

Einfluß und Nachweis unterschiedlicher Hitzebehandlungen auf verschiedene Altersstufen von *Mesembryanthemum crystallinum* im PS II und deren mögliche Induktion von Stoffwechsellumstellungen von C₃- auf CAM-Stoffwechsel

Robert Kase, Jens Buttgerit und Herma Hildebrandt

Praktikum der Ökophysiologie der Pflanzen WS 00/01 im Institut für Pflanzenphysiologie und Mikrobiologie der freien Universität Berlin

Zusammenfassung

Eine unterschiedliche Temperaturtoleranz verschiedener Altersstufen von *Mesembryanthemum crystallinum* konnte fluorometrisch im PS II nachgewiesen werden. Eine wesentliche Bedeutung kann hierbei der Dauer und der Intensität der Temperatureinwirkung zugewiesen werden. Andere Faktoren, wie z.B. die Art Behandlung, im Wasserbad oder im Trockenschrank, führen zu unterschiedlichen Ergebnissen in der Wärmetoleranz des PS II. Die Chlorophyllfluoreszenz kann als empfindlicher Nachweis, über eine Vielzahl an Meßgrößen, Aussagen über den Zustand des Elektronentransportsystems der Photynthese generell, sowie spezifisch treffen. Die erhaltenen Ergebnisse sollte jedoch im Rahmen morphologischer, physiologischer und altersbedingter Faktoren diskutiert werden. Desweiteren konnten LT₃₀-Werte der maximalen Quantenausbeute für mehrere Temperaturbehandlungen ermittelt werden, die auch stark von den Stoffwechselwegen (C₃ oder CAM), sowie von derer morphologischer Ausprägung der Blätter, abhängig zu sein scheinen.

Einleitung

Ökologie der Pflanze

Mesembryanthemum crystallinum besitzt Blätter mit Wasserspeichergewebe (Sukkulente), kommt ursprünglich aus der Namib-Wüste und wechselt während seiner ontogenetischen Entwicklung vom C₃-Metabolismus auf den CAM-Metabolismus. Junge *Mesembryanthemum*-Pflanzen besitzen Rosetten-Struktur, Pflanzen ab einem Alter von 4-6 Wochen beginnen aus Achsenknospen Verzweigungen zu bilden, die kleinere Blätter hervorbringen. Die Cotyledonen und primäre Blätter zeigen Anzeichen der Seneszenz und verkümmern (Schmitt und Piepenbrock, 1992). Die Induktion des CAM-Stoffwechsels ist hauptsächlich abhängig von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und der Salinität des Substrats (K. Winter und D. J. von Willert, 1972).

Pflanzen mit CAM-Stoffwechsel sind meist an trockene Standorte angepasst, da CO₂-Fixierung und Calvinzyklus zeitlich getrennt ablaufen, kann die Pflanze tagsüber ihre Stomata schließen und Transpirationsverluste minimieren.

Einfluß von Hitzestress

Hitzestress und Wassergehalt beeinflussen die Aktivität des Metabolismus in Pflanzen. Steigende Temperaturen behindern den Stoffwechsel nach überschreiten eines Optimalwertes in zunehmenden Maße und bedingen ab einer bestimmten kritischen Temperatur irreversible Schädigungen. Hohe Temperaturen erhöhen die Fluidität der Thylakoidmembran und des normalerweise hochviskosen Stromas. Eine längere Hitzeeinwirkung führt zur Inaktivierung von Enzymen und zu Membranschädigungen. Die „kritische Temperatur“, bei der 50 % Unterdrückung der Elektronentransportrate bewirkt wird (T₅₀), hängt von der Dauer der Hitzebehandlung nach dem Dosis-Effekt ab (Schreiber, 1997).

Nachweis von Hitzestress

Die Chlorophyllfluoreszenz erlaubt einen Einblick in die photochemische Ladungstrennung im PS II, da sämtliche Elektronen über PS II laufen, spiegelt sich jede Limitierung des Gesamtelektronentransports auch in der Fluoreszenz wider. Der Gesamtelektronentransport korreliert mit der Quantenausbeute und der Intensität des aktinischen Lichtes.

Die PSII Quantenausbeute, nach der Dunkeladaptation (F_V/F_M) wird jedoch nicht durch eine Schädigung im Bereich der dunkel-

enzymatischen Reaktionen (z.B. Calvin-Zyklus) betroffen, vielmehr stellt F_V / F_M direkt den Zustand des PSII als maximale Quantenausbeute dar (Schreiber, 1997). Die effektive Quantenausbeute (yield) verhält sich noch hitzeempfindlicher als die maximale Quantenausbeute, da auch die Schädigung von Zentren der Dunkelreaktion zusätzlich einfließt. Aus meßtechnischen Gründen (schnellere Meßintervalle) wurde auf eine Ermittlung der effektiven Quantenausbeute verzichtet. Da aber auch bei einer Schädigung der max. Quantenausbeute eine stärkere Schädigung der effektiven Quantenausbeute bereits eingesetzt hat, kann F_V / F_M als sicherer Indikator für eine Gesamtschädigung des Elektronentransportes angesehen werden. Diese Bedingung erweist sich gerade dann als wichtig, wenn man annimmt daß physiologische Reaktionen, wie z.B. die Frosttoleranzhöhung durch Lichthärtung, wahrscheinlich auf Veränderungen im PS II zurückzuführen sind und die Induktion von Streßantworten, wie z.B. Stoffwechsellumstellungen mit Zuständen im PS II korrelieren können (Gray et al. 1997). Andererseits können fluorometrische Daten, wie z.B. Angaben über die Quantenausbeute, die nichtphotochemische Fluoreszenzlöschung (q_N) oder q_S Auskunft über vollzogene Metabolismusumstellungen bei *Mesembryanthemum crystallinum* liefern (Keiller et al., 1994).

Andere Aussagen über die Hitzeschädigung von Pflanzen lassen sich mit dem Nekrosetest, dem Vergleich der Grundfluoreszenzwerte oder über die Quenchinganalyse treffen, die an dieser Stelle jedoch nur erwähnt bleiben sollen.

Fragestellung und Arbeitshypothesen

Hitzestress kann in verschiedenen Formen mit unterschiedlicher Intensität und Dauer auf Pflanzen ausgeübt werden, unter natürlichen Bedingungen, unter hoher oder niedriger Luftfeuchtigkeit im Trockenschrank, bei hohen oder niedrigen Lichtintensitäten oder im Wasserbad.

Um möglichst reproduzierbare Aussagen zu erhalten gilt es möglichst viele variable Faktoren im Experiment konstant zu halten, ohne damit die Versuchsbedingungen für eine biologische Deutung der Versuchsergebnisse zu sehr von natürlichen Bedingungen zu entfernen.

Es ging uns um die Wirkung verschiedener Hitzebehandlungen, durch ein Wasserbad oder im Trockenschrank, auf den Zustand des PS II.

Dabei wurden Pflanzen unterschiedlichen Alters und unterschiedlicher Blattmorphologien mit verschiedenen Stoffwechselwegen (C_3 und CAM) untersucht.

Arbeitshypothese 1:

Junge Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen besitzen eine andere Temperaturreistenz im Photosystem II als ältere Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen nach einer Temperaturbehandlung im Wasserbad.

Arbeitshypothese 2:

Junge Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen besitzen eine andere Temperaturreistenz im Photosystem II als ältere Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen nach einer Temperaturbehandlung im Trockenschrank.

Arbeitshypothese 3:

Werden junge *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen einer einstündigen Temperaturbehandlung im Trockenschrank bei 50 Grad Celsius behandelt, so erfolgt die Stoffwechsellumstellung von C_3 auf CAM zu einem früheren Zeitpunkt der Ontogenese.

Die Experimente zu den Arbeitshypothesen 1 und 2 waren eigentlich als Vorversuche zur Bearbeitung der Arbeitshypothese 3 gedacht, um eine vorzeitige Induktion der Stoffwechsellumstellung durch Hitzestress zu erzeugen, ohne dabei die Pflanzen für weitere fluorometrische Messungen unbrauchbar zu machen.

Die Arbeitshypothese 3 stützt sich dabei auf Erkenntnisse, daß Salzstress, d.h. hohe Osmolarität den CAM-Stoffwechsel induzieren kann (Keiller et al., 1993), sowie auf die Annahme, daß analoge Streßmechanismen eventuell durch hohe Temperaturen ausgelöst werden können und eine konvergente Wirkung erzielen.

Material und Methoden

Wachstumsbedingungen der Pflanzen

Mesembryanthemum crystallinum Pflanzen wurden in Abständen von einer Woche im Gewächshaus bei ca. 25 Grad Celsius Tagestemperatur und einer Luftfeuchte von ca. 60% angezogen.

Diese Pflanzen wurden täglich mit Leitungswasser gewässert und hatten eine Photoperiode von 12h, von 7-19 Uhr.

Die Belichtung erfolgte mit Quecksilberdampflampen. Das Pflanzenalter bezieht sich auf den Zeitpunkt der Aussaat.

Behandlung im Wasserbad

Blätter einer 3 Wochen alten *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanze aus der 2. Blattebene und Blätter einer 13 Wochen alten Pflanze aus der Mitte der Pflanze wurden abgetrennt und ihre Fluoreszenzkinetik wurde nach einer Dunkeladaptation von 5 min mittels eines PAM-Fluorometers aufgenommen. Bei diesen Blättern konnte über Titrations nachgewiesen werden, daß unterschiedliche Stoffwechselwege vorlagen, die ältere CAM-Pflanze zeigte einen wesentlich höheren Säuregehalt als die jüngere C₃-Pflanze. Die Fluoreszenz-Messung erfolgte mit einem Sättigungspulsverfahren (Run-Modus 3) des Teaching PAM-Fluorometers von Ulrich Schreiber. Die ermittelten F_V / F_M -Werte geben die maximale Quantenausbeute wieder und können als Maß für die Leistungsfähigkeit des PSII herangezogen werden.

Die Blätter wurden additiv jeweils eine Stunde lang im Wasserbad mit Leitungswasser, in einem Temperaturbereich von 22 bis 43,1 Grad Celsius (siehe Tabelle und Diagramm 1) behandelt. Die maximalen Quantenausbeuten wurden stündlich ermittelt.

Der Temperaturbereich, indem die F_V / F_M -Werte auf ca. 50 % ihres ursprünglichen Wertes gefallen waren, wurde am nächsten Tag mit den gegenüberliegenden Blättern nach der gleichen Methode untersucht, um eine präzisere Aussage über den LT₅₀-Wert junger und alter *Mesembryanthemum crystallinum*-Blätter treffen zu können (siehe Tabelle und Diagramm 2). Die Temperaturmessungen erfolgten mit einem zuvor kalibrierten Digitalthermometer.

Behandlung im Trockenschrank

Im Trockenschrank wurden die gesamten Pflanzen mit Topf in einem kontinuierlich ansteigenden Temperaturbereich von 37,5-44,2 Grad Celsius wärmebehandelt und viertelstündlich entnommen. Eine Messung der max. Quantenausbeute erfolgte (siehe Tabelle und Diagramm 3). Diese Messung war nichtdestruktiv und erfolgte mit einem PAM-2000-Fluorometer, indem ein einziger Sättigungspuls verwendet wurde, pro Blatt wurden drei Meßwerte ermittelt. Da die Pflanzen aus dem Trockenschrank entnommen wurden, wurde eine Dunkeladaptation gewährleistet.

In dem Trockenschrank wurde eine Schale mit Leitungswasser ausgebracht, damit die niedrige Luftfeuchtigkeit im Trockenschrank

keine anderen Austrocknungsschädigungen hervorruft. Das Gebläse des Trockenschanks wurde nicht eingesetzt. Die Temperaturmessungen erfolgten mit einem zuvor kalibrierten Digitalthermometer, welches in Pflanzennähe eingesetzt wurde.

Die Messung wurde ebenfalls an 3 und 13 Wochen alten Pflanzen durchgeführt.

Da in dem gewählten Temperaturbereich die LT₅₀ Werte nicht erreicht wurden, wurden am nächsten Tag Pflanzen gleichen Alters zwischen 48,8 und 55,3 Grad Celsius behandelt (siehe Tabelle und Diagramm 4). Eine Berücksichtigung der Blattebenen bei jungen und alten Pflanzen erfolgte in Tabelle und Diagramm 6.

Die Regeneration der Pflanzen einer Woche nach der Behandlung wurde über die Elektronentransportrate mittels eines Teaching-PAM-Fluorometers bei steigender aktinischer Lichtintensität ermittelt. Zuvor wurden die Blätter 5 min dunkeladaptiert (siehe Diagramm 7).

Versuchsergebnisse

Zur Wasserbadbehandlung

Tabelle 1: additive Wärmebehandlung im Wasserbad

Wasserbadtemperatur in Grad Celsius	F_V / F_M (M.c. jung)	F_V / F_M (M.c. alt)	Zeit der Behandlung
22	0,762	0,749	1h
28	0,795	0,77	2h
30,4	0,752	0,735	3h
35,5	0,674	0,664	4h
43,1	0,064	0,304	5h

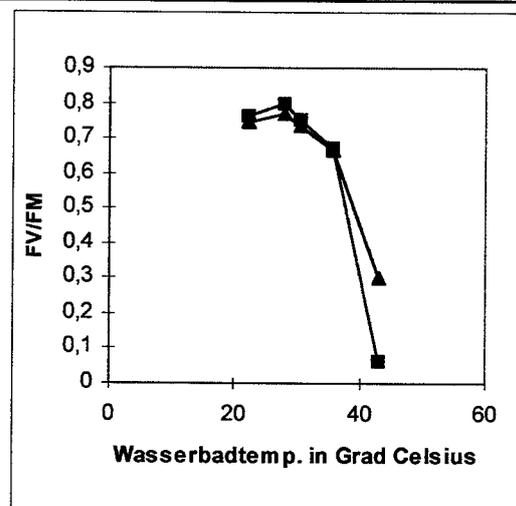


Diagramm 1: additive Wärmebehandlung im Wasserbad

□ steht für 3 Wochen alte Pflanze
△ steht für 13 Wochen alte Pflanze

Tabelle 2: additive Wärmebehandlung im Wasserbad um LT_{50}

Wasserbad-Temperatur in Grad Celsius	FV/ FM (M.c. jung)	FV/ FM (M.c. alt)	Zeit der Behandlung
37,6	0,622	0,75	1h
39,8	0,413	0,648	2h
41,8	0,119	0,525	3h

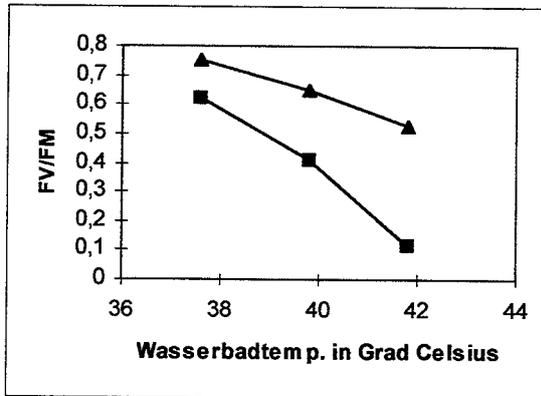


Diagramm 2: additive Wärmebehandlung im Wasserbad um LT_{50}

□ steht für 3 Wochen alte Pflanze
△ steht für 13 Wochen alte Pflanze

Zur Trockenschrankbehandlung

Tabelle 3: FV/FM im Trockenschrank

Temperatur in Grad Celsius	Stunden	jung	alt
Zimmertemperatur	0	0,812	0,813
37,5	0,25	0,793	0,798
38,7	0,5	0,773	0,782
38,3	0,75	0,742	0,754
39,6	1	0,738	0,755
39,4	1,25	0,736	0,752
39,3	1,5	0,727	0,75
39,7	1,75	0,731	0,75
38,8	2	0,733	0,753
42,5	2,25	0,712	0,731
44,7	2,5	0,692	0,718
43,9	2,75	0,697	0,72
44,2	3	0,697	0,719
Erholung	4	0,752	0,779

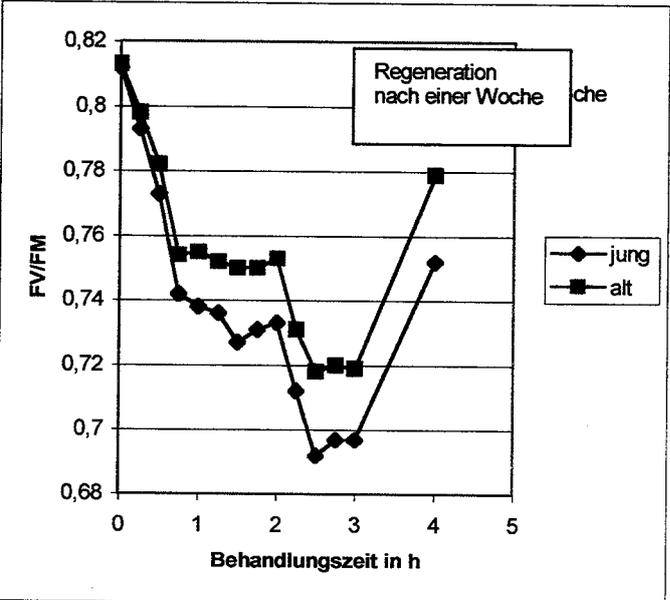


Diagramm 3: Entwicklung von FV / FM im Trockenschrank bei steigender Temperatur

Tabelle 4: FV/FM bei höheren Temperaturen im Trockenschrank

Temperatur in Grad Celsius	Minuten	jung	alt
Zimmertemperatur	0	0,813	0,794
48,8	20	0,721	0,732
49,9	40	0,701	0,69
50,5	65	0,621	0,5575
52,4	90	0,613	0,4565
56,3	115	0,507	0,413
55,3	140	0,385	0,38

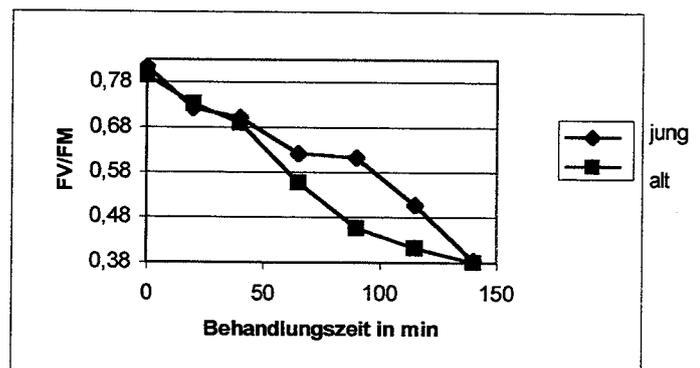


Diagramm 4: Entwicklung von FV / FM im Trockenschrank bei höheren Temperaturen

Tabelle 5: FV/FM bei höheren Temperaturen

Verschiedener Blattebenen einer jungen Pflanze

Status und (Temp.)	FV/FM		
	oben	mitte	unten
Jung (50,5)	0,468	0,664	0,731
Jung (52,4)	0,435	0,676	0,729
Jung (56,3)	0,273	0,554	0,695
Jung (55,3)	0,259	0,553	0,684

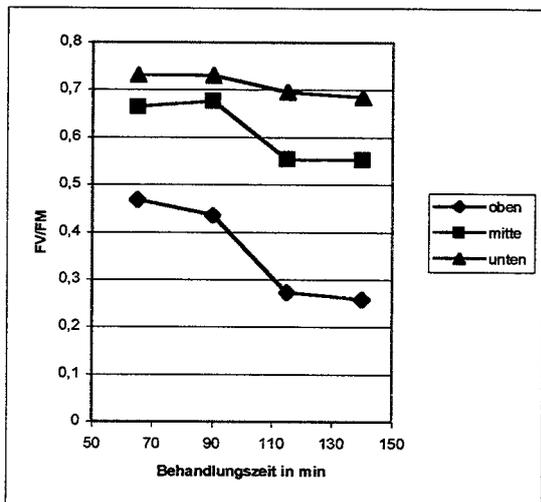


Diagramm 5: FV/FM bei höheren Temperaturen
Verschiedener Blattebenen einer jungen Pflanze

Tabelle 6: FV/FM bei höheren Temperaturen
verschiedener Blattebenen einer älteren Pflanze

Status und (Temp.)	FV/FM	
	oben	mitte
alt (50,5)	0,568	0,547
alt (52,4)	0,513	0,4
alt (56,3)	0,442	0,384
alt (55,3)	0,381	0,38

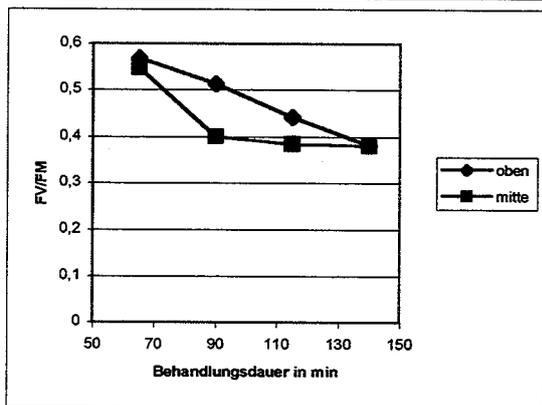


Diagramm 6: FV/FM bei höheren Temperaturen

verschiedener Blattebenen einer älteren Pflanze

Zur Regeneration der M.c. eine Woche nach der Trockenschrankbehandlung

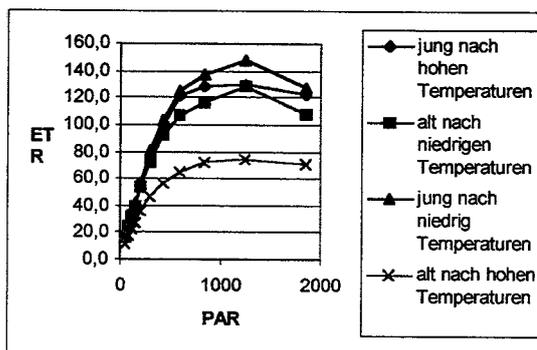


Diagramm 7: Regeneration der Elektronentransportrate von M.c. verschiedenen Alters eine Woche nach der Trockenschrankbehandlung

Diskussion

Behandlung im Wasserbad

Zu Tabelle und Diagramm 1:

In einem Temperaturbereich bis 35,5 Grad Celsius verhält sich die maximale Quantenausbeute junger und älterer Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum* nahezu kongruent. Jedoch zeigt sich eine Divergenz in darüberliegenden Temperaturbereich bis 43,1 Grad Celsius, jüngere Blätter erleiden stärkere Einbußen der maximalen Quantenausbeute des PS II im Wasserbad bei höheren Temperaturen.

Zu Tabelle und Diagramm 2:

Auch hier zeigt sich die stärkere Sensitivität gegenüber einer Wärmebehandlung im Wasserbad bei jüngeren Pflanzen. Aus diesen Graphen wurde eine LT_{30} extrapoliert, d.h. eine Wasserbadtemperatur, bei der 30 % der maximalen Quantenausbeute des PS II reduziert wurden. Für die Blätter der jüngeren Pflanze lag diese bei 38,7 Grad Celsius, für Blätter der älteren Pflanze lag diese bei 41,7 Grad Celsius. Die LT_{30} Differenz von 3 Grad Celsius ist ein deutliches Zeichen für die unterschiedlichen Wärmeempfindlichkeiten junger und alter Blätter im Wasserbad.

Behandlung im Trockenschrank

Zu Tabelle und Diagramm 3:

Im Trockenschrank verhalten sich die älteren Blätter, in einem Temperaturbereich bis 44,2 Grad Celsius, wärmerstabiler als die jüngeren Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*. Dieses Ergebnis stimmt mit der Wasserbadbehandlung überein.

Der starke Abfall von F_V / F_M bei 42,5 Grad Celsius wurde durch einen größeren Temperatursprung von 3,7 Grad Celsius erzeugt.

Die LT_{30} wurde bei diesen Temperaturen nicht erreicht, jedoch war die Behandlungsdauer auch geringer als im Wasserbadversuch. Die Regeneration der maximalen Quantenausbeute, eine Woche nach der Behandlung, war bei alten Blättern besser. Damit die LT_{30} erreicht werden konnte mußte eine intensivere Wärmebehandlung im Trockenschrank durchgeführt werden (siehe Diagramm 4).

Zu Tabelle und Diagramm 4:

Die F_V / F_M -Entwicklung im Trockenschrank bei höheren Temperaturen zeigt gegenüber der F_V / F_M -Entwicklung im Wasserbad unterschiedliche Charakteristika. Ein Temperaturbereich von 48,8 bis 56,3 Grad Celsius wurde untersucht.

Die LT_{30} konnte erreicht werden, sie lag bei jüngeren Blättern bei 54,0 Grad Celsius (extrapoliert), bei älteren Blättern bei 50,8 Grad Celsius, es zeigte sich, daß bei Temperaturen um die 50 Grad sich das Verhalten der Wärmestabilität umkehrt.

Eine Erklärung hierfür könnte ein Enzym sein, jenes nur im CAM-Stoffwechsel älterer Pflanzen vorkommt und bei ca. 50 Grad Celsius besonders sensitiv reagiert.

Weitere mögliche Ursachen können auf die unterschiedlichen Blattmorphologien der verschiedenen Altersstufen von M.c. zurückzuführen sein, die auch eine unterschiedliche Transpirations- und damit Wärmeausgleichsmöglichkeit bedingen können. Die tatsächliche Blattoberflächentemperatur wurde nämlich nicht ermittelt.

Auch die Lage der Blätter zur Sproßachse kann ein mitbestimmender Faktor für die Transpirationseigenschaften sein.

Es zeigte sich außerdem, daß ein Einfluß der Blattebenen bei der Ermittlung maximaler Quantenausbeute bei alten und jüngeren M.c. zu vermerken war (siehe Diagramm 5 und 6).

Zu Tabelle und Diagramm 5:

Jüngere Pflanzen zeigen bezüglich der Blattebenen unterschiedliche Wärmeresistenzen im PSII. Die obere Blattebene verhält sich wesentlich sensitiver als die unteren Blattebenen.

Für diesen Effekt können unterschiedliche Transpirationseigenschaften der Blätter, die durch Lage zur Sproßachse und Blattgröße bedingt sind, verantwortlich sein.

Die Blattflächen variieren bei jüngeren Pflanzen stark zwischen Cotyledonen, primären, sekundären und tertiären Blättern. Betrachtet man die Wachstumsphase der M.c., so ist weiterhin anzunehmen, daß die verschiedenen Blattebenen unterschiedliche Altersstufen der Pflanze repräsentieren, die neben morphologischen auch physiologische Unterschiede zwischen den Blattebenen der M.c. bedingen können, so Verkümmern z.B. die Cotyledonen zu einem bestimmten Zeitpunkt der Ontogenese.

Diese unterschiedlichen Eigenschaften sollten auch bei der Aufnahme von fluorometrischen Daten berücksichtigt werden, es erweist sich daher als schwierig gesamtphysiologische Aussagen über eine Pflanze zu treffen, wenn man sich nicht auf eine Blattebene einer Altersstufe bezieht.

Ich vermute, daß diese Unterschiede sich im Laufe der Entwicklung der Pflanzen mit zunehmendem Alter minimieren werden, da auch morphologische Unterschiede der Blätter verschiedener Ebenen abnehmen.

Es konnten jedoch auch Unterschiede zwischen den Blattebenen älterer Pflanzen in der maximalen Quantenausbeute während der Temperaturbehandlung gezeigt werden (siehe Diagramm 6).

Eine Kontrolle unbehandelter M.c. bezüglich dem Einfluß der Blattebenen bei fluorometrischen Messungen brachte weniger deutliche Unterschiede zwischen den Blattebenen, untersucht wurde die Fluoreszenzkinetik mit F_0 , F_V / F_M , q_N , q_P , R_{fd} , F_T , yield und ETR, die Ergebnisse wurden jedoch im Auswertungsteil dieses Papers gebracht.

Zu Tabelle und Diagramm 6:

Auch die Blattebenen älterer M.c. zeigen Unterschiede in der maximalen Quantenausbeute des PSII während der Temperaturbehandlung im Trockenschrank auf, diese sind jedoch schwächer ausgeprägt, als die Unterschiede bei jüngeren Pflanzen.

Zu Diagramm 7:

Um einen Eindruck von dem Grad einer irreversiblen Schädigung des PSII durch eine Temperaturbehandlung im Trockenschrank zu bekommen, wurden die Elektronen-

transportierten (ETR) der unterschiedlich behandelten und unterschiedlich alter M.c. eine Woche nach der Temperaturbehandlung miteinander verglichen.

Da die ETR eine Funktion der Quantenausbeute und der Intensität des aktinischen Lichtes ist, lassen sich auch Aussagen über die Quantenausbeute, sowie deren Regeneration treffen.

Junge M.c. nach einer Trockenschrankbehandlung mit bis zu 44,2 Grad Celsius zeigten annähernd ursprüngliche ETR.

Ältere M.c. nach einer Trockenschrankbehandlung mit bis zu 44,2 Grad Celsius wiesen ebenfalls eine gute ETR auf.

Einzig ältere Pflanzen, die hohen Temperaturen (bis zu 56,3 Grad Celsius) ausgesetzt waren, zeigten nachhaltig eine deutliche Beeinträchtigung ihrer ETR.

Daraus läßt sich ableiten, daß M.c.-Pflanzen durchaus einer Temperatur von ca. 50 Grad Celsius und einer Behandlungsdauer von einer Stunde im Trockenschrank ausgesetzt werden können, ohne erhebliche irreversible Schädigungen im PS II zu erfahren.

Diese Bedingungen wurden auch für eine einmalige Hitzeinduktion des CAM-Stoffwechsels verwendet, die Ergebnisse sind aus dem Paper von Jens Buttgerit zu entnehmen.

Zu den Arbeitshypothesen

Die Arbeitshypothese 1 konnte bestätigt werden:

Junge Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen besitzen eine andere Temperaturresistenz im Photosystem II als ältere Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen nach einer Temperaturbehandlung im Wasserbad.

Die Arbeitshypothese 2 konnte ebenfalls bestätigt werden:

Junge Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen besitzen eine andere Temperaturresistenz im Photosystem II als ältere Blätter von *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen nach einer Temperaturbehandlung im Trockenschrank.

Die Arbeitshypothese 3 wurde im Paper von Jens Buttgerit bearbeitet:

Werden junge *Mesembryanthemum crystallinum*-Pflanzen einer einstündigen Temperaturbehandlung im Trockenschrank bei 50 Grad Celsius behandelt, so erfolgt die Stoffwechsellumstellung von C₃ auf CAM zu einem früheren Zeitpunkt der Ontogenese.

Literatur

1. Gordon R. Gray, Louis-Pierre Chauvin, Fathey Sarhan and Norman P. A. Huner (1997)
Cold Acclimation and freezing Tolerance
A Complex Interaction of Light and Temperature
2. D.R. Keiller, S.P. Slocumbe, and W. Cockburn (1993)
Analysis of chlorophyll a fluorescence in C₃ and CAM forms of *Mesembryanthemum crystallinum*.
3. Lüttge, Kluge, Bauer (1995) 2. Auflage
Botanik
S.116-138, S.436-445
4. Piepenbrock M, Schmitt JM (1991) Induction of mRNA for PEP-Carboxylase is correlated with a decrease in shoot water content in well-irrigated *Mesembryanthemum crystallinum*
5. Schreiber (1997) Chlorophyllfluoreszenz und photosynthetische Energieumwandlungen
6. Winter K, von Willert DJ (1972) NaCl induzierter Crassulaceen-Säurestoffwechsel bei *Mesembryanthemum crystallinum*

