-Pflanzen in der Mitte des Tages fügen sich gut in diese Logik ein, da zu diesem Zeitpunkt bei diesen Pflanzen kein Wasser verloren wird, aber Kohlenhydrate für den Metabolismus in gewissem Umfang bereit stehen. Dass diese Pflanzen keine hohen absoluten Wuchsraten aufweisen, ist verständlich, da hier in erheblichem Umfang biochemische Zwischenspeicher in Form von Malat angelegt werden müssen, um das in der Nacht fixierte CO<sub>2</sub> am Tag mit den dann ablaufenden Lichtenergie-Konversionsprozessen zu strukturellen Kohlenhydraten umzubauen. Auch dass die absolut höchsten Wuchsraten bei den monokotylen Blättern gefunden werden, ist vor dem Hintergrund dieser Betrachtungen verständlich: Hier tritt zur Zeit der maximalen Photosynthese und der maximalen Kohlenhydrat-Produktion bzw. der maximalen Energie-Konversion eben kein Verlust von Wasser im wachsenden Gewebe auf – daher kann diese Tageszeit für eine maximale Wachstumsaktivität ausgenutzt werden. Pflanzen, deren Blattwachstumszonen grasblattartig organisiert sind, bilden allerdings nur in vergleichsweise wenigen Fällen Stämme aus, die ein Anlegen von Blättern in grossen Höhen über dem Boden ermöglichen. Dies wiederum verschafft dikotylen Pflanzen einen erheblichen Konkurrenzvorsprung (Organisationsform Baum oder in die Höhe wachsende krautige Pflanze wird möglich), der aber mit der Anlage von wachsenden Blättern, die der Umwelt gegenüber recht früh exponiert werden, erkauft werden muss. Bei dieser Organisationsform empfiehlt sich eine stringente zeitliche Koordination der Wachstumsleistungen mit den zu erwartenden Umweltfaktoren und den blattinternen Stoffwechselwegen (DODD et al., 2005).

Analog zu den unterschiedlichen Strategien von C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub> und CAM-Pflanzen sowie zu den unterschiedlichen Strategien der Raunkiaer-Lebensformen könnte es also unter-

schiedliche Strategien der Blattwachstums-Organisation geben, die man in «grasblattartig», «dikotyl Typ 1» (Hauptwachstum am frühen Morgen), «dikotyl Typ 2» (später Abend) und «CAM-artig» (Wachstum nur tagsüber) untergliedern könnte und die mit einer unterschiedlich ausgeprägten Kontrolle der Wachstumsprozesse durch die circadiane Uhr einhergehen könnten.

Wie sich diese unterschiedlichen Wachstumsstrategien im Hinblick auf ihre molekularbiologische Regulation gestalten, ist noch unverstanden. Auf verschiedenen Feldern, von der Analyse der circadianen Uhr auf die Ausprägung des Wachstums (DODD et al., 2005; NUSINOW et al., 2011) über die Auswirkung des Lichtspektrums auf die Wachstumskontrolle (NOZUE & MALOOF, 2006; NOZUE et al., 2007) bis hin zur agronomischen Relevanz der Gene, die für kurzfristige Wachstumseffekte verantwortlich sind (SADOK et al., 2007; PANTIN et al., 2011) wird jedoch derzeit daran geforscht, ein verbessertes molekulares Verständnis der kurzfristigen Wachstumsdynamik zu erzielen, um Pflanzen in Zukunft effizienter an unsere Bedürfnisse anpassen zu können.

## 5 LEISTUNGSFÄHIGKEIT, ÖKOLOGISCHE NISCHE UND ERFOLG DER UNTERSCHIEDLICHEN WACHSTUMSSTRATEGIEN

Ist die hohe maximale Wachstumsleistung der monokotylen Blattwachstumsstrategie eine Voraussetzung dafür, dass unser Kulturpflanzen-Spektrum so stark von Kohlenhydrat liefernden Getreiden dominiert wird? Mehr als die Hälfte aller Kalorien, die die Menschheit zu sich nimmt, werden aus drei Arten gewonnen: Mais, Reis und Weizen – allesamt Monokotyle, die vor allem wegen ihres hohen Kohlenhydrat-Anteils in den Samen angebaut werden. Es gibt jedoch auch viele andere Arten, die kohlenhydrathaltige Samen produzieren können; unter ihnen die «Pseudo-Cerealien» Buchweizen, Amaranth und Quinoa, die in weiten Teilen der Erde lange Zeit genauso intensiv kultiviert wurden wie die Getreide. Erst mit Beginn der grünen Revolution Mitte des 20. Jahrhunderts, also der Optimierung der Wachstumsbedingungen für unsere Kulturpflanzen durch erhöhten Einsatz von Mineraldüngern, durch optimierte Bewässerung und durch gezielte Züchtungsprogramme haben diese Arten deutlich an Boden verloren. Auch Kohlenhydrate, die aus Wurzeln und Knollen gewonnen werden (z.B. aus Kartoffeln, Yams, Maniok, Topinambur) nehmen in ihrer Bedeutung weltweit immer mehr ab, obwohl sie traditionell in vielen Regionen der Erde eine sichere



und geschätzte Nahrungsquelle darstellten. Kann es sein, dass die Verbesserung bzw. Verstetigung der abiotischen Umwelt in Agrarökosystemen technisierter Länder und die Ausnutzung der genetischen Reserven der Monokotylen aufgrund ihrer opportunistischen Blattwachstumsstrategie besonders erfolgreich war? Kann umgekehrt in Zukunft das Ziel der Erhöhung der Biodiversität auf dem Feld bzw. einer höheren Vielfalt der angebauten Kulturen dadurch erreicht werden, dass der Züchtungsfortschritt der vergangenen Jahrzehnte auch für verschiedene dikotyle Arten erreicht wird? Müssen deren spezifische Bedürfnisse für ein optimales Wachstum erst noch verstanden werden und sind diese eventuell zeitlich viel differenzierter gestaltet als diejenigen von Monokotylen? Vielleicht kann dann bei dikotylen Kulturen die Anwendung von Pflegemaßnahmen (Bewässerung, Herbizideinsatz, Schnitt etc.) zu bestimmten Tageszeiten einen wesentlich besseren Erfolg bringen als bei monokotylen Kulturen. Vielleicht können in Züchtungsprogrammen auch bei dikotylen Pflanzen Genotypen selektiert werden, deren Wachstum weniger als bei anderen Genotypen unter dem Einfluss der circadianen Uhr steht. Vielleicht können diese dann zwar nur in vom Menschen durch spezielle Pflegemaßnahmen geschaffenen, sehr gleichmäßigen Umweltbedingungen ohne starke Schwankungen überleben – dort dann aber ihr theoretisch mögliches Wachstumspotenzial voll ausschöpfen und wesentlich höhere Erträge aufweisen als nicht daraufhin optimierte Genotypen. In einer von den beginnenden Auswirkungen des globalen Klimawandels geprägten Zeit könnte es wichtig sein, besser zu verstehen, welche Ansprüche die Kulturpflanzen haben, denen wir einen Grossteil unserer Nahrung abgewinnen.

## 6 SCHLUSSFOLGERUNGEN

Pflanzliche Wachstumsprozesse verlaufen mit einer zeitlichen Dynamik, die bislang nur wenig untersucht ist. Diese Dynamik stellt vermutlich eine Anpassung an die Umweltbedingungen dar, denen Pflanzen als autotrophe, sessile Lebewesen in einer ganz anderen Art und Weise ausgesetzt sind, als dies etwa bei mobilen, tierischen Organismen der Fall ist. Ein detaillierteres, quantitatives Verständnis dieser Prozesse könnte von Bedeutung sein, um die physiologische, aber auch die molekulare Regulation von Wachstum modellhaft besser zu verstehen. Ein solches Verständnis könnte aber auch entscheidende Anregungen bringen, um Kulturpflanzen effizienter anzubauen und gezielter auf unsere Bedürfnisse hin züchterisch weiterentwickeln zu können.

## 7 LITERATUR

- BEN-HAJ-SALAH, H. & TARDIEU, F. 1995. Temperature affects expansion rate of maize leaves without change in spatial-distribution of cell length – Analysis of the coordination between cell-division and cell expansion. *Plant Physiology* 109, 861-870.
- DARWIN, C.R. 1875. *Insectivorous Plants*. John Murray, London. [deutsch 1876 «Insektenfressende Pflanzen»]
- DARWIN, C.R. 1880. *The Power of Movement in Plants*. John Murray, London. [mit Unterstützung durch Darwins Sohn Francis; deutsch 1881 «Das Bewegungsvermögen der Pflanzen»]
- DARWIN, F. 1899. The botanical work of Darwin. *Annals of Botany* 13 (old series), IX–XIX.
- DODD, A.N., SALATHIA, N., HALL, A., KEVEI, E., TOTH, R., NAGY, F., HIBBERD, J.M., MILLAR, A.J. & WEBB, A.A. 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* 309, 630-633.
- GOUWS, L.M., OSMOND, C.B., SCHURR, U. & WALTER, A. 2005. Distinctive diel growth cycles in leaves and cladodes of CAM plants: differences from C<sub>3</sub> plants and putative interactions with substrate availability, turgor and cytoplasmic pH. *Functional Plant Biology* 32, 421-428.
- HAAG-KERWER, A., FRANCO, A.C. & LÜTTGE, U. 1992. The effect of temperature and light on the gas exchange and acid accumulation in the C<sub>3</sub>-CAM plant *Clusia minor* L. *Journal of Experimental Botany* 43, 345-352.
- LAMBERS, H., CHAPIN III, F.S. & PONS, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong. 540 pp.
- LOCKHART, J.A. 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of Theoretical Biology* 8, 264-275.
- NAGEL, K.A., SCHURR, U. & WALTER, A. 2006. Dynamics of root growth stimulation in *Nicotiana tabacum* in increasing light intensity. *Plant, Cell and Environment* 29, 1936-1945.
- NOZUE, K., COVINGTON, M.F., DUEK, P.D., LORRAIN, S., FANKHAUSER, C., HARMER, S.L. & MALOOF, J.N. 2007. Rhythmic growth explained by coincidence between internal and external cues. *Nature* 448, 358-361.
- NOZUE, K. & MALOOF, J.N. 2006. Diurnal regulation of plant growth. *Plant, Cell and Environment* 29, 396-408.
- NUSINOW, D.A., HELFER, A., HAMILTON, E.E., KING, J.J., IMAIZUMI, T., SCHULTZ, T.F., FARRE, E.M. & KAY, S.A. 2011. The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature* 475, 398-402.
- PANTIN, F., SIMONNEAU, T., ROLLAND, G., DAUZAT, M. & MULLE, B. 2011. Control of leaf expansion: a developmental switch from metabolics to hydraulics. *Plant Physiology* 156, 803-815.

- POIRÉ, R., WIESE-KLINKENBERG, A., PARENT, B., MIELEWCZIK, M., SCHURR, U., TARDIEU, F. & WALTER, A. 2010a. Diel time-courses of leaf growth in monocot and dicot species: endogenous rhythms and temperature effects. *Journal of Experimental Botany* 61, 1751-1759.
- POIRÉ, R., SCHNEIDER, H., THORPE, M.R., KUHN, A.J., SCHURR, U. & Walter, A. 2010b. Root cooling strongly affects diel leaf growth dynamics, water and carbohydrate relations in *Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment* 33, 408-417.
- RAUNKIAER, C. 1934. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: Clarendon Press. 632 pp.
- ROZEMA, J., ARP, W., DIGGELEN, J.V., KOK, E. & LETSCHERT, J. 1987. An ecophysiological comparison of measurements of the diurnal rhythm of the leaf elongation and changes of the leaf thickness of salt-resistant dicotyledonae and monocotyledonae. *Journal of Experimental Botany* 38, 442-453.
- SACHS, J. 1887. *Vorlesung über Pflanzen-Physiologie*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 1005 pp.
- SADOK, W., NAUDIN, P., BOUSSUGE, B., MULLER, B., WELCKER, C. & TARDIEU, F. 2007. Leaf growth rate per unit thermal time follows QTL-dependent daily patterns in hundreds of maize lines under naturally fluctuating conditions. *Plant, Cell and Environment* 30, 135-146.
- SCHMIDT, L. & WALTER, A. 2010. Root growth is affected differently by mechanical wounding in seedlings of the ecological model species *Nicotiana attenuata* and the molecular model species *Arabidopsis thaliana*. *Plant Signaling and Behavior* 5, 290-292.
- WALTER, A., FEIL, R. & SCHURR, U. 2002a. Restriction of nystinastic movements and application of tensile forces to leaves affects diurnal patterns of expansion growth. *Functional Plant Biology* 29, 1247-1258.
- WALTER, A., SPIES, H., TERJUNG, S., KUESTERS, R., KIRCHGESSNER, N. & SCHURR, U. 2002b. Spatiotemporal dynamics of expansion growth in roots: automatic quantification of diurnal course and temperature response by digital image sequence processing. *Journal of Experimental Botany* 53, 689-698.
- WALTER, A. & SCHURR, U. 2005. Dynamics of leaf and root growth: Endogenous control versus environmental impact. *Annals of Botany* 95, 891-900.
- WALTER, A., CHRIST, M.M., BARRON-GAFFORD, G.A., GRIEVE, K.A., MURTHY, R. & RASCHER, U. 2005. The effect of elevated CO<sub>2</sub> on diel leaf growth cycle, leaf carbohydrate content and canopy growth performance of *Populus deltoides*. *Global Change Biology* 11, 1207-1219.
- WALTER, A., CHRIST, M.M., RASCHER, U., SCHURR, U. & OSMOND, B. 2008. Diel leaf growth cycles in *Clusia* spp. are related to changes between C<sub>3</sub> photosynthesis and crassulacean acid metabolism during development and during water stress. *Plant, Cell and Environment* 31, 484-491.
- WALTER, A., SILK, W.K. & SCHURR, U. 2009. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth. *Annual Review in Plant Biology* 60, 279-304.
- WIESE, A., CHRIST, M.M., VIRNICH, O., SCHURR, U. & WALTER, A. 2007. Spatio-temporal leaf growth patterns of *Arabidopsis thaliana* and evidence for sugar control of the diel leaf growth cycle. *New Phytologist* 174, 752-761.
- YAZDANBAKHSH, N. & FISAHN, J. 2010. Analysis of *Arabidopsis thaliana* root growth kinetics with high temporal and spatial resolution. *Annals of Botany* 105, 783-791.
- YAZDANBAKHSH, N., SULPICE, R., GRAF, A., STITT, M. & FISAHN, J. 2011. Circadian control of root elongation and C partitioning in *Arabidopsis thaliana*. *Plant, Cell and Environment* 34, 877-894.

Prof. Dr. Achim Walter, Institut für Agrarwissenschaften, Universitätstr. 2, 8092 Zürich,  
achim.walter@usys.ethz.ch, Tel. 044 632 3272