

4 DISKUSSION

4.1 IDENTIFIZIERUNG EINES AQUAPORINS AUS *NICOTIANA TABACUM*

Nach Durchmustern einer cDNA-Bibliothek wurde ein Klon isoliert, der hohe Ähnlichkeit zu bekannten Aquaporinen in der Genbank (NCBI) aufwies. Die abgeleitete Proteinsequenz zeigte in einer Homologiestudie die höchste Ähnlichkeit zu Vertretern der PIP1-Unterfamilie aus *Arabidopsis thaliana* und wurde daher als NtAQP1 (*Nicotiana tabacum* **A**quaporin 1) bezeichnet. Eine Hydrophobizitätsanalyse ergab die für Mitglieder der MIP-Familie charakteristischen 6 transmembranen α -Helices. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die mRNA von NtAQP1 für ein Wasserkanalprotein in der Plasmamembran kodiert. Durch Expression der NtAQP1-cDNA in Oozyten von *Xenopus laevis* und anschließende Schwellungsexperimente konnte eine proteinvermittelte, osmotisch induzierte Steigerung der Wasserpermeabilität nachgewiesen werden. Der errechnete P_f -Wert war mit $14,5 \mu\text{m}^2\text{s}^{-1}$ mehr als doppelt so hoch wie bei Oozyten, in die nur Wasser injiziert wurde ($6,4 \mu\text{m}^2\text{s}^{-1}$). NtAQP1 ist demzufolge ein funktionelles Aquaporin. Eine Übertragung dieses Ergebnisses auf den pflanzlichen Organismus ist allerdings nur bedingt möglich. Es bleibt zu hinterfragen, ob das Protein die Funktion eines Wasserkanals *in planta* erfüllt, bzw. ob die im Oozytensystem ermittelte Transportgeschwindigkeit der Situation in der Pflanzenzelle entspricht. Die stabile Transformation von *Nicotiana tabacum* mit einem Antisense-Konstrukt von NtAQP1 und anschließende biophysikalische Untersuchungen mittels Druckmessbombe (Kaldenhoff *et al.*, 1998; Wei *et al.*, 1999) sowie Schwellungsexperimente mit Protoplasten könnten zur Beantwortung dieser Frage beitragen. Derartige Antisense-Pflanzen stehen bereits zur Verfügung und sind Gegenstand aktueller Untersuchungen (persönliche Mitteilung Ralf Kaldenhoff).

4.2 BERECHNUNG DER WASSERPERMEABILITÄTSKOEFFIZIENTEN

Der Wasserpermeabilitätskoeffizient (P_f) als Maß für die Transportgeschwindigkeit wird aus der linearen Steigung der relativen Volumenzunahme errechnet. Aus der Abbildung 3-15 ist ersichtlich, dass die Volumenzunahme der Oozyten über den Zeitraum von 6 Minuten nicht linear erfolgt. Zur Verdeutlichung dieser Problematik wurden die P_f -Werte beispielhaft für NtAQP1 und PIP2b zu definierten Zeitpunkten mit einem Intervall von jeweils 30 Sekunden berechnet und in Abbildung 3-16 dargestellt. Während die P_f -Werte von NtAQP1 in den ersten 3,5 Minuten im Bereich von 7 bis $20 \mu\text{m}^2\text{s}^{-1}$ stark schwankten und danach konstant bei $15 \mu\text{m}^2\text{s}^{-1}$ blieben, entwickelten sich die P_f -Werte von PIP2b gegensätzlich. Je nach Zeitpunkt und Länge des zeitlichen Intervalls würden sich sehr unterschiedliche P_f -Werte für ein Aquaporin ergeben und ein objektiver Vergleich wäre nicht gewährleistet. Da diese Problematik bei allen in der vorliegenden Arbeit untersuchten Aquaporinen beobachtet wurde, erfolgte die Berechnung der jeweiligen P_f -Werte grundsätzlich über den gesamten

Zeitraum der Messung. Dadurch sind die in Kapitel 3 angegebenen P_f -Werte niedriger als die jeweiligen Maximalwerte. So liegt z.B. die maximale Geschwindigkeit von PIP2b bei $39 \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$, bei der Berechnung über 6 Minuten sinkt dieser Wert auf $30,6 \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$.

4.3 QUECKSILBERINSENSITIVITÄT VON NTAQP1

Bei zahlreichen humanen und pflanzlichen Aquaporinen konnte eine reversible Reduzierung der Wasserpermeabilität durch Quecksilber demonstriert werden. Bei Studien zu AQP1 identifizierten Preston *et al.* 1993 erstmals ein Cystein in der porenbildenden Schleife E an Position 189, das die Quecksilbersensitivität vermittelt. Obwohl vergleichbare Studien mit anderen Aquaporinen die Aminosäure Cystein als Vermittler der Quecksilbersensitivität bestätigten (z.B. Daniels *et al.*, 1994 und 1996), ist der genaue Mechanismus, der zur Reduzierung der Wasserpermeabilität führt noch unbekannt. Es wird von einer Bindung des Hg^+ -Ions an die SH-Gruppe des Cysteins ausgegangen, was zur Blockierung der Pore führt. 1997 demonstrierten Barone *et al.*, dass dieses eine Konformationsänderung bei Aquaporinen bewirkt.

Bedingungen, die bei PIP2b exprimierenden Oozyten eine eindeutige Reduzierung der osmotischen Wasserpermeabilität bewirkten, führten bei NtAQP1 zu einem leichten Anstieg der P_f -Werte (s. Abbildung 3-18). Diese „Insensitivität“ gegenüber Quecksilber ist durch eine einfache Sequenzanalyse nicht erklärbar, da NtAQP1 in Bezug auf Anzahl und Position von Cysteinen keine Unterschiede zu den quecksilbersensitiven Aquaporinen PIP2b und SsAQP2 (s. Abbildung 3-11) aufweist. Eine interessante Parallele sind die Ergebnisse von Yasui *et al.* (1999). Die Autoren demonstrierten einen quecksilberinduzierten Anstieg der Wasserpermeabilität von AQP6 um den Faktor 10. Zusätzlich wurde eine reversible Ionenleitfähigkeit beobachtet. In diesem Zusammenhang ist der Begriff „Quecksilberinsensitivität“ neu zu überdenken. Unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Barone *et al.* (s.o.) ist vorstellbar, dass grundsätzlich alle Aquaporine mit mindestens einem Cystein quecksilbersensitiv sind und sich lediglich durch die Art der Konformationsänderung unterscheiden. Heymann *et al.* (1998) entwickelten eine Hypothese, nach der die 5 hydrophilen Aminosäuren [E-N-N-E-Q] am Wassertransport, im Sinne des „single-file“ Mechanismus beteiligt sind (s. Abbildung 1-8 und 1-9). Denkbar ist, dass die Konformationsänderung die räumliche Anordnung dieser 5 Aminosäuren derart verändert, dass die Eigenschaften der Pore modifiziert werden. Eine Veränderung des Porendurchmessers ist ebenfalls nicht auszuschließen. Die in Kapitel 3.4.5.2 präsentierten Ergebnisse zur Glycerinpermeabilität von PIP2b lassen sich ebenso in diese Diskussion einreihen. Durch den Einfluss von Quecksilber wurde die Wasserpermeabilität nachweislich reduziert, die Glycerinpermeabilität dagegen mehr als verdoppelt (s. Abbildung 3-24). Zur Überprüfung der beschriebenen Hypothese wären Strukturanalysen von Aquaporinkristallen mittels Rasterkraftelektronenmikroskopie eine geeignete

Methode. Hierdurch könnten, selbst bei der zur Zeit aktuell möglichen Auflösung von nur 0,6 nm, quecksilberinduzierte Veränderungen der Topographie von quecksilbersensitiven und quecksilberinsensitiven Aquaporinen festgestellt werden. Zur Aufklärung des molekularen Mechanismus der Wasser- und Glycerinpermeabilität sind jedoch entsprechende Strukturanalysen mit einer Auflösung auf atomarer Ebene notwendig.

Eine physiologische Relevanz der Quecksilbersensitivität für die Pflanze an ihrem natürlichen Standort erscheint wenig plausibel, da in der vorliegenden Studie mit relativ hohen, nicht physiologischen Quecksilberkonzentrationen gearbeitet wurde. In zahlreichen Untersuchungen an intakten Pflanzen wurde HgCl_2 als Agens zur Blockierung von Wasserkanälen verwendet, um die Rolle von Aquaporinen beim Wassertransport auf zellulärer Ebene aufzuklären (Maggio und Joly, 1995; Carvajal *et al.*, 1996; Tazawa *et al.*, 1997). Hierbei wurde das Wurzelsystem der Pflanzen in eine quecksilberhaltige Lösung getaucht und anschließend reduzierte Wasserleitfähigkeiten festgestellt. Es ist jedoch zu beachten, dass Quecksilber zahlreiche Nebeneffekte besitzt (Schütz und Tyerman, 1997) und nicht nur spezifisch auf Aquaporine wirkt. So weisen einige Ionenkanäle (Becker und Hoth, persönliche Mitteilung) und wasserpermeable Co-Transporter (Loo *et al.*, 1996) ebenfalls eine Sensitivität für Quecksilber auf. Experimente an intakten Wurzelkortexzellen des Weizen zeigten, dass Stoffwechsellinhibitoren die Wasserleitfähigkeit in einem identischen Maße reduzierten, wie eine Inkubation mit HgCl_2 (Zhang und Tyerman, 1991). Aufgrund der relativ hohen Membranpermeabilität von Quecksilber ist sogar eine intrazelluläre Wirkung nicht auszuschließen.

In vielen Fällen sind daher die beobachteten Effekte von HgCl_2 eher auf eine Vergiftung des Stoffwechsels, als auf die spezifische Blockierung von Aquaporinen zurückzuführen. Unterstützt wird diese Annahme durch die Tatsache, dass der in Wurzeln hoch exprimierte NtAQP1 quecksilberinsensitiv ist und vermutlich entscheidend am Wassertransport in das Wurzelxylem beteiligt ist (Otto und Kaldenhoff, 2000).

4.4 SELEKTIVITÄT VON NTAQP1

1994 wiesen Ishibashi *et al.* für AQP3 erstmals eine aquaporinvermittelte Permeabilität für Glycerin und Harnstoff nach. In Folge konnte für weitere humane Aquaporine eine geringe Diskriminierung zwischen Wasser und Glycerin nachgewiesen werden (Ishibashi *et al.*, 1997a und b; Kuriyama *et al.*, 1997). Für pflanzliche Aquaporine demonstrierten Rivers *et al.* 1997 erstmals eine Glycerinpermeabilität von NOD26 aus der Peribakteroidmembran von nodulierten Sojabohnenwurzeln. Die physiologische Bedeutung einer Glycerinpermeabilität ist bis heute aber noch unklar. Eine Beteiligung derartiger Aquaglyceroporine an Stoffaustauschprozessen ist aber nicht auszuschließen.

In der vorliegenden Arbeit konnte für NtAQP1 ebenfalls eine Permeabilität für Glycerin und Harnstoff nachgewiesen werden. Die Glycerinpermeabilität erreichte dabei annähernd das Niveau von GlpF (s. Abbildung 3-23), einem selektiven Glycerintransporter. Nach Borgnia *et al.* (1999) könnten die Motive [GLYY] in der Schleife C und [NPARD] anstelle von [NPARS] in der Schleife E für die Glycerinpermeabilität verantwortlich sein. Dieses trifft sowohl für NtAQP1, als auch für PIP2b nicht zu. In einem Sequenzvergleich mit GlpF konnten keine alternativen Sequenzmotive zur Aufklärung einer Struktur/Funktion-Beziehung identifiziert werden. Weiterhin ungeklärt ist der molekulare Mechanismus der Glycerinpermeabilität. Ergebnisse von Kuwahara *et al.* (1997) unterstützen die Hypothese, dass der Transportweg für Glycerin und Wasser identisch ist. Ergänzende Studien von Zeuthen und Klaerke (1999) zeigten eine gleichartige pH-Abhängigkeit der Wasser- und Glycerinpermeabilität für AQP3. Die Autoren schlagen ein Modell vor, nach dem nicht nur Wasser-, sondern auch Glycerinmoleküle durch Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen die Pore passieren.

Die Expression von NtAQP1 führte lediglich zu einer Verdopplung der Harnstoffpermeabilität (s. Abbildung 3-25) im Vergleich zu mit Wasser injizierten Oozyten. Dieses kann durch die andere Struktur und physikalischen Eigenschaften des Harnstoffmoleküls begründet sein. Ishibashi *et al.* (1997b) demonstrierten in vergleichbaren Studien einen AQP7-vermittelten Anstieg der Harnstoffpermeabilität um den Faktor 9.

In Anlehnung an die 1998 nachgewiesene CO₂-Permeabilität von AQP1 (Nakhoul *et al.* und Gordon *et al.*) sind entsprechende Studien mit NtAQP1 Gegenstand aktueller Forschung (Ralf Kaldenhoff, persönliche Mitteilung). In Zusammenhang mit der massiven Konzentration von NtAQP1 im Bereich des substomatären Raumes (Abbildung 4-1) könnte sich eine physiologische Relevanz mit großer Tragweite ergeben. Durch eine proteinvermittelte Erhöhung der CO₂-Permeabilität in diesem Bereich könnte das freie CO₂ schneller zum Ort der CO₂-Fixierung gelangen. Eine Lokalisation von NtAQP1 in den Chloroplastenmembranen ist ebenfalls Gegenstand aktueller Untersuchungen (Ralf Kaldenhoff, persönliche Mitteilung).

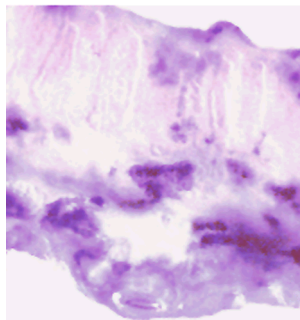


Abbildung 4-1: Lokalisation von NtAQP1 im Blattquerschnitt von *Nicotiana tabacum*. Eine Konzentration des Proteins ist durch die Blaufärbung im Bereich des substomatären Raumes festzustellen (Otto und Kaldenhoff, 2000).

Ein weiterer Punkt der Selektivitätsstudien waren Untersuchungen zur Ionenleitfähigkeit von NtAQP1. Unter den gewählten experimentellen Bedingungen konnte keine Leitfähigkeit von NtAQP1 für Na^+ , K^+ und Cl^- festgestellt werden. Dieses schließt aber eine Permeabilität für Ionen unter anderen Bedingungen nicht aus. So wurde für AQP6 eine quecksilberinduzierte reversible Ionenleitfähigkeit demonstriert (Yasui *et al.*, 1999). AQP6 nimmt damit allerdings eine bislang einzigartige Sonderstellung ein. Die Bedeutung einer aquaporinvermittelten Permeabilität für Ionen ist unklar. Nicht nur Pflanzen verfügen über ein sehr komplexes System an spezifischen Ionenkanälen und Co-Transportern (siehe Kapitel 1), die durch zahlreiche Faktoren, wie z.B. pH-Wert und Membranpotential reguliert werden. Häufig sind weitere Sekundärprozesse davon abhängig. Eine unspezifische Ionenleitfähigkeit von Aquaporinen könnte die Regulation des Ionenhaushaltes empfindlich stören. Es besteht die Möglichkeit, dass die demonstrierte Ionenleitfähigkeit von AQP6 ein experimenteller Artefakt ist.

4.5 REGULATION DER WASSERPERMEABILITÄT

Aus physiologischer Sicht erscheint eine dauerhaft hohe zelluläre Wasserpermeabilität unter allen Bedingungen wenig sinnvoll. In Situationen, in denen z.B. eine niedrige Transpiration notwendig ist, wäre eine hohe Wasserpermeabilität überflüssig, bzw. sogar gefährlich. Ein regulativer Mechanismus ist daher Voraussetzung um den wechselnden Anforderungen gerecht zu werden. Die Modifizierung der Wasserkanalaktivität über eine Phosphorylierung/Dephosphorylierung ist naheliegend, da viele Aquaporine über mögliche Phosphorylierungsstellen verfügen. Bislang konnte für zwei Aquaporine ein solcher Mechanismus nachgewiesen werden. Maurel *et al.* gelang 1995 die Erhöhung der Wasserpermeabilität von TIP durch Zugabe von cAMP, Forskolin und einem Phosphataseinhibitor. Obwohl eine Datenbankanalyse für NtAQP1 eine zu TIP vergleichbare Phosphorylierungsstelle zeigte (siehe Abbildung 3-11) konnte in einem identischen Ansatz keine Aktivitätssteigerung festgestellt werden (siehe Abbildung 3-22). Dieses schließt eine *in vivo* Regulation von NtAQP1 auf Proteinebene aber grundsätzlich nicht aus. Für das Plasmamembran Aquaporin PM28 aus Spinat demonstrierten Johansson *et al.* (1998) eine Phosphorylierung sowohl in Oozyten, als auch *in planta*. Obwohl im Oozytensystem eine Steigerung der osmotischen Wasserpermeabilität festgestellt wurde, steht der Beweis für einen entsprechenden Effekt in der Pflanze noch aus.

Eine starke Regulation auf Transkriptionsebene konnte sowohl für Tonoplasten-, als auch für Plasmamembranaquaporine durch Promotor-Reportergen Studien gezeigt werden (Ludevid *et al.*, 1992; Yamada *et al.*, 1997b; Kaldenhoff *et al.*, 1995). Es wurde eine hohe Promotoraktivität bei der Zellstreckung (Ludevid *et al.*, 1992), im Bereich des Spaltöffnungsapparates (Kaldenhoff *et al.*, 1995; Sarda *et al.*, 1997) und Gefäßen von Wurzeln, Sproß und Blättern (Kaldenhoff *et al.*, 1995; Grote *et*

al., 1998; Ludevid *et al.*, 1992; Yamada *et al.*, 1997b) detektiert. Ein weiteres Beispiel für eine Regulation auf Transkriptionsebene sind die in Kapitel 3.5 dargestellten Ergebnisse zur Expression von SsAQP1 und SsAQP2.

Im Rahmen einer Diplomarbeit (Franka Siefritz, 1998) konnte die NtAQP1 Promotorregion identifiziert werden. Computeranalysen zeigten potentielle Konsensussequenzen für die Transkriptionsregulation durch die Elemente des GA- und ABA-Signaltransduktionsweges auf. Nach transienter Transformation von Tabakprotoplasten mit einem NtAQP1-Promotor/GFP Konstrukt konnte eine ABA, bzw. GA induzierte Promotoraktivität festgestellt werden. Dieses könnte auf eine Beteiligung von NtAQP1 an der Trockenstreßantwort der Pflanze hindeuten.

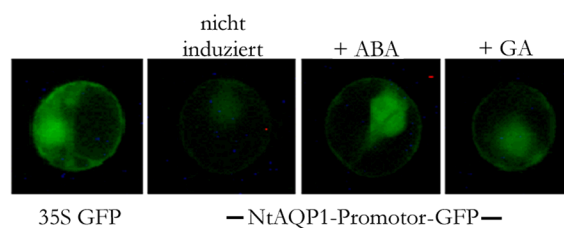


Abbildung 4-2: Beobachtung der GFP-Expression an ausgesuchten transformierten Protoplasten mit Hilfe eines Fluoreszenzmikroskops (Quelle: Diplomarbeit Franka Siefritz, 1998)

4.6 FUNKTIONELLE CHARAKTERISIERUNG VON SsAQP1 UND SsAQP2

In Schwellungsexperimenten konnten SsAQP1 und SsAQP2 als funktionelle Aquaporine bestätigt werden. Während die Expression von SsAQP1 die osmotische Wasserpermeabilität lediglich verdoppelte, konnte bei SsAQP2 transformierten Oozyten eine Steigerung um den Faktor 20 beobachtet werden. Unter der Annahme, dass jeweils identische Mengen an SsAQP1- und SsAQP2-cRNA injiziert wurden und gleiche Mengen an Protein vorlagen, sind die vergleichsweise hohen P_f -Werte von SsAQP2 durch besondere strukturelle Eigenschaften des Proteins zu erklären. In diesem Zusammenhang ist auf die Diskussion unter 4.7 zu verweisen. Rückschlüsse von den im Oozytensystem ermittelten P_f -Werte auf die Situation in der Pflanzenzelle sind nur bedingt zulässig. Die stabile Transformation mit einem Antisense-Konstrukt von SsAQP1, bzw. SsAQP2 könnte hier weitere Informationen zur Bedeutung dieser Aquaporine geben. Besonders interessant wäre hier die Beobachtung der Pulvinibewegung von SsAQP2-Antisense-Pflanzen (siehe auch 4.8).

Die Inkubation transformierter Oozyten in einer quecksilberhaltigen Lösung reduzierte die Wasserpermeabilität von SsAQP2 um ca. 85%. Unter identischen Bedingungen konnte für SsAQP1 keine Reduzierung festgestellt werden. Durch gezielten Austausch des Cystein an Position 75 konnte die Quecksilbersensitivität von SsAQP2 aufgehoben werden. Zur Bedeutung der anderen 3 Cysteine kann keine Aussage getroffen werden, da entsprechende Experimente nicht durchgeführt wurden.

Die Ursache für die niedrigen P_f -Werte der SsAQP2:C75A Mutante (siehe Abbildung 3-31) ist nicht bekannt. Strukturelle Veränderungen der Pore sind aber nicht auszuschließen. Allerdings zeigte in vergleichbaren Studien zur Quecksilbersensitivität von AQP1 (Preston *et al.*, 1993) die quecksilberinsensitive Mutante AQP1:C189S identische P_f -Werte wie der Wildtyp.

Ebenfalls unklar ist die physiologische Bedeutung der Glycerinpermeabilität von SsAQP1. Hier sind in Analogie zu NtAQP1 weitere Studien hinsichtlich einer möglichen CO₂-Permeabilität und der genauen Lokalisation des Proteins im Blatt notwendig. Bislang konnte nur die mRNA in Blättern (Karsten Grote, Doktorarbeit 1998) nachgewiesen werden.

4.7 FUSION MIT GFP

Es ist nicht auszuschließen, dass die dramatischen Unterschiede in den ermittelten P_f -Werten von SsAQP1 und SsAQP2 auf eine unterschiedliche Translationseffizienz und somit auf eine unterschiedliche Proteinmenge in der Oozytenmembran zurückzuführen ist. Zur relativen Quantifizierung der jeweiligen Proteinmengen wurde das Reportersystem GFP gewählt. Nach Expression der Fusionsproteine in Oozyten konnte in beiden Fällen keine Erhöhung der osmotischen Wasserpermeabilität festgestellt werden. Dieses deutete entweder auf infunktionelle Aquaporine oder eine nicht erfolgte Integration in die Oozytenmembran hin. Die folgende Lokalisation der GFP-vermittelten Fluoreszenz im Zytoplasma der Oozyten (siehe Abbildungen 3-34 und 3-35) bestätigt den letzten Punkt und zeigt damit, dass das System GFP zur relativen Quantifizierung der Proteinmengen nicht geeignet ist. Auffällig war auch die zum Teil nicht unerhebliche Eigenfluoreszenz von nur mit Wasser injizierten Oozyten (siehe Abbildung 3-33 und 3-34).

Als alternative Methode sollen die Aquaporine mit dem Flag-Protein fusioniert werden (Ralf Kaldenhoff, persönliche Mitteilung). Nach Isolation der Membranproteine aus transformierten Oozyten kann dieses nur 8 Aminosäuren lange Protein [DYKDDDDK] durch Antikörper und einer anschließenden Farbreaktion nachgewiesen werden. Unter der Voraussetzung, dass identische Mengen an Membranprotein eingesetzt werden, lässt sich anhand der Farbintensität die relative Menge von SsAQP1 und SsAQP2 abschätzen.

4.8 SIND SsAQP1 UND SsAQP2 AN DER BEWEGUNG VON PULVINI BETEILIGT?

Die nyktinastische Bewegung der Pulvini wird über eine Veränderung des Turgors im Flexor realisiert. Dabei erscheint es notwendig, die Wasserpermeabilität der Plasmamembran an die jeweiligen Anforderungen anzupassen. Zur Klärung der Frage, ob die funktionellen Aquaporine SsAQP1 und SsAQP2 hierzu beitragen können, wurde die Expression beider Aquaporine in sekundären Pulvini, die zu verschiedenen Zeitpunkten geerntet wurden, untersucht (siehe Abbildung

3-27). Das Expressionsmuster war in beiden Fällen identisch, die Transkriptmenge von SsAQP2 jedoch signifikant höher. Um 7 Uhr morgens, wenn die Fiederstengel innerhalb von 30 Minuten in die geöffnete Tagstellung übergehen, war die Expression jeweils am höchsten. Die Pulvini erreichen ihre gestreckte Stellung dabei durch einen massiven Wasserverlust im Flexor, bis hier der Turgor dem im Extensor entspricht. Um das zur Verfügung stehende Tageslicht möglichst lange nutzen zu können, erscheint es logisch, dass diese Bewegung sehr schnell abgeschlossen sein muss. Unter der Annahme, dass die im Oozytensystem ermittelten P_r -Werte (siehe Abbildung 3-28) in etwa die Situation im Flexor widerspiegeln, ist anzunehmen, dass hauptsächlich SsAQP2 die kurzfristig benötigte hohe Wasserpermeabilität vermittelt. Der Übergang der Pulvini in die gekrümmte Nachtstellung ist weniger zeitkritisch. Eine hohe Wasserpermeabilität wäre daher nicht notwendig. Dieses stimmt mit der beobachteten allgemein niedrigen Expression zu diesem Zeitpunkt überein. Inwieweit SsAQP1 an dem Prozess der Pulvinibewegung beteiligt ist, lässt sich nur schwer abschätzen. Während um 7 Uhr die Transkriptmenge von SsAQP1 in Flexor und Extensor auf relativ niedrigen Niveau nahezu gleich war, konnte bei SsAQP2 ein dramatischer Unterschied festgestellt werden. Unter weiterer Berücksichtigung der niedrigen osmotischen Wasserpermeabilität von SsAQP1, lässt dieses auf eine untergeordnete Rolle von SsAQP1 an der Pulvinibewegung schließen.