

MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Pflanzen-Tier-Interaktionen am Beispiel ausgewählter
Alkaloide mit Fokus auf Bestäubung“

verfasst von / submitted by

Veronika Kohler, BEd

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Education (MEd)

Wien, 2022 / Vienna 2022

Studienkennzahl lt. Studienblatt /
degree programme code as it appears on
the student record sheet:

UA 199 502 510 02

Studienrichtung lt. Studienblatt /
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Masterstudium Lehramt Sek (AB) UF Biologie und
Umweltkunde UF Geografie und Wirtschaftskunde

Betreut von / Supervisor:

ao. Univ.-Prof. i.R. Dr. Karin Vetschera

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, Veronika Kohler

- dass ich die vorliegende Masterarbeit selbstständig verfasst, andere als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel nicht benutzt und mich auch sonst keiner unerlaubter Hilfe bedient habe,
- dass ich dieses Masterarbeitsthema bisher weder im In- noch im Ausland in irgendeiner Form als Prüfungsarbeit vorgelegt habe
- und dass diese Arbeit mit der vom Begutachter beurteilten Arbeit vollständig übereinstimmt.

Wien, Mai 2022

Veronika Kohler

Danksagung

Auf diesem Weg möchte ich jenen Menschen, die mich während des Studiums und besonders in den letzten Monaten unterstützt haben, meinen Dank ausdrücken.

Mein ganz besonderer Dank geht an Frau Ao. Univ.-Prof. i. R. Dr. Karin Vetschera, die mir fachlich stets zur Seite stand, keine Mail unbeantwortet ließ und durch konstruktive Rückmeldungen wesentlich zum Gelingen der vorliegenden Arbeit beigetragen hat. Durch ihre individuelle und wertschätzende Betreuung war es mir möglich, motiviert zu bleiben und mein Studium zu diesem Zeitpunkt abschließen zu können.

Mein Dank gebührt auch Herrn Mag. Dr. Johann Schinnerl, der die Zeit aufgebracht hat, mir die chemischen Grundlagen der sekundären Pflanzenstoffe durch persönlichen Unterricht leichter zugänglich zu machen und mir die Anregung, die Dinge stets kritisch zu hinterfragen, mitgegeben hat.

Auch Frau Agnes Dellinger, BSc MSc PhD möchte ich meinen Dank aussprechen, denn ohne ihre Faszination für die Welt der Pflanzen, die mich 2019 im Kaunertal durch die Interdisziplinären Ökologischen Übungen geprägt hat, hätte ich wahrscheinlich nie ein botanisches Thema für meine Abschlussarbeit gewählt.

Bei meinen Eltern möchte ich mich dafür bedanken, dass sie mir mein Studium in Wien ermöglicht und bisher nie aufgehört haben, an mich zu glauben. Danke, dass ihr immer für mich da seid!

Ein großes Dankeschön gilt auch meinem Freund Dominik, der mit mir alle Höhen und Tiefen des Studiums überwunden hat und mir stets starken emotionalen Rückhalt gibt. Ebenfalls möchte ich mich bei meiner besten Freundin Veronika für ihr offenes Ohr und die unzähligen gemeinsamen Spaziergänge bedanken.

Mein letztes Dankeschön geht an meine StudienkollegInnen, ganz besonders Mirjam, für das gegenseitige Beistehen und Ermutigen während der letzten sieben Jahre.

Kurzfassung

Die allgemeine Wahrnehmung von sekundären Pflanzenstoffen ist stark auf ihre praktische Anwendung beschränkt. Wir Menschen kennen sie bestenfalls als Duftstoffe, Giftstoffe oder Farbstoffe, und nutzen sie oft unbewusst alltäglich als Heilmittel, Genussmittel, Farb- und Aromastoffe, Pflanzenschutzmittel etc. Dass sekundäre Pflanzenstoffe jedoch vielfältige Funktionen für Pflanzen übernehmen können und ökologische Beziehungen wesentlich beeinflussen, ist meist unbekannt. So spielen diese Stoffe eine wesentliche Rolle, nicht nur bei der Verteidigung der Pflanze, sondern auch zur Anlockung etwa von Bestäubern. Trotz ihrer großen Bedeutung für Pflanze und Mensch werden sekundäre Pflanzenstoffe bisher nur in geringem Ausmaß in den österreichischen AHS-Lehrplänen berücksichtigt.

Die vorliegende Arbeit basiert auf einer umfassenden wissenschaftlichen Literaturrecherche und beschäftigt sich mit der Rolle von ausgewählten Alkaloiden bei der Bestäubung. Ein besonderes Augenmerk liegt dabei auf den Alkaloiden Coffein, Aconitin und Nicotin. Zunächst wird auf morphologische Merkmale der Angiospermen und deren Bestäubungsbiologie näher eingegangen. Außerdem werden die Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe und die wesentlichen Stoffklassen erläutert. Der Hauptteil der Arbeit besteht aus der Vorstellung der drei Beispielalkaloide und deren Einfluss auf Bestäubungsprozesse. Das ökologische Modellsystem „*Nicotiana attenuata*“ wird in Hinblick auf die Rolle der Sekundärstoffe in Verteidigung und Bestäubung beispielhaft diskutiert. Darüber hinaus werden Unterrichtsmaterialien im Umfang von sieben Schulstunden zum Thema sekundäre Pflanzenstoffe für eine 5. Klasse AHS-Oberstufe erstellt. Diese basieren auf den vorangegangenen theoretischen Ausführungen und orientieren sich an aktuellen didaktischen Grundsätzen des Lehrplans. So werden die Inhalte in Form von interaktiven Aufgaben vermittelt, wodurch Schülerinnen und Schüler in ihrer Eigenständigkeit gestärkt werden.

Abstract

In general, specialized metabolites are often perceived as being useful for humans. We know about toxic, coloured and fragrant compounds, and we use them every day as pharmaceuticals, stimulants, as colourings and flavourings, and in plant protection products, etc. However, the fact that secondary plant compounds can take on a variety of functions for plants in defence and attraction, their significance in ecological relationships is mostly unknown. Despite their great importance for plants and humans, they occupy a marginal space in the Austrian AHS curriculum only.

The present work is based on a scientific literature research and deals with the role of selected alkaloids in pollination. Special attention is paid to the alkaloids caffeine, aconitine and nicotine. First, morphological characteristics of angiosperms and their pollination biology are discussed in detail. In addition, the functions of specialized metabolites and the essential substance classes are explained. The main part of the work is the presentation of the three example alkaloids and their influence on pollination processes. The ecological model system "*Nicotiana attenuata*" is presented as a good example for the role of secondary plant metabolites in defence and attraction. In addition, teaching materials for seven lessons on the topic of specialized metabolites were prepared for a 5th grade at AHS upper secondary level. These are based on the previous theoretical explanations and are oriented towards current didactic principles of the curriculum. Thus, the contents are taught in the form of interactive tasks, which strengthens the pupils' independence.

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	7
1. Einleitung	8
2. Morphologie der Angiospermen	10
2.1. Wuchs- und Lebensformen.....	10
2.2. Die drei Grundorgane: Wurzel, Spross und Blatt	12
2.3. Grundaufbau am Beispiel einer Zwitterblüte.....	14
3. Bestäubungsbiologie.....	17
3.1. Selbstbestäubung.....	18
3.2. Fremdbestäubung	18
3.3. Bestäubergruppen und bevorzugte Blumengestalttypen.....	19
3.3.1. Hautflügler (Hymenoptera)	21
3.3.2. Schmetterlinge (Lepidoptera).....	22
3.3.3. Zweiflügler (Diptera)	22
3.3.4. Käfer (Coleoptera)	22
3.3.5. Kolibris (Trochilidae).....	23
3.4. Befruchtung und Fruchtentwicklung	23
4. Pflanzlicher Sekundärmetabolismus	25
4.1. Ökochemische Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe	26
4.1.1. Chemische Waffen	27
4.1.2. Schutzstoffe gegen abiotische Faktoren	29
4.1.3. Lockstoffe	30
4.1.4. Abwehrstoffe in der Blüte.....	31
4.2. Biosynthese.....	32
4.3. Chemische Strukturgruppen pflanzlicher Sekundärmetabolite	34
4.3.1. Terpenoide	34
4.3.2. Phenole und Polyphenole.....	37
4.3.3. Stickstoffhaltige Verbindungen	40
5. Toxine in Blüten und deren ökologische Funktionen	45
5.1. Coffein in Nektar von <i>Coffea</i> und <i>Citrus</i>	48
5.1.1. Coffein	48
5.1.2. Pflanzenporträts <i>Coffea</i> und <i>Citrus</i>	49
5.1.3. Rolle von Coffein bei der Bestäubung	51
5.2. Aconitin in Blüten von <i>Aconitum napellus</i>	54
5.2.1. Aconitin	54

5.2.2. Pflanzenporträt <i>Aconitum napellus</i>	55
5.2.3. Rolle von Aconitin bei der Bestäubung.....	56
5.3. Nicotin in Nektar von <i>Nicotiana attenuata</i>	59
5.3.1. Nicotin	59
5.3.2. Pflanzenporträt <i>Nicotiana attenuata</i>	60
5.3.3. Rolle von Nicotin bei der Bestäubung.....	61
6. Modellorganismus <i>Nicotiana attenuata</i>	64
7. Unterrichtskonzept.....	68
7.1. Einbettung der Inhalte in den Lehrplan.....	68
7.1.1. Allgemeine didaktische Grundsätze.....	69
7.1.2. Basiskonzepte	70
7.2. Persönliche Ansprüche an den Unterricht.....	70
7.3. Unterrichtsplanung im Detail	71
7.3.1. Kompetenzorientierte Lernziele	71
7.3.2. Beschreibung der Unterrichtseinheiten	71
7.3.3. Didaktische Planungsraster der Unterrichtseinheiten	73
8. Resümee.....	78
Literaturverzeichnis	80
Quellenverzeichnis	84
Abbildungsverzeichnis	85
ANHANG.....	87
Material 1a	87
Material 1b	88
Material 2	89
Material 3a	94
Material 3b	95
Material 3c	96
Material 3d	98
Material 4a	112
Material 4b	113
Material 4c	115
Material 5a	116
Material 5b	120

Abkürzungsverzeichnis

µg	Mikrogramm
µl	Mikroliter
Abb.	Abbildung
M	Molare Masse
MEP-Weg	Methylerythritolphosphatweg
mM	Millimolar
MVA-Weg	Mevalonatweg
ppm	parts per million
UV	Ultraviolettstrahlung

1. Einleitung

Wir Menschen nutzen sekundäre Pflanzenstoffe schon seit langer Zeit als Pharmazeutika, Rausch-, Schmerz- oder Genussmittel und setzen sie als Pflanzenschutzmittel, Aroma- oder Farbstoffe ein. Dabei ist jedoch den Wenigsten bewusst, dass Pflanzen diese Stoffe nicht für uns Menschen produzieren, sondern für ihr eigenes Überleben benötigen (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Zu diesem anthropozentrischen Blickwinkel könnte zum Teil auch der erneute Aufschwung der Naturheilkunde der letzten Jahre beigetragen haben. Sekundäre Pflanzenstoffe haben spezifische Funktionen für Pflanzen und spielen eine komplexe Rolle im ökologischen Kontext, und umfassen bekannte Stoffklassen wie etwa Alkaloide, Terpenoide oder Flavonoide. So sind Alkaloide zwar vorrangig als Abwehrstoffe der Pflanzen bekannt; ihr Einfluss auf Pflanze-Bestäuber-Interaktionen im Sinne einer mutualistischen Beziehung ist jedoch noch wenig erforscht (Stevenson et al. 2017). Die allgemeine Unwissenheit über sekundäre Pflanzenstoffe, resultierend aus dem Mangel des Themas im AHS-Lehrplan, ist Anlass für die vorliegende Arbeit.

Der Schwerpunkt zahlreicher Abschlussarbeiten der letzten Jahre lag auf der Heilwirkung von Pflanzen oder deren psychoaktiver Einflussnahme auf den Menschen, ohne jedoch die ökologischen Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe näher zu beleuchten (Ehweiner 2018; Kozar 2017; Trnka 2020; Weberstorfer 2017; Zögg 2019). Den Blick auf Alkaloide hinsichtlich mutualistischer Beziehungen gerichtet, kombiniert mit dem Aufbereiten der Inhalte für den Schulunterricht, verfolgt die vorliegende Arbeit einen neuen Ansatz. Ziel ist es, die äußerst faszinierende Rolle von Alkaloiden in Blüten näher zu beleuchten und Unterrichtsmaterialien zum Thema sekundäre Pflanzenstoffe aus biologisch-ökologischer Sicht zu entwickeln. Natürlich erlaubt die große strukturelle Vielfalt nur eine ausschnittsweise Betrachtung, weswegen für Schülerinnen und Schüler bekannte Alkaloide ausgewählt wurden.

Dabei sollen folgende Forschungsfragen beantwortet werden:

- In welchem Ausmaß spielen Alkaloide in Blüten eine Rolle bei Pflanze-Bestäuber-Interaktionen?
- Welcher Regulationsmechanismus existiert in den Blüten der Pflanzen, um auf die Diskrepanz zwischen giftigen Abwehrstoffen und Anlockung von Bestäubern zu reagieren?

- Wie kann das Thema sekundäre Pflanzenstoffe den didaktischen Grundsätzen folgend, praxisorientiert und fachlich korrekt für den Unterricht aufbereitet werden?
- Wie kann die ökologische Bedeutung von Alkaloiden in Blüten im Schulunterricht vereinfacht behandelt werden?

Die vorliegende Masterarbeit basiert auf der Auswertung wissenschaftlicher Literatur und darauf aufbauend auf der Erstellung von Unterrichtsmaterialien. Eigene experimentelle Untersuchungen wurden nicht durchgeführt. Ausgehend von einer theoretischen Annäherung an die Morphologie der Angiospermen, insbesondere die Blütenmorphologie, wird in weiterer Folge auf die Bestäubungsbiologie und ausgewählte Bestäubertypen eingegangen. Nachfolgend widmet sich Kapitel 4 dem pflanzlichen Sekundärmetabolismus. Dabei werden ökologische Funktionen, Biosynthesewege und chemische Strukturen vorgestellt, die als Basis für die Stundenvorbereitungen dienen. Das Hauptaugenmerk des Theorieteils liegt sodann auf den ökologischen Wirkungen der drei Beispielalkaloide Coffein, Aconitin und Nicotin in Kapitel 5. Diese kommen in den Blüten bekannter Pflanzen vor, wodurch sie sich gut für den Unterricht eignen. Näher ausgeführt werden sodann die Verteidigungs- und Anlockungsstrategien des Modellorganismus *Nicotiana attenuata* zur beispielhaften Erläuterung der Rolle von sekundären Pflanzenstoffen in biotischen Interaktionen. Abschließend wird das Unterrichtskonzept im Umfang von sieben Schulstunden im Detail vorgestellt. Dafür wird Bezug zum AHS-Lehrplan genommen, um Unterricht nach aktuellen didaktischen Grundsätzen zu gestalten.

2. Morphologie der Angiospermen

Angiospermen, die bedecktsamigen Pflanzen, bilden das artenreichste Taxon unter den Landpflanzen. Sie können nach Anzahl der Keimblätter in zwei große Gruppen, die Monokotyledonen (Einkeimblättrige) und Dikotyledonen (Zweikeimblättrige), eingeteilt werden (Campbell et al. 2016). Nachfolgend wird auf die Wuchs- und Lebensformen sowie den Aufbau der strauchartigen Angiospermen und im Speziellen den Aufbau am Beispiel der Zwitterblüte genauer eingegangen.

2.1. Wuchs- und Lebensformen

Pflanzen können auf Basis ihrer morphologischen Merkmale und Sippencharakteristika gegliedert werden. Nach Meusel (1970, zitiert nach Kästner & Karrer 1995) spielt dabei das vegetative Spross- und Wurzelsystem eine entscheidende Rolle. Dabei werden das Verhältnis der Organsysteme zueinander und bestimmte Metamorphosen der Grundorgane berücksichtigt. Außerdem werden die Häufigkeit des Blühens und der Laubrhythmus in die Einteilung miteinbezogen (Kästner & Karrer 1995). Unterschieden werden demnach Pflanzen, die nur einmal blühen (Hapaxanthe) von Pflanzen, die mehrmals blühen und fruchten (Pollakanthe). Die für das weitere Verständnis wichtigsten Gruppen werden hiermit kurz vorgestellt. Einmal blühende Pflanzen können in Annuelle (Einjährige), Bienne (Zweijährige) und Plurienne (Mehrjährige) oder nach unterschiedlichen Wuchsformen eingeteilt werden (siehe Abb. 1).

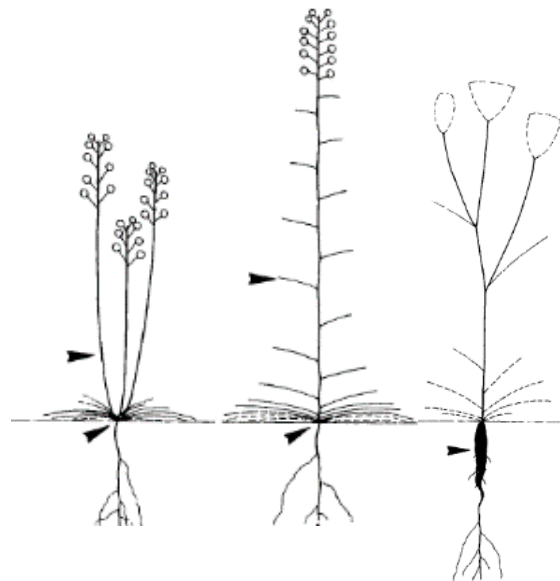


Abb. 1 Hapaxanthe Pflanzen mit Ganzrosette (links), Halbrossette (mittig) und Rübe (rechts) (Quelle: Kästner & Karrer 1995: 43 & 45)

Zu den Pflanzen, die mehrmals blühen, zählen vorwiegend verholzte Pflanzen wie Bäume, Sträucher und Lianen sowie Stauden mit krautigen Sprossen (siehe Abb. 2) (Fischer 2008). Die charakteristischen Merkmale eines Baums sind ein aufrechter Stamm, eine Baumkrone, sekundäres Dickenwachstum und allorhize Wurzeln. Des Weiteren unterteilt werden Bäume nach ihrer Größe in Groß-, Klein-, Zwerg- und Strauchbaum (Kästner & Karrer 1995). Als Strauch werden viele nebeneinanderstehende aufrechte Stämme bezeichnet, die gleichwertig sind und keine Krone haben. Sie bilden zumeist allohomorhize Wurzeln aus und erreichen eine Höhe von bis zu zehn Meter. Sträucher werden unterteilt in Groß-, Klein-, Zwerg-, Kriech- sowie Halbstrauch und weitere. Im Gegensatz dazu bilden ausdauernde Pflanzen mit oberirdischen, aber im Winter absterbenden Trieben, die Gruppe der Staudengewächse (Kästner & Karrer 1995).

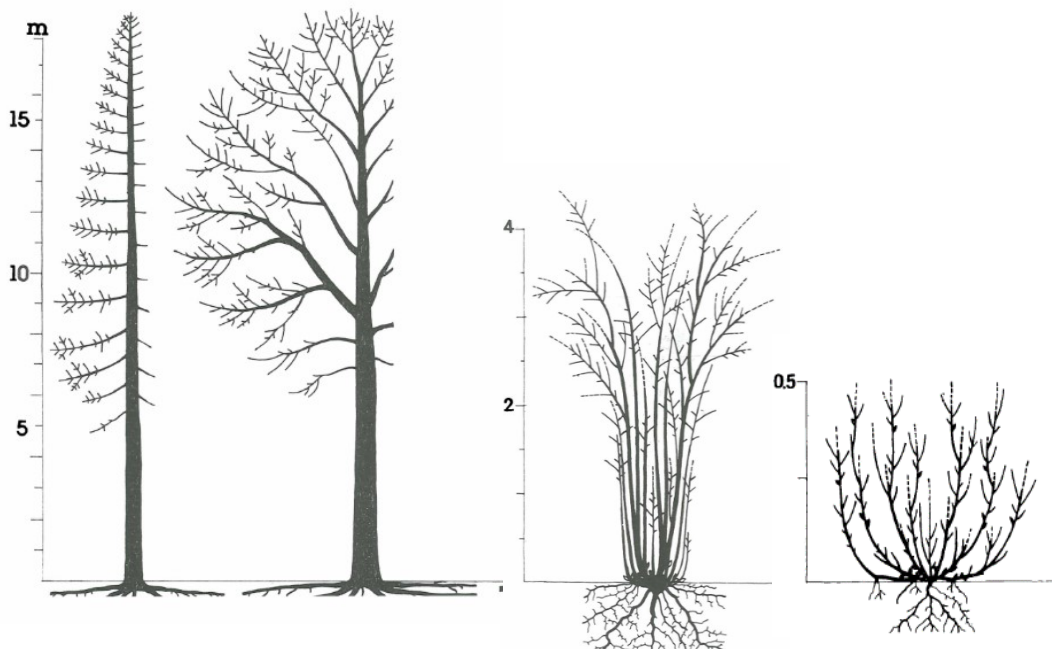


Abb. 2 Pollakanthe Pflanzen (links: Monopodial- und Sympodialbaum, mitte: Großstrauch und rechts: Zwergstrauch). Man beachte die unterschiedliche Skalierung! (Quelle: Kästner & Karrer 1995: 10, 13 & 16)

Gemäß Raunkiaer, einem dänischen Botaniker, ist es ebenso möglich, Pflanzen nach Lebensdauer des Sprosses und Position der Erneuerungsknospen während ungünstiger Jahreszeiten einzuteilen (siehe Abb. 3). Dazu zählen winterliche Kälteperioden und sommerliche Trockenheit. Phanerophyten sind Pflanzen mit Überdauerungsknospen, die sich mindestens 50 cm über dem Boden befinden, was für Sträucher und Bäume zutrifft. Die zweite Gruppe bilden die Chamaephyten mit Erneuerungsknospen von 10 bis 50 cm über dem Boden, wodurch die Knospen im Winter durch Schnee geschützt sind. Dazu gehören Zwergsträucher und Tundren. Gräser und Rosettenpflanzen werden zu den Hemikryptophyten gezählt, deren Knospen sich an der

Erdoberfläche befinden. Kryptophyten zeichnen sich durch Erneuerungsknospen unter der Erde aus, wie beispielsweise Geophyten, die mit Rhizomen oder Sprossknollen unter der Erde überdauern, oder Hydrophyten mit Überdauerungsorganen im Wasser. Außerdem werden noch Therophyten, die einjährigen Pflanzen erwähnt, die keine Überdauerungsorgane ausbilden, sondern als Diaspore (Samen) überwintern (Fischer 2008).

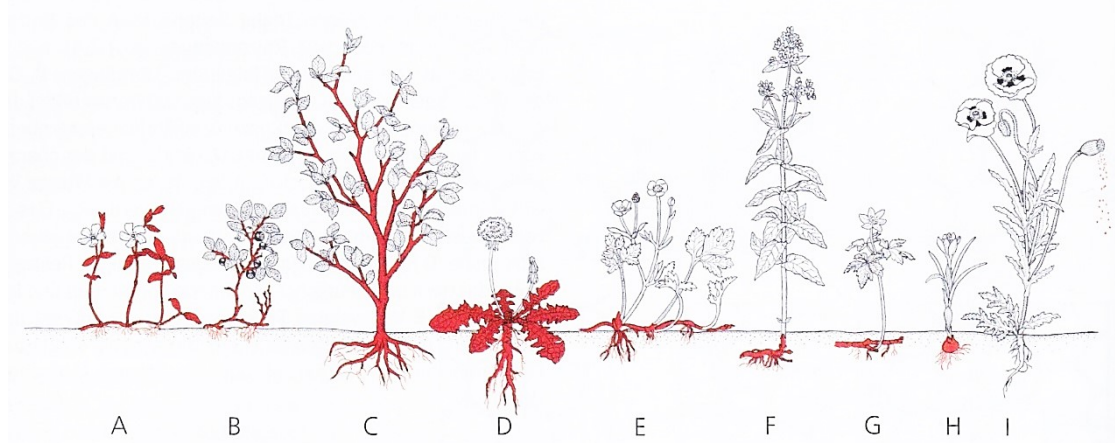


Abb. 3 Lebensformen von Pflanzen. Rot gekennzeichnet sind die Überdauerungsorgane. A & B: Chamaephyten, C: Phanerophyt, D-F: Hemikryptophyten, G & H: Kryptophyten, I: Therophyt (Quelle: Strasburger & Bresinsky 2012: 168)

2.2. Die drei Grundorgane: Wurzel, Spross und Blatt

Für das Überleben einer Pflanze ist die Ausbildung der drei Grundorgane Wurzel, Sprossachse und Blatt essenziell. Dadurch ist sie in der Lage, den Boden für Nährstoffe und Wasser aber auch den Luftraum für CO₂ und Lichtenergie zu erreichen. Gemeinsam bilden die Grundorgane das Spross- und Wurzelsystem (Abb. 4). Vegetatives Wachstum betreibt die Pflanze mittels der Laubblätter, für generatives Wachstum werden Blüten als fertile Sprossenden zur Fortpflanzung ausgebildet (Campbell et al. 2016).

Die Wurzeln einer Pflanze verlaufen unterirdisch, tragen keine Blätter und garantieren durch ihre weite Verzweigung die Verankerung im Boden. Außerdem werden Wasser und gelöste Ionen durch die Wurzelspitzen aufgenommen. Feine Wurzelhaare fungieren zusätzlich als Oberflächenvergrößerung. Auch werden häufig Symbiosen mit Pilzen eingegangen, die wiederum zu einer besseren Aufnahme von Nährstoffen führen. Wurzeln dienen zudem der Speicherung von Reservestoffen sowie der Synthese verschiedenster Pflanzenstoffe. So werden Phytohormone wie Cytokinin oder Gibberelline als auch allelopathische Substanzen und Alkaloide, wie beispielsweise Nicotin, in den Wurzeln synthetisiert (Campbell et al. 2016; Heldt & Piechulla 2015). Ein allorhizes

Wurzelsystem ist durch eine stärkere Hauptwurzel mit Seitenwurzeln gekennzeichnet. Diese Hauptwurzel bei dikotylen Pflanzen weist zusätzlich oftmals sekundäres Dickenwachstum auf und dient als Speicherorgan. Ein homorhizes System hingegen ist charakterisiert durch sprossbürtige, faserartige Wurzeln, die allesamt gleichwertig sind. Dabei stirbt die Primärwurzel nach der Keimung des Samens ab und wird durch gleichmäßige Wurzeln ersetzt. Meist weisen monokotyle Pflanzen homorhize Wurzeln auf (Fischer 2008; Kästner & Karrer 1995).

Die Sprossachse, umgangssprachlich auch Stängel oder Stamm genannt, verbindet die Blätter mit den Wurzeln. Sie kann krautig, verdickt oder verholzt sein und trägt die Blätter. Diese entspringen genauso wie die Seitensprosse an den Nodien. Der Spross dient vor allem dem Transport von Wasser, Assimilaten und Nährstoffen und sorgt mechanisch für die Stabilität der Pflanze sowie als Gerüst für das Blätterdach (Fischer 2008; Strasburger & Bresinsky 2012).

Als Hauptorgan der Photosynthese dienen die Blätter. Sie setzen sich aus Blattspreite und Blattstiel zusammen, über den das Blatt auch mit der Sprossachse verbunden ist. Bei monokotylen Pflanzen verlaufen die Blattadern parallel, dikotyle Pflanzen weisen meist verzweigte Adern auf. Auch die morphologischen Variationen des Blattes, die sich durch Unterschiede der Blattform, des Blattrandes, der räumlichen Anordnung usw. erkennen lassen, sind vielfältig. Deren Unterscheidung ist vor allem für die taxonomische Bestimmung wichtig (Strasburger & Bresinsky 2012).

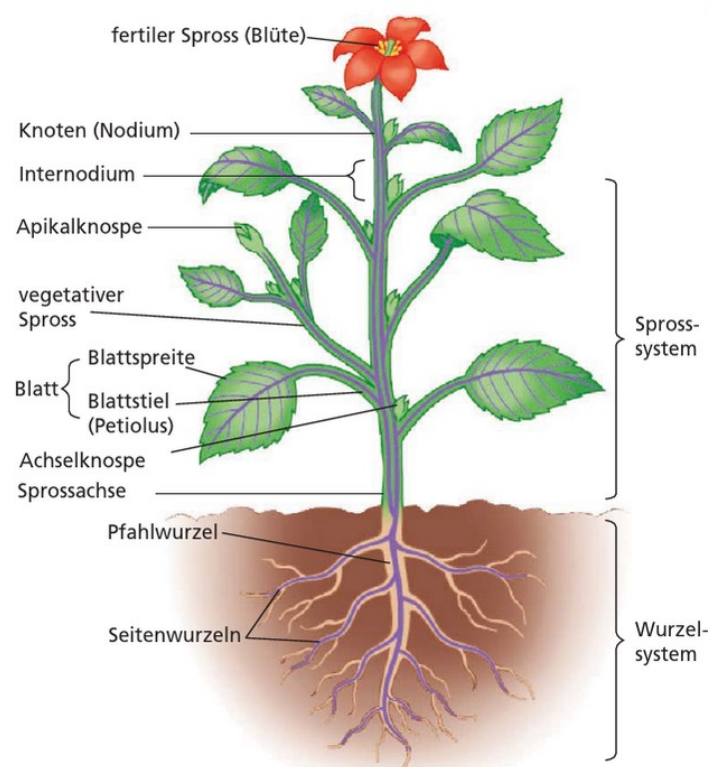


Abb. 4 Schema einer Blütenpflanze (Quelle: Campbell et al. 2016: 1000)

2.3. Grundaufbau am Beispiel einer Zwitterblüte

Die Blüte ist laut Hess (2005: 83) „das gestauchte Ende eines Sprosses, dessen Blattorgane direkt oder indirekt im Dienst der sexuellen Fortpflanzung stehen“. Um attraktiv für Bestäuber zu sein, ist sie meist auffällig geformt und gefärbt. Von außen nach innen ist die Blüte der Angiospermen durch Blütenhüllblätter, Staubblätter und Fruchtblätter aufgebaut. Die Blütenhülle (Perianth) kann bei Dikotylen außerdem noch in Kelch- (Calyx) und Kronblätter (Corolle) unterteilt werden (siehe Abb. 5) (Hess 2005). Wichtig zu erwähnen ist, dass das abgebildete Schema einer Zwitterblüte keiner realen Blüte entspricht und auch keinen „Urtyp“ darstellt (Leins 2000).

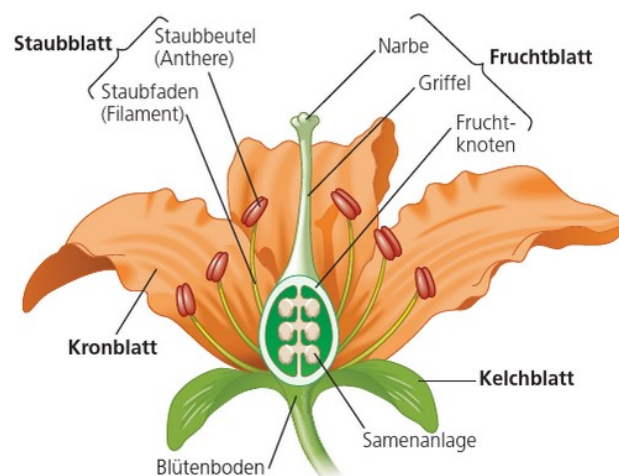


Abb. 5 Aufbau einer Zwitterblüte (Quelle: Campbell et al. 2016: 1084)

Die Kelchblätter (Sepalen) bilden den äußersten Wirtel einer Blüte, sind meist grün, stabil und besitzen eine Schutzfunktion für die innen liegenden Organe. Sie können außerdem frei oder zu einer Röhre verwachsen sein. Die Kronblätter (Petalen) befinden sich weiter innen liegend und sind oft zarter als die Kelchblätter. Sie schützen ebenfalls die Staub- und Fruchtblätter, dienen aber durch auffällige Farben und Kontraste allen voran der Anlockung von Bestäubern. Kronblätter können vielgestaltig sein und machen durch Verwachsungen unterschiedliche Blütenökologie möglich. Windbestäubte Pflanzen tragen oft unscheinbare Kronblätter. Wird nicht zwischen Kelch und Krone unterschieden, spricht man vom Perigon. Dies ist bei den Monokotylen der Fall. Die einzelnen Elemente werden sodann als Tepalen bezeichnet (Hess 2005).

Weiter innen liegt das Androeceum (männlicher Blütenteil) mit den Staubblättern (Stamina). Ein Staubblatt ist in Staubbeutel (Anthere) und Staubfaden (Filament) gegliedert. Der Staubfaden hängt über das Konnektiv am Staubbeutel, der aus zwei sogenannten Theken besteht. Jede Theke enthält zwei Pollensäcke mit Pollenkörnern,

den männlichen Geschlechtszellen (siehe Abb. 6). Der Pollen wird durch Aufreißen der Pollensäcke entlassen. Verwachsungen von Staubblättern untereinander oder mit angrenzenden Organen sind möglich. Mittig befindet sich das Gynoeceum (weiblicher Blütenteil) mit einem oder mehreren Fruchtblättern (Karpelle) für die sexuelle Fortpflanzung. Sie beinhalten die Samenanlagen und können ebenso frei liegen (Chorikarpie) oder miteinander verwachsen sein (Synkarpie). Im Falle der Synkarpie tragen die verwachsenen Fruchtblätter einen gemeinsamen Stempel. Ein Fruchtblatt wird gegliedert in Narbe (Stigma), Griffel (Stylum) und Fruchtknoten (Ovarium) (Hess 2005). Die Narbe liegt in der Mitte des Stempels und ist klebrig. Sie bietet eine große Oberfläche zum Auffangen der Pollenkörner. Nach erfolgter Bestäubung bildet sich im Inneren des länglichen Griffels der Pollenschlauch aus. Unterhalb des Griffels liegt der meist verdickte Fruchtknoten, worin sich die Samenanlagen befinden (Fischer 2008).

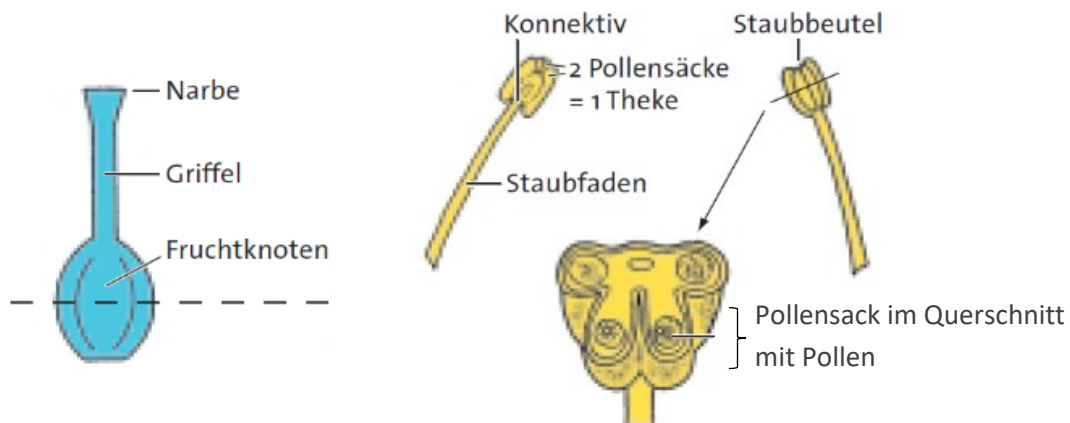


Abb. 6 Aufbau eines Fruchtblattes (links) und eines Staubblattes (rechts) (verändert nach Hess 1990, zitiert nach Hess 2005: 84)

Die Ständigkeit des Fruchtknotens trägt wesentlich zur Fruchtbildung bei. Er kann ober-, mittel-, halbunter- oder unterständig sein (siehe Abb. 7). Als oberständig wird der Fruchtknoten definiert, wenn er oberhalb des Blütenbodens steht und nicht mit ihm verwachsen ist. Liegt er jedoch etwas tiefer sowie unter den Ausgangspunkten von Blütenblättern und Staubblättern, wird er als mittelständig bezeichnet. Von halbunterständig spricht man, wenn der untere Teil des Fruchtknotens mit dem Blütenboden verwachsen ist und unterständig bezeichnet die vollständige Verwachsung mit dem Blütenboden (Fischer 2008).

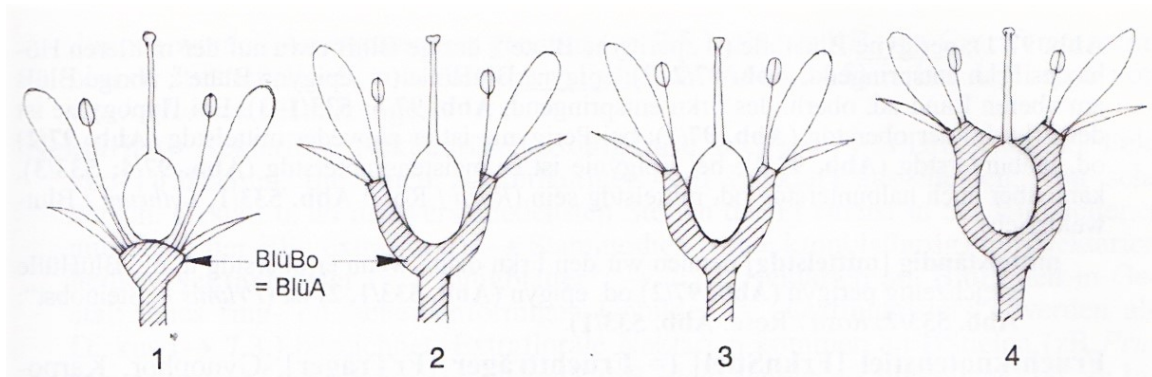


Abb. 7 Ständigkeit des Fruchtknotens 1: oberständig, 2: mittelständig, 3: halbunterständig, 4: unterständig (Quelle: Fischer 2008: 97)

Weitere wichtige Blütenteile werden nun kurz beschrieben, die wesentlich zur Funktion und Form einer Blüte beitragen: Der gestauchte Endabschnitt der Sprossachse wird Blütenboden genannt. Er trägt die Blütenorgane. Durch das Umschließen des Fruchtknotens, Aufwölbungen oder Aushöhlungen wird die Funktion und das Erscheinen der Blüte entscheidend beeinflusst (Fischer 2008). Außerdem ist es wichtig die Nektarien, die auch extrafloral angesiedelt sein können, zu erwähnen. Dies sind Drüsen mit zuckerhaltigem Nektar zur Verköstigung der Bestäuber (Leins 2000). Schließlich gibt es noch die Hochblätter. Sie fungieren als Hüllblätter oder unterstützen die Schaufunktion der Blüte. Einzelblüten können bereits auffällig gestaltet sein. Durch die Ansammlung mehrerer Einzelblüten in Blütenständen, sogenannten Infloreszenzen, vergrößert sich jedoch deren Schauapparat, wodurch die Blüte attraktiver für Bestäuber wird. Bekannt sind unter anderem Trauben, Dolden, Köpfchen, Rispen, Ähren und viele weitere. Sie ergeben sich durch Verzweigung und Abwandlung der Sprossachse mittels Streckung, Stauchung, Verdickung oder Verwachsung (Strasburger & Bresinsky 2012).

Die nun ausgeführte zwittrige Anordnung der Staub- und Fruchtblätter in einer Blüte ist in den meisten Angiospermen vorzufinden. Sie wird auch als bisexuell oder hermaphroditisch bezeichnet. Es können jedoch auch andere Verteilungen der Geschlechtsorgane auftreten. Sind nur Staub- oder Fruchtblätter in einer Blüte vorhanden, wird von eingeschlechtlichen (unisexuellen) Pflanzen gesprochen. Treten dabei weibliche und männliche Blüten an einer Pflanze auf, ist sie einhäusig (monözisch). Kommen weibliche und männliche Blüten nur auf getrennten Individuen vor, wird von Zweihäusigkeit (Diözie) gesprochen. Letztere Variante ist für die Pflanze energetisch am kostspieligsten, schützt sie aber auch am besten vor Selbstbestäubung (Hess 2005). Auf die Arten der Bestäubung wird in Kapitel 3.2 näher eingegangen.

3. Bestäubungsbiologie

Unter den Begriffen Bestäubungsökologie, Bestäubungsbiologie, Blütenbiologie, oder Blütenökologie, versteht man in erster Linie das Zusammenspiel zwischen Bestäuber und der Pflanze. Bestäubung ist der Vorgang der Pollenübertragung (Pollination) und sollte nicht mit der darauf erfolgenden Befruchtung verwechselt werden. Im Gegensatz zur Bestäubung bedeutet Befruchtung das Verschmelzen der zwei Spermazellen mit den generativen Zellen im Embryosack, woraus Zygote und daraus folgend Embryo sowie Endosperm, das Nährgewebe des Samens, hervorgehen. Die Befruchtung muss nach erfolgter Bestäubung jedoch nicht zwingend eintreten (Campbell et al. 2016). Im Laufe der Evolution passten sich Blütenbau und Anordnung der Blüten an die jeweiligen Bestäuber an, worauf in den nachfolgenden Unterkapiteln näher eingegangen wird (Hess 2005). Ebenso wird in diesen der blütenökologische Begriff „Blume“, der die funktionelle Einheit im Bestäubungsgeschehen darstellt, genauer diskutiert (Hess 2005).

Der Bestäubungsvorgang ist ein zentraler Prozess im Entwicklungszyklus einer Pflanze. Ohne Bestäubung käme es zu keiner genetischen Rekombination bei sexueller Fortpflanzung. Dabei spielt schließlich nur der arteigene Pollen eine Rolle. Verschiedene Strategien hindern die Entwicklung artfremden Pollens. Grundlegend werden zwei Formen der Pollenübertragung unterschieden. Gelangt Pollen aus derselben Blüte auf die Narbe, wird von Selbstbestäubung gesprochen. Die wesentlich häufigere Form ist die Fremdbestäubung. In diesem Fall stammt Pollen aus einer anderen Blüte derselben Art. Eine weitere Form, die genetisch der Selbstbestäubung entspricht, ist die Nachbarbestäubung. Sie bezeichnet die Weitergabe von Pollen aus einer anderen Blüte derselben Pflanze (siehe Abb. 8) (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

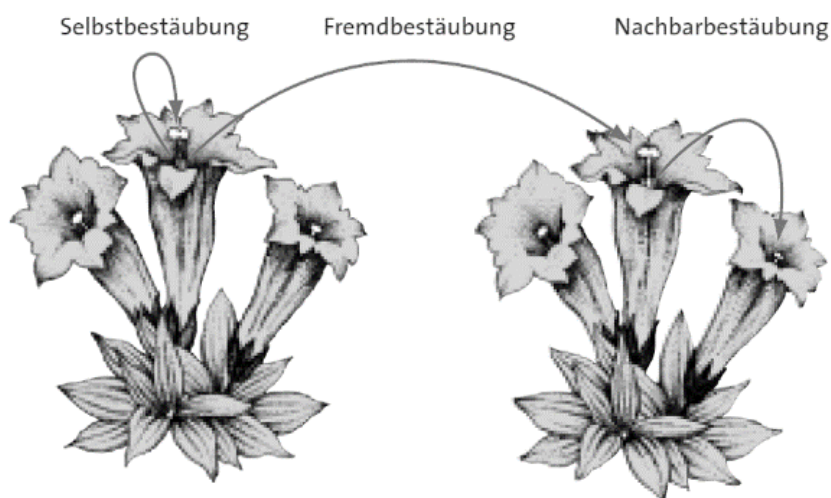


Abb. 8 Bestäubungsformen (Quelle: Hess 2001, zitiert nach Hess 2005: 92)

3.1. Selbstbestäubung

Durch nah beisammen liegende männliche und weibliche Blütenorgane wäre häufige Selbstbestäubung naheliegend. Sie wird in den meisten Fällen allerdings durch verschiedenste Mechanismen verhindert, da sie genetische Rekombination nur bedingt möglich macht. Die auf die Selbstbestäubung folgende Befruchtung bewirkt durch die verschmelzenden Geschlechtszellen zwar die Rekombination vorhandener Gene, neue Allele können jedoch nicht eingebracht werden (Hess 2019; Leins 2000). Eine Lösung für das Problem ist beispielsweise die Reifung von Antheren und Narben zeitlich zu trennen (Dichogamie). In den meisten Fällen der Dichogamie besteht Proterandrie (Vormännlichkeit), wobei die Antheren früher reifen. Proterandrie ist auch wichtig für sekundäre Pollenpräsentation auf der Narbe. Wäre die Narbe zu diesem Zeitpunkt schon reif, käme es zu Selbstbestäubung. Selten reift auch die Narbe vor den Antheren und es wird von Proterogynie (Vorweiblichkeit) gesprochen. Ein weiterer Mechanismus, der oft mit Dichogamie gekoppelt stattfindet, ist Herkogamie, die räumliche Trennung der männlichen und weiblichen Blütenorgane. So nehmen Staub- und Fruchtblätter unterschiedliche Positionen in der Blüte ein, um sich nicht zu berühren. Noch viel sicherer, um Selbstbestäubung zu verhindern, ist aber die Bildung von eingeschlechtlichen Blüten, wie bereits in Kapitel 2.3 erwähnt wurde. Die vor allem bei windbestäubten Arten vorkommende Zweihäusigkeit ist jedoch kostspielig, da männliche Individuen keine Samen hervorbringen können. Sollte der Fall eintreten, dass es dennoch zu Selbstbestäubung gekommen ist, hat die Pflanze überdies Strategien zur Verfügung, die darauf folgende Selbstbefruchtung zu verhindern. Gelegentlich kann Selbstbestäubung auch als Notfallplan dienen, beispielsweise wenn Bestäuber ausbleiben. Außerdem wird sie von Pionierpflanzen eingesetzt, bis ausreichend Bestäuber angelockt werden können (Leins 2000).

3.2. Fremdbestäubung

Die Übertragung von Pollen auf die Narbe eines anderen Individuums geht einher mit oftmals langem Transport, wofür Vektoren notwendig sind. Dies kann zum einen abiotisch durch Wind (Anemophilie) und seltener Wasser (Hydrophilie) sowie biotisch mit Tieren (Zoophilie) erfolgen. Anemophilie ist die älteste Form der Bestäubung, die heute fast ausschließlich bei den ursprünglichen Gymnospermen (Nacktsamer) und gelegentlich sekundär bei Angiospermen auftritt. Sie hat, wie auch die Hydrophilie den Vorteil, dass sie in Abwesenheit biotischer Pollinatoren erfolgen kann und somit auch keine auffälligen Blüten benötigt werden. Außerdem macht die Bestäubung durch den Wind

Massenbestäubungen über sehr weite Distanzen möglich. Die meisten Angiospermen machen sich hingegen die Zoophilie durch vorwiegend flugfähige Insekten, Vögel oder Fledermäuse zunutze. Die Tiere ernähren sich von Nektar und Pollen und suchen dafür Blüten auf, wodurch Pollen auf deren Körpern hängen bleibt und beim nächsten Besuch einer Narbe abgestreift wird. Damit Blüten derselben Art besucht werden, entwickeln Pflanzen spezielle Schauapparate sowie Farben und Düfte zur Anlockung. Die Tiere bewegen sich innerhalb der Blüte außerdem spezifisch, je nach Art der Blüte. Die Gestalt einer Blüte garantiert, dass Pollenkörner auf bestimmte Stellen gestreift werden. Auf die verschiedenen ökologischen Blumentypen wird im folgenden Kapitel noch näher eingegangen. Von Zoophilie profitieren grundsätzlich beide Symbiosepartner, Pflanze und Tier. Wird jedoch zu viel Pollen gefressen, wirkt sich das ungünstig auf die Pflanze aus. Diese Tatsache bewirkte auch die sich durchsetzende Evolution nektarhaltiger Pflanzen, um mehr Pollen für die Bestäubung bereitstellen zu können (Hess 2019). Die Vorteile der Zoophilie sind die präzise Pollenübertragung und daraus resultierend das Ausreichen einer viel geringeren Pollenmenge. Viele Pollenkörner können zudem gleichzeitig und auch bei geringer Individuenzahl übertragen werden. Außerdem erfolgt die Bestäubung unabhängig vom Wind (Hess 2019; Leins 2000).

Die meisten Angiospermenarten entwickelten eigene Methoden, um spezialisierte Bestäuber anzulocken. Suchen diese nur eine begrenzte Anzahl an unterschiedlichen Arten auf, wird von Blütenstetigkeit gesprochen. Dafür vollbringen die Bestäuber kognitive Leistungen, um bestimmte Blüteneigenschaften zu erfassen und mit Nahrung in Verbindung zu bringen. Die Pflanze profitiert sehr davon, da eine zielgerichtete Bestäubung erfolgen kann (Harborne 1995).

3.3. Bestäubergruppen und bevorzugte Blumengestalttypen

Wie bereits erwähnt, ist die Zoophilie unter den Angiospermen weit verbreitet. In Gebieten mit temperatem Klima wird hier von 78 %, für die Tropen gar von 94 % aller fremdbestäubten Arten ausgegangen (Ollerton et al. 2011). Als offensichtliche Bestäuber gelten allen voran Hummeln und Honigbienen, aber auch Fliegen, Schmetterlinge, Käfer und Wespen. In den Tropen kommen noch Kolibris und Vögel sowie nachts Fledermäuse oder Nachtfalter und weitere kleine Säuger oder Beuteltiere dazu (Harborne 1995). Für die erfolgreiche Bestäubung einer Art ist besonders die Flugfähigkeit eines Bestäubers von Bedeutung, damit der Pollen zielgerichtet abgestreift wird. Da die hier behandelten Taxa nur Insekten und Kolibris betreffen und in Europa ohnehin fast ausschließlich

Insekten bestäuben, werden sich die nachfolgenden Ausführungen auf die Vorstellung dieser beiden Bestäubergruppen beschränken. Dabei wird kurz auf deren unterschiedliche Morphologie und Lebensweise Bezug genommen, was sich wiederum auf die Häufigkeit der Blütenbesuche auswirkt (Knuth 1898, zitiert nach Barth 1982: 38).

Eine Einteilung in ökologische Blumentypen ist anhand vorwiegender Blütenbesucher möglich, da nicht jede Blüte für jeden Bestäuber passförmig ist. Zunächst muss jedoch noch kurz auf den Begriff der Blume eingegangen werden. Er bezeichnet laut Hess (2005) die „funktionelle Einheit bei der Bestäubung“. Eine Blume kann somit aus einer Einzelblüte oder einem Blütenstand bestehen. Die besondere Gestalt, in Kombination mit Farbe und Duft, bildet sodann den ökologischen Blumentyp. Die Bestäubergruppen mit ihren bevorzugten Blumengestalttypen und Blumenfarben können Abb. 9 entnommen werden. Ein ökologischer Blumentyp bildet sich in Coevolution mit seiner Bestäubergruppe aus (Hess 2005). Nachfolgend wird nun näher auf die einzelnen Bestäubergruppen und die ökologischen Blumentypen eingegangen.

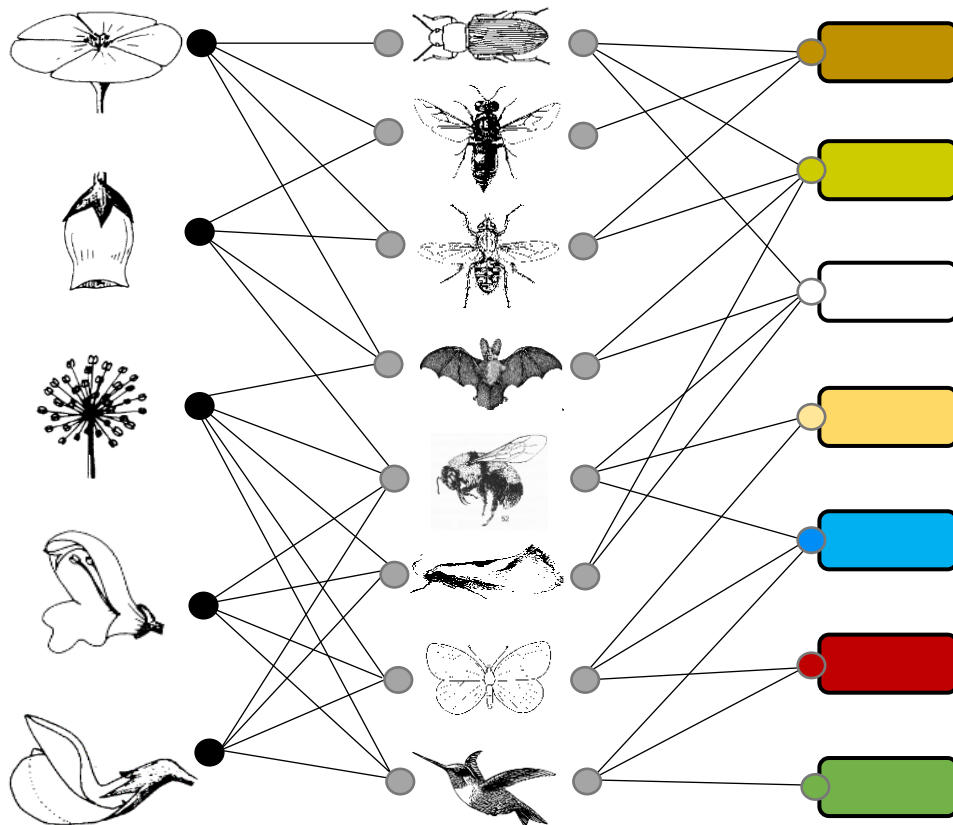


Abb. 9 Bestäubergruppen (v.o.n.u.: Käfer, Wespen, Fliegen, Fledermäuse, Bienen, Nachtfalter, Tagfalter und Kolibris), ihre bevorzugten Blumengestalttypen (v.o.n.u.: Scheiben-, Glocken-, Bürsten-, Rachen- und Fahnenblume) und Blumenfarben

(Eigene Darstellung, verändert nach Hess 2005: 95; Bildquellen: Schaefer & Brohmer 2010; Haller & Probst 1989; Pixabay)

3.3.1. Hautflügler (Hymenoptera)

Das bekannteste Bestäubertaxon bilden die Hautflügler, zu denen Bienen (Apoidea) inklusive Wildbienen und Hummeln, Wespen (Vespidae) und Ameisen (Formicidae) zählen. Die Bienen, darunter vor allem *Apis mellifera* (Westliche Honigbiene), weisen eine starke Behaarung auf, wodurch der Pollen besser haftet. Zudem haben sie einen Pollensammelapparat für zielgerichteten Transport sowie einen Rüssel und greifende Mundwerkzeuge zum Sammeln von Nektar und Pollen. Bienen orientieren sich vor allem über Farben und Gerüche, wobei sich das Farbensehen anders als beim Menschen gestaltet und sie beispielsweise rot nicht erkennen können. Bienen haben eine fast hundertprozentige Blütenstetigkeit, was sie als sehr treue Bestäuber auszeichnet. Sie zeichnen sich durch hohe Sammelaktivität aus, da sie einen Bienenstaat zu versorgen haben und ihre Larven ausschließlich mit Blütenprodukten füttern (Knoll 1956). Es konnten jedoch auch unter den Solitärbiene, die keine Staaten bilden, Anpassungen an wenige Pflanzenfamilien beobachtet werden (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Bienen sind sehr vielseitig, bestäuben aber oft Lamiaceae (Lippenblütler), Fabaceae (Schmetterlingsblütler) und häufig Asteraceae (Korbblütler) (Harborne 1995). Der ökologische Blumentyp der Bienenblume ist durch kurze Röhren bis 15 mm gekennzeichnet, ist vielgestaltig, überwiegend Gelb, Blau und Weiß, trägt oft Blütenmale und verströmt einen honigartigen Geruch (Leins 2000).

Auch Hummeln (*Bombus*) gilt es unter den Apoidea als wichtige Bestäuber zu erwähnen. Sie besitzen ebenfalls eine starke Behaarung und Mundwerkzeuge, die mit jenen der Honigbiene zu vergleichen sind. Allerdings haben sie einen deutlich längeren Rüssel, womit sie in der Lage sind Nektar aus tieferen Röhrenblüten zu erreichen. Hummeln sind außerdem durch ihre Morphologie unempfindlicher gegenüber regnerischem Wetter und kälteren Temperaturen. Sie bilden gleichfalls Staaten, die jedoch nur einjährig sind. Das führt dazu, dass sie in kurzer Zeit viel Pollen und Nektar brauchen (Barth 1982). Die Hummelblumen sind den Bienenblumen sehr ähnlich, weisen aber zudem auch längere Kronröhren auf (Leins 2000). Wespen kommen als Bestäuber nur gelegentlich infrage, da sie nur spärlich behaart sind und ihre Brut vorrangig mit tierischen Produkten versorgen. Auch Ameisen spielen keine wichtige Rolle in der Bestäubung, fallen jedoch gelegentlich durch Nektarraub auf (Barth 1982). Dies bezeichnet die ausbeuterische Nektarentnahme ohne Berühren der Fortpflanzungsorgane. Nektarraub kann zudem mit der Schädigung von Blütenteilen durch Fraß und damit einer Verkürzung der Lebensdauer der Blüte einhergehen (Harborne 1995; Mayer 2014).

3.3.2. Schmetterlinge (Lepidoptera)

Schmetterlinge sind wesentliche, spezialisierte Bestäuber mit unterschiedlichen Merkmalen. Manche besitzen ursprüngliche beißend-kauende Mundwerkzeuge wie die Urmotten, die meisten haben jedoch lange Saugrüssel. Daraus folgt, dass die meisten Schmetterlinge nur Flüssigkeiten aus tiefen Röhren aufnehmen können. Sie sind außerdem sehr blütenstet. Da Schmetterlinge keine Staaten bilden und Nektar und Pollen auch nicht an die Raupen verfüttert werden, machen sie nur einen kleinen Teil der von Tieren bestäubten Pflanzen aus, wenngleich sie morphologisch sehr geeignet für die Blütenbestäubung sind (Barth 1982). Spezialisierte Schmetterlingsblumen weisen einen Landeplatz in Form von großen Blüten oder Korbblüten für die Insekten auf. Der Nektar ist oft an der Basis tiefer Röhren mit verengtem Eingang zu finden. Neben Blau und Gelb wird von Schmetterlingen vor allem auch Rot bevorzugt. Bei Blüten, die von Nachtfaltern bestäubt werden, steht indes der Duft im Vordergrund (Leins 2000).

3.3.3. Zweiflügler (Diptera)

Unter den Zweiflüglern sind es vor allem die Schwebfliegen (Syrphidae) und Wollschweber (Bombyliidae), die Pflanzen bestäuben. Diptera sind ebenso stark behaart und besitzen einen Saugrüssel, bilden aber keine Staaten. Außerdem leben Dipteralarven vor allem parasitisch, weswegen geringere Mengen an Blütenprodukten ausreichend sind. Sie sammeln somit vor allem Pollen für den Eigenbedarf und wesentlich geringere Mengen als Hymenoptera. Zudem sind sie weniger blütenstet (Knoll 1956). Fliegenblumen sind oft weißlich, gelblich, grüngelb oder fleischfarben. In ihnen liegt der Nektar offen vor, weshalb sie auch für andere Bestäuber geeignet sind. Überdies sind unter den Fliegenblumen auch sehr spezialisierte zu finden, die die Fliegen mit Aasgerüchen anlocken (Leins 2000).

3.3.4. Käfer (Coleoptera)

Die Gruppe der Käfer ist vor allem für ihre enorme Artenzahl bekannt, die aber nicht so bedeutend für die Bestäubung sind. Käfer tragen meist ursprünglich beißende Mundwerkzeuge und sind wenig behaart. Oftmals suchen sie sich die Blüten zufällig aus und zerkauen sie teilweise auch. Dennoch können als wertvolle bestäubende Käferfamilien die Blütenböcke (Cerambycidae), Weichkäfer (Chantharidae), Buntkäfer (Cleridae) und Prachtkäfer (Buprestidae) genannt werden (Knoll 1956). Käferblumen sind offen und eventuell scheibenförmig. In ihnen ist vor allem Pollen, statt Nektar zu finden. Die Blütenfarben reichen von Weiß bis Gelb-Bräunlich. Der Duft kann fruchtig, aber auch faulig sein. Spezialisierungen mit Käfern sind in Europa keine bekannt (Leins 2000).

3.3.5. Kolibris (Trochilidae)

Die letzte für die vorliegende Arbeit bedeutende Bestäubergruppe bilden die Kolibris. Sie zeichnen sich durch einen langen, schmalen Schnabel aus, der gerade oder gebogen sein kann. Außerdem kann die Zunge tief gespalten, rinnen- oder röhrenförmig ausgestaltet sein. Anders als andere bestäubende Vögel sind Kolibris nicht auf Sitzgelegenheiten durch Äste oder Blätter angewiesen, sondern können Pflanzen im Schwirrflug bestäuben. Dabei berühren sie die Antheren bzw. die Narbe beispielsweise mit dem Kopf. Bestäubungsfunktion übernehmen sie allerdings nur in den Tropen und Subtropen. Vogelblumen und im speziellen Kolibriblumen fallen durch grelle Farben, allen voran Rot und Kontraste auf. Sie bieten den Bestäubern eine große Nektarmenge, der Duft spielt eine eher untergeordnete Rolle (Leins 2000).

3.4. Befruchtung und Fruchtentwicklung

Ist der reduzierte männliche Gametophyt, das Pollenkorn, auf die Narbe gelangt, folgt die Befruchtung. Dazu keimt der vegetative Teil des Pollenkorns zum Pollenschlauch und wächst in Richtung der Samenanlage. Danach findet die Öffnung des vorderen Schlauchendes statt, sodass zwei generative Spermazellen freigesetzt werden können (siehe Abb. 10 links). Eine dieser Spermazellen verschmilzt sodann mit einer Eizelle, woraus die Zygote und später der Pflanzenembryo folgen, der im Samen eingeschlossen ist. Die andere Spermazelle verschmilzt mit zwei haploiden Kernen zum Endospermkern, aus dem das Endosperm als Nährgewebe des späteren Keimlings entsteht (siehe Abb. 10 rechts). Da zwei Spermazellen mit Zellen des Embryosacks verschmelzen, wird auch von doppelter Befruchtung gesprochen (Hess 2005; Leins 2000). Gelegentlich kann es vorkommen, dass mehrere Pollenkörner auf der Narbe landen, wodurch mehrere Pollenschläuche gebildet werden, die in Konkurrenz um die Anzahl der Samenanlagen stehen.

Nach der Befruchtung folgt die Samenentwicklung. Der Same besteht aus dem Keimling (Embryo), der vom Nährgewebe (Endosperm) und der Samenschale (Testa) umgeben ist. Aus jenem Samen keimt sodann der Sporophyt. Dieser besteht aus der Keimwurzel (Radicula), einem Achsenabschnitt (Hypokotyl) und im Falle der Dikotylen den zwei Keimblättern (Kotyledonen), wie Abb. 11 entnommen werden kann (Leins 2000).

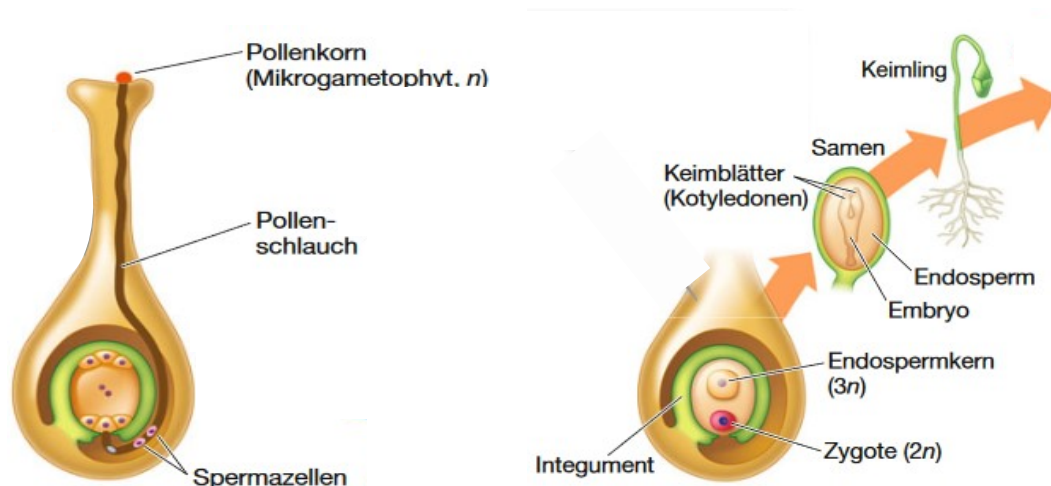


Abb. 10 Ausbildung des Pollenschlauchs und Entlassen der zwei Spermazellen (links) sowie Verschmelzen der Spermazellen mit Eizelle zu Zygote und haploiden Kernen zu Endospermkern (rechts) (verändert nach Sadava et al. 2019: 867)

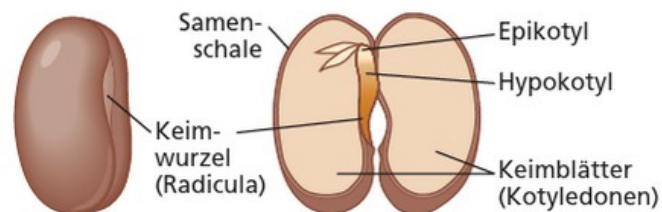


Abb. 11 Gartenbohne mit Radicula, Hypokotyl und zwei Kotyledonen (Quelle: Campbell et al. 2016: 1091)

In der Zeit der Samenentwicklung findet auch die Fruchtbildung statt. Leins (2000: 246) definiert eine Frucht als „Blüte zur Zeit der Samenreife“. Dies impliziert, dass zur Ausbildung der Frucht neben den Fruchtblättern auch Blütenboden, Kelch oder das Perianth beitragen. Die Fruchtwand (Perikarp) wird aus dem Fruchtknoten gebildet. Früchte können nun auf verschiedene Arten klassifiziert werden. Zum einen nach der Struktur des Gynoeceums oder Anzahl der Fruchtblätter. Zum anderen können Früchte in Öffnungs- und Schließfrüchte gegliedert werden, je nachdem ob sie sich öffnen oder verschlossen bleiben (Strasburger & Bresinsky 2012). Darauf wird in diesem Zuge jedoch nicht näher eingegangen.

Ist auch die Fruchtbildung abgeschlossen, können die sich darin befindlichen Samen ausgebreitet werden. Ob dafür die gesamte Frucht ausgebreitet oder allein die Samen verstreut werden, hängt wiederum von der Art der Frucht ab. Unabhängig von der Ausbreitungseinheit wird allgemein von Diasporenausbreitung gesprochen. Dies geschieht wie auch im Falle der Bestäubung hauptsächlich durch Wind (Anemochorie), Wasser (Hydrochorie) oder Tiere (Zoochorie). Vereinzelt sind auch Pflanzen mit besonderen Mechanismen selbst in der Lage, Diasporen auszubreiten (Autochorie) (Leins 2000).

4. Pflanzlicher Sekundärmetabolismus

Der Metabolismus von Pflanzen umfasst sowohl den Primär- als auch den Sekundärstoffwechsel. Der Primärstoffwechsel ist für die Bereitstellung essenzieller Bestandteile des zellulären Haushalts wie Aminosäuren, Kohlenhydrate, Lipide oder Chlorophyll zuständig und sichert so Funktionen wie Photosynthese oder Atmung (Heldt & Piechulla 2015). Der Primärstoffwechsel hat sich im Laufe der Evolution nur wenig verändert. Stoffwechselwege sind nahezu ident geblieben, Fette, Kohlenhydrate und Proteine werden gespeichert und Phosphat wird für Energietransfer verwendet. Somit ist der Primärstoffwechsel unentbehrlich für Wachstum und Entwicklung der Pflanzen. Hingegen sind sekundäre Pflanzenstoffe, auch Sekundärmetabolite, Naturstoffe oder pflanzliche Sekundärstoffe genannt, nicht direkt in Wachstums- und Entwicklungsprozessen einer Pflanze involviert, sondern wesentlich für den Fortbestand der Pflanzen in ihrer Umwelt. Demnach übernehmen sie in erster Linie ökologische Funktionen, die nicht für jede Zelle, aber für den Organismus als Ganzes oder das Weiterbestehen einer Art wichtig sein können (Brennicke & Schopfer 2010; Taiz & Zeiger 2010). Der Sekundärstoffwechsel umfasst strukturell verschiedene Substanzklassen, die oft spezifisch in einzelnen Taxa (Arten, Gattungen oder Familien) vorkommen. Diese Variabilität und Vielfältigkeit unterscheidet sie von den universell vorkommenden Substanzen des Primärstoffwechsels.

Den Namen Sekundärstoffe haben sie nicht aufgrund einer vermeintlich nachgeordneten Rolle erhalten, sondern weil sie aus dem Primärstoffwechsel abgeleitet sind. Somit ist ihre früher postulierte Rolle als Stoffwechselabfall nicht haltbar. Ihre Biosynthese zweigt an verschiedenen Stellen des Primärstoffwechsels ab und auch Stoffwechselzwischenprodukte werden teilweise als Substrate weiter genutzt und in Strukturen eingebaut (Hänsel & Sticher 2010). Bisher wurde nur ein Bruchteil der in der Natur vorkommenden Sekundärmetabolite isoliert. Außerdem wurde in den letzten Jahren erkannt, dass einige Derivate auch eine Rolle im Primärstoffwechsel spielen können, wie etwa bei der Photosynthese oder der Entgiftung. Die Grenze zwischen Primär- und Sekundärstoffwechsel ist in Einzelfällen somit nicht immer eindeutig (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Die Produktion sekundärer Pflanzenstoffe ist zumeist sehr energieaufwendig und kann zu Lasten des Primärstoffwechsels gehen. Dieser Konflikt zwischen Investition in Wachstum und Entwicklung gegenüber Produktion ökologisch bedeutsamer Sekundärmetabolite ist gut im Zitat „Wachse oder verteidige dich“ formuliert (Herms und Mattson 1992; zitiert nach Brennicke & Schopfer 2010). Zumeist werden

sekundäre Pflanzenstoffe nur in bestimmten Geweben oder Entwicklungsstadien gebildet, wobei Biosynthese und Transport in Zell- und Gewebekompartimenten koordiniert ablaufen. So dient etwa das Tomatin in jungen Früchten der Tomate zum Schutz vor Fraß durch Käferlarven. In reifen Früchten ist dieser Stoff hingegen nicht mehr vorhanden (Hänsel & Sticher 2010).

4.1. Ökochemische Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe

Anpassungen von Pflanzen und ihren sekundären Pflanzenstoffen an die Umwelt sind oft sehr komplex und divers. Meist bewirkt erst die Kombination mehrerer Stoffe eine gewünschte Wirkung sowie das Zusammenspiel unterschiedlicher Wirkungsweisen das erfolgreiche Weiterbestehen einer Art im Ökosystem (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Dabei ist wichtig zu erwähnen, dass eine Vielzahl von Stoffen, die gegebenenfalls alle zur selben Stoffklasse gezählt werden, einzeln und im Kombination miteinander unterschiedliche Funktionen aufweisen können. Häufig besitzen sekundäre Pflanzenstoffe Schutzfunktionen, da sie nahe der Pflanzenoberfläche konzentriert sind wie etwa in Vakuolen der Epidermiszellen oder in Drüsenhaaren (Harborne 1995). Wesentliche Schutzfunktionen sind zum einen Abschirmungen gegen abiotischen Stress wie UV-Strahlung, Hitze, Kälte oder Trockenstress, und zum anderen Abwehrmechanismen gegen Herbivoren, Pathogene oder auch höhere Pflanzen (Allelopathie). Als weitere bedeutende Funktion führen Hartmann (2007) die Kategorie der Lockstoffe zur Gewährleistung von Bestäubung und Diasporenverbreitung und Weiler & Nover (2008) die Anlockung von Symbiosepartnern an. Auf die drei genannten Kategorien, die auch Abb. 12 zu entnehmen sind, wird nun etwas näher eingegangen.

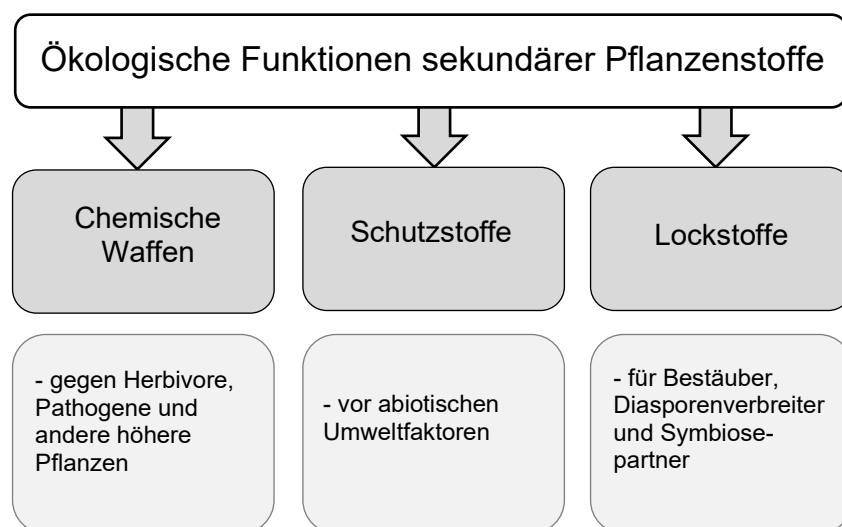


Abb. 12 Ökologische Funktionen von sekundären Pflanzenstoffen (basierend auf Hartmann 2007; Weiler & Nover 2008; eigene Darstellung)

4.1.1. Chemische Waffen

Der offensichtlichste Nachteil aller Pflanzen ist, dass sie standortgebunden sind und vor ihren Feinden nicht fliehen können. Im makroskopischen Bereich sind vor allem anatomische Abwehrmechanismen wie Dornen oder Stacheln zu erwähnen, um Herbivore (etwa Insekten, Wirbeltiere) abzuschrecken, sie zu schädigen oder abzutöten. Neben Herbivoren sind pathogene Mikroorganismen wie Pilze und Bakterien häufige Feinde. In der Pflanzenverteidigung genügen keineswegs morphologisch-anatomische Anpassungen, sondern die Pflanze verwendet Sekundärstoffe als chemische Waffen. Diese machen die Pflanze etwa durch bitteren Geschmack ungenießbar, schrecken Fraßfeinde mittels flüchtiger duftender Stoffe ab oder bewirken Gesundheitsschäden durch Toxine, die bis zum Tod führen können. Auch hormonähnliche Stoffe werden von Pflanzen abgegeben, die die Entwicklung von Insekten, wie Wachstum oder Häutung hemmen können (Weiler & Nover 2008). Dahingehend wichtige Abwehrstoffe sind Terpenoide, aber auch Flavonoide, die meist in den Blättern gelagert sind (Harborne 1995). Durch den Trockenmasseanteil von bis zu 10 % in manchen Pflanzen wird deutlich, welch bedeutenden Anteil diese natürlichen Abwehrstoffe einnehmen können (Heldt & Piechulla 2015).

Sekundäre Pflanzenstoffe als chemische Waffen sind durch vererbte Mutationen, natürliche Auslese oder evolutionäre Prozesse entstanden. Sind demnach neue Verbindungen gegen Herbivoren erfolgreich und in ihrer Biosynthese nicht zu energieaufwendig, garantiert dies eine höhere reproduktive Fitness und eine größere Nachkommenschaft gegenüber ungeschützten Pflanzen (Taiz & Zeiger 2010). In diesem Zusammenhang muss zwischen Generalisten- und Spezialistenherbivoren unterschieden werden. Während Generalisten zumeist von speziellen Inhaltsstoffen einer bestimmten Pflanze abgeschreckt werden, können dieselben Stoffe für Spezialisten ungiftig sein, weil sie entsprechende Entgiftungsmechanismen entwickelt haben und oftmals die Stoffe für die eigene Verteidigung einsetzen. Nun ist die Pflanze wieder am Zug, ein neues Abwehrsystem hervorzubringen. Dieser Prozess der wechselseitigen Anpassung unter Einbeziehung weiterer Umwelteinflüsse wird Koevolution genannt und ist in Abb. 13 schematisch dargestellt (Brennicke & Schopfer 2010). Im Hinblick auf die Entwicklung geeigneter Abwehrstrategien wird auch von „co-evolutionary arms race“, dem „koevolutionären Wettrüsten“ gesprochen. Dieser Prozess ist keinesfalls abgeschlossen, sondern in ständiger Weiterentwicklung (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

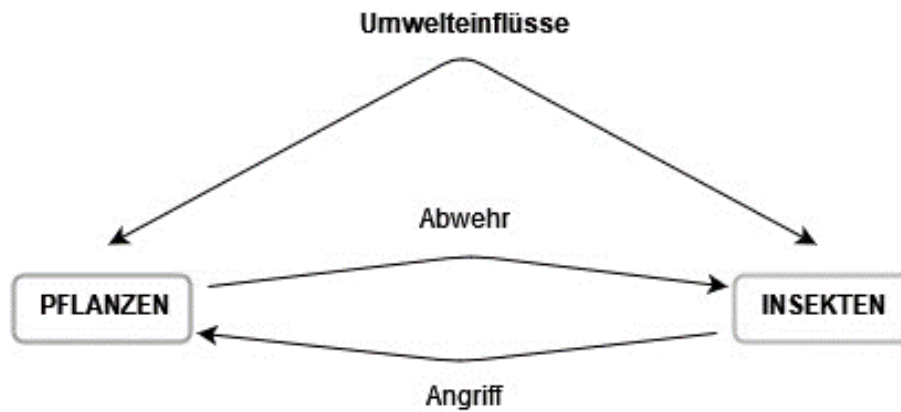


Abb. 13 Schema der koevolutionären dynamischen Wechselwirkung am Beispiel von Pflanzen und Insekten (basierend auf Harborne 1995; eigene Darstellung)

Da die verschiedenen Mechanismen der Abwehr, die aus diesem Prozess resultieren, in weiterer Folge immer wieder von Belang sind, sollen sie kurz erläutert werden. Werden chemische Abwehrstoffe in spezialisierten Zellen/Geweben vorsorglich hergestellt und können direkt wirken, wird von konstitutiver Verteidigung gesprochen. Erfolgt die Produktion eines Stoffes erst infolge von herbivoren oder mikrobiellen Angriffen oder steigt dessen Menge erst als Reaktion darauf, ist von induzierter Verteidigung die Rede. Derartige Stoffe sind in gesunden Pflanzen nicht vorhanden und müssen erst durch enzymatische Reaktionen in wirksame Verbindungen umgewandelt werden. Beispiele dafür sind das Amygdalin bei Rosengewächsen, das erst in Blausäure umgewandelt gegen Generalisten wirkt, sowie das Alliin des Knoblauchs, das in Allicin umgewandelt schädlich für Pilze und Bakterien ist. Darüber hinaus können im Rahmen der induzierten Verteidigung auch Verbindungen *de novo* biosynthetisiert werden, die vor allem gegen mikrobiellen Angriff wirksam sind und als Phytoalexine bezeichnet werden. Diese umfassen sehr unterschiedliche Strukturen und Wirkweisen (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Außerdem bedienen sich manche Pflanzen einer besonderen Art der indirekten Verteidigung, beispielsweise durch die gezielte Freisetzung flüchtiger Stoffe zur Anlockung von Parasiten oder Räubern der Herbivore, die diese vernichten. Diese Reaktion tritt häufig an der gesamten Pflanze auf, nicht nur am Ort der Schädigung (Agrawal 2007).

Da Pflanzen immer in Konkurrenz um Licht, Wasser und Nährstoffe stehen, spielen einige Sekundärstoffe auch eine Rolle als allelopathische Stoffe. Dies bedeutet, dass Stoffe, die über Spross oder Wurzel abgegeben werden, andere Pflanzen durch Keimhemmung auf Distanz halten (Brennicke & Schopfer 2010; Weiler & Nover 2008). Die Wirkung wird durch kontinuierliche Abgabe oder durch den Metabolismus von Mikroben

im Boden gesteuert. Dabei geben junge Pflanzen oft größere Mengen an Hemmstoffen ab. Das bekannteste Beispiel ist das Juglon, ein Naphthochinonglucosid in *Juglans regia* (Echte Walnuss). Dieses wirkt schon in sehr geringen Mengen und nur gegen das Auskeimen von Pflanzen, die nicht im ursprünglichen Verbreitungsgebiet der Walnuss vorkamen. Biosynthetisiert wird das Glucosid in den Blättern der Baumkrone, durch Auswaschung gelangt es in den Boden und wird dort von Mikroben zum aktiven Juglon (Aglycon) umgewandelt (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

4.1.2. Schutzstoffe gegen abiotische Faktoren

Der Begriff abiotische Faktoren bezieht sich auf die chemisch-physikalischen Umgebungsfaktoren (siehe Abb. 14). Die Abwehr gegen diese stellt folglich den Schutz vor UV-Strahlung, Photooxidation, Hitze, Kälte, Trocken- sowie Salzstress, Sauerstoff- oder Nährstoffmangel als auch Schwermetallbelastung dar (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). In diesem Zusammenhang sind polyphenolische Verbindungen wie Flavonoidglykoside zu nennen, die oft in hohen Konzentrationen in den Zellvakuolen der Blüten und Blätter vorkommen und als UV-Schutz dienen (Weiler & Nover 2008). Darüber hinaus sind Flavonoide gemeinsam mit Terpenoiden wie z.B. den Carotinoiden antioxidativ wirksam, indem sie freie Radikale fixieren, die durch äußere Einwirkungen wie Licht-, Salz- oder Trockenstress entstehen und aufgrund ihrer hochreaktiven Eigenschaften Zellen und Gewebe schädigen (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

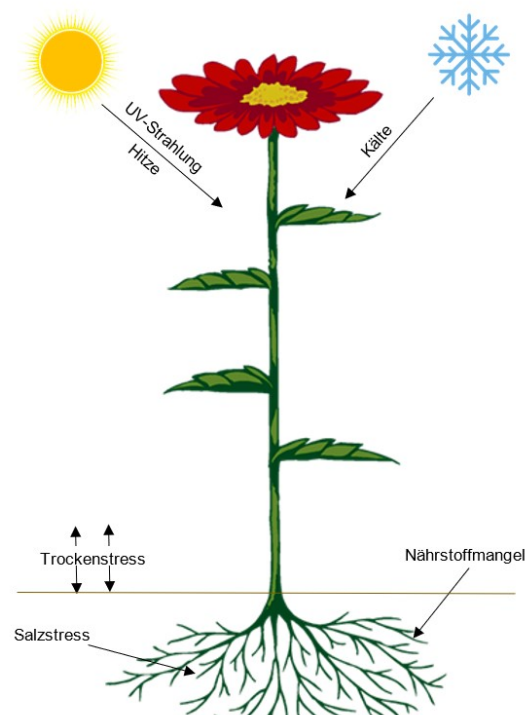


Abb. 14 Einwirken abiotischer Umweltfaktoren auf eine Pflanze (basierend auf Ludwig-Müller & Gutzeit 2014; Bildquellen: pixabay.com; eigene Darstellung)

4.1.3. Lockstoffe

Sekundäre Pflanzenstoffe dienen in tierbestäubten Pflanzen auch als Lockstoffe, um Bestäubung und Diasporenverbreitung sicherzustellen. Daher sind Blüten auffallend gestaltet und pigmentiert und Früchte vorwiegend rot gefärbt. Blüten produzieren zudem Nektar als auch flüchtige Duftstoffe zur Anlockung. Wie in Abb. 15 sichtbar ist, ist oftmals die Kombination der Farbstoffe mit den Duftstoffen ausschlaggebend für die Anlockung ausgewählter Bestäuber (Weiler & Nover 2008). Dabei wirken zunächst die Duftstoffe als Anlockung auf weitere Distanz, während das visuelle Signal der Farbpigmente bei geringerer Entfernung wesentlich ist (Harborne 1995).

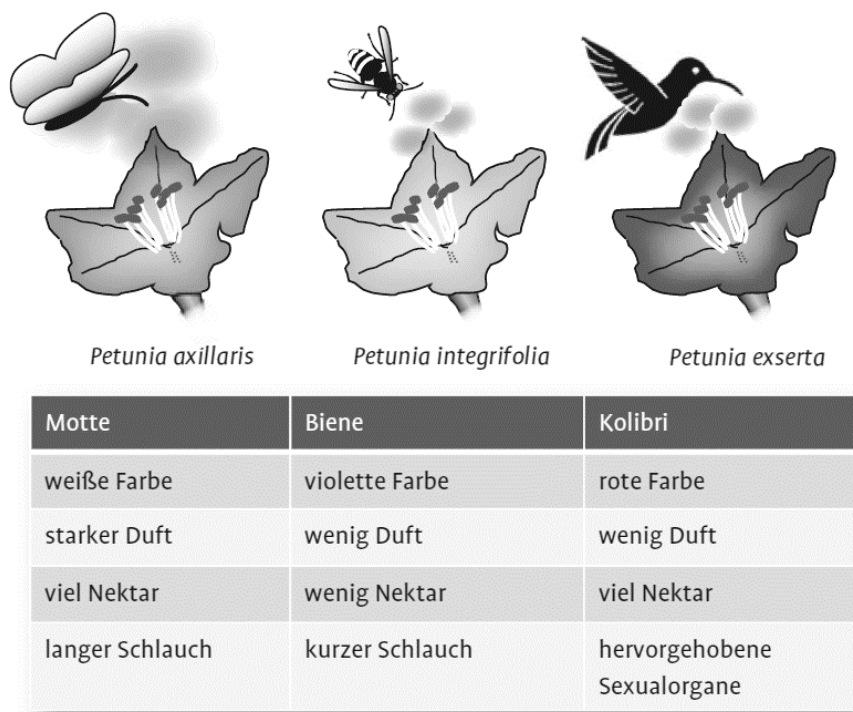


Abb. 15 Kombination verschiedener Sekundärmetaboliten als Duft- & Farbstoffe sind wichtig für die Erkennung durch Bestäuber (verändert nach Ludwig-Müller & Gutzeit 2014: 104)

Das Duftmaximum wird außerdem häufig gleichzeitig mit der Pollenreife erreicht, was sich auf den Bestäubungserfolg positiv auswirkt. Duftstoffe setzen sich aus unterschiedlichen Verbindungen und Stoffklassen zusammen, und meist sind es Mischungen, die die charakteristischen Blumendüfte ergeben. Besonders zur Anlockung nachtaktiver Bestäuber sind Duftstoffe sehr bedeutend. Diese werden vorwiegend in sezernierenden Drüsenhaaren gebildet und als ätherische Öle bezeichnet. Ein gutes Beispiel sind die Lamiaceae (Lippenblütler), deren ätherisches Öl primär Mono- und Sesquiterpene enthält. Ätherische Öle können auch Phenylpropane, aliphatische Alkohole, Ketone oder Ester enthalten (Harborne 1995).

Sekundäre Pflanzenstoffe spielen auch eine wesentliche Rolle in anderen symbiotischen Interaktionen, wie etwa zur Anlockung potenzieller Symbiosepartner durch spezifische Signalstoffe. Zum Beispiel sind für die Symbiose von Leguminosen und Wurzelknöllchenbakterien Flavonoide als selektive Signalmoleküle wesentlich. Diese wirken nur auf den gewünschten Symbiosepartner anziehend und gegen andere Bakterien toxisch (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Ein weiteres gutes Beispiel ist die indirekte Verteidigung, bei welcher niedermolekulare Signalstoffe die Fraßfeinde von Herbivoren anlocken. Der charakteristische Kohlgeruch beispielsweise lockt parasitische Wespen an, welche ihre Eier in herbivore Schmetterlingsraupen von *Pieris brassicae* (Großer Kohlweißling) legen, wodurch diese zugrunde gehen (Brennicke & Schopfer 2010).

Rote Farbstoffe in Früchten dienen oftmals der Anlockung von Vögeln, die die Früchte fressen und die unverdauten Samen in weiter Entfernung wieder ausscheiden. Farbstoffe in Blüten fungieren primär als Anlockung von Bestäubern und sind meist gelöst in Vakuolen zu finden (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Flavonoide zählen zur bedeutendsten Gruppe der Farbpigmente, wozu die rot, violett oder blau färbenden Anthocyane gehören. Auch UV-absorbierende Substanzen gehören dazu, welche die Blüten weiß oder blau scheinen lassen sowie an der Erscheinung von Saftmalen beteiligt sind. Saftmale dienen in Kombination mit Mustern oder der besonderen Gestalt einer Blüte als Nektarwegweiser für Bestäuber. Außerdem sind gelb, orange und rote Blüten oftmals durch Terpenoide wie Carotinoide gefärbt (Harborne 1995).

4.1.4. Abwehrstoffe in der Blüte

Wie bereits ausgeführt, finden sich sekundäre Pflanzenstoffe vor allem zur Anlockung von Bestäubern auch in Blütenteilen. Über die Funktion von Abwehrstoffen am genannten Ort ist bisher jedoch wenig bekannt. Warum auch sollten Gifte in Nektar oder Pollen vorkommen, wenn Nektar die wichtigste Belohnung für Bestäuber darstellt? Früher war nur verdorbener Honig als Beispiel für den Eintrag toxischer Substanzen durch Bestäuber bekannt (Harborne, 1995). Aktuelle Studien hingegen liefern immer mehr Belege dafür, dass die giftigen Sekundärmetabolite in Blütenteilen Vorteile für die Pflanze als auch den Bestäuber bieten. Giftstoffe werden oftmals in anderen Pflanzenteilen biosynthetisiert und dann zu den Blütenorganen transportiert. Je nach Konzentration der vorhandenen Gifte fallen die biologischen Wirkungen unterschiedlich aus (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Neben dem Schutz vor Nektarräubern und gegen Pathogene sind sie steuernd für die Bestäubung wirksam und oft auch von Vorteil für den jeweiligen

Bestäuber. Drei Beispiele, inwiefern grundsätzliche Abwehrstoffe positiv zum Bestäubungserfolg beitragen können, werden in Kapitel 5.3 bis 0 vorgestellt.

4.2. Biosynthese

Sekundäre Pflanzenstoffe können aufgrund ihrer chemischen Struktur, ihrer ökologischen Funktion oder nach ihrer biosynthetischen Herkunft kategorisiert werden (Weiler & Nover 2008). Der Einteilung nach biosynthetischen Gesichtspunkten ist jedenfalls der Vorzug zu geben. Nach Hänsel und Sticher (2010) sind an der Genese der meisten sekundären Pflanzenstoffe vor allem drei Biosynthesewege beteiligt. Der Shikimat-Weg (Aminosäureregul), der Polyketid-Weg (Acetat-Regel) und der Terpenoid-Weg (Isopren-Regel), der die beiden Varianten MVA- und MEP-Weg umfasst (siehe Abb. 16). Die Ausgangsstoffe aller Biosynthesewege gründen im Primärstoffwechsel, wobei der Aminosäurestoffwechsel eine sehr zentrale Rolle einnimmt. Nachfolgend wird der Shikimat-Weg genauer behandelt, der zu aromatischen Aminosäuren führt, welche als Grundbausteine für verschiedene Stoffklassen fungieren, und daher ist er von besonderer Bedeutung.

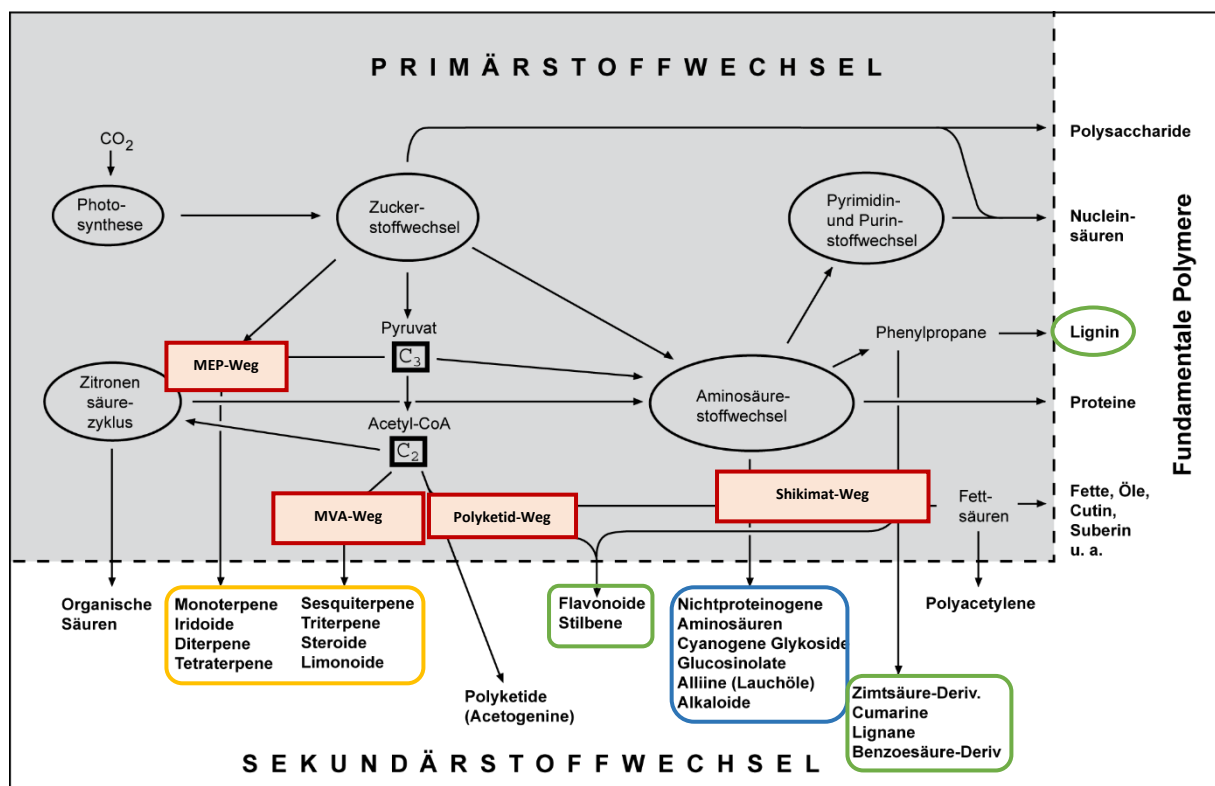


Abb. 16 Biosynthesewege sekundärer Pflanzenstoffe (rot) und ihre Verknüpfungen mit dem Primärstoffwechsel. In Gelb Terpene, in Grün Phenole und in Blau stickstoffhaltige Verbindungen (verändert nach Harald Greger, Institut für Botanik der Universität Wien)

Der Shikimat Weg ist in den pflanzlichen Plastiden lokalisiert, jedoch auch in Bakterien und Pilzen bekannt. Er ist dem Primärstoffwechsel zuzurechnen und liefert die drei aromatischen Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin und Tryptophan, die für Tiere und Menschen essenziell für den Aufbau weiterer aromatischer Verbindungen sind. Die Shikimisäure wurde erstmals von japanischen Forschern aus der Gattung *Illicium* (Sternanis) isoliert. Wie in Abb. 17 ersichtlich, sind das Phosphoenolpyruvat aus der Glykolyse und das Erythrose-4-Phosphat aus dem Calvin-Zyklus Ausgangsstoffe des Shikimat-Wegs. Daraus werden über mehrere Zwischenstufen Chorismat und in weiterer Folge die drei Aminosäuren gebildet, welche als Basis für viele primäre und sekundäre Pflanzenstoffe dienen (Weiler & Nover 2008).

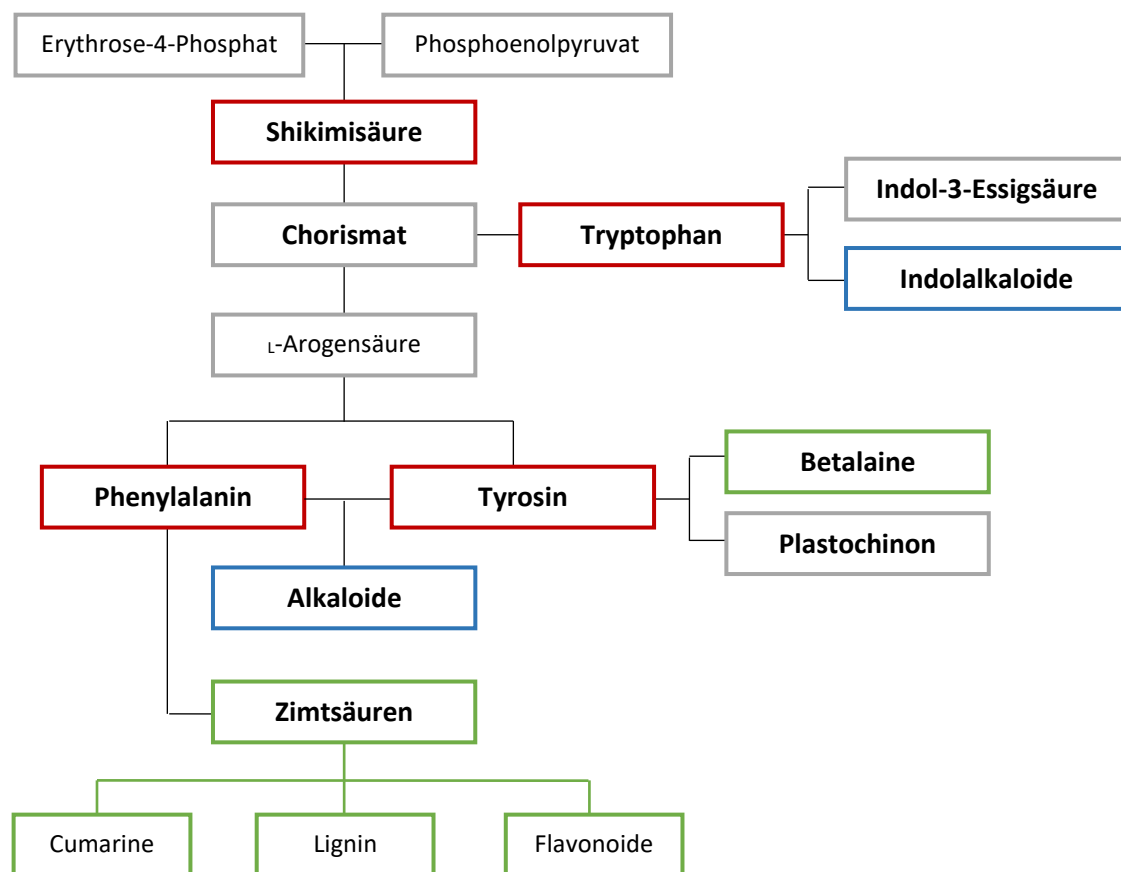


Abb. 17 Hauptstufen des Shikimat-Wegs und davon ausgehender Stoffwechsel (basierend auf Ludwig-Müller & Gutzeit 2014; Weiler & Nover 2008: 351; eigene Darstellung)

Aus Tryptophan können primäre Pflanzenstoffe wie die Indol-3-Essigsäure gebildet werden, die als Phytohormon fungiert. Genauso stammen aber auch die über Tryptamin gebildeten Indolalkaloide von Tryptophan ab (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Zahlreiche Stoffwechselwege gründen auf den Aminosäuren Tyrosin und Phenylalanin. Aus Tyrosin leiten sich ebenfalls primäre Stoffe wie das Plastochinon ab, das an der Lichtreaktion der Photosynthese beteiligt ist aber auch sekundäre Pflanzenstoffe, z.B. die farbgebenden Alkaloide Betalaine (Brennicke & Schopfer 2010). Phenylalanin

ist ebenfalls an der Bildung zahlreicher Alkaloide beteiligt sowie an Zimtsäuren und ihren Derivaten. Dazu gehören das holzbildende und stabilisierende Lignin, ferner die große Gruppe der Flavonoide, die wichtige ökochemische Funktionen übernehmen, oder Cumarine, die auch als Phytoalexine und Bitterstoffe wirken (Böttger et al. 2018; Brennicke & Schopfer 2010).

4.3. Chemische Strukturgruppen pflanzlicher Sekundärmetabolite

In einer einzigen Pflanze können Hunderte unterschiedliche sekundäre Pflanzenstoffe biosynthetisiert und akkumuliert werden (Weiler & Nover 2008). Dahinter stehen jedoch nur drei wesentliche, aus dem Primärstoffwechsel stammende Startermoleküle: Aminosäuren, Isopren und Acetat. Demgemäß werden beispielsweise aus den Aminosäuren Alkaloide, sonstige N-haltige Verbindungen sowie Polyphenole gebildet. Aus den Isopreneinheiten entstehen die Terpenoide und die Polyketide werden aus dem Acetatstoffwechsel biosynthetisiert (Taiz & Zeiger 2010).

4.3.1. Terpenoide

Das Vorkommen der Terpenoide ist nicht nur auf Pflanzen beschränkt. Sie können auch von Tieren, dem Menschen, Pilzen und Mikroorganismen gebildet werden. Strukturell vielfältig sind sie die umfangreichste Gruppe mit mehr als 55.000 bekannten Verbindungen. Zumeist sind sie nicht wasserlöslich und daher in Harzen, Ölen, Wachsen oder Milchsaft der Pflanzen zu finden. Manche dem Primärstoffwechsel zuzurechnenden Stoffe wie Gibbereline oder Carotinoide sind ebenfalls terpenoide Verbindungen (Heldt & Piechulla 2015).

Der Grundbaustein der Terpenoide ist die Isopreneinheit (siehe Abb. 19a), ein C₅-Körper. Terpenoide Verbindungen können aufgrund der Anzahl der vorhandenen Isopreneinheiten klassifiziert werden: Monoterpene (C₁₀), Sesquiterpene (C₁₅), Diterpene (C₂₀), Triterpene (C₃₀), Tetraterpene (C₄₀) und Polyterpene (>C₄₀) (Taiz & Zeiger 2010). Damit entspricht die gängige Klassifikation weitgehend der biosynthetischen Herkunft. Allerdings sind zwei unterschiedliche Biosynthesewege für die Bildung von Isopentenylpyrophosphat IPP, der reaktiven Form des Isoprens, bekannt: der Mevalonat-Weg (MAV) und der Methylerythritolphosphat-Weg (MEP) (siehe Abb. 18). Während der MAV-Weg im Cytoplasma lokalisiert ist, ist der MEP-Weg an Plastiden gebunden. IPP ist das zentrale Molekül für die Biosynthese aller Terpenoide (Heldt & Piechulla 2015). IPP verbindet sich mit einem weiteren aktivierten C₅-Körper, dem Dimethylallyldiphosphat

(DMAPP) zu größeren Molekülen. Einmal wird daraus Geranyldiphosphat (GPP) gebildet, welches die Basis fast aller Monoterpene ist. Durch weitere Verbindungen von GPP mit IPP-Molekülen werden sodann der Sesqui- und Diterpenvorläufer Farnesyldiphosphat (FPP) und Geranylgeranyldiphosphat (GGPP) gebildet. Aus FPP und GGPP wiederum entstehen Tri- und Tetraterpene. Heute ist klar, dass Sesqui- und Triterpene über den MVA-Weg und Mono-, Di- sowie Tetraterpene über den MEP-Weg entstehen. Es soll auch vorkommen, dass es vereinzelt zu Überschneidungen der beiden Wege, einem sogenannten Crosstalk kommt, was zu Terpenoiden mit „gemischtem“ biosynthetischem Ursprung führt (Taiz & Zeiger 2010).

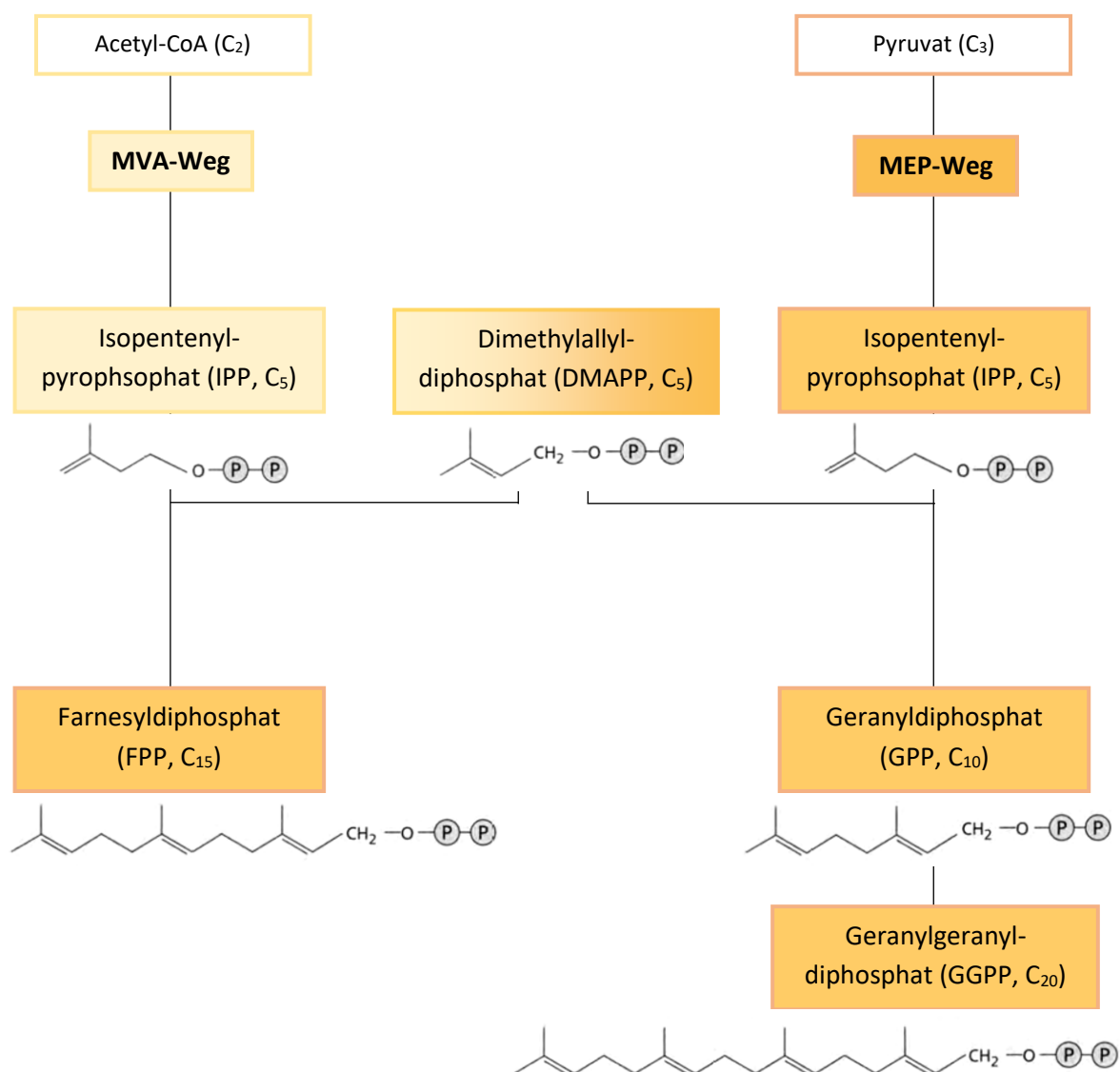


Abb. 18 Überblick über die Biosynthese der Terpene (basierend auf Taiz & Zeiger 2010: 372; eigene Darstellung)

Mono- und Sesquiterpene sind wichtige Fraßabwehrstoffe und Insektengifte, und sie werden auch kommerziell als Aromastoffe und in der Parfümherstellung genutzt. Im ökologischen Pflanzenbau sind Derivate wie z.B. Pyrethrine vorteilhaft, weil sie in der Natur schnell abgebaut werden können und für Säugetiere eine geringe Toxizität aufweisen. Die Hauptkomponenten in den flüchtigen ätherischen Ölen sind Mono- und Sesquiterpene (siehe Abb. 19b), die mit 20-60 Komponenten in unterschiedlichen Konzentrationen vorliegen können (Bakkali et al. 2008). Diese ätherischen Öle der Lamiaceae, wie beispielsweise *Salvia* (Salbei), *Mentha* (Minzen) oder *Lavandula* (Lavendel), aber auch derer aus Rutaceae (Rautengewächse) wie *Citrus* (Zitrusfrüchte) und anderen Familien riechen sehr angenehm, schmecken für den Menschen jedoch oft bitter (Taiz & Zeiger 2010). Sie sind Produkte der Drüsenhaare, in welchen sie auch akkumuliert werden, und besitzen antiseptische, fungizide und bakterizide Eigenschaften (Bakkali et al. 2008).

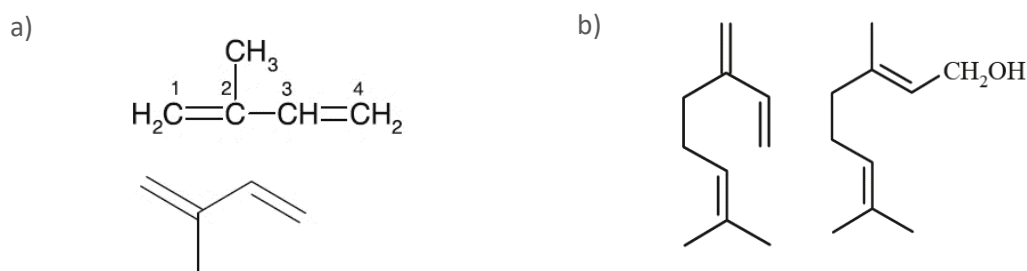


Abb. 19 a) Isopren, oben als Struktur-, unten als Skelettformel (Quelle: Händel & Sticher 2010: 738) b) Myrcen und Geraniol (Monoterpene) als Bestandteile vieler ätherischer Öle (Quelle: Habermehl et al. 2008: 6f)

Diterpene sind häufig ebenso fraßabschreckend und giftig. Von großem Interesse sind einige Derivate vor allem als Arzneimittel in der Krebstherapie (Taiz & Zeiger 2010).

Strukturell sehr verschiedene Substanzen finden sich unter den Triterpenen und den biosynthetisch verwandten Steroiden. Manche Steroide beispielsweise wirken wie Häutungshormone der Insekten und sind aufgrund dessen in der Lage deren Entwicklung zu hemmen (siehe Abb. 20a). Andere, wie etwa die Sterole, übernehmen Stabilisierungsfunktionen, sind wichtige Bestandteile der Zellmembran und dem Primärstoffwechsel zuzurechnen. Saponine, Glykoside der Steroide, besitzen seifenähnliche Eigenschaften durch einen lipid- und wasserlöslichen Teil (siehe Abb. 20b). Sie sind in der Lage Schaum zu bilden, wie es von *Aesculus*, der Rosskastanie bekannt ist (Taiz & Zeiger 2010). Außerdem fungieren sie beispielsweise in einigen Gräsern als Fraßschutz, weshalb sie für Weidevieh giftig sind. Zudem können sie als Abwehr gegen Pilze dienen, da sie in der Lage sind, deren Plasmamembran aufzulösen (Heldt &

Piechulla 2015). Andere Triterpene wie Limonoide fungieren als Bitterstoffe in Zitrusfrüchten, wo sie gleichermaßen als Fraßschutz dienen. Eine weitere Gruppe bilden die Cardenolide, die in *Digitalis* (Fingerhut) vorkommen und ebenfalls bitter sowie toxisch für höhere Tiere sind. Sie sind Nervengifte und wirken beispielsweise auf den Herzmuskel des Menschen (Taiz & Zeiger 2010).

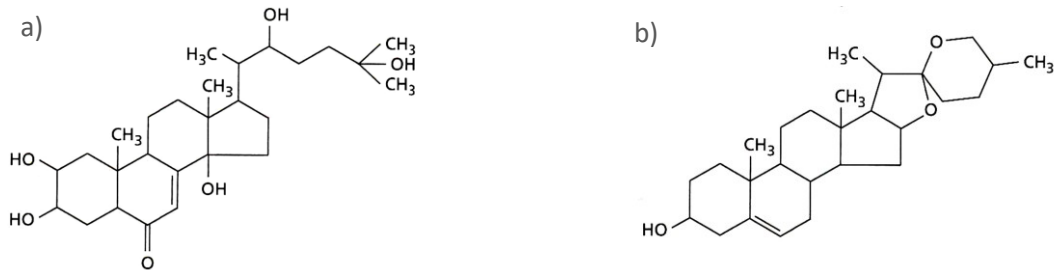


Abb. 20 a) α -Ecdyson; b) Yamogenin (Quelle: Taiz & Zeiger 2000: 356)

Tetraterpene, deren wichtigste Gruppe die bekannten Carotinoide sind, sind gelbe bis rote Farbstoffe (siehe Abb. 21), und dem Primärstoffwechsel zuzurechnen. In Kombination mit Flavonoiden fungieren sie in Form von Farbpigmenten als Lockstoffe in Blüten. Sie sind lipophil und liegen in Plastiden vor (Brennicke & Schopfer 2010). Schließlich gibt es noch weit größere Terpenoidkomplexe aus Tausenden von C_5 -Einheiten, die als Polyterpene bezeichnet werden. Ein bekanntes Beispiel dafür ist Kautschuk (Weiler & Nover 2008).

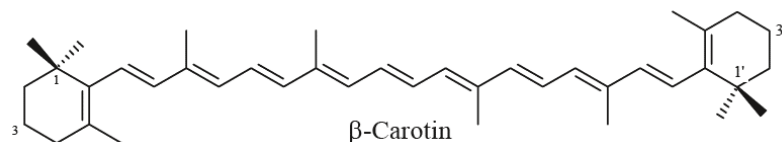


Abb. 21 Beta-Carotin (Quelle: Habermehl et al. 2008: 39)

4.3.2. Phenole und Polyphenole

Als gemeinsames Strukturmerkmal besitzen Phenole mindestens einen aromatischen Ring mit einer oder mehreren OH-Gruppen. Synthetisiert werden sie primär über den Shikimatweg, der zu den aromatischen Aminosäuren Phenylalanin und Tyrosin als Startermoleküle für den Phenylpropanstoffwechsel führt. Alternativ können sie auch über den MVA-Weg der Terpenoidsynthese und den Acetatstoffwechsel (Polyketid-Weg) gebildet werden (Kadereit et al. 2014). Die über den Shikimatweg gebildeten Phenylpropane sind durch einen Benzolring mit einer C_3 -Seitenkette als Grundstruktur gekennzeichnet und dienen als Ausgangspunkt für die Biosynthese komplexer Phenole und Polyphenole (siehe Abb. 22) (Taiz & Zeiger 2010).

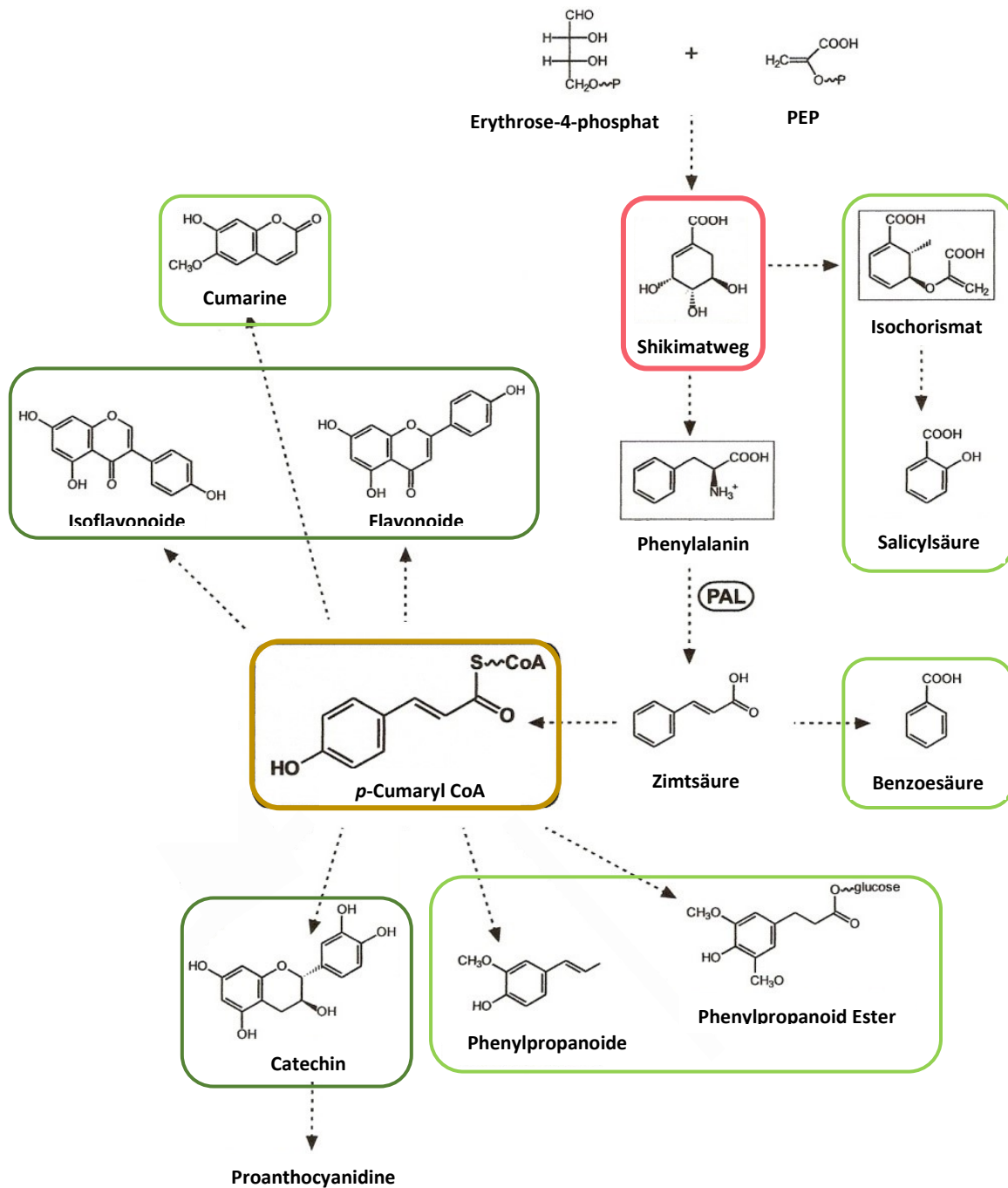


Abb. 22 Biosynthese der wichtigsten Phenylpropane (verändert nach Vogt 2010: 4)

Über den Shikimatsäureweg (Rot) werden eine Vielzahl einfacher und komplexer Phenylpropane biosynthetisiert. Einfache Phenylpropane (Hellgrün) wie etwa Salicylsäure, Zimtsäurederivate oder Cumarine entstehen über Phenylalanin, Chorismat oder Zimtsäuren. Komplexe Phenylpropane (Dunkelgrün) werden durch gemischte Biosynthese gebildet. Die Basis für die über den Shikimatweg gebildeten komplexen Phenylpropane ist *p*-Coumaroyl-CoA, ein Benzolring mit einer C₃-Seitenkette (mitten, Gelb).

Zu den einfachen Phenylpropanen gehören Salicinoide, Cumarine und Zimtsäurederivate. Diarylheptanoide, Flavonoide und Tannine bilden die Gruppe der komplexen Phenylpropane, die aus gemischter Biosynthese entstehen. Phenole und Polyphenole übernehmen aufgrund ihrer Heterogenität vielfältige Funktionen. Sie haben Schutzfunktion gegenüber Fraßfeinden, fungieren als Signal- und Lockstoffe und verhelfen Pflanzen zu Stabilität, wie im Falle des Lignins. Diese Funktionen übernehmen sie, da sie als Aromaten chemisch sehr beständig, schwer abzubauen sind und ultraviolettes Licht absorbieren. Zumeist liegen sie als Glykoside in Vakuolen vor und sind somit wasserlöslich. Kommerziell werden sie heute als Antibiotika und Pestizide eingesetzt (Heldt & Piechulla 2015; Weiler & Nover 2008).

Eine der größten Phenolgruppen bilden die Flavonoide (siehe Abb. 23). Sie sind charakterisiert durch zwei aromatische Ringe aus zwei unterschiedlichen Biosynthesewegen, die durch eine C₃-Brücke verbunden sind. Anhand des Oxidationsgrads werden die Flavonoide eingeteilt in Anthocyane, Flavone, Flavonole und Isoflavone. Anthocyane sind farbgebende Stoffe, die meist in den Farben Rot, Rosa, Violett oder Blau zur Bestäubung und Diasporenverbreitung anlocken. Flavone und Flavonole absorbieren Licht kürzerer Wellenlänge, das für den Menschen nicht sichtbar ist. Sie locken in Form von Saftmalen in Blüten Bestäuber an, und fungieren in den vegetativen Teilen als UV-Schutz. Isoflavone sind speziell in Hülsenfrüchten zu finden, wo sie meist als Phytoalexine akkumuliert werden (Taiz & Zeiger 2010). Generell sind die meisten Flavonoide anti-oxidativ wirksam, vor allem wenn sie benachbarte OH-Gruppen in ihren Strukturen aufweisen.

Die zu den Flavonoiden zählenden Catechine sind Grundbausteine der kondensierten Tannine (Pfad über Proanthocyanidin in Abb. 22). Die hydrolysierbaren Tannine (Gerbstoffe) sind hingegen aus einfachen Phenolen und Phenylpropanderivaten zusammengesetzt. Beiden gemeinsam ist die Eigenschaft, an Eiweiße zu binden, was beispielsweise zur Vernetzung der Collagen-Proteine der Tierhäute führt. Durch diesen Gerbprozess entsteht Leder. Die Eigenschaft, Eiweiß und Proteine zu binden, ist vermutlich auch wesentlich in der Abwehr von Herbivoren und Mikroorganismen. Tannine können Wachstum und Überleben reduzieren, und Verdauungsenzyme der Herbivoren deaktivieren. In diesem Zusammenhang wird auch ein durch Tannine ausgelöster oxidativer Stress diskutiert (Constable et al. 2014). Tannine sind außerdem eine wichtige bittere Geschmackskomponente, und sie werden aufgrund ihrer adstringierenden Wirkung auch medizinisch eingesetzt (Taiz & Zeiger 2010).

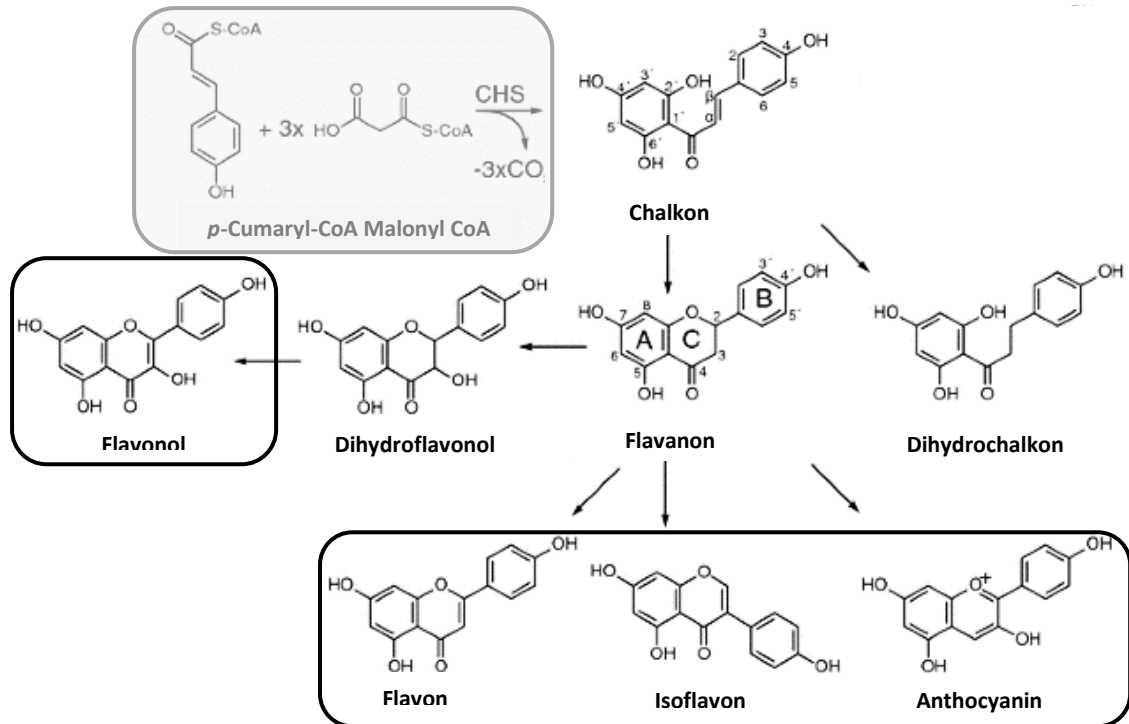


Abb. 23 Die gut untersuchte Biosynthese der wichtigsten Flavonoide (verändert nach Berim & Gang 2016: 364)

Das Grundgerüst der Flavonoide besteht aus zwei aromatischen Ringen, die über eine C3-Brücke verbunden sind. Ring A stammt aus dem Polyketid-Stoffwechsel, Ring B und die C3-Brücke stammen aus dem Shikimisäureweg. Die C3-Brücke ist bei den meisten Flavonoiden zu einem Ring geschlossen. Anthocyane, Flavone, Flavonole und Isoflavone bilden die vier wesentlichen Untergruppen und sind schwarz umrandet

4.3.3. Stickstoffhaltige Verbindungen

Stickstoff ist essenziell für Pflanzenwachstum. Der Einbau von Stickstoff in sekundäre Metaboliten geht zwar zu Lasten des Primärstoffwechsels, weil die entsprechenden Bausteine aus Aminosäuren stammen, ist jedoch maßgeblich für die bioaktive Wirkung. Stickstoffhaltige Metabolite spielen aufgrund ihrer oftmals giftigen Wirkung gegenüber Herbivoren vor allem eine wesentliche Rolle in der Pflanzenverteidigung. Eingeteilt werden sie in nicht-alkaloide Verbindungen und Alkaloide, in welchen der Stickstoff in heterozyklischer Form vorliegt.

4.3.3.1. Nicht-alkaloide Verbindungen

In diesem Abschnitt werden Glucosinolate (Senfölglykoside), cyanogene Glykoside und nicht-proteinogene Aminosäuren näher beschrieben. Vor allem Glucosinolate und cyanogene Glykoside sind bedeutsam in der induzierten Pflanzenverteidigung (Taiz & Zeiger 2010). Beiden ist gemeinsam, dass sie als nicht-toxische Glykoside in den

Vakuolen gespeichert werden, und erst bei Gewebsverletzung die bioaktive Form durch enzymatische Hydrolyse des Glykosids entsteht. Das entsprechende Enzym wird in speziellen Zellen (Idioblasten) gebildet und kommt erst nach Verletzung der Zelle oder des Gewebes mit dem Glykosid in Kontakt, woraufhin der stabilisierende Zucker abgespalten wird und es zu einer bioaktiven Wirkung kommt. Diese Kompartimentierung verhindert eine Selbstvergiftung der Pflanze (Heldt & Piechulla 2015). Die Tatsache, dass nur wenige Pflanzen existieren, die beide Stoffklassen enthalten, lässt außerdem auf eine getrennte Evolution dieser beiden Stoffklassen schließen (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

Ein prominentes Beispiel für Pflanzen die Glucosinolate enthalten, sind Brassicaceae (Kreuzblütler), wozu Nutzpflanzen wie Gemüsekohl, Senf oder Rettich gehören. Glucosinolate wie Glucobrassicin (siehe Abb. 24a) liegen in den Zellen getrennt von den hydrolytischen Enzymen vor (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Werden deren Zellen beim Kauen zerstört, werden Senföle frei, die für den charakteristisch scharfen Geruch und Geschmack verantwortlich und in hohen Konzentrationen giftig sind. Glucosinolate werden vor allem aus den Aminosäuren Tryptophan, Tyrosin, Phenylalanin, Isoleucin, Leucin, Valin und Methionin biosynthetisiert (Heldt & Piechulla 2015). Cyanogene Glykoside sind in Rosaceae (Rosengewächse), Leguminosen (Hülsenfrüchtler) oder Poaceae (Süßgräser) zu finden. Als Beispiel dafür ist Amygdalin zu nennen, das als Glucosid in Kernen von Steinobst oder Mandeln akkumuliert wird (siehe Abb. 24b). Kommt es zu einer Gewebsverletzung und darauffolgend zu einer Abspaltung der Glucose, wird unter anderem Cyanwasserstoff freigesetzt, der besser bekannt als Blausäure, in höheren Konzentrationen tödlich ist (Taiz & Zeiger 2010). Cyanogene Glykoside werden unter anderem aus den Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin, Isoleucin oder Valin gebildet (Weiler & Nover 2008).

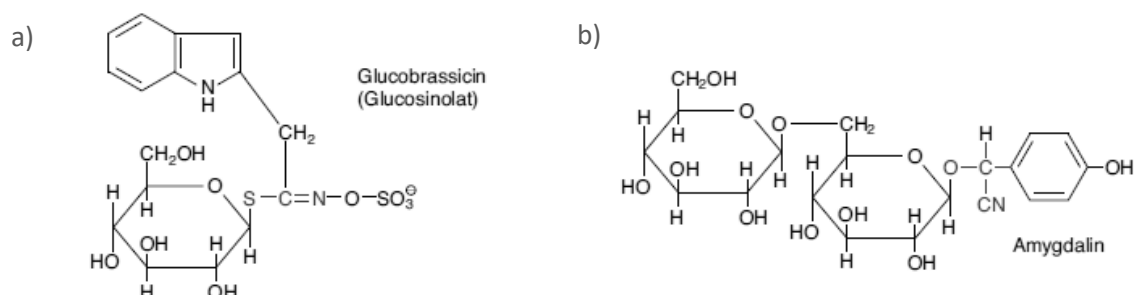


Abb. 24 a) Glucobrassicin, stabilisiert durch Glucose; b) Amygdalin, ein cyanogenes Glykosid (Quelle: Heldt & Piechulla 2015: 389f)

Die dritte Gruppe bilden die nicht-proteinogene Aminosäuren. Diese sind den essenziellen Aminosäuren sehr ähnlich und fungieren als Schutzsubstanzen. Der Körper

eines Herbivoren beispielsweise kann nicht zwischen essenziellen und nicht-proteinogenen Aminosäuren unterscheiden und baut sie fälschlicherweise in Proteine ein, die schlussendlich funktionslos sind (Heldt & Piechulla 2015; Taiz & Zeiger 2010).

4.3.3.2. Alkaloide

Alkaloide unterscheiden sich von anderen *N*-haltigen Sekundärmetaboliten durch ihre heterozyklische Struktur und das Vorliegen von *N* im negativen Oxidationsmodus. Ihr Name entstand aufgrund der basischen Eigenschaft damals bekannter Alkaloide, was jedoch nicht auf alle ca. 12.000 heute bekannten Stoffe zutrifft und somit kein Definitionskriterium darstellt (Taiz & Zeiger 2010). Alkaloide kommen in ca. 40 % aller Gefäßpflanzen vor und sind besonders in Vertretern der Ranunculaceae (Hahnenfußgewächse), Solanaceae (Nachtschattengewächse) oder Papaveraceae (Mohnengewächse) zu finden. Sie sind meist bekannt für ihre toxische, aber auch berauschende oder schmerzstillende Wirkung. Unter ihnen finden sich Substanzen wie Coffein oder Nicotin, die als alltägliche Stimulantien eingesetzt werden, aber auch gefährliche Drogen wie Heroin oder Kokain (Weiler & Nover 2008). Schon vor Jahrtausenden wurden diese in geringen Dosen von Schamanen oder Hexen zu Heilzwecken benutzt (Roberts & Wink 1998). Aufgrund ihrer häufigen Wirkung auf Nervensystemfunktionen, finden sie auch heute noch breite Anwendung in der Medizin, wie das als Schmerzmittel eingesetzte Morphin zeigt (siehe Abb. 25).

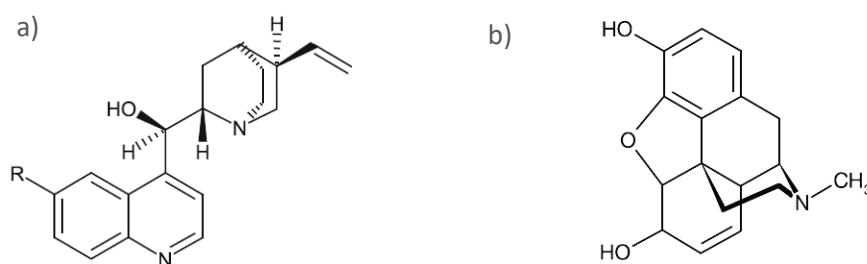


Abb. 25 a) Chinin; b) Morphin (Quelle: Hänsel & Sticher 2010: 26)

Die Gruppierung der Alkaloide kann nach unterschiedlichen Gesichtspunkten erfolgen, etwa nach chemischer Struktur oder biosynthetischer Herkunft. Allerdings ist die Biosynthese nicht immer vollständig bekannt, weshalb noch kein universelles Einteilungsschema ohne Überlappungen existiert. Die häufig komplexe Biosynthese ist vor allem bei pharmazeutisch bedeutsamen Verbindungen gut untersucht. Demnach spielen Enzymkomplexe und deren Lokalisation in spezifischen Geweben und innerhalb der Zellen in Organellen eine wesentliche Rolle (Hänsel & Sticher 2010). In Abb. 26 wird die Biosynthese wesentlicher Alkaloidgruppen vereinfacht dargestellt.

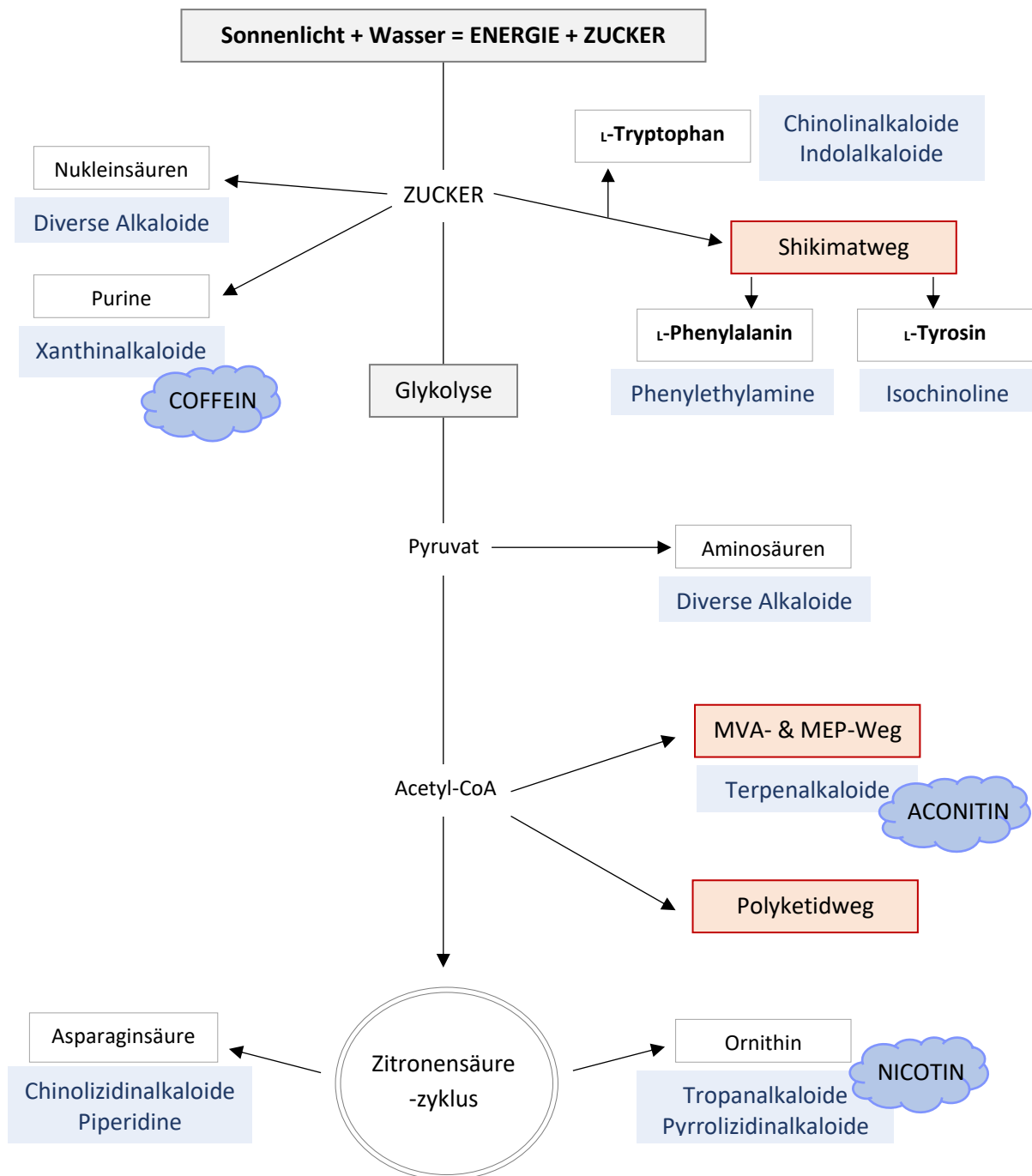


Abb. 26 Biosynthese ausgewählter Alkaloidklassen und Zuordnung der drei exemplarischen Alkaloide Coffein, Aconitin und Nicotin (basierend auf Robyn Klein/Scribd; eigene Darstellung)

Die Alkaloid-Biosynthese ist sehr divers. Zahlreiche Alkaloidklassen basieren auf dem Shikimatweg und werden über die drei aromatischen Aminosäuren Tryptophan, Phenylalanin und Tyrosin synthetisiert. Dazu gehören die Chinolinalkaloide oder Isochinoline. Weitere Gruppen wie Tropanalkaloide, Pyrrolizidinalkaloide oder Piperidine entstehen über andere Aminosäuren wie Aspartat oder Ornithin. Pseudoalkaloide sind etwa jene aus dem Terpenoid-, Polyketid- oder dem Purinstoffwechsel.

Nach Art der Biosynthese kann zwischen Echten Alkaloiden und Pseudoalkaloiden unterschieden werden. Erstere gehen aus mindestens einer Aminosäure hervor, wozu nur ein bis zwei Syntheseschritte notwendig sind. Daher stammt auch der heterozyklisch gebundene Stickstoff. Für einige Alkaloide werden zusätzlich Teile eines Moleküls oder Seitenketten aus anderen Stoffwechselwegen benötigt (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Pseudoalkaloide können zwar ebenso einen heterozyklisch gebundenen Stickstoff enthalten, dieser stammt aber aus anderen Bausteinen des Primärstoffwechsels. Demnach können sie weiter unterteilt werden in Pseudoalkaloide des Purinstoffwechsels, aminierte Terpenoide und Amide (Weiler & Nover 2008). Alkaloide können auch anhand ihrer Ringstruktur gruppiert werden, wie in Abb. 27 ersichtlich ist. Hierbei ist von Pyrrolidin-, Piperidin-, Tropan- oder Pyrrolizidinalkaloiden die Rede (Heldt & Piechulla 2015). Eine exakte Zuordnung ist auch da schwierig, weil nicht immer klar ist woher der heterozyklisch gebundene Stickstoff stammt.

Klasse	Struktur	Beispiele
Pyrrolidin		Nicotin
Tropan		Atropin, Cocain
Piperidin		Coniin
Pyrrolizidin		Retrorsin
Chinolizidin		Lupinin
Isochinolin		Codein, Morphin
Indol		Psilocybin, Reserpin

Abb. 27 Alkaloidklassen anhand der Ringstruktur mit Beispielen (basierend auf Taiz & Zeiger 2000: 368; eigene Darstellung)

Wie bereits erwähnt werden Alkaloide von Pflanzen vor allem zur Verteidigung eingesetzt. In der Arbeit sollen jedoch noch weitere Funktionen wie die der Anlockung von Diasporenverbreitern hervorgehoben werden. Dazu wird das Augenmerk auf die Stoffe Coffein, Aconitin und Nicotin gerichtet, die diversen Klassen zugeordnet werden. Coffein und Aconitin sind Pseudoalkaloide, die aus dem Purin- bzw. Terpenstoffwechsel stammen. Nicotin ist ein Echtes Alkaloid, das zu den Pyridinalkaloiden gezählt wird. Die drei Beispielstoffe werden in Kapitel 5 nun genauer vorgestellt.

5. Toxine in Blüten und deren ökologische Funktionen

In den folgenden Beispielen liegt das Augenmerk vor allem auf Toxinen in Blütennektar und Pollen. Zur Bedeutung von Nektartoxinen ist bisher weitaus mehr bekannt als Pollentoxine betreffend. Vereinzelt bestätigen Studien höhere Konzentrationen an Sekundärmetaboliten in Pollen als in Nektar und zum Teil in Blättern und anderen Blütegeweiben (Gosselin et al. 2013; Kretschmar & Baumann 1999). Bei den Verbindungen handelt es sich hauptsächlich um Alkaloide. Es treten aber auch Fettsäurederivate, cyanogene Glykoside, Flavonoide sowie Terpenoide und andere auf (Rivest & Forrest 2020). Jüngst haben Palmer-Young et al. (2019) Nektar und Pollen anhand 31 kultivierter und wilder Pflanzen unterschiedlicher Arten analysiert, wozu auch *Citrus* zählte. Es wurde ebenfalls festgestellt, dass Pollen zumeist die höhere Konzentration und Variation an Sekundärmetaboliten enthält (siehe Abb. 28). Für *Citrus* wurden 2.900-mal geringere Koffeinkonzentrationen in Nektar als in Pollen belegt. Flavonoide, Alkaloide, Terpenoide und Phenole stellten die häufigsten der 102 identifizierten Verbindungen dar, wobei die meisten davon in nur einer Art vorkamen.

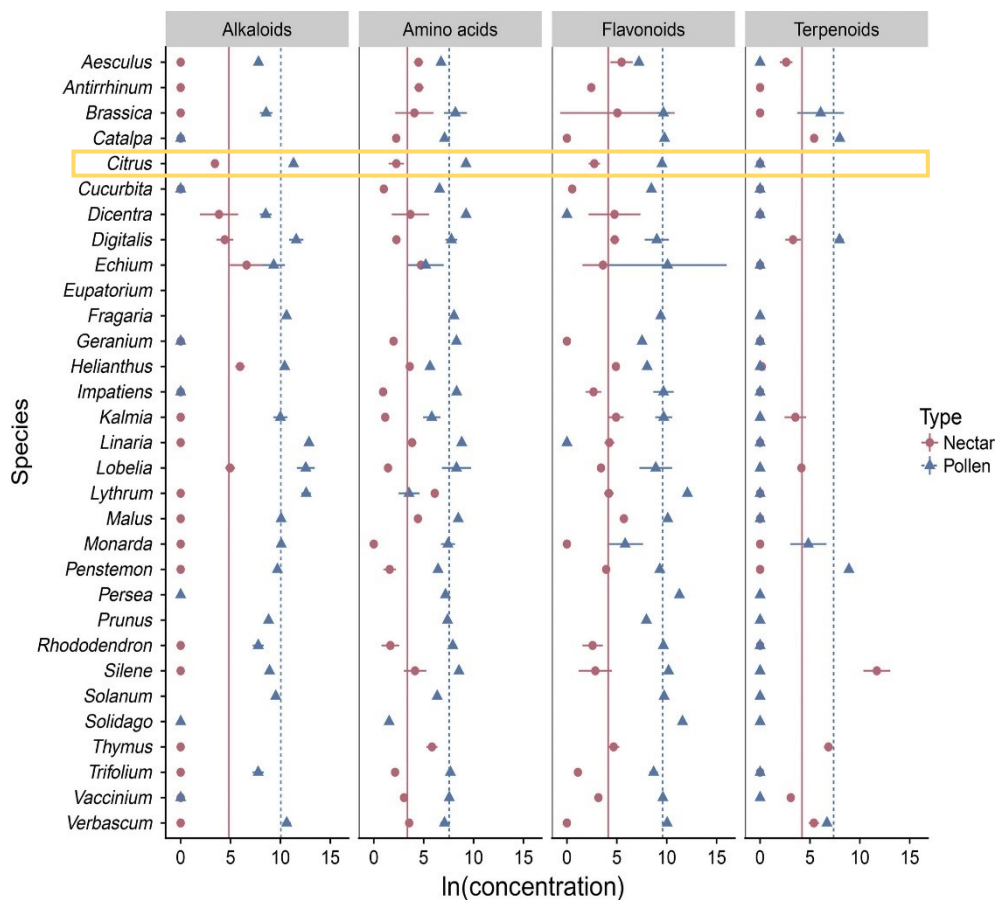


Abb. 28 Vergleich der identifizierten Stoffklassen in Nektar (rote Kreise) und Pollen (blaue Dreiecke) der 31 untersuchten Pflanzen. *Citrus* ist gelb umrahmt. Auf der x-Achse sind die absoluten Konzentrationen in $\mu\text{mol/L}$ für Nektar und $\mu\text{mol/kg}$ Trockenmasse für Pollen angegeben. Vertikale Linien stellen den Median dar (verändert nach Palmer-Young et al. 2019: 9)

Die Analysen deuten zudem darauf hin, dass Konzentrationen je nach Population und Standort variieren und somit Unterschiede in Bestäubung, Herbivorie und Krankheiten bewirken können (Palmer-Young et al. 2019). Die häufigsten Alkaloide in Nektar stellen laut Singaravelan et al. (2005) Nicotin, Anabasin und Coffein dar.

Wie sekundäre Pflanzenstoffe in Pollen und Nektar transportiert werden, ist im Gegensatz zur Nektarsekretion noch nicht hinreichend geklärt (Adler 2000). Nektar stammt aus Drüsen, sogenannten Nektarien, die auf Blüten und extrafloralem Gewebe sitzen. Es existieren nun mehrere Möglichkeiten wie Nektarbestandteile in Nektarien gelangen (Tölke et al. 2020). Die Blütennektarien können durch Xylem und Phloem oder nur über das Phloem versorgt werden (Fahn 1988; zitiert nach Adler 2000). Für manche Alkaloide wie beispielsweise Nicotin wurde der Transport von den Wurzeln über das Xylem in andere Pflanzengewebe nachgewiesen. Coffein dagegen wird in Blättern und dem Stängel synthetisiert (Heldt & Piechulla 2015). Studien über dessen Transport in Blütenorgane konnten nicht gefunden werden. Konarska & Weryszko-Chmielewska (2016) bestätigten jedoch für *Citrus limon* (Zitrone), dass dessen Nektarien ein eigenes Gefäßsystem aus Xylem und Phloem enthalten, das bis in die Epidermis reicht. Dies macht es möglich, dass Nährstoffe für die Nektarsynthese über Leitgewebe transportiert und nicht vor Ort gebildet werden müssen. Dazu passend betonen Palmer-Young et al. (2019), dass die Möglichkeiten der Nektar- und Phloemchemie die Biosynthese und den Transport sekundärer Pflanzenstoffe in Nektar widerspiegeln könnten. Dazu ist aber noch weitere Forschung notwendig. Bezüglich des Transports von Alkaloiden in Pollen bzw. auf Pollenkörner ist noch weniger bekannt. Einzig die folgende Tatsache konnte durch Rering et al. (2018, zitiert nach Rivest & Forrest 2020) belegt werden: Mikroorganismen auf Pollenkörnern, die Schutz vor Herbivoren und Pathogenen bieten, haben Auswirkungen auf die Zusammensetzung von aufgelagerten Kohlenhydraten, Aminosäuren und sekundären Pflanzenstoffen.

Die ökologische Bedeutung von Nektar- und Pollentoxinen ist bisher nur unzureichend erforscht. Was aus wissenschaftlicher Sicht jedoch klar ist, ist die Tatsache, dass der Nutzen von Toxinen in Blütenorganen den Kosten zur Herstellung überwiegen muss. Für die Pflanze *Gelsemium sempervirens* (Carolina-Jasmin) konnte beispielsweise gezeigt werden, dass deren Hauptalkaloid Gelsemin zur Abwehr von Nektarräubern beiträgt, gleichzeitig aber auch abstoßend auf Bestäuber wirkt. Auch die Pollenübertragung war in Experimenten mit hohem gegenüber niedrigem Alkaloidgehalt

um ein Drittel bis zur Hälfte verringert. Folglich deuten diese Ergebnisse darauf hin, dass Blütentoxine mehr Kosten als Nutzen für die Pflanze bringen (Adler & Irwin 2005).

Es gibt dennoch Grund zur Annahme, dass einzelne Pflanzentaxa durchaus großen Nutzen aus Blütentoxinen ziehen können. Darauf wird in den Kapiteln 5.1 bis 5.3 näher eingegangen. Richardson et al. (2015) verdeutlichen in ihrer Studie überdies physiologische Vorteile für den Bestäuber *Bombus impatiens* (Gewöhnliche östliche Hummel) als Folge der Aufnahme von Blütentoxinen. Eine signifikante Wirkung von Alkaloiden, Terpenoiden und Iridoidglykosiden zur Verringerung der Infektionsrate mit dem Darmparasiten *Crithidia bombi* konnte nachgewiesen werden, auch wenn das Überleben von *Bombus impatiens* dadurch nicht gesichert ist (Baracchi et al. 2015). Dagegen ist kritisch einzuwenden, dass generalistische Bestäuber Nektargifte schlechter erkennen können als Spezialisten, wodurch deren Fitness erheblich eingeschränkt werden könnte, wie Tiedeken et al. 2014 am Beispiel von Hummeln zeigen. Deren Schwäche Nektaralkaloide zu erkennen, wird auf ihre geringe Anzahl an Geschmacksrezeptoren zurückgeführt. Generalisten wurden in den Experimenten nur durch nicht natürlich vorkommende hohe Toxinkonzentrationen abgeschreckt. Die Studie lässt vermuten, dass die Fähigkeit einer Insektenart Toxine zu erkennen erst entwickelt wird, wenn die Fitness der Kolonie durch Toxine in Gefahr ist und beeinträchtigt wird. Gleichzeitig geben die Untersuchungen Hinweise darauf, dass generalistische Bestäuber alkaloidhaltige Blüten nicht meiden und durch regelmäßige Aufnahme von beispielsweise Coffein oder Nicotin weniger Nahrung aufnehmen, was sich in weiterer Folge drastisch auf deren Koloniefitness auswirken könnte (Tiedeken et al. 2014). Unterschiede in der Toxinempfindlichkeit unterschiedlicher Bestäuberarten zeigen Untersuchungen auch bezüglich des in *Rhododendron ponticum* vorhandenen Gifts Grayanotoxin. *Bombus terrestris* (Dunkle Erdhummel) scheint Grayanotoxin im Gegensatz zu anderen Honig- oder Solitärbienearten zu vertragen und gesundheitlich nicht beeinträchtigt zu sein (Egan et al. 2016; Tiedeken et al. 2016). Daraus kann geschlossen werden, dass sich durch unterschiedliche Zusammensetzungen und Konzentrationen der Alkaloide in Nektar und Pollen auch verschiedene ökologische Wirkungen ergeben. Neue Erkenntnisse zeigen, dass die Pollenabwehr die Evolution von Bestäubern mehr beeinflusst als die Nektarabwehrmechanismen (Rivest & Forrest 2020). In den folgenden Ausführungen liegt das Hauptaugenmerk zunächst auf dem Beispiellalkaloid Coffein in den Gattungen *Coffea* und *Citrus*, bevor näher auf Aconitin in *Aconitum napellus* und Nicotin in *Nicotiana attenuata* eingegangen wird.

5.1. Coffein in Nektar von *Coffea* und *Citrus*

5.1.1. Coffein

Coffein wurde um 1820 erstmals aus Tee und Kaffee isoliert. Die wichtigsten Wege der Biosynthese und des Katabolismus wurden allerdings erst im Jahr 2000 vollständig aufgeklärt (Ashihara et al. 2008). Coffein ist ein Pseudoalkaloid mit einem Purinring, der aus den Aminosäuren Aspartat, Glycin und Glutamin gebildet wird (Heldt & Piechulla 2015). Purinalkaloide leiten sich allesamt von Purinnukleotiden ab. Für Coffein erfolgt der wichtigste Biosyntheseweg über das Nukleosid Xanthosin und das Alkaloid Theobromin, wie in Abb. 29 zu sehen ist. In der Pflanze passiert dies in jungen Blättern und unreifen Früchten. Wie Coffein zwischen Pflanzenorganen transportiert wird, ist jedoch noch unklar (Ashihara et al. 2008). Abgebaut wird Coffein durch die Entfernung der drei Methylgruppen über Theophyllin zu Xanthin, was aber nicht sehr schnell erfolgt und daher zur Anreicherung hoher Konzentrationen in Geweben von Coffeapflanzen führt (Ashihara & Crozier 1999, zitiert nach Ashihara et al. 2008).

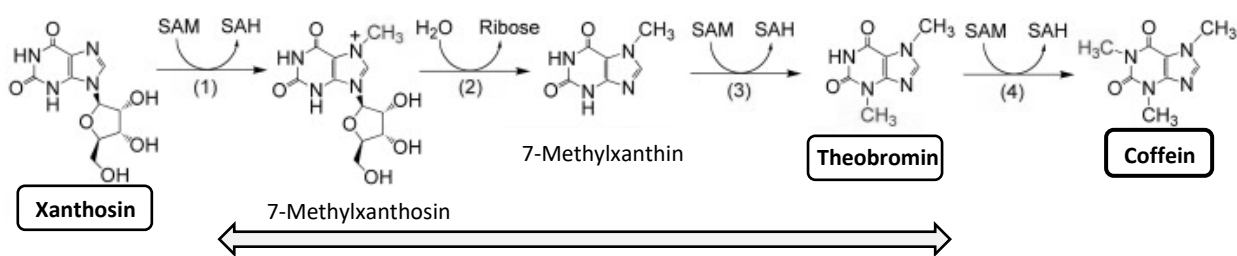


Abb. 29 Biosynthese von Coffein über Xanthosin und Theobromin. Der Abbau von Coffein in den Blättern der Pflanze erfolgt über Theobromin zu Xanthin (verändert nach Ashihara et al. 2008: 842)

Coffein kommt in phylogenetisch nicht verwandten Gattungen aus sechs Blütenpflanzenfamilien vor. Dazu gehören *Coffea* (Rubiaceae), *Camellia* (Theaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Theobroma* (Sterculiaceae), *Cola* (Sterculiaceae), *Paullinia* (Sapindaceae) und *Citrus* (Rutaceae). Für die Gattung *Coffea* wurde Nektarcoffein in den drei Arten *C. canephora* (Robusta-Kaffee), *C. arabica* (Arabica-Kaffee) und *C. liberica* (Liberica-Kaffee) nachgewiesen, die zwischen 0,4 und 2,4 % des Alkaloids enthalten (Ashihara & Crozier 2001; Wright et al. 2013). Auch in der Gattung *Citrus* kommt Coffein in Nektar in Arten wie *C. paradisi* (Grapefruit), *C. maxima* (Pampelmuse), *C. sinensis* (Orange) oder *C. reticulata* (Mittelmeermelandarine) vor (Wright et al. 2013). Bereits in einer Studie von Kretschmar und Baumann im Jahr 1999 wurde Koffein als Hauptalkaloid in den Pollen von *C. paradisi* und *C. maxima* analysiert. Die Tests zeigen, dass die Antheren bei *C. paradisi* mit 0,9 % des Trockengewichts die höchste Konzentration innerhalb der Blüte aufweisen. Dies kommt beinahe an die Coffeinkonzentration einer Kaffeebohne von *C. arabica* heran, wie auch Wright et al. (2013) in Abb. 30 zeigt. Nektar indessen enthält

ebenfalls Coffein, wenn auch wesentlich geringere Mengen (Kretschmar & Baumann 1999).

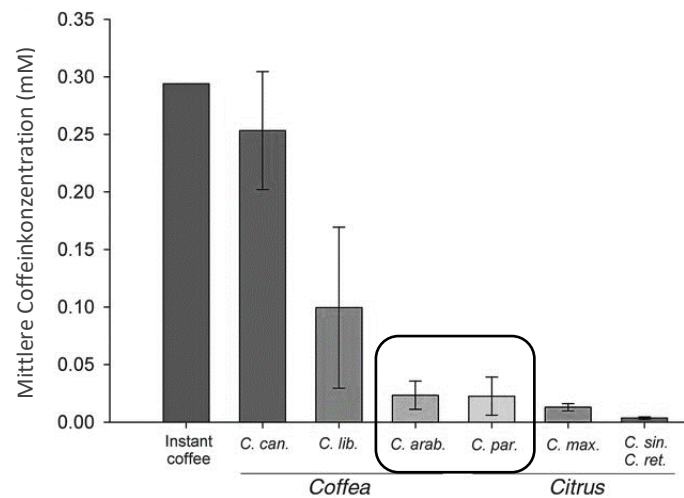


Abb. 30 Coffeinkonzentrationen der Gattungen *Coffea* und *Citrus* spp. sowie einer Tasse Instantkaffee (links). Die Konzentration an Coffein in *Citrus paradisi* ist beinahe so hoch wie in *Coffea arabica* (umrandet) (verändert nach Wright et al. 2013: 1202)

Coffein dient Pflanzen als natürliche Schutzsubstanz zur chemischen Verteidigung gegen Herbivore und Krankheitserreger (Ashihara et al. 2008; Stevenson et al. 2017). Außerdem wird Coffein auch eine allelopathische Funktion zugeschrieben. Das Alkaloid soll durch Samenhüllen und abfallende Blätter in den Boden abgegeben werden und fremde Samen in ihrer Keimung hemmen (Anaya et al. 2006, zitiert nach Ashihara et al. 2008). Die stimulierende Wirkung, die Coffein auf das Zentralnervensystem des Menschen hat, resultiert aus dessen Wechselwirkung mit Adenosinrezeptoren (Mithöfer & Boland 2012).

5.1.2. Pflanzenporträts *Coffea* und *Citrus*

Die Gattung *Coffea* umfasst über 120 Arten und zählt zur Familie der Rubiaceae (Rötegewächse). Bekannt ist die Gattung aber vor allem durch *Coffea arabica*, der weltweit bedeutenden Kaffeepflanze. Kaffee, der ursprünglich aus Äthiopien stammt, wurde im 17. Jahrhundert in England eingeführt und darauffolgend in ganz Europa beliebt (Roberts & Wink 1998). Auch die Samen von *C. canephora* und fünf weiteren Arten, die in einzelnen lokalen Bereichen von Bedeutung sind, werden für die Kaffeeproduktion verwendet. Alle *Coffea*-Arten sind in subtropischem bis tropischem Klima beheimatet und wachsen in ihrer Wildform bis zu 10 m hoch. Sie zeichnen sich durch einen glatten Stamm und glänzende Blätter aus, die Früchte reifen zu roten sogenannten „Kaffeekirschen“ heran. Die Blüten von *Coffea* sind klein, weiß und duftend (siehe Abb. 31). Sie werden, wenn sie sich nicht selbst befruchten, vorwiegend durch Bienen bestäubt (Miedaner 2018).



Abb. 31 *Coffea arabica* Fruchtstand (links) und Blüte (rechts) (Quelle: Ashihara & Crozier 2001: 408 und Miedaner 2018: 156)

Die Gattung *Citrus* wird phylogenetisch in zwei Gruppen getrennt, umfasst etwa 10 Arten und gehört zur Familie der Rutaceae (Rautengewächse). Besonders durch die kultivierten Früchte wie Orangen, Zitronen oder Mandarinen hat die Gattung Bekanntheit erlangt. Die Pflanzen werden schon sehr lange kultiviert, sodass deren Ursprungsarten nur sehr schwer zu identifizieren sind. Alle Pflanzen der Gattung *Citrus* sind ebenfalls in subtropischen und tropischen Gegenden beheimatet und wachsen zu großen Bäumen heran. Sie tragen ebenfalls kleine Blüten mit bis zu 3 cm Durchmesser und fünf weißen Blütenblättern (siehe Abb. 32) (Spiegel-Roy & Goldschmidt 1996). Ebenso wie Coffeablüten duften sie stark und locken damit Bestäuber an. Dabei sind Honigbienen deren Hauptbestäuber (Spiegel-Roy & Goldschmidt 1996; Stevenson 2020).



Abb. 32 *Citrus sinensis* Habitus (links) und Blüte mit Frucht (rechts) (Quelle: Ellen Levy Finch/Wikipedia)

5.1.3. Rolle von Coffein bei der Bestäubung

In Experimenten zur Wirkung von sekundären Pflanzenstoffen auf *Apis mellifera* (westliche Honigbiene) von Detzel & Wink (1993, zitiert nach Kretschmar & Baumann 1999) zeigte sich, dass Coffein abschreckend auf die Tiere wirkt. Im Gegensatz dazu stellten Singaravelan et al. (2005) fest, dass Saccharoselösungen mit natürlichen Konzentrationen an Coffein, gegenüber reinen Saccharoselösungen nicht abschreckende, sondern anziehende Effekte auf *Apis mellifera* haben. Für geringe Konzentrationen von 25 ppm konnte eine signifikante Fresspräferenz nachgewiesen werden (siehe Abb. 33), obwohl 2000 ppm des Alkaloids letal auf *A. mellifera* wirkt. Erst mit Konzentrationen ab 100 ppm wurden die Tiere abgeschreckt. In Pflanzen kommen jedoch nur geringe Konzentrationen vor, was auf eine mutualistische Belohnung hindeuten könnte und die Theorie der Bestäubertreue unterstützen würde. Noch nicht klar wurde in der Studie, wie die Bienen in der Lage sind, zwischen verschiedenen Alkaloid-Konzentrationen zu unterscheiden. Sollte dies über Geschmacksrezeptoren erfolgen, stellt sich die Frage, ob die Saccharose in den Futterlösungen den ungenießbaren Geschmack niedriger Coffeinkonzentrationen überdeckt. Zu ähnlichen Ergebnissen bezüglich Nektarpräferenzen gelangte auch eine Studie mit *Bombus impatiens* (Gewöhnliche östliche Hummel). Dazu wurden einer Population künstliche Blüten mit unterschiedlichen Coffeinkonzentrationen angeboten. Im Anschluss daran wurde die Menge an übertragenem Pollenimitat gemessen. Der Versuch zeigte, dass Nektar mit 10^{-5} M Coffein mehr Pollenimitate enthielt als Blüten mit 10^{-4} M Coffein oder gar keinem Coffein (Thomson et al. 2015). Niedrige Coffeinkonzentrationen in Nektar verbesserten demnach auch hier den Pollenempfang, wogegen höhere Konzentrationen eine abschreckende Wirkung zeigten.

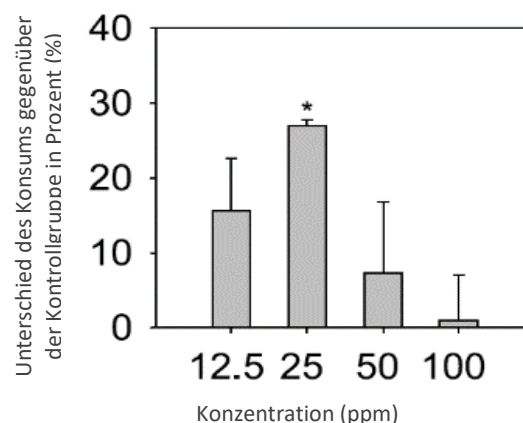


Abb. 33 Reaktion von *Apis mellifera* auf künstlichen Nektar von 20 % Saccharose, versetzt mit verschiedenen Konzentrationen an Coffein (verändert nach Singaravelan et al. 2005: 2797)

Welche Auswirkungen coffeinhaltiger Nektar auf Bestäuber haben könnte, untersuchte erstmalig die folgende Studie. Si et al. (2005) testeten die Auswirkungen von Coffein auf die Entwicklung des Geruchslernens sowie des visuell assoziativen Lernens von *Apis mellifera*. Ihre Ergebnisse belegen eine Leistungssteigerung junger Bienen infolge einer Koffeinbehandlung und größere Motivation und kognitive Leistung älterer Bienen. Um den Einfluss Coffeins auf die Lern- und Gedächtnisleistung des Insekts zu untersuchen, konditionierten Mustard et al. (2012) *A. mellifera* mithilfe einer coffeinhaltigen Belohnungslösung darauf, ihren Saugrüssel als Reaktion auf einen Geruch auszustrecken. Dabei zeigte sich, dass der Konsum von mindestens 0,01 M Koffein vor oder während der Konditionierung negative Auswirkungen auf das Reaktionsniveau der Bienen hatte. Dieser Effekt hielt aber nicht lange an. Schon nach 24 Stunden erzielten die mit Koffein konditionierten Bienen dieselben Ergebnisse wie die Bienen der Kontrollgruppe, die mit Saccharose gefüttert wurden. Kurz darauf wurden ähnliche Tests mit niedrigeren Coffeinkonzentrationen von Wright et al. (2013) durchgeführt. Dabei wurden die Coffeinkonzentrationen verschiedener Arten von *Coffea* und *Citrus* gemessen und die Hypothese aufgestellt, dass Koffein das Lern- und Erinnerungsvermögen von *Apis mellifera* bei der Suche nach Futterquellen lenken könnte. Dazu wurden die Bienen darauf konditioniert, Blumenduft mit Saccharose und verschiedenen Coffeinkonzentrationen zu verknüpfen, worauf anschließend ihr Geruchsgedächtnis überprüft wurde. Das Experiment konnte zeigen, dass Bienen, die Coffein in natürlichen Konzentrationen aufnahmen, dreimal bessere Leistungen in den Gedächtnistests erzielten als Bienen, die nur Saccharose bekamen (siehe Abb. 34). Die Bienen tranken jedoch keine Futterlösungen

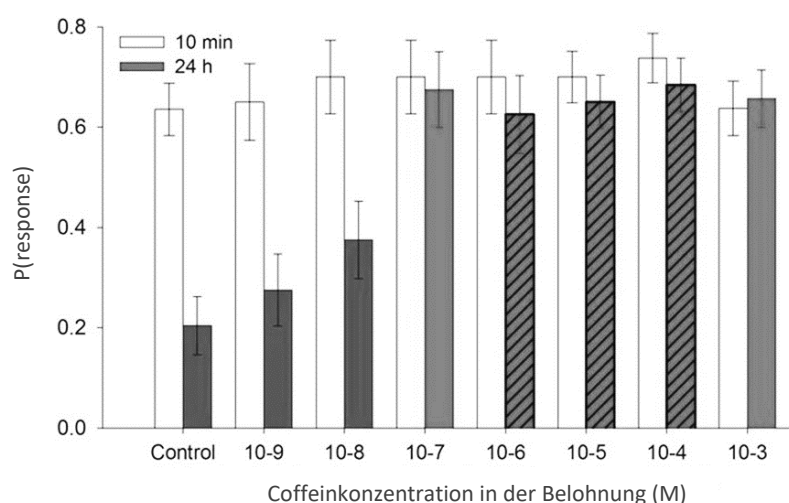


Abb. 34 Geruchsgedächtnistest bei *Apis mellifera* nach 10 Minuten (weiße Balken) und 24 Stunden (graue Balken) (verändert nach Wright et al. 2013: 1203)

Hellgraue Balken zeigen einen signifikanten Unterschied zur Kontrollgruppe, dunkelgraue Balken sind nicht signifikant unterschiedlich. Grau schraffiert sind natürlich vorkommende Coffeinkonzentrationen in Nektar.

mit Konzentrationen über 1 mM, was darauf hindeutet, dass sie Nektar auswählen, der nicht abstoßend auf sie wirkt, aber dennoch ihre Gedächtnisleistung beeinflusst. Pflanzen erhalten hierdurch treue Bestäuber und höheren Fortpflanzungserfolg.

Couvillon et al. (2015) konnten zudem bestätigen, dass Bienen durch coffeinhaltiges Futter verstärkte Futtersuche betreiben und die Qualität des Futters überschätzen (siehe Abb. 35). Dies konnte auch durch die Beobachtung von vermehrtem Schwänzeltanz, dem wesentlichen Kommunikationsmittel über Nahrungsquellen bei Honigbienen und Beständigkeit des Futterplatzes sowie verstärkte Entsendung von Arbeiterinnen in Folge von coffeinhaltigen Saccharoselösungen untermauert werden. Außerdem zeigte sich erhöhte Beharrlichkeit und Standortspezifität durch Untersuchen immer gleicher Futterstellen im Vergleich zu Bienen der Kontrollgruppe. Nicht außer Acht zu lassen ist auch die Tatsache, dass die Bienenpopulationen um bis zu 14,5 % verringerte Honigeinlagerungen durch die verstärkte Futtersuche aufwiesen. Coffein in Nektar trägt somit nicht nur zur Verteidigung bei, sondern verhilft den untersuchten Arten auch zu höherer Bestäubertreue. Die Attraktivität des Nektars ist dabei sehr konzentrationsabhängig und erzielt mit natürlichen Coffeinkonzentrationen den höchsten Fortpflanzungserfolg.

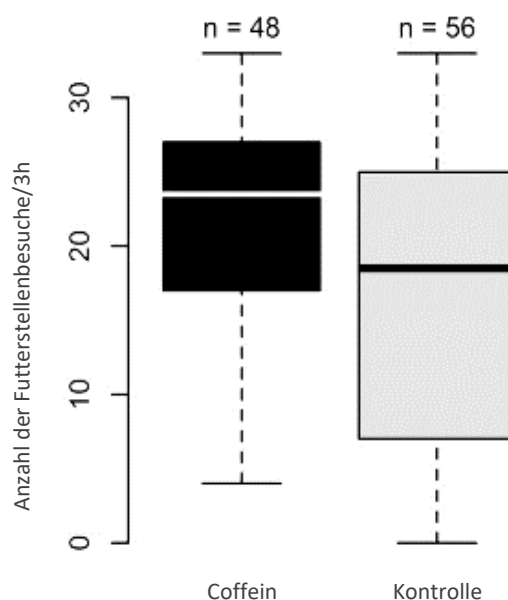


Abb. 35 Verstärkte Futtersuche durch coffeinhaltige Saccharoselösung bei *Apis mellifera* im Vergleich zur Kontrollgruppe (verändert nach Couvillon et al. 2015: 2816)

5.2. Aconitin in Blüten von *Aconitum napellus*

5.2.1. Aconitin

Das Norditerpenalkaloid Aconitin (siehe Abb. 36) ist das Hauptalkaloid der Knollen in *Aconitum napellus* (Blauer Eisenhut) (Hänsel & Sticher 2010). Es ist wie auch Aconitinanaloga in allen *Aconitum*-Arten zu finden und nimmt eine wichtige Rolle zum Schutz vor Fraßfeinden ein (Qasem et al. 2022; Roberts & Wink 1998). Aconitin kommt in allen Pflanzenteilen vor und erreicht in den Wurzeln die höchste Konzentration (Ameri 1998). Die Substanz wurde erstmals 1833 in *A. napellus* entdeckt. Wie der Name schon sagt, wird das Norditerpenalkaloid über den Terpenoidweg synthetisiert. Einige Biosyntheseschritte sind jedoch noch nicht gänzlich erforscht (Qasem et al. 2022).

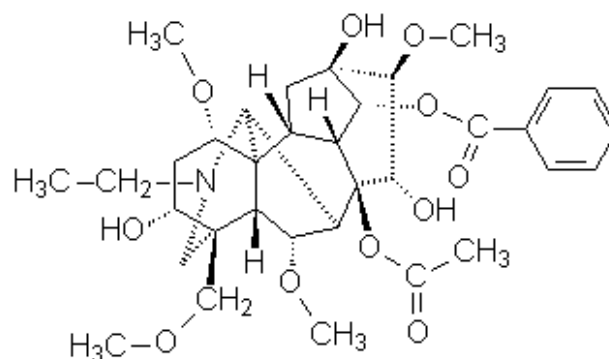


Abb. 36 Aconitin (Quelle: GESTIS-Stoffdatenbank am 21.02.2022)

Die abschreckende Wirkung auf Fraßfeinde erzielt es durch die hohe Toxizität. Aconitin ist in der Lage das Nerven- als auch Herz-Kreislauf-System von Säugetieren aber auch Insekten zu beeinflussen (Ameri 1998). Aconitin ist lipophil und kann durch die Haut resorbiert werden. Es reduziert die Sekretion von Acetylcholin, wodurch Natriumkanäle aktiviert und nicht mehr geschlossen werden, was zu Lähmung und Empfindungslosigkeit führt. Erste Symptome einer Vergiftung sind ein Brennen sowie Kribbeln und Taubheit in Mund und Rachen, gefolgt von tauben Fingern und Zehen, kaltem Schweiß und Durchfall. Ab einer Dosis von 5 mg tritt nach etwa drei Stunden der Tod durch Atemstillstand ein (Hänsel & Sticher 2010; Roberts & Wink 1998). Früher wurde Aconitin als Pfeilgift oder Köder für die Jagd verwendet. Auch medizinisch wurde es in geringen Dosen als Narkosemittel oder gegen Lungenkrankheiten eingesetzt. Seit dem Mittelalter gibt es zudem Aufzeichnungen über den Einsatz von Aconitin bei Hinrichtungen und Morden. In der römischen Antike wurde der Anbau von *Aconitum* schließlich im Rahmen der ersten Gesetze gegen Giftmischerei verboten (Roberts & Wink 1998). Heute findet es vorwiegend in der Homöopathie und der Traditionellen Chinesischen Medizin Anwendung (Hänsel & Sticher 2010; Qasem et al. 2022).

5.2.2. Pflanzenporträt *Aconitum napellus*

Aconitum napellus ist eine von etwa 300 Arten aus der Gattung *Aconitum* innerhalb der Familie der Ranunculaceae. Beheimatet ist die mehrjährige krautige Pflanze in Waldhabitaten Eurasiens, vom Tiefland bis in subalpine Zonen von 2700 m über dem Meeresspiegel (Utelli & Roy 2000). Die traubigen Blütenstände von *Aconitum napellus* bestehen aus bis zu 50 großen zygomorphen Einzelblüten (siehe Abb. 37). Diese sind meist Dunkelblau-Violett bis hin zu Tiefblau oder Hellblau gefärbt. Die Einzelblüten enthalten Kronblätter, die zu Nektarien umgewandelt sind und von der Galea (einem Helm) umschlossen werden. Die Galea wird durch umgewandelte Kelchblätter gebildet und ist meist breiter als hoch. Die Blüte enthält außerdem viele Staubblätter sowie ein Gynoceum mit gewöhnlich 3 Fruchtblättern. Sie sind außerdem proterandrisch. Die männliche Phase dauert dabei etwa fünf bis sechs Tage, die weibliche nur ein bis zwei Tage. Bestäubt wird *Aconitum napellus* vorwiegend von Hummeln. Legitime langzüngelige Blütenbesucher wie *Bombus hortorum* (Gartenhumme) oder *B. pascuorum* (Ackerhumme) berühren beim Hineinkriechen in die Blüte Stigma und Anthere. Die Bestäuber beginnen dabei am unteren Ende des Blütenstands und wandern nach oben. Allerdings findet jährlich bei bis zu 23 % der Blüten Nektarraub durch beispielsweise *Bombus terrestris*, *B. lucorum* (Hellgelbe Erdhumme) oder *Apis mellifera* statt. Der Fruchtausatz ist trotz allem stets hoch und lässt darauf schließen, dass immer genügend legitime Bestäuber angezogen werden (Mayer 2014). Dies scheint durch das insektenabwehrende Aconitin möglich zu sein.



Abb. 37 Habitus (links) und Blüte (rechts) von *Aconitum napellus*.

a) Blütenstand; b) Vorderansicht einer Einzelblüte mit Anthere und Stigma; c) Seitenansicht einer Blüte; d) aufgeschnittene Blüte mit Nektarien; e) Blütenbesuch von *Bombus pascuorum*; f) Nektarraub von *Apis mellifera* (Quelle: Bernd Haynold und Jacquemart et al. 2019: 2)

5.2.3. Rolle von Aconitin bei der Bestäubung

Das Vorkommen von Aconitin in Nektar und Pollen verschiedener *Aconitum*-Arten wurde bereits durch mehrere Studien belegt. Barlow et al. (2017) führten eine große Studie zur Alkaloidwirkung von Nektar in *Aconitum napellus* und *A. lycoctonum* auf den langzüngeligen Bestäuber *Bombus hortorum* und den kurzzügeligen Nektarrauber *Bombus terrestris* durch. Die Gesamtkonzentrationen von Aconitin und anderen Alkaloiden in den beiden Arten waren relativ ähnlich. Die relativen Konzentrationen in Galea und Nektar variierten jedoch zwischen den Arten sowie von Blüte zu Blüte, wobei eine hohe Aconitinkonzentration in der Galea mit hohen Konzentrationen im Nektar korrelierte. Durch Tests zur Abschreckung wurde sichtbar, dass der Bestäuber *B. hortorum* *A. lycoctonum* mit geringerer Aconitinkonzentration öfters besucht. Dazu landete er immer auf der Blüte, berührte Stigma und Antheren und sammelte Nektar. Die Besuche nahmen ab 200 ppm stark ab und hörten bei 380 ppm auf. Insgesamt konnten 16,3 Besuche pro Stunde beobachtet werden. *Aconitum napellus* mit hohem Aconitingehalt hingegen wurde von *B. hortorum* nur 2,45-mal pro Stunde besucht. In ähnlichem Umfang wurden Beobachtungsflüge verzeichnet. *B. terrestris* unternahm ebenfalls Beobachtungsflüge, nahm aber keine Raubflüge an *A. napellus* vor. Lediglich an *A. lycoctonum* konnte Fraß an Blütenblättern und Nektarraub durch *B. terrestris* beobachtet werden.

Um die Geschmacksreaktionen der Hummeln auf abschreckende Alkaloidkonzentrationen zu testen, wurden die Alkaloide isoliert und in 100 mM Saccharose aufgelöst angeboten. Das Experiment zeigte eine viel geringere Empfindlichkeit für Toxine von *B. terrestris* und höhere Toleranz von *B. hortorum*, was die Beobachtungen der Blütenbesuche unterstützt. Zudem wurden Tests zum Nektarertrag durchgeführt. *Aconitum lycoctonum* wies in 79 % der Fälle Nektar auf, *A. napellus* hingegen nur in 48 % der Fälle. Der Nektar in *A. lycoctonum* war durchschnittlich jedoch energieärmer und in geringeren Mengen vorhanden, was insgesamt zu einem ähnlichen Energiegewinn führt. Blütenbesucher wissen aufgrund der Blütenmorphologie somit nicht, ob eine Blüte Nektar enthält oder nicht. Trotzdem wurden Blüten von *A. lycoctonum* bis zu vier Mal mehr beraubt, was die These ebenso unterstützt, dass Aconitin für raubende Hummeln unangenehmer zu sein scheint als für bestäubende spezialisierte Hummeln. Dennoch bevorzugt auch *B. hortorum* *A. lycoctonum*, obwohl dessen Nektar energieärmer zu sein scheint. Dies könnte laut Barlow et al. (2017) darauf zurückzuführen sein, dass die Chance bei *A. lycoctonum* auf Nektar zu treffen höher ist und ein geringerer Stoffwechselaufwand durch die Entgiftung von Aconitin notwendig ist.

Darüber hinaus existieren Studien zu Konzentrationsunterschieden von Aconitin in Nektar und Pollen. Gosselin et al. 2013 untersuchten beispielsweise *Aconitum septentrionale* und belegten hohe Konzentrationen von Alkaloiden in Wurzeln und Pollen als auch geringe Konzentrationen in Nektar. Lappaconitin, die wichtigste Verbindung der Pflanze, wurde in der spezialisierten Hummel *Bombus consobrinus* im Vergleich zu Generalisten nur in sehr geringen Mengen gefunden (Gosselin et al. 2013). Auch für die in Südpolen vorkommenden Arten *Aconitum lycoctonum* L. und *A. carmichaelii* D. wurde festgestellt, dass deren bestäubende Hummeln den Nektar dem Pollen vorziehen (Anton et al. 2014). Kürzlich wies Jacquemart (2019) ebenso für *A. napellus* ssp. *lusitanicum* nach, dass Pollen mehr und vielfältigere Alkaloide enthält als Nektar, was sich auf die Effizienz der Pollenübertragung positiv auswirken kann. In Pollen wurden 22 verschiedene Alkaloide, vor allem Aconitin mit $232 \mu\text{g g}^{-1}$ gefunden, in Nektar nur vier verschiedene, wovon Aconitin in nur sehr geringen Mengen vorkam ($0,005 \mu\text{g g}^{-1}$). Außerdem sollen in der männlichen Blütenphase mehr flüchtige Moleküle ausgestoßen und mehr Nektar sowie Pollen produziert werden als in der weiblichen Phase. Die Pflanze ist somit in der Lage Bewegungen der Bestäuber zu lenken und mehr Möglichkeiten zur Bestäubung zu schaffen. Mit Wasser-, Saccharose- und Saccharose-Aconitin-Lösungen wurde das Erkennen der Blütentoxizität bei *Apis mellifera*, *Bombus terrestris* und *B. pascuorum* getestet. Dabei hat *B. pascuorum* Aconitin am meisten abgelehnt als auch weniger Zeit bei der Saccharose-Aconitin-Lösung als bei der Saccharoselösung verbracht. Alle drei Arten haben generell mehr Saccharoselösung als Saccharose-Aconitin-Mischung verzehrt (siehe Abb. 38). Die Beobachtungen unter natürlichen Gegebenheiten ergaben reichliche Besuche von *A. mellifera*, die jedoch nur wenige Blüten pro Blütenstand zu 76 % raubend besuchte. Von *B. terrestris* wurden nur wenige Individuen gesichtet, die die Blüten legitim und raubend besuchten. Die meisten Besuche wurden von den rechtmäßigen Bestäubern *B. hortorum* und *B. pascuorum* getätigt, die jedoch aktiv sehr viel weniger Pollen (1 %) als Nektar (99 %) sammelten. Die wenigen Pollenladungen, die untersucht werden konnten, enthielten zudem wenige Pollenkörner und nur sehr geringe Mengen von *A. napellus*. Daraus folgt, dass weniger Pollen verschwendet wird und mehr für den Transfer zwischen Pflanzen zur Verfügung steht. Jacquemart (2019) spricht davon, dass Insekten, die nicht aktiv Pollen sammeln und sich nicht gerne putzen unabsichtlich mehr Pollenkörner auf den Körperteilen zurücklassen. Es bestätigte sich, dass die meisten Blütenbesucher Pollen von *A. napellus* auf ihrem Körper hatten, der auf die Narben übertragen und so für effiziente Bestäubung sorgen könnte (siehe Abb. 39). Zusätzlich enthielt Nektar nur geringe Alkaloidkonzentrationen, was zur Anziehung vieler Blütenbesucher beiträgt.

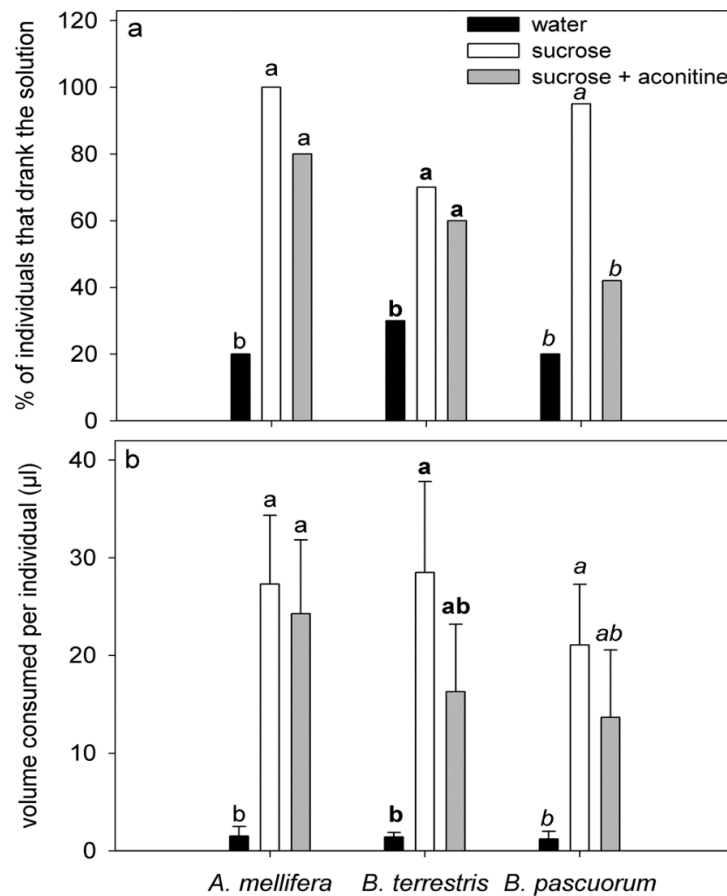


Abb. 38 Erkennen von Aconitin durch die Blütenbesucher *Apis mellifera*, *Bombus terrestris* und *Bombus pascuorum*, a) Prozentsatz der Individuen, die die Lösungen getrunken haben, b) konsumiertes Gesamtvolumen pro Individuum (µL) (Quelle: Jacquemart 2019: 6)

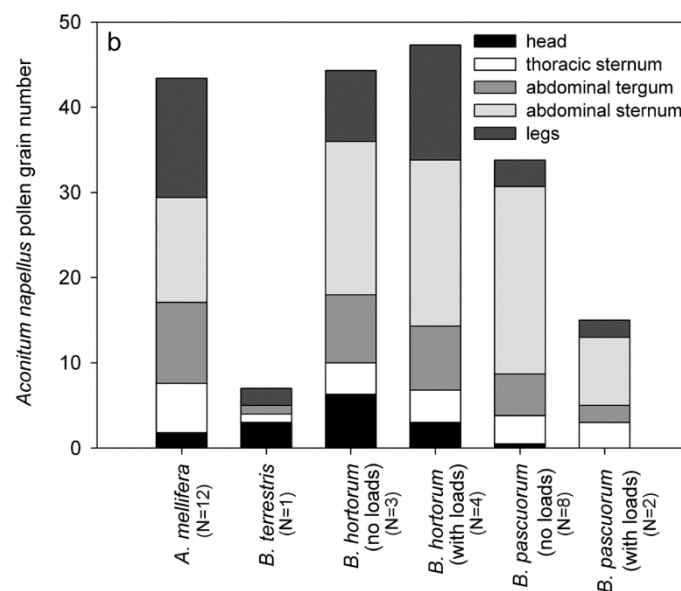


Abb. 39 Anzahl und Verteilung der Pollenkörner von *Aconitum napellus* den Körperteilen der Blütenbesucher (Quelle: Jacquemart 2019: 7)

5.3. Nicotin in Nektar von *Nicotiana attenuata*

5.3.1. Nicotin

Bereits seit etwa zwei Jahrhunderten wird am Pyridinalkaloid Nicotin geforscht. Heute ist sein Biosyntheseweg nahezu geklärt (Yildiz 2004). Nicotin wird über einen Zweig des Tropanalkaloid-Biosynthesewegs in den Wurzeln von Tabakpflanzen gebildet. Es besteht aus einem 5-gliedrigen Ring, der sich über Putrescin aus Ornithin und einem 6-gliedrigen Ring aus Nicotinsäure ableitet (siehe Abb. 40) (Mithöfer & Boland 2012; Roberts & Wink 1998; Taiz & Zeiger 2010). Aus den Wurzeln wird Nicotin dann über das Xylem in die oberirdischen Teile der Pflanze wie Blätter und Stängel transportiert (Heldt & Piechulla 2015).

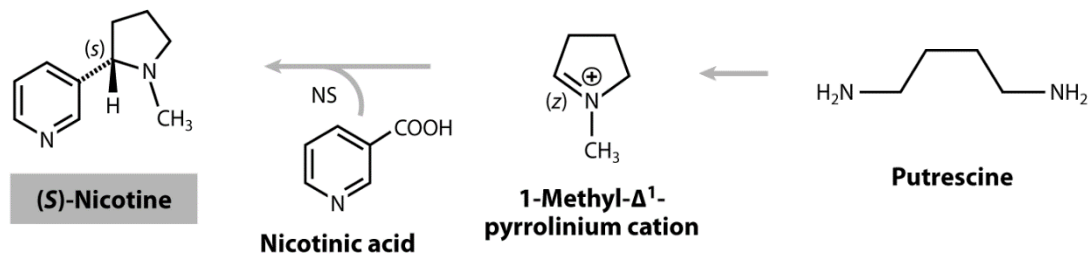


Abb. 40 Biosynthese von Nicotin über Putrescin und Nicotinsäure (verändert nach Mithöfer & Boland 2012: 438)

Nicotin hat einen charakteristischen Geruch und ist vor allem in Solanaceae wie Kartoffel, Paprika, Tomate oder Tabak zu finden (Yildiz 2004). Im menschlichen Körper kann es biologische Membranen und somit die Blut-Hirn-Schranke leicht überwinden und Acetylcholinrezeptoren aktivieren. Somit wirkt Nicotin stimulierend auf das zentrale und vegetative Nervensystem und beeinflusst Körperfunktionen wie die Hormonsekretion oder Enzymaktivitäten (Yildiz 2004). Bereits die orale Einnahme von 50 bis 100 mg des Alkaloids führen zu Lähmungen und letztendlich Atemstillstand. Früher wurde Nicotin von indigenen Völkern zu rituellen Zwecken geraucht. In Europa wurde es mit der Entdeckung Amerikas durch Tabakrauchen bekannt und ist bis heute, trotz der gesundheitlichen Risiken noch in Mode. In Pflanzen wirkt Nicotin vorwiegend als Insektizid, da es auch im Insektenkörper als Agonist von Acetylcholinrezeptoren und somit als psychoaktive Droge agiert (Roberts & Wink 1998). Außerdem gibt es Hinweise dafür, dass das Alkaloid in der Lage ist Neuronen des Insektenhirns zu modulieren, die wichtig für Lern- und Gedächtnisfunktionen sind (Gauthier 2010). Baracchi et al. (2015) konnten außerdem die Funktion von Nicotin in Nektar als Krankheitsprophylaxe für Bestäuber bestätigen. Der Verzehr von nicotinhaltigem Nektar schützte Hummeln vor einer Darminfektion mit dem Parasiten *Crithidia bombi* (Baracchi et al. 2015).

5.3.2. Pflanzenporträt *Nicotiana attenuata*

Nicotiana attenuata gehört mit 75 weiteren Arten zur Gattung *Nicotiana* (Tabak) in der Familie der Solanaceae (Goodspeed 1954, zitiert nach Clarkson et al. 2004). Die meisten Arten enthalten Nicotin in den Wurzeln. Bekannt sind vor allem die Arten *Nicotiana tabacum* (Virginischer Tabak) und *Nicotiana rustica* (Bauerntabak) durch die industrielle Herstellung von Zigaretten. Die ökologische Modellpflanze *Nicotiana attenuata* keimt nach Bränden in der Great Basin Wüste, im Südwesten der USA. Die krautige Pflanze, auch als wilder Tabak bekannt, ist einjährig und wächst bis zu eineinhalb Meter hoch. Sie ist außerdem durch drüsige Haare (Trichome) charakterisiert. Ihre Blütenstände sind trauben- oder rispenförmig mit trichterförmigen, weißen Einzelblüten (siehe Abb. 41) (Cabrita 2014). Bestäubt wird *N. attenuata* zu einem Großteil von *Manduca sexta*, einem spezialisierten Tabakschwärmer, der im Larvenstadium zugleich ihr größter Herbivor ist (siehe Abb. 42). Dasselbe gilt auch für den Bestäuber *Manduca quinquemaculatus*. Auf dieses Dilemma wird in Kapitel 6 genauer eingegangen (Cabrita 2014). Weitere Bestäuber sind Kolibris wie *Archilochus alexandri* (Schwarzkinnkolibri) und *Selasphorus rufus* (Rotrücken-Zimtelfe) (Kessler & Baldwin 2007).



Abb. 41 Habitus von *Nicotiana attenuata* (links) und Einzelblüte (rechts) (Quelle: Courtesy of USDI BLM; Stan Shebs/Wikipedia)



Abb. 42 Adulttier (links) und Larve (rechts) von *Manduca sexta* (Quelle: The Trustees of the Natural History Museum London/Wikipedia)

5.3.3. Rolle von Nicotin bei der Bestäubung

Adler (2000) stellt in seinen Untersuchungen fest, dass Nicotin häufig in Pollen und Nektar zu finden ist, allerdings in niedrigeren Konzentrationen gegenüber anderen Pflanzengeweben. *Nicotiana attenuata* enthält Nicotin, das in Wurzeln gebildet, in den Blättern angereichert und anschließend über das Xylem auch in Nektar und andere Blütenteile transportiert wird. Die Grundkonzentration von Nicotin in den Blättern ist bereits dreimal höher als in *Nicotiana tabacum* und wirksam gegen generalistische Herbivore (Cabrita 2014). Die Nikotinakkumulation findet infolge von Herbivorie statt, wie für *N. tabacum* festgestellt wurde und auch für *N. attenuata* angenommen wird. Durch Pflanzenfraß erhöht sich der Spiegel des Phytohormons Jasmonat in den verletzten Blättern, woraufhin es über das Phloem in die Wurzeln transportiert wird, wo es die Nikotinbiosynthese auslöst (siehe Abb. 43). Nicotin wird wiederum über das Xylem in die oberirdischen Pflanzenteile transportiert, wo es in Blattzellen eintreten kann und in Vakuolen abgelagert wird. Daraufhin hemmen sogenannte Proteaseinhibitoren, die ebenfalls durch Herbivorie induziert werden, den Abbau des Toxins in Blättern und dessen Verdauung im Insektenkörper (Mithöfer & Boland 2012).

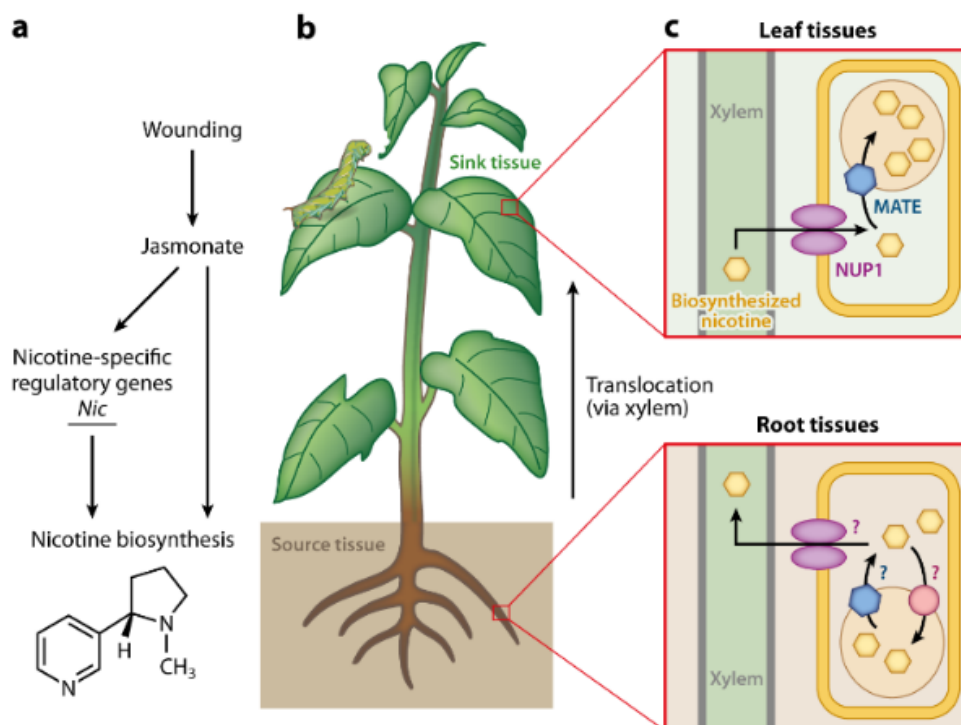


Abb. 43 Durch Herbivorie induzierte Nicotinakkumulation in *Nicotiana*. a) Induzierte Erhöhung des Jasmonatspiegels, Transport über Phloem in die Wurzeln und Auslösung der Nicotinbiosynthese, b) Transport von Nicotin über Xylem in die oberirdischen Teile, c) Einschleusung von Nicotin über NUP1-Transporter in die Blattzelle und über MATE-Transporter in die Vakuole (verändert nach Mithöfer & Boland 2012: 439)

Die Auswirkungen von Nicotin in Nektar wie auch von Coffein und anderen Alkaloiden auf *Apis mellifera* wurde von Singaravelan et al. (2005) getestet. Sie kommen zum Ergebnis, dass Nicotin in natürlichen Konzentrationen gegenüber Saccharoselösungen nicht abschreckend, sondern anziehend auf die Bienen wirkt. Bei geringen Konzentrationen von 0,5 bis 1 ppm zeigten die Insekten eine signifikante Fresspräferenz. Erst ab einer Konzentration von 100 ppm wurden sie abgeschreckt (Singaravelan et al. 2005). Auch Thany & Gauthier (2005) testeten im selben Jahr die Reaktionen von *Apis mellifera scutellata*, einer Unterart der Westlichen Honigbiene, auf Nicotin in Nektar und die Auswirkungen auf deren Überleben. Sie konnten ebenso zeigen, dass geringe Konzentrationen anziehend wirken, mäßige Nicotinkonzentrationen keine signifikant nachteilige Wirkung haben, höhere Konzentrationen jedoch das Überleben der Bienen verringern. Die Studien ergaben des Weiteren, dass Nicotin das Kurzzeitgedächtnis von *A. mellifera* zu verbessern scheint. Außerdem wurde in Folge hoher Konzentrationen eine verringerte Nektarspeicherung in den Waben beobachtet, allerdings zeitgleich mit einem Varroamilbenbefall (Thany & Gauthier 2005). Die Folge von Nicotin in Nektar auf verringerte Nektarspeicherung und verkürzte Besuche kann durch Untersuchungen von Kessler & Baldwin (2007) gestützt werden, die dasselbe bei *Nicotiana attenuata* beobachteten. Im Experiment wurden 16 flüchtige Verbindungen mittels Gaschromatographie-Massenspektrometrie aus *N. attenuata* identifiziert, wobei Nicotin auf jeden der drei Bestäuber abschreckend wirkte (siehe Abb. 44).

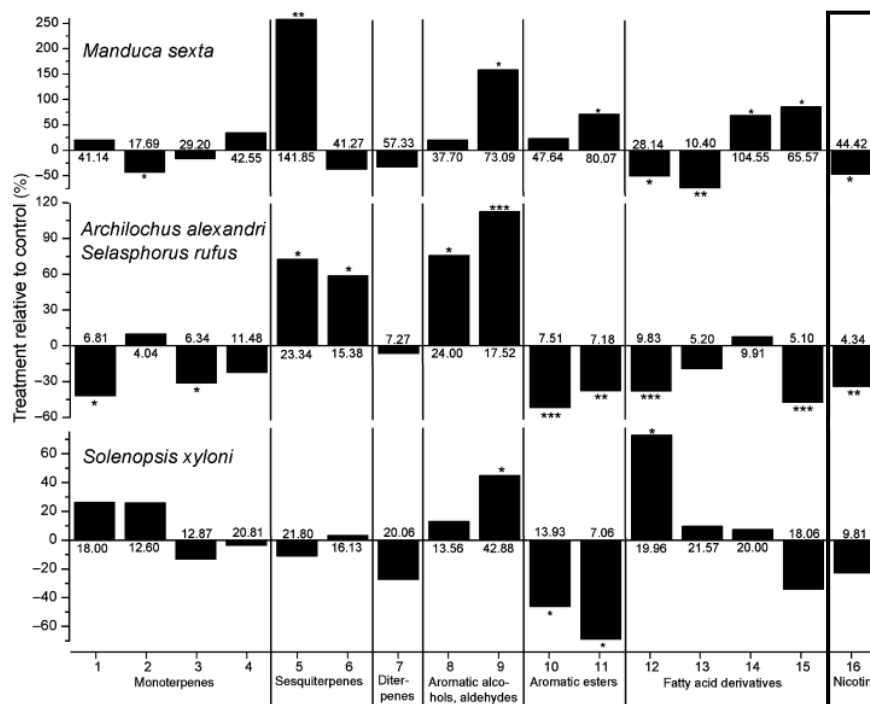


Abb. 44 Wirkung flüchtiger Verbindungen aus *Nicotiana attenuata* auf potenzielle Bestäuber in Prozent. Nicotin ist umrahmt. Achtung: unterschiedliche Skalierung (Quelle: Kessler & Baldwin 2007)

Vor allem bei bestäubenden Kolibris zeigte sich jedoch auch, dass sie stärker auf die Inhaltsstoffe des Nektars und weniger auf dessen Duft reagierten. Ihre Blütenbesuche waren durch Nicotin in Nektar klar verkürzt, hatten sich aber im Vergleich zu Nektar ohne Nicotin verdoppelt und insgesamt wurde weniger Nektar aufgenommen. Dies legt die These nahe, dass durch Nicotin in Nektar eine Verringerung des Nektarverbrauchs und Verdopplung von Blütenbesuchen und damit einhergehend höhere Bestäubungsleistungen möglich sind. Zudem könnte die Fortpflanzung von *Manduca sexta* auf das Minimum begrenzt werden, um weniger herbivore Larven zu generieren (Kessler & Baldwin 2007). *Manduca sexta* als Hauptbestäuber wird nachweislich am meisten vom Benzylacetongeruch der Blüten angezogen und ist in der Lage gewisse Mengen an Nicotin trotz Entwicklungseinbußen zu tolerieren. Auch Kolibris sollen gelernt haben geringe Nicotinmengen zu metabolisieren (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014; Snyder et al. 1994). In einer weiteren Studie konnte durch Erhöhung des Nektarvolumens auch gezeigt werden, dass *M. sexta* infolgedessen mehr Eier ablegt (Adler & Bronstein 2004, zitiert nach Kessler & Baldwin 2007). Darüber hinaus konnten Baracchi et al. (2017) bei *Bombus terrestris audax* belegen, dass durch Nektaralkaloide Bestäuberkonstanz erreicht werden kann. Den Hummeln wurden nicotinhaltige und nicotinfreie künstliche Blüten angeboten. Nach dem Verzehr einer hohen natürlichen Nicotindosis wies sie eine gesteigerte assoziative Lernleistung auf und die Blütenstetigkeit erhöhte sich, sofern sie sich zuvor einen Blütentyp eingeprägt hatte (siehe Abb. 45). Eine Selektion von Nicotin in Nektar in optimaler Konzentration für die Pflanze könnte somit durch Bestäuber vorangetrieben werden (Baracchi et al. 2017).

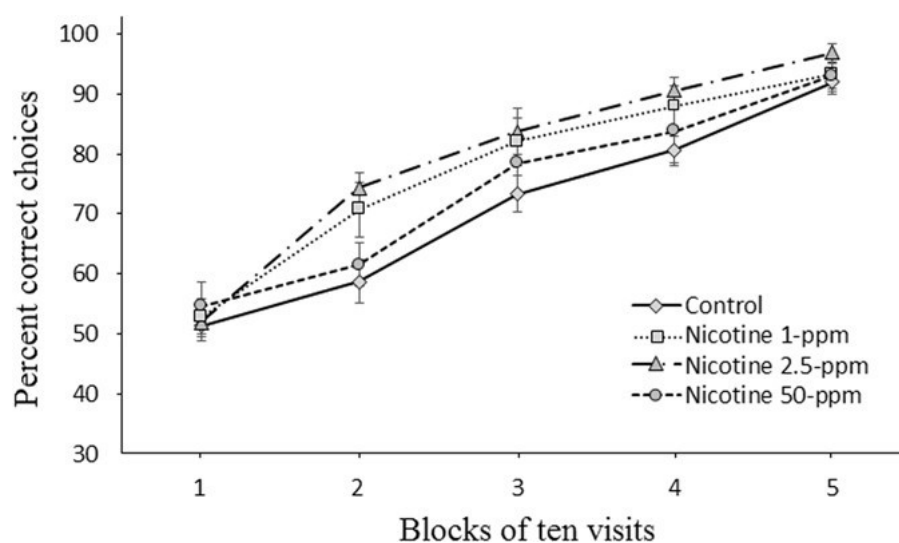


Abb. 45 Lernleistung von *Bombus terrestris audax* infolge von mit Nicotin versetztem Futter. Eine Nicotindosis von 2,5 ppm erhöhte die Lerngeschwindigkeit signifikant (Quelle: Baracchi et al. 2017)

6. Modellorganismus *Nicotiana attenuata*

Auf das Dilemma der Abhängigkeit von *N. attenuata* vom Spezialisten *M. sexta* als Bestäuber und dem Problem der Herbivorie durch dessen Larve reagiert die Pflanze mit weiteren Strategien mittels sekundärer Pflanzenstoffe. Die zweite Strategie neben Nicotin in Nektar besteht darin, dass sich die Zusammensetzung der flüchtigen Verbindungen, die von Blättern abgegeben werden, als Reaktion auf Pflanzenfraß ändert. Gebildet werden die sogenannten Green Leaf Volatiles (GLV) aus Terpenoiden und Fettsäuren (Allmann & Baldwin 2010). Zhou et al. (2017) führt dabei näher aus, dass unter anderem das Gen, welches nachts für die Abgabe von Bestäuber anlockendem Bergamottin verantwortlich ist, nun auch tagsüber exprimiert wird. Dies geschieht gewebe- und zeitspezifisch, je nach oralen Sekreten und Rhythmus des Fraßes (Zhou et al. 2017). Die GLVs fungieren zum einen als Warnsignale für andere Pflanzen im Umkreis, die daraufhin deren Alkaloidkonzentrationen erhöhen. Zum anderen werden durch den Geruch der Green Leaf Volatiles zoophage Insekten angelockt, die die Verbindungen als Signal für Nahrung wahrnehmen. Dies sind etwa Wanzen der Gattung *Geocoris*, die die Larven direkt befallen sowie die parasitische Wespe *Cotesia congregata*, die Eier auf die Larvenkörper legt, woraufhin die Wespenlarven schlüpfen und sich innerlich ernähren, wodurch die Larve durch das Spinnen von Kokons vernichtet wird (siehe Abb. 46). Die Pflanze bedient sich in diesem Fall der indirekten Verteidigung. Beide Arten werden im Übrigen in der biologischen Schädlingsbekämpfung eingesetzt (Cabrita 2014; Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

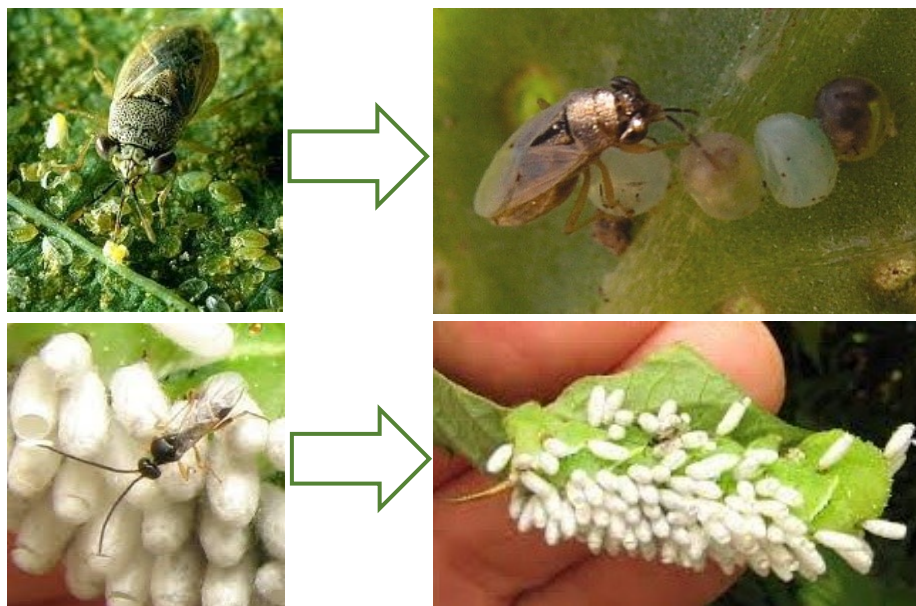


Abb. 46 *Geocoris* spp., die die Eier der Larven frisst (oben) und *Cotesia congregata*, die deren Kokons auf den Larvenkörpern spinnt (unten) (verändert nach Allmann & Baldwin 2010: 1077 und Beatriz Moisset/Wikipedia)

Eine weitere Strategie wird mithilfe von süßem Nektar aus acylierten Zuckern in Trichomen erzielt, der für frischgeschlüpfte Larven unwiderstehlich zu sein scheint. Die Larven werden an erster Stelle durch das im Nektar enthaltene Nicotin in ihrer Entwicklung gehemmt und beginnen andererseits durch die flüchtigen Stoffe zu stinken. Auch deren Ausscheidungen riechen danach und fallen auf heißen Wüstenboden, wodurch sich deren Geruch schnell ausbreitet. Infolgedessen werden weitere Insekten wie *Pogonomyrmex rugosus*, omnivore Raubameisen angelockt, die die Larven fressen (siehe Abb. 47) (Cabrita 2014; Ludwig-Müller & Gutzeit 2014).

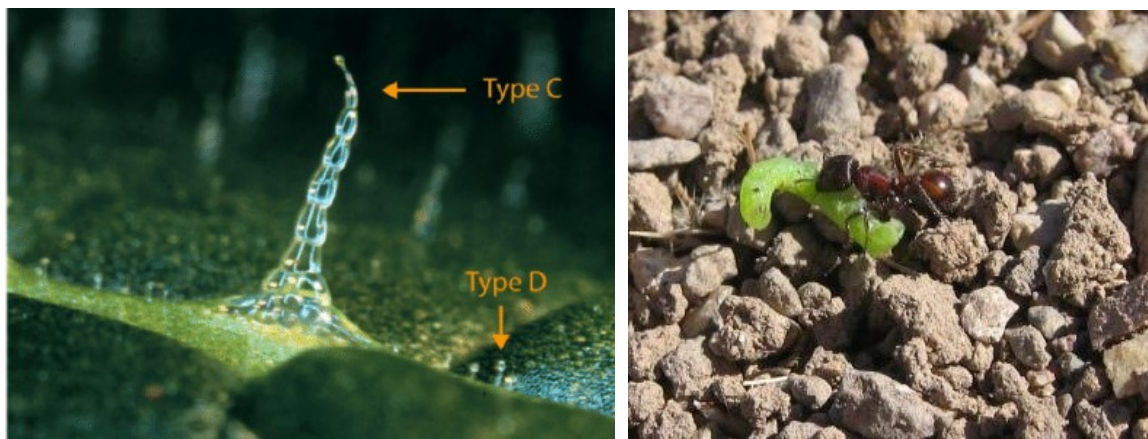


Abb. 47 Trichom mit acylierten Zuckern (links) und *Pogonomyrmex rugosus* beim Fraß einer Schwärmerlarve (rechts) (Quelle: Weinhold 2012; MPI Chemical Ecology Ian Baldwin/EurekAlert)

Nicotiana attenuata blüht gewöhnlich nachts, um *Manduca sexta* mittels Benzylaceton anzulocken. Gleichzeitig legt ein weiblicher Bestäuber zur selben Zeit bis zu 200 Eier, woraus wiederum herbivore Larven schlüpfen. Als letzte Maßnahme, um ein Aussterben zu verhindern, beginnt die Pflanze nun Tagesblüten auszubilden, die sich in der Morgendämmerung öffnen und weniger Benzylaceton freigeben. In Kombination mit langen Blütenröhren werden die Kolibris *Archilochus alexandri* und *Selasphorus rufus* als neue Bestäuberarten angezogen (siehe Abb. 48). Auch diese Veränderung wird durch Erhöhung des Jasmonatspiegels über orale Larvensekrete ausgelöst (Cabrita 2014; Kessler et al. 2010). Zudem kann die Zuckermenge in den Blättern variiert werden, sodass in der Zeit der Bestäubung mehr Zucker in Blüten und Nektar bereitgestellt wird und weniger Raupen an Blättern fressen (Ludwig-Müller & Gutzeit 2014). Die Tagesblüten waren in Tests außerdem nur etwa ein Drittel so groß wie die Nachtblüten. Die Kolibris besuchten dennoch zu 90 % Tagesblüten, wenn auch nur wenige anzutreffen waren (Kessler et al. 2010). Wie bereits erwähnt wurde sind Kolibris in der Lage geringe Nicotinmengen zu tolerieren. Trotzdem sollen sie mehrere Blüten und Blütenstände anfliegen, um jene zu finden, deren Nicotinkonzentration am geringsten ist. Dies bewirkt

auch, dass weniger Nektar aus nicotinhaltenen Blüten entnommen wird, sich die Anzahl der Blütenbesuche und ferner die Auskreuzungsrate erhöhen (Kessler et al. 2008; Kessler et al. 2012). Die Mehrzahl an ausgekreuzten Samen mit höherer genetischer Variabilität erfolgen, wie auch Ludwig-Müller & Gutzeit (2014) bestätigen, durch die Bestäubung von Kolibris. Die Bestäubungsleistung der Kolibris ist nicht so hoch und sie seien zudem nicht die zuverlässigsten Bestäuber. Da die Pflanzen nach Bränden zu Tausenden auf einer Fläche keimen, eignet sich *Manduca sexta* durch Anlockung mittels Duftstoffen über weite Distanzen um einiges besser, weshalb die Pflanze weiterhin auf deren Bestäubung angewiesen ist (Kessler et al. 2010). Eine Pflanze ist in der Lage alle genannten Anpassungen bis hin zur Blüte untertags innerhalb eines einzigen Jahres auszubilden. Die Fähigkeit zur Metamorphose wird an nachfolgende Generationen weitergegeben, wodurch sich deren Risiko und Fitnessfolgen von Herbivorie verringern (Cabrita 2014). Die vier Verteidigungsstrategien von *Nicotiana attenuata* sind in Abb. 49 nochmals im Überblick dargestellt.



Abb. 48 Der Kolibri *Archilochus alexandri* bei der Bestäubung einer Tagesblüte (Quelle: Cabrita 2014)

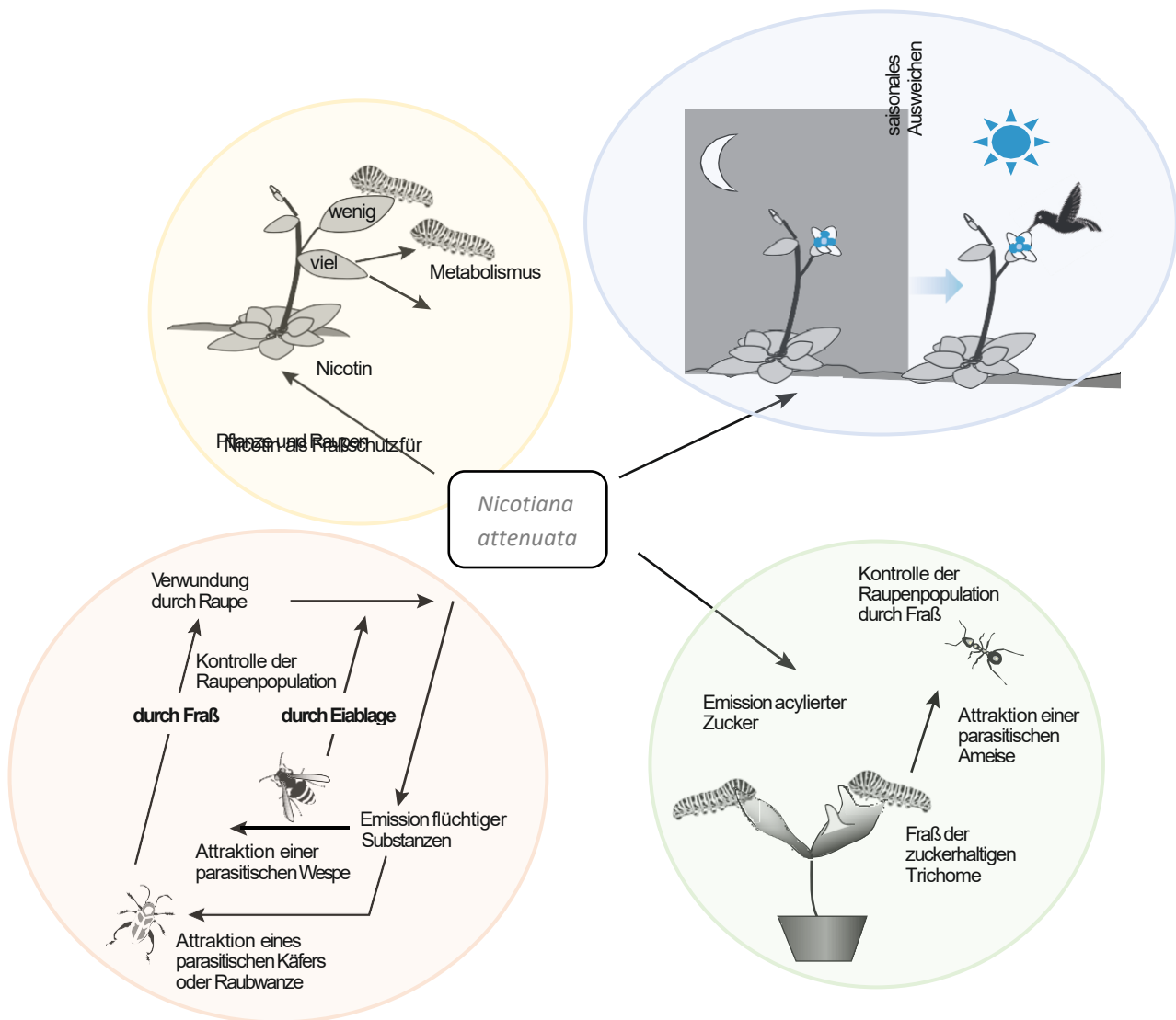


Abb. 49 Verteidigungsstrategien von *Nicotiana attenuata* (verändert nach Ludwig-Müller & Gutzeit 2014: 180ff)

Gelb: Direkte Verteidigung mittels konstitutivem und induziertem Nicotin als Fraßschutz in Blättern gegen Generalisten.

Rot: Die Pflanze nutzt indirekte Verteidigung zur Abwehr von *Manduca sexta*. Zur Anlockung zoophager Insekten werden Green Leaf Volatiles induziert und ausgeschieden. Diese fressen die Schmetterlingslarven direkt oder legen Eier auf die Pflanzenschädlinge, woraus Larven schlüpfen, die sich innerlich ernähren und die Larven töten.

Grün: Mittels süßem Nektar in Trichomen werden frisch geschlüpfte Larven von *Manduca sexta* angelockt, die davon fressen. Dies bewirkt eine weitere indirekte Maßnahme durch die Anlockung einer parasitischen Ameise, die die Raupen direkt angreift.

Blau: Änderung der saisonalen und tageszeitlichen Öffnung der Blüten, um Kolibris anzulocken.

7. Unterrichtskonzept

Das Thema Alkaloide und sekundäre Pflanzenstoffe im Allgemeinen ist für den Unterricht dahingehend relevant, da SuS (Schülerinnen und Schüler) täglich mit verschiedenen Substanzen des Sekundärstoffwechsels konfrontiert werden, sei es über Nahrungsmittel, Medikamente oder auch Suchtmittel und dies vermutlich weitgehend unbewusst geschieht. Zudem wird davon ausgegangen, dass die meisten SuS mangelnde Kenntnisse darüber haben, warum Pflanzen sekundäre Pflanzenstoffe produzieren und welche Auswirkungen diese auf ökologische Beziehungen haben.

7.1. Einbettung der Inhalte in den Lehrplan

Durch den Biologieunterricht der Unterstufe sollten die SuS Kenntnisse über die Bedeutung von Pflanzen für das menschliche Leben auf der Erde sowie den Aufbau einer Blütenpflanze als Vorwissen mitbringen. Zudem sollten Grundlagen zur Fortpflanzung pflanzlicher Organismen und Vererbung bekannt sein. Um mit den SuS Alkaloide im Speziellen ausarbeiten zu können, ist es vorweg notwendig, ihnen Grundlagen zum Thema sekundäre Pflanzenstoffe näherzubringen und die einzelnen Stoffklassen vorzustellen. Im zweiten Schritt erfolgt sodann der Schwerpunkt zum Thema Alkaloide mit Fokus auf Coffein, Aconitin und Nicotin.

Im österreichischen AHS-Lehrplan ist das Thema sekundäre Pflanzenstoffe nicht direkt zu finden. Es kann jedoch in der 5. Klasse (AHS Oberstufe) in Verbindung mit folgenden Themengebieten behandelt werden:

- *„Bau, Fortpflanzung und Lebensweise pflanzlicher Organismen“*
- *„Stoffwechselvorgänge: Assimilation (Fotosynthese und heterotrophe Assimilation) und Dissimilation (Gärung und Zellatmung)“*

(BMBWF 2021)

Unterricht zum Thema sekundäre Pflanzenstoffe betrifft vor allem den Bildungsbereich „Natur und Technik“. Dieser umfasst beispielsweise die Vermittlung von Artenkenntnis und Artenschutz, das Aufzeigen der Vernetzung belebter Systeme sowie das Unterrichtsprinzip „Umweltbildung für nachhaltige Entwicklung“, welches sich respektvollen Umgang mit natürlichen Ressourcen zum primären Ziel setzt.

Das erlangte Wissen durch die in Kapitel 7.3.3 geplanten Unterrichtseinheiten kann in höheren Schulstufen wiederholt mit neuen Inhalten verknüpft werden. Noch in der 5.

Klasse werden verschiedene Formen der Landwirtschaft und gesunde Ernährung besprochen. In diesem Zuge können Sekundärmetabolite in Zusammenhang mit invasiven Pflanzen, der Wirkweise von Pestiziden oder Auswirkungen sekundärer Pflanzenstoffe auf den menschlichen Stoffwechsel aufgegriffen werden. Auch in der 6. Klasse gäbe es Anknüpfungspunkte durch Lerninhalte rund um das menschliche Nervensystem und den Einfluss von Drogen. Auch der Themenkomplex Fortpflanzung und Entwicklung bietet die Möglichkeit, die Rolle von sekundären Pflanzenstoffen bei der Bestäubung zu wiederholen. In der 7. Klasse wäre es möglich, die Wirkung von sekundären Pflanzenstoffen auf Symbiosepartner oder Krankheitserreger zu thematisieren und in der 8. Klasse könnten Sekundärmetaboliten im Zuge der „Evolution als Basis für die Vielfalt der Organismen und für den Wandel von Ökosystemen“ betrachtet werden (BMBWF 2021).

7.1.1. Allgemeine didaktische Grundsätze

Für die anschließenden Unterrichtsplanungen werden die folgenden didaktischen Grundsätze des Lehrplans der AHS Oberstufe (BMBWF 2021) befolgt:

Anknüpfen an Vorkenntnisse und Vorerfahrungen der Schülerinnen und Schüler

Mittels Brainstorming-Techniken und Methoden des Austauschs soll das Vorwissen der SuS abgefragt und in den Unterricht miteinbezogen werden, um es den SuS zu ermöglichen, Inhalte in bereits vorhandene Wissensstrukturen einordnen und darauf aufbauen zu können.

Stärken von Selbsttätigkeit und Eigenverantwortung

Zur Förderung von selbstständigem und eigenverantwortlichem Lernen orientieren sich die Unterrichtseinheiten an projektartigen und offenen Lernformen unter dem Einsatz digitaler Technologien. Es werden zudem Möglichkeiten zur Präsentation individuellen Wissens geschaffen und Diskussionen zur Stärkung von kritischem und eigenverantwortlichem Denken geführt.

Herstellen von Bezügen zur Lebenswelt

Durch das Aufgreifen lebensnaher Sekundärmetabolite, die den SuS im alltäglichen Leben begegnen, wird Bezug zu deren Lebenswelt geschaffen. Zur Anschaulichkeit der Modellpflanzen werden außerdem außerschulische Lernorte miteinbezogen.

Sicherung des Unterrichtsertrages und Rückmeldungen

Mittels regelmäßiger Wiederholungen sollen Zusammenhänge zwischen Neuem und bereits Bekanntem gebildet werden. Die SuS werden aktiv in die Planung und Gestaltung der Arbeitsprozesse miteinbezogen und die Lehrkraft gibt detaillierte Rückmeldungen über erbrachte Leistungen.

7.1.2. Basiskonzepte

Um es den SuS einfacher zu machen, grundlegende Muster in der Biologie zu erkennen und Themen verknüpfen zu können, wurden Basiskonzepte erstellt (BMBWF 2021). Durch Behandlung der Inhalte rund um das Thema der sekundären Pflanzenstoffe können meines Erachtens folgende Basiskonzepte umfasst werden:

- Reproduktion: durch Aufgreifen sexueller Fortpflanzung bei Angiospermen, Weitergabe von Erbinformationen, Vielfalt innerhalb von Organismen sowie die evolutive Anpassung an eine dynamische Umwelt
- Steuerung und Regelung: durch Erarbeiten der Interaktionen einer Pflanze mit ihrer Umwelt, der Steuerung von Entwicklungsprozessen oder der Beziehung zwischen Organismen
- Stoff- und Energieumwandlung: durch Aufzeigen unterschiedlicher Stoffwechselvorgänge zur Biosynthese sekundärer Pflanzenstoffe
- Variabilität, Verwandtschaft, Geschichte und Evolution: durch das Hinweisen auf die Vielfalt der Organismen oder die Veränderlichkeit der Natur durch die Evolution

7.2. Persönliche Ansprüche an den Unterricht

Zusätzlich zu didaktischen Grundsätzen aus dem Lehrplan stelle ich folgende persönlichen Anforderungen an meinen Unterricht, denen ich bestmöglich nachkommen möchte: Pro Unterrichtseinheit soll mindestens ein Feinziel formuliert werden, das während des Unterrichts angestrebt wird und einen klaren Fokus ermöglicht. Außerdem soll das Unterrichtsmaterial verschiedene Lerntypen (auditiv, optisch-visuell, haptisch-kinästhetisch, kognitiv-intellektuell) ansprechen und kreatives Arbeiten fördern, um individuelles Lernen zu ermöglichen. Schließlich lege ich Wert auf kurze Bewegungspausen zur Aktivierung der SuS und zum Ausgleich der vorwiegend sitzenden Tätigkeit.

7.3. Unterrichtsplanung im Detail

7.3.1. Kompetenzorientierte Lernziele

Das Kompetenzmodell der Naturwissenschaften (BMBWF 2012) beinhaltet folgende drei Handlungsdimensionen, nach denen auch die kompetenzorientierten Lernziele formuliert wurden: W - Fachwissen aneignen und kommunizieren; E - Erkenntnisse gewinnen und S - Standpunkte begründen und reflektiert handeln.

Die kompetenzorientierten Lernziele, mit Deskriptoren des Kompetenzmodells Biologie in Klammer, lauten wie folgt:

- Die SuS sind in der Lage, Primär- und Sekundärstoffwechsel einer Pflanze in eigenen Worten zu definieren. (W1)
- Die SuS können Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe erläutern. (W5)
- Die SuS können ungeordnete Informationen zu den Verteidigungsstrategien von *Nicotiana attenuata* analysieren und Abhängigkeiten feststellen. (E4)
- Die SuS erarbeiten sich Inhalte zu ausgewählten Stoffklassen eigenständig und führen einfache Beobachtungen durch. (W3; E1; E2)
- Die SuS können wesentliche Informationen über ein Alkaloid von unwesentlichen unterscheiden, sie zusammenfassen und präsentieren. (W2; W3)
- Die SuS vermögen es über einen adäquaten Umgang mit Alkaloiden fachlich korrekt zu argumentieren. (S1; S4)
- Die SuS sind in der Lage, Hypothesen zu möglichen Auswirkungen von Aconitin in Blütenteilen aufzustellen. (E2)

7.3.2. Beschreibung der Unterrichtseinheiten

Die erste Unterrichtseinheit widmet sich der Definition des Sekundärmetabolismus und dessen Funktionen für die Pflanze. Dazu wird ein Spiel zur Definition des Begriffs gespielt. Mittels eines Arbeitsblattes, das allein oder zu zweit bearbeitet wird, wird sodann auf die Vielfalt sekundärer Pflanzenstoffe und deren Funktionen eingegangen. Die SuS sollen einen ersten Eindruck zur Bedeutung sekundärer Pflanzenstoffe für Pflanzen bekommen. In der zweiten Unterrichtseinheit wird ein Rätsel, ein sogenanntes Mystery, in Kleingruppen gelöst, welches die Wirkung sekundärer Pflanzenstoffe und die Komplexität ökologischer Beziehungen aufzeigen soll. Inhalt des Rätsels ist die Modellpflanze *Nicotiana attenuata* mit ihren Verteidigungsstrategien. Aussagen dazu müssen in eine sinnvolle Ordnung gebracht werden, um die Rätselfrage beantworten zu können. Darauf

folgt eine Stationenarbeit (Lernbüro) in Unterrichtseinheit 3, die sich über eine Doppelstunde erstreckt. Inhalt der Einheit sind die unterschiedlichen Stoffklassen, die schülernah vorgestellt werden. Die SuS bearbeiten die Stationen eigenständig und tragen die wichtigsten Informationen in ein Übersichtsblatt wichtiger Gruppen von Sekundärmetaboliten ein. Zur qualitativen Differenzierung werden Wahlstationen angeboten, um etwas auf die Interessen der SuS einzugehen. Zur quantitativen Differenzierung beinhalten manche Stationen Sprinteraufgaben für besonders schnelle SuS. Die Stationenarbeit soll die intrinsische Motivation fördern und individuelle Lernprozesse möglich machen. Auch die vierte Unterrichtseinheit zum Thema Alkaloide bedarf einer Doppelstunde. Die SuS werden dafür in Kleingruppen eingeteilt und erhalten die Aufgabe, Recherche zu einem bestimmten Alkaloid zu betreiben und einen Steckbrief auszufüllen. Informationen, die für die MitschülerInnen besonders interessant sein könnten, werden schließlich auf kreative Weise präsentiert, wodurch die Inhalte nachhaltiger im Gedächtnis bleiben sollen. Die Gruppen erhalten im Anschluss daran konstruktives Feedback. Die fünfte und letzte Einheit widmet sich dem Alkaloid Aconitin. Dazu werden die Merkmale von *Aconitum napellus* mittels einer kurzen Dokumentation auf einem Arbeitsblatt eingetragen. Diese Aufgabe dient der Bestimmung und dem Erkennen der Pflanze im Feld. Anschließend werden Aufgaben zum Vorhandensein des Gifts in Blütenteilen und dessen Auswirkungen auf Bestäuber und den Bestäubungserfolg der Pflanze bearbeitet. Die SuS formulieren dazu eigene Hypothesen durch die Methode Think-Pair-Share und in Partnerarbeit.

Je nach Rahmenbedingungen könnte das Projekt durch Lehrausgänge in den Botanischen Garten oder einen Wandertag zur Bestimmung von *Aconitum napellus* ergänzt werden. Sehr bereichernd könnte außerdem die fächerübergreifende Arbeit mit Chemie sein, um chemische Strukturen sowie Biosynthesewege in den Unterricht miteinzubeziehen und Extraktionen von sekundären Pflanzenstoffen durchzuführen.

Die ausführlichen Stundenplanungen können den nachfolgenden didaktischen Planungsrastern entnommen werden. Zur Durchführung dieser wird das Vorhandensein von PC, Beamer, Leinwand und WLAN in den Klassen vorausgesetzt. Die Materialien, auf die in den jeweiligen Planungsrastern verwiesen wird, sind im Anhang zu finden.

7.3.3. Didaktische Planungsraaster der Unterrichtseinheiten

1. Einheit				
Stundenziele: Die SuS sind in der Lage, Primär- und Sekundärstoffwechsel einer Pflanze in eigenen Worten zu definieren. (W1) Die SuS können verschiedene Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe erläutern. (W5)				
Zeit (Min.)	Geplantes Geschehen im Unterricht	Medien & Materialien	Sozialform	Didaktische Bemerkungen
5	Begrüßung - Vorhaben für die Stunde klären	-	Plenum	- SuS kennen das Ziel der Stunde, wissen was sie erwartet, gibt Sicherheit
15	Einstieg - Spiel „Dudensurf“ mit dem Begriff „Sekundäre Pflanzenstoffe“ - Auflösung & Definition des Begriffs mittels Arbeitsblatt	<i>Spielbeschreibung „Dudensurf“ + 1 kl. Zettel pro SuS</i> <i>Material 1a x SuS-Zahl</i>	Plenum & EA	- Jede/r Schüler/in wird gefordert, Vorwissen wird aktiviert - Klare Definition auf AB für Ergebnissicherung
25	Erarbeitung: Arbeitsblatt - Bearbeiten von Aufgabe 1 durch zweimaliges Abspielen des YouTube-Videos: https://www.youtube.com/watch?v=xepgSmGqpB8 - Kurze Nachbesprechung - Konzentrationsspiel „1-2-3“ mit Sitznachbar/in - Aufgabe 2 + Austausch im Plenum	PC, Beamer <i>Material 1a</i> <i>Spielbeschreibung „1-2-3“</i>	Plenum & EA & PA	- Nachbesprechung, um alle SuS auf denselben Wissensstand zu bringen - Spiel zur Aktivierung
5	Zielcheck & Verabschiedung - An der Tafel werden Bildkarten angebracht. Die SuS machen je einen Kreidestrich bei jenem Symbol, das ihren Wissensstand zum Thema am ehesten beschreibt. Die LK macht ein Foto davon. - Ausblick auf die nächste Stunde	Kreide, Magnete <i>Material 1b</i>	Plenum	- Zielcheck fördert Selbstreflexion und Growth Mindset der SuS - Lehrkraft bekommt direktes Feedback

Spielbeschreibung: Dudensurf

Die Lehrperson schreibt den Begriff „Sekundäre Pflanzenstoffe“ an die Tafel. Alle SuS schreiben nun eine Erklärung dieses Begriffes auf, von der sie glauben, dass diese richtig ist. Die Lehrperson schreibt währenddessen eine „richtige“ Definition auf. Nun werden alle Definitionen der SuS eingesammelt und die besten 4-5 Erklärungen ausgewählt. Die werden mitsamt der echten Definition nacheinander vorgelesen. Per Abstimmung wird sodann darüber entschieden welche Definition für am glaubwürdigsten gehalten wird. Nun wird die wahre Bedeutung des Begriffes aufgeklärt und besprochen, inwiefern Schülerdefinitionen zum Teil vielleicht zutreffend waren.

Spielbeschreibung: 1-2-3

Zwei Personen stehen sich gegenüber. Sie werden nun lediglich auf drei zählen, und zwar mit folgendem Muster: Person A: eins – Person B: zwei – Person A: drei – Person B: eins – Person A: zwei usw. Varianten: Tempo erhöhen, eine oder mehrere Zahlen mit Geste/Bewegung/Geräusch ersetzen, Zahlen in Fremdsprache sprechen

2. Einheit				
<u>Stundenziel:</u> Die SuS können ungeordnete Informationen zu den Verteidigungsstrategien von <i>Nicotiana attenuata</i> analysieren und Abhängigkeiten feststellen. (E4)				
Zeit (Min.)	Geplantes Geschehen im Unterricht	Medien & Materialien	Sozialform	Didaktische Bemerkungen
5	Begrüßung - Wiederholung der letzten Stunde - Vorhaben für die Stunde klären - Spiel „Pantomimische Post“ - Bildung von Kleingruppen (3-5 SchülerInnen)	<i>Spielbeschreibung „Pantomimische Post“</i>	Plenum 2-er Teams	- Letzte Stunde in Erinnerung rufen - Spiel dient zur Aktivierung und Förderung der Aufmerksamkeit - Gruppenmitglieder werden selbständig gewählt
30	Erarbeitung: Mystery in Kleingruppen - Gruppen erhalten Material, Lehrkraft unterstützt - Foto an Gruppenmitglieder senden - Antwortsatz im Heft notieren/einkleben - Kontrolle durch Lehrkraft	Plakate, Stifte, Handy mit Kamera <i>Material 2 x</i> Gruppenanzahl	Kleingruppen	- Methode regt zum Problemlösen an und fordert eigenständiges Denken - Foto und Antwortsatz soll für alle Gruppenmitgliedern verfügbar sein
5	Nachbesprechung - Gruppen stellen ihre Lösung vor - Fragen & Unklarheiten werden geklärt	-	Plenum	- Nachbesprechung garantiert, dass alle Gruppen auf denselben Wissensstand gebracht werden
2	Zielcheck - Frage wer sich ein Bild vom Thema machen konnte vs. wem Inhalte gar nicht klar sind	-	Plenum	- Lehrkraft bekommt direkte Rückmeldung wie SuS zum Thema stehen
3	Verabschiedung - Kurzes mündliches Feedback der Lehrkraft + Ausblick auf die nächste Stunde - Aufgabe für nächste Stunde ein Glas und einen Glastiegel mit Deckel mitzubringen	-	Plenum	- Feedback der Lehrkraft und Ausblick gibt Orientierung

Spielbeschreibung: Pantomimische Post

Die SuS stehen auf und schließen ihre Augen. Ein/e SuS wird von der Lehrkraft als Starter bestimmt, öffnet die Augen und überlegt sich einen Begriff, den es pantomimisch vorzeigen kann. Es ruft eine Person auf, die die Augen öffnet. Der Begriff wird vorgezeigt. Die aufgerufene Person nimmt die Bewegung auf und ruft eine weitere Person auf, die die Augen öffnen darf. Dieser macht es nun die Bewegung vor. So geht es reihum, bis alle SuS aufgerufen wurden. Der/die letzte Schüler/in muss raten, welcher Begriff dargestellt wurde.

3. Einheit (Doppelstunde)				
Stundenziel: Die SuS erarbeiten sich Inhalte zu ausgewählten Stoffklassen eigenständig und führen einfache Beobachtungen durch. (W3; E1; E2)				
Zeit (Min.)	Geplantes Geschehen im Unterricht	Medien & Materialien	Sozialform	Didaktische Bemerkungen
15	Vorbereiten der Stationen vor Unterrichtsbeginn	Material von Materialliste (Material 3a; 3d)		
5	Begrüßung - Wiederholung durch das Spiel „Heiße Kartoffel“ - Vorhaben für die Doppelstunde klären	Stoffball o.Ä. <i>Spielbeschreibung „Heiße Kartoffel“</i>	Plenum	- Inhalte der letzten Stunde werden wiederholt, alle SuS werden zum Nachdenken und Wiederholen der Inhalte angeregt
10	Einleitung - Erklären des Ablaufs + der Regeln mit Material 3b - Austeilen und Erklären von Material 3c - Erklären der Stationen mit Aufträgen - Klären von Fragen	<i>Material 3b; 3c (x Anzahl der SuS)</i>	Plenum	- Regeln zu Beginn schafft ruhige Atmosphäre - Durchgehen der Stationen und Vorzeigen der Materialien verschafft Klarheit
70	Erarbeitung: Lernbüro - Bearbeiten der Stationen. Alle für die Stationen notwendigen Links werden z.B. in den Klassenchat gestellt, um schnell darauf zugreifen zu können. - SuS teilen sich Pausen selbst ein	Handys, Schreibzeug <i>Material 3d (AB x Anzahl der SuS)</i>	EA, PA	- Lehrkraft steht für Fragen zur Verfügung - Individuelles Bearbeiten verhilft SuS zu mehr Eigenständigkeit und Verantwortung - Zusatzaufgaben und Wahlmöglichkeiten zur Differenzierung - Arbeitstempo wird individuell gewählt
13	Nachbesprechung - Ausfüllen des Feedbacks auf Material 3c - Abgabe der Stationspässe - Kurze Nachbesprechung - Lehrkraft gibt Feedback zur Arbeitsweise der SuS	<i>Material 3c</i>	Plenum, EA	- Lehrkraft erhält schnelles Feedback zur Stationenarbeit zur Optimierung - SuS erhalten durch Lehrerfeedback Einsicht in Mitarbeitsaufzeichnungen
2	Zielcheck & Verabschiedung - Zielcheck mittels Material 1b - Ausblick auf die nächste Stunde	Kreide, Magnete <i>Material 1b</i>		- Lehrkraft sieht Fortschritt zu 1. Einheit

Spielbeschreibung: Heiße Kartoffel

Die Lehrperson stellt eine Frage zu einem Thema aus der vorhergegangenen Stunde oder zum Inhalt. Dann wirft sie einem Schüler/einer Schülerin die „heiße Kartoffel“ (den Ball) zu. Diese/r muss die Frage beantworten und eine neue Frage stellen, die er an jemand anderen weitergibt. Dafür wird die heiße Kartoffel weitergeworfen. Wenn der Schüler/die Schülerin die Frage nicht beantworten kann, sagt er/sie „Weiter“ und wirft den Ball an eine beliebige Person weiter.

4. Einheit (Doppelstunde)				
Stundenziel: Die SuS können wesentliche Informationen über ein Alkaloid von unwesentlichen unterscheiden, sie zusammenfassen und präsentieren. (W2; W3)				
Zeit (Min.)	Geplantes Geschehen im Unterricht	Medien & Materialien	Sozialform	Didaktische Bemerkungen
10	Begrüßung - Stundenwiederholung mit „Wer bin ich?“ - Vorhaben für die Stunde klären	Kleine Zettel <i>Spielbeschreibung „Wer bin ich?“</i>	Plenum	- Das Spiel wird im Plenum gespielt. So wiederholen auch SuS die Inhalte, die nicht aktiv etwas zum Spiel beitragen können.
5	Einleitung - Vorstellung der Gruppenarbeit mit Material 4a - Klären von Fragen - Einteilung der SuS in 6 Gruppen mittels Bildkarten (bei >24 SuS werden die übriggebliebenen SuS von LK den Gruppen zugeteilt)	<i>Material 4a</i> <i>Material 4b</i>	Plenum; Kleingruppen	- Aufgabenstellung wird vor Gruppenbildung besprochen, um Unruhe zu vermeiden - Gruppen werden Puzzleteile zufällig zusammengewürfelt
50	Erarbeitung: Gruppenarbeit Alkaloide - Gruppen finden sich zusammen und erhalten ihr Alkaloid, sofern noch nicht erraten (Nicotin, Coffein, Cocain, Atropin, Aconitin, Morphin) - Die Gruppen beginnen mit ihrer Arbeit.	<i>Material 4a</i>	Gruppenarbeit	- Die Lehrkraft unterstützt bei Schwierigkeiten und Fragen, gibt Impulse.
30 (5x6)	Präsentationen - Die Gruppen präsentieren ihre Inhalte. - Konzentrationsspiel „Eine Ente mit zwei Beinen“ wird nach Bedarf eingebaut.	<i>Spielbeschreibung „Eine Ente mit zwei Beinen“</i>	Präsentationen im Plenum	- Die Gruppen wählen die Art der Präsentation individuell nach Interessen und Talenten. - Evtl. Bewegung zur Auflockerung
5	Feedback & Verabschiedung - Feedback auf Referate mittels Feedback-Würfel - Ausblick auf die nächste Stunde	Würfel mit <i>Material 4c</i>	Plenum	- Gruppen erhalten direktes, konstruktives Feedback - Würfel entscheidet über Frage/Kritik

Spielbeschreibung: Wer bin ich?

Freiwillige SuS melden sich. Sie bekommen je einen Zettel, auf dem eine Stoffklasse steht. Die anderen SuS haben nun die Aufgabe Fragen an S1 zu stellen, die mit Ja oder Nein beantwortet werden können und so den gesuchten Gegenstand oder Sachverhalt zu erraten. Die freiwilligen SuS dürfen dabei ihre Aufzeichnungen aus der vorigen Stunde verwenden. Die anderen SuS müssen zusammenarbeiten, um die Stoffklasse zu erraten. Wurde die Stoffklasse von S1 erraten, wird dasselbe bei S2-S... gespielt.

Spielbeschreibung: Eine Ente mit zwei Beinen

Reihum wird immer nach dem gleichen Muster Satzteil für Satzteil gesagt. S1: Eine Ente; S2: mit zwei Beinen; S3: springt ins Wasser; S4: Platsch; S5: Platsch. Die Anzahl der Enten und somit auch der Beine und Platscher wird dabei erhöht. Bei Fehlern oder zu langen Pausen fällt man raus.

5. Einheit				
Stundenziele: Die SuS vermögen es über einen adäquaten Umgang mit Alkaloiden fachlich korrekt zu argumentieren. (S1; S4) Die SuS sind in der Lage, Hypothesen zu möglichen Auswirkungen von Aconitin in Blütenteilen aufzustellen. (E2)				
Zeit (Min.)	Geplantes Geschehen im Unterricht	Medien & Materialien	Sozialform	Didaktische Bemerkungen
5	Begrüßung - WH aller bisherigen Inhalte über menti.com - Vorhaben für die Stunde klären	PC, Beamer, Handys	Plenum	- Lehrkraft erstellt im Vorhinein eine Menti-Umfrage zur Erstellung einer Wortwolke - SuS sehen wie viel Neues sie gelernt haben
15	Einleitung: Bestimmung - Aufgreifen von Alkaloid-Steckbriefen, Umgang mit Alkaloiden im Alltag kurz thematisieren, Hinweisen auf Eisenhut als heimische, sehr giftige Pflanze - Bearbeiten von Aufgabe 1 durch BR-Dokumentation https://bit.ly/3O0JwoC (04:33 Min.) - Kurze Nachbesprechung - Spiel: „Schnapp den Stift“	PC, Beamer <i>Material 5a</i> <i>Spielbeschreibung</i> <i>„Schnapp den Stift“</i>	Plenum, EA	Beschriften der Pflanze, um SuS das Bestimmen in der Natur zu erleichtern
20	Erarbeitung: Aconitin in Blüten - Aufgabe 2 mit Think-Pair-Share - Vergleich mit Coffein in Blüten von Coffea und Citrus (Hörbeispiel https://bit.ly/37BiBiz von Min. 05:00 bis 05:44 nochmal anhören) - Aufgabe 3, Nachbesprechung mit Material 5b	PC, Beamer <i>Material 5a</i> <i>Material 5b</i>	EA, PA, Plenum	Think-Pair-Share: erst alle SuS angeregt eigenständig zu denken, durch Partnerarbeit Ideenaustausch, im Plenum Diskussion
10	Feedback & Verabschiedung - Zielcheck erneut mit Bildkarten und den SuS das Vergleichsbild von Einheit 1 zeigen - Feedbackrunde über oncoo (https://www.oncoo.de/lvdv) und kurzes mündliches Feedback	Kreide, Magnete <i>Material 1b</i> Handys der SuS	Plenum	Lehrkraft kann Ergebnis des Feedbacks über https://www.oncoo.de/t/lvdv abrufen

Spielbeschreibung: Schnapp den Stift

Die SuS stellen sich paarweise gegenüber. In der Mitte liegt ein Stift auf einem Stuhl. Die Lehrkraft nennt nun Körperteile, die alle SuS so schnell wie möglich berühren sollen. Bei „Stift“ versuchen die SuS sich den Stift so schnell wie möglich zu schnappen. Wer ihn sich schnappt, gewinnt. Es können beliebig viele Durchgänge und Schwierigkeitsstufen gespielt werden.

8. Resümee

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, Einblicke in die ökologische Bedeutung ausgewählter Alkaloide in Blüten zu geben und das Thema der sekundären Pflanzenstoffe für den Unterricht aufzubereiten. Dabei wurde versucht, auf die eingangs formulierten Forschungsfragen entsprechend einzugehen, was im Nachfolgenden diskutiert wird.

Was die erste Forschungsfrage „*In welchem Ausmaß spielen Alkaloide in Blüten eine Rolle bei Pflanze-Bestäuber-Interaktionen?*“ anbelangt, wurde zu den drei Beispielalkaloiden Coffein, Aconitin und Nicotin, vor allem in Hinblick auf ihre ökologische Bedeutung, eingehender recherchiert. In allen drei Fällen wird von Auswirkungen auf Interaktionen zwischen Pflanze und Bestäuber aufgrund des Alkaloidvorkommens in Blütenteilen berichtet. Für Coffein im Nektar der Gattungen *Citrus* und *Coffea*, lässt sich eine höhere Bestäubungsleistung feststellen, da natürliche Konzentrationen des Alkaloids anziehend auf *Apis mellifera* wirken. Die Bienen zeigen eine Leistungssteigerung sowie verstärkte Futtersuche. Es sind jedoch auch negative Folgen für die Tiere wie geringere Futtereinlagerungen zu verzeichnen. Im Falle von Aconitin in *Aconitum* zeigt sich eine Lenkung der Bestäuber durch unterschiedliche Konzentrationen des Alkaloids in Pollen und Nektar. Durch höhere Konzentrationen in Pollen wird weniger Pollen zu Nahrungszwecken gesammelt, wodurch mehr für den Pollentransfer zwischen Pflanzen zurückbleibt. Schließlich zeigte sich auch bezüglich Nicotinvorkommen im Nektar von *Nicotiana attenuata* ein wesentlicher Einfluss auf Bestäubungsleistungen. Durch natürliche Konzentrationen konnten bei *Apis mellifera* eine Steigerung des Kurzzeitgedächtnisses, und bei bestäubenden Kolibris häufigere Besuche nachgewiesen werden, was den Bestäubungserfolg sicherstellt.

Im Rückschluss auf die zweite Forschungsfrage „*Welchen Regulationsmechanismen bedienen sich Pflanzen, um auf die Diskrepanz zwischen Giftstoffen in Blüten und Anlockung von Bestäubern zu reagieren?*“ lässt sich sagen, dass Alkaloidkonzentrationen von wesentlicher Bedeutung für das Aufrechterhalten der genannten mutualistischen Beziehungen sind. Durch die analysierten Studien betreffend der Alkaloide Coffein, Aconitin und Nicotin wurde sichtbar, dass natürliche Konzentrationen der Alkaloide stets anziehend auf Bestäuber wirken. Höhere Konzentrationen hingegen wirken abweisend. Die Pflanze ist folglich dazu angehalten, Alkaloidkonzentrationen in Koevolution auf die spezifischen Bestäuberinteraktionen anzupassen. Dies geschieht durch induzierte Akkumulation von Alkaloiden. Zudem zeigte

sich, dass Pflanzen in der Lage sind, verschiedene Alkaloidkonzentrationen in den jeweiligen Blütenteilen zu akkumulieren, wodurch Lenkungseffekte erzielt werden können.

Im Hinblick auf die dritte Forschungsfrage „*Wie kann das Thema sekundäre Pflanzenstoffe den didaktischen Grundsätzen folgend, praxisorientiert und fachlich korrekt für den Unterricht aufbereitet werden?*“ gilt es, das Unterrichtskonzept in Kapitel 7 näher zu betrachten. Dieses wurde auf Basis der vorangegangenen theoretischen Ausführungen und des aktuellen Lehrplans erstellt. Ein großes Augenmerk wurde dabei auf die Lebensweltorientierung und die Selbstständigkeit der Schülerinnen und Schüler gelegt. Da eine altersadäquate Behandlung des Themas angestrebt wurde, wurde durch ein Arbeitsblatt zunächst Wert auf die Definition und Funktionen sekundärer Pflanzenstoffe gelegt. Die Tabakpflanze *Nicotiana attenuata*, ein ökologisches Modellsystem, eignet sich sehr gut als Fallstudie für eine Rätselaufgabe, um darzustellen, wie wichtig das Zusammenspiel verschiedener sekundärer Pflanzenstoffe für das Überleben einer Art ist. Zusätzlich wurde eine umfangreiche Stationenarbeit mit praktischen Aufgaben geplant, um diverse Stoffklassen näher vorzustellen. Ergänzend zur Station über Alkaloide ist eine vertiefende Gruppenarbeit zu den Alkaloiden Nicotin, Coffein, Cocain, Atropin, Aconitin und Morphin vorgesehen. Abschließend wurde der heimischen Pflanze *Aconitum napellus* eine Unterrichtseinheit gewidmet, um auf den adäquaten Umgang mit einer Giftpflanze eingehen zu können.

Auf die vierte Forschungsfrage „*Wie kann die ökologische Bedeutung von Alkaloiden in Blüten im Schulunterricht vereinfacht behandelt werden?*“ wurde ebenso in der letzten Unterrichtseinheit mittels Material 5a eingegangen. Die Schülerinnen und Schüler sind im Zuge der Methode „Think-Pair-Share“ gefordert, eigene Hypothesen zu den Auswirkungen von Alkaloiden in Blütenteilen zu bilden und diese mit KlassenkameradInnen sowie im Plenum auszutauschen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die angesprochenen Forschungsfragen gemäß dem aktuellen Forschungsstand ausreichend beantwortet werden konnten. Diese Arbeit liefert gute Ansätze für die Darstellung des komplexen Themas im Unterricht, garantiert jedoch nicht die erfolgreiche Umsetzung im Unterricht durch den Einsatz der entwickelten Unterrichtsmaterialien. Hierzu wäre eine praktische Erprobung der Unterrichtsmaterialien und anschließende Reflexion notwendig, um Optimierungspotenziale identifizieren und die Materialien dahingehend überarbeiten zu können.

Literaturverzeichnis

- Adler, L. S. (2000). The ecological significance of toxic nectar. *Oikos*, 91(3), 409–420. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910301.x>
- Adler, L. S. & Irwin, R. E. (2005). Ecological costs and benefits of defenses in nectar. *Ecology*, 86(11), 2968–2978. <https://doi.org/10.1890/05-0118>
- Agrawal, A. A. (2007). Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 103–109. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.012>
- Allmann, S. & Baldwin, I. T. (2010). Insects Betray Themselves in Nature to Predators by Rapid Isomerization of Green Leaf Volatiles. *Science*, 329(5995), 1075–1078. <https://doi.org/10.1126/science.1191634>
- Ameri, A. (1998). The effects of Aconitum alkaloids on the central nervous system. *Prog. Neurobiol.* 56, 211–235.
- Anton, S., Denisow, B. & Milaniuk, K. (2014). Flowering, pollen production and insect visitation in two Aconitum species (Ranunculaceae). *Acta agrobotanica*, 67(2), 3–12.
- Ashihara, H. & Crozier, A. (2001). Caffeine: A well known but little mentioned compound in plant science. *Trends in Plant Science*, 6(9), 407–413. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02055-6](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02055-6)
- Ashihara, H., Sano, H. & Crozier, A. (2008). Caffeine and related purine alkaloids: Biosynthesis, catabolism, function and genetic engineering. *Phytochemistry*, 69(4), 841–856. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.10.029>
- Bakkali, F., Averbeck, S., Averbeck, D. & Idaomar, M. (2008). Biological effects of essential oils – A review. *Food and Chemical Toxicology*, 46(2), 446–475. <https://doi.org/10.1016/j.fct.2007.09.106>
- Baracchi, D., Brown, M. J. F. & Chittka, L. (2015). Behavioural evidence for self-medication in bumblebees? *F1000Research*, 4, 73. <https://doi.org/10.12688/f1000research.6262.3>
- Baracchi, D., Marples, A., Jenkins, A. J., Leitch, A. R. & Chittka, L. (2017). Nicotine in floral nectar pharmacologically influences bumblebee learning of floral features. *Scientific Reports*, 7(1), 1951. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-01980-1>
- Barlow, S. E., Wright, G. A., Ma, C., Barberis, M., Farrell, I. W., Marr, E. C., Brankin, A., Pavlik, B. M. & Stevenson, P. C. (2017). Distasteful Nectar Deters Floral Robbery. *Current Biology*, 27(16), 2552–2558. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.07.012>
- Barth, F. G. (1982). *Biologie einer Begegnung*. Deutsche Verlagsanstalt. Stuttgart
- Berim, A. & Gang, D. R. (2016). Methoxylated flavones: occurrence, importance, biosynthesis. *Phytochemistry Reviews*, 15(3), 363–390. <https://doi.org/10.1007/s11101-015-9426-0>
- Brennicke, A. & Schopfer, P. (2010). *Pflanzenphysiologie*. Spektrum Akademischer Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2352-8>
- Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft und Forschung [BMBWF] (2012). *Die kompetenzorientierte mündliche Reifeprüfung im Unterrichtsgegenstand Biologie und Umweltkunde – Empfehlende Richtlinien und Beispiele für Themenpool und Prüfungsaufgaben*. Unter: https://www.bmbwf.gv.at/dam/jcr:6a34b8b5-1bbc-4f66-b80a-5764307b9e8b/reifepruefung_ahs_lfbio_21976.pdf (aufgerufen am 29.03.2022)
- Bundesministerium für Bildung, Wissenschaft und Forschung [BMBWF] (2021). Lehrplan der AHS Oberstufe für Biologie und Umweltkunde. Unter: <https://www.ris.bka.gv.at/GeltendeFassung.wxe?Abfrage=Bundesnormen&Gesetzesnummer=10008568> (aufgerufen am 22.03.2022)
- Cabrita, P. (2014, 14. Oktober). *The Four Lives of Nicotiana attenuata*. <https://discover.hubpages.com/education/Nicotiana-attenuata>

- Campbell, N. A., Reece, J. B., Urry, L. A., Cain, M. L., Wasserman, S. A., Minorsky, P. V., Jackson, R., Wasserman, S. A. & Jackson, R. (2016). *Campbell Biologie* (10. Aufl.). Pearson.
- Clarkson, J. J., Knapp, S., Garcia, V. F., Olmstead, R. G., Leitch, A. R. & Chase, M. W. (2004). Phylogenetic relationships in *Nicotiana* (Solanaceae) inferred from multiple plastid DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33(1), 75–90. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.05.002>
- Constabel, P., Yoshida, K. & Walker, V. (2014). Diverse Ecological Roles of Plant Tannins: Plant Defense and Beyond. *Recent Advances in Polyphenol Research*, 115–142. John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118329634.ch5>
- Couvillon, M. J., Al Toufailia, H., Butterfield, T. M., Schrell, F., Ratnieks, F. L. W. & Schürch, R. (2015). Caffeinated Forage Tricks Honeybees into Increasing Foraging and Recruitment Behaviors. *Current Biology*, 25(22), 3017. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.043>
- Egan, P. A., Stevenson, P. C., Tiedeken, E. J., Wright, G. A., Boylan, F. & Stout, J. C. (2016). Plant toxin levels in nectar vary spatially across native and introduced populations. *Journal of Ecology*, 104(4), 1106–1115. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12573>
- Ehweiner, J. (2018). *Die Bedeutung ausgewählter Pflanzen und ihrer speziellen Inhaltsstoffe im Einsatz gegen Erkältungskrankheiten* (Diplomarbeit. Karl-Franzens-Universität Graz).
- Ferrieri, A. P., Arce, C. C. M., Machado, R. A. R., Meza-Canales, I. D., Lima, E., Baldwin, I. T. & Erb, M. (2015). A *Nicotiana attenuata* cell wall invertase inhibitor (Na CWII) reduces growth and increases secondary metabolite biosynthesis in herbivore-attacked plants. *New Phytologist*, 208(2), 519–530. <https://doi.org/10.1111/nph.13475>
- Fischer, M. A., & Oberösterreichische Landesmuseen [Hrsg.] (2008). *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*: Bestimmungsbuch für alle in der Republik Österreich, im Fürstentum Liechtenstein und der Autonomen Provinz Bozen / Südtirol (Italien) wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten Gefäßpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung (3. Aufl.). Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen.
- Gauthier, M. (2010). State of the art on insect nicotinic acetylcholine receptor function in learning and memory. *Insect nicotinic acetylcholine receptors*, 97–115.
- Gosselin, M., Michez, D., Vanderplanck, M., Roelants, D., Glauser, G. & Rasmont, P. (2013). Does *Aconitum septentrionale* chemically protect floral rewards to the advantage of specialist bumblebees? Impact of toxic rewards on visitors. *Ecological Entomology*, 38(4), 400–407. <https://doi.org/10.1111/een.12032>
- Habermehl, G. G. K. [Hrsg.] (2008). *Naturstoffchemie: Eine Einführung* (3. Aufl.). Springer.
- Haller, B. & Probst, W. (1989). *Botanische Exkursionen: Anleitungen zu Übungen im Gelände*. 2, Exkursionen im Sommerhalbjahr: die Bedecktsamer (Magnoliophytina), Frühjahrsblüher, Blütenökologie, Wiesen und Weiden, Gräser, Binsen- und Sauergrasgewächse, Ufer, Auen, Sümpfe, Moore, Ruderalpflanzen, Kulturpflanzen und Unkräuter; 111 illustrierte Merk- und Bestimmungstabellen (2. Aufl.). Fischer.
- Hänsel, R. & Sticher, O. [Hrsg.] (2010). *Pharmakognosie—Phytopharmazie*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-00963-1>
- Harborne, J. B. (1995). *Ökologische Biochemie*. Spektrum Akademischer Verlag.
- Hartmann, T. (2007). From waste products to ecochemicals: Fifty years research of plant secondary metabolism. *Phytochemistry*, 68(22–24), 2831–2846. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2007.09.017>
- Heil, M. (2011). Nectar: Generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, 16(4), 191–200. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.01.003>
- Heldt, H. W. & Piechulla, B. (2015). *Pflanzenbiochemie*. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-662-44398-9>

- Hess, D. (2005). *Systematische Botanik*. Beltz Verlag Weinheim. <https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:101:1-201308057567>
- Hess, D. & Eugen-Ulmer-Verlag (2019). *Die Blüte: Struktur, Funktion, Ökologie, Evolution* (3. Aufl.). Ulmer.
- Irwin, R. E., Cook, D., Richardson, L. L., Manson, J. S. & Gardner, D. R. (2014). Secondary Compounds in Floral Rewards of Toxic Rangeland Plants: Impacts on Pollinators. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 62(30), 7335–7344. <https://doi.org/10.1021/jf500521w>
- Jacquemart, A.-L., Buyens, C., Hérent, M.-F., Quetin-Leclercq, J., Lognay, G., Hance, T. & Quinet, M. (2019a). Male flowers of Aconitum compensate for toxic pollen with increased floral signals and rewards for pollinators. *Scientific Reports*, 9(1), 16498. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53355-3>
- Kadereit, J., Körner, C., Kost, B. & Sonnewald, U. (2014). *Strasburger – Lehrbuch der Pflanzenwissenschaften*. Springer Berlin Heidelberg.
- Kästner, A. & Karrer, G. (1995). Übersicht der Wuchsformetypen als Grundlage für deren Erfassung in der „Flora von Österreich“. *Fl. Austr. Novit.* 3, 1-51.
- Kessler, D. & Baldwin, I. T. (2007). Making sense of nectar scents: The effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*: Function of floral secondary metabolites. *The Plant Journal*, 49(5), 840–854. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2006.02995.x>
- Kessler, D., Gase, K. & Baldwin, I. T. (2008). Field Experiments with Transformed Plants Reveal the Sense of Floral Scents. *Science*, 321(5893), 1200–1202. <https://doi.org/10.1126/science.1160072>
- Kessler, D., Diezel, C. & Baldwin, I. T. (2010). Changing Pollinators as a Means of Escaping Herbivores. *Current Biology*, 20(3), 237–242. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.071>
- Kessler, D., Bhattacharya, S., Diezel, C., Rothe, E., Gase, K., Schöttner, M. & Baldwin, I. T. (2012). Unpredictability of nectar nicotine promotes outcrossing by hummingbirds in *Nicotiana attenuata*: Variability in nectar nicotine promotes outcrossing. *The Plant Journal*, 71(4), 529–538. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2012.05008.x>
- Klein, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardt, T. (2003). Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*, 90(1), 153-157.
- Knoll, F. (1956). *Die Biologie der Blüte*. Springer. Berlin.
- Köhler, A., Pirk, C. W. W. & Nicolson, S. W. (2012). Honeybees and nectar nicotine: Deterrence and reduced survival versus potential health benefits. *Journal of Insect Physiology*, 58(2), 286–292. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.12.002>
- Konarska, A. & Weryszko-Chmielewska, E. (2016). Micromorphology, anatomy and ultrastructure of nectaries in two types of flowers of *Citrus limon* cv. 'Ponderosa'. *Acta Sci Pol Hortoru.* 15, 87-96.
- Kozar, C. (2017). *Die Anwendung von ausgewählten Heilpflanzen im Zusammenhang mit Diabetes mellitus* (Diplomarbeit. Karl-Franzens-Universität Graz).
- Kretschmar, J. A. & Baumann, T. W. (1999). Caffeine in Citrus flowers. *Phytochemistry*, 52(1), 19–23. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(99\)00119-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(99)00119-3)
- Leins, P. & Erbar, C. (2008). *Blüte und Frucht: Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie* (2. Aufl.). Schweizerbart.
- Ludwig-Müller, J. & Gutzeit, H. (2014). *Biologie von Naturstoffen: Synthese, biologische Funktionen und Bedeutung für die Gesundheit*. Ulmer.
- Manson, J.S., Otterstatter, M.C. & Thomson, J.D. (2010). Consumption of a nectar alkaloid reduces pathogen load in bumble bees. *Oecologia*, 162, 81-89
- Mayer, C., Dehon, C., Gauthier, A.-L., Naveau, O., Rigo, C. & Jacquemart, A.-L. (2014). Nectar robbing improves male reproductive success of the endangered *Aconitum napellus* ssp.

- Lusitanicum. *Evolutionary Ecology*, 28(4), 669–685. <https://doi.org/10.1007/s10682-014-9696-9>
- Miedaner, T. (2018). Kaffee – der Genuss Arabiens. In *Genusspflanzen*. Springer Berlin Heidelberg.
- Mithöfer, A. & Boland, W. (2012). Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1), 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Mustard, J. A., Dews, L., Brugato, A., Dey, K. & Wright, G. A. (2012). Consumption of an acute dose of caffeine reduces acquisition but not memory in the honey bee. *Behavioural Brain Research*, 232(1), 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2012.04.014>
- Ollerton, J., Winfree, R. & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Palmer-Young, E. C., Farrell, I. W., Adler, L. S., Milano, N. J., Egan, P. A., Junker, R. R., Irwin, R. E. & Stevenson, P. C. (2019). Chemistry of floral rewards: Intra- and interspecific variability of nectar and pollen secondary metabolites across taxa. *Ecological Monographs*, 89(1). <https://doi.org/10.1002/ecm.1335>
- Qasem, A. M. A., Zeng, Z., Rowan, M. G. & Blagbrough, I. S. (2022). Norditerpenoid alkaloids from Aconitum and Delphinium: Structural relevance in medicine, toxicology, and metabolism. *Natural Product Reports*. <https://doi.org/10.1039/D1NP00029B>
- Richardson, L. L., Adler, L. S., Leonard, A. S., Andicoechea, J., Regan, K. H., Anthony, W. E., Manson, J. S. & Irwin, R. E. (2015). Secondary metabolites in floral nectar reduce parasite infections in bumblebees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1803), 20142471. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2471>
- Rivest, S. & Forrest, J. R. K. (2020). Defence compounds in pollen: Why do they occur and how do they affect the ecology and evolution of bees? *New Phytologist*, 225(3), 1053–1064. <https://doi.org/10.1111/nph.16230>
- Roberts, M. F. & Wink, M. [Hrsg.] (1998). *Alkaloids: Biochemistry, ecology, and medicinal applications*. Plenum Press.
- Sadava, H., Heller, H., Hacker, S. & Markl, J. (2019). *Purves Biologie* (10th ed. 2019.). Springer Berlin Heidelberg Imprint: Springer Spektrum.
- Schaefer, M. & Brohmer, P. (2010). *Fauna von Deutschland: ein Bestimmungsbuch unserer heimischen Tierwelt* (23. Aufl.). Quelle & Meyer.
- Singaravelan, N., Nee'man, G., Inbar, M. & Izhaki, I. (2005). Feeding Responses of Free-flying Honeybees to Secondary Compounds Mimicking Floral Nectars. *Journal of Chemical Ecology*, 31(12), 2791–2804. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-8394-z>
- Snyder, M.J., Walding, J.K. & Feyereisen, R. (1994) Metabolic fate of the allelochemical nicotine in the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 24, 837–846.
- Spiegel-Roy, P. & Goldschmidt, E. E. (1996). *The Biology of Citrus*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511600548>
- Stevenson, P. C., Nicolson, S. W. & Wright, G. A. (2017). Plant secondary metabolites in nectar: Impacts on pollinators and ecological functions. *Functional Ecology*, 31(1), 65–75. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12761>
- Stevenson, P. C. (2020). For antagonists and mutualists: The paradox of insect toxic secondary metabolites in nectar and pollen. *Phytochemistry Reviews*, 19(3), 603–614. <https://doi.org/10.1007/s11101-019-09642-y>
- Strasburger, E. & Bresinsky, A. [Hrsg.] (2012). *Lehrbuch der Botanik* (36. Aufl.). Spektrum.
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2010). *Plant physiology* (5. Auflage). Sunderland, Sinauer.
- Thany, S. H. & Gauthier, M. (2005). Nicotine injected into the antennal lobes induces a rapid modulation of sucrose threshold and improves short-term memory in the honeybee *Apis*

- mellifera. *Brain Research*, 1039(1–2), 216–219.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.01.056>
- Thomson, J. D., Draguleasa, M. A. & Tan, M. G. (2015). Flowers with caffeinated nectar receive more pollination. *Arthropod-Plant Interactions*, 9(1), 1–7.
<https://doi.org/10.1007/s11829-014-9350-z>
- Tiedeken, E. J., Stout, J. C., Stevenson, P. C. & Wright, G. A. (2014). Bumblebees are not deterred by ecologically relevant concentrations of nectar toxins. *Journal of Experimental Biology*. <https://doi.org/10.1242/jeb.097543>
- Tiedeken, E. J., Egan, P. A., Stevenson, P. C., Wright, G. A., Brown, M. J. F., Power, E. F., Farrell, I., Matthews, S. M. & Stout, J. C. (2016). Nectar chemistry modulates the impact of an invasive plant on native pollinators. *Functional Ecology*, 30(6), 885–893.
<https://doi.org/10.1111/1365-2435.12588>
- Trnka, V. (2020). *Vergleichende Literaturanalyse zu psychoaktiven Pflanzen für den Schulunterricht* (Diplomarbeit. Universität Wien).
- Tölke, E. D., Capelli, N. V., Pastori, T., Alencar, A. C., Cole, T. C. H. & Demarco, D. (2020). Diversity of floral glands and their secretions in pollinator attraction. In J.-M. Mérillon & K. G. Ramawat (eds), *Co-evolution of secondary metabolites*, 709–754. Springer.
- Utelli, A.-B. & Roy, B. A. (2000). Pollinator abundance and behavior on *Aconitum lycoctonum* (Ranunculaceae): An analysis of the quantity and quality components of pollination. *Oikos*, 89(3), 461–470. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890305.x>
- Vogt, T. (2010). Phenylpropanoid Biosynthesis. *Molecular Plant*, 3(1), 2–20.
<https://doi.org/10.1093/mp/ssp106>
- Weberstorfer, K. (2017). *Gift- und Heilpflanzen und ihre Relevanz in Pharmazie und Medizin* (Diplomarbeit. Karl-Franzens-Universität Graz).
- Weiler, E. W. & Nover, L. (2008). *Allgemeine und molekulare Botanik: 30 Tabellen*. Thieme.
- Weinhold, A. & Baldwin, I. T. (2011). Trichome-derived O-acyl sugars are a first meal for caterpillars that tags them for predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(19), 7855–7859. <https://doi.org/10.1073/pnas.1101306108>
- Weinhold, A. (2012). *Trichomes in plant-herbivore interactions: the first line of defense of the wild tobacco *Nicotiana attenuata* against attacking insects* (Dissertation, Friedrich-Schiller-Universität Jena).
- Wright, G. A., Baker, D. D., Palmer, M. J., Stabler, D., Mustard, J. A., Power, E. F., Borland, A. M. & Stevenson, P. C. (2013). Caffeine in Floral Nectar Enhances a Pollinator's Memory of Reward. *Science*, 339(6124), 1202–1204.
<https://doi.org/10.1126/science.1228806>
- Yildiz, D. (2004). Nicotine, its metabolism and an overview of its biological effects. *Toxicon*, 43(6), 619–632. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2004.01.017>
- Zhou, W., Kügler, A., McGale, E., Haverkamp, A., Knaden, M., Guo, H., Beran, F., Yon, F., Li, R., Lackus, N., Köllner, T. G., Bing, J., Schuman, M. C., Hansson, B. S., Kessler, D., Baldwin, I. T. & Xu, S. (2017). Tissue-Specific Emission of (E)- α -Bergamotene Helps Resolve the Dilemma When Pollinators Are Also Herbivores. *Current Biology*, 27(9), 1336–1341. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.017>
- Zögg, S. (2019). *Zurück zur Heilkraft der Natur: ein Projekt für die Sekundarstufe I rund um das Thema Heilpflanzen* (Diplomarbeit. Karl-Franzens-Universität Graz).

Quellenverzeichnis

GESTIS-Stoffdatenbank des IFA (Institut für Arbeitsschutz der Deutschen Gesetzlichen Unfallversicherung): Eintrag zu Aconitin; unter <https://gestis.dguv.de/data?name=510021> (aufgerufen am 21.02.2022)

Abbildungsverzeichnis

Ich habe mich bemüht, sämtliche Inhaber*innen der Bildrechte ausfindig zu machen und ihre Zustimmung zur Verwendung der Bilder in dieser Arbeit eingeholt. Sollte dennoch eine Urheberrechtsverletzung bekannt werden, ersuche ich um Meldung bei mir.

Abb. 1 Hapaxanthe Pflanzen mit Ganzrosette (links), Halbrossette (mittig) und Rübe (rechts)	10
Abb. 2 Pollakanthe Pflanzen (links: Monopodial- und Sympodialbaum, mitte: Großstrauch und rechts: Zwergstrauch).	11
Abb. 3 Lebensformen von Pflanzen. Rot gekennzeichnet sind die Überdauerungsorgane. A & B: Chamaephyten, C: Phanerophyt, D-F: Hemikryptophyten, G & H: Kryptophyten, I: Therophyt	12
Abb. 4 Schema einer Blütenpflanze	13
Abb. 5 Aufbau einer Zwitterblüte	14
Abb. 6 Aufbau eines Fruchtblattes (links) und eines Staubblattes (rechts)	15
Abb. 7 Ständigkeit des Fruchtknotens 1: oberständig, 2: mittelständig, 3: halbunterständig, 4: unterständig	16
Abb. 8 Bestäubungsformen	17
Abb. 9 Bestäubergruppen (v.o.n.u.: Käfer, Wespen, Fliegen, Fledermäuse, Bienen, Nachtfalter, Tagfalter und Kolibris), ihre bevorzugten Blumengestalttypen (v.o.n.u.: Scheiben-, Glocken-, Bürsten-, Rachen- und Fahnenblume) und Blumenfarben	20
Abb. 10 Ausbildung des Pollenschlauchs und Entlassen der zwei Spermazellen (links) und Verschmelzen der Spermazellen mit Eizelle zu Zygote und haploiden Kernen zu Endospermkern (rechts)	24
Abb. 11 Gartenbohne mit Radicula, Hypocotyl und zwei Kotyledonen	24
Abb. 12 Ökologische Funktionen von sekundären Pflanzenstoffen	26
Abb. 13 Schema der koevolutionären dynamischen Wechselwirkung am Beispiel von Pflanzen und Insekten	28
Abb. 14 Einwirken abiotischer Umweltfaktoren auf eine Pflanze	29
Abb. 15 Kombination verschiedener Sekundärmetaboliten als Duft- & Farbstoffe sind wichtig für die Erkennung durch Bestäuber	30
Abb. 16 Biosynthesewege sekundärer Pflanzenstoffe (rot) und ihre Verknüpfungen mit dem Primärstoffwechsel. In Gelb Terpenoide, in Grün Phenole und in Blau stickstoffhaltige Verbindungen	32
Abb. 17 Hauptstufen des Shikimat-Wegs und davon ausgehender Stoffwechsel	33
Abb. 18 Überblick über die Biosynthese der Terpene	35
Abb. 19 a) Isopren, oben als Struktur-, unten als Skelettformel (Quelle: Hädel & Sticher 2010: 738) b) Myrcen und Geraniol (Monoterpene) als Bestandteile vieler ätherischer Öle	36
Abb. 20 a) α -Ecdyson; b) Yamogenin	37
Abb. 21 Beta-Carotin	37
Abb. 22 Biosynthese der wichtigsten Phenylpropane	38
Abb. 23 Die gut untersuchte Biosynthese der wichtigsten Flavonoide	40
Abb. 24 a) Glucobrassicin, stabilisiert durch Glucose; b) Amygdalin, ein cyanogenes Glykosid	41

Abb. 25 a) Chinin; b) Morphin.....	42
Abb. 26 Biosynthese ausgewählter Alkaloidklassen und Zuordnung der drei exemplarischen Alkaloide Coffein, Aconitin und Nicotin	43
Abb. 27 Alkaloidklassen anhand der Ringstruktur mit Beispielen.....	44
Abb. 28 Vergleich der identifizierten Stoffklassen in Nektar (rote Kreise) und Pollen (blaue Dreiecke) der 31 untersuchten Pflanzen. Citrus ist gelb umrahmt. Auf der x-Achse sind die absoluten Konzentrationen in $\mu\text{mol/L}$ für Nektar und $\mu\text{mol/kg}$ Trockenmasse für Pollen angegeben. Vertikale Linien stellen den Median dar	45
Abb. 29 Biosynthese von Coffein über Xanthosin und Theobromin. Der Abbau von Coffein in den Blättern der Pflanze erfolgt über Theobromin zu Xanthin	48
Abb. 30 Coffeinkonzentrationen der Gattungen Coffea und Citrus spp. sowie einer Tasse Instantkaffee (links). Die Konzentration an Coffein in Citrus paradisi ist beinahe so hoch wie in Coffea arabica (blau umrandet).....	49
Abb. 31 Coffea arabica Fruchtstand (links) und Blüte (rechts).....	50
Abb. 32 Citrus sinensis Habitus (links) und Blüte mit Frucht (rechts).....	50
Abb. 33 Reaktion von Apis mellifera auf künstlichen Nektar von 20 % Saccharose, versetzt mit verschiedenen Konzentrationen an Coffein.....	51
Abb. 34 Geruchsgedächtnistest bei Apis mellifera nach 10 Minuten (weiße Balken) und 24 Stunden (rote Balken).....	52
Abb. 35 Verstärkte Futtersuche durch coffeinhaltige Saccharoselösung bei Apis mellifera im Vergleich zur Kontrollgruppe.....	53
Abb. 36 Aconitin	54
Abb. 37 Habitus (links) und Blüte (rechts) von Aconitum napellus.	55
Abb. 38 Erkennen von Aconitin durch die Blütenbesucher Apis mellifera, Bombus terrestris und Bombus pascuorum, a) Prozentsatz der Individuen, die die Lösungen getrunken haben, b) konsumiertes Gesamtvolumen pro Individuum (μL)	58
Abb. 39 Anzahl und Verteilung der Pollenkörner von Aconitum napellus den Körperteilen der Blütenbesucher.....	58
Abb. 40 Biosynthese von Nicotin über Putrescin und Nicotinsäure	59
Abb. 41 Habitus von Nicotiana attenuata (links) und Einzelblüte (rechts)	60
Abb. 42 Adulttier (links) und Larve (rechts) von Manduca sexta	60
Abb. 43 Durch Herbivorie induzierte Nicotinakkumulation in Nicotiana. a) Induzierte Erhöhung des Jasmonatspiegels, Transport über Phloem in die Wurzeln und Auslösung der Nicotinbiosynthese, b) Transport von Nicotin über Xylem in die oberirdischen Teile, c) Einschleusung von Nicotin über NUP1-Transporter in die Blatzelle und über MATE-Transporter in die Vakuole.....	61
Abb. 44 Wirkung flüchtiger Verbindungen aus Nicotiana attenuata auf potenzielle Bestäuber in Prozent. Nicotin ist rot umrahmt. Achtung: unterschiedliche Skalierung	62
Abb. 45 Lernleistung von Bombus terrestris audax infolge von mit Nicotin versetztem Futter. Eine Nicotindosis von 2,5 ppm erhöhte die Lerngeschwindigkeit signifikant	63
Abb. 46 Geocoris spp., die die Eier der Larven frisst (oben) und Cotesia congregata, die deren Kokons auf den Larvenkörpern spinnt (unten)	64
Abb. 47 Trichom mit acylierten Zuckern (links) und Pogonomyrmex rugosus beim Fraß einer Schwärmerlarve (rechts).....	65
Abb. 48 Der Kolibri Archilochus alexandri bei der Bestäubung einer Tagesblüte	66
Abb. 49 Verteidigungsstrategien von Nicotiana attenuata.....	67

ANHANG

Material 1a



Sekundäre Pflanzenstoffe

Sekundäre Pflanzenstoffe werden auch pflanzliche Sekundärstoffe oder Sekundärmetaboliten genannt. Sie werden im Gegensatz zu primären Pflanzenstoffen (z.B. Kohlenhydraten und Aminosäuren) nicht für Wachstum und Entwicklung benötigt, können aber für eine Pflanzenart von großem Vorteil sein und ihr Fortbestehen sichern. Sekundäre Pflanzenstoffe werden aus primären Pflanzenstoffen gebildet und übernehmen ökologische Funktionen wie z.B. die Anlockung von Bestäubern.

- ① Sieh dir das YouTube-Video: „Was sind sekundäre Pflanzenstoffe?“ aufmerksam an und mache dir Notizen:

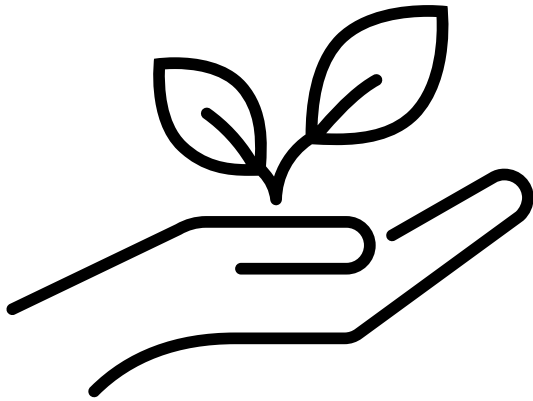
Funktionen:

Art des Stoffes:

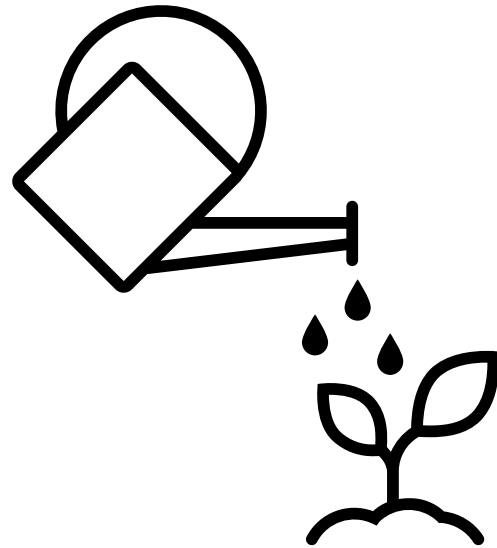
Pflanzenteile als Träger:

Wirkung und Nutzen für den Menschen:

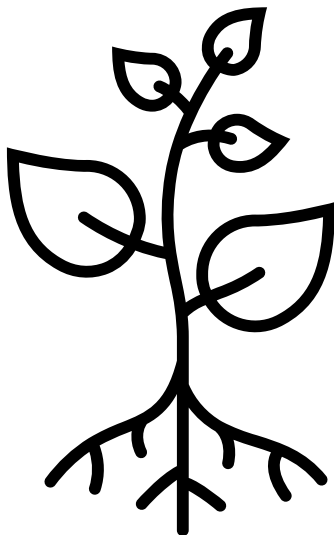
- ② Partnerarbeit: Stellt euch Pflanzen in unterschiedlichen Lebensräumen vor und überlegt, welche Funktionen sekundäre Pflanzenstoffe weiters übernehmen könnten, um das Fortbestehen einer Art zu sichern. Begründet dies!



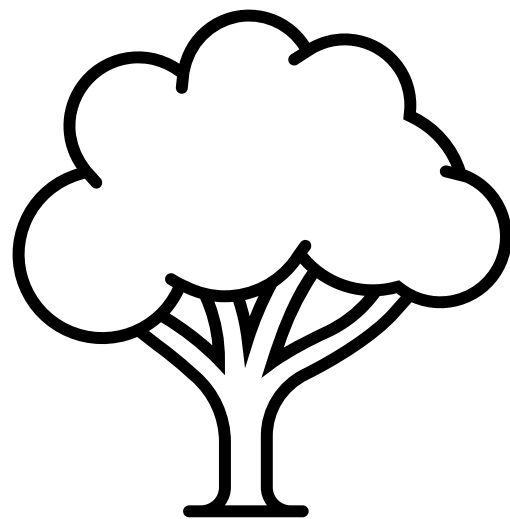
Ich setze mich mit einem neuen Thema auseinander. Meine Anstrengung war nützlich für mich.



Ich habe einen guten Eindruck gewonnen. Überlege: Was brauchst du, um weiter zu wachsen?



Ich habe das Thema verstanden. Die Pflanze muss aber noch weiter gepflegt werden, damit sie stark bleibt.



Ich kenne mich bei diesem Thema richtig gut aus. Meine Wurzeln reichen tief in den Boden hinein.

„Weil die Larven des Tabakswärmers (*Manduca sexta*) so gefräßig sind,
findet der adulte Schmetterling kein Futter mehr!“

Aufgabenstellung:

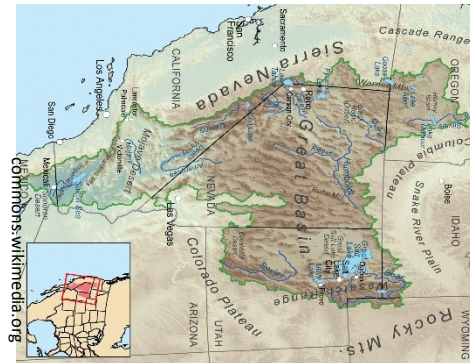
- Eure Aufgabe ist es herauszufinden, was die obige Aussage bedeutet.
- Ihr nehmt abwechselnd eine beliebige Karte aus dem Kuvert und lest sie einander vor.
- Die Karte wird dann auf das Plakat gelegt. Legt die Karten zueinander, von denen ihr denkt, dass sie zusammenhängen.
- Die Kärtchen können immer wieder verschoben werden.
- Durch Pfeile oder Überschriften könnt ihr zeigen, wie die Kärtchen miteinander in Verbindung stehen.
- Macht abschließend ein Foto eurer Lösung und schreibt einen Antwortsatz.

Antwortsatz:

Quellen:

- Cabrita, P. (2014, Oktober 14). *The Four Lives of Nicotiana attenuata*.
<https://discover.hubpages.com/education/Nicotiana-attenuata> (abgerufen am 12.01.2022)
- Heldt, H. W. & Piechulla, B. (2015). *Pflanzenbiochemie*. Springer Berlin Heidelberg.
<https://doi.org/10.1007/978-3-662-44398-9>
- Ludwig-Müller, J. & Gutzeit, H. (2014). *Biologie von Naturstoffen: Synthese, biologische Funktionen und Bedeutung für die Gesundheit*. Ulmer.
- Spektrum der Wissenschaft: Bestäubung
<https://www.spektrum.de/lexikon/biologie/bestaeubung/8161> (abgerufen am 12.01.2022)
- Weiler, E. W. & Nover, L. (2008). *Allgemeine und molekulare Botanik: 30 Tabellen*. Thieme.

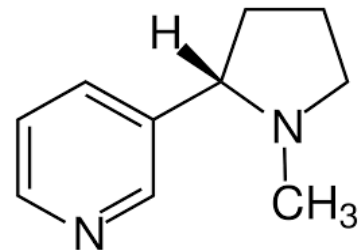
Neben Substanzen, die eine Pflanze zum Wachsen braucht, enthalten Pflanzen zahlreiche weitere Stoffe, die von Vorteil für das Bestehen der Pflanzenart sein können. Sie werden sekundäre Pflanzenstoffe genannt, kommen in unterschiedlichen Pflanzen und Mengen vor und haben ganz vielfältige Eigenschaften. Uns Menschen sind sie oft als Farb- oder Duftstoffe oder aus der Medizin bekannt. (Quelle: Ludwig-Müller & Gutzeit 2014)	Sekundäre Pflanzenstoffe erfüllen in der Regel drei Funktionen, eine davon ist Anlockung & Stimulation von Bestäubern, Samenausbreitern oder Symbiosepartnern. Außerdem dienen sie der Verteidigung gegenüber Pflanzenfressern und Krankheitserregern sowie Konkurrenz mit anderen Pflanzen. Die dritte Funktion ist der Schutz vor Umweltstress wie Hitze, Kälte, Trockenheit oder Licht. (Quelle: Ludwig-Müller & Gutzeit 2014)
Die größte Gruppe der sekundären Pflanzenstoffe nehmen Terpenoide ein. Von ihnen sind bereits mehr als 55.000 Verbindungen bekannt. Manche davon dienen Pflanzen aufgrund ihres Dufts als Fraßabwehrstoffe und Insektengifte. Diese sind oftmals flüchtig, was bedeutet, dass sie schon bei niedrigen Temperaturen leicht verdampfen. (Quelle: Heldt & Piechulla 2015)	Auch Alkaloide sind Pflanzenstoffe, die ebenfalls zur Abwehr von Pflanzenfressern beliebt sind. Sie sind häufig giftig und besonders in Hahnenfuß-, Nachtschatten- und Mohngewächsen zu finden. Bekannte Alkaloide sind Koffein, Nikotin, Kokain oder Morphin. (Quelle: Weiler & Nover 2008)
Mit der Bestäubung einer Pflanze ist die Übertragung des Pollens einer männlichen Blüte auf die Narbe einer weiblichen Blüte gemeint. Darauf folgt die Befruchtung und die Bildung der Samen. Eine zwittrige Blüte kann sich selbst bestäuben. Im Optimalfall kommt es aber zur Fremdbestäubung, einer Übertragung des Pollens auf die Blüte einer anderen Pflanze derselben Art. (Quelle: www.spektrum.de)	Da sich Pflanzen nicht bewegen können, brauchen sie Hilfe bei der Fremdbestäubung. Diese kann zum Beispiel durch Wind oder Tiere geschehen. Die tierbestäubten Pflanzen sind dafür meist durch Blütentypen, bestimmte Farben oder Düfte in besonderer Weise an ihre Bestäuber angepasst und bieten ihnen Nektar und Pollen als Belohnung. (Quelle: www.spektrum.de)
So kommt es, dass Bestäuber und Pflanze voneinander abhängig sind. Auch die Bestäuber verlassen sich auf ihre sichere Nahrungsquelle. (Quelle: www.spektrum.de)	Eine Pflanze, die tierbestäubt wird, muss Bestäuber anlocken und gleichzeitig Pflanzenfresser abwehren. <i>Nicotiana attenuata</i>, eine Tabakpflanze (Nachtschatten-gewächse), die im Südwesten der USA beheimatet ist, steht vor einem großen Problem. Der Schmetterling, der sie bestäubt, ist im Larvenstadium gleichzeitig ein gefräßiger Pflanzenfresser. Doch die Pflanze ist mit vier Strategien dafür ausgestattet. (Quelle: Cabrita 2014)
Durch Fremdbestäubung wird die genetische Vielfalt innerhalb einer Population erhöht, wodurch eine bessere Anpassung an sich verändernde Standort-bedingungen ermöglicht wird. (Quelle: www.spektrum.de)	



Nicotiana attenuata enthält Nikotin, das in den Wurzeln gebildet und in den Blättern angereichert wird. Die Grundkonzentration ist bereits dreimal höher als bei gewöhnlichem Tabak und wirksam gegen Herbivore. Dies sind Pflanzenfresser, die nicht auf bestimmte Pflanzenarten spezialisiert sind.

(Quelle: Cabrita 2014)

Nicotin



www.wikipedia.org

Eine weitere Strategie besteht darin, dass die Blätter flüchtige Verbindungen abgeben, wenn sie mit dem Speichel der Larven in Berührung kommen. Diese Verbindungen nehmen Insekten im Umkreis als Signal für Nahrung wahr. Folglich werden zwei Insektenarten angelockt, die den Raupen schaden.

(Quelle: Cabrita 2014)

So werden zum einen Wanzen der Gattung *Geocoris* angelockt. Sie fressen die Eier und Larven von *Manduca sexta*.

(Quelle: Cabrita 2014)



Außerdem kommen Wespen der Gattung *Cotesia*, die ihre Eier in die Larven des Schmetterlings legen. Die Wespenlarven fressen sich sodann in die *Manduca*-Raupe hinein und entwickeln sich darin. Nach der Verpuppung der *Cotesia*larven ist die tote *Manduca*-Raupe mit weißen Kokons übersät.

(Quelle: Cabrita 2014; Wikipedia 2022)



flickr.com



flickr.com

Auch spezielle Haare auf der Pflanze, sogenannte Trichome, besitzen eine geheime Waffe. Sie produzieren süßen Nektar, der für die frisch geschlüpften Schmetterlingslarven unwiderstehlich ist. Sie ernähren sich davon, wodurch sie selbst und ihre Ausscheidungen nach Nektar riechen und weitere Räuber wie allesfressende Ameisen anlocken.

(Quelle: Cabrita 2014)

YouTube-Video:

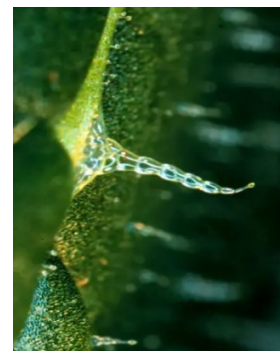


oder unter folgendem Link:

<https://www.youtube.com/watch?v=wunMErJJl0Q>



bugguide.net



commons.wikimedia.or

Wenn alle anderen Strategien versagen, wird die vierte Strategie angewendet. Die Pflanze, die normalerweise nachts blüht, um die Schmetterlinge mittels Duft anzulocken, beginnt nun teilweise morgens zu blühen. Das Problem ist nämlich, dass die bestäubenden Schmetterlinge auch nachts ihre Eier ablegen, woraus weitere gefräßige Larven schlüpfen. Die Tagesblüten haben röhrenförmige Blütenhalse, wodurch Kolibris mit langem Schnabel abgezogen werden. Die Pflanze findet eine ganz neue Bestäuberart.

(Quelle: Cabrita 2014)

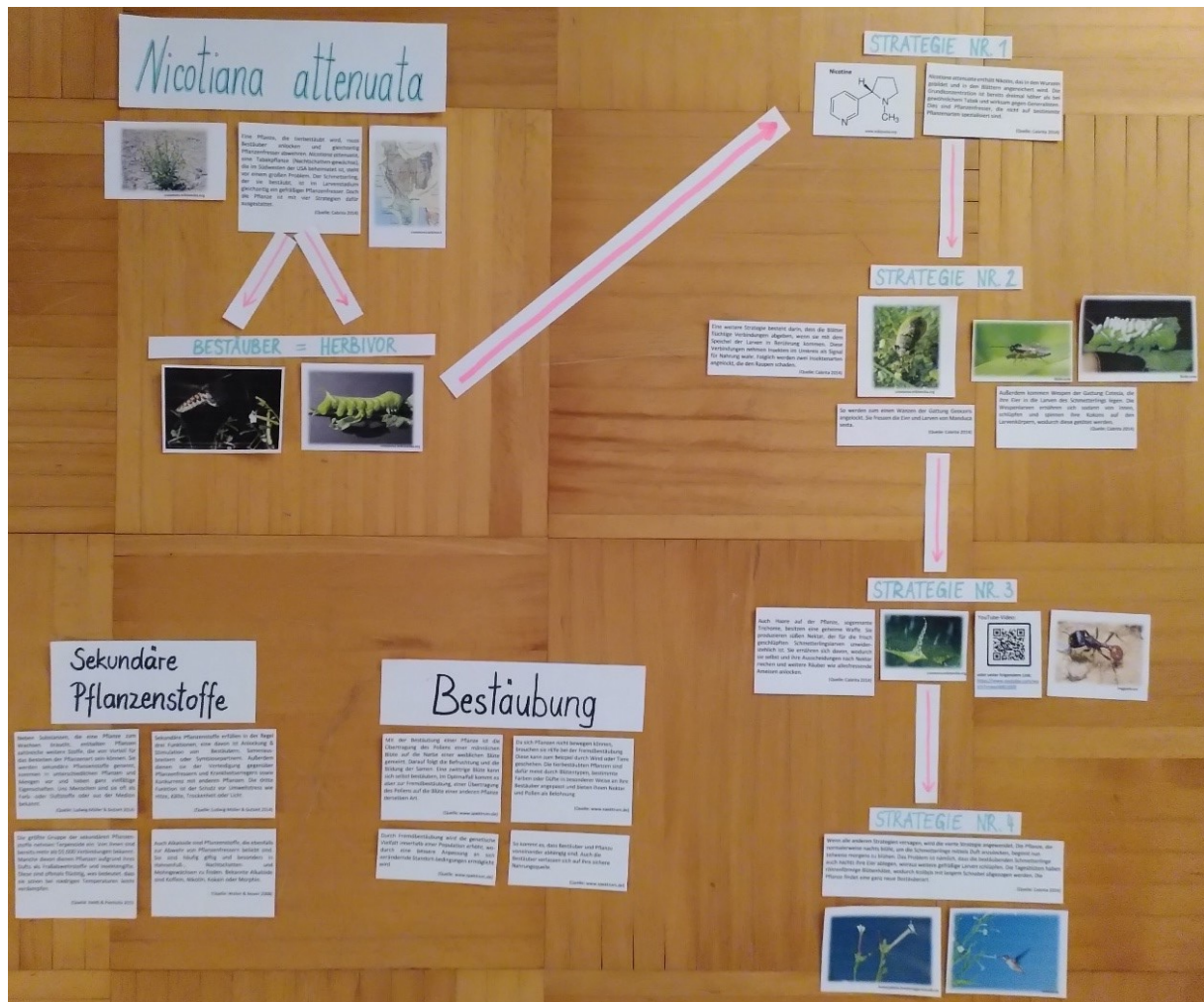


botanyphoto.botanicalgarden.ubc.ca



scinexx.de

Material 2: Musterlösung



Materialliste

- Reservegläser für SuS
- Je Station: 1 Lösungskarte + Arbeitsblätter in Klassenstärke (Material 3d)
- Farbliche Markierung der Stationen mittels laminiertem DIN A4-Blatt in Gelb, Lila, Rot, Braun, Blau, Orange und Grün

Ätherische Öle

- Speiseöl
- Wattestäbchen
- Löschpapier
- ätherische Öle: Lavendel fein, Eukalyptus und Thymian
- getrocknete Kräuter wie Lavendel, Thymian, Salbei, Pfefferminze
- grobes Salz
- Mörser
- Etiketten
- Etikettenstifte

Anthocyane

- Einweghandschuhe
- Hartgekochte, noch lauwarme Eier in pürierten Heidelbeeren
- Wattestäbchen
- Schale mit Wasser
- Zitronensaft

Alkaloide

-

Tannine

- Tee aus Spitzwegerichblättern (mind. 15 Min. Ziehzeit)
- Sanduhren mit 1, 3 & 5 Minuten

Glucosinolate & Alliine

- Klein geschnitten in Gläsern: Kohlsorten, Brokkoli, Rettich, Kren, Senf, Kresse, Kapern
- Augenbinde
- 1 Gabel pro Glas
- Löffel x Anzahl der SuS
- Rotes und blaues Tuch zum Zudecken der Gläser

Carotinoide

- Karotten
- Messer
- Schneidbrett
- Gemüsereibe
- Schraubglas
- Öl
- Esslöffel
- Wasser

Saponine

- Frische Rosskastanien
- Arbeitshandschuhe
- Messer & Schneidebrett
- Schraubglas
- Wasserkocher
- Topfhandschuhe

Ablauf

- Beginnt mit einer Station, die euch anspricht.
- Zur Bearbeitung stehen euch **60 Minuten** zur Verfügung.
- Plant pro Station etwa 10 Minuten ein.

 Wenn ihr mit einer Station sehr schnell fertig seid, löst auch die Sprinteraufgaben.

 Kontrolliert eure Ergebnisse mit den Lösungskarten selbst.

 1 von 3 Plusstationen muss erledigt werden.

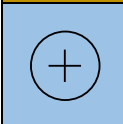
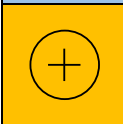
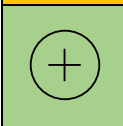
✓ Seid ihr mit einer Station fertig, setzt einen Haken in das jeweilige Feld und übertragt die wichtigsten Informationen in die Übersicht.

Regeln für das Lernbüro

- Ich gehe sorgsam mit den Materialien um. Wenn ich die Station verlasse, lege ich alles wieder so hin, wie ich es vorgefunden habe.
- Von jeder Station, die ich besuche, nehme ich nur EIN Arbeitsblatt mit.
- Ich spreche leise genug, damit die anderen sich nicht gestört fühlen.
- Wenn ich allein oder als Gruppe nicht weiterkomme, wende ich mich an die Lehrerin oder den Lehrer.
- Nach der Arbeit in einer Gruppe einigen wir uns auf ein Ergebnis.

Lernbüro: Sekundäre Pflanzenstoffe

von: _____ (Name)

Station	Angebot	✓	Gesamtbewertung
	Ätherische Öle		  
	Anthocyane		  
	Alkaloide		  
	Tannine		  
	Glucosinolate & Alliine		  
	Carotinoide		  
	Saponine		  

Feedback

Am schwierigsten fand ich:

Warum?

Besonders interessant fand ich:

Darüber möchte ich noch mehr erfahren:

Übersicht: Sekundäre Pflanzenstoffe

Stoffklasse	Ökologische Wirkung	Wirkung auf den Menschen / Nutzen	Beispielpflanzen	Sonstiges
Ätherische Öle				
Anthocyane				
Alkaloide				
Tannine				
+				
+				

Ätherische Öle



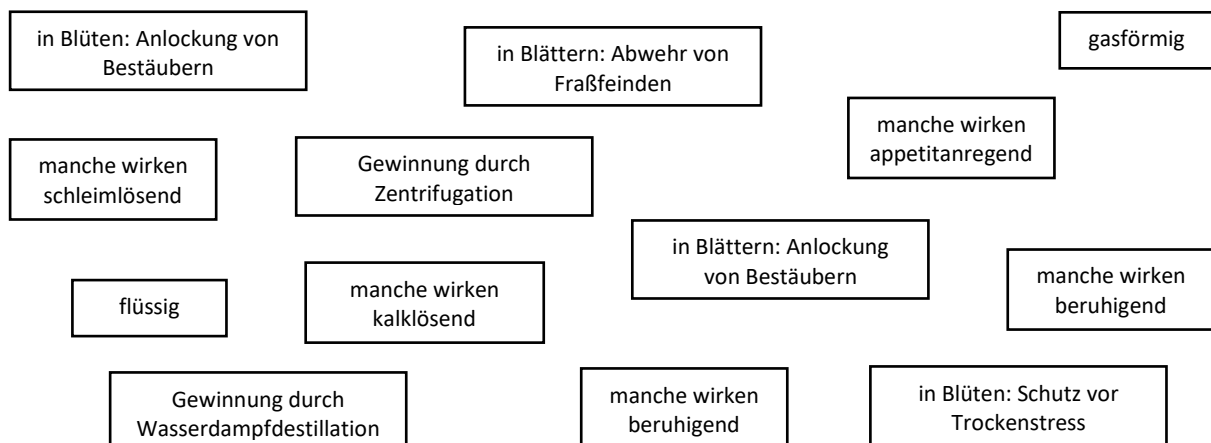
Experiment:

- Gib mit dem Wattestäbchen etwas Speiseöl und ein paar cm daneben einen Tropfen ätherisches Öl auf ein Stück Löschpapier.
- Warte ein paar Minuten ab.
- Was kannst du beobachten?

Quelle: https://www.chemieunterricht.de/dc2/tip/12_05.htm

- ① Was unterscheidet das ätherische Öl von einem fetten Öl? Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtung.

- ② Lies dir den Text auf <http://www.exkotours.de/Heilpflanzen/AetherischeOele.html> aufmerksam durch und male für ätherische Öle Zutreffendes an:



Entspannendes Fußbad:

- 1 TL Kräuter mit dem Mörser etwas zerkleinern und mit 2 TL Salz mischen.
- Je 1 Tropfen naturreines ätherisches Öl Lavendel fein, Eukalyptus und Thymian in dein Glas geben und das Glas so drehen, dass die Seitenwände mit dem ätherischen Öl benetzt werden.
- Nun die Salz-Kräuter-Mischung einfüllen, Glas schließen und leicht schütteln.
- Mit Inhalt, Datum und Haltbarkeit beschriften.
- Die Menge reicht für ein Fußbad und ist ca. 1 Jahr haltbar.

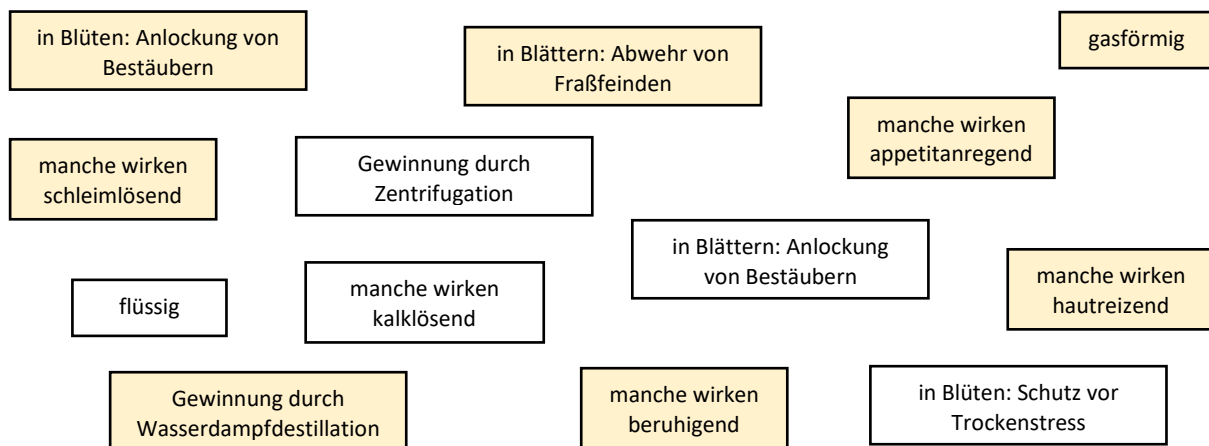


Lösungskarte: Ätherische Öle

- ① Was unterscheidet das ätherische Öl von einem fetten Öl? Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtung.

Nach ein paar Minuten verschwindet der Fleck des ätherischen Öls.

- ② Lies dir den Text auf <http://www.exkours.de/Heilpflanzen/AetherischeOele.html> aufmerksam durch und male für ätherische Öle Zutreffendes an:



Anthocyane



Experiment:

- Zieh dir einen Einweghandschuh an.
- Nimm ein hartgekochtes Ei aus dem Heidelbeer-Püree und spüle es ab.
- Tauche ein Wattestäbchen in den Zitronensaft und male etwas auf das Ei.
- Was kannst du beobachten?

Quelle: <https://bit.ly/3xmQQF3>

① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtung.

Wie erklärst du dir das beobachtete Phänomen?

Lösung:

② Lies dir den Text auf <https://flexikon.doccheck.com/de/Anthocyan> durch und kreuze an:

Wahr Falsch

Auberginen, blaue Trauben und Kirschen enthalten Anthocyane.		
Anthocyane dienen der Pflanze als Fraßschutz.		
Anthocyane schützen Pflanzen vor Schäden durch starke UV-Strahlung.		
Auch wir Menschen profitieren von deren antioxidativer Wirkung.		
In den Pflanzen sind Anthocyane vor allem in Stamm und Blättern zu finden.		

Korrekturen:



Recherchiere welche Lebensmittel mit anthocyanhaltigen Pflanzen gefärbt werden!



Lösungskarte: Anthocyane

- ① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtung.

Die Stellen, die mit Zitronensaft bemalt werden, verfärben sich von Violett zu Rot.

Lösung:

Die in Heidelbeeren enthaltenen Anthocyane sind auch in Brombeeren, Kirschen oder Rotkraut zu finden. Je nach pH-Wert ändern sie ihre Farbe. Durch sauren Zitronensaft verfärben sie sich rötlich.

- ② Lies dir den Text auf <https://flexikon.doccheck.com/de/Anthocyan> durch und kreuze an:

	Wahr	Falsch
Auberginen, blaue Trauben und Kirschen enthalten Anthocyane.	X	
Anthocyane dienen der Pflanze als Fraßschutz.		X
Anthocyane schützen Pflanzen vor Schäden durch starke UV-Strahlung.	X	
Auch wir Menschen profitieren von deren antioxidativer Wirkung.	X	
In den Pflanzen sind Anthocyane vor allem in Stamm und Blättern zu finden.		X

Korrekturen: Anthocyane dienen Pflanzen als Lockmittel für Insekten. Sie sind in den Pflanzen vor allem in Blüten und Früchten zu finden.



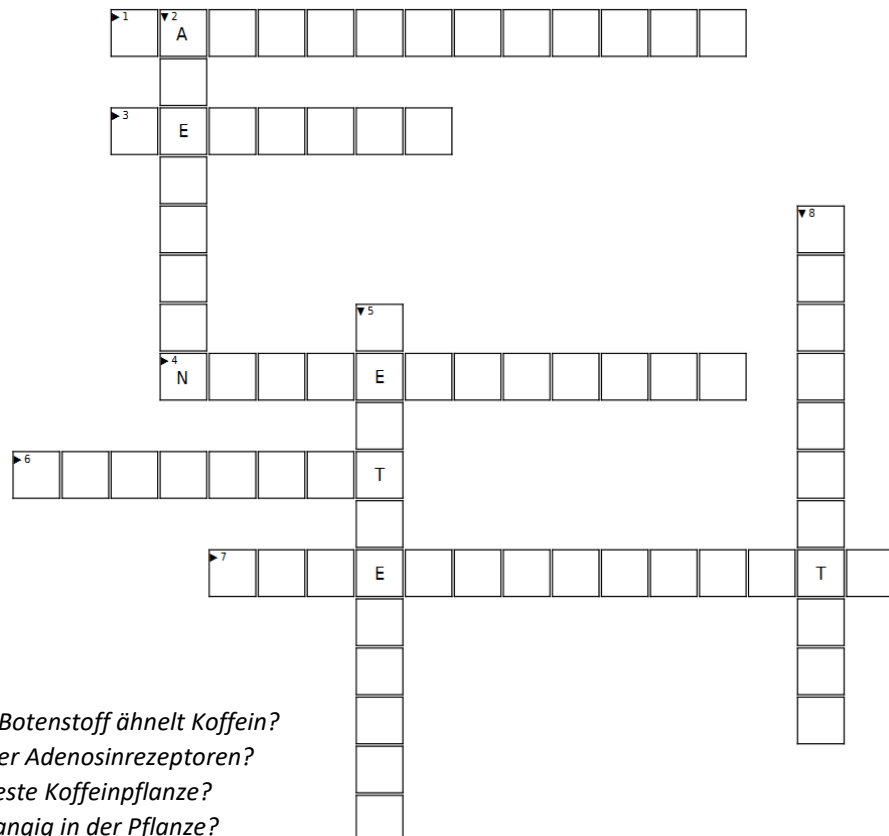
Recherchiere welche Lebensmittel mit anthocyanhaltigen Pflanzen gefärbt werden!

Sie dienen als Lebensmittelzusatzstoff in Fruchtgelees, Süßwaren, Brausen, Marmeladen, Obstkonserven, Speiseeis etc.

Alkaloide

- ① Höre dir den Podcast zum Thema „Warum Pflanzen Koffein herstellen“ von Minute 00:45 bis Minute 06:08 an und löse das Kreuzworträtsel:

<https://www.biofunk.net/2020/12/20/biofunk-29-wachmacher-warum-pflanzen-koffein-herstellen/>



1. Wo wirkt Koffein?
2. Welchem menschlichen Botenstoff ähnelt Koffein?
3. Was bewirkt Blockade der Adenosinrezeptoren?
4. Welches ist die bekannteste Koffeinpflanze?
5. Wozu dient Koffein vorrangig in der Pflanze?
6. Koffein bewirkt außerdem, dass konkurrierende Pflanzen rundherum ... werden.
7. Wie wirken geringe Koffeinkonzentrationen in Blüten auf Insekten?
8. Was resultiert aus der „Koffeinabhängigkeit“ von Insekten? Effizientere ...

Alkaloide kommen in etwa 40% aller Gefäßpflanzen vor und sind vor allem in den Ranunculaceae (Hahnenfußgewächse), Solanaceae (Nachtschattengewächse) oder Papaveraceae (Mohnengewächse) zu finden. Bekannte Vertreter sind Nikotin, Koffein, Heroin oder Kokain. Sie sind für ihre Toxizität (Giftigkeit), aber auch berauschende und schmerzstillende Wirkung bekannt.

- ② Informiere dich auf der Seite der Statistik Austria zu Verletzungen und Vergiftungen als Todesursache in Österreich. Suche dir die Zahlen für 5 Zeitpunkte in regelmäßigen Abständen heraus und stelle sie in einer Grafik dar. Interpretiere die Grafik!

http://www.statistik.at/web_de/statistiken/menschen_und_gesellschaft/gesundheit/todesursachen/021985.html

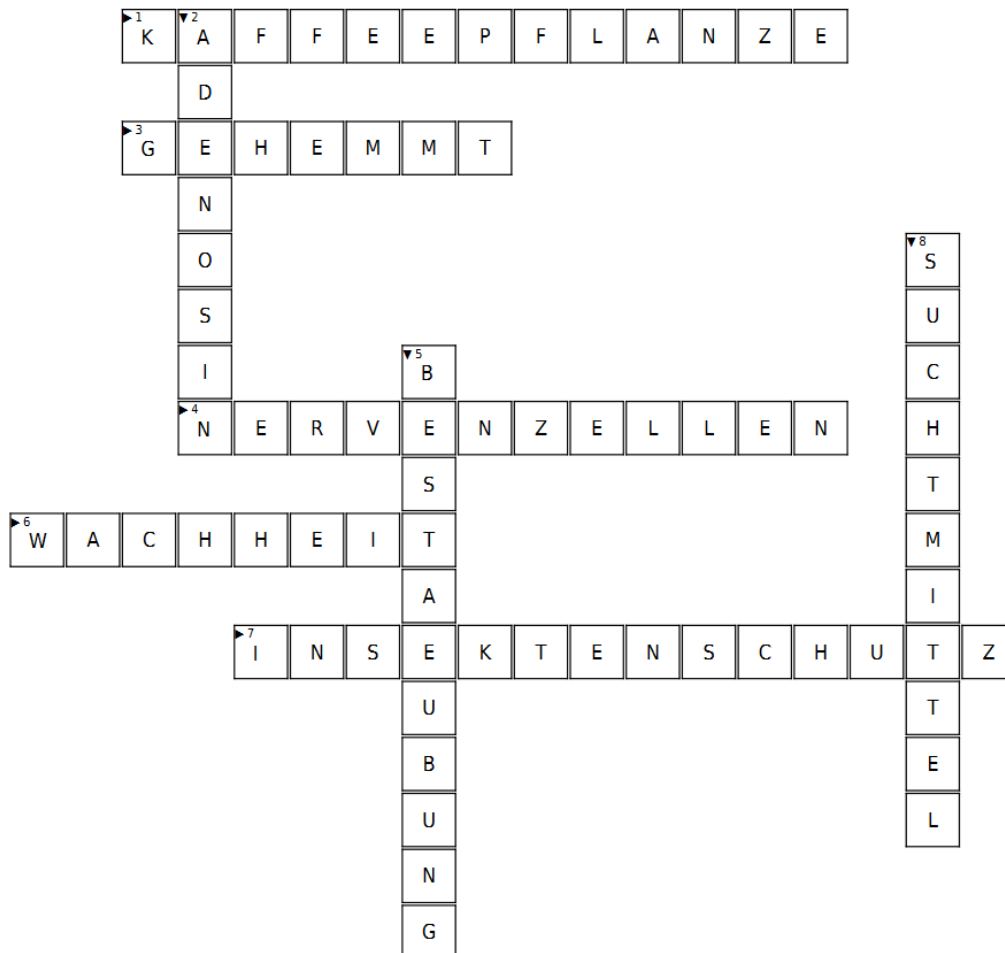


Um mehr über heimische Giftpflanzen zu erfahren, bearbeite den folgenden Learning Snack: <https://www.learningsnacks.de/share/69758/>



Lösungskarte: Alkaloide

- ① Höre dir den Podcast zum Thema „Warum Pflanzen Koffein herstellen“ von Minute 00:45 bis Minute 06:08 an und löse das Kreuzworträtsel:



- ② Informiere dich auf der Seite der Statistik Austria zu Verletzungen und Vergiftungen als Todesursache in Österreich. Suche dir die Zahlen für 5 Zeitpunkte in regelmäßigen Abständen heraus und stelle sie in einer Grafik dar. Interpretiere die Grafik!

Individuelle Lösungen

Tannine (Gerbstoffe)



Experiment:

- Gieße eine kleine Menge des vorbereiteten Tees in deine Tasse. Für den Tee wurden getrocknete Spitzwegerichblätter mit heißem Wasser übergossen. Der Tee zog mindestens 15 Minuten lang und ist mittlerweile abgekühlt.
- Behalte einen Schluck des Tees eine Minute lang im Mund und spuck ihn danach unbedingt aus.
- Halte zeitgleich einen Finger 3-5 Minuten lang in den Tee.
- Was kannst du beobachten? Wie schmeckt der Tee?

① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in ganzen Sätzen. Stelle außerdem Vermutungen dazu an, wie der Tee auf deinen Schleimhäute wirkt.

② Sieh dir die folgenden Links durch und kreuze für Tannine Zutreffendes an:

- <https://www.chemie.de/lexikon/Gerbstoff.html>
- <http://www.exkours.de/Gerbstoffe/Gerbstoffe.html>

Ökologische Wirkung:

Wirkung auf den Menschen:

Beispielpflanzen:

☐	Anlockung von Bestäubern	☐	Austrocknend	☐	Salbei
☐	Schutz vor UV-Strahlung	☐	Entzündungshemmend	☐	Frauenmantel
☐	Schutz vor Fraßfeinden	☐	Anregend	☐	Zitrone
☐	Schutz vor Fäulnis	☐	Schmerzlindernd	☐	Blutwurz
☐	Allelopathisch	☐	Adstringierend	☐	Marille



Früher und teilweise auch heute noch, werden Gerbstoffe aus Pflanzenfasern zum Gerben von Tierhaut verwendet. Sieh dir dazu gerne einen kurzen Film an:

- <https://www.youtube.com/watch?v=PMWHRZQbYxM>



Lösungskarte: Tannine (Gerbstoffe)

- ① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in ganzen Sätzen. Stelle außerdem Vermutungen dazu an, wie der Tee auf deinen Körper wirkt.

Der Finger fühlt sich taub an, der Mund trocken und rau.

Der Tee schmeckt herb und bewirkt, dass sich die Schleimhäute zusammen ziehen.

- ② Sieh dir die folgenden Links durch und kreuze für Tannine Zutreffendes an:

- <https://www.chemie.de/lexikon/Gerbstoff.html>
- <http://www.exkotours.de/Gerbstoffe/Gerbstoffe.html>

Ökologische Wirkung:

Wirkung auf den Menschen:

Beispielpflanzen:

☐	Anlockung von Bestäubern	☐	Austrocknend	☒	Salbei
☐	Schutz vor UV-Strahlung	☒	Entzündungshemmend	☒	Frauenmantel
☒	Schutz vor Fraßfeinden	☐	Anregend	☐	Zitrone
☒	Schutz vor Fäulnis	☒	Schmerzlindernd	☒	Blutwurz
☐	Allelopathisch	☒	Adstringierend	☐	Marille

Glucosinolate (Senfölglykoside)

Glucosinolate, besser bekannt als Senfölglykoside, enthalten Schwefel und Stickstoff und sind in der Pflanze glykosidisch an einen Zucker gebunden. Sie sind vor allem in Brassicaceae (Kreuzblütler, Kohlgemüse) zu finden. Der typische Geschmack entwickelt sich infolge von Gewebsverletzungen (Schneiden, Zerkleinern) und aus den Glykosiden entstehen die scharfen Senföle (Heldt & Piechulla 2015). Diese pflanzlichen Verteidigungsstoffe haben für den Menschen wertvolle Wirksamkeiten: krebshemmend, antibiotisch, antibakteriell, durchblutungsfördernd. Daher werden Glucosinolatpflanzen u.a. bei grippalen Infekten und Erkältungen eingesetzt (Bühning 2014).



Partnerarbeit: Blindverkostung

- Unter den beiden Tüchern befinden sich Gläser mit glucosinolathaltigem Gemüse.
- Eine Person trägt die Augenbinde. Die andere hebt das rote Tuch an und reicht der blinden Person das erste Gemüsestück auf einem Löffel. Das Gemüse wird ausschließlich mit der Gabel aus dem Glas geholt. Die blinde Person versucht das Gemüse zu erraten.
- Anschließend wird gewechselt. Die nun blinde Person versucht das Gemüse unter dem blauen Tuch zu erraten.

Alliine (Lauchöle)

Die Alliine, geruchlose Schwefelaminosäurederivate, sind beispielsweise in Zwiebeln, Lauch oder Knoblauch enthalten und zeigen strukturelle und funktionelle Parallelen zu den Glucosinolaten. Sieh dir das kurze YouTube-Video über folgenden Link an, um zu erfahren, warum wir beim Zwiebelschneiden weinen müssen, und beantworte die Fragen im Anschluss: <https://www.youtube.com/watch?v=uZUSt696TUK>

① Wozu dienen den Pflanzen Alliine?

② Beschreibe kurz, warum wir weinen müssen, wenn wir Zwiebeln schneiden:

③ Was könnte in der Pflanze dafür sorgen, dass sie sich nicht selbst vergiftet?



Lösungskarte: Alliine (Lauchöle)

„Warum tränen die Augen beim Zwiebelschneiden?“ Sieh dir das kurze YouTube-Video über folgenden Link an und beantworte die Fragen im Anschluss:
<https://www.youtube.com/watch?v=uZUSt696TUK>

① Wozu dienen den Pflanzen Alliine?

Alliine sind in ihrer reaktiven Form wirksame Gifte gegen Bakterien und Keime. Sie dienen aufgrund ihres scharfen Geruchs auch als Fraßschutz gegen Herbivore (pflanzenfressende Tiere).

! Hinweis: Im Video wird von der Aminosäure Alliin gesprochen, was fachlich jedoch nicht ganz richtig ist. Alliin ist ein **Aminosäurederivat**, wurde also aus Aminosäuren gebildet.

② Beschreibe kurz, warum wir weinen müssen, wenn wir Zwiebeln schneiden:

Werden Zellen der Zwiebel verletzt, kommen zwei Substanzen miteinander in Berührung, die Aminosäure Alliin und das Enzym Alliinase. Alliin wird in das hocharomatische Allicin gespalten, welches mit Luft und Wasser reagiert und die Augen reizt.

③ Was könnte in der Pflanze dafür sorgen, dass sie sich nicht selbst vergiftet?

Die sogenannte Kompartimentierung. Alliin liegt in anderen Pflanzenzellen vor als sein Enzym, die Alliinase. Enzyme sind Proteine, die als Katalysatoren wirken. Erst bei einer Verletzung der Zellen kommen Alliin und Alliinase miteinander in Kontakt und es findet eine Reaktion statt.

Carotinoide



Experiment:

- Eine halbe Karotte fein reiben, in einem Schraubglas mit Wasser und 2-3 EL Öl bedecken.
- Das Glas verschließen und kräftig schütteln.
- Was kannst du nach etwa 5 Minuten beobachten?

Quelle: <https://www.viennaopenlab.at/de/aktuelles/2015-06-23-experiment-fuer-zuhause/>

① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in einem Satz:

② Scanne den QR-Code und notiere in Stichworten was passiert ist:



Carotinoide werden von allem grünen, blättrigen Gemüsearten hergestellt. Beta-Carotin, das in gelborangem Gemüse vorkommt, wird im menschlichen Körper in Vitamin A umgewandelt und ist für viele Körperfunktionen essenziell. In den Pflanzen spielen Carotinoide vor allem bei der Photosynthese eine wichtige Rolle, weswegen sie eigentlich den primären Pflanzenstoffen zuzuordnen sind. Sie schützen die Chlorophyllmoleküle vor Zerstörung durch Photooxidation. In Kombination mit Flavonoiden dienen sie in Form von Farbpigmenten aber auch als Lockstoffe (Brennicke & Schopfer 2010).

③ Öffne den Link und wiederhole die Inhalte durch Zuordnen der Paare:
<https://learningapps.org/watch?v=pu6c1ucra22>



Vertiefe dein Wissen gerne über das Video: <https://bit.ly/3Jtsegd>



Lösungskarte: Carotinoide

① Führe das Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in einem Satz:

Das Öl färbt sich Orange.

② Scanne den QR-Code und notiere in Stichworten was passiert ist:



- Durch das Reiben der Karotte tritt Zellflüssigkeit aus, die den Farbstoff Beta-Carotin enthält.
- Carotinoide sind unpolar und fettlöslich, weshalb das Öl stärker gefärbt ist als das Wasser.

③ Öffne den Link und wiederhole die Inhalte durch Zuordnen der Paare:

<https://learningapps.org/watch?v=pu6c1ucra22>

Saponine

① Führe das folgende Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in einem Satz:



Experiment:

- Rosskastanien zerkleinern und das Schraubglas zu zwei Dritteln damit befüllen.
- Heißes Wasser darüber gießen, Deckel schließen und 5-10 Minuten ziehen lassen. Dabei mithilfe der Topfhandschuhe immer wieder kräftig schütteln.
- Was kannst du beobachten?
- Wie könnte sich der Mensch die beobachtete Wirkung zu Nutze machen?

② Mache dich unter folgenden Links schlau und beantworte die untenstehenden Fragen:

- <https://www.pflanzenforschung.de/de/pflanzenwissen/lexikon-a-z/saponine-724>
- <https://www.noz.de/lokales/osnabrueck/artikel/sommerregen-mit-folgen-raetselhafter-schaum-auf-nassen-strassen-in-osnabrueck-23040238>
- <https://utopia.de/ratgeber/saponine-wirkung-und-funktion-der-pflanzenstoffe/>

Was bedeutet das Wort „Saponine“?

Wozu dienen Saponine den Pflanzen?

Welche weiteren Pflanzen sind bekannt für ihren hohen Gehalt an Saponinen?

Welches Phänomen ist vielerorts nach Regenschauern auf Straßen beobachten?



Schau dir bei Interesse das Video zur Wirkung von Seifen an:

- <https://www.planet-schule.de/frage-trifft-antwort/nc/video/detail/wie-waescht-seife.html>



Lösungskarte: Saponine

- ① Führe das folgende Experiment durch und notiere deine Beobachtungen in einem Satz:

Es bildet sich Schaum. Der Schaum kann als Waschmittel verwendet werden.

- ② Mache dich unter folgenden Links schlau und beantworte die untenstehenden Fragen:

Was bedeutet das Wort „Saponine“?

Saponine stammt vom lateinischen Wort „sapo“ für Seife.

Wozu dienen Saponine den Pflanzen?

Zur Abwehr, vor allem als Fungizid gegen Pilze.

Welche weiteren Pflanzen sind bekannt für ihren hohen Gehalt an Saponinen?

Rosskastanie, Hülsenfrüchte, Spinat, Spargel, Seifenkraut, Akazie

Welches Phänomen ist vielerorts nach Regenschauern auf Straßen beobachten?

Es bildet sich Schaum durch Rosskastanien, die von Autos zerkleinert und Regen ausgeschwemmt wurden.

Aufgabenstellung:

- Betreibt Recherche zu eurem Alkaloid und füllt den nachfolgenden **Steckbrief** aus. Diesen erhalten eure MitschülerInnen als Handout. Verwendet nur **seriöse Quellen!**
- Bereitet anschließend eine **kreative 5-Min.-Präsentation** der Inhalte für eure MitschülerInnen vor. Die Art der Präsentation (Comic, Flyer, Märchen, Podcast, Rollenspiel, Interview, Film, Rätsel, Gedicht etc.) ist euch überlassen.

Alkaloid-Steckbrief: _____

Eigenschaften:

Geschichte:

Vorkommen:

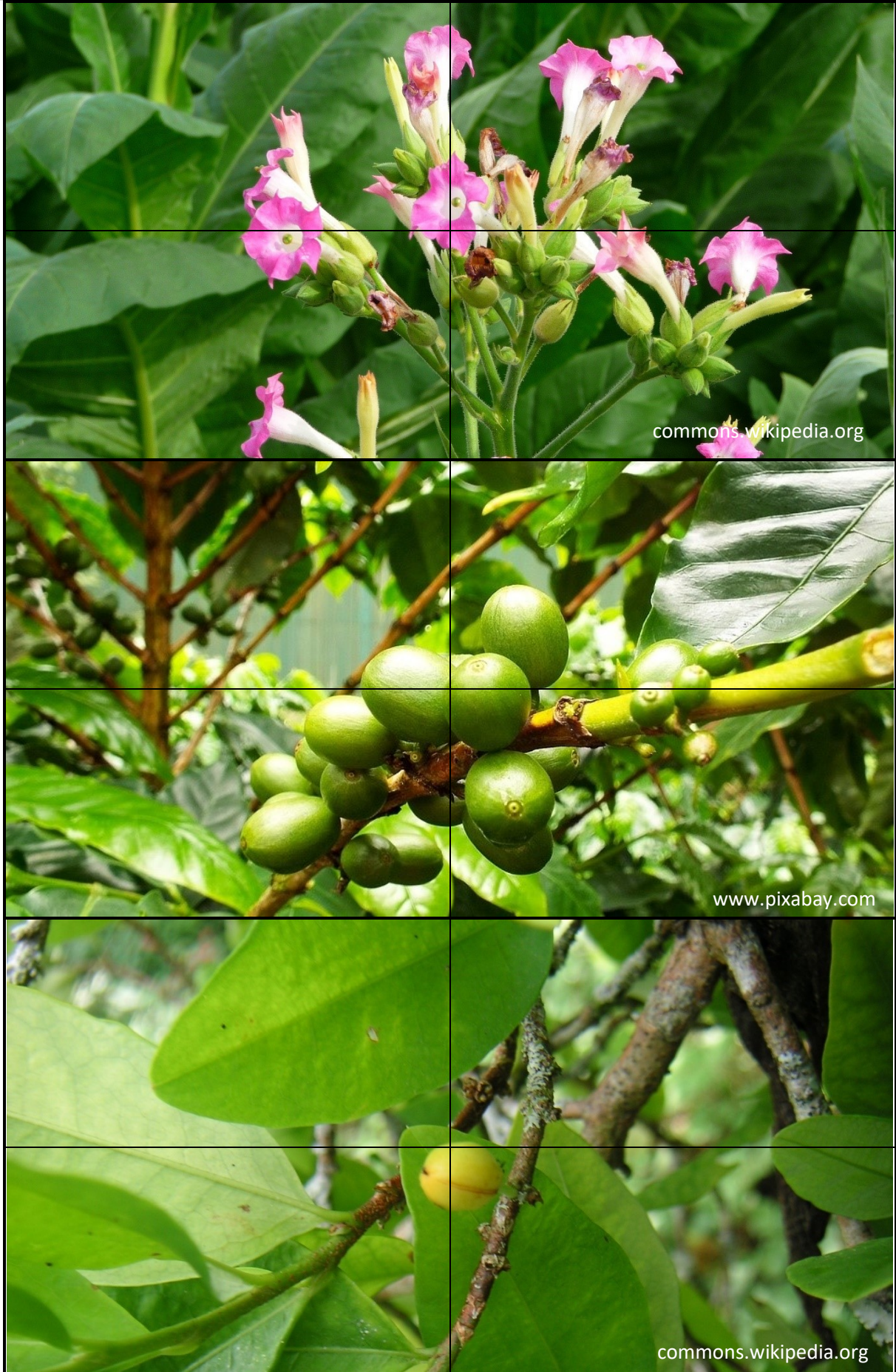
Ökologische Funktion:

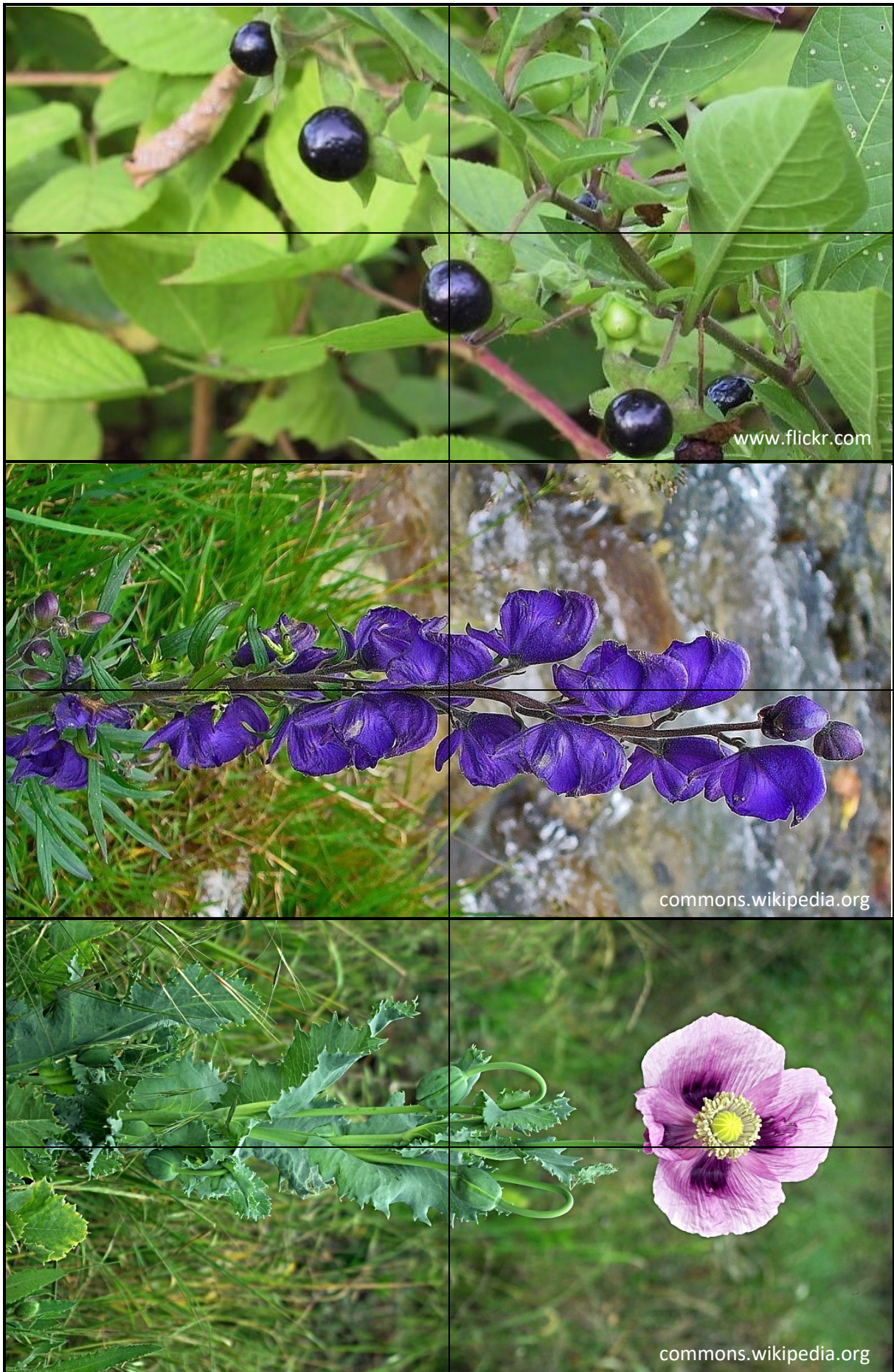
Verwendung:

Gesundheitsrisiko Mensch:

Quellen:

Material 4b





Mir gefiel,
dass ...

Diese Frage
habe ich
noch ...

Das würde
ich anders
machen ...

Neu war
für mich ...

Darüber
möchte ich
noch mehr
erfahren ...

Interessant
fand ich ...

Der Blaue Eisenhut

① Sieh dir die Dokumentation „Der Blaue Eisenhut“ (<https://bit.ly/3O0JwoC>) an und beschrifte die Abbildung!

Art:

Familie:

Wuchsform:

Blütezeit:

Blütenstand:



Aconitum napellus ist aufgrund des Alkaloids Aconitin für uns Menschen hochgradig giftig. Das Gift ist in allen Pflanzenteilen enthalten, in geringen Mengen auch in Nektar und Pollen. Es dient vorrangig der Abwehr von Fraßfeinden.

② Think-Pair-Share: Durch das erfolgreiche Fortbestehen der Art ist darauf zu schließen, dass das Vorhandensein von Aconitin in Blütenteilen keinen großen Nachteil für die Pflanze zu haben scheint. Überlege dir, welche Auswirkungen Aconitin auf Bestäuber (v.a. Hummeln) haben könnte. Tausche dich im Anschluss daran mit deinem/r Sitznachbar/in aus.

Schlussfolgerung durch Diskussion im Plenum:

③ Partnerarbeit: Die Aconitin-Konzentrationen sind in Nektar wesentlich geringer als in Pollen. Wie könnte sich dies auf den Bestäubungserfolg der Pflanze auswirken?

Der Blaue Eisenhut

① Sieh dir die Dokumentation „Der Blaue Eisenhut“ (<https://bit.ly/3O0JwoC>) an und beschrifte die Abbildung!

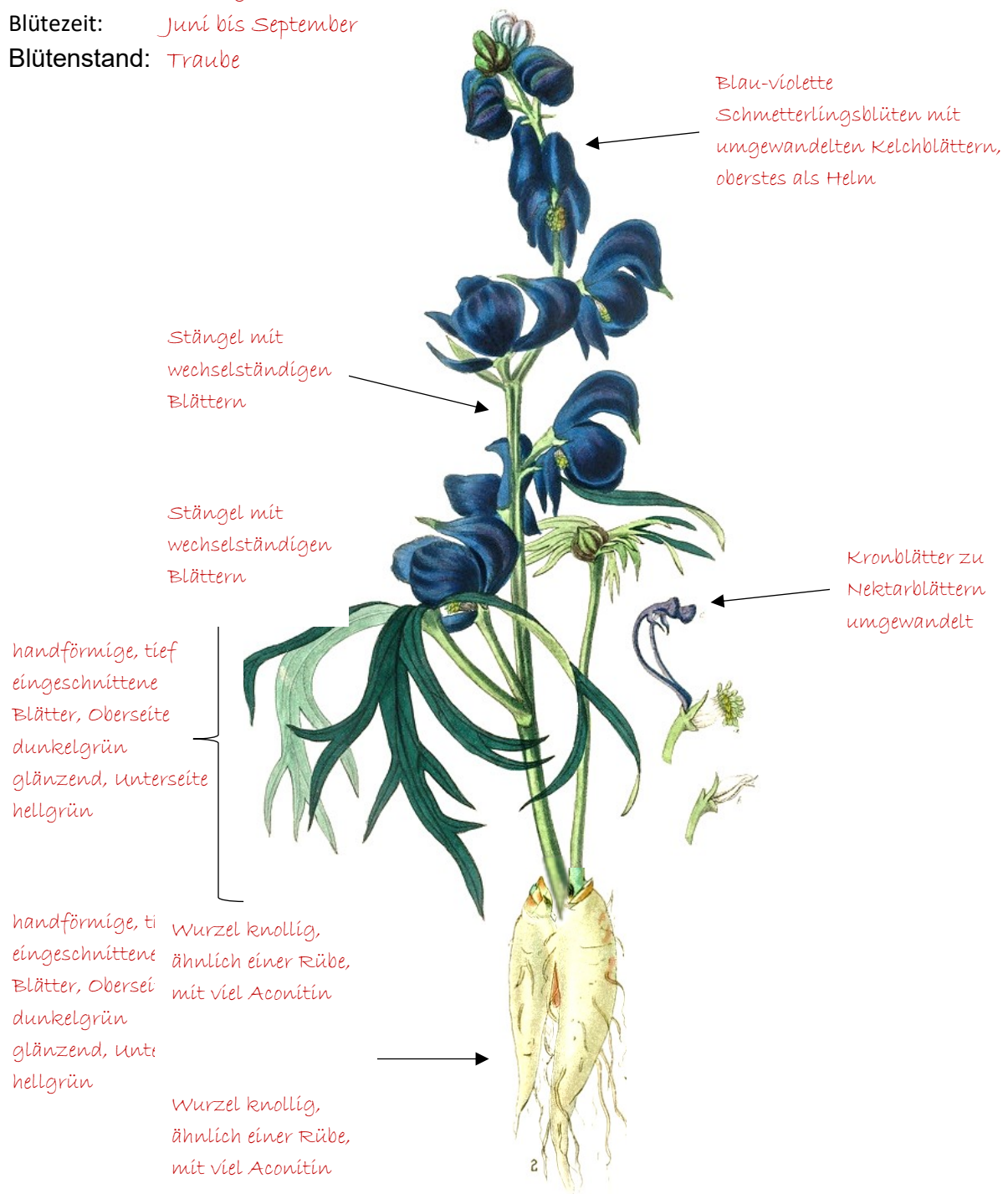
Art: *Aconitum napellus*

Familie: *Ranunculaceae* (Hahnenfußgewächse)

Wuchsform: krautig, bis 150 cm

Blütezeit: Juni bis September

Blütenstand: Traube



Aconitum napellus ist aufgrund des Alkaloids Aconitin für uns Menschen hochgradig giftig. Das Gift ist in allen Pflanzenteilen enthalten, in geringen Mengen auch in Nektar und Pollen. Es dient vorrangig der Abwehr von Fraßfeinden.

② Think-Pair-Share: Durch das erfolgreiche Fortbestehen der Art ist darauf zu schließen, dass das Vorhandensein von Aconitin in Blütenteilen keinen großen Nachteil für die Pflanze zu haben scheint. Überlege dir, welche Auswirkungen Aconitin auf Bestäuber (v.a. Hummeln) haben könnte. Tausche dich im Anschluss daran mit deinem/r Sitznachbar/in aus.

Individuelle Lösungen

Schlussfolgerung durch Diskussion im Plenum:

Aconitin ist auch in der Lage das Herz-Kreislauf-System von Insekten zu beeinflussen, jedoch nicht in dem Maße wie bei Säugetieren. Studienergebnisse zeigen außerdem, dass Hummelarten unterschiedlich auf das Vorhandensein des Gifts reagieren. *Bombus terrestris* (Nektarräuber) scheint viel empfindlicher gegenüber Aconitin zu sein als *Bombus hortorum* (Bestäuber).

③ Partnerarbeit: Die Aconitin-Konzentrationen sind in Nektar wesentlich geringer als in Pollen. Wie könnte sich dies auf den Bestäubungserfolg der Pflanze auswirken?

Durch geringere Konzentrationen im Nektar wird mehr Nektar als Pollen gefressen. Es bleibt mehr Pollen über, der oft unabsichtlich auf Insektenkörpern haften bleibt und für den Transport zwischen Pflanzen zur Verfügung steht.

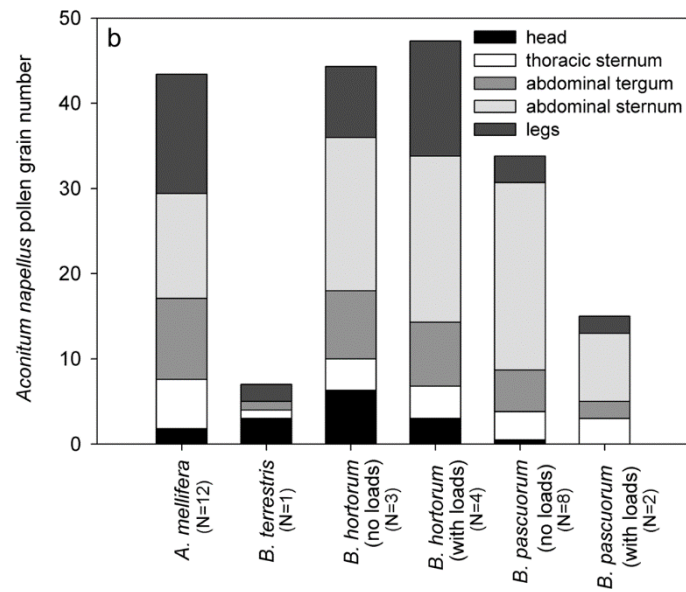


Abbildung 1 Anzahl und Verteilung der Pollenkörner von *Aconitum napellus* den Körperteilen der Blütenbesucher (Quelle: Jacquemart 2019: 7)

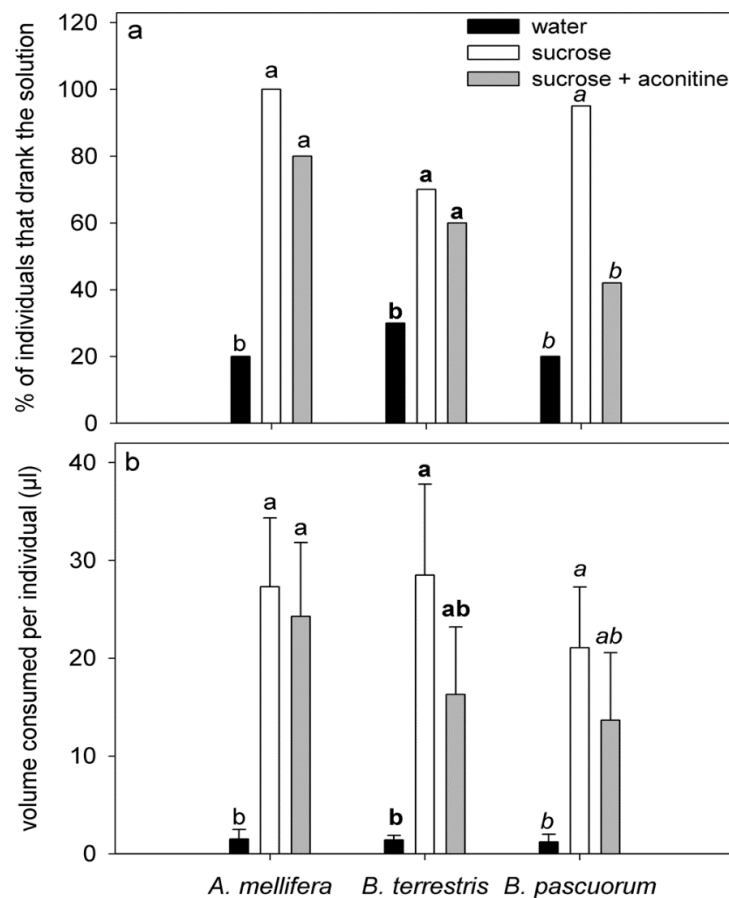


Abbildung 2 Erkennen von Aconitin durch die Blütenbesucher *Apis mellifera*, *Bombus terrestris* und *Bombus pascuorum*, a) Prozentsatz der Individuen, die die Lösungen getrunken haben, b) konsumiertes Gesamtvolumen pro Individuum (µL) (Quelle: Jacquemart 2019: 6)