

Lehrstuhl für Phytopathologie der Technischen Universität München

**INTERAKTION VON *ARABIDOPSIS THALIANA* MIT
RHIZOSPHÄRENBAKTERIEN UND DEREN *QUORUM-SENSING*-SIGNALEN
N-ACYL-HOMOSERINLACTONEN**

Ilona H. J. Klein

Vollständiger Abdruck der von der
Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt
der Technischen Universität München zur Erlangung des akademischen Grades eines

Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

genehmigten Dissertation.

Vorsitzender: Univ.-Prof. Dr. J. C. Munch

Prüfer der Dissertation: 1. apl. Prof. Dr. J. Durner
2. Univ.-Prof. Dr. S. Scherer

Die Dissertation wurde am 06.08.2007 bei der Technischen Universität München eingereicht und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt am 20.12.2007 angenommen.

Inhaltsverzeichnis

A Zusammenfassung	VI
B Abkürzungen	X
C Abbildungsverzeichnis	XII
D Tabellenverzeichnis	XIV
I EINLEITUNG	1
1. QUORUM SENSING	1
1.1 Quorum sensing in pflanzenassoziierten Bakterien	3
1.2 Wirkung bakterieller Quorum-sensing-Signale auf Eukaryonten	4
2. PFLANZEN-BAKTERIEN-INTERAKTIONEN	6
2.1 Die Rhizosphäre und deren Besiedlung	6
2.2 Pflanzliche Abwehrmechanismen	7
2.2.1 Die hypersensitive Reaktion (HR)	8
2.2.2 Die systemisch erworbene Resistenz (SAR)	9
2.2.3 Die induzierte systemische Resistenz (ISR)	9
3. ZIELE DIESER ARBEIT	12
II MATERIAL UND METHODEN	13
1. MATERIAL	13
1.1 Häufig verwendete Lösungen und Puffer	13
1.2 Nährmedien	16
1.3 Hemmstoffe	17
1.4 Chemikalien und Lösungen	17
1.5 N-Acyl-DL-Homoserinlactone (AHL)	19
1.6 Bakterienstämme	20
2. METHODEN	20
2.1 Anzucht und Stammhaltung der verwendeten Mikroorganismen	20
2.2 <i>Arabidopsis</i> im monoxenischen System, Wachstumsbedingungen und Behandlungen	21
2.2.1 Sterilisation der Samen	21
2.2.2 Bodenkultur-Inokulation der Keimlinge mit verschiedenen Bakterienstämmen zur Analyse der Genexpression	21
2.2.2.1 Vorbereitung der Vitro-Vent-Boxen	21
2.2.2.2 Aufbringen der Samen und Wachstum	22
2.2.2.3 Inokulation der Keimlinge	22
2.2.3 Hydroponische Kultur - Inokulation von <i>Arabidopsis thaliana</i> mit N-Hexanoyl-DL- Homoserinlacton zur Analyse der Genexpression	23
2.2.4 Hydroponische Kultur - Inokulation von <i>Arabidopsis thaliana</i> mit <i>Serratia liquefaciens</i> MG1::gfp	24
2.2.5 Bestimmung der Wurzellänge und des Blattrosettendurchmessers im hydroponischen System nach Zugabe verschiedener AHLs	25
2.3 Wurzelkeimzahlbestimmung	25
2.4 Pathogeninfektion mit <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> DC3000 (Pst DC3000)	26
2.4.1 Pathogeninfektionen im Bodensystem	26
2.4.1.1 Herstellung der <i>Pseudomonas</i> -Zellsuspension	26
2.4.1.2 Vakuuminfiltration	27
2.4.1.3 Bestimmung der Pathogenkeimzahl innerhalb des Blattgewebes	27
2.4.2 Pathogeninfektionen im hydroponischen System	28
2.5 Isolation der Gesamt-RNA	28
2.6 RNA-Qualitätskontrolle	29
2.7 DNA-Mikroarray	30

2.7.1 Markierung der Proben mit Fluoreszenzfarbstoffen.....	30
2.7.1.1 Aminoallyl-Labeling.....	30
2.7.1.2 Aufreinigung der cDNA	31
2.7.1.3 Kopplung der Aminoallyl-cDNA an die Cy-Fluoreszenzfarbstoffe	31
2.7.1.4 Aufreinigung zur Entfernung ungebunden Farbstoffes.....	32
2.7.2 Hauseigener <i>A. thaliana</i> -cDNA-Microarray	32
2.7.2.1 Blockierung freier Aldehydgruppen	33
2.7.2.2 Prähybridisierung.....	34
2.7.2.3 Hybridisierung	34
2.7.3 Arabidopsis 3 Oligo Microarray von Agilent.....	35
2.7.4 Auswertung	36
2.8 Realtime quantitative PCR (qRT PCR) der <i>Arabidopsis-Response</i> -Regulatoren (ARRs)	37
2.8.1 Primer.....	37
2.8.2 cDNA-Synthese.....	37
2.8.3 PCR-Amplifikation	38
2.8.4 Auswertung	38
2.9 Bestimmung der Hormonkonzentrationen in Blatt- und Wurzelmaterial.....	39
2.10 Detektion von AHLs in <i>A. thaliana</i> mittels FTICR-Massenspektrometrie	41
III ERGEBNISSE.....	42
1. INTERAKTION VON <i>A. THALIANA</i> MIT BAKTERIELLEN QUORUM-SENSING-SIGNALEN N-ACYL-DL-HOMOSERINLACTONE	42
1.1 Analyse der Genexpression nach Inokulation von <i>A. thaliana</i> -Wurzeln mit HHL	42
1.1.1 Gesamtzahl aktivierter und reprimierter Gene im Überblick	42
1.1.2 Funktionelle Klassifizierung induzierter Gene.....	43
1.1.3 Häufig vorkommende Genfamilien.....	45
1.1.4 Induktion von Genen des Phytohormonsystems durch HHL	48
1.2 Reprimierung der <i>Arabidopsis-Response</i> -Regulatoren (ARRs).....	51
1.3 Pathogeninfektion mit <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> DC3000 (Pst DC3000)	53
1.4 Bestimmung der Phytohormonkonzentrationen in Blatt- und Wurzelgewebe	54
1.4.1 Auxin (IES)-Konzentration.....	55
1.4.2 Cytokinin (CK)-Konzentrationen.....	56
1.4.3 Verhältnis IES:aktives Cytokinin.....	58
1.5 Wurzelwachstumsstimulierende Wirkung durch AHLs	59
1.6 Nachweis von HHL und DHL in Blatt- und Wurzelgewebe durch FTICR-MS.....	60
2. INDUKTION SYSTEMISCHER RESISTENZ UND WACHSTUMSSTIMULIERENDER WIRKUNG IN <i>A. THALIANA</i> DURCH RHIZOSPÄRENBAKTERIEN.....	63
2.1 Nachweis der Wurzelbesiedlung von <i>A. thaliana</i> mit <i>Serratia liquefaciens</i> MG1::gfp und MG44::gfp.....	63
2.2 Wachstumsstimulierende Wirkung durch <i>Serratia liquefaciens</i> MG1::gfp und MG44::gfp	64
2.3 Induzierte systemische Resistenz in <i>A. thaliana</i>	66
2.3.1 Pathogeninfektion mit <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> DC3000 (Pst DC3000).....	66
2.3.2 Analyse der Genexpression vor und nach Pathogenbehandlung im Bodensystem	67
2.3.3 Analyse der Genexpression nach Inokulation von <i>Serratia liquefaciens</i> MG1 im hydroponischen System.....	72
IV DISKUSSION.....	75
1. Einfluss bakterieller Quorum-Sensing-Signale auf das Phytohormonsystem in <i>A. thaliana</i>	75
2. Wachstumsstimulierende Wirkung durch AHLs	79
3. AHLs und systemische Resistenz in <i>A. thaliana</i>	82
4. Vergleich der Transkriptanalyse nach HHL Behandlung mit weiteren bakteriellen Elicitoren wie Harpin und LPS	83
5. Induzierte systemische Resistenz und Wachstumsstimulation durch Rhizosphärenbakterien.....	85

E Literaturverzeichnis.....	89
F Danksagung.....	100
G Anhang.....	101
H Lebenslauf.....	142

Publikationen und Tagungen

Publikationen:

Klein I, von Rad U, Dobrev PI, Kottova J, Zazimalova E, Fekete A, Hartmann A, Schmitt-Kopplin P, Durner J (2007) Plant growth promoting effects by bacterial quorum sensing signals: N-acyl-L-homoserine lactones induce massive changes in gene expression, hormonal levels and root growth in *Arabidopsis thaliana*. (eingereicht in: *The Plant Journal*)

Rothballer M, Schmid M, Klein I, Gattinger A, Grundmann S, Hartmann A (2006) *Herbaspirillum hiltneri* sp. nov., isolated from surface-sterilized wheat roots. *Int J Syst Evol Microbiol* **56**: 1341-1348

Tagungen:

12th International Congress on Molecular Plant-Microbe Interactions. Merida, Yucatan, Mexico, 14. bis 19. Dezember 2005: **Klein I, von Rad U, Hartmann A, Durner J** (2005). Induction of systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by Rhizobacteria. Poster

International Workshop: Development and control of functional biodiversity at micro- and macro-scales. Neuherberg/München, Deutschland, 5. bis 7. Oktober 2005: **Klein I, von Rad U, Hartmann A, Durner J** (2005). Induction of systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by Rhizobacteria. Poster

International Congress: Rhizosphere 2004 Perspectives and Challenges – A tribute to Lorenz Hiltner. München, Deutschland, 12. bis 17. September 2004: **Klein I, von Rad U, Rothballer M, Hartmann A, Durner J** (2004). Induction of systemic resistance in *Arabidopsis thaliana* by plant activators and rhizobacteria. Poster

A Zusammenfassung

Die Verwendung von Rhizosphärenbakterien, die das pflanzliche Wachstum stimulieren (PGPR: *plant growth promoting rhizobacteria*), ist ein neuartiger und ökologischer Ansatz, um die landwirtschaftliche Produktivität beim Anbau von Nutzpflanzen zu erhöhen. In mehreren Studien konnte inzwischen gezeigt werden, dass die Kolonisierung von Wurzeln durch nichtpathogene Rhizosphärenbakterien zu einer erhöhten Abwehrkapazität gegen verschiedene Pflanzenpathogene führen kann. Die Wechselwirkung von *Arabidopsis thaliana* mit verschiedenen Rhizosphärenbakterien und deren *Quorum-Sensing*-Signalen N-Acyl-Homoserinlacton wurde in der vorliegenden Arbeit untersucht.

Die Interaktion der wurzelassoziierten Bakterien *Serratia liquefaciens* MG1 (bildet BHL und HHL) und *Serratia liquefaciens* MG44 (AHL-negative Mutante von MG1) mit *Arabidopsis thaliana* wurde in einem axenischen System analysiert. Die Kolonisierung von *Arabidopsis*-Wurzeln durch die beiden *Serratia*-Stämme löste in der Pflanze eine wachstumsstimulierende Wirkung und eine systemische Resistenz gegen den blattpathogenen Stamm *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 aus. Ein direkter Einfluss der von *Serratia liquefaciens* MG1 gebildeten AHLs auf diese beiden Effekte konnte nicht gezeigt werden. Die Ergebnisse der Transkriptanalyse wiesen sowohl auf einen von Salizylsäure (z. B. durch Expression verschiedener PR-Proteine) als auch auf einen von Jasmonsäure und Ethylen (z. B. durch Expression von HEL, PDF1.2 und LOX2) abhängigen Signaltransduktionsweg hin, der zu einer erhöhten systemischen Resistenz in *Arabidopsis thaliana* führte. Der Einfluß der AHLs auf eine induzierte systemische Resistenz gegen Pathogene konnte durch Versuche mit Tomatenpflanzen nachgewiesen werden (Schuhegger et al., 2006). In *Arabidopsis thaliana* konnte diese erhöhte systemische Resistenz nach Applikation von HHL an Wurzeln nicht bestätigt werden.

Die vor allem von gramnegativen Bakterien gebildeten *Quorum-Sensing*-Signale N-Acyl-L-Homoserinlactone ermöglichen den Mikroorganismen in Abhängigkeit von der Dichte ihrer Zellpopulation eine Regulation der Genexpression. Bisher ist nur sehr wenig darüber bekannt, auf welche Art und Weise Pflanzen auf diese bakteriellen Signale reagieren. Aufgrund von Versuchen in dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass der Kontakt von *Arabidopsis thaliana* Wurzeln mit N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton (HHL) zu deutlichen Änderungen auf Transkriptebene in Wurzeln und Blättern führt. Insbesondere wurden Gene, die im Zusammenhang mit pflanzlichem Zellwachstum stehen, nach Behandlung der Wurzeln mit HHL differentiell transkribiert. Hierzu zählten u. a. Proteine der Expansinfamilie,

Arabinogalactan-Proteine und Gene des pflanzlichen Hormonsystems. Insbesondere die zwei Phytohormone Auxin und Cytokinin spielen in der Entwicklung von Wurzeln und Blättern eine wichtige Rolle. Die Genexpressionsanalyse ergab eine Aktivierung verschiedener auxin- und eine Reprimierung cytokininabhängiger Gene. So wurden z. B. in Blättern sechs verschiedene Typ-A-*Arabidopsis-Response*-Regulatoren (ARR3, ARR4, ARR5, ARR6, ARR7 und ARR15), von denen bekannt ist, dass sie in die Signaltransduktion von Cytokinin involviert sind, zu allen getesteten Zeitpunkten signifikant reprimiert. Die Inokulation der Wurzeln mit den kurzkettigen AHLs N-Butanoyl-DL-Homoserinlacton (BHL) und N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton führte außerdem zu einer Erhöhung des Wurzellängenwachstums. Die Bestimmung der Pflanzenhormonkonzentrationen in Wurzeln und Blättern ergab eine Veränderung des Auxin:Cytokinin-Verhältnisses in Richtung eines höheren Auxinlevels. Dieses veränderte Auxin:Cytokinin-Verhältnis sowie die Expression zahlreicher Gene des pflanzlichen Hormonsystems könnten eine Ursache für die wachstumsstimulierende Wirkung durch kurzkettige AHLs sein.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass bakterielle *Quorum-Sensing*-Signale zu Veränderungen auf hormoneller und Genexpressions-Ebene führen, die einen wachstumsstimulierenden Effekt in der Pflanze auslösen, aber keinen Einfluss auf eine induzierte systemische Resistenz in *Arabidopsis* haben.

Summary

The use of plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) is a novel and ecological approach to increase agricultural productivity of crop plants. Colonization of roots by nonpathogenic rhizobacteria has been shown to induce an enhanced defensive capacity against diverse plant pathogens. I studied the interaction of *Arabidopsis thaliana* with rhizobacteria and their quorum sensing signals N-Acyl-L-homoserinelactones (AHLs).

Axenic cultures with the root associated bacteria *Serratia liquefaciens* MG1 (produces BHL and HHL) and *Serratia liquefaciens* MG44 (AHL negative mutant of strain MG1) were tested. Colonization of *Arabidopsis* roots by *Serratia liquefaciens* MG1 and MG44 elicited an plant growth promoting effect in *Arabidopsis* and protected the plant systemically against the bacterial leaf pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000. The influence of AHLs produced by *Serratia liquefaciens* MG1 on these effects couldn't be displayed. Results of gene expression analysis indicated an increase of defence related transcripts, dependent on salicylic acid (e.g. expression of different PR proteins) as well as jasmonic acid and ethylene (e.g. expression of HEL, PDF1.2 and LOX2) dependent signal transduction pathway. The influence of AHLs on induced resistance against pathogens was shown for tomato (Schuhegger et al., 2006). In *Arabidopsis thaliana* no increased systemic resistance after application of HHL to plant roots was proven.

Bacterial quorum sensing signals N-acyl-L-homoserine lactones enable bacterial cells to regulate gene expression depending on population density. Only little is known about the molecular ways of plants reacting to these bacterial signals. Here we show that the contact of *Arabidopsis thaliana* roots with N-hexanoyl-DL-homoserine-lactone (HHL) resulted in distinct transcriptional changes in roots and shoots, respectively. In particular cell growth related genes such as expansin family proteins in leaf tissue and arabinogalactan-proteins in root tissue as well as growth hormone regulated genes showed changes in their expression after HHL treatment. Especially the two phytohormones auxin and cytokinin play important roles in plant growth, particularly in root and shoot development. Here, many auxin-responsive genes were activated in root and leaf tissue. In contrast, two-component response regulator (ARR) genes of the type-A class (ARR3, ARR5, ARR6, ARR7 and ARR15) involved in cytokinin signalling were down-regulated in leaf tissue at any time-point. The inoculation of roots with different types of AHLs leads predominantly for short chain HHL and N-butyryl-DL-homoserine lactone (BHL) to root elongation. Determination of plant hormone concentrations in root and shoot tissues indicated alterations of auxin to cytokinin

ratio towards higher auxin levels. Alterations of phytohormone concentrations in leaves and roots as well as expression of numerous genes belonging to plant hormone system could be the reason for growth promoting effects by short chain AHLs.

In sum, the bacterial quorum sensing signal AHL seems to influence plant growth and changes in hormonal levels and pattern of gene expression but doesn't have an effect on induced systemic resistance in *Arabidopsis*.

B Abkürzungen

°C	Grad Celsius
μ	Mikro (10 ⁻⁶)
<i>A. thaliana</i>	<i>Arabidopsis thaliana</i>
aa-dUTP	5-(3-Aminoallyl)-2'-Desoxyuridine 5'-Triphosphat
AHL	<i>N</i> -Acyl-DL-Homoserinlacton
Amp	Ampicillin
ARR	<i>Arabidopsis-Response-Regulator</i>
AtVSP	<i>Arabidopsis thaliana vegetativ- storage-Protein</i>
BHL	<i>N</i> -Butanoyl-DL-Homoserinlacton
bp	Basenpaare
C	Kohlenstoff
CHI	Chitinase
CK	Cytokinin
cm	Zentimeter
d	Tag
dATP	desoxy-Adenosintriphosphat
dCTP	desoxy-Citidintriphosphat
dDHL	<i>N</i> -Dodecanoyl-DL-Homoserinlacton
DEPC	Diethyl-Pyrocarbonat
dGTP	desoxy-Guanosintriphosphat
DHL	<i>N</i> -Decanoyl-DL-Homoserinlacton
DMF	Dimethylformamid
DNA	Desoxyribonukleinsäure
dNTP	desoxy-Nukleotidtriphosphat
dTTP	desoxy-Thymidintriphosphat
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
et al.	et alii
ET	Ethylen
EtOH	Ethanol
FG	Frischgewicht
g	Gramm
<i>gfp</i>	Gen, kodierend für das grün fluoreszierende Protein
GFP	grün fluoreszierendes Protein
h	Stunde
H ₂ O _{dem.}	entionisiertes Wasser
H ₂ O _{reinst}	entsalztes und filtriertes Wasser
HEL	<i>hevein-like</i> -Protein
HHL	<i>N</i> -Hexanoyl-DL-Homoserinlacton
HL	Homoserinlacton
HR	hypersensitive response
IAA	indole-3-acetic acid
IES	Indol-3-Essigsäure
ISR	induzierte systemische Resistenz
JA	Jasmonsäure
KBE	koloniebildende Einheiten
Km	Kanamycin
l	Liter
LOX	Lipoxygenase
LPS	Lipopolysaccharide
M	Molar
MAP	<i>mitogen-activated protein</i>
MES	2-Morpholinoethansulfonsäure

min	Minute
ml	Milliliter
MOPS	3-(4-Morpholino)propansulfonsäure
MS	Murashige & Skoog
MW	Mittelwert
nm	Nanometer
NO	Stickoxid
NPR	<i>nonexpressor of pathogenesis-related genes</i>
OD _x	optische Dichte, gemessen bei einer Wellenlänge von x nm
OHHL	N-(3-Oxohexanoyl)-DL-Homoserinlacton
OHL	N-Octanoyl-DL-Homoserinlacton
Pa	Pascal
PAL	<i>phenylalanine ammonnia-lyase</i>
PAMP	<i>pathogen-associated molecular pattern</i>
PBS	phosphatgepufferte saline Lösung
PCD	<i>programmed cell death</i>
PDF	<i>plant defensin</i> Gen
PGPB	<i>plant growth promoting bacteria</i>
PGPR	<i>plant growth promoting rhizobacteria</i>
PP	Polypropylen
PR	<i>pathogenesis related</i>
PRR	<i>pattern recognition receptors</i>
Pst DC3000	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> DC3000
qRT PCR	<i>Realtime quantitative Polymerase Chain Reaction</i>
QSI	<i>quorum-sensing-interfering</i>
rcf	<i>relative centrifugal force</i>
Rif	Rifampicin
RNA	Ribonukleinsäure
ROS	reaktive Sauerstoffspezies
rpm	<i>rounds per minute</i>
RT	Raumtemperatur
<i>S. liquefaciens</i>	<i>Serratia liquefaciens</i>
SA	Salizylsäure
SAR	systemisch erworbene Resistenz
SDS	Natriumdodecylsulfat
sec	Sekunde
sp.	Spezies
ss	<i>single stranded</i>
SSC	<i>saline sodium citrat</i>
ssDNA	<i>salmon sperm</i> DNA
SSPE	<i>Saline-sodium phosphate</i> -EDTA
Tc	Tetracyclin
tDHL	N-Tetradecanoyl-DL-Homoserinlacton
U	Unit
UV	Ultraviolett
v/v	Volumen/Volumen
w/v	Masse/Volumen

C Abbildungsverzeichnis

ABBILDUNG 1: Grundstruktur N-Acyl-L-Homoserinlacton (nach Fuqua et al. (2001)).....	1
ABBILDUNG 2: Regulation der Biolumineszenz in <i>Vibrio fischeri</i> (nach Whitehead et al. (2001)).....	2
ABBILDUNG 3: Übersichtsmodell der Signaltransduktionswege, die zu einer systemischen Resistenz in <i>Arabidopsis</i> führen (nach Van Loon et al. (2005) und Ton et al. (2006)).....	11
ABBILDUNG 4: <i>Arabidopsis thaliana</i> in sterilem Bodensystem.	23
ABBILDUNG 5: Steriles Wachstum von <i>A. thaliana</i> auf Nährmedium.....	24
ABBILDUNG 6: Gesamtzahl differentiell regulierter Gene in <i>A. thaliana</i> 4 h, 1 d und 4 d nach Inokulation des Wurzelsystems mit HHL.	43
ABBILDUNG 7: Funktionelle Klassifizierung differentiell regulierter Gene in <i>A. thaliana</i> -Blättern und -Wurzeln 4 h, 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung.	44
ABBILDUNG 8: Klassifizierung differentiell transkribierter Gene nach HHL-Behandlung in neun häufig vorkommende Genfamilien.....	46
ABBILDUNG 9: Phylogenetischer Baum der <i>Arabidopsis-Response-Regulatoren</i> (ARRs) (nach To et al. (2004)).....	53
ABBILDUNG 10: Pathogeninfektion mit <i>Pst</i> DC3000 4 d nach Inokulation des <i>A. thaliana</i> -Wurzelsystems mit HHL.....	54
ABBILDUNG 11: Freie IES in Blättern und Wurzeln.....	55
ABBILDUNG 12: Aktive Cytokinine in Blättern und Wurzeln.	56
ABBILDUNG 13: Konzentrationsbestimmung nicht aktiver Cytokinin-Metabolite in Blättern und Wurzeln 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung.....	57
ABBILDUNG 14: Verhältnis IES:aktives Cytokinin.....	58
ABBILDUNG 15: Wurzelwachstumsstimulierende Wirkung durch verschiedene AHLs.	59
ABBILDUNG 16: Erhöhung der Wurzellänge durch HHL.	60
ABBILDUNG 17: FTICR-MS Spektrum aus Blattextrakten 1 d und 4 d nach Inokulation von <i>A. thaliana</i> mit HHL.....	61
ABBILDUNG 18: Messung der HHL- und DHL-Anreicherung in Blattextrakten durch FTICR-MS 4 d und 14 d nach Inokulation von <i>A. thaliana</i> -Wurzeln.	62
ABBILDUNG 19: Messung der HHL- und DHL-Anreicherung in Wurzelextrakten durch FTICR-MS 4 d und 14 d nach Inokulation von <i>A. thaliana</i> -Wurzeln.....	62
ABBILDUNG 20: Wurzelbesiedlung von <i>A. thaliana</i> mit <i>S. liquefaciens</i> MG1::gfp und MG44::gfp.....	64
ABBILDUNG 21: Wachstumsstimulierende Wirkung in <i>A. thaliana</i> durch <i>S. liquefaciens</i> MG1::gfp und MG44::gfp.....	65

ABBILDUNG 22: Durchmesser der Blattrosette nach Inokulation mit <i>S. liquefaciens</i> MG1::gfp und MG44::gfp.....	66
ABBILDUNG 23: Induzierte systemische Resistenz in <i>A. thaliana</i>	67
ABBILDUNG 24: Zusammenfassung signifikant aktivierter und reprimierter Gene in Blättern nach Inokulation von <i>A. thaliana</i> -Wurzeln mit Rhizosphärenbakterien und anschließender Pathogenbehandlung im Bodensystem.....	71
ABBILDUNG 25: Effekte des Auxin:Cytokinin-Verhältnisses auf die Entwicklung pflanzlicher Gewebekulturen (Abbildung aus einer Veröffentlichung von Amasino (2005)).	76
ABBILDUNG 26: Modell der Cytokinin-Signaltransduktion in <i>A. thaliana</i> (nach Sheen (2002)).	78

D Tabellenverzeichnis

TABELLE 1: Beispiele für AHLs in pflanzenassoziierten Bakterien (nach Newton (2004)).	3
TABELLE 2: Verwendete N-Acyl-DL-Homoserinlactone	19
TABELLE 3: Verwendete Bakterienstämme	20
TABELLE 4: Verwendete Primer für die qRT PCR der <i>Arabidopsis-Response-Regulatoren</i> (ARRs)	37
TABELLE 5: Differentielle Transkription von Genen des Phytohormonsystems nach Behandlung des <i>A. thaliana</i> -Wurzelsystems mit 10 µM HHL.	50
TABELLE 6: Reprimierung der Typ-A-ARRs in Blättern nach Behandlung des <i>A. thaliana</i> -Wurzelsystems mit HHL.	52
TABELLE 7: Analyse der Genexpression in Blättern nach Inokulation der Wurzeln mit <i>S. liquefaciens</i> MG1 und MG44 sowie nach Pathogenbehandlung im Bodensystem (BIOP Array 2).	69
TABELLE 8: Analyse der Genexpression in Blättern und Wurzeln 7 d nach Inokulation der Wurzeln mit <i>S. liquefaciens</i> MG1 im hydroponischen System (BIOP Array 2). ..	73

I Einleitung

1. Quorum sensing

Bakterien sind keine isolierten einzelnen Organismen, wie ursprünglich vermutet wurde, sondern haben die Fähigkeit zu kommunizieren, indem sie kleine Signalmoleküle, so genannte *autoinducer*, produzieren und in die Umgebung abgeben. Durch diese Moleküle, die in ihrer Konzentration in Abhängigkeit von der Zelldichte ansteigen, können Bakterien zwischen hohen und niedrigen Zelldichten unterscheiden. Übersteigt die Konzentration dieser Signalmoleküle einen Schwellenwert, wird die Expression bestimmter Gene ausgelöst. Unter dem als *quorum sensing* bezeichneten Phänomen versteht man daher die Regulation der Genexpression in Abhängigkeit von der Dichte der Zellpopulation (Miller and Bassler, 2001). Auf diese Weise können sich Bakterien wie multizelluläre Organismen verhalten und Vorteile genießen, die für sie als Individuum unerreichbar wären. Die meisten *quorum-sensing*-kontrollierten Prozesse sind erst dann nützlich, wenn sie simultan von vielen Zellen ausgeführt werden (Waters and Bassler, 2005). Grampositive und Gramnegative Bakterien verwenden diese Art der Kommunikation, um verschiedenste physiologische Prozesse wie z. B. Symbiose, Virulenz, Konjugation, Antibiotikabildung, Beweglichkeit oder die Bildung von Biofilmen zu regulieren. Grampositive Bakterien verwenden als Signalmoleküle meist oligo-Peptide. Wesentlich besser untersucht sind allerdings *N*-Acyl-L-Homoserinlactone (AHLs), die im Allgemeinen von Gramnegativen Bakterien zur Kommunikation verwendet werden (Miller and Bassler, 2001). AHLs bestehen aus einem Lactonring und einer Acyl-Seitenkette, die in ihrer Länge und der Art der Substitution variieren kann (Fuqua et al., 2001). Die Seitenkette kann aus 4 bis 12 C-Atomen bestehen. Als Substituent (R) kann eine Carbonyl(=O), eine Hydroxylgruppe (-OH) oder ein Wasserstoffatom an die Seitenkette gebunden sein.

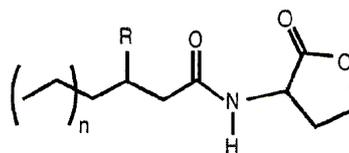


Abbildung 1: Grundstruktur *N*-Acyl-L-Homoserinlacton (nach Fuqua et al. (2001)).

Entdeckt wurde das Phänomen *quorum sensing* in dem marinen Leuchtbakterium *Vibrio fischeri* (Nealson et al., 1970; Hastings and Nealson, 1977; Nealson and Hastings, 2006). *Vibrio fischeri* lebt in Symbiose mit verschiedenen marinen Lebewesen und zeigt eine zell-dichte-abhängige Regulation der Biolumineszenz (Abbildung 2). In den Leuchtorganen dieser Tiefseeorganismen wird *Vibrio fischeri* mit den nötigen Nährstoffen und Sauerstoff versorgt. Von den Fischen wiederum wird die Biolumineszenz u. a. zur Tarnung durch Gegenillumination, zum Beutefang durch positive Phototaxis oder zur Kommunikation, z. B. bei der Partnererkennung, eingesetzt (Visick and Ruby, 2006).

Das Biolumineszenz-Gencluster besteht aus acht *Lux*-Genen (*luxA-E*, *luxG*, *luxI* und *luxR*), wobei als wichtige Regulatoren für die Biolumineszenz *luxI* und *luxR* fungieren (Whitehead et al., 2001). Durch *luxI* werden die *Quorum-Sensing*-Signalmoleküle OHHL (N-(3-Oxo-hexanoyl)-DL-Homoserinlacton) gebildet. Sobald die Signalmoleküle eine genügend hohe Konzentration erreicht haben, binden sie an das Regulatorprotein LuxR, welches dadurch aktiviert wird. Bindet LuxR dann an die so genannte *lux box*, wird die Transkription der Biolumineszenzgene stimuliert, wodurch sowohl Licht emittiert als auch die Homoserinlactonproduktion weiter erhöht wird.

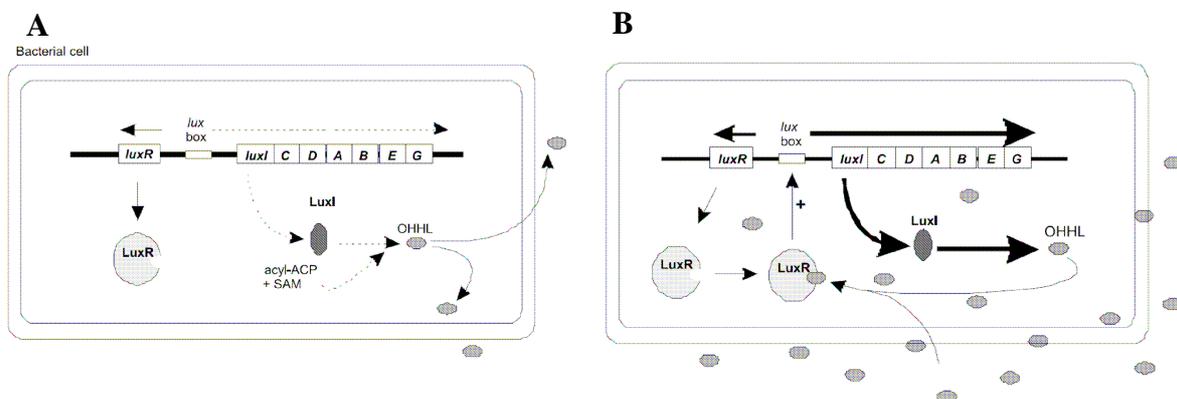


Abbildung 2: Regulation der Biolumineszenz in *Vibrio fischeri* (nach Whitehead et al. (2001)).

(A) Niedrige Zelldichte: Transkription der Biolumineszenzgene (*luxICDABEG*) ist schwach und führt zu keiner Lichtemission aufgrund niedriger OHHL-Konzentrationen. (B) Hohe Zelldichte: Kritische OHHL-Konzentration wird erreicht, dadurch bindet OHHL an LuxR und stimuliert die Transkription der Biolumineszenzgene. Daraus folgen eine schnelle Amplifikation von OHHL und die Emission von Licht.

1.1 *Quorum sensing in pflanzenassoziierten Bakterien*

Viele pflanzenassoziierte Bakterien nutzen so genannte *autoinducer*-Moleküle, wie z. B. die *N*-Acyl-L-Homoserinlactone, um verschiedenste Verhaltensweisen wie Konjugation, Pathogenität, Rhizosphärenkolonisierung oder die Produktion antipilzlicher Metabolite zu regulieren. In Studien von Cha et al. (1998) konnte in fast alle pflanzenassoziierten *Agrobacterium*-, *Rhizobium*- und *Pantoea*-Isolate sowie bei der Hälfte der *Erwinia*- und *Pseudomonas*-Isolate die Synthese von AHL-Signalmolekülen nachgewiesen werden. In pflanzenassoziierten Bakterien wurden die *N*-Acyl-L-Homoserinlactone sowohl in Pathogenen als auch in symbiotisch lebenden sowie in *Biocontrol*-Stämmen gefunden (Newton and Fray, 2004). Tabelle 1 zeigt einige Beispiele für AHLs in pflanzenassoziierten Bakterien und deren jeweiligen durch AHL regulierten Phänotyp.

Tabelle 1: Beispiele für AHLs in pflanzenassoziierten Bakterien (nach Newton (2004)).

Signalmolekül	Bakterium	Regulierte Funktion
N-Butanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Serratia liquefaciens</i>	Antibiotikaproduktion, Schwärmen
N-Hexanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Pseudomonas aureofaciens</i>	Antifungale Eigenschaften (Produktion von Phenazin)
N-Hexanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Chromobacterium violaceum</i>	Violaceinproduktion
N-3-oxo-Hexanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Erwinia carotovora</i>	Produktion von Exoenzymen und Carbapenem
N-Septanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Rhizobium leguminosarum</i>	Funktion unbekannt
N-Octanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Burkholderia sp.</i>	Antifungale und nematozide Eigenschaften, Biofilmbildung
N-Octanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Agrobacterium tumefaciens</i>	Ti-Plasmid-Transfer
N-3-oxo-Dodecanoyl-L-Homoserinlacton	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Biofilmbildung

Auch in der Rhizosphäre von Weizen- und Tomatenpflanzen konnten etwa 10 Prozent der bakteriellen Gesamtpopulation als AHL-Produzenten verschiedenster Gattungen detektiert werden (Pierson et al., 1998; Steidle et al., 2001).

Das in dieser Arbeit verwendete Bakterium *Serratia liquefaciens* ist ein opportunistischer Pathogen im Menschen, der ebenfalls ein AHL-vermitteltes *Quorum-sensing*-System besitzt und eine große Anzahl verschiedenster Oberflächen in Wasser, im Boden, aber auch in Pflanzen (z. B. das Wurzelsystem) und im Menschen besiedeln kann (Labbate et al., 2004). Die Fähigkeit zu schwärmen ist in *Serratia liquefaciens* MG1 unter der spezifischen Kontrolle des *swrA*-Genes durch AHL-Signalmoleküle reguliert. Dieses für eine Peptid-Synthase kodierende Gen katalysiert die Synthese von Serrawettin W2, welches die Oberflächenspannung herabsetzt und somit das Schwärmen auf Oberflächen ermöglicht. Die zwei wichtigen Regulatoren werden dabei in Anlehnung an das System in *Vibrio fischeri* als SwrI (synthetisiert N-Butanoyl-DL-Homoserinlacton und N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton) und SwrR (AHLs binden an den Regulator SwrR) bezeichnet (Eberl et al., 1996).

1.2 Wirkung bakterieller *Quorum-sensing*-Signale auf Eukaryonten

In den letzten Jahren konnte in zahlreichen Studien gezeigt werden, dass Eukaryonten in der Lage sind, bakterielle *Quorum-sensing*-Signale zu detektieren und auf diese in unterschiedlicher Art und Weise zu reagieren. So stimulieren z. B. die *Quorum-sensing* Signale des opportunistisch humanpathogenen Bakteriums *Pseudomonas aeruginosa* verschiedene Signalwege im Wirt und aktivieren dadurch die Immunantwort der Zelle (Smith and Iglewski, 2003; Wagner et al., 2006). In Studien von DiMango et al. (1995) konnte gezeigt werden, dass aufgereinigtes 3O-C₁₂-HSL die Produktion von Interleukin-8 (IL-8), einem körpereigenen Zytokin, in humanen bronchialen Epithelzellen stimuliert. Diese Produktion von IL-8 wiederum regt bestimmte Zellen des Immunsystems wie z. B. Leukozyten zur Aktivierung an. Außerdem konnte nachgewiesen werden, dass 3O-C₁₂-HSL die Expression weiterer Chemokine stimulieren kann, die u. a. zu einer Migration und Aktivierung von Monozyten und T-Lymphozyten führt (Smith et al., 2002).

Eukaryonten besitzen aber auch die Fähigkeit, die bakterielle Kommunikation zu stören, indem sie molekulare Signale produzieren, die mit dem bakteriellen *Quorum-sensing*-System interagieren. Diese so genannten QSI-Verbindungen (*quorum-sensing-interfering* QSI) sind von großem Interesse insbesondere in der klinischen Forschung, hinsichtlich ihrer potentiellen

Eigenschaft als mikrobielle Kontrollagenzien (Gonzalez and Keshavan, 2006). Die QSI-Verbindungen können sowohl die Struktur der *autoinducer*-Moleküle und/oder deren Funktion imitieren als auch antagonistisch wirken (Teplitski et al., 2000). Sie können aber auch auf andere Komponenten des *Quorum-sensing*-Systems wie z. B. die Regulatorproteine oder die *autoinducer*-Synthase störend wirken (Manefield et al., 2002; Keshavan et al., 2005). Verbindungen, die Strukturähnlichkeiten zu AHLs besitzen, sind z. B. die Furanone, die unter anderem mit der in *Serratia liquefaciens* durch AHL regulierten Fähigkeit des Schwärmens interferieren können (Givskov et al., 1996). Auch die Virulenz des opportunistisch pathogenen Bakteriums *Pseudomonas aeruginosa* kann mit Hilfe halogener Furanone unterdrückt werden (Hentzer et al., 2003). Der praktische Nutzen dieser Furanone ist allerdings aufgrund ihrer Zytotoxizität und ihrer Instabilität stark eingeschränkt.

In vielen pflanzenassoziierten Bakterien regulieren die AHLs das Verhalten zwischen den mikrobiellen Populationen und ihrem pflanzlichen Wirt, so z. B. die Pathogenität, die Fähigkeit, die Rhizosphäre zu besiedeln, oder den konjugalen Plasmidtransfer (Newton and Fray, 2004). Allerdings gibt es bis zum heutigen Zeitpunkt nur wenige Informationen darüber, in welcher Art und Weise Pflanzen auf das Vorkommen bakterieller AHLs reagieren. Experimente mit dem AHL-produzierenden Stamm *Serratia liquefaciens* MG1 in der Rhizosphäre von Tomatenpflanzen ergaben eine erhöhte systemische Resistenz gegen den blattpathogenen Pilz *Alternaria alternata* im Vergleich zu dem AHL-negativen Stamm des Bakteriums. Des Weiteren zeigte sich in Makroarray-Experimenten, dass AHL-Moleküle zu einer systemischen Induktion von Salicylsäure und Ethylen abhängigen Abwehrgenen führen (Schuhegger et al., 2006). Die Inokulation von Bohnenwurzeln mit Homoserinlacton (HL), einem Abbauprodukt der AHLs durch Bodenbakterien, führte zu einem erhöhten stomatalen Gasaustausch. Dies ist sowohl für die Pflanze als auch für die wurzelkolonisierenden Bakterien von Vorteil, aufgrund einer erhöhten Aufnahme mineralischer Nährstoffe (Joseph and Phillips, 2003).

In einer weiteren Studie wurde die Reaktion der Pflanzen auf bakterielle *Quorum-sensing*-Signale mittels Proteom-Analyse untersucht. In der Modell-Leguminose *Medicago truncatula* konnte gezeigt werden, dass diese eine nanomolare bis mikromolare Konzentration zweier verschiedener AHLs (3-oxo-C₁₂HL und 3-oxo-C_{16:1}HL) detektieren kann und die Pflanze darauf mit einer signifikanten Änderung in der Akkumulation von über 150 Proteinen reagiert hat (Mathesius et al., 2003). Den identifizierten Proteinen konnten u. a. Funktionen in der Pathogenabwehr, energetische und metabolische Aktivitäten, Proteinprozessierungen, stressbedingte Reaktionen sowie Änderungen im Phytohormonsystem zugeordnet werden.

Außerdem konnte gezeigt werden, dass AHLs Auslöser für die Sekretion von *Quorum-sensing*-imitierenden Verbindungen sind. Dadurch erhalten Pflanzen die Fähigkeit, störend auf das *Quorum-sensing* in Rhizosphärenbakterien einwirken zu können (Gao et al., 2003; Mathesius et al., 2003; Bauer and Mathesius, 2004).

2. Pflanzen-Bakterien-Interaktionen

2.1 Die Rhizosphäre und deren Besiedlung

Der Begriff Rhizosphäre wurde erstmals von Lorenz Hiltner (1904) eingeführt und stammt von den griechischen Begriffen „rhiza“ (Wurzel) und „sphere“ (Einflussbereich) ab. Hiltner definierte die Rhizosphäre als den Boden, der die Wurzeln umgibt und in dem mikrobielles Wachstum stimuliert wird. Inzwischen wurde der Begriff erweitert und schließt nun neben dem Boden auch das Wurzelgewebe mit ein, welches von Mikroorganismen besiedelt wird (Pinton et al., 2001). Die mikrobielle Besiedlung der Rhizosphäre wird durch das organische Material, das von den Wurzeln in den angrenzenden Boden abgegeben wird, stimuliert (Whipps, 2001). Insbesondere im Bereich der Rhizoplane, die als direkte Wurzeloberfläche definiert wird, an der Wurzelspitze und an Stellen, an denen Sekundärwurzeln hervorbrechen, werden sehr hohe Mengen an Exsudaten abgegeben, die als chemotaktisch wirksame Verbindungen bewegliche Bakterien anlocken. Unter dem so genannten Rhizosphäreneffekt versteht man daher die quantitative Zunahme der mikrobiellen Besiedlung sowie eine veränderte Zusammensetzung der Mikroflora im Einflussbereich der Wurzel. Zu den wichtigsten Wurzelexsudaten zählen Zucker, Aminosäuren, organische Säuren, Lipide, Wachstumsfaktoren und Enzyme (Curl and Truelove, 1986).

Wurzellosoziierte Bakterien und ihre Produkte können ihrerseits sowohl von positiver als auch von negativer Bedeutung für die Pflanze sein. Zu den positiven Effekten zählt die Stimulation des Wurzel- und somit des Pflanzenwachstums durch so genannte *plant growth promoting rhizobacteria* (PGPR). PGPR können das Pflanzenwachstum durch vielfältige Mechanismen fördern, wie z. B. die Produktion von Phytohormonen (sog. *phytostimulator*), erhöhte Nährstoffversorgung durch Stickstofffixierung, Freisetzung schwerlöslicher Nährelemente wie Phosphaten oder Eisen durch Bildung von Chelatkomplexen, oder durch den Abbau von toxischen Schwermetallen (Whipps, 2001; Morgan et al., 2005). Die Ausscheidung von Phytohormonen, v. a. von Auxinen, Cytokininen und Gibberellinen durch

PGPB kann die Anzahl der Verzweigungen und die Ausdehnung der Wurzeloberfläche erhöhen. Dies ermöglicht den Pflanzen eine erhöhte Nährstoff- und Wasseraufnahme, die wiederum zu einem verbesserten Pflanzenwachstum und erhöhten Ernteerträgen führt (Dobbelaere et al., 2001). Neben diesen positiven Eigenschaften gibt es aber auch für die Pflanze schädliche Einflüsse durch Rhizosphärenbakterien. Vor allem die Bildung von Phytotoxinen, der Konkurrenzkampf um Nährstoffe oder die Verhinderung einer möglichen Mycorrhizierung spielen hier eine wichtige Rolle (Nehl et al., 1996).

Rhizosphärenbakterien werden aber auch aufgrund ihrer so genannten *Biocontrol*-Aktivität zur Unterdrückung von Pflanzenkrankheiten in der Landwirtschaft eingesetzt. Zu den Mechanismen, die für diese *Biocontrol*-Aktivität verantwortlich sind, zählen der Kampf um Nährstoffe, die induzierte systemische Resistenz (siehe 2.2.3, S. 9), der Ausschluss pathogener Bakterien aufgrund der ökologischen Nische und die Produktion anti-pilzlicher Metabolite (Bloemberg and Lugtenberg, 2001). *Biocontrol*-Stämme haben im Gegensatz zu Kunstdünger und Pestiziden den großen Vorteil, für den Menschen nicht toxisch zu sein. Auf dem stetig expandierenden Markt für *Biocontrol*-Produkte konnten sich inzwischen neben den stickstofffixierenden Knöllchenbakterien *Rhizobium* und *Bradyrhizobium*, die als Biodünger bezeichnet werden, auch verschiedene *Pseudomonas*-, *Bacillus*-, *Streptomyces*- und *Agrobacterium*-Stämme etablieren (z. B. PRORADIX[®] mit *Pseudomonas proradix* und FZB24[®] mit *Bacillus subtilis*).

2.2 Pflanzliche Abwehrmechanismen

Um sich selbst vor Krankheiten durch mikrobielle Pathogene und Parasiten zu schützen, haben Pflanzen verschiedene komplexe Abwehrmechanismen entwickelt. Dabei sind die rechtzeitige Erkennung des eindringenden Pathogens und eine schnelle und effektive Aktivierung dieser Abwehrmechanismen von entscheidender Bedeutung. Bei der Erkennung der eindringenden Pathogene unterscheidet man zwischen der bei Pflanzen am weitest verbreiteten nicht-wirtsspezifischen und einer wirtsspezifischen Resistenz (Heath, 2000). Bei der wirtsspezifischen Resistenz interagieren pflanzliche Resistenzproteine (R) mit spezifischen Avirulenzproteinen (Avr) des Pathogens, wodurch eine schnelle Aktivierung verschiedenster Abwehrmechanismen erfolgt (*gene-for-gene recognition*) (Hammond-Kosack and Jones, 1997; Hammond-Kosack and Parker, 2003; Veronese et al., 2003). Diese Form der Resistenz ist oft nur gegen eine oder einige wenige Stämme eines bestimmten Pathogens

gerichtet. Bei der breiter wirkenden nichtwirtsspezifischen oder basalen Resistenz werden Pathogene durch verschiedene so genannte PAMPs (*pathogen-associated molecular pattern*) von der Pflanze erkannt. Bei den PAMPs handelt es sich um allgemeine Elicitoren mit einem konservierten molekularen Muster, die charakteristisch sind für bestimmte Klassen von Mikroorganismen wie z. B. Lipopolysaccharide oder Flagellin (Zipfel and Felix, 2005). Die Detektion der PAMPs erfolgt durch spezifische Rezeptoren (*pattern recognition receptors* PRRs), wodurch die Induktion verschiedenster Abwehrmechanismen erfolgt (Nurnberger and Kemmerling, 2006).

Nach Erkennung des Pathogens erfolgt die Aktivierung der Abwehrreaktionen durch bestimmte Signalmoleküle (z. B. Stickoxid (NO), reaktive Sauerstoffspezies (ROS), Salizylsäure (SA)) und Signaltransduktionskaskaden (z. B. durch Ionenfluss oder über Phosphorylierungsketten durch (MAP-)Kinasen (Garcia-Brugger et al., 2006; Grun et al., 2006)). Die zwei wichtigsten Signalwege, die zu einer systemisch erhöhten Krankheitsresistenz in Pflanzen führen, werden als systemisch erworbene Resistenz SAR (*systemic acquired resistance*) bzw. induzierte systemische Resistenz ISR (*induced systemic resistance*) bezeichnet. Neben diesen beiden eher langsamen Reaktionen der Pflanze auf Pathogene kennt man noch einen weiteren pflanzlichen Abwehrmechanismus. Dieser als hypersensitive Reaktion HR (*hypersensitive response*) bezeichnete Mechanismus ist eine sehr schnelle, aber lokal begrenzte Reaktion der Pflanze auf Pathogene und kann im weiteren Verlauf zur systemisch erworbenen Resistenz führen.

2.2.1 Die hypersensitive Reaktion (HR)

Die hypersensitive Reaktion der Pflanze auf mikrobielle Pathogene wird meist von einem raschen Zelltod rund um die ursprüngliche Infektionsstelle begleitet. Durch diese besondere Form des programmierten Zelltodes PCD (*programmed cell death*) werden Wachstum und Ausbreitung des Schädling verhindert (Lam et al., 2001). Häufig findet man in benachbarten Zellen eine Verstärkung der Zellwände durch Kalloseauflagerungen oder Lignineinlagerungen, die es dem Pathogen zusätzlich erschweren, sich weiter auszubreiten (Menden et al., 2007). Die hypersensitive Reaktion wird oft von einem Anstieg der Stickoxid-(NO-)Konzentrationen (Métraux and Durner, 2004) und einem so genannten „oxidativen Burst“ begleitet, bei dem sehr schnell hohe Mengen an reaktiven Sauerstoffspezies (ROS) wie H₂O₂ oder das Superoxidanion ([•]O₂⁻) gebildet werden (Alvarez, 2000; Greenberg and Yao,

2004). Zusätzlich kommt es zur Induktion zahlreicher Abwehrgene, wie z. B. Glutathion-S-Transferasen und Proteinaseinhibitoren (Durner et al., 1998; Delledonne et al., 2003).

2.2.2 Die systemisch erworbene Resistenz (SAR)

Die systemisch erworbene Resistenz SAR wird in den meisten Fällen durch einen lokalen Befall mit Pathogenen ausgelöst und wird nicht nur lokal an der Stelle des Pathogenbefalls, sondern auch systemisch in nicht infizierten Teilen der Pflanze exprimiert. Die primäre Infektion konditioniert die Pflanze dabei zu einer erhöhten oder schnelleren Immunantwort gegen nachfolgende Infektionen. Als Signalmolekül für SAR ist die Salizylsäure SA (*salicylic acid*) von großer Bedeutung (Sticher et al., 1997; Durrant and Dong, 2004). Die Anreicherung der Salizylsäure erfolgt sowohl lokal am Infektionsort als auch im systemischen Gewebe (Grant and Lamb, 2006) und korreliert mit einer Änderung des zellulären Redoxpotentials. Dadurch wird die Reduktion des zentralen Regulators NPR1 (*nonexpressor of pathogenesis-related genes*) von einem Disulfid gebundenen Oligomer zu einem aktiven Monomer ausgelöst. Aktive NPR1-Monomere werden in den Nukleus transloziert und interagieren dort mit TGA-Transkriptionsfaktoren. Durch diese Interaktion wird die Expression von SAR-Genen, wie z. B. den PR(*pathogenesis related*-)Genen aktiviert (Dong, 2004; Fobert and Despres, 2005; Grant and Lamb, 2006). Bei den transkribierten PR-Proteinen handelt es sich meist um lytische Enzyme, wie z. B. Chitinasen oder β -1,3-Glucanasen, die Zellwände von Pilzen oder Bakterien abbauen können.

2.2.3 Die induzierte systemische Resistenz (ISR)

Bestimmte Rhizosphärenbakterien können in Pflanzen eine induzierte systemische Resistenz auslösen, die gegen ein breites Spektrum an pflanzenpathogenen Bakterien effektiv ist (Pieterse et al., 2003). Die meisten Versuche zur Aufklärung der molekularen Grundlagen der ISR wurden bisher in *Arabidopsis thaliana* und dem nichtpathogenen wurzelkolonisierenden Stamm *Pseudomonas fluorescens* WCS417r durchgeführt (Pieterse et al., 1996). Bei der ISR handelt es sich um eine basale nichtwirtsspezifische Resistenz, die unabhängig von Salizylsäure ist. Die zwei wichtigen Signalmoleküle der induzierten systemischen Resistenz sind die beiden Pflanzenhormone Jasmonsäure (JA: *jasmonic acid*) und Ethylen (ET:

ethylene). Die Untersuchung von *Knock-out*-Mutanten sowie die exogene Zugabe dieser beiden Hormone führte zur Aufklärung der ISR (Verhagen et al., 2004). Bisher konnte in Pflanzen, die ISR exprimieren, allerdings weder lokal in den Wurzeln noch systemisch in Blättern eine Induktion typischer Ethylen oder Jasmonsäure induzierbarer Gene (z. B. HEL, CHI-B, PDF1.2, AtVSP, LOX1, LOX2 oder PAL1) nachgewiesen werden (van Wees et al., 1999; Verhagen et al., 2004). Untersuchungen der Jasmonsäure- und Ethylenproduktion in Blättern von ISR exprimierenden Pflanzen ergaben ebenfalls keine Änderungen in der Konzentration dieser beiden Signalmoleküle (Pieterse et al., 2000). Daher wird inzwischen angenommen, dass die Abhängigkeit der ISR von Jasmonsäure und Ethylen eher auf einer erhöhten Sensitivität gegenüber diesen beiden Hormonen basiert als auf deren gesteigerter Produktion. Die Ursachen für die nachgewiesene erhöhte Krankheitsresistenz in ISR exprimierenden Pflanzen könnte daher in einer Art „*Priming*“ der pflanzlichen Abwehrgene liegen. Nach einem Pathogenbefall reagiert die Pflanze dann mit einer schnelleren und/oder stärkeren Induktion der Gene, wodurch eine effektivere Pathogenabwehr ermöglicht wird (Pieterse et al., 2003). An der Auslösung der ISR scheinen verschiedene bakterielle Elicitoren wie LPS, Siderophore, Flagellin oder Antibiotika beteiligt zu sein (Ton et al., 2006).

Van Wees et al. (2000) konnten zeigen, dass eine kombinierte Behandlung von *Arabidopsis* mit dem ISR induzierenden WCS417r Stamm und dem SAR induzierenden avirulenten *P. syringae* zu einem erhöhten Resistenzlevel gegen *P. syringae* pv *tomato* führt. Da beide Signalwege zusätzlich gegen unterschiedliche Pathogene wirken, kann ein kombinierter Einsatz auch gegen ein breiteres Spektrum an Pathogenen schützen, wodurch insgesamt ein effektiverer Einsatz dieser beiden Wege für eine biologische Kontrolle von Pflanzenkrankheiten in der Landwirtschaft ermöglicht wird (Van Loon and Bakker, 2005).

Abbildung 3 (S. 11) zeigt eine schematische Zusammenfassung der beiden zu einer systemischen Resistenz führenden Signalwege in *Arabidopsis thaliana*. Das regulatorische Protein NPR1 spielt in beiden Signalwegen eine zentrale Rolle in der Ausbildung einer erhöhten Krankheitsresistenz in *Arabidopsis* und reguliert sowohl die Aktivierung von SA-abhängigen Abwehrgenen als auch die von bisher nicht identifizierten JA- und ET-abhängigen Abwehrkomponenten (Spoel et al., 2003; Pieterse and Van Loon, 2004; Ton et al., 2006).

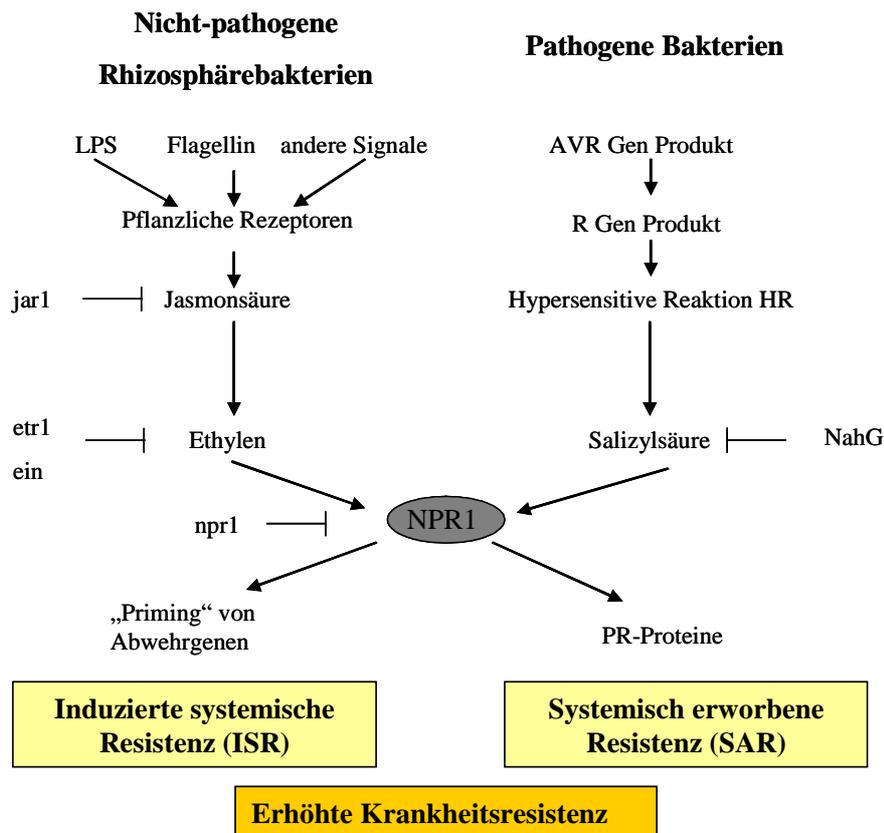


Abbildung 3: Übersichtsmodell der Signaltransduktionswege, die zu einer systemischen Resistenz in *Arabidopsis* führen (nach Van Loon et al. (2005) und Ton et al. (2006)).

Die durch nichtpathogene Rhizosphärenbakterien ausgelöste induzierte systemische Resistenz und durch pathogene Bakterien ausgelöste systemisch erworbene Resistenz führen über die Signalmoleküle Jasmonsäure und Ethylen bzw. Salizylsäure und dem regulatorischen Protein NPR1 zu einer erhöhten Krankheitsresistenz in Pflanzen. Die *Arabidopsis*-Mutanten jar1, etr1, ein, npr1 bzw. transgene NahG-Pflanzen führen zu einer Störung an den markierten Stellen in der Signaltransduktionskette und können diese Resistenzen nicht mehr ausbilden.

3. Ziele dieser Arbeit

Im Rahmen des POF-Überzeichnungsprojekts der GSF (Funktionelle Genomik und Metabolomik der molekularen Interaktionen in der Rhizosphäre) wurde die Auswirkung von Rhizosphärenbakterien (besiedeln den Wurzelraum von Pflanzen) und deren *Quorum-sensing*-Signalmolekülen auf die dikotyle Modellpflanze *Arabidopsis thaliana* untersucht. Unter dem als *quorum sensing* bezeichneten Phänomen versteht man die Regulation der Genexpression in Abhängigkeit von der Dichte der Zellpopulation (Miller and Bassler, 2001). Als Signalmoleküle können *N*-Acyl-L-Homoserinlactone dienen, die im Allgemeinen von gramnegativen Bakterien zur Kommunikation verwendet werden.

Zunächst sollten geeignete axenische Versuchssysteme, die eine stabile Co-Kultivierung zwischen Pflanze und verschiedenen Rhizosphärenbakterien und deren AHL-Signalmolekülen erlauben, etabliert werden. In erster Linie sollten die beiden Rhizosphärenbakterienstämme *Serratia liquefaciens* MG1 (bildet die kurzkettigen AHLs BHL und HHL in einem molaren Verhältnis von 10:1) und deren AHL-negative Mutante MG44 hinsichtlich ihrer Wechselwirkung mit *Arabidopsis thaliana*, insbesondere auf Transkriptebene der Pflanzen genauer untersucht werden. Ein weiteres Ziel dieser Arbeit war, die Wirkung der beiden Stämme hinsichtlich einer systemischen Resistenz in *Arabidopsis* genauer zu untersuchen. Hierzu sollten Pathogenversuche mit *Pseudomonas syringae* und Analysen zur Genaktivierungen mit Hilfe der Mikroarraytechnik durchgeführt werden.

Um den Einfluss der *Quorum-sensing*-Signalmoleküle *N*-Acyl-L-Homoserinlactone auf eine systemische Resistenz in *Arabidopsis* zu untersuchen, sollte eine Genexpressionsanalyse in Blättern und Wurzeln mittels Mikroarray durchgeführt werden. Die Verifizierung der Ergebnisse sollte mittels qRT PCR erfolgen.

II Material und Methoden

Für die Herstellung aller Puffer und Lösungen wurde entsalztes und filtriertes Wasser (H_2O_{reinst}) aus einer Reinstwasseranlage (Reinstwasseranlage SG Ultra clear UV plus, Barsbüttel, D) verwendet, für Nährmedien wurde entionisiertes Wasser ($H_2O_{\text{dem.}}$) benutzt.

Zur Sterilisation aller hitzestabilen Lösungen, Puffer und Medien wurden Wasserdampf-hochdruckautoklaven (Varioklav Typ 400 H+P Labortechnik GmbH, München, D, bzw. 5075 EL, Tuttnauer Europe, Breda, NL) verwendet. Die Flüssigkeiten wurden für 20 min bei 121°C und $1,013 \times 10^5$ Pa Überdruck sterilisiert. Hitzelabile Substanzen wurden sterilfiltriert (Sterilfilter $0,20 \mu\text{m}$ Porengröße, Sartorius, Göttingen, D) und anschließend den autoklavierten Lösungen unter sterilen Bedingungen zugegeben. Die pH-Werte wurden, soweit nicht anders angegeben, mit NaOH bzw. HCl eingestellt.

1. Material

1.1 Häufig verwendete Lösungen und Puffer

Bezeichnung	Konzentration
Aminoallyl Labeling Mix (50x)	
dATP	25 mM
dCTP	25 mM
dGTP	25 mM
dTTP	15 mM
aa-dUTP	10 mM
Denhardt's Lösung (50x)	
Ficoll 400	1% (w/v)
Polyvinylpyrrolidone	1% (w/v)
Bovine serum albumin BSA	1% (w/v)
Lagerung bei -20°C	
Hybridisierungspuffer für Mikroarrays	
Formamid	50% (v/v)
SSC	6x
Denhardt's	5x

Hybridisierungspuffer für Mikroarrays (Fortsetzung)

SDS	0,5% (w/v)
ssDNA (10 mg/ml)	1% (v/v)
Lagerung bei -20°C	

MOPS (10x)

MOPS	200 mM
Natriumacetat	50 mM
EDTA	10 mM
pH 7,0	

Natriumborhydrid Lösung

NaBH ₄	0,75 g
PBS (1x)	200 ml
Ethanol	75 ml

Natrium Carbonat Puffer

10,8 g Na ₂ CO ₃ in 80 ml H ₂ O _{bidest} lösen, pH mit 12 N HCl auf 9.0 einstellen, Volumen auf 100 ml mit H ₂ O _{bidest} auffüllen; Carbonatpuffer kann maximal 4 Wochen benutzt und muss dann frisch hergestellt werden	1 M
---	-----

PBS (10x)

NaH ₂ PO ₄	100 mM
Na ₂ HPO ₄	100 mM
NaCl	1,3 M
pH7,2-7,4	

Phosphatpuffer (KPO₄)

1M K ₂ HPO ₄ (9,5 ml) mit 1M KH ₂ PO ₄ (0,5 ml) mischen pH 8,5-8,7	1 M
---	-----

Phosphatelutionspuffer

KPO ₄ pH8,5	4 mM
------------------------	------

Phosphatwaschpuffer

KPO ₄	5 mM
Ethanol	80% (v/v)

Prähybridisierungspuffer für Mikroarrays

SSC	6x
SDS	0,5% (w/v)
Bovine serum albumin BSA	1% (w/v)

**Prähybridisierungspuffer für Mikroarrays
(Fortsetzung)**

ssDNA (10 mg/ml) 1% (v/v)
Lagerung bei -20°C

RNA-Probenpuffer (0.8 Vol)

Formamid 8.67 ml
Formaldehyd 830 µl
10x MOPS 500 µl
Bromphenolblau 10 mg

Spotting-Lösung

SSC 3x
Betaine 1,5 M

SSC (20x)

NaCl 3 M
Tri-Natriumcitrat $C_6H_5Na_3O_7$ 0,3 M
pH 7,0 einstellen und autoklavieren

TAE-Puffer (50x)

Tris 2 M
Essigsäure 5.71 % (v/v)
EDTA 50 mM

TE-Puffer

Tris 10 mM
EDTA 1 mM

Tri-Reagenz

Ammoniumrhodanid 6,1 g
Guanidinthiocyanat 18,88 g
Glycerin 10 ml
Na-Acetat pH 5,2 (3 M) 6,66 ml
 H_2O_{reinst} 80 ml
Phenol sauer 76 ml
pH 5,0 vor Zugabe von Phenol einstellen

Waschlösung 1 (Agilent 60-mer oligo Microarray)

H_2O_{reinst} 700 ml
20x SSPE 300 ml
20% N-Lauroylsarcosine 0,25 ml

Waschlösung 2 (Agilent 60-mer oligo Microarray)

H ₂ O _{reinst}	997 ml
20x SSPE	3,0 ml
20% N-Lauroylsarcosine	0,25 ml

1.2 Nährmedien

Die Zugabe von Hemmstoffen und Medienzusätzen erfolgte bei Festmedien nach Abkühlung auf ca. 50°C, bei Flüssigmedien unmittelbar vor Inokulation.

a) Bakterien**LB-Medium (1l)**

Pepton	10 g
NaCl	10 g
Hefeextrakt	5 g
Agar (für feste Medien)	15 g
pH 7,0 einstellen, anschließend autoklavieren	

King's Medium B (1l)

Pepton	20 g
Glycerin	10 g
Agar (für feste Medien)	15 g
pH 7,2 einstellen, nach dem Autoklavieren zugeben:	
K ₂ HPO ₄ (10% v/v, autoklaviert)	10 ml
MgSO ₄ x 7 H ₂ O (10% v/v, autoklaviert)	10 ml

b) Pflanzen (Anzucht von *Arabidopsis*)**½ MS-Medium (1l)**

Saccharose	10 g
MES	0,5 g
Murashige & Skoog Medium (Fertigmedium mit Vitaminen)	2,2 g
Gelrite (für halbfeste Medien)	2,5 g
pH 5,7 mit KOH einstellen und autoklavieren	

1.3 Hemmstoffe

Bezeichnung	Konzentration
Ampicillin in H ₂ O _{bide} st lösen und sterilfiltrieren; Lagerung bei -20°C	Stammlösung: 100 mg/ml Endkonzentration: 100 mg/l
Kanamycin in H ₂ O _{bide} st lösen und sterilfiltrieren; Lagerung bei -20°C	Stammlösung: 50 mg/ml Endkonzentration: 50 mg/l
Rifampicin in Dimethylormamid (DMF) lösen; Lagerung bei -20°C in Glasfläschchen	Stammlösung: 50 mg/ml Endkonzentration: 50 mg/l
Tetracyclin in 90 % Ethanol lösen; Lagerung bei -20°C	Stammlösung: 10 mg/ml Endkonzentration: 10 mg/l

1.4 Chemikalien und Lösungen

Name	Firma
Absolute™ QPCR SYBR® Green Low Rox Mix	ABgene
Agar	Sigma
Agarose	Biozym
Agilent Stabilization and Drying Solution	Agilent
Aminoallyl-dUTP	Sigma
Ammoniumthiocyanat	Sigma
Ampicillin	Sigma
Betaine	Sigma
Bovine serum albumin	Sigma
Bromphenolblau	Merck
Chloroform	Merck
Cy3 Mono-Reactive Dye Pack	Amersham
Cy5 Mono-Reactive Dye Pack	Amersham
DEPC behandeltes Wasser, autoklaviert	Sigma
di-Kalium-Hydrogenphosphat	Merck
di-Natrium-Hydrogenphosphat	Merck
di-Natriumcarbonat	Merck
DMSO	Sigma

dNTP-Set (dATP, dCTP, dGTP, dTTP)	Fermentas
DTT	Invitrogen
EDTA	Sigma
Essigsäure	Merck
Ethanol	Merck
Ethidium bromide	Roth
Ficoll 400	Sigma
First strand buffer (5x)	Invitrogen
Formamid	Sigma
Gelrite	Duchefa
GeneRuler™ DNA Ladder, 1kb	Fermentas
GeneRuler™ DNA Ladder, 100 bp	Fermentas
Glycerin	Merck
Guanidine thiocyanate	Merck
Hefeextrakt	Sigma
Isopropanol	Merck
Kalium-di-Hydrogenphosphat	Merck
Kaliumhydroxid-Plätzchen	Merck
Kanamycin	Sigma
Loading Dye Lösung 6x	Fermentas
Magnesiumsulfatheptahydrate	Merck
MES	Sigma
MOPS	Sigma
Murashige & Skoog Medium mit Vitaminen	Duchefa
Natriumacetat	Merck
Natriumborhydrid	Sigma
Natriumchlorid	Merck
Natriumhypochlorit-Lösung	Sigma
Natronlauge	Merck
Natrium-di-Hydrogenphosphat	Merck
N-Lauroylsarcosine-Lösung	Sigma
Oligo (dT)12-18 Primer (0.5 µg/µl)	Invitrogen
Pepton	Sigma
Phenol sauer	Roth
Polyvinylpyrrolidone	Sigma
Rifampicin	Serva
RNaseOUT™ Ribonuclease Inhibitor	Invitrogen
RNaseZAP	Sigma
Saccharose	Sigma
Salzsäure	Merck
ssDNA, low molecular weight salmon sperm	Sigma
SSPE Puffer (20x)	Sigma
SuperScript™ II Reverse Transcriptase	Invitrogen

Tetracyclin-Hydrochlorid	Sigma
Tri-Natriumcitrat	Sigma
Trizma® base (Tris)	Sigma
Tween 20	USB

1.5 *N*-Acyl-DL-Homoserinlactone (AHL)

Alle AHLs wurden von der Firma Sigma-Aldrich (Deisenhofen, D) bezogen und als 10 mM Stocklösung in Ethanol den jeweiligen Versuchsansätzen zugesetzt. Die Endkonzentration betrug 10 μ M. Alle verwendeten AHLs wurden als Racemate zugegeben. Zur längeren Aufbewahrung wurde der Ethanol in einem Vakuum-Konzentrator (Univapo Typ 150 H, UniEquip, Martinsried, D) verdampft und die getrockneten AHLs bei -20°C aufbewahrt.

Tabelle 2: Verwendete *N*-Acyl-DL-Homoserinlactone

Name	Abkürzung	Summenformel
N-Butanoyl-DL-Homoserinlacton	BHL	C ₈ H ₁₃ NO ₃
N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton	HHL	C ₁₀ H ₁₇ NO ₃
N-Octanoyl-DL-Homoserinlacton	OHL	C ₁₂ H ₂₁ NO ₃
N-Decanoyl-DL-Homoserinlacton	DHL	C ₁₄ H ₂₅ NO ₃
N-Dodecanoyl-DL-Homoserinlacton	dDHL	C ₁₆ H ₂₉ NO ₃
N-Tetradecanoyl-DL-Homoserinlacton	tDHL	C ₁₈ H ₃₃ NO ₃

1.6 Bakterienstämme

Tabelle 3: Verwendete Bakterienstämme

Stamm	Besondere Eigenschaften	Referenz
<i>Serratia liquefaciens</i> MG1:: <i>gfp</i>	Wildtyp, produziert zwei Formen von <i>N</i> -Acyl-L-Homoserinlactonen (BHL und HHL in einem molaren Verhältnis von 10:1); Amp ^R , Tc ^R , <i>gfpmut3</i> *-T ₀ -T ₁ -markiert, Km ^R	Labbate et al. (2004)
<i>Serratia liquefaciens</i> MG44:: <i>gfp</i>	<i>N</i> -Acyl-L-Homoserinlacton-negative Mutante (Mutagenese durch mini-Tn5 Transposon), Amp ^R , Tc ^R , <i>gfpmut3</i> *-T ₀ -T ₁ -markiert, Km ^R	Labbate et al. (2004)
<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> DC3000 (<i>Pst</i> DC3000)	Tc ^R , Rif ^R	Dong et al. (1998)

2. Methoden

2.1 Anzucht und Stammhaltung der verwendeten Mikroorganismen

Die Anzucht von *Serratia liquefaciens* MG1 und MG44 erfolgte auf LB-Agarplatten und Zusatz von Ampicillin (100 mg/l), Kanamycin (50 mg/l) und Tetracyclin (10 mg/l) bei 30°C über Nacht (Brutschrank Friocell 111, MMM Medcenter, München, D). Die Anzucht von *Pseudomonas syringae* erfolgte auf King's Medium B bei 30°C. Für die Anzucht von *Pst* DC3000 wurden Tetracyclin (10 mg/l) und Rifampicin (50 mg/l) zugegeben. Das Überimpfen von Bakterienstämmen auf Festmedien und die Inokulation von Flüssigmedien wurde mit einer Impföse ausgehend von einer Einzelkolonie auf Platte durchgeführt. Die Kulturen wurden anschließend bei 4°C gelagert. Die Rekultivierbarkeit betrug im Durchschnitt 4 Wochen.

Zur längerfristigen Konservierung der Mikroorganismen wurden Glycerinkulturen angelegt. Hierzu wurden die Kulturen über Nacht in Flüssig-LB bzw. King's B Medium bei 30°C in

einem Schüttelinkubator (Inkubator Shaker G25, New Brunswick, New Jersey, USA) bei 150-200 rpm inkubiert. Anschließend wurde 1 ml Kultur mit 500 µl einer sterilen Glycerinlösung (50% v/v in H₂O_{dem.}) gemischt und in 2-ml-Eppendorf-Reaktionsgefäßen in flüssigem Stickstoff tiefgefroren. Die Lagerung erfolgte bei -80°C, wobei das zugesetzte Glycerin die Bildung von Eiskristallen verhindert und dadurch die Unempfindlichkeit der Zellen gegenüber tiefen Temperaturen bewirkt.

2.2 *Arabidopsis im monoxenischen System, Wachstumsbedingungen und Behandlungen*

2.2.1 *Sterilisation der Samen*

Für alle Versuche wurden Columbia(Col-0)-Wildtyp-*Arabidopsis*-Samen (*Arabidopsis thaliana*) verwendet (Lehle Seeds, Round Rock, USA). Zur Oberflächensterilisierung wurden etwa 100 Samen in einem sterilen 2-ml-Eppendorf-Reaktionsgefäß mit ca. 1,5 ml 70 % Ethanol (v/v) für 5 min von Hand geschüttelt. Anschließend wurde der Ethanol entfernt und die Samen mit 1,5 ml einer 1% NaOCl-Lösung (1:10 Verdünnung einer NaOCl-Lösung mit 6-14% aktivem Chlor) versetzt und erneut für 5 min von Hand geschüttelt. Um die Oberflächenspannung herabzusetzen, wurde dem Ansatz 0,2% Tween 20 zugesetzt. Die NaOCl-Lösung wurde anschließend verworfen und die Samen 5-mal mit sterilem H₂O_{dem.} gewaschen. Nach Zugabe einer sterilen 1%igen Agarose-Lösung wurden die Samen im Dunkeln bei 4°C zur Vernalisierung für mindestens 3 d gelagert. Die Samen konnten anschließend bis zu 2 Monate bei 4°C im Dunkeln aufbewahrt werden.

2.2.2 *Bodenkultur-Inokulation der Keimlinge mit verschiedenen Bakterienstämmen zur Analyse der Genexpression*

2.2.2.1 *Vorbereitung der Vitro-Vent-Boxen*

Für eine sterile Kultur von *A. thaliana* auf Boden wurden Vitro-Vent-Boxen (Duchefa Biochemie, Haarlem, NL) mit einer Drainageschicht aus 150 g Quarzsand (Firma Sakret, Brunthal, D) der Korngröße Nr. 3 (Ø 2-3,5 mm) und 130 g Anzuchterde (Floraton[®]1, Floragard, Oldenburg, D) befüllt. Die Anzuchterde wurde zuvor 4:1 mit Quarzsand der

Korngröße Nr. 7 (\varnothing 0,6-1,2 mm) vermischt und mit $\text{H}_2\text{O}_{\text{dem.}}$ angefeuchtet. Die Boxen wurden mit einem Deckel verschlossen und anschließend autoklaviert (Varioklav Typ 400, H+P Labortechnik GmbH, München, D) und nach dem Abkühlen mit 15 ml sterilem $\text{H}_2\text{O}_{\text{dem.}}$ versetzt.

2.2.2.2 Aufbringen der Samen und Wachstum

Die oberflächensterilisierten Samen (siehe 2.2.1, S. 21) wurden unter sterilen Bedingungen auf die autoklavierte Erde aufgebracht und die Boxen in eine Wachstumskammer gestellt. Das Wachstum in den Kammern erfolgte tagsüber bei 20°C (14 h) und nachts bei 18°C (10 h) und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 60-90% in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Die Pflanzen wurden nach 2-3 Wochen pikiert (10 Pflanzen pro Box) und anschließend mit verschiedenen Bakterienstämmen inokuliert. Je nach Dauer erfolgte die Inokulation 14 d, 7 d oder 4 d vor der Blatternte. Die Pflanzen waren zum Zeitpunkt der Ernte 5-6 Wochen alt (siehe Abbildung 4).

2.2.2.3 Inokulation der Keimlinge

Zur Inokulation der Keimlinge wurden die Bakterienstämme (siehe Tabelle 3) in Flüssignährmedium bei 30°C in einem Schüttelinkubator über Nacht angezogen (siehe 2.1, S. 20). Die Stämme wurden nach der Inkubation für 10 min bei 3500 rpm und 4°C zentrifugiert (Kühlzentrifuge Universal 32 R, Hettich Zentrifugen, Ausschwingrotor 8-fach für 50 ml Falcon[®] Röhrchen, Tuttingen, D). Der Überstand wurde verworfen und die Zellen in 25 ml einer 10-mM-MgSO₄-Lösung resuspendiert und erneut zentrifugiert. Nach Wiederholung des Waschschrittes wurde das Pellet in 25 ml 10-mM-MgSO₄-Lösung aufgenommen.

Die optische Dichte (OD_{nm}) der 1:10 verdünnten Zellsuspension wurde in Kunststoffküvetten (1,5 ml PS halbmikro Einmal-Küvetten, Brand, Wertheim, D) im Spektralphotometer (Spectrophotometer Ultrospec 3100 pro, GE Healthcare, Buckinghamshire, GB) bei einer Wellenlänge von 435 nm gemessen. Zur Inokulation wurde die Zellsuspension mit einer sterilen 10-mM-MgSO₄-Lösung auf eine OD_{435} von 0,7-0,8 eingestellt. Dieser Wert entsprach in etwa 10^8 Zellen. Von dieser Zellsuspension wurden pro Pflanze 0,5 ml rund um den Wurzelansatz pipettiert. Die nicht mit einer Bakteriensuspension behandelten

Kontrollpflanzen wurden mit 0,5 ml einer sterilen 10-mM-MgSO₄-Lösung rund um den Wurzelansatz inokuliert. Die Inokulationen für die Genexpressionsanalysen erfolgten 14 d, 7 d oder 4 d vor Ernte der Blätter.

Alle Experimente wurden in drei unabhängigen biologischen Wiederholungen durchgeführt, wobei jedes Experiment aus einer Vitro-Vent-Box mit 10 Pflanzen bestand. Proben, die zur Analyse der Genexpressionen mittels Microarray verwendet wurden, wurden unmittelbar nach der Ernte in flüssigem Stickstoff tiefgefroren und bis zur Analyse bei -80°C aufbewahrt.



Abbildung 4: *Arabidopsis thaliana* in sterilem Bodensystem.

Pflanzen in Vitro-Vent-Boxen zum Zeitpunkt der Ernte 4 d nach Inokulation mit *Serratia liquefaciens* MG1 (Aufnahme erfolgte ohne Deckel).

2.2.3 Hydroponische Kultur-Inokulation von *Arabidopsis thaliana* mit *N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton* zur Analyse der Genexpression

Aufgrund der Arbeit von Schuegger et al. (2006) mit Tomatenpflanzen wurden alle Versuche zur AHL-Genexpressionsanalyse mit HHL durchgeführt. In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass HHL zu einer Akkumulation von Salicylsäure sowie zur Aktivierung von mehreren Pathogenabwehrgenen (z. B. PR1, Chi3, Chi9) führt.

Zur Analyse der Genexpression nach Inokulation der Wurzeln mit HHL wurde ein steriles hydroponisches System eingesetzt. Die oberflächensterilisierten (siehe 2.2.1, S. 21) Samen wurden zunächst auf halb feste ½-MS-Medium-Platten pipettiert (siehe Abbildung 5 (A)) und die Platten für 7 d in eine Wachstumskammer gestellt (18°C nachts, 20°C tagsüber mit Licht, 14-h-Lichtphase). Anschließend wurden die Keimlinge in sterile Vitro-Vent-Boxen (Duchefa Biochemie, Haarlem, NL) mit halbfestem ½-MS-Medium umgesetzt (siehe Abbildung 5(B)). 10 d später wurden die Pflanzen in ein steriles hydroponisches System mit schwimmendem Polypropylengranulat (Battke et al., 2003) und flüssigen ½-MS-Medium umgesetzt. Jede Vitro-Vent-Box enthielt 9 Pflanzen, 300 ml ½-MS-Medium und 250 ml schwimmfähiges PP-Granulat (siehe Abbildung 5(C)). Dieses System ermöglichte eine Inokulation der Wurzeln mit AHL ohne gleichzeitige Kontamination der auf dem schwimmfähigen Granulat

aufliegenden Blattrosetten. Die HHL-Endkonzentration im Medium betrug für alle Versuche 10 μM . Den nicht mit HHL behandelten Kontrollexperimenten wurde eine entsprechende Menge Ethanol zugesetzt. Die Inokulationen für die anschließenden Genexpressionsanalysen erfolgten 4 d, 1 d oder 4 h vor der Ernte von Blatt- und Wurzelmaterial. Alle Experimente wurden in drei unabhängigen biologischen Wiederholungen durchgeführt, wobei jedes Experiment aus mindestens einer Vitro-Vent-Box mit 10 Pflanzen bestand.

Die geernteten Blätter und Wurzeln wurden in flüssigem Stickstoff tiefgefroren und bis zur Analyse bei -80°C gelagert.

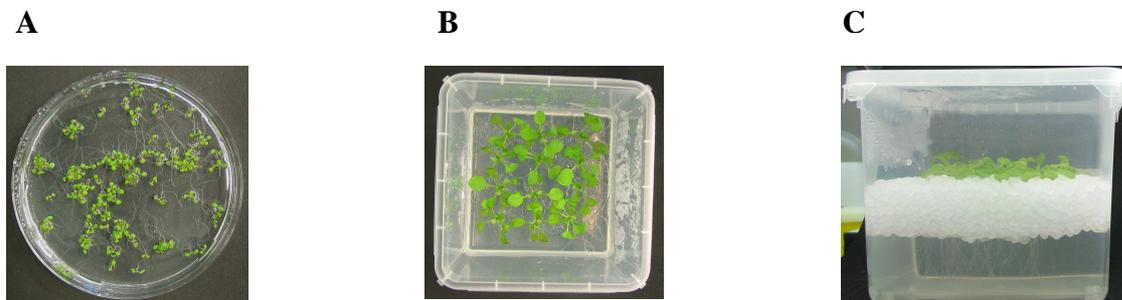


Abbildung 5: Steriles Wachstum von *A. thaliana* auf Nährmedium.

(A) 7 d alte *A. thaliana*-Pflänzchen auf $\frac{1}{2}$ -MS-Medium mit Gelrite. (B) 17 d alte Pflanzen in Vitro-Vent-Boxen in $\frac{1}{2}$ -MS-Medium mit Gelrite (Aufnahme ohne Deckel). (C) Hydroponisches System mit 17 d alten Pflanzen in flüssigem $\frac{1}{2}$ -MS-Medium und HHL (Aufnahme mit Deckel).

2.2.4 Hydroponische Kultur-Inokulation von *Arabidopsis thaliana* mit *Serratia liquefaciens* MG1::*gfp*

Serratia liquefaciens wurde in das unter 2.2.3 (S. 23) beschriebene System in flüssigem $\frac{1}{2}$ -MS-Medium ohne Saccharose inokuliert. Die Anzucht und Inokulation der Bakterien erfolgt wie unter 2.2.2.3 (S. 22) beschrieben. Die optische Dichte wurde so eingestellt, dass die Bakterienkonzentration im Medium etwa einer OD_{435} von 0,1 entsprach. Als Kontrolle wurde den Pflanzen eine äquivalente Menge einer 10-mM- MgSO_4 -Lösung zugesetzt.

2.2.5 Bestimmung der Wurzellänge und des Blattrosettdurchmessers im hydroponischen System nach Zugabe verschiedener AHLs

Um die Wurzellänge, das Blattgewicht und den Blattrosettdurchmesser nach Inokulation mit verschiedenen AHLs bestimmen zu können, wurde das im Abschnitt 2.2.3 (S.23) beschriebene hydroponische System mit kleinen Veränderungen verwendet. Die Pflanzen wurden auf ½-MS-Medium-Agarplatten angezogen und nach 11 d direkt in das sterile hydroponische System mit flüssigem ½-MS-Medium umgesetzt. Die Endkonzentration der verschiedenen AHLs im Medium betrug für alle Versuche 10 µM. Es wurden insgesamt 6 verschiedene AHLs hinsichtlich eines wachstumsstimulierenden Effektes auf *A. thaliana* getestet (siehe Tabelle 2). Die Wurzellänge sowie das Blattrosettgewicht und der Durchmesser wurde 14 d nach Inokulation der entsprechenden AHLs gemessen. Den nicht mit AHL behandelten Kontrollexperimenten wurde eine entsprechende Menge Ethanol zugesetzt. Alle Experimente wurden in mindestens drei unabhängigen biologischen Wiederholungen durchgeführt.

2.3 Wurzelkeimzahlbestimmung

Zur Bestimmung der Besiedlungsdichte von *A. thaliana*-Wurzeln mit verschiedenen Rhizosphärenbakterien in Bodenkultur (siehe 2.2.2, S. 21) wurde die Wurzelkeimzahl bestimmt. Zur Lebendkeimzahlbestimmung wurden alle Wurzeln aus einer Pflanzenbox unter sterilen Bedingungen entnommen und 3x in 10-mM-MgSO₄-Lösung gewaschen. Anschließend wurden die Wurzeln unter der Sterilbank luftgetrocknet und gewogen. Die Wurzeln wurden mit einer 10-mM-MgSO₄-Lösung solange gemörsert, bis sich die entstandene Lösung gut mit einer Pipette aufziehen ließ. Hierzu wurden pro 100 mg Wurzelfrischgewicht 1 ml der 10-mM-MgSO₄-Lösung zugegeben (Verdünnungsstufe 10⁻¹). Pistill und Mörser wurden zuvor mit 100% EtOH abgeflammt und wieder abgekühlt. Danach wurde mit einer sterilen 10-mM-MgSO₄ Lösung Verdünnungsreihen bis zu einer Stufe von 10⁻⁸ angesetzt (1:10-Verdünnungen durch Mischen von 100 µl Suspension mit 900 µl MgSO₄). Pro Verdünnungsstufe (10⁻³ bis 10⁻⁸) wurden 10 µl in 6 Wiederholungen auf quadratische Agarplatten mit integriertem Gitternetz (INTEGRID™ 100 mm x 15 mm square dish, BD Falcon™, New Jersey, USA) pipettiert. Die Platten wurden 2-3 Tage bei 30°C inkubiert und die koloniebildenden Einheiten (KBE) pro 100 mg Wurzelfrischgewicht

ausgezählt. Alle Experimente wurden in mindestens drei unabhängigen biologischen Wiederholungen durchgeführt.

2.4 Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000)

2.4.1 Pathogeninfektionen im Bodensystem

Um den Einfluss von *S. liquefaciens* MG1 und MG44 auf eine systemische Resistenz in *A. thaliana*-Blättern zu testen, wurde das sterile, im Abschnitt 2.2.2 (S. 21) beschriebene Bodensystem verwendet. 21 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit den Rhizosphärenbakterien, bzw. einer 10-mM-MgSO₄-Lösung als Kontrolle erfolgte die Behandlung der Blätter mit dem blattpathogenen Stamm *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000). Die Pathogeninfektion wurde in Anlehnung an eine Veröffentlichung von Katagiri et al. (2002) durchgeführt. Eine erfolgreiche Infektion zeigte sich durch das Entstehen von typischen chlorotischen, meist gelblichen Blattläsionen.

*2.4.1.1 Herstellung der *Pseudomonas*-Zellsuspension*

Eine ÜN-Kultur von *Pst* DC3000 (300 ml King's Medium B, Tetracyclin (10mg/l), Rifampicin (50mg/l)) wurde nach der Inkubation für 10 min bei 3500 rpm und 4°C in mehreren 50-ml-Falcon-Röhrchen zentrifugiert (Kühlzentrifuge Universal 32 R, Hettich Zentrifugen, Ausschwingrotor 8-fach für 50-ml-Falcon®-Röhrchen, Tuttlingen, D). Der Überstand wurde verworfen, die Pellets vereinigt und in 25 ml einer 10-mM-MgSO₄-Lösung resuspendiert und erneut zentrifugiert. Nach Wiederholung des Waschschrattes wurde das Pellet in 25 ml 10-mM-MgSO₄-Lösung aufgenommen. Die optische Dichte (OD_{nm}) der 1:10 verdünnten Zellsuspension wurde in Kunststoffküvetten (1,5 ml PS halbmikro Einmal-Küvetten, Brand, Wertheim, D) im Spektralphotometer (Spectrophotometer Ultrospec 3100 pro, GE Healthcare, Buckinghamshire, GB) bei einer Wellenlänge von 600 nm gemessen. Die Zellsuspension wurde mit einer sterilen 10-mM-MgSO₄-Lösung auf eine OD₆₀₀ von 1 eingestellt. Dieser Wert entsprach in etwa 5 x 10⁸ Zellen.

2.4.1.2 Vakuuminfiltration

Um die Oberflächenspannung herabzusetzen und eine bessere Benetzung der Blätter zu erreichen, wurden der Zellsuspension 0,02% Tween 20 zugesetzt und anschließend in eine handelsübliche Sprühflasche gefüllt. Die Blätter wurden von oben und unten tropfnass eingesprüht. Um eine bessere Infiltration der Bakterien zu erreichen, wurden die Boxen einzeln in einen möglichst kleinen Vakuum-Exikkator gestellt und 2-mal hintereinander ein Vakuum für 1 min 15 sec angelegt (Drehschieberpumpe RD4 max. 10^{-3} mbar, Vacuubrand, Wertheim, D). Der Druck wurde jeweils möglichst schnell durch Öffnen des Absperrhahns abgelassen, wodurch die Blätter vor allem über die pflanzlichen Spaltöffnungen mit der bakteriellen Suspension infiltriert wurden. Die mit einem Deckel verschlossenen Boxen gewährleisteten eine hohe Luftfeuchtigkeit, was die Entwicklung von Krankheitssymptomen zusätzlich unterstützte. Die Boxen wurden anschließend wieder in die Wachstumskammer gestellt.

2.4.1.3 Bestimmung der Pathogenkeimzahl innerhalb des Blattgewebes

Um die bakterielle Virulenz zu quantifizieren, wurde die Anzahl der DC3000 KBE innerhalb des Blattgewebes bestimmt. Die Quantifizierung erfolgte pro cm^2 Blattfläche 0 d, 1 d, 2 d, 3 d und 4 d nach Vakuuminfiltration. Es wurden jeweils 3 unabhängige biologische Kontrollen durchgeführt, indem Blätter aus 3 verschiedenen Vitro-Vent-Boxen entnommen wurden. Pro Box und Zeitpunkt wurden jeweils 3 Blätter einer Pflanze zunächst für ca. 20 Sekunden in einer Petrischale mit 70% EtOH oberflächensterilisiert und hinterher durch vorsichtiges Schwenken in einer zweiten Petrischale mit 10-mM-MgSO₄-Lösung für ca. 30 Sekunden gewaschen. Anschließend wurde pro Blatt eine kleine Scheibe mit Hilfe einer umgedrehten Pipettenspitze (Pipettenspitzen gelb 200 μl , Greiner, Frickenhausen, D) ausgestanzt. Aus den drei Blattscheiben ergab sich eine ungefähre Fläche von 1 cm^2 . Die Blattscheiben wurden auf einem Küchenpapier kurz getrocknet und mit 1 ml einer 10-mM-MgSO₄-Lösung solange gemörsert, bis sich eine homogene Lösung ergab (Verdünnungsstufe 10^{-1}). Pistill und Mörser wurden zuvor mit 100% EtOH abgeflammt und wieder abgekühlt. Danach wurde mit einer sterilen 10-mM-MgSO₄-Lösung Verdünnungsreihen bis zu einer Stufe von 10^{-6} angesetzt (1:10-Verdünnungen durch Mischen von 100 μl Suspension mit 900 μl MgSO₄). Pro Verdünnungsstufe (10^{-1} bis 10^{-6}) wurden 10 μl in 6 Wiederholungen auf quadratische

Agarplatten mit integriertem Gitternetz (INTEGRID™ 100 mm x 15 mm square dish, BD Falcon™, New Jersey, USA) pipettiert. Die Platten wurden 4-5 Tage bei 30°C inkubiert, die koloniebildenden Einheiten (KBE) ausgezählt und anschließend auf KBE pro cm² Blattgewebe umgerechnet.

2.4.2 Pathogeninfektionen im hydroponischen System

Um den Einfluss von AHLs auf eine systemische Resistenz in *A. thaliana*-Blättern zu testen, wurde das sterile, in Abschnitt 2.2.3 (S. 23) beschriebene hydroponische System verwendet. 4 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL bzw. einer entsprechenden Menge Ethanol als Kontrolle erfolgte die Behandlung der Blätter mit dem blattpathogenen Stamm *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000). Die Bestimmung der bakteriellen Virulenz wurde mit wenigen Veränderungen wie in Abschnitt 2.4.1 (S. 26) beschrieben durchgeführt. Anstelle der Vakuuminfiltration wurden die Blätter durch Eintauchen in eine Bakteriensuspensionslösung (OD₆₀₀ = 0,2, entspricht etwa 10⁸ Zellen; ad 0,02% Tween 20) mit *Pst* DC3000 benetzt. Hierzu wurden die Pflanzen vorsichtig mit einer sterilen Pinzette an den Wurzeln aus den Boxen entnommen und die Blätter kopfüber für 3 sec in die Zellsuspension getaucht. Anschließend wurden die Pflanzen in Vitro-Vent-Boxen mit 0,5% Agar gesetzt und in die Wachstumskammer gestellt. Die Quantifizierung der bakteriellen Virulenz erfolgte 0 d, 1d, 2 d, 3 d und 4 d nach Pathogeninokulation und wurde wie in Abschnitt 2.4.1.3 (S. 27) beschrieben durchgeführt.

2.5 Isolation der Gesamt-RNA

Die Isolation der Gesamt-RNA aus homogenisiertem Pflanzengewebe wurde unter Verwendung der so genannten TRI Reagenz (Chomczynski and Sacchi, 1987) durchgeführt. Bei der Durchführung sollte durch Benutzung von Handschuhen, sterilen Reaktionsgefäßen und autoklaviertem Wasser auf RNase freie Bedingungen geachtet werden.

Das bei -80°C tiefgefrorene Pflanzenmaterial wurde unter flüssigem Stickstoff mit Mörser und Pistill zu einem feinen Pulver homogenisiert. Davon wurden 100-150 mg in 2-ml-Reaktionsgefäße eingewogen und noch gefroren mit 1 ml TRI Reagenz versetzt. Die Proben wurden 5 min bei Raumtemperatur und 900 rpm geschüttelt (Thermomixer comfort,

Eppendorf, Hamburg). Anschließend wurden die Proben mit 200 µl Chloroform versetzt, 15 sec vorsichtig von Hand geschüttelt und 2-3 min bei Raumtemperatur inkubiert. Nach Zentrifugation für 15 min bei 4°C und 14000 rpm (Biofuge 28RS, Heraeus Sepatech, Langensfeld, D) wurde die wässrige RNA enthaltende obere Phase abgenommen und in ein neues 2-ml-Reaktionsgefäß überführt. Die Proben wurden mit 500 µl Isopropanol versetzt, 15 sec vorsichtig von Hand geschüttelt und 45 min bei 4°C inkubiert. Anschließend wurden die Proben zentrifugiert (14000 rpm, 10 min, 4°C) und zweimal mit jeweils 1 ml 70 % EtOH gewaschen. Das RNA-Pellet wurde bei RT luftgetrocknet und in 30 µl H₂O_{reinst} (DEPC behandelt und autoklaviert, Sigma-Aldrich, Deisenhofen, D) gelöst. Zur Quantifizierung wurden die Proben 1:100 verdünnt und mindestens 70 µl in einer Quarzküvette im Spektralphotometer bei 260 nm (Spectrophotometer Ultrospec 3100 pro, GE Healthcare, Buckinghamshire, GB) vermessen. Die Konzentration der RNA ergibt sich aus folgender Formel:

$$\text{RNA } [\mu\text{g}/\mu\text{l}] = \text{OD}_{260} \times \text{Verdünnungsfaktor} \times 0,04$$

Um den Reinheitsgrad der RNA zu bestimmen, wurden die Proben zusätzlich bei 280 nm vermessen und das Verhältnis OD₂₆₀:OD₂₈₀ berechnet. Dieses sollte mindestens 1,5 sein, am besten aber bei einem Wert um 2 liegen. Niedrigere Werte deuten auf eine Verunreinigung mit Phenol und/oder Proteinen hin.

2.6 RNA-Qualitätskontrolle

Durch Auftragen der Proben auf ein 1%iges Formaldehydgel konnte die Qualität der RNA überprüft werden. Um eine Degradation der RNA zu verhindern, wurden alle Geräte vor der Verwendung mit RNaseZAP (Sigma, Deisenhofen, D) gereinigt. 1,5g Agarose wurden zusammen mit 131 ml H₂O_{reinst} unter Kochen gelöst und eventuell verdunstete Flüssigkeit wieder aufgefüllt. Nach Abkühlen auf ca. 60°C wurden 15 ml 10xMOPS, 4,5 ml Formaldehyd und 4 µl Ethidiumbromid zugegeben, gut mit der Agaroselösung vermischt und in einen 12 x 20 cm Gelträger gegossen. Nach Einsetzen eines Kamms wurde das Gel für mindestens 30 min ausgehärtet. Für die RNA-Qualitätskontrolle wurde 1µg der Probe in 5 µl H₂O_{reinst} verdünnt und mit 4 µl RNA-Probenpuffer (0,8 x Vol) vermischt. Die Proben wurden

anschließend 10 min bei 65° C (Thermomixer comfort, Eppendorf, Hamburg) denaturiert und sofort auf Eis gestellt. Das Gel wurde in eine mit 1 x MOPS Puffer gefüllte Elektrophoresekammer (Minigelsystem Modell B2, Owl Seperation Systems, Portsmouth, NH, USA) transferiert, die Proben aufgetragen und bei 70 Volt ca. 1 h laufen gelassen. Die RNA wurde mit Hilfe eines UV-Transilluminators (IL-350M, Bachofer, Reutlingen) bei 302 nm sichtbar gemacht und mit einer Polaroid-Kamera (Modell DS34) fotografiert.

2.7 DNA-Mikroarray

2.7.1 Markierung der Proben mit Fluoreszenzfarbstoffen

2.7.1.1 Aminoallyl-Labeling

Die Durchführung der *Aminoallyl-Labeling*-Methode für RNA folgte in Anlehnung an eine Standardmethode des *Institute for Genomic Research TIGR* (siehe: <http://www.tigr.org/tdb/microarray/protocolsTIGR.shtml>).

Die Isolation der Gesamt-RNA aus Pflanzenmaterial wurde wie im Abschnitt 2.5 (S. 28) beschrieben durchgeführt. 20 µg der isolierten RNA wurden in 11 µl H₂O_{reinst} gelöst (Volumen über 11 µl wurden eingedampft), mit 4 µl Oligo dT Primer (0,5µg/µl) gut vermischt und für 10 min bei 70°C in einem Thermocycler inkubiert (PTC-200 Peltier Thermal Cycler, MJ Reasearch, Minnesota, USA). Die Proben wurden nach der Inkubation für 30 sec in eine Wasser/Eis-Mischung gestellt und für ca. 10 sec bei RT und 13000 rpm (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) abzentrifugiert. Anschließend wurden pro Probe folgende Komponenten für die cDNA Synthese zugegeben:

First Strand buffer 5x	6 µl
DTT 0,1 M	3 µl
Aminoallyl Labeling Mix10x	3 µl
Superscript II (200 U/µl)	2 µl
RNaseOUT (40 U/µl)	1 µl

Die Proben wurden gemischt und über Nacht bei 42°C im Thermocycler inkubiert. Die Hydrolyse der RNA erfolgte durch Zugabe von 10 µl 1M NaOH und 10 µl einer 0,5 M EDTA

Lösung bei 65°C für 15 min im Thermocycler. Zur Neutralisation wurden anschließend 10 µl 1M HCl zugegeben.

2.7.1.2 Aufreinigung der cDNA

Die Aufreinigung der cDNA zur Entfernung nicht eingebauter aa-dUTPs und freier Amine erfolgte in modifizierter Form mit Hilfe des QUIquick[®] PCR Purification-Kits (Quiagen, Hilden, D). Die Proben wurden mit 300 µl Puffer PB (im Kit enthalten) gemischt und in QUIquick-Säulchen, die in 2-ml-Reaktionsgefäßen platziert wurden, transferiert und 1 min bei 13000 rpm (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) zentrifugiert. Nach jedem Zentrifugationsschritt wurde das Sammelgefäß geleert. Zum Waschen wurden 750 µl Phosphatwaschpuffer in die Säulchen pipettiert und erneut für 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert. Nach Wiederholung des Wasch- und Zentrifugationsschrittes und Leeren der Sammelgefäße wurden die Säulen erneut zentrifugiert und anschließend in neue 1,5-ml-Reaktionsgefäße transferiert. In die Mitte der Säulchenmembran wurden vorsichtig 30 µl Phosphatelutionspuffer pipettiert, 1 min bei Raumtemperatur inkubiert und 1 min bei 13000 rpm eluiert. Der Elutions- und Zentrifugationsschritt wurde wiederholt, wodurch das Endvolumen ca. 60 µl betragen sollte. Die Proben wurden anschließend in einem Vakuum-Konzentrator (Univapo Typ 150 H, UniEquip, Martinsried, D) getrocknet.

2.7.1.3 Kopplung der Aminoallyl-cDNA an die Cy-Fluoreszenzfarbstoffe

Die in den Versuchen mit AHL oder Rhizosphärenbakterien behandelten Proben wurden mit dem Fluoreszenzfarbstoff Cy5 (Cy5 Mono-Reactive Dye, Amersham/GE Healthcare, München, D), die dazu gehörenden Kontrollproben mit dem Fluoreszenzfarbstoff Cy3 (Cy3 Mono-Reactive Dye, Amersham/GE Healthcare, München, D) markiert. Cy5 zeigt bei einer Wellenlänge von 635 nm eine rote, Cy3 bei einer Wellenlänge von 532 nm eine grüne Fluoreszenz. Wurde zusätzlich als technische Kontrolle ein so genannter *dye swap* durchgeführt, erfolgte die Markierung genau andersherum, d. h. die behandelten Proben wurden mit Cy3 und die Kontrollproben mit Cy5 markiert.

Die mit Aminoallyl gelabelte und getrocknete cDNA wurde in 4,5 µl 0,1-M-Natriumcarbonatpuffer resuspendiert. Anschließend wurden 4,5 µl der in 75 µl DMSO

gelösten Farbstoffe zugegeben und gut mit den Proben vermischt. Um die Farbstoffe vor dem Ausbleichen zu schützen, wurden die Proben zur Inkubation im Dunkeln aufbewahrt und nur möglichst kurz dem Licht ausgesetzt. Die Inkubation zur Kopplung der Cy-NHS-Ester an die freien Aminogruppen der cDNA erfolgte für 2 h bei Raumtemperatur. Etwa alle 30 min wurden die Proben von Hand durchmischt und kurz bei 13000 rpm (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) abzentrifugiert.

2.7.1.4 Aufreinigung zur Entfernung ungebundenen Farbstoffes

Die Aufreinigung der Proben zur Entfernung nicht gebundener Farbstoffe erfolgte in modifizierter Form mit Hilfe des QUIaquick[®] PCR Purification-Kits (Quiagen, Hilden, D). Die Proben wurden mit 35 µl 100-mM-NaOAc (pH 5,2) und 250 µl Puffer PB (im Kit enthalten) vermischt und in QUIaquick-Säulchen, die in 2-ml-Reaktionsgefäßen platziert wurden, pipettiert. Die Säulchen wurden 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) und das Sammelgefäß geleert. Zum Waschen wurden 750 µl Puffer PE (im Kit enthalten) in die Säulchen pipettiert und 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert. Anschließend wurden die Sammelgefäße geleert und die Proben erneut für 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert. Die Säulchen wurden in neue 1,5-ml-Reaktionsgefäße transferiert und die Proben durch Zugabe von 30 µl Puffer EB (im Kit enthalten) eluiert. Die Proben wurden nach Zugabe des Puffers 1 min bei Raumtemperatur inkubiert und anschließend 1 min bei 13000 rpm zentrifugiert. Der Elutions- und Zentrifugationsschritt wurde wiederholt, wodurch das Endvolumen an aufgereinigter und gelabelter cDNA etwa 60 µl betragen sollte. Die Sonden wurden bei -80°C im Dunkeln bis zur Verwendung aufbewahrt.

2.7.2 Hauseigener *A. thaliana*-cDNA-Microarray

Der hauseigene *A. thaliana*-cDNA-Microarray (BIOP Array 2) wurde am Institut für biochemische Pflanzenpathologie des GSF Forschungszentrums für Umwelt und Gesundheit (Neuherberg, D) entwickelt und besteht aktuell aus ca. 1400 spots, denen 1164 Gene entsprechen. Viele dieser Gene zählen zu den pflanzlichen Abwehrgenen, zum primären Metabolismus oder zu den *housekeeping*-Genen. Die Sequenzen stammen aus verschiedenen Datenbanken und wurden durch PCR aus 3'-UTR-Sequenzen (3'-nichttranslatierte Region

mit 125-300 bp) oder EST-Klonen (*expressed sequence tag* mit mindestens 450 bp) amplifiziert (Huang et al., 2002; Glombitza et al., 2004; Loeffler et al., 2005; Raacke et al., 2006).

Die PCR-Produkte wurden aus 384-well-Microarray-Platten mit Hilfe des MicroGrid DNA Array Roboters (Biorobotics Microgrid II System, BioRobotics, Camebridge, GB) und der zugehörigen Software (TAS Application Suite) auf mit Aldehyd beschichtete Objektträger (Aldehyde Coated Slides, Genetix, Dornach, D) gespottet. Die aminomodifizierte DNA bindet sich dabei kovalent an die mit Aldehyd beschichtete Oberfläche. Die Reaktion wird stabilisiert durch die Abspaltung von Wasser unter Bildung einer Schiffschens Base. Um die Stabilisierungsreaktion zu ermöglichen, wurden die gespotteten Objektträger vor der Verwendung für mindestens 2 Tage in einer Objektträgerbox bei Raumtemperatur getrocknet.

2.7.2.1 Blockierung freier Aldehydgruppen

Um ungebundenes Material zu entfernen und Aldehydgruppen die nicht reagiert haben, zu blockieren und somit unspezifische Bindungen während der Hybridisierung zu minimieren, wurden die Objektträger wie folgt behandelt (Sчена et al., 1996): Zunächst wurden jeweils 2 Objektträger (mit den nicht gespotteten Flächen aneinander, gespottete Flächen nach außen) zweimal in einer 0,1% SDS-Lösung in 50 ml Falcon[®] Röhrchen 2 min kräftig von Hand geschüttelt. Anschließend wurden die Objektträger mit H₂O_{reinst} für 2 min kräftig von Hand geschüttelt. Alle folgenden Schritte wurden in Glasschalen mit passendem Objektträgergestell durchgeführt. Nach 2 min mit H₂O_{reinst} wurden die Objektträger zur Reduktion freier Aldehyde 5 min in einer Natriumborhydrid-Lösung (0,75 g NaBH₄ in 200 ml H₂O_{reinst} und 75 ml 100% Ethanol) kräftig geschüttelt (Kombischüttler KL2, Edmund Bühler GmbH, Hechingen, D) und anschließend zur Denaturierung der DNA für 2 min in 95-100°C heißem H₂O_{reinst} durch Auf- und Abbewegung des Objektträgergestells von Hand geschüttelt. Danach wurden die Objektträger zweimal für jeweils 1 min in 0,1%iger SDS-Lösung und 1 min in H₂O_{reinst} gewaschen und zum Schluss kurz in 100% Ethanol getaucht und bei Raumtemperatur getrocknet.

2.7.2.2 Prähybridisierung

Um unspezifische Bindungen der Sonden an die Objektträgeroberfläche zu verhindern und eine möglichst geringe Hintergrundreaktion zu erhalten, wurden die Objektträger in einer Lösung, die u. a. 1% BSA enthält, prähybridisiert. Zusätzlich wird bei diesem Prozess ungebundene DNA, die mit den später aufgetragenen Sondenlösungen in Konkurrenz um die Bindungsstellen treten kann, von der Objektträgeroberfläche abgewaschen. Pro Objektträger wurden 100 µl der Prähybridisierungslösung aufgebracht, mit einem Deckglas bedeckt und in Hybridisierungskammern (VersArray Hybridization Chamber, Bio Rad, München, D) für 45 min bei 42°C im Wasserbad (Inkubationswasserbad 1083, GFL, Burgwedel, D) inkubiert. Anschließend wurden die Objektträger in 50 ml Falcon[®] Röhren, gefüllt mit H₂O_{reinst}, kurz von Hand geschüttelt und durch Zentrifugation bei 2500 rpm (Hettich Universal, Tuttlingen, D) getrocknet. Die so vorbehandelten Objektträger sollten für eine optimale Hybridisierungseffizienz möglichst schnell verwendet werden. Hegde et al. (2000) konnten zeigen, dass die Effizienz rapide sinkt, falls die Objektträger länger als 1 h nicht hybridisiert wurden.

2.7.2.3 Hybridisierung

Zunächst wurden für die Cy3 und Cy5 gelabelten cDNA-Sonden jeweils die behandelten Proben mit den entsprechenden Kontrollproben vermischt und in einem Vakuum-Konzentrator (Univapo Typ 150 H, UniEquip, Martinsried, D) getrocknet. Die Sonden wurden durch Zugabe von 150 µl Hybridisierungslösung resuspendiert, für 5 min bei 95°C (Thermomixer comfort, Eppendorf, Hamburg) denaturiert und anschließend für 5 min in einer Eis/Wasser-Mischung inkubiert. Bis zur Hybridisierung wurden die Sonden bei 42°C im Wasserbad (Inkubationswasserbad 1083, GFL, Burgwedel, D) aufbewahrt. Auf die prähybridisierten Objektträger wurde ein *Gene Frame* (Microarray *Gene Frame* 42 x 21 mm, Abgene, Hamburg, D) aufgeklebt, die Sondenlösung innerhalb des *Gene Frames* aufgebracht und mit einem Deckglas verschlossen. Die Objektträger wurden in Hybridisierungskammern (VersArray Hybridization Chamber, Bio Rad, München, D) gelegt, die Kammern mit Alufolie umwickelt und anschließend über Nacht bei 42°C im Wasserbad inkubiert. Nach der Inkubation wurden die *Gene Frames* entfernt, die Objektträger in 50 ml Falcon[®] Röhren jeweils für 30 sec in 3 x SSC, 1 x SSC, 0,5 x SSC, 0,25 x SSC und H₂O_{reinst} gewaschen und

durch Zentrifugation bei 2500 rpm (Hettich Universal, Tuttlingen, D) getrocknet. Die Objektträger wurden bis zum Einscannen im Dunkeln aufbewahrt.

2.7.3 *Arabidopsis-3-Oligo-Microarray von Agilent*

Der Arabidopsis-3-60-mer-Oligo-Microarray von Agilent (Arabidopsis 3 Microarray Kit, Böblingen, D) ist ein Gesamtgenom-Array (~ 28000 Gene) für Cy3 und Cy5 markierte Sonden. Die Durchführung der Hybridisierung erfolgte mit Hilfe des Agilent 60-mer *oligo microarray processing protocols* Version 2.1 für Waschräume mit SSPE-Puffer.

Zunächst wurden für die Cy3 und Cy5 gelabelten cDNA-Sonden jeweils die behandelten Proben mit den entsprechenden Kontrollproben vermischt, in einem Vakuum-Konzentrator (Univapo Typ 150 H, UniEquip, Martinsried, D) getrocknet und in 200 µl H₂O_{reinst} (DEPC behandelt und autoklaviert, Sigma-Aldrich, Deisenhofen, D) resuspendiert. Die cDNA wurde für 3 min bei 98°C denaturiert. Zu der auf Raumtemperatur abgekühlten cDNA wurden 50 µl 10x *control targets* und 250 µl 2x *hybridization buffer* (beide Lösungen sind im Kit enthalten) gegeben und durch vorsichtiges Pipettieren, möglichst ohne Blasenbildung, miteinander vermischt. Die Proben wurden vorsichtig herunterzentrifugiert (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) und sofort für die Hybridisierung verwendet. In die Hybridisierungskammern (*SureHyb-enabled Hybridization Chamber*) wurden Objektträger mit Dichtungsringen gelegt (*Gasket Slides*). Anschließend wurden 490 µl der Hybridisierungslösung vorsichtig innerhalb des Dichtungsringes aufgetragen (siehe *Agilent microarray hybridization chamber user guide* G2534-90001). Der Oligo-Microarray wurde vorsichtig mit der Hybridisierungsoberfläche nach unten auf den Dichtungsring und die Lösung gelegt und die Kammer mit der Schraubenhalterung verschlossen. Die verschlossenen Kammern wurden langsam in vertikaler Richtung bewegt, um den Dichtungsring vollständig mit der Hybridisierungslösung zu benetzen, und anschließend mit Alufolie umwickelt. Die Hybridisierung erfolgte bei 60°C für 17 h in einem Hybridisierungsöfen bei eingeschaltetem Rotationsmotor (Hybrid 2000, H. Saur Laborbedarf, Reutlingen, D).

Die Arrays wurden anschließend in ca. 250 ml Waschlösung 1 von den *Gasket Slides* getrennt und möglichst schnell in ein Objektträgergestell in eine zweite Glasschale mit Waschlösung 1 gestellt. Die Objektträger wurden mit Hilfe eines Magnetrührers zunächst für 1 min in Waschlösung 1 gewaschen, dann für 1 min in Waschlösung 2 und anschließend für 30 sec in Waschlösung 3 (*Stabilization and Drying solution*, Agilent Technologies). Die Objektträger

wurden möglichst langsam aus Waschlösung 3 entnommen und bis zur Auswertung im Dunkeln in einer Objektträgerbox aufbewahrt.

2.7.4 Auswertung

Die hybridisierten und gewaschenen Mikroarrays wurden mit dem AXON GenePix 4000A Microarray Scanner (Axon Instruments, Union City, CA, USA) und der GenPix Pro 4.1/6.0 Software eingescannt. Das Hintergrund-Fluoreszenzsignal wurde aus dem Median-Fluoreszenzsignal des den Spot direkt umgebenden Pixelbereichs berechnet. Spots, die weniger als 50% Unterschied zwischen Hintergrund und Signal zeigten, wurden ausgeschlossen. Um Arrays aus verschiedenen Experimenten zuverlässig miteinander vergleichen zu können und um Fehler zu eliminieren, die sich aus unterschiedlichen Einbauraten und Fluoreszenzstärken der verwendeten Farbstoffe ergeben können, wurden alle Arrays normalisiert. Die Normalisierung wurde über die Normalisierungsdaten durchgeführt, die folgenden Kriterien entsprachen: Mindestens 55% der Pixel beider Fluoreszenzsignale (635 und 532 nm) eines Spots müssen stärker als der Hintergrund plus Standardabweichung sein ($[\% > B_{635} + 1SD] > 55$ und $[\% > B_{532} + 1SD] > 55$), das Bestimmtheitsmaß des Regressionsverhältnisses $[Rgn R^2 (635/532)]$ ist größer als 0,5, nur Spots mit weniger als 3% gesättigter Pixel wurden in Betracht gezogen ($[F_{635} \% Sat.] < 3$ und $[F_{532} \% Sat.] < 3$), nicht detektierte oder schwache Signale wurden ausgeschlossen ($[Flags] \neq [Bad]$, $[Flags] \neq [Absent]$, $[Flags] \neq [Not Found]$, $LCase([ID]) \neq "empty"$) und die Summe der Mediane ist größer als 500 ($Sum\ of\ Medians > 500$).

Die statistische Analyse der Daten wurde mit Hilfe der Acuity 4.0 Software (Axon Instruments, Union City, CA, USA) durchgeführt. Alle Ergebnisse wurden im Logarithmus zur Basis 2 ($\lg_2(\sim)$) des Verhältnisses beider Fluoreszenzsignale angegeben. Es wurden nur Expressionsdaten zur Auswertung herangezogen, die Signalintensitäten zeigten, die größer als der 2-fache lokale Hintergrund waren ($SNR_{532} \geq 2$ oder $SNR_{635} \geq 2$) und deren Varianzkoeffizient als ≤ 60 definiert wurde. Exprimierte Gene wurden ab einem $\lg_2(\sim)$ -Verhältnis von 0,7 als aktiviert bzw. von -0,7 als signifikant reprimiert bezeichnet. Da mit den Mikroarrays von Agilent keine technische Kontrolle durch *dye swap* durchgeführt wurde, wurden hier zusätzlich nur die Daten herangezogen, die starke Signale zeigten. Diese wurden definiert durch einen Wert von mindestens 800 aus der Summe der Mittelwerte beider Fluoreszenzsignale ($Sum\ of\ Medians (635/532) \geq 800$).

2.8 *Realtime quantitative PCR (qRT PCR) der Arabidopsis-Response-Regulatoren (ARRs)*

2.8.1 *Primer*

Die Primer für die quantitative Realtime PCR der *Arabidopsis-Response-Regulatoren* (ARRs) wurden übernommen von Olaf Neuschäfer-Rube (GSF Forschungszentrum für Umwelt und Gesundheit, Institut für Biochemische Pflanzenpathologie, 2004, unveröffentlicht). Die Vorwärts- bzw. Rückwärtsprimer haben eine Länge von 20-25 Basen und eine Schmelztemperatur T_m von 58-62°C. Die entstehenden PCR-Produkte bestehen aus 90-120 Basen.

Für die qRT PCR der *Arabidopsis-Response-Regulatoren* (ARRs) wurden die folgenden spezifischen Primer verwendet:

Tabelle 4: Verwendete Primer für die qRT PCR der *Arabidopsis-Response-Regulatoren* (ARRs)

Gen	Acc.#	Vorwärtsprimer	Rückwärtsprimer
ARR3	At1g59940	5'-TGGAATCTTCGGACTCTACGGTGG-3'	5'-CGAATCCACAAGCGAAGTTGCAGAC-3'
ARR4	At1g10470	5'-CGATGAAGATGATGACGTGTTGACG-3'	5'-CACGGCATCCCAGAATAGTTCCTCACT-3'
ARR5	At3g48100	5'-GCAGCTAAAACGCGCAAAGATCT-3'	5'-CCGAAAGAATCAGGACATGCATG-3'
ARR6	At5g62920	5'-CAAACGCGCAAAGATCTGAGCT-3'	5'-GCGAGAATCATCAGTGTAGGCTCAA-3'
ARR7	At1g19050	5'-GCTGAGGAATGCAAAATCTTAAGCC-3'	5'-AGAAGTATCATCATGACTTG-3'
ARR15	At1g74890	5'-AGGTGGTGAAGCTGAAGAAGGAAAA-3'	5'-TTGATGATGATGATGGAGATGAATC-3'

2.8.2 *cDNA-Synthese*

Die Isolation der Gesamt-RNA aus Blättern wurde wie unter 2.5 (S. 28) beschrieben durchgeführt. Für die Synthese der cDNA wurden 5 µg RNA mit 1 µl Poly-d(T)₁₂₋₁₈ Primer (0.5 µg/µl) gemischt, mit H₂O_{reinst} auf ein Volumen von 12 µl aufgefüllt und für 10 min bei 70°C in einem Thermocycler inkubiert (PTC-200 Peltier Thermal Cycler, MJ Reasearch, Minnesota, USA). Die Proben wurden nach der Inkubation für 1 min in eine Wasser/Eis-Mischung gestellt und für ca. 10 sec bei RT und 13000 rpm (Centrifuge 5415D, Eppendorf, Hamburg, D) abzentrifugiert. Anschließend wurden pro Probe folgende Komponenten für die cDNA-Synthese zugegeben:

First Strand buffer 5x	4 μ l
dNTP Mix 10 mM	1 μ l
DTT 0,1 M	2 μ l
Superscript II (200 U/ μ l)	1 μ l
RNaseOUT (40 U/ μ l)	0,5 μ l

Die Proben wurden anschließend im Thermocycler zunächst für 60 min bei 42°C, dann für 15 min bei 70°C und zum Schluss auf Eis inkubiert. Für die qRT PCR wurde die synthetisierte cDNA 1:20 in H₂O_{reinst} verdünnt.

2.8.3 PCR-Amplifikation

Die PCR-Amplifikation wurde in einem Gesamtvolumen von 25 μ l durchgeführt. Hierzu wurden jeweils 1 μ l der beiden Primerpaare (10 μ mol) und 12,5 μ l AbsoluteTM QPCR SYBR[®] Green Low Rox Mix (ABgene, Epsom, UK) vorgelegt und mit 10,5 μ l der verdünnten cDNA in einer 96-well-Mikrotiterplatte (Thermo-Fast[®] 96 Detection Plate, ABgene, Epsom, UK) vermischt. Behandelte Proben sowie die dazugehörenden Kontrollproben wurden immer gemeinsam auf eine Mikrotiterplatte in jeweils dreifacher Wiederholung aufgetragen. Alle Proben wurden auf Eis und möglichst lichtgeschützt pipettiert. Als endogenes Referenzgen zur Quantifizierung der Zielgene mittels komparativer C_t-Methode wurde die 18S rRNA verwendet. Die Amplifikation erfolgte mit dem 7500 Real Time PCR System (Applied Biosystems, Foster City, USA) nach folgendem Programm: 1 x 2 min bei 50°C, 1 x 15 min bei 95°C und 40 x *cycling* für 15 sec bei 95°C und für 1 min bei 60°C. Um Primerdimere auszuschließen wurde für jedes Experiment eine Schmelzkurven-Analyse durchgeführt.

2.8.4 Auswertung

Für die Auswertung der qRT PCR wurde der für jede einzelne Probe charakteristische C_t-Wert (*Threshold cycle*) herangezogen. Dieser Schwellenwert beschreibt den Zyklus, an dem die Fluoreszenzintensität deutlich über der Hintergrundfluoreszenz liegt.

Die Analyse der relativen Genexpression erfolgte mittels komparativer C_t -Methode (Livak and Schmittgen, 2001) nach folgender Berechnung:

$$\begin{aligned} C_{t \text{ Kontrollprobe}} - C_{t \text{ 18S}} &= \Delta C_{t \text{ Kontrollprobe}} \\ C_{t \text{ behandelte Probe}} - C_{t \text{ 18S}} &= \Delta C_{t \text{ behandelte Probe}} \\ \Delta C_{t \text{ Kontrollprobe}} - \Delta C_{t \text{ behandelte Probe}} &= \Delta \Delta C_t \end{aligned}$$

$$\text{Absolute Genexpression} = 2^{\Delta \Delta C_t}$$

Jeder berechnete Datenpunkt ergibt sich aus dem Mittelwert dreier unabhängiger Experimente.

2.9 Bestimmung der Hormonkonzentrationen in Blatt- und Wurzelmaterial

Die Bestimmung der Pflanzenhormonkonzentrationen wurden am *Institute of Experimental Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic (Laboratory of hormonal regulations in plants, Rozvojova 135, 165 02 Prague 6, Czech Republic)* von der Arbeitsgruppe um Eva Zazimalova durchgeführt. Auxin- und Cytokininkonzentrationen wurden jeweils 1 d und 4 d nach Inokulation der Wurzeln mit HHL in Blatt- und Wurzelmaterial bestimmt. Der Versuchsaufbau erfolgte wie in Abschnitt 2.2.3 (S. 23) beschrieben. Das Pflanzenmaterial wurde in flüssigem Stickstoff homogenisiert und bis zur Untersuchung bei -80°C bzw. zur Versendung auf Trockeneis gelagert.

Die Untersuchung der Konzentrationen der verschiedenen Cytokinine (CK) und des wichtigsten natürlich vorkommenden Auxins (Indol-3-essigsäure (IES)) wurden in Anlehnung an Dobrev et al. (2005) und Dobrev and Kaminek (2002) durchgeführt.

Die Extraktion der Pflanzenhormone erfolgte bei -20°C über Nacht mit Hilfe eines nach Bialeski modifizierten Lösungsmittels (Methanol:Wasser:Ameisensäure 14:5:1 Vol., Dobrev and Kaminek (2002)). [$5\text{-}^3\text{H}$] IES (740 GBq/mmol, ARC Inc., St. Louis, MO, USA; 1000 Bq pro Probe) und Deuterium-markierte CK ([$^2\text{H}_5$]Z, [$^2\text{H}_5$]ZR, [$^2\text{H}_5$]Z-7G, [$^2\text{H}_5$]Z-9G, [$^2\text{H}_5$]Z-OG, [$^2\text{H}_5$]ZR-OG, [$^2\text{H}_3$]DZ, [$^2\text{H}_3$]DZR, [$^2\text{H}_6$]iP, [$^2\text{H}_6$]iPR, [$^2\text{H}_6$]iP-7G, [$^2\text{H}_6$]iP-9G; Apex Organics, UK; 50 pmol pro Probe) wurden zur Überprüfung der Ausbeute sowie als interner Standard zugefügt. Die Proben wurden für 20 min bei 4°C und 20000 rpm zentrifugiert und die Extrakte mit Sep-Pak-C18-Filterpatronen (Waters Corporation, Milford, MA, USA)

aufgereinigt und bis zur Wasserphase verdampft. Die Hormone wurden mittels Festphasenextraktion weiter aufgereinigt und selektiert (Mixed Mode Phasen Oasis MCX, Kationenaustauscher und Reversed-Phase-Träger, 150 mg, Waters, Milford, USA).

Nachdem die Proben mit 1 M HCOOH gewaschen wurden, konnte die IES mit 100% MeOH eluiert und anschließend bis zur Trocknung eingedampft werden. CK-Phosphate (CK-Nukleotide) wurden mit 0,35 M NH₄OH in Wasser und basische Cytokinine (Riboside, Glucoside) mit 0,35 M NH₄OH in 60% (v/v) MeOH eluiert. Das letztere Eluat wurde ebenfalls bis zur Trocknung eingedampft.

Vor der Analyse wurden die CK-Nukleotide in die entsprechenden Riboside umgewandelt. Hierzu wurde zunächst aus der eluierten Fraktion mit CK-Nukleotiden NH₄OH verdampft. Die Proben wurden mit 0,1 M Ammoniumacetat (pH 9,6) alkalisch gemacht und mit einer alkalischen Phosphatase inkubiert (90 min bei 37°C). Nach der Neutralisation mit Essigsäure wurde die Lösung auf eine Sep-Pak-C18-Filterpatrone gegeben. Die CK-Riboside wurden mit 80% (v/v) MeOH eluiert und bis zur Trocknung eingedampft. Alle eingedampften IES- und CK-Proben wurden bis zur weiteren Analyse bei -20°C aufbewahrt. IES wurde mittels 2D-HPLC nach Dobrev et al. (2005) quantifiziert.

Die aufgereinigten CK-Proben wurden mittels LC-Massenspektrometrie analysiert. Dieses setzte sich zusammen aus einem HTS-PAL-Autosampler (CTC Analytics, CH), einer Rheos quaternären Pumpe (FLUX, Basel, CH) mit einem Csi 6200 Series HPLC Ofen (Cambridge Scientific Instruments, Wiltford, GB) und einem LCQ-Ionenfallen-Massenspektrometer mit Elektrospray-Ionisation (Thermo Scientific, Waltham, USA). Jeweils 10 µl der Proben wurden über eine C18-Säule eingespritzt (AQUA, 250x2mm, 5 µm, Phenomenex, USA) und mit 0,0005% Essigsäure (A) und Acetonitril (B) eluiert. Die HPLC wurde mit folgendem Gradientenprofil durchgeführt: 5 min 10% B und 90% A, danach innerhalb von 10 min ein Anstieg auf 17% A, dann auf bis zu 46% innerhalb weiterer 10 min bei einer Flussrate von 0,2 ml*min⁻¹. Die Temperatur der Säulchen wurde konstant auf 30°C gehalten.

Das Eluat wurde in ein Massenspektrometer eingeleitet, welches mit positiven Ionen, im *full-scan*-MS/MS-Betrieb arbeitet. Die Quantifizierung wurde mit Hilfe eines mehrstufigen Kalibrationsgraphen mit deuterierten CK als internem Standard durchgeführt. *Cis*-zeatin-Glucosid und *cis*-zeatin-9-Ribosid-O-Glucosid standen nicht als Standards zur Verfügung. Die Mengen dieser beiden Verbindungen wurden nur anhand des Kalibrationsgraphen der entsprechenden *trans*-Isomere geschätzt.

Die Ergebnisse sind Mittelwerte dreier unabhängiger biologischer Kontrollexperimente.

2.10 Detektion von AHLs in *A. thaliana* mittels FTICR-Massenspektrometrie

Die Detektion der AHLs mittels FTICR-Massenspektrometrie erfolgte am Institut für ökologische Chemie, GSF Forschungszentrum in der Arbeitsgruppe von Dr. Ph. Schmitt-Kopplin. Der Versuchsaufbau erfolgte wie in Abschnitt 2.2.3 (S. 23) beschrieben. Um anhaftende AHLs so gut wie möglich von den Wurzeln zu entfernen, wurden diese unmittelbar nach der Ernte mehrmals in $\text{H}_2\text{O}_{\text{dem.}}$ gewaschen. Das Pflanzenmaterial wurde 1 d, 4 d und 14 d nach AHL-Zugabe geerntet, in flüssigem Stickstoff homogenisiert und bis zur Untersuchung bei -80°C gelagert. Pro Zeitpunkt und Pflanzenmaterial wurden jeweils drei unabhängige biologische Wiederholungen zu einer Probe gepoolt.

Zur Extraktion der AHLs wurden 10 ml 10% (v/v in Wasser) Acetonitril zu den Pflanzenproben gegeben und für 15 min in ein Ultraschallbad gestellt. Die flüssige Phase wurde durch Zentrifugation in 15 ml Falcon[®] Röhrchen bei 6500 rpm für 5 min bei Raumtemperatur abgetrennt (Universal 32 R, Hettich Zentrifugen, Tuttlingen, D) und durch eine Festphasenextraktionsmethode (*solid phase extraction* SPE) aufgereinigt (Li et al., 2006).

Jeweils 9 ml der Probe wurden auf eine *MegaBond-Elute*-Filtersäule (Varian, Palo Alto, USA) aufgetragen, die zuvor mit 2 ml Methanol bzw. mit Wasser equilibriert wurde. Die Filtersäulen wurden nach Anlegen des Vakuums mit 4 ml eines Methanol/Wasser-Gemisches (15% v/v) gewaschen und unter Vakuum getrocknet. Die Solute wurde mit einem Gemisch aus Isopropanol/Hexan (85/15 v/v) gelöst. Das Eluat wurde unter Stickstoff getrocknet, in Acetonitril (10 % v/v in Wasser) gelöst und vor der Analyse mittels *Elektrospray Fourier transformation ion cyclotron* Massenspektrometrie (FTICR/MS) durch PTFE-Filterscheiben (Merck, Darmstadt, D) filtriert.

Positive ES-Spektren wurden auf einem Bruker Daltonics (Bremen, D) Apex Qe 12 T System, ausgestattet mit Apollo II und einer Mikro ES Quelle, gemessen. Die Spektren wurden in einem Massenbereich von m/z 150 bis 1000 aufgenommen. Die externe Kalibrierung des Massenspektrometers wurde mit Polyarginin (ca. 10 mg/l in 50 % Methanol mit 0,1 % Ameisensäure) im entsprechenden Massenbereich durchgeführt (m/z 175.11895, m/z 349.23062, m/z 523.34230 und m/z 697.45398). Zur internen Kalibrierung wurden die Signale von Diester-Verunreinigungen verwendet (m/z 207.15909, m/z 207.15909, m/z 229.14103, m/z 279.15909, m/z 315.25299). HHL und DHL wurden als einfach geladenes Kation $[\text{M}+\text{H}]^{1+}$ bzw. als Na-Addukt $[\text{M}+\text{Na}]^{1+}$ detektiert. Das Verhältnis von HHL zu DHL betrug 200.12812 zu 256.19072 bzw. 222.11007 zu 278.17267.

III Ergebnisse

1. Interaktion von *A. thaliana* mit bakteriellen *Quorum-sensing*-Signalen *N*-Acyl-DL-Homoserinlactone

Bakterien verwenden Signalmoleküle zur interzellulären Kommunikation. Zu den am häufigsten vorkommenden Signalen in gramnegativen Bakterien zählen die *N*-Acyl-DL-Homoserinlactone. Die Ausscheidung dieser Signale erfolgt in Abhängigkeit von der Zelldichte und der Wachstumsphase und ermöglicht den Bakterien eine Anpassung an sich ändernde Umweltbedingungen (Whitehead et al., 2001). Bis zum heutigen Zeitpunkt gibt es nur sehr wenige Erkenntnisse darüber, in welcher Art und Weise Pflanzen auf das Vorkommen bakterieller AHLs reagieren. Ziel dieser Arbeit war es daher, die Wirkung dieser bakteriellen Signale auf *A. thaliana* vor allem durch Genexpressionsanalyse mittels Mikroarray zu untersuchen.

1.1 Analyse der Genexpression nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL

Die Analyse der Genexpression in *A. thaliana* erfolgte mit Hilfe des Arabidopsis-3-60-mer-*Oligo-Microarray* von Agilent (Arabidopsis 3 Microarray Kit, Böblingen, D). Die Durchführung des Mikroarrays und die Anzucht und Inokulation von *Arabidopsis* wurde wie in „Material und Methoden“ beschrieben durchgeführt (siehe 2.2.3, S. 23 und 2.7.3, S. 35). Die Analyse der Genexpression erfolgte 4 h, 1 d und 4 d nach Inokulation des *A. thaliana*-Wurzelsystems mit HHL. Alle im Folgenden angegebenen Werte sind Mediane aus drei Mikroarray-Analysen, die aus drei unabhängigen biologischen Wiederholungen des Experimentes stammen. Exprimierte Gene wurden ab einem $\lg_2(\sim)$ -Verhältnis von 0,7 als aktiviert bzw. von -0,7 als signifikant reprimiert definiert.

1.1.1 Gesamtzahl aktivierter und reprimierter Gene im Überblick

Insgesamt zeigten 721 Gene in Blättern und 1095 Gene in Wurzeln nach Behandlung von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL signifikante Änderungen in ihrer Expression. Im Blattgewebe

ergab sich für alle getesteten Zeitpunkte mit etwa 230 Genen eine ähnliche Gesamtzahl aktivierter Gene. Die Anzahl reprimierter Gene lag zwischen 65 (4 h nach Inokulation) und 110 bis 118 (4 d bzw. 1 d nach HHL-Behandlung) (siehe Abbildung 6). Die Gesamtzahl signifikant regulierter Gene im Wurzelgewebe ergab größere Unterschiede in Abhängigkeit vom Inokulationszeitpunkt. 4 h nach HHL-Behandlung zeigten 744 Gene eine signifikante Aktivierung in ihrer Genexpression. Dieser Wert lag um das 3-fache höher als zu allen anderen getesteten Zeitpunkten im Wurzelgewebe. Allerdings zeigten sich 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung im Wurzelgewebe eine deutlich niedrigere Anzahl regulierter Gene, sowohl im Vergleich zum 4-h-Wert für Wurzeln als auch im Vergleich zu den Ergebnissen in Blättern (siehe Abbildung 6). Die Anzahl reprimierter Gene in Wurzeln entsprachen in etwa den Ergebnissen für Blätter.

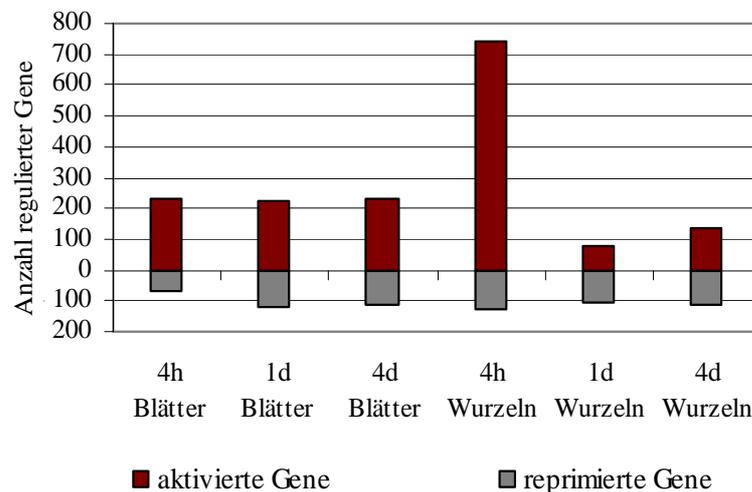


Abbildung 6: Gesamtzahl differentiell regulierter Gene in *A. thaliana* 4 h, 1 d und 4 d nach Inokulation des Wurzelsystems mit HHL.

1.1.2 Funktionelle Klassifizierung induzierter Gene

Um einen Gesamtüberblick über die Veränderungen auf Transkriptionsebene nach HHL-Behandlung zu erhalten, wurden alle differentiell regulierten Gene in insgesamt 14 funktionelle Kategorien eingeteilt (Abbildung 7). Die Kategorisierung erfolgte mit Hilfe der TAIR *Arabidopsis thaliana*-Datenbank (<http://www.arabidopsis.org>). Dabei wurden Gene, die in mehrere Kategorien fallen, jeweils nur in eine der angegebenen 14 Hauptkategorien eingeteilt.

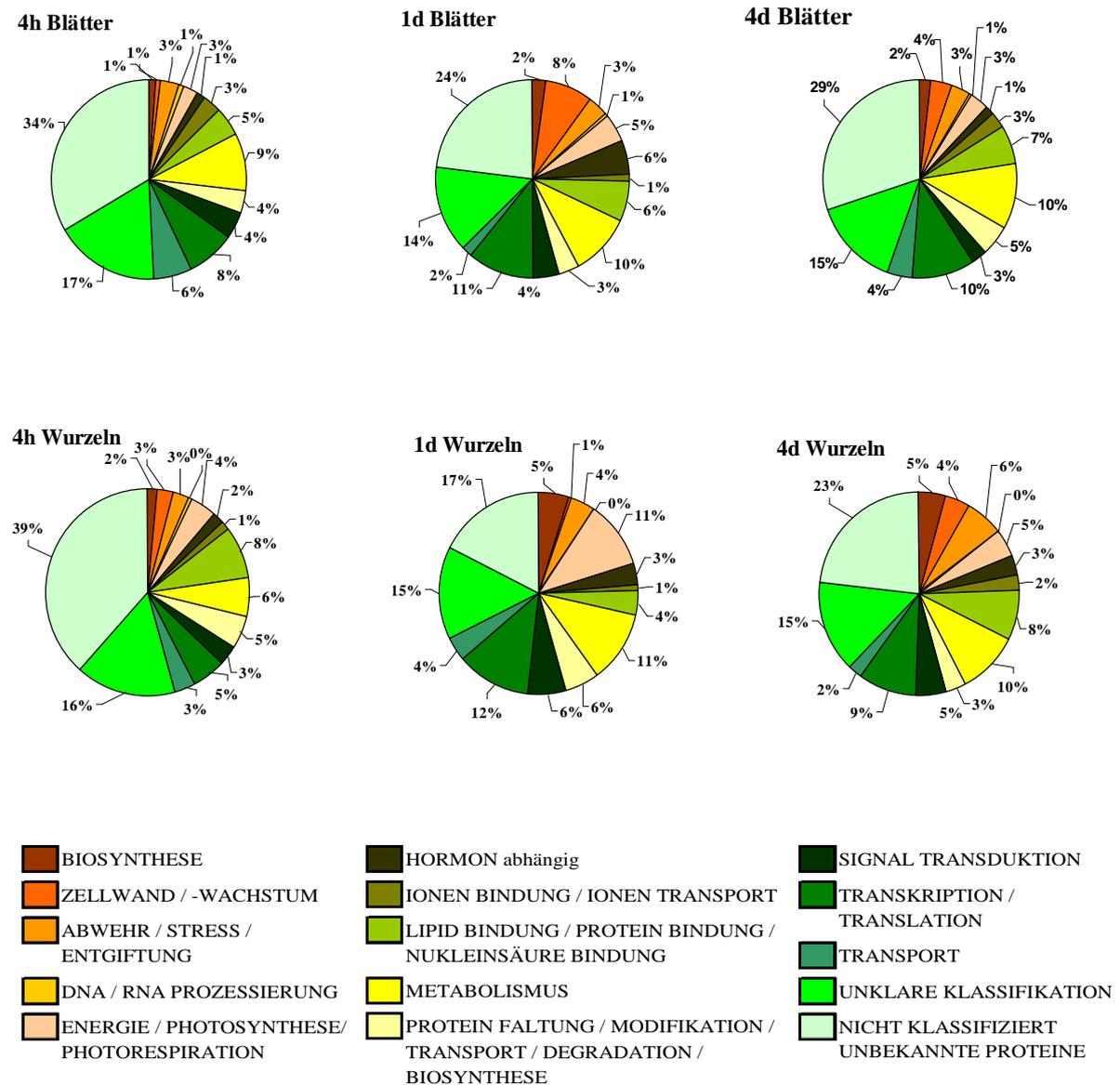


Abbildung 7: Funktionelle Klassifizierung differentiell regulierter Gene in *A. thaliana*-Blätter und -Wurzeln 4 h, 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung.

Die Gene wurden mit Hilfe der TAIR *Arabidopsis thaliana*-Datenbank in funktionelle Kategorien eingeordnet.

Mit 17-39% aller Gene konnte ein sehr hoher Prozentsatz in keine der angegebenen Hauptkategorien eingeteilt werden, da ihnen bisher noch keine Funktion zugewiesen werden konnte. Diese Gene wurden in der Datenbank als exprimierte oder unbekannte Proteine bezeichnet und daher in die Kategorie für unbekannte, nicht klassifizierte Proteine eingeordnet. 14-17% aller Gene, denen mit Hilfe der Datenbank eine Funktion zugeordnet werden konnte, fielen in keine der angegebenen 14 Hauptkategorien und wurden daher in die

Gruppe der Gene mit unklarer Klassifikation eingeteilt. Tabellen mit allen differentiell exprimierten Genen sowie deren funktioneller Kategorisierung wurden im Anhang in den Tabellen 1 (für Blattgewebe) und 2 (für Wurzelgewebe) aufgelistet.

Die meisten der differentiell transkribierten Gene in Wurzel- und Blattgewebe konnten in die Kategorien Energie (3-11%), Metabolismus (6-11%), Transkription/Translation (5-12%) und Lipid-/Protein-/Nukleinsäurebindung (4-8%) eingeordnet werden. Näher betrachtet ergaben sich insbesondere 1 d nach HHL-Behandlung interessante Ergebnisse. In Blättern konnten insgesamt 8% aller differentiell transkribierten Gene in die Kategorie Zellwand/-wachstum (z. B. *extensin*- und *expansin*-Proteine) und 6% in die Kategorie der Pflanzenhormon abhängigen Proteine eingeordnet werden (v. a. Auxin und Cytokinin regulierte Gene). Im Vergleich dazu konnten zum selben Zeitpunkt in Wurzeln nur 1% aller exprimierten Gene in die Gruppe Zellwand/-wachstum (Anstieg bis auf 4% nach 4 d) und 3% in die Kategorie der Hormon abhängigen Proteine eingeteilt werden.

Bei den Ergebnissen der Wurzelproben zeigte sich nach 1 d mit 11% ein sehr hoher Wert für die Kategorie Energie. Dieser ergab sich interessanterweise v. a. durch die Exprimierung vieler Proteine, die das Photosynthesesystem betreffen. Nach 4 d zeigte sich im Vergleich zu allen anderen Proben in den Wurzeln mit 6% der höchste Wert für die Kategorie Abwehr/Stress/Entgiftung.

1.1.3 Häufig vorkommende Genfamilien

Um einen besseren Überblick über Aktivierung und Reprimierung der einzelnen häufig vorkommenden Gene zu erhalten, wurden diese in so genannte Genfamilien eingeteilt. In Abbildung 8 wurden die am häufigsten vorkommenden Gene zusammengefasst. Dabei wurden nur die Genfamilien aufgelistet, bei denen in mindestens einem der beiden Pflanzengeweben (entweder Blatt- oder Wurzelmaterial), im Minimum 10 verschiedene Mitglieder dieser Familie vorkamen. Eine Tabelle mit den entsprechenden Expressionsdaten der einzelnen Gene und deren Zuordnung in die 9 verschiedenen am häufigsten vorkommenden Genfamilien befindet sich im Anhang (Tabelle 3 und 4, Anhang). Zu den häufig vorkommenden Genfamilien zählten u. a. die Arabinogalactan-Proteine, die vor allem 4 h nach HHL-Behandlung in Wurzeln aktiviert wurden. Insgesamt wurden im Wurzelgewebe 11 verschiedene Arabinogalactan-Gene in ihrer Transkription aktiviert. Arabinogalactan-Proteine (AGPs) zählen zu einer hydroxyprolinreichen Familie der Glycoproteine, die in

mehreren Veröffentlichungen in Zusammenhang mit verschiedenen Aspekten des Pflanzenwachstums und der Pflanzenentwicklung erwähnt wurden (Schultz et al., 2000; Showalter, 2001). In *Arabidopsis* konnten bisher insgesamt 27 verschiedene AGPs identifiziert werden. Im Gegensatz zu den Ergebnissen für das Wurzelgewebe zeigten lediglich 4 verschiedene Arabinogalactan-Proteine in Blättern Änderungen ihres Expressionslevels.

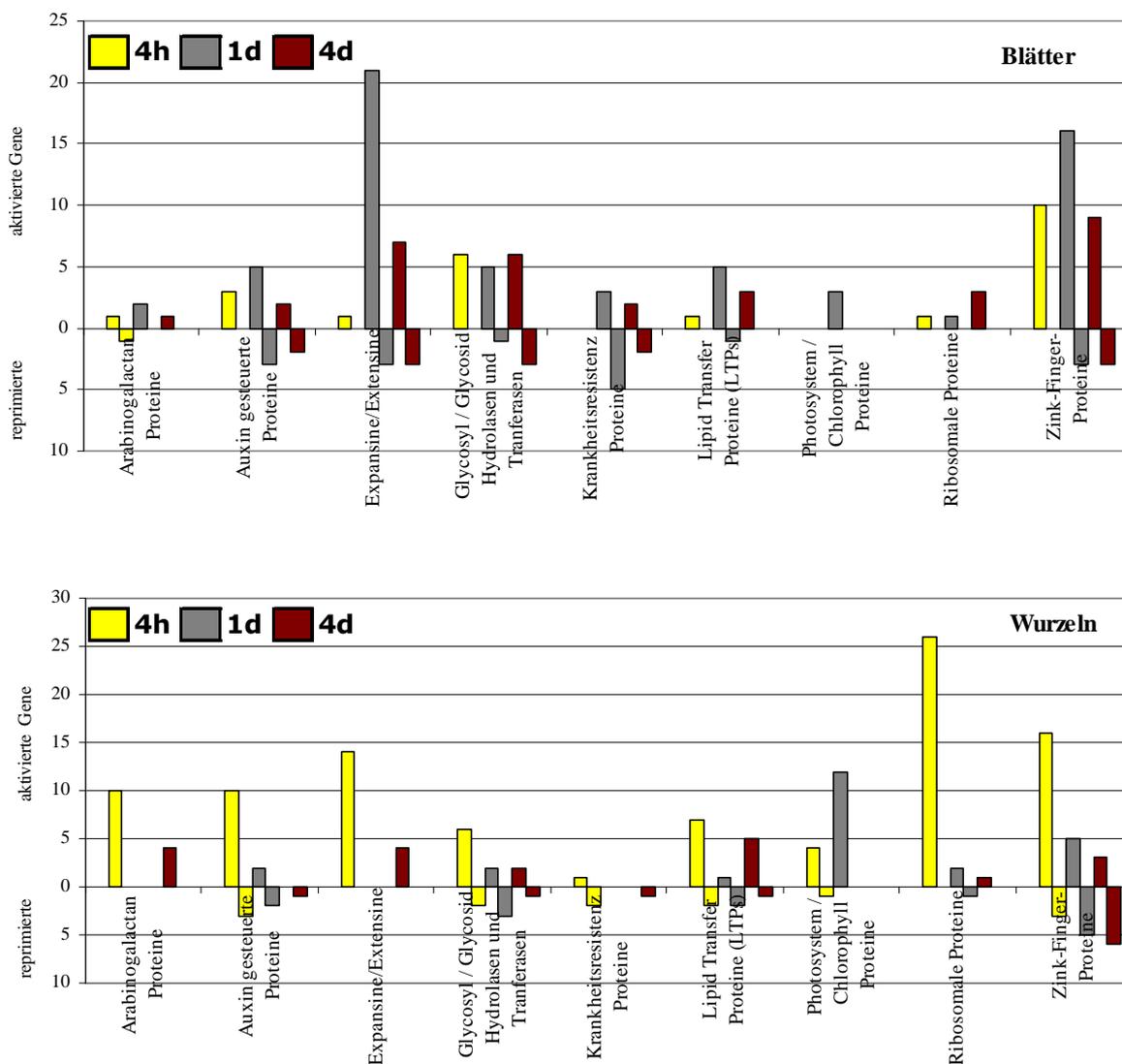


Abbildung 8: Klassifizierung differentiell transkribierter Gene nach HHL-Behandlung in 9 häufig vorkommende Genfamilien.

Gelbe Balken markieren Gene, die 4 h nach HHL-Behandlung aktiviert oder reprimiert wurden, graue Balken stehen für Gene, die nach 1 d und rote Balken für Gene, die nach 4 d differentiell transkribiert wurden. Die einzelnen Familien wurden in alphabetischer Reihenfolge angeordnet. Der obere Graph zeigt Gene, die in Blattmaterial, der untere Graph Gene, die in Wurzelmaterial exprimiert wurden.

Sowohl in Blatt- als auch in Wurzelgewebe zeigten zahlreiche durch Auxin regulierte Gene einen Anstieg in ihrer Transkriprate. Auxine zählen zu den wichtigsten Phytohormonen, die vor allem für das Pflanzenwachstum, insbesondere für das Wachstum der Wurzeln von großer Bedeutung sind (Quint and Gray, 2006; Teale et al., 2006). In Blättern wurden insgesamt 12 verschiedene Proteine exprimiert, die durch Auxin reguliert sind. Diese zeigten vor allem 1 d nach HHL-Behandlung eine Aktivierung der Genexpression. In Wurzeln wurden 15 verschiedene durch Auxin regulierte Gene differentiell transkribiert. Die meisten wurden bereits 4 h nach Behandlung mit HHL aktiviert.

Bei einer weiteren häufig vorkommenden Genfamilie handelt es sich um die Expansine und Extensine. Von Expansinen ist bekannt, dass sie eine wichtige Rolle im Zellwachstum und beim Aufbau und der Biogenese der Zellwand spielen (Cosgrove et al., 2002; Li et al., 2003). Bei den Extensinen handelt es sich, wie auch bei den zuvor erwähnten Arabinogalactanen, um hydroxyprolinreiche Glycoproteine, die häufig in pflanzlichen Zellwänden vorkommen und die ebenfalls für Wachstum und Entwicklung der Pflanzen von Bedeutung sind (Roberts and Shirsat, 2006). In *Arabidopsis* existieren insgesamt 31 Expansine und 186 verschiedene Extensinproteine. Die Extensine waren insbesondere nach 1 d in Blättern (19) und nach 4 h in Wurzeln (14) in einer großen Anzahl aktiviert.

Neben den bereits erwähnten Arabinogalactan-Proteinen, den Auxin regulierten Proteinen und den Expansin-/Extensinproteinen kamen die folgenden Genfamilien gehäuft vor: Glycosyl-/Glycosidhydrolasen und -transferasen, Krankheitsresistenz-Proteine, Lipid-Transfer-Proteine (LTP), Photosystem-/Chlorophyll-Proteine, ribosomale Proteine und Zink-Finger-Proteine. Bei den LTPs handelt es sich ähnlich wie bei den Arabinogalactanen, den Expansinen und den Extensinen um eine Familie von Proteinen, die eine Rolle in der Erhöhung der Zellwandausdehnung spielen (Nieuwland et al., 2005). LTPs waren sowohl in Blättern als auch in Wurzeln aktiviert.

Die Anzahl aktivierter ribosomaler Proteine war vor allem in Wurzeln, 4 h nach HHL-Inokulation, stark erhöht. Dies deutet auf eine hohe Proteinbiosyntheserate in Wurzeln, die bereits nach sehr kurzer Dauer durch HHL ausgelöst wurde, hin. Allerdings wurde eine große Anzahl von Proteinen mit unbekannter Funktion exprimiert, da zu diesem Zeitpunkt mit 39% der höchste Prozentsatz unbekannter, nicht klassifizierbarer Proteine auftrat (siehe Abbildung 7). Die hohe Aktivierungsrate der Photosyntheseproteine in Wurzeln lässt sich vermutlich auf das verwendete Versuchssystem zurückführen, in dem die Wurzeln nicht im Dunkeln, sondern frei schwimmend und dem Licht ständig ausgesetzt wuchsen (siehe auch Abbildung 5 C).

Interessanterweise waren die meisten der Krankheitsresistenz-Proteine, von denen viele zur Klasse der TIR-NBS-LRR(*toll and interleukin-1 receptor-nucleotide binding site-leucine-rich repeat*)-Genfamilie zählten, vor allem 1 d nach HHL-Behandlung in Blättern und Wurzeln reprimiert.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass diese Ergebnisse für einen Einfluss von AHLs auf das pflanzliche Wachstum in *A. thaliana* sprechen, aber nicht, wie zunächst vor allem aufgrund von Versuchen mit Tomatenpflanzen und AHLs (Schuhegger et al., 2006) vermutet, auf eine Rolle der AHLs in Bezug auf eine induzierte systemische Resistenz in Pflanzen.

1.1.4 Induktion von Genen des Phytohormonsystems durch HHL

Besonders auffällig bei den Ergebnissen nach funktioneller Klassifizierung bzw. den häufig vorkommenden Genfamilien war die Transkription zahlreicher dem Phytohormonsystem zugehöriger Proteine sowohl in Blatt- als auch in Wurzelmaterial. Hierzu zählten insbesondere die zwei Pflanzenhormone Auxin und Cytokinin, von denen bekannt ist, dass sie wichtige Rollen bei der Kontrolle von pflanzlichen Entwicklungsprozessen und des pflanzlichen Wachstums spielen (Ferreira and Kieber, 2005; Woodward and Bartel, 2005). Alle Gene, die im Zusammenhang mit Pflanzenhormonen stehen und differentiell exprimiert wurden, sind in Tabelle 5 aufgelistet.

In Blattgewebe waren insgesamt 12 verschiedene auf Auxin reagierende Gene (At1g44350 *IAA-amino acid hydrolase 6*, At1g51780 *IAA-amino acid hydrolase 5*, At1g51760 *IAA-amino acid hydrolase 3*, *auxin responsive* Proteine: At2g21210, At5g18080 At5g18010, At4g12980, At5g43700, At2g18010, At3g25290, At4g34760 und At5g18030) und 5 auf Cytokinin reagierende *two-component-response*-Regulatoren differentiell transkribiert. Die 5 *Arabidopsis-Response*-Regulatoren (ARRs), die für die Signalwege des Cytokinins von Bedeutung (D'Agostino et al., 2000) sind, waren zu allen Zeitpunkten in Blättern reprimiert und wurden unter 1.2 (S. 51) in einem gesonderten Abschnitt näher beschrieben. Die durch Auxin induzierten Gene in Blättern waren vor allem 1 d nach HHL-Behandlung aktiviert. Auch in Wurzeln wurden insgesamt 15 verschiedene auf Auxin reagierende Gene differentiell reguliert: At1g56220 *auxin associated family* Protein, At1g72430 *auxin-responsive* Protein, At4g12980 *auxin-responsive* Protein, At2g23170 *auxin-responsive GH3 family* Protein, At1g16510 *auxin-responsive family* Protein, At4g34770 *auxin-responsive family* Protein, At3g25290 *auxin-responsive family* Protein, At4g17280 *auxin-responsive family* Protein,

At5g19140 *auxin/aluminium-responsive* Protein, At1g34310 *auxin response factor 1*, At2g17500 *auxin efflux carrier family* Protein, At1g71090 *auxin efflux carrier*, At5g20960 AAO1 mRNA for *aldehyde oxidase*, At4g10100 *molybdenium cofactor synthesis* Protein, At3g15450 *expressed protein similar to auxin down-regulated* Protein). Die meisten wurden bereits 4 h nach HHL-Behandlung aktiviert. Neben den aktivierten Auxinproteinen wurden auch einige Gene, die ebenfalls im Zusammenhang mit Phytohormonen stehen, reprimiert. Sowohl in Blättern als auch in Wurzeln war das GCR1-Protein (At1g48270) an allen getesteten Zeitpunkten signifikant reprimiert. GCR1 weist eine G-Protein-gekoppelte Rezeptoraktivität auf, dessen genaue Rolle in der Hormon-Signaltransduktion allerdings bisher unbekannt ist (Plakidou-Dymock et al., 1998; Kanyuka et al., 2001).

Ebenfalls reprimiert waren 3 verschiedene IES-Aminosäure-Hydrolasen in Blättern (At1g51760, At1g51780 und At1g44350) und die AAO1-Oxidase (At5g20960) in Wurzeln. Die IES-Aminosäure-Hydrolasen spielen eine bedeutende Rolle im IES-Konjugat-Metabolismus, durch Freisetzung von aktivem IES mittels Hydrolyse der inaktiven Auxin-Konjugate (Bartel et al., 2001). Bei der Indoleessigsäure (IES) handelt es sich um das wichtigste Mitglied in der Familie der Auxinhormone. Das Acetaldehyd-Oxidase-Protein AAO1 ist das entscheidende Enzym im letzten Schritt der Tryptophan abhängigen *de novo* Biosynthese von IES (Bartel et al., 2001; Woodward and Bartel, 2005). Neben den auf Auxin und Cytokinin reagierenden Genen waren weitere Gene des Phytohormonsystems induziert; darunter einige Ethylen gesteuerte Proteine in Blättern, Proteine, die zur Familie der Gibberelline zählen, in Blättern und Wurzeln und auf Abszissinsäure (ABA) reagierende Proteine in Blättern und Wurzeln.

Ebenfalls interessant war die starke Reprimierung 4 d nach HHL-Behandlung von vier zur Familie der MYB-Transkriptionsfaktoren zählenden Proteinen in Wurzeln (At1g01060, At3g09600, At3g06490 und At2g46830). In Blättern waren zwei dieser Transkriptionsfaktoren insbesondere nach 1 d aktiviert (At1g71030, At1g01060). MYB-Proteine zählen zu einer Superfamilie von Transkriptionsfaktoren, die beteiligt sind an Entwicklungsprozessen und an der Pathogenabwehr in Pflanzen. Von vielen dieser *Arabidopsis*-MYB-Gene ist bekannt, dass sie Änderungen in ihrem Expressionslevel nach Behandlung mit verschiedenen Hormonen und als Antwort auf Stress zeigen (Yanhui et al., 2006).

Tabelle 5: Differentielle Transkription von Genen des Phytohormonsystems nach Behandlung des *A. thaliana*-Wurzelsystems mit 10 μ M HHL.

(a) regulierte Gene in Blättern				
id	Name	4h	1d	4d
At4g26080	ABA signal transduction.	*0.28	0.79	0.25
At3g25290	auxin-responsive family protein	1.12	0.33	0.97
At4g34760	auxin-responsive family protein	-0.29	-0.73	*-0.58
At2g18010	auxin-responsive family protein similar to auxin-induced protein TGSAUR22	-0.27	-0.74	-0.54
At4g12980	auxin-responsive protein	0.79	0.52	0.84
At5g43700	auxin-responsive protein / indoleacetic acid-induced protein 4 (IAA4)	0.45	0.77	0.10
At5g18030	auxin-responsive protein, putative similar to auxin-inducible SAUR	*0.47	0.98	0.26
At5g18010	auxin-responsive protein, putative similar to auxin-inducible SAUR	0.65	0.96	0.56
At5g18080	auxin-responsive protein, putative similar to GP:3043536 SAUR	0.10	0.95	0.33
At2g21210	auxin-responsive protein, putative similar to small auxin-up regulated protein	0.32	1.03	*0.10
At2g34680	differential screening of a cDNA library from auxin-treated root culture	0.83	*0.23	0.52
At1g73730	ethylene-insensitive3-like3 (EIL3)	0.73	0.43	0.44
At5g47230	ethylene-responsive element-binding factor 5 (ERF5)	0.83	*0.64	1.01
At5g61600	ethylene-responsive element-binding family protein	*0.86	*1.22	0.94
At2g38210	ethylene-responsive protein	0.62	0.46	0.78
At1g49830	ethylene-responsive protein	0.50	*0.17	0.73
At1g48270	GCR1 G protein coupled receptor-related	-0.70	-1.11	-0.65
At1g44090	gibberellin 20-oxidase family protein	0.40	0.66	0.83
At5g14920	gibberellin-regulated family protein	0.69	0.84	0.70
At1g51760	IAA-amino acid hydrolase 3	-0.31	*-0.45	-1.01
At1g51780	IAA-amino acid hydrolase 5	-0.44	*-0.35	-0.74
At1g44350	IAA-amino acid hydrolase 6	/	-1.71	*-1.38
At1g01560	mitogen-activated protein kinase, putative / MAPK	-0.30	-0.94	-0.17
At1g71030	myb family transcription factor	0.57	1.27	1.15
At1g01060	myb family transcription factor	*-0.22	0.83	/
At1g74890	two-component responsive regulator / response regulator 15 (ARR15)	/	-1.00	/
At1g59940	two-component responsive regulator / response regulator 3 (ARR3)	-0.09	-0.83	-0.33
At1g10470	two-component responsive regulator / response regulator 4 (ARR4)	0.25	*-0.01	*0.09
At3g48100	two-component responsive regulator / response regulator 5 (ARR5)	-0.61	-1.13	-0.37
At5g62920	two-component responsive regulator / response regulator 6 (ARR6)	-0.80	-1.60	-0.99
At1g19050	two-component responsive regulator / response regulator 7 (ARR7)	-0.54	-1.28	-0.58
At5g67030	zeaxanthin epoxidase (ZEP) (ABA1)	0.53	0.77	0.41

(b) regulierte Gene in Wurzeln

id	Name	4h	1d	4d
At5g20960	AAO1 mRNA for aldehyde oxidase	-1.22	-1.38	-1.28
At1g49720	ABA-responsive element-binding protein	0.76	0.70	1.72
At1g71090	auxin efflux carrier	-0.74	-1.04	*-1.03
At2g17500	auxin efflux carrier family protein	0.78	*0.14	0.44
At1g34310	auxin response factor 1, putative	-1.16	/	/
At5g19140	auxin/aluminum-responsive protein	*-0.13	0.78	0.25
At3g25290	auxin-responsive family protein	0.87	*0.11	0.56
At4g17280	auxin-responsive family protein	0.80	*-0.15	*0.37
At1g16510	auxin-responsive family protein	0.81	0.18	*0.27
At4g34770	auxin-responsive family protein	0.86	*-0.24	*0.74
At2g23170	auxin-responsive GH3 family protein	0.89	*0.29	*0.03
At1g72430	auxin-responsive protein	0.77	*0.08	0.53
At4g12980	auxin-responsive protein	0.77	0.29	0.54

* Genexpression ist nicht signifikant

Tabelle 4: Fortsetzung

(b) regulierte Gene in Wurzeln		4h	1d	4d
id	Name			
At1g19570	dehydroascorbate reductase	0.62	0.49	0.73
At1g56220	dormancy/auxin associated family protein	0.79	0.60	0.48
At5g55120	expressed protein	0.85	*0.01	0.55
At3g15450	expressed protein similar to auxin down-regulated protein	*0.11	0.93	*0.07
At1g48270	G protein coupled receptor-related	-1.02	-0.92	-1.07
At1g44090	gibberellin 20-oxidase family protein	1.11	*0.06	*1.13
At1g80340	gibberellin 3-beta-dioxygenase / gibberellin 3 beta-hydroxylase (GA4H)	0.87	-1.29	0.17
At5g14920	gibberellin-regulated family protein	0.99	0.52	0.93
At3g05880	hydrophobic protein (RCI2A)	*0.11	*0.10	0.88
At1g68100	IAA-alanine resistance protein 1	0.72	0.15	0.35
At4g10100	molybdenum cofactor synthesis family protein	0.75	0.24	0.45
At1g01060	myb family transcription factor	-0.32	0.56	-2.07
At3g09600	myb family transcription factor	-0.54	*-0.11	-0.82
At3g06490	myb family transcription factor (MYB108)	-0.63	-0.70	-0.61
At2g46830	myb-related transcription factor (CCA1)	/	*0.19	-1.48

* Genexpression ist nicht signifikant

Weiß markierte Felder zeigen eine Aktivierung bzw. Reprimierung der Gene von < 0.7 bzw. > -0.7 , gelb markierte Felder enthalten Gene mit 0.7- bis < 1 -facher Aktivierung, hellorange Felder beinhalten Gene mit 1- bis < 1.3 -facher Aktivierung, dunkelorange Felder zeigen Gene mit 1.3- bis < 1.6 -facher Aktivierung und rot markierte Felder enthalten Gene mit ≥ 1.6 -facher Aktivierung. Abgestufte grüne Farben stehen für reprimierte Gene. Die Gene wurden alphabetisch angeordnet. Alle Ergebnisse wurden im Logarithmus zur Basis 2 ($\lg_2(\sim)$) des Verhältnisses beider Fluoreszenzsignale angegeben.

1.2 Reprimierung der Arabidopsis-Response-Regulatoren (ARRs)

Cytokinine spielen eine wichtige Rolle in vielen Aspekten des pflanzlichen Wachstums. Der Cytokinin-Signal-Transduktionsweg ist dem so genannten Zwei-Komponenten-Signalweg in Hefen und Bakterien sehr ähnlich. Dabei wird stets eine Phosphatgruppe von einer Histidin-Kinase auf einen sogenannten *Response*-Regulator übertragen (Ferreira and Kieber, 2005).

Bei den *Arabidopsis-Response-Regulatoren* handelt es sich um eine Familie von insgesamt 23 verschiedenen ARR-Genen, die sich aufgrund von Sequenzähnlichkeiten, ihrer Domänenstruktur und ihrer Transkriptionsantwort auf Cytokinin in zwei große Gruppen einteilen lassen. Bei diesen zwei Gruppen handelt es sich um die so genannten Typ-A- und Typ-B-*Arabidopsis-Response-Regulatoren* (D'Agostino et al., 2000; Mason et al., 2005). Typ-A-ARRs werden durch exogen zugefügtes Cytokinin sehr schnell in ihrer Transkription induziert und wirken als negative Regulatoren des Cytokinin-Signaltransduktionsweges.

Nach Behandlung des *A. thaliana*-Wurzelsystems mit HHL zeigten 6 von insgesamt 10 Typ-A-ARRs eine starke Reprimierung in ihrer Transkription im Blattgewebe. Folgende ARRs wurden nach HHL-Behandlung reprimiert: ARR3 (At1g59940), ARR4 (At1g10470), ARR5 (At3g48100), ARR6 (At5g62920), ARR7 (At1g19050) und ARR15 (At1g74890). Alle nach HHL-Behandlung transkriptionell reprimierten ARRs befanden sich innerhalb eines Astes des phylogenetischen Baumes der Typ-A-*Arabidopsis-Response*-Regulatoren (siehe Abbildung 9). Zur Verifizierung der Ergebnisse der Mikroarray-Analyse wurden zusätzlich qRT-PCR-Experimente (siehe 2.8, S. 37) durchgeführt. Tabelle 6 gibt eine Zusammenfassung der Ergebnisse aus qRT PCR und Mikroarray-Analyse wieder. Die stärksten Reprimierungen zeigten sich 1 d nach HHL-Behandlung für ARR5, ARR6, ARR7 und ARR15. Sowohl die Ergebnisse der Mikroarray-Analyse als auch die qRT-PCR-Experimente zeigten zum Teil sehr hohe Standardabweichungen, da die Mittelwerte aus drei unabhängigen biologischen Wiederholungen berechnet wurden. Betrachtet man allerdings die Ergebnisse der unabhängigen Experimente (Daten nicht gezeigt), ergaben sich für fast alle Einzelerperimente deutlich negative Zahlenwerte, die für eine eindeutige Reprimierung der Gene sprechen.

In Wurzeln konnte keiner der *Arabidopsis-Response*-Regulatoren mit Hilfe der Mikroarray-Analyse detektiert werden.

Tabelle 6: Reprimierung der Typ-A-ARRs in Blättern nach Behandlung des *A. thaliana*-Wurzelsystems mit HHL.

Expressionsdaten (Mittelwerte MW \pm Standardabweichung SA) der RT qPCR und Mikroarray-Analyse, 4 h, 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung. Grau unterlegte Felder zeigen reprimierte Gene ab einem Expressionslevel $\lg_2(\sim)$ von $-0,7$.

id	Name	RT qPCR		Mikroarray		
		MW	\pm SA	MW	\pm SA	
At1g59940	ARR3	4h	/	/	0.01	0.46
		1d	/	/	-0.93	0.43
		4d	/	/	-0.26	0.14
At1g10470	ARR4	4h	-0.41	0.54	0.23	0.08
		1d	-0.75	0.18	-0.07	0.40
		4d	-0.86	0.23	0.09	0.12
At3g48100	ARR5	4h	-0.86	0.11	-0.54	0.30
		1d	-1.70	0.57	-1.08	0.11
		4d	-0.68	0.07	-0.43	0.16
At5g62920	ARR6	4h	-1.49	0.93	-0.80	0.31
		1d	-2.10	1.07	-1.36	0.72
		4d	-1.32	0.41	-0.83	0.35
At1g19050	ARR7	4h	-0.75	0.65	-0.51	0.60
		1d	-1.26	0.46	-1.16	0.53
		4d	-0.91	0.30	-0.55	0.32
At1g74890	ARR15	4h	0.05	0.46	/	/
		1d	-1.79	0.37	-1.00	/
		4d	0.07	0.49	/	/

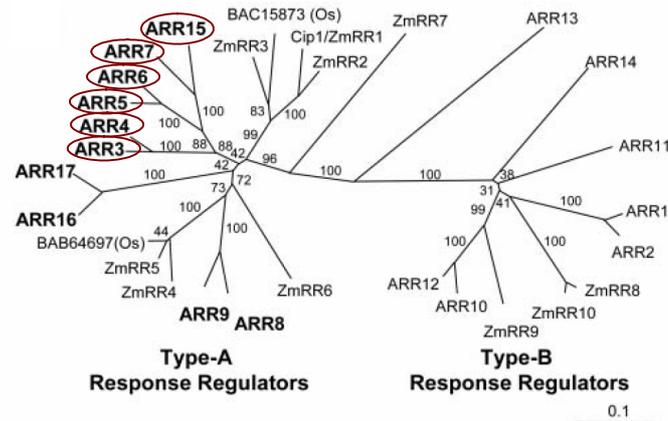


Abbildung 9: Phylogenetischer Baum der *Arabidopsis*-Response-Regulatoren (ARRs) (nach To et al. (2004)).

Einteilung der ARRs in 2 große Hauptgruppen (Typ-A- und Typ-B-Response-Regulatoren). Die 6 eingekreisten Typ-A-ARRs wurden in Blättern nach Behandlung von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL reprimiert.

1.3 Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000)

Makroarray-Experimente mit Tomatenpflanzen nach Behandlung der Wurzeln mit verschiedenen AHLs und einer anschließenden Infektion mit dem blattpathogenen Pilz *Alternaria alternata* zeigten eine systemische Induktion Salicylsäure- und Ethylen-abhängiger Abwehrgene (Schuhegger et al., 2006). Mittels Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) wurde getestet, ob eine Vorbehandlung von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL ebenfalls zur Erhöhung einer systemischen Resistenz in Pflanzen führt. Die Durchführung der Pathogeninfektion erfolgte wie in Abschnitt 2.4.2 (S. 28) beschrieben. Die Quantifizierung der bakteriellen Virulenz erfolgte 0 d, 1 d, 2 d, 3 d und 4 d nach Pathogeninokulation. Wie in Abbildung 10 (C) dargestellt, zeigte sich nach Bestimmung der Keimzahl im Blattgewebe zwischen den Kontroll- und den mit HHL vorbehandelten Pflanzen zu keinem der getesteten Zeitpunkte ein signifikanter Unterschied. 5 d nach Pathogeninokulation zeigte sich auch optisch aufgrund der aufgetretenen krankheitsbedingten Blattläsionen kein Unterschied im Krankheitsgrad (Abbildung 10 (A) und (B)). Mittels Pathogeninfektion konnte daher kein Nachweis einer systemischen Resistenz ausgelöst durch HHL gezeigt werden. Dieses Ergebnis bestätigt auch die bereits zuvor beschriebenen Daten der Mikroarray-Analyse, wonach in *A. thaliana* keine Aktivierung typischer Resistenzgene nach HHL-Behandlung erfolgte (siehe 1.1.3, S. 45).

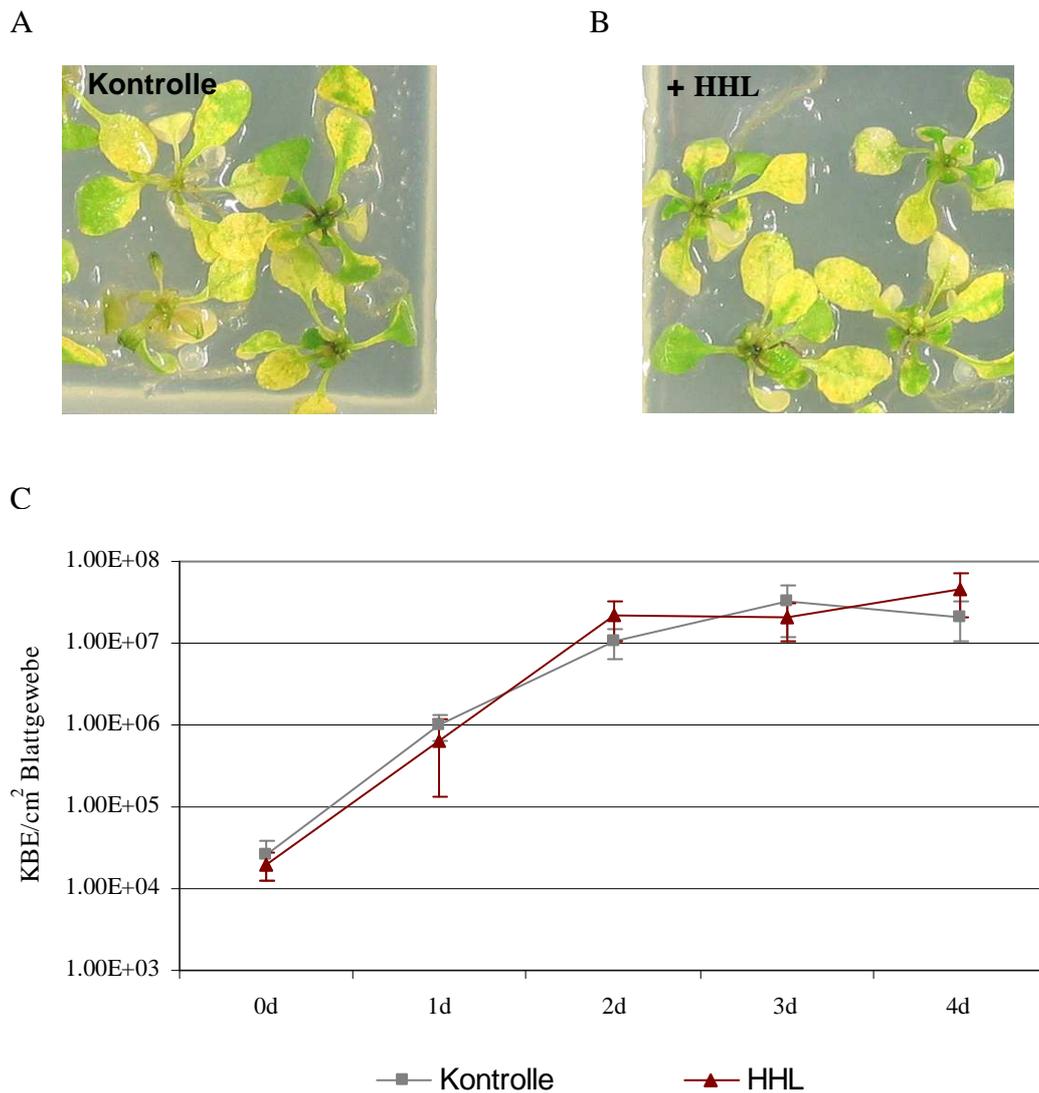


Abbildung 10: Pathogeninfektion mit *Pst* DC3000 4 d nach Inokulation des *A. thaliana*-Wurzelsystems mit HHL.

(A) Krankheitssymptome in Kontrollpflanzen 5 d nach Pathogeninfektion. (B) Krankheitssymptome in mit HHL behandelten Pflanzen 5 d nach Pathogeninfektion. (C) Anzahl an *Pst* DC3000 KBE pro cm² Blattgewebe 0, 1, 2, 3 und 4 d nach Pathogeninfektion. Es ergab sich kein signifikanter Unterschied zwischen Kontroll- und HHL behandelten Pflanzen.

1.4 Bestimmung der Phytohormonkonzentrationen in Blatt- und Wurzelgewebe

Die Ergebnisse der Mikroarray-Analyse nach Behandlung von *A. thaliana*-Wurzeln mit HHL ergab eine Induktion zahlreicher Phytohormon abhängiger Gene. Aufgrund der wichtigen Rolle der beiden Pflanzenhormone Auxin und Cytokinin im Pflanzenwachstum sowie der Induktion zahlreicher Auxin und Cytokinin abhängiger Gene nach HHL-Behandlung erfolgte

eine Bestimmung der Konzentrationen dieser beiden Hormone in Wurzeln und Blättern wie in Abschnitt 2.9 (S. 39) beschrieben.

1.4.1 Auxin(IES-)Konzentration

Auxine zählen zu einer der wichtigsten Gruppen von Phytohormonen die bei fast allen wachstumsbedingten Änderungen, die sich während eines pflanzlichen Lebenszyklus ereignen, involviert sind (Teale et al., 2006). Das am häufigsten in Pflanzen vorkommende natürliche Auxin ist die Indol-3-Essigsäure (IES), ein Tryptophanderivat (siehe Abbildung 11 (A)), die in vielen pflanzlichen Entwicklungsprozessen eine wichtige Rolle spielt.

Die IES-Konzentrationen 4 d nach HHL-Behandlung waren sowohl in Blättern als auch in Wurzeln deutlich höher als in den mit EtOH behandelten Kontrollpflanzen (Abbildung 11 (B)). Insbesondere in Wurzeln zeigte sich ein deutlicher Unterschied. In den mit HHL behandelten Wurzeln konnten nach 4 d doppelt so hohe Konzentrationen detektiert werden wie in den Kontrollpflanzen (6,31:2,97 pmol/g FG). 1 d nach HHL-Behandlung zeigten sich insbesondere in Wurzeln deutliche Schwankungen zwischen den drei biologischen Wiederholungsexperimenten, die keine eindeutige Aussage über signifikante Änderungen zulassen. Dennoch ist eine Tendenz zu höheren Auxin-Konzentrationen in HHL behandelten Pflanzen erkennbar.

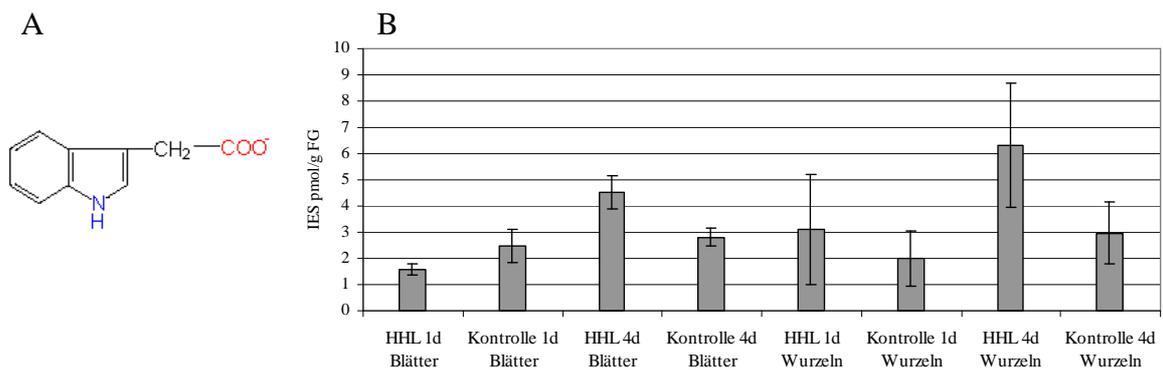


Abbildung 11: Freie IES in Blättern und Wurzeln.

(A) Strukturformel der Indol-3-Essigsäure (Abbildung aus <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d31/31b.htm>). (B) Konzentrationsbestimmung der freien IES 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung. Angegeben sind Mittelwerte aus drei unabhängigen biologischen Kontrolleexperimenten \pm Standardabweichung. Nach 4 d in Blättern bzw. 1 d und 4 d in Wurzeln zeigten die mit HHL behandelten Pflanzen höhere Auxin-Konzentrationen als die Kontrollpflanzen.

1.4.2 Cytokinin(CK-)Konzentrationen

Das Phytohormon Cytokinin (CK) spielt ebenso wie das Auxin eine wichtige Rolle in fast allen Aspekten des Pflanzenwachstums und der pflanzlichen Entwicklung (Kieber, 2002). Bei den natürlich vorkommenden Cytokinin handelt es sich um Adeninderivate. Diese können als freie Basen, als Riboside (Base + Ribose), als Ribotide (Base + Ribose + Phosphat) oder als Glycoside (Zuckeracetale) vorkommen. Das häufigste natürlich vorkommende Cytokinin ist das Zeatin. Die Grundstruktur des Cytokinin ist in Abbildung 12 (A) dargestellt.

Die Bestimmung des aktiven Cytokinings (d. h. freie Cytokininbasen und deren Riboside (Laloue et al., 1981)) ergab im Gegensatz zu den Ergebnissen für Auxin insbesondere in Blättern eine höhere Konzentration in den unbehandelten Kontrollpflanzen (Abbildung 12 (B)). Dementsprechend zeigten die Blätter der mit HHL behandelten Pflanzen sowohl nach 1 d als auch nach 4 d niedrigere Cytokinin-Konzentrationen als die mit EtOH behandelten Kontrollpflanzen. Nach 4 d lag die Konzentration für Blätter von unbehandelten Pflanzen bei 5,1 pmol/g FG, wohingegen Blätter von mit HHL behandelten Pflanzen zum selben Zeitpunkt nur 3,2 pmol/g FG aufwiesen. Da die Standardabweichungen für aktive Cytokinin-Konzentrationen in Wurzeln sehr hoch waren, können hier nur sehr vorsichtige Schlussfolgerungen gezogen werden. 4 d nach HHL-Behandlung scheinen die Konzentrationen, wie bereits in Blättern beobachtet, im Vergleich zu den Kontrollpflanzen ebenfalls niedriger zu sein.

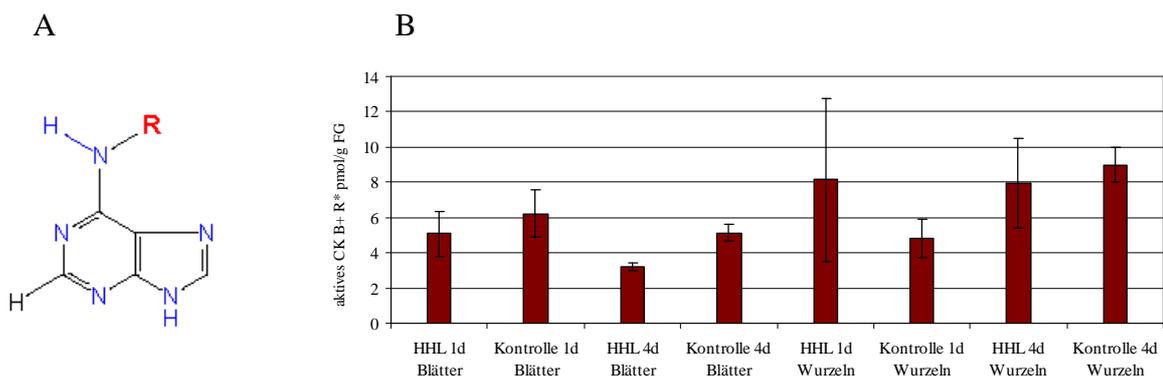


Abbildung 12: Aktive Cytokinine in Blättern und Wurzeln.

(A) Grundstrukturformel des Cytokinin (Abbildung aus <http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/d31/31c.htm>). (B) Konzentrationsbestimmung der freien Cytokinine 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung. Angegeben sind Mittelwerte aus drei unabhängigen biologischen Kontrollexperimenten \pm Standardabweichung. Nach 1 d und 4 d in Blättern zeigten die mit HHL behandelten Pflanzen niedrigere Cytokinin-Konzentrationen als die Kontrollpflanzen.

*CK B+R = Cytokinin freie Basen + Riboside

Weitere, biologisch (fast) nicht aktive Cytokinin-Metabolite (Glucoside, Ribosid-Monophosphate, Dihydrozeatin und cis-Zeatin-Typ-Cytokinine) zeigten keine signifikanten Änderungen nach HHL-Behandlung (Abbildung 13).

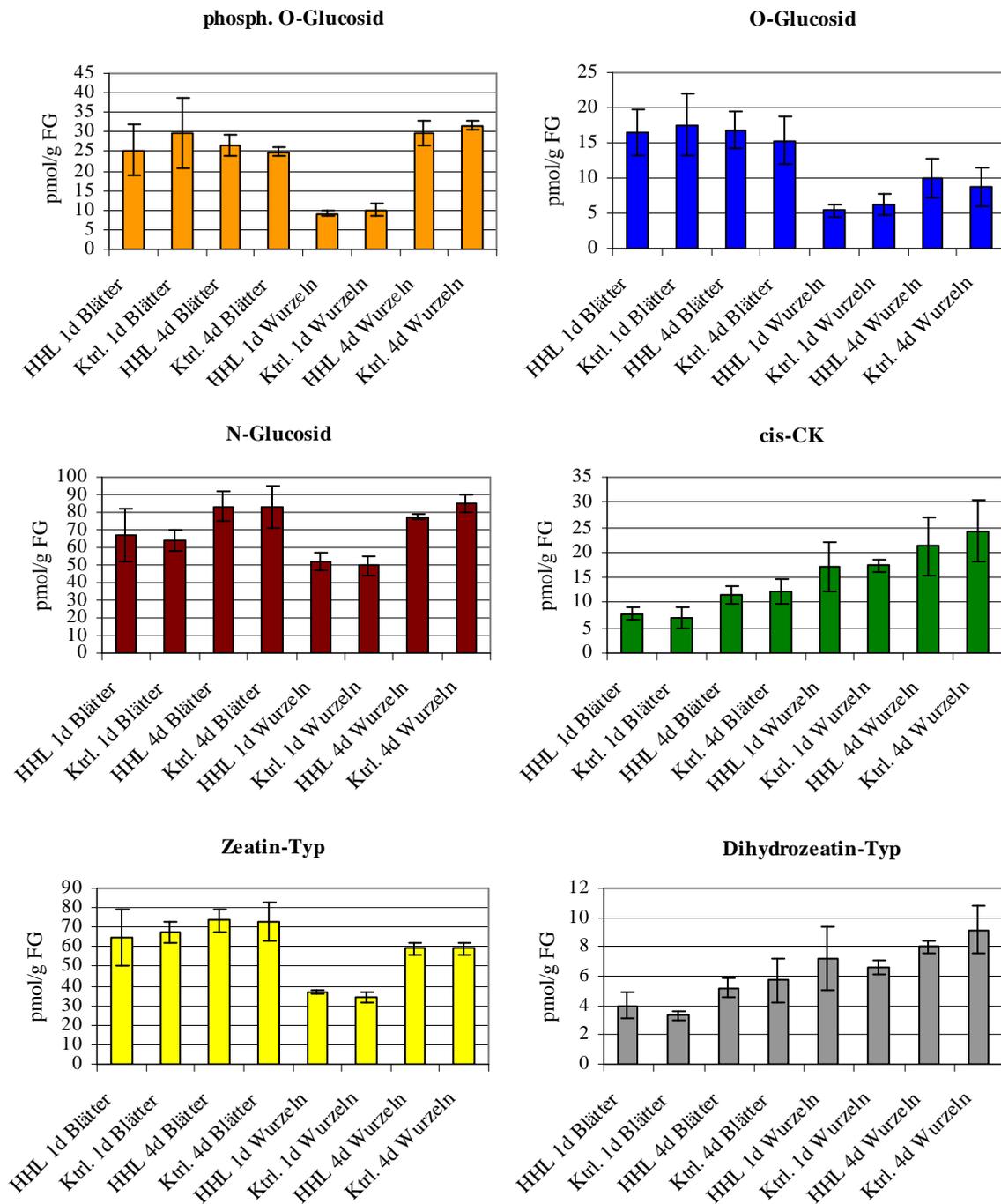


Abbildung 13: Konzentrationsbestimmung nicht aktiver Cytokinin-Metabolite in Blättern und Wurzeln 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung.

Angegeben sind Mittelwerte aus drei unabhängigen biologischen Kontrollexperimenten \pm Standardabweichung. Nach 1 d und 4 d zeigten sich keine statistisch signifikanten Unterschiede zwischen mit HHL behandelten und Kontrollpflanzen.

1.4.3 Verhältnis IES:aktives Cytokinin

Die beiden Phytohormone Auxin und Cytokinin interagieren auf vielfache Weise miteinander, um zahlreiche Wachstums- und Differenzierungsprozesse zu kontrollieren. Dabei können die beiden Hormone sowohl synergistisch z. B. bei der Regulation der Zellteilung als auch antagonistisch wie z. B. beim Wachstum der Wurzeln miteinander interagieren (Coenen and Lomax, 1997).

Betrachtet man das Verhältnis aus Indoleessigsäure und freiem Cytokinin durch Korrelation der jeweiligen IES- und Cytokinin-Mittelwerte aus Abbildung 11 und Abbildung 12, fällt auf, dass vor allem nach 4 d deutlich erkennbare Unterschiede zwischen den mit HHL behandelten und den Kontrollpflanzen auftraten (Abbildung 14). Die Behandlung der Wurzeln mit HHL scheint sowohl in Blättern als auch in Wurzeln eine deutliche Verschiebung des Auxin:Cytokinin-Verhältnisses zur Folge zu haben. Im Vergleich zu den Kontrollpflanzen verschob sich dieses Verhältnis in mit HHL behandelten Pflanzen in Richtung eines höheren Auxinlevels. Nach 1 d zeigte sich weder in Blättern noch in Wurzeln eine signifikante Änderung dieses Verhältnisses.

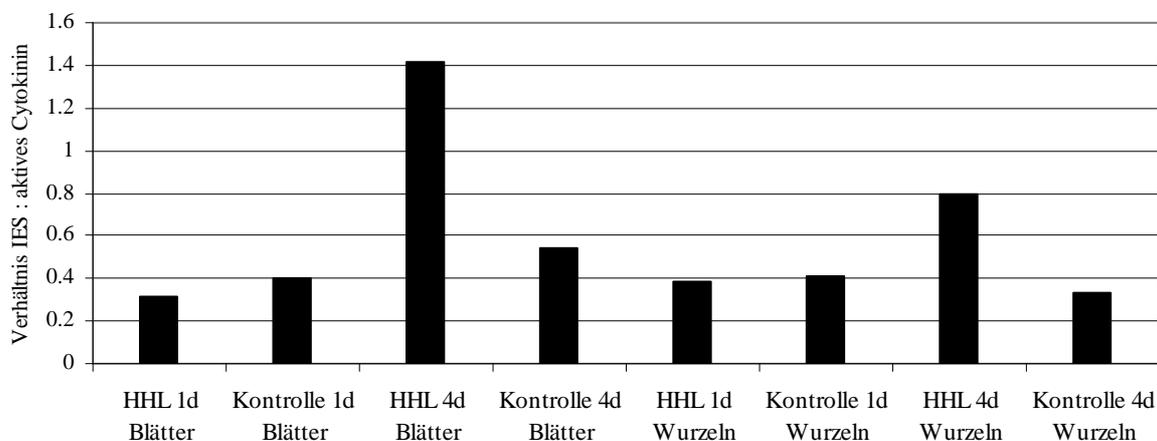


Abbildung 14: Verhältnis IES:aktives Cytokinin.

Korrelation der Mittelwerte der Auxin- und Cytokinin-Konzentrationen (Abbildung 11 und Abbildung 12) in Blättern und Wurzeln, 1 d und 4 d nach HHL-Behandlung bzw. in Kontrollpflanzen. Das Verhältnis verschob sich nach 4 d in mit HHL behandelten Pflanzen im Vergleich zu den Kontrollpflanzen in Richtung eines höheren Auxinlevels.

1.5 Wurzelwachstumsstimulierende Wirkung durch AHLs

Aufgrund der Induktion zahlreicher Phytohormon abhängiger Gene sowie der Änderung der IES- und aktiven Cytokinin-Konzentration nach HHL-Behandlung wurden Blätter und Wurzeln hinsichtlich einer Stimulation des Pflanzenwachstums durch verschiedene AHLs untersucht. 14 d nach Applikation von insgesamt 6 verschiedenen sowohl lang- als auch kurzkettigen AHLs wurden die Wurzellänge und der Blattrosettendurchmesser bestimmt und mit denen der unbehandelten Kontrollpflanzen verglichen (siehe 2.2.5, S. 25). Dabei zeigten insbesondere die kurzkettigen AHLs N-Butanoyl-DL-Homoserinlacton (BHL) und N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton (HHL) eine wachstumsstimulierende Wirkung auf die Wurzellänge (siehe Abbildung 15 und Abbildung 16). Im Vergleich zur Kontrolle wiesen die mit BHL behandelten Pflanzen um etwa 2 cm (~ 12%) längere Wurzeln auf. Dieser stimulierende Effekt konnte für die langkettigen AHLs, OHL, DHL, dDHL bzw. tDHL nicht nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu zeigten Pflanzen, die mit dem langkettigen Homoserinlacton DHL behandelt wurden, signifikant kürzere Wurzeln. Allerdings konnte für keine der getesteten AHLs ein wachstumsstimulierender Effekt in Blättern festgestellt werden. Die Messung des Blattrosettendurchmessers ergab keine signifikante Änderung nach AHL-Behandlung. Zusätzlich wurde das Blattgewicht nach BHL- und HHL-Behandlung bestimmt (Daten nicht gezeigt). Hierbei ergab sich im Vergleich zu den Kontrollpflanzen ebenfalls keine Wachstumsstimulation. Abbildung 16 zeigt mit HHL behandelte und Kontrollpflanzen mit deutlichen Unterschieden in der Wurzellänge.

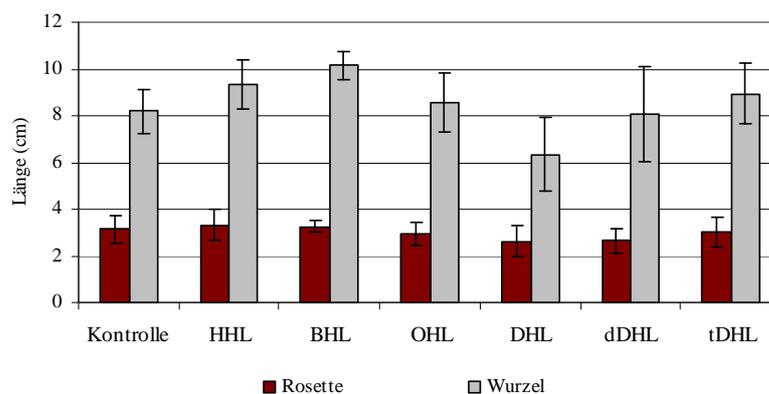


Abbildung 15: Wurzelwachstumsstimulierende Wirkung durch verschiedene AHLs.

Messung der Wurzellänge sowie des Blattrosettendurchmessers 14 d nach Inokulation mit kurz- und langkettigen AHLs. HHL und BHL haben eine wachstumsstimulierende Wirkung auf Wurzeln. DHL führte zu einem verminderten Wachstum der Wurzeln. Keiner der getesteten AHLs führte zu einer signifikanten Änderung des Blattrosettendurchmessers.

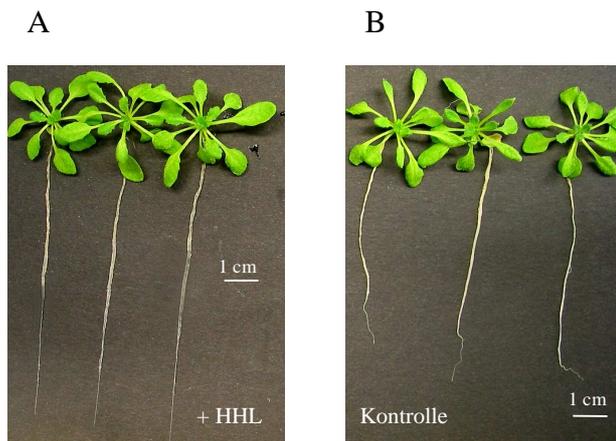


Abbildung 16: Erhöhung der Wurzellänge durch HHL.

(A) *A. thaliana* 14 d nach HHL-Behandlung. (B) 14 d alte Kontrollpflanzen.

Die mit HHL behandelten Wurzeln zeigten eine deutliche Stimulierung des Wurzellängenwachstums.

1.6 Nachweis von HHL und DHL in Blatt- und Wurzelgewebe durch FTICR-MS

In den bisherigen Experimenten konnten neben Änderungen im Wurzelgewebe auch zahlreiche Veränderungen in Blättern nach Behandlung der Wurzeln mit verschiedenen AHLs nachgewiesen werden. Hierzu zählten die Induktion zahlreicher Gene, die in das Wachstum und die Entwicklung der Pflanzen involviert sind, sowie Änderungen der Phytohormonkonzentrationen. Daher stellte sich die Frage, ob ein eventueller Transport der AHLs über die Wurzeln in das Blattgewebe die Ursache für diese Änderungen in den Blättern sein könnte.

Mit Hilfe der FTICR-Massenspektrometrie wurde getestet, ob kurzkettige Homoserinlactone wie HHL bzw. langkettige wie DHL von den Wurzeln aus dem Medium aufgenommen und in das Blattgewebe transportiert werden. Die Durchführung der Experimente erfolgte wie in „Material und Methoden“ in Abschnitt 2.10 (S. 41) beschrieben. Die Messung der relativen Intensitäten ergab ein zeitabhängiges Vorkommen der AHLs in Pflanzen. Die HHL-Intensitäten stiegen von 1 d nach 4 d (siehe Abbildung 17, FTICR-MS-Spektrum) in Blattextrakten sowie von 4 d nach 14 d in Blatt- und Wurzelextrakten (siehe Abbildung 18 und Abbildung 19) deutlich an. Im Massenspektrum der behandelten Pflanzenextrakte konnten beide Ionen $[M+H]^+$ und $[M+Na]^+$ mit einem Massenfehler von weniger als 0,3 ppm detektiert werden. Eine zusätzliche Bestätigung der Identifikation der Homoserinlactone erfolgte aufgrund der Detektion der entsprechenden Isotopenmuster im Spektrum. Interessanterweise waren die Intensitäten für HHL in Blattextrakten höher als in Wurzelextrakten. HHL scheint daher von den Wurzeln in die Blätter transportiert zu werden

und sich dort zu akkumulieren. Die Detektion des langkettigen DHL mittels FTICR-Massenspektrometrie ergab im Vergleich zu dem kurzkettigen HHL ein vollkommen anderes Ergebnis. Die relativen Intensitäten von DHL waren in Wurzelextrakten im Vergleich zu den Blattextrakten deutlich höher und sind zwischen 4 d und 14 d in den Wurzelextrakten angestiegen, in den Blattextrakten jedoch gesunken (siehe Abbildung 18 und Abbildung 19). Im Gegensatz zu HHL scheint sich DHL vermutlich aufgrund seiner hohen Hydrophobizität im Wurzelgewebe zu akkumulieren und daher nicht wie HHL in großen Mengen in das Blattgewebe transportiert zu werden.

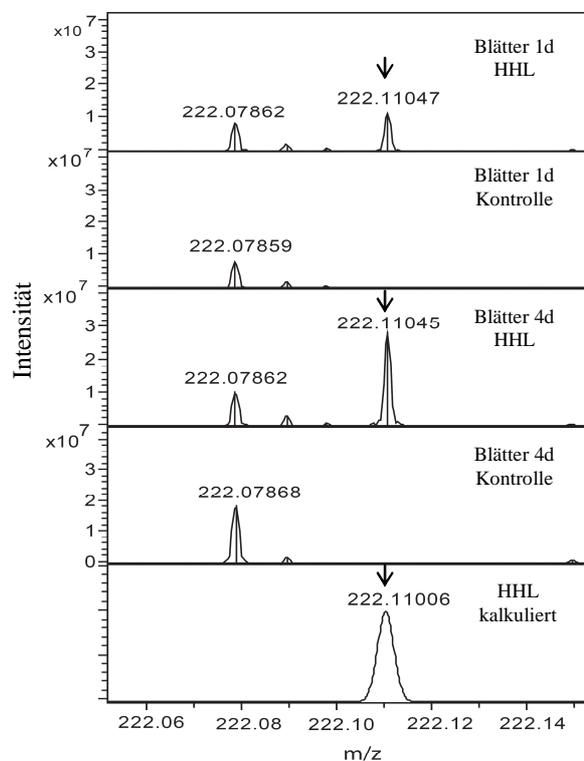


Abbildung 17: FTICR-MS-Spektrum aus Blattextrakten 1 d und 4 d nach Inokulation von *A. thaliana* mit HHL.

HHL-Peaks sind mit einem Pfeil markiert. Die relativen Intensitäten (Höhe der Peaks) zeigten einen Anstieg in Blattextrakten in Abhängigkeit von der Inkubationsdauer.

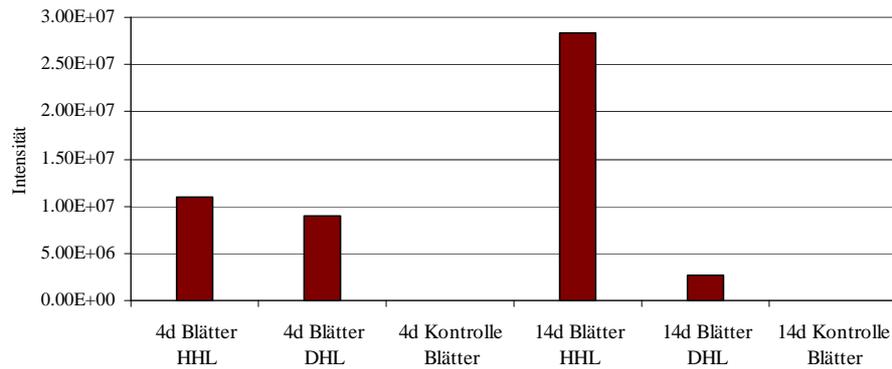


Abbildung 18: Messung der HHL- und DHL-Anreicherung in Blattextrakten durch FTICR-MS 4 d und 14 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln.

In Blattextrakten stieg die Intensität in HHL behandelten Pflanzen in Abhängigkeit von der Inkubationsdauer an, wohingegen die Intensitäten für DHL behandelte Pflanzen abgenommen haben.

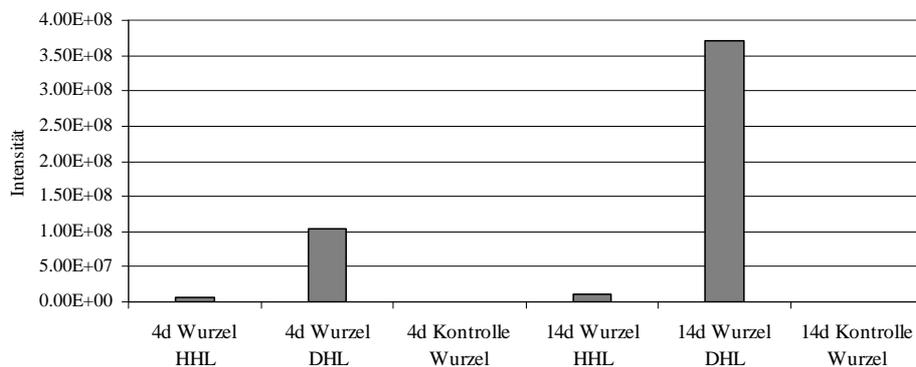


Abbildung 19: Messung der HHL- und DHL-Anreicherung in Wurzelextrakten durch FTICR-MS 4 d und 14 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln.

Die Intensitäten für mit HHL und DHL behandelte Pflanzen haben in Abhängigkeit von der Inkubationsdauer in Wurzeln deutlich zugenommen. Die Wurzelextrakte von DHL behandelten Pflanzen zeigten höhere Intensitäten als die entsprechenden Blattextrakte (siehe Abbildung 18). Der Vergleich der Wurzelextrakte zwischen HHL und DHL behandelten Pflanzen ergab für DHL eine 18-fache (nach 4 d) bzw. eine 32-fache (nach 14 d) Erhöhung der Intensität.

2. Induktion systemischer Resistenz und wachstumsstimulierender Wirkung in *A. thaliana* durch Rhizosphärenbakterien

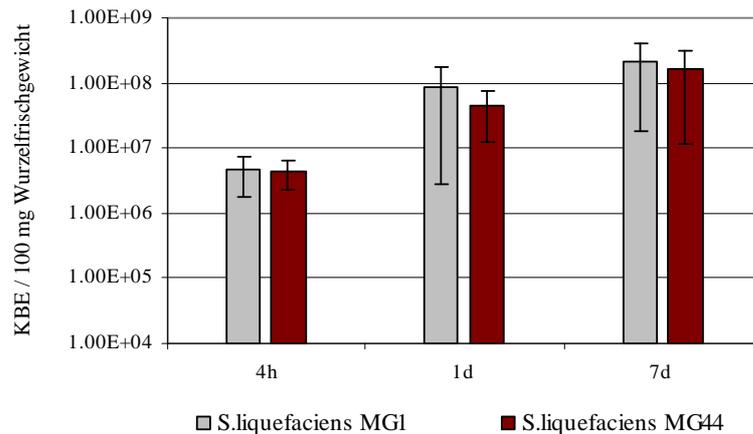
Nichtpathogene Rhizosphärenbakterien (PGPR), können die pflanzliche Abwehr stimulieren und Pflanzen so gegen verschiedene Pathogene resistenter machen. Dieser als induzierte systemische Resistenz (ISR) bezeichnete Signalweg wurde vor allem anhand des wurzelkolonisierenden Bakteriums *Pseudomonas fluorescens* WCS 417r nachgewiesen (Van Wees et al., 1997; Pieterse et al., 1998; van Wees et al., 1999). Die Untersuchung dieses Signalweges in *A.thaliana* durch die Rhizosphärebakterien *Serratia liquefaciens* MG1 (AHL produzierender Stamm) und dessen AHL-negativer Mutante MG44 ist Teil der vorliegenden Arbeit. Durch einen Vergleich der beiden Stämme war es möglich, den Einfluss bakterieller *Quorum-sensing*-Signale auf die Pflanze nicht nur wie zuvor beschrieben durch direkten Einsatz der Reinsubstanz, sondern auch im Bakteriensystem testen zu können.

2.1 Nachweis der Wurzelbesiedlung von *A. thaliana* mit *Serratia liquefaciens* MG1::*gfp* und MG44::*gfp*

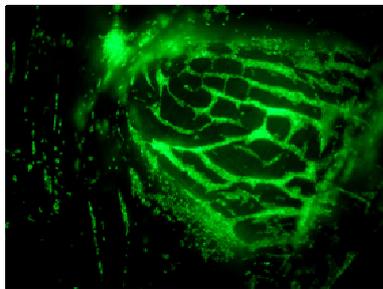
Zum Nachweis einer Wurzelkolonisierung von *A. thaliana* mit *Serratia liquefaciens* MG1::*gfp* und *Serratia liquefaciens* MG44::*gfp* wurde die Wurzelkeimzahl in einem monoxenischen System (siehe 2.3, S. 25) bestimmt. Die Keimzahl wurde 4 h, 1 d und 7 d nach erfolgter Inokulation ermittelt. Zu allen Zeitpunkten konnte eine deutliche Kolonisierung nachgewiesen werden, die im Zeitverlauf bis auf Werte von 10^8 KBE pro 100 mg Wurzelfrischgewicht (7 d) angestiegen ist (siehe Abbildung 20 (A)). Allerdings konnte kein Unterschied zwischen den zwei Stämmen hinsichtlich der Besiedlungsdichte nachgewiesen werden.

Die mikroskopische Detektion der mit dem grün fluoreszierenden Protein (Gfp) markierten Bakterien erfolgte nach Inokulation der Wurzeln im hydroponischen System (siehe 2.2.4, S. 24). Mit Hilfe des Fluoreszenzmikroskops (Zeiß Axioskop, Carl Zeiss, Jena, D) konnte eine deutliche Besiedlung der Wurzel mit *S. liquefaciens* MG1::*gfp* gezeigt werden (siehe Abbildung 20 (B) und (C)). Die Bilddokumentation erfolgte mit einer Digitalkamera (Canon power shot G2, Canon, Krefeld, D).

A



B



C

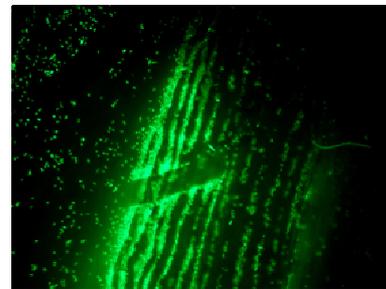


Abbildung 20: Wurzelbesiedlung von *A. thaliana* mit *S. liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp.

(A) Wurzelkeimzahlbestimmung im sterilen Bodensystem 4 h, 1 d und 7 d nach Inokulation der beiden Bakterienstämme. Die Besiedlungsdichte lag zwischen $5 \cdot 10^6$ KBE nach 4 h und 10^8 KBE / 100 mg Wurzelfrischgewicht nach 7 d. (B) + (C) Detektion von *S. liquefaciens* MG1::gfp im Fluoreszenzmikroskop. Aufnahme der Wurzelspitze (B) sowie des mittleren Teils der Wurzel (C) 7 d nach Inokulation.

2.2 Wachstumsstimulierende Wirkung durch *Serratia liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp

Wurzellozierte Bakterien können zur Stimulation des Wurzel- und somit des Pflanzenwachstums führen (Bloemberg and Lugtenberg, 2001). Diese so genannten *plant growth promoting bacteria* (PGPB) können das Pflanzenwachstum durch vielfältige Mechanismen, wie z. B. die Produktion von Phytohormonen oder eine erhöhte Nährstoffversorgung durch Stickstofffixierung, fördern. Hameeda et al. (2006) konnten für *Serratia marcescens*, einen humanpathogenen Stamm der Gattung *Serratia*, eine

Wachstumsstimulation ausgelöst durch Phosphat-Solubilisierung in Maispflanzen nachweisen.

Im sterilen Bodensystem (siehe 2.2.2, S. 21) konnte eine wachstumsstimulierende Wirkung auf *A. thaliana* nach Inokulation mit den beiden Rhizosphärenbakterien *Serratia liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp gezeigt werden. 4 d, 7 d und 21 d nach Inokulation zeigten die mit *Serratia* behandelten Pflanzen eine Stimulierung des Wachstums, die aufgrund eines vergrößerten Blattrosettendurchmessers im Vergleich zu den Kontrollpflanzen nachgewiesen werden konnte (siehe Abbildung 21).

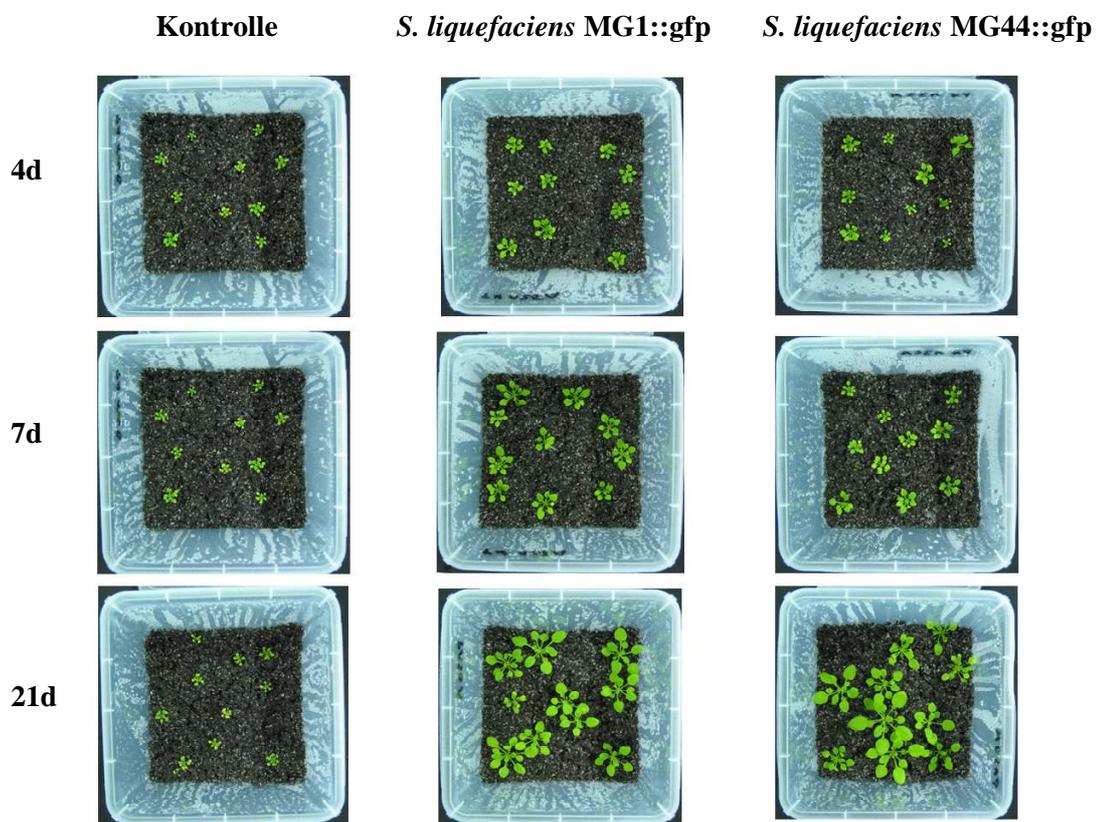


Abbildung 21: Wachstumsstimulierende Wirkung in *A. thaliana* durch *Serratia liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp.

4 d, 7 d und 21 d nach Inokulation im sterilen Bodensystem zeigten die mit *Serratia liquefaciens* behandelten Pflanzen gegenüber den unbehandelten Kontrollpflanzen eine deutliche Stimulierung des Wachstums.

8 d und 22 d nach Inokulation zeigten die mit den beiden *Serratia*-Stämmen behandelten Pflanzen signifikant höhere Durchmesser der Blattrosetten gegenüber den unbehandelten Kontrollpflanzen. Allerdings zeigte sich zwischen den beiden Stämmen hinsichtlich einer wachstumsstimulierenden Wirkung kein signifikanter Unterschied (Abbildung 22).

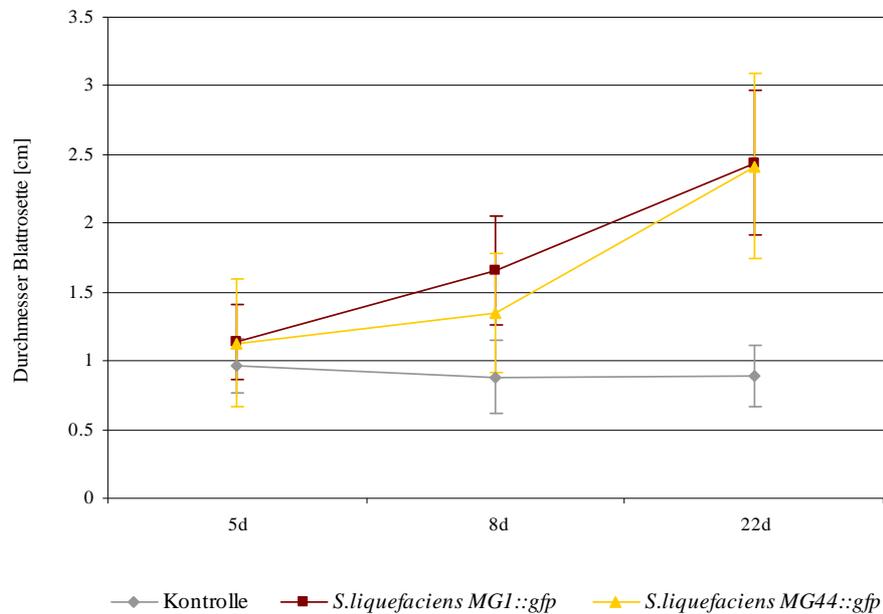


Abbildung 22: Durchmesser der Blattrosette nach Inokulation mit *Serratia liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp.

Signifikanter Anstieg des Blattrosettendurchmessers 8 d und 22 d nach Inokulation.

2.3 Induzierte systemische Resistenz in *A. thaliana*

2.3.1 Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000)

Zum Nachweis einer induzierten systemischen Resistenz, ausgelöst durch Vorbehandlung der Wurzeln mit den beiden Rhizosphärenbakterien *S. liquefaciens* MG1::gfp und MG44::gfp, wurden *A. thaliana*-Blätter mit dem blattpathogenen Stamm *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) infiziert (siehe 2.4.1, S.26). 0, 1, 2, 3 und 4 d nach Pathogeninokulation wurde die Anzahl der KBE pro cm² Blattgewebe bestimmt. 2 d nach Pathogeninfektion zeigten die mit den beiden *Serratia*-Stämmen vorbehandelten Pflanzen eine deutliche Reduktion der Pathogenkeimzahl im Vergleich zu den mit MgSO₄ inokulierten Kontrollpflanzen (siehe Abbildung 23). Allerdings konnte für alle übrigen Zeitpunkte weder

für MG1 noch für MG44 eine signifikante Reduktion der Keimzahl nachgewiesen werden. Bei einer Wiederholung dieses Experimentes (Daten nicht gezeigt) zeigte sich ebenfalls für beide Stämme nur nach 2 d eine Reduktion der Pathogenkeimzahl.

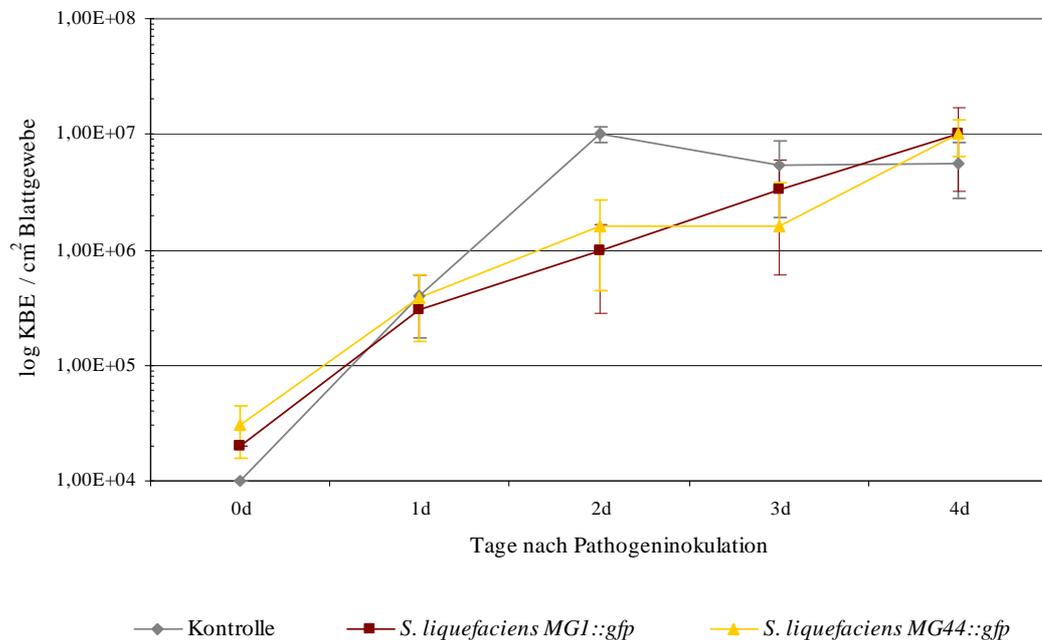


Abbildung 23: Induzierte systemische Resistenz in *A. thaliana*.

Infektion der Blätter mit Pst DC3000 3 Wochen nach Inokulation der Wurzeln mit MG1 und MG44 2 d nach Pathogeninokulation zeigten die mit den beiden *Serratia*-Stämmen vorbehandelten Pflanzen eine signifikante Reduktion der Keimzahl.

2.3.2 Analyse der Genexpression vor und nach Pathogenbehandlung im Bodensystem

Verhagen et al. (2004) konnten in ihren Versuchen mit *Pseudomonas fluorescens* WCS417r zeigen, dass die induzierte systemische Resistenz nach Inokulation von *Arabidopsis*-Wurzeln mit WCS417r zu keinen nennenswerten Änderungen der Genexpression in Blättern führt. Allerdings zeigten viele pflanzliche Resistenzgene, die vor allem durch Jasmonsäure oder Ethylen aktiviert werden, nach erfolgter Pathogenbehandlung eine deutliche Änderung in ihrem Expressionslevel.

Die Mikroarray-Analyse mit dem hauseigenen *A. thaliana*-cDNA-Microarray (BIOP Array 2, siehe 2.7, S. 30 und 2.7.2, S. 32) wurde 4 d, 7 d und 14 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 in Blättern durchgeführt. Als Versuchssystem wurde das in Abschnitt 2.2.2 (S. 21) beschriebene Bodensystem verwendet. Als Kontrolle dienten Pflanzen, deren Wurzeln mit 10-mM-MgSO₄ inokuliert wurden. Bei den in Tabelle 7

gezeigten Werten für 4 d MG1, 7 d MG1 und 14 d MG1 behandelte Pflanzen wurden jeweils Mittelwerte der Mediane aus insgesamt sechs Mikroarray-Analysen angegeben (drei biologische Wiederholungen, pro Wiederholung zusätzlich ein dye swap). Auf eine Transkript-Analyse von *A. thaliana*-Blättern nach Inokulation der Wurzeln mit der AHL negativen Mutante *Serratia liquefaciens* MG44 im Bodensystem wurde verzichtet, da in allen bisherigen Experimenten keine Unterschiede zwischen den beiden Stämmen zu erkennen waren (siehe Abbildung 20, Abbildung 21 und Abbildung 23). Außerdem zeigte sich bei einem Vergleich der Expressionsdaten aus dem Versuch mit HHL als Reinsubstanz (siehe Anhang Tabelle 1) und dem AHL-bildenden Stamm MG1 im Bodensystem (siehe Tabelle 7) lediglich für 4 von insgesamt 84 differentiell exprimierten Genen eine Übereinstimmung (At1g16410 cytochrome P450, At1g51760 IAA Amino Acid Hydrolase, At5g06870 polygalacturonase inhibiting Protein 2 und At2g28190 putative copper/zink superoxide dismutase). Die von *Serratia* gebildeten AHLs scheinen daher eine untergeordnete Rolle im Bezug auf die Genexpression in *A. thaliana*-Blättern zu spielen.

Zusätzlich wurden Genexpressionsanalysen von mit *S. liquefaciens* MG1 und MG44 vorbehandelten Pflanzen mit anschließender Pathogeninokulation durchgeführt. Die Pflanzen wurden 21 d vor Pathogeninokulation mit den beiden Bakterienstämmen inokuliert. Kontrollpflanzen wurden mit 10-mM-MgSO₄ behandelt. 2 d nach Pathogenbehandlung mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) wurden die Blätter geerntet und Arrayanalysen zur Genexpression durchgeführt. Für die Arrayanalyse nach Pathogeninokulation (21 d MG1 + 2 d DC3000 und 21 d MG44 + 2 d DC3000) wurden Mittelwerte aus jeweils zwei Microarray-Analysen gebildet (ein Experiment und eine technische Kontrolle durch *dye swap* als Wiederholung).

Einige der im Zusammenhang mit induzierter systemischer Resistenz und Pathogenabwehr in der Literatur erwähnten Gene zeigten vor allem 7 d nach Inokulation mit *Serratia liquefaciens* MG1 eine deutliche Reprimierung (Tabelle 7). Hierzu zählten die *allene oxide synthase* AOS (At5g42650), die *anthranilate synthase* ASA1 (At5g05730), die *arginin decarboxylase* ADC (At4g34710), die *Class III peroxidase* Perx34 (At3g49120), das *hevein-like protein* HEL (At3g04720), das *jacalin lectin family protein* (At3g16470 und At3g16420), die *lipoxygenase* LOX2 (At345140), das *plant defensin protein* PDF1.2a (At5g44420) und das *vegetative storage protein 2* VSP2 (At5g24780). Zum Teil zeigten diese Gene bereits 14 d nach Inokulation einen Trend zur Aktivierung und waren nach erfolgter Pathogeninokulation deutlich aktiviert. Zu den nach Pathogeninokulation aktivierten Genen zählten die AOS, die *Class III peroxidase*, LOX2 und PDF1.2a.

Tabelle 7: Analyse der Genexpression in Blättern nach Inokulation der Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 und MG44 (Messung gegen Kontrolle MgSO₄ nach 4, 7 und 14 d) sowie nach Pathogenbehandlung im Bodensystem (Messung gegen Kontrolle MgSO₄ nach 21 d und anschließender DC3000-Behandlung nach 2 d).

id	Name	4d MG1	7d MG1	14d MG1	21d MG1 2d DC3000	21d MG44 2d DC3000
At4g18360	(S)-2-hydroxy-acid oxidase	*0.071	*-0.053	*-0.801	-3.775	*0.289
At5g48760	60S ribosomal protein L13A	*0.072	*-0.154	-0.637	-1.61	*0.127
At3g47800	aldose 1-epimerase family protein	*-0.026	-2.457	*-0.068	*-0.017	0.667
At5g42650	allene oxide synthase (AOS)	*-0.153	-1.043	*0.669	0.875	*0.506
At3g22370	alternative oxidase 1a (AOX1A)	*0.065	*-0.808	*-0.933	-3.366	*0.239
At5g05730	anthranilate synthase ASA1	*0.251	-4.109	*-0.087	*-0.028	*0.291
At4g21980	APG8, autophagy conjugation pathway	*-0.105	*-0.538	*-0.781	-1.574	*0.062
At2g14890	arabinogalactan-protein (AGP9)	-0.326	*0.208	*0.108	-0.333	-0.725
At4g34710	arginine decarboxylase (ADC)	*0.131	-0.829	*-0.891	-2.342	0.471
At5g05700	arginine-tRNA-protein transferase 1	*-0.014	*-1.261	*-1.217	-4.558	0.425
At3g12500	basic endochitinase PR3	/	/	/	1.208	*-0.002
At1g23130	Bet v I allergen family protein	*0.162	0.334	*0.2	0.778	*0.115
At1g67980	caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase	*-0.076	/	/	0.734	0.296
At4g23650	calcium-dependent protein kinase	*0.174	0.272	0.254	0.716	*-0.231
At5g10960	CCR4-NOT transcription complex protein	*0.079	*-0.365	*-0.825	-2.381	*0.017
At3g49120	Class III peroxidase Perx34	*0.098	-1.625	*0.665	0.943	0.574
At5g47550	cysteine protease inhibitor	*-0.004	0.781	*-0.257	0.574	*0.613
At5g05110	cysteine protease inhibitor	*0.226	*0.077	0.826	0.968	*0.133
At4g16190	cysteine proteinase	*0.12	0.636	0.502	1.061	0.589
At2g22330	cytochrome P450	-0.172	-1.278	*0.761	*0.429	*0.807
At1g16410	cytochrome P450	*-0.149	*-0.347	*0.084	0.819	*0.485
At3g14640	cytochrome P450	*0.297	-1.512	/	*-1.262	*0.988
At3g20130	cytochrome P450 family protein	*0.152	*-0.727	-0.9	-3.936	0.329
At2g18110	elongation factor 1-beta	*0.144	*-0.247	-0.415	-1.22	*0.02
At4g02340	epoxide hydrolase	*-0.087	*0.06	0.893	*0.439	*0.526
At3g15210	ERF ethylene response factor	*0.293	*-0.552	-0.855	-2.036	0.345
At3g04580	ethylene receptor, putative (EIN4)	*0.28	*-0.635	*-0.335	-3.242	*0.028
At2g40000	expressed protein	*-0.025	*0.633	*-0.083	0.516	0.776
At1g30510	ferredoxin--NADP(+) reductase	*-0.116	*-0.223	*-0.983	-2.529	*0.095
At1g09560	germin-like protein (GLP5)	*0.273	*-0.485	0.764	0.479	*0.086
At2g25080	glutathione peroxidase	*0.515	0.795	*0.014	*0.513	*0.143
At4g11600	glutathione peroxidase, putative	*0.322	*0.359	*1.234	0.849	*0.442
At2g02930	glutathione S-transferase	1.082	-1.379	*1.135	*0.119	*-0.318
At4g02520	glutathione S-transferase	1.148	-1.131	*0.594	*0.012	-0.474
At2g30870	glutathione S-transferase	*-0.192	-0.769	*0.137	0.261	-0.16
At1g02920	glutathione S-transferase	*1.487	-1.795	*0.174	*0.346	*-0.044
At5g42720	glycosyl hydrolase family 17 protein	*-0.091	-3.099	/	*1.803	*-0.009
At3g55430	glycosyl hydrolase family 17 protein	*0.118	*-0.401	*-0.987	-1.728	0.374
At1g73740	glycosyl transferase family 28 protein	*0.105	*0.009	*-0.62	-1.449	0.106
At3g04720	hevein-like protein (HEL)	*0.051	-0.918	*-0.175	0.547	-0.171
At2g43430	hydroxyacylglutathione hydrolase	*-0.048	*0.277	*-0.186	0.726	*0.391
At1g51760	IAA-amino acid hydrolase 3	/	-1.618	*1.666	*0.027	*0.134
At5g56650	IAA-amino acid hydrolase 3 (IAR3)	*0.236	*-0.668	*-0.354	-0.982	*0.301
At3g16470	jacalin lectin family protein	*0.08	-1.555	*0.461	*0.296	0.699
At3g16420	jacalin lectin family protein	*-0.098	-0.78	*0.367	0.691	0.681
At5g49660	leucine-rich repeat transmem. prot. kinase	*0.124	*0.241	*-0.181	-1.27	*0.116
At1g27950	lipid transfer protein; putative	-0.303	*0.261	*0.093	/	-0.706
At3g45140	lipoxygenase (LOX2)	0.418	-2.572	*1.596	0.602	0.723

* Genexpression ist nicht signifikant

Tabelle 7: Fortsetzung

id	Name	4d MG1	7d MG1	14d MG1	21d MG1	21d MG44 2d DC3000
At4g30650	low temperature and salt responsive prot.	*-0.871	/	/	0.848	*0.281
At5g65050	MADS-box prot. regulation of transcription	*0.066	*0.115	*0.047	-0.777	*-0.139
At4g17340	major intrinsic family protein / MIP	*0.138	1.06	*1.195	/	/
At1g07600	metallothionein-like protein 1A	*-0.024	*0.064	*0.001	0.745	0.629
At5g13930	naringenin-chalcone synthase activity	-0.471	-0.704	*0.089	0.72	*0.229
At1g77760	nitrate reductase 1 (NR1)	*0.446	*-0.922	*-0.264	-2.361	1.028
At3g44300	nitrilase 2 (NIT2)	*0.515	-1.481	/	*0.514	*0.377
At3g44320	nitrilase 3 (NIT3)	*-1.275	/	/	/	2.671
At5g22300	nitrilase 4 (NIT4)	*-0.676	*0.568	*2.072	1.102	*-1.176
At3g20600	non-race specific disease resistance prot.	0.712	/	/	0.812	*0.449
At1g75330	ornithine carbamoyltransferase	*-0.044	*0.052	*0.031	-0.798	-0.233
At2g14610	pathogenesis-related protein 1 (PR-1)	/	*-1.607	/	-0.919	-0.611
At1g79550	phosphoglycerate kinase	*0.135	*-0.513	-0.791	-2.507	*0.051
At5g44420	plant defensin protein, put. (PDF1.2a)	0.548	-3.691	*0.605	1.438	*-0.011
At2g02130	plant defensin-fusion protein, put. (PDF2.3)	*-0.196	*-0.176	*-0.2	*0.276	-1.102
At3g54110	plant uncoupling mitoch. prot. (PUMP)	*0.303	*-1.018	-0.86	-1.919	0.257
At5g20230	plastocyanin-like domain-containing prot.	1.202	-1.865	*0.753	1.806	1.159
At5g06870	polygalacturonase inhibiting protein 2	0.45	-1.018	*0.16	0.295	*-0.092
At3g57260	PR2; 1;3-beta-glucanase	2.045	*-4.417	*2.003	0.867	0.753
At3g48000	putative (NAD ⁺) aldehyde dehydrogenase	*0.043	*0.034	*0.398	1.023	*0.588
At2g28190	putative copper/zinc superoxide dismutase	2.196	1.232	2.483	4.53	*1.549
At5g47520	Ras-related GTP-binding protein	-0.77	0.57	-0.562	0.528	0.312
At3g01420	response to Salicylic acid and oxid. stress	/	/	*0.783	*0.956	1.493
At4g35770	senescence-associated gene	0.576	1.291	*0.449	*0.882	*0.355
At3g15000	similar to expressed protein	*0.119	*0.043	*-0.46	-1.453	0.119
At1g77990	similar to sulfate transporter	*0.033	*0.066	-0.456	-1.027	0.217
At2g47580	small nuclear ribonucleoprotein U1A	*0.221	*-0.971	*-0.977	-3.493	0.32
At5g15970	stress-induced protein (KIN2)	*0.148	*-0.185	0.721	*-0.342	0.59
At5g07010	sulfotransferase family protein	-0.436	-1.454	*1.082	*-0.28	-0.038
At1g08830	superoxide dismutase (Cu-Zn) (SODCC)	2.06	1.402	2.192	3.255	2.301
At4g25100	superoxide dismutase (Fe)	-0.487	*-0.154	*-0.303	-1.01	-0.727
At1g32370	tobamovirus multipl. prot. 2B (TOM2B)	*0.178	*-1.281	-0.986	-3.827	*0.106
At1g76890	trihelix DNA-binding protein	*0.029	*-0.008	*-0.366	-1.026	-0.049
At2g21170	triosephosphate isomerase (TIM)	*-0.037	*-0.225	*-0.349	-1.608	*-0.025
At5g54810	tryptophan synthase	*0.133	-0.719	*-0.141	*-0.015	*0.078
At3g54640	tryptophan synthase, alpha subunit (TSA1)	*0.165	*-0.972	-1.021	-2.817	*0.035
At5g41700	ubiquitin-conjugating enzyme 8 (UBC8)	*0.276	0.451	*0.22	0.925	*0.185
At2g36800	UDP-glucosyl transferase family protein	1.168	-1.066	*0.718	-0.217	-0.229
At1g73880	UDP-glucosyl transferase family protein	*0.137	0.559	*0.033	0.771	*-0.398
At5g24780	vegetative storage protein 2 (VSP2)	*0.189	-3.777	*0.083	*-0.005	*0.269
At4g14130	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	*0.24	*-0.614	-1.01	-3.793	*0.234
At1g66140	zinc finger (C2H2 type) family protein	*0.227	*-1.298	*-0.354	-4.049	*0.014

Weiß markierte Felder zeigen eine Aktivierung bzw. Reprimierung der Gene von < 0.7 bzw. > -0.7 , gelb markierte Felder enthalten Gene mit 0.7- bis < 1 -facher Aktivierung, hellorange Felder beinhalten Gene mit 1- bis < 1.3 -facher Aktivierung, dunkelorange Felder zeigen Gene mit 1.3- bis < 1.6 -facher Aktivierung und rot markierte Felder enthalten Gene mit ≥ 1.6 -facher Aktivierung. Abgestufte grüne Farben stehen für reprimierte Gene. Die Gene wurden alphabetisch angeordnet. Alle Ergebnisse wurden im Logarithmus zur Basis 2 ($\lg_2(\sim)$) des Verhältnisses beider Fluoreszenzsignale angegeben.

* Genexpression ist nicht signifikant

Zusätzlich zeigte sich nach Pathogeninokulation eine Aktivierung zweier für die systemisch erworbene Resistenz (SAR) typischer Resistenzgene. Sowohl nach Vorbehandlung mit MG1 als auch mit MG44 wurde PR2 (At3g57260) und nach Vorbehandlung mit MG1 PR3 (At3g12500) signifikant aktiviert. Ebenfalls erst nach Pathogenbehandlung signifikant aktiviert waren die beiden Nitrilasen NIT3 (At3g44320) und NIT4 (At5g22300).

Betrachtet man die mit MG1 bzw. MG44 behandelten Pflanzen nach Pathogeninokulation, führte der AHL-bildende Stamm MG1 insgesamt zur Aktivierung einer höheren Anzahl von Genen (24 aktivierte Gene) als die AHL-negative Mutante MG44 (8 aktivierte Gene) (siehe Abbildung 24). Die geringsten Änderungen auf Transkriptionsebene zeigten sich 4 d sowie 14 d nach Inokulation von MG1.

Aufgrund der Aktivierung zahlreicher Ethylen und/oder Jasmonsäure induzierbarer Gene nach Pathogenbehandlung konnte damit die induzierte systemische Resistenz auf Transkriptionsebene nachgewiesen werden. Allerdings konnte auch für *Serratia liquefaciens* ähnlich wie für *Pseudomonas fluorescens* WCS 417r (Verhagen et al., 2004) keine Aktivierung für die induzierte systemische Resistenz typischer Gene ohne nachfolgende Pathogeninokulation gezeigt werden.

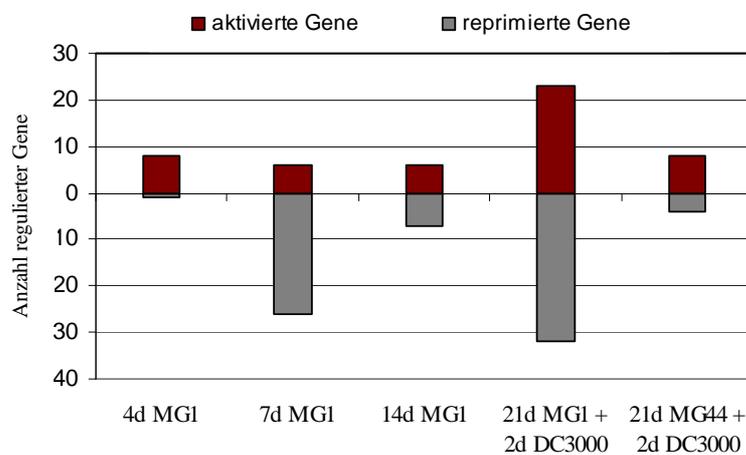


Abbildung 24: Zusammenfassung signifikant aktivierter und reprimierter Gene in Blättern nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit Rhizosphärenbakterien und anschließender Pathogenbehandlung im Bodensystem.

Arrayanalyse 4 d, 7 d und 14 d nach Inokulation von *A. thaliana*-Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 und 21 d nach Inokulation von MG1 und MG44 mit anschließender Pathogenbehandlung. 7 d nach MG1-Behandlung ergab sich eine hohe Zahl reprimierter Gene. Die Pathogenbehandlung führte nach Vorbehandlung mit MG1 zu einer höheren Zahl signifikant regulierter Gene als die AHL-negative Mutante MG44.

2.3.3 Analyse der Genexpression nach Inokulation von *Serratia liquefaciens* MG1 im hydroponischen System

Zusätzlich zu den zuvor beschriebenen Versuchen mit *Serratia liquefaciens* im Bodensystem wurde das in Abschnitt 2.2.4 (S. 24) beschriebene hydroponische Versuchssystem zur Untersuchung der Wechselwirkung zwischen *Serratia liquefaciens* MG1 und *Arabidopsis thaliana* verwendet. Auch im hydroponischen System wurde, wie im zuvor beschriebenen Bodensystem, auf eine Transkript-Analyse mit der AHL-negativen Mutante *Serratia liquefaciens* MG44 verzichtet. Bei einem Vergleich der Expressionsdaten aus dem Versuch mit HHL als Reinsubstanz (siehe Anhang Tabelle 1) und dem AHL-bildenden Stamm MG1 im hydroponischen System (siehe Tabelle 8) zeigte sich, wie auch für die Versuche im Bodensystem, nur für einen sehr geringen Anteil der differentiell exprimierten Gene eine Übereinstimmung (5 von 52 exprimierten Genen in Wurzeln (*At5g20960* AAO1 *mRNA for aldehyde oxidase*, *At1g78820* *curculin-like (mannose-binding) lectin family protein*, *At1g67090* *ribulose biphosphate carboxylase small chain 1A*, *At5g38410* *ribulose biphosphate carboxylase small chain 3B*, *At4g35770* SEN1 *senescence associated gene*) und 2 von 18 exprimierten Genen in Blättern (*At1g21250* WAK1 *wall-associated kinase 1*, *At1g27730* ZAT10 *zinc finger family protein*). Daher scheint der Einfluss der von *Serratia* gebildeten AHLs auf die Genexpression in *A. thaliana* auch im hydroponischen System gering zu sein. Die Priorität der Mikroarray-Analysen mit Rhizosphärenbakterien wurde aus diesem Grund wie im Bodensystem vor allem auf *Serratia liquefaciens* MG1 gelegt.

Die Analyse der Genexpression erfolgte mit dem hauseigenen *A. thaliana*-cDNA-Microarray (BIOP Array 2, siehe 2.7, S. 30 und 2.7.2, S. 32) und wurde 7 d nach Inokulation der Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 durchgeführt. Kontrollpflanzen wurde ein equivalentes Volumen an MgSO₄ zugesetzt. Bei den in Tabelle 8 gezeigten Werte wurden jeweils Mittelwerte der Mediane aus insgesamt sechs Microarray-Analysen angegeben (drei biologische Wiederholungen, pro Wiederholung zusätzlich ein *dye swap*).

Insgesamt wurden lokal in Wurzeln 31 Gene aktiviert und 21 Gene signifikant reprimiert. Dagegen fiel die systemische Antwort in Blättern mit 7 aktivierten und 11 reprimierten Genen wesentlich schwächer aus (Tabelle 8). Auffallend war vor allem die deutliche Aktivierung vieler Stress- und Abwehrgene in Wurzeln. Hierzu zählten insbesondere die Cytochrome P450 Proteine (*At3g14640*, *At4g13290*, *At3g26220*), alle vier in *Arabidopsis* vorkommenden Nitrilasen (NIT1-4: *At3g44310*, *At3g44300*, *At3g44320*, *At5g22300*), das *Hevein-like*-Protein HEL (*At3g04720*) und zwei Seneszenzgene (SEN1 und SEN2: *At4g35770*, *At1g20630*). Ebenfalls interessant war die Reprimierung mehrerer Aquaporine (*At4g17340*,

At3g61430, At2g45960) in Wurzeln. Aquaporine sind integrale Membranproteine, die Membranen für den passiven Durchtritt von Wasser permeabilisieren (Baiges et al., 2002). Die Ursache der Reprimierung dieser Aquaporine könnte am Wasserstress liegen, dem die Wurzeln im hydroponischen System ausgesetzt sind. Bei der systemischen Antwort in Blättern fiel vor allem die Aktivierung mehrerer systemischer Resistenzgene auf: PR1 (At2g14619), PR2 (At3g57260), PR5 (At1g75040), PDF1.2a (At5g44420), WAK1 (*wall-associated kinase 1*: At1g21250) und HEL (At3g04720).

Damit unterscheiden sich die Ergebnisse zu den im natürlicheren Bodensystem erhaltenen sehr deutlich (Tabelle 7). Im Bodensystem war insbesondere 7 d nach Inokulation mit *Serratia liquefaciens* MG1 die deutliche Reprimierung einiger typischer systemischer Resistenz- und Pathogenabwehrgene überraschend.

Tabelle 8: Analyse der Genexpression in Blättern und Wurzeln 7 d nach Inokulation der Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 (Messung gegen Kontrolle MgSO₄) im hydroponischen System (BIOP Array 2).

id	Name	Blätter	Wurzeln
At5g20960	AAO1 mRNA for aldehyde oxidase	/	-0.918
At1g62380	ACC oxidase	*-0.233	-1.291
At2g27150	aldehyde oxidase (abscisic acid biosynthesis)	*-0.005	2.187
At2g27960	CDK cyclin-dependent kinase	*0.303	1.176
At3g49120	Class III peroxidase Perx34	*0.161	1.05
At3g56240	copper homeostasis factor	0.09	0.834
At1g78820	curculin-like (mannose-binding) lectin family protein	*-0.144	1.225
At5g57940	cyclic nucleotide-regulated ion channel	-1.402	*-0.48
At3g14640	cytochrome P450	/	2.156
At3g14630	cytochrome P450	/	-1.904
At4g13290	cytochrome P450	/	1.359
At4g31500	cytochrome P450 83B1	1.684	/
At3g26220	cytochrome P450 family protein	/	1.036
At3g16240	delta-TIP delta tonoplast integral protein	-1.061	/
At2g45820	DNA-binding protein	*-0.298	-0.755
At4g02340	epoxide hydrolase	-0.897	-0.762
At2g40940	ethylene response sensor	/	0.704
At2g44500	expressed protein	-0.552	-0.875
At2g40000	expressed protein	-1.713	0.523
At3g11170	FAD7 omega-3 fatty acid desaturase	-0.81	/
At5g14780	FDH formate dehydrogenase	*-0.071	1.474
At5g39100	germin-like protein (GLP6)	/	-0.975
At1g09560	GLP4 germin-like protein	*-0.271	-0.786
At1g02920	glutathione S-transferase	*0.056	-2.07
At1g02930	glutathione S-transferase	*1.057	-3.489
At5g42720	glycosyl hydrolase family 17 protein	1.868	/
At4g16260	glycosyl hydrolase family 17 protein	/	1.754
At5g58480	glycosyl hydrolase family 17 protein	/	-1.006

* Genexpression ist nicht signifikant

Tabelle 8: Fortsetzung

id	Name	Blätter	Wurzeln
At2g35980	harpin-induced family protein (YLS9)	0.006	0.795
At3g04720	HEL hevein-like protein	*0.993	1.327
At1g53580	hydroxyacylglutathione hydrolase	*0.12	1.314
At5g56650	IAA-amino acid hydrolase 3 (IAR3)	*-0.223	1.202
At5g09650	inorganic pyrophosphatase family protein	-0.194	0.721
At1g55020	lipoxygenase (LOX1)	*1.038	2.125
At2g38530	LTP2 nonspecific lipid transfer protein 2	/	-1.986
At4g17340	major intrinsic family protein	*-0.574	-2.252
At1g80760	MIP family protein	-1.301	/
At1g07600	MT-1A metallothionein-like protein 1A	*-0.239	-1.033
At5g13930	naringenin chalcone synthase	*-0.667	-1.377
At3g44310	NIT1 nitrilase 1	*0.237	1.353
At3g44300	NIT2 nitrilase 2	*0.029	2.174
At3g44320	NIT3 nitrilase 3	/	2.036
At5g22300	NIT4 nitrilase 4	/	3.958
At1g06680	OEC23 photosystem II oxygen-evolving complex 23	*-0.398	0.931
At5g44420	PDF1.2a plant defensin protein	1.802	/
At5g06870	PGIP2 polygalacturonase inhibiting protein 2	*0.228	-1.488
At3g61430	PIP1A plasma membrane intrinsic protein 1A	*-0.376	-0.896
At2g45960	PIP1B plasma membrane intrinsic protein 1B	-0.494	-1.275
At5g20230	plastocyanin-like domain-containing protein	-2.012	2.992
At2g14610	PR-1 pathogenesis-related protein 1	2.412	/
At3g57260	PR2 beta 1,3-glucanase	1.888	/
At3g12500	PR3 basic chitinase	*0.044	1.561
At1g75040	PR-5 pathogenesis-related protein 5	2.241	/
At4g30280	putative xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase	-1.184	*0.874
At1g24180	pyruvate dehydrogenase E1 component alpha subunit	*-0.196	-0.722
At1g67090	ribulose biphosphate carboxylase small chain 1A	-0.499	0.805
At5g38410	ribulose biphosphate carboxylase small chain 3B	-0.431	0.844
At4g35770	SEN1 senescence-associated gene	*-1.147	1.589
At1g20630	SEN2 catalase 3	*-0.516	1.796
At4g35090	SEN2 catalase 3	-0.813	*0.057
At5g07010	sulfotransferase family protein	*-0.143	2.632
At4g25100	superoxide dismutase (Fe)	*-0.117	1.398
At2g29330	tropinone reductase	*0.393	-1.441
At1g07260	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	-0.75	/
At2g18560	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	*0.158	1.1
At1g21250	WAK1 wall-associated kinase 1	1.152	/
At1g29280	WRKY family transcription factor	/	-0.911
At1g27730	ZAT10 zinc finger (C2H2 type) family protein	-2.72	*0.067

Weiß markierte Felder zeigen eine Aktivierung bzw. Reprimierung der Gene von < 0.7 bzw. > -0.7 , gelb markierte Felder enthalten Gene mit 0.7- bis < 1 -facher Aktivierung, hellorange Felder beinhalten Gene mit 1- bis < 1.3 -facher Aktivierung, dunkelorange Felder zeigen Gene mit 1.3- bis < 1.6 -facher Aktivierung und rot markierte Felder enthalten Gene mit ≥ 1.6 -facher Aktivierung. Abgestufte grüne Farben stehen für reprimierte Gene. Die Gene wurden alphabetisch angeordnet. Alle Ergebnisse wurden im Logarithmus zur Basis 2 ($\lg_2(\sim)$) des Verhältnisses beider Fluoreszenzsignale angegeben.

* Genexpression ist nicht signifikant

IV Diskussion

1. Einfluss bakterieller *Quorum-sensing*-Signale auf das Phytohormonsystem in *A. thaliana*

Mit Hilfe des als *quorum sensing* bezeichneten Phänomens können Bakterien ihre Genexpression in Abhängigkeit von der Dichte der Zellpopulation regulieren (Miller and Bassler, 2001). Bisher ist allerdings sehr wenig darüber bekannt, wie sich diese Signale auf molekularer Ebene in Pflanzen auswirken können. Ziel dieser Arbeit war es, die Wirkung der im Allgemeinen von gramnegativen Bakterien zur Kommunikation verwendeten *Quorum-sensing*-Signale *N*-Acyl-L-Homoserinlactone in *Arabidopsis thaliana* zu untersuchen.

Ergebnisse der Genexpressionsanalysen mittels Mikroarray, nach Behandlung des *A. thaliana* Wurzelsystems mit HHL, zeigten signifikante Änderungen in der Expression zahlreicher Gene des pflanzlichen Hormonsystems. In Blättern konnten bis zu 6% aller differentiell transkribierter Gene in die Kategorie der pflanzenhormonabhängigen Proteine eingeordnet werden (Abbildung 7, Tabelle 5). Hierzu zählten u. a. zahlreiche durch die beiden wichtigsten Pflanzenhormone Auxin und Cytokinin regulierten Gene. Aber auch in Wurzelgewebe zeigten zahlreiche Gene des Phytohormonsystems signifikante Änderungen in ihrer Expression (Tabelle 5).

Aufgrund der Ergebnisse aus den Transkriptanalysen, die einen ersten Hinweis auf Änderungen im Phytohormonsystem ergaben, wurden die Auxin- und Cytokininkonzentrationen in Wurzeln und Blättern nach HHL-Behandlung bestimmt. Diese ergaben ein Absinken der aktiven Cytokininkonzentrationen bei gleichzeitigem Ansteigen der Auxinkonzentrationen. Dies führte zu einer Verschiebung des Auxin:Cytokinin-Verhältnisses in Richtung eines höheren Auxinlevels in mit HHL behandelten Pflanzen im Vergleich zu unbehandelten Kontrollpflanzen (Abbildung 11, Abbildung 12 und Abbildung 14). Von Auxinen und Cytokinin ist bekannt, dass sie viele Entwicklungsprozesse in Blättern und Wurzeln im gemeinsamen Zusammenspiel regulieren (Woodward and Bartel, 2005). Nordstrom et al. (2004) konnten eine Interaktion dieser beiden Hormone auf metabolischer Ebene nachweisen. In ihren Experimenten konnten sie zeigen, dass Auxin einen sehr raschen, negativen Einfluss auf die Biosynthese von Cytokinin ausübt. Mit den klassischen Experimenten von Skoog und Miller (1957) konnte bewiesen werden, dass das Verhältnis von Auxin zu Cytokinin eine entscheidende Rolle in der pflanzlichen Entwicklung spielt. Die

Einwirkung hoher Auxin- und niedriger Cytokininkonzentrationen auf Tabakkalluskulturen führte zu verstärktem Wachstum von Wurzeln, dagegen förderten niedrige Auxin- und hohe Cytokininkonzentrationen die Entwicklung des Sprosses. Bei gleich hohen Auxin- und Cytokininkonzentration wuchsen die Gewebekulturen in einer eher ungeordneten Art und Weise (siehe Abbildung 25).

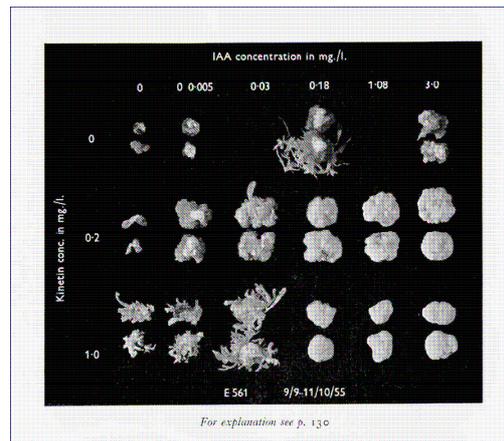


Abbildung 25: Effekte des Auxin:Cytokinin-Verhältnisses auf die Entwicklung pflanzlicher Gewebekulturen (Abbildung aus einer Veröffentlichung von Amasino (2005)).

Klassisches Experiment von Skoog und Miller (1957). Kallusgewebe von Tabakpflanzen wurde mit steigenden IAA- (von links nach rechts) bzw. Kinetin(synthetisches Cytokinin-)Konzentrationen (von oben nach unten) behandelt. Hohe Auxin- und niedrige Kinetinkonzentrationen führten zu verstärktem Wachstum von Wurzeln, niedrige Auxin- und hohe Kinetinkonzentrationen förderten das Sprosswachstum.

Die große Bedeutung von Auxinen für die Entwicklung der Wurzeln, wie z. B. der Entstehung und Initiierung von Seitenwurzeln sowie des Wurzellängenwachstums, konnte in weiteren Studien bestätigt werden (Benkova et al., 2003; Ljung et al., 2005). Des Weiteren konnte in Experimenten von Riefler et al. (2006) gezeigt werden, dass Cytokinin eine negative Rolle in der Regulation des Wurzelwachstums spielt. Auch das Absinken endogener Cytokininkonzentrationen kann zu vielfältigen Änderungen in der pflanzlichen Entwicklung, wie z. B. einem verspäteten Beginn der Blattbildung oder einem schnelleren Wurzelwachstum mit mehr Wurzelverzweigungen (Werner et al., 2001), führen.

Obwohl in Wurzeln insgesamt höhere Auxinkonzentrationen gefunden wurden als in Blättern, war die Acetaldehyd-Oxidase AAO1, ein wichtiges Enzym der Tryptophan abhängigen *de novo* Biosynthese von IES, in Wurzeln zu allen getesteten Zeitpunkten deutlich reprimiert

(Tabelle 5b). Allerdings kann IES auch über Tryptophan unabhängige Signalwege synthetisiert (*Review* von Woodward und Bartel (2005)) und außerdem innerhalb der Pflanze transportiert werden. Insbesondere von jungen, sich entwickelnden Blättern wird vermutet, dass sie als wichtige IES-Quelle für den Rest der Pflanze fungieren (Ljung et al., 2001). In Blättern gebildete IES kann anschließend über zwei verschiedene Wege in die Wurzeln transportiert werden: Zum einen über einen schnellen, ungerichteten Transport in das Phloem und zum anderen über einen direkten, polaren Transport von Zelle zu Zelle (Friml and Palme, 2002; Morris et al., 2004; Blakeslee et al., 2005). Ein weiterer Grund für die starke Reprimierung des AAO1-Enzyms könnte in der Vermeidung einer toxischen IES-Akkumulation liegen. Diese könnte aufgrund bereits hoher existierender Auxinkonzentrationen und einer weiter anhaltenden *de novo* Biosynthese entstehen. Die starke Reprimierung von AAO1 könnte daher auf eine Enzyminaktivierung durch Feed-back-Inhibition über das Biosyntheseendprodukt IES hindeuten. Dieser Grund könnte auch die Erklärung für die Reprimierung der drei verschiedenen IES-Aminosäure-Hydrolasen (Tabelle 5a) in Blättern sein. Die Aminosäure-Hydrolasen spielen eine wichtige Rolle im IES-Konjugat-Metabolismus (Freisetzung von aktivem IES mittels Hydrolyse der inaktiven Auxinkonjugate (Teale et al., 2006)) und waren wie AAO1 zu allen getesteten Zeitpunkten reprimiert. Aufgrund dieser Ergebnisse bleibt allerdings unklar, woher die höheren Auxinkonzentrationen in Blättern und Wurzeln in mit HHL behandelten Pflanzen stammen, da für keine der typischen Auxin-Biosynthese- oder -Transport-Gene eine Aktivierung nachgewiesen werden konnte.

In *Arabidopsis thaliana* findet die unmittelbare Reaktion der Pflanzen auf Cytokinin über einen mehrstufigen Signaltransduktionsweg statt (siehe Abbildung 26; (Sheen, 2002)). Hierbei wird eine Phosphatgruppe von einer Histidinkinase (AHK) über einen histidinhaltigen Phosphotransmitter (AHP) auf *Response*-Regulatoren (ARRs) übertragen (Kakimoto, 2003; Ferreira and Kieber, 2005; Kiba et al., 2005). Das Endziel des Signaltransduktionsweges, die *Arabidopsis-Response*-Regulatoren, von denen es insgesamt 23 gibt, lassen sich in zwei große Untergruppen (Typ A und Typ B) einteilen. Typ-A-ARRs, bestehend aus einer Empfängerdomäne und einem kurzen Carboxylende, werden in Anwesenheit von exogenem Cytokinin sehr rasch in ihrer Transkriptionsrate aktiviert. Im Gegensatz dazu wird die Transkriptionsrate der Typ-B-ARRs durch Cytokinin nicht verändert (Ferreira and Kieber, 2005). Brandstatter und Kieber (1998) konnten in ihren Versuchen eine schnelle Induktion (< 10 min) der Typ-A-ARRs ARR4 und ARR5 durch Cytokinin zeigen. Später konnte diese schnelle Induktion auch für die anderen Typ-A-ARRs nachgewiesen werden (Kiba et al.,

1999). Außerdem wird angenommen, dass sie als negative Regulatoren des Cytokinin-Signaltransduktionsweges fungieren (To et al., 2004). Sie sind daher Teil einer negativen Rückkopplungsschleife, mit der das Pflanzenhormon Cytokinin seine eigene Wirkung begrenzt.

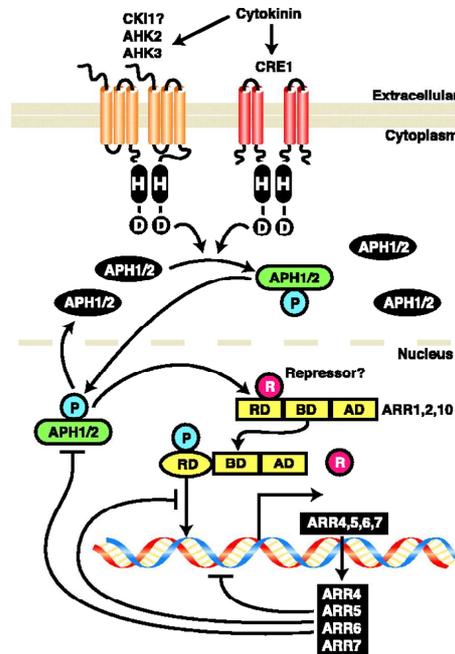


Abbildung 26: Modell der Cytokinin-Signaltransduktion in *Arabidopsis thaliana* (nach Sheen, 2002).

Die *Arabidopsis*-Cytokininrezeptorkinase (His Proteinkinase AHK) bindet Cytokinin an der Plasmamembran und löst damit die Übertragung einer Phosphatgruppe auf ein Histidinphosphotransfer-Protein (AHP) aus. Nach nukleärer Translokation der AHPs wird der Repressor (R) abgelöst und die Phosphatgruppe auf die Empfängerdomäne (*receiver domain* - RD) der Typ-B-Response-Regulatoren (ARR) übertragen. Anschließend werden die negativen Regulatoren der primären Cytokininantwort-Gene, die Typ-A-ARRs, aktiviert.

Ergebnisse der Genexpressionsanalysen nach Behandlung von *A.thaliana*-Wurzeln mit HHL zeigten eine signifikante Repression von insgesamt 6 Typ-A-ARRs (ARR3, ARR4, ARR5, ARR6, ARR7 und ARR15) (Tabelle 6). Dieses Ergebnis konnte zusätzlich durch qRT-PCR-Experimente bestätigt werden. Die Reprimierung der ARRs könnte auf die erniedrigten aktiven Cytokininkonzentrationen in Blättern zurückgeführt werden (Abbildung 12).

In neuesten Studien von Thilmony et al. (2006) konnte gezeigt werden, dass beinahe dasselbe Muster an Typ-A-ARRs (ARR4, 5, 6, 7, 9, 15 und 16) durch das Phytotoxin Coronatin, unter Verwendung einer Coronatin negativen Mutante (*Pst* COR⁻), reprimiert wurde. Das Phytotoxin Coronatin wird von *Pst* DC3000 gebildet und ist für die Ausbildung einer kompletten Virulenz in *Arabidopsis* und Tomaten erforderlich. Auch Auxin abhängige Gene wurden nach Pathogenbehandlung unter Beteiligung von Coronatin und anderen Virulenz auslösenden Proteinen differentiell transkribiert. Daher scheinen auch andere bakterielle

Elicitoren, ähnlich wie N-Hexanoyl-Homoserinlacton, die Fähigkeit zu besitzen, Änderungen im pflanzlichen Hormonsystem hervorzurufen. Allerdings muss in diesem Zusammenhang auch erwähnt werden, dass einige Stämme von *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* ebenfalls die Fähigkeit besitzen AHLs zu produzieren (Preston, 2000).

Eine Proteomanalyse von *Medicago truncatula*-Wurzeln, nach Behandlung drei Tage alter Pflänzchen mit langkettigen AHLs, ergab eine Anhäufung von Proteinen (5%), die einer pflanzlichen Hormonantwort oder der Synthese von Hormonen zugeordnet werden konnten (Mathesius et al., 2003). Ähnlich wie in den Ergebnissen dieser Arbeit zeigte sich auch für *Medicago* eine Häufung mehrerer durch Auxin induzierter Proteine. Um zu testen, ob AHLs auch Änderungen in der Auxin-Genexpression auslösen können, wurde von Mathesius et al. (2003) ein Auxin induzierbarer *GH3* Promotor verwendet. Die Induktion der GUS-Reporter-Fusion in *Trifolium repens* konnte in allen Zellarten von 3-oxo-C₁₂HL behandelten Wurzeln detektiert werden. Betrachtet man die Ergebnisse in *Arabidopsis*, *Medicago* und *Trifolium*, erscheinen Veränderungen in der Expression von Auxin abhängigen Genen nach AHL Behandlung nicht nur auf eine Pflanzenart beschränkt, sondern Spezies übergreifend zu sein.

Neben Genen, die durch Auxin und Cytokinin reguliert wurden, waren auch Ethylen, Gibberellin und Abszinsäure (ABA) abhängige Gene differentiell transkribiert. Von vielen Pflanzenhormonen ist bekannt, dass sie miteinander interagieren und sich gegenseitig beeinflussen können (Ross and O'Neill, 2001). Auxine können z. B. die Biosynthese von Gibberellinen direkt induzieren (Frigerio et al., 2006) und das Wachstum von *Arabidopsis* durch Modulation der Gibberellinreaktion fördern (Fu and Harberd, 2003). Ebenfalls durch Auxine wird die Rate der Ethylenbiosynthese, durch Aktivierung bestimmter Schlüsselenzyme, beeinflusst (Alonso and Ecker, 2001). Daher ist es möglich, dass die Induktion zahlreicher weiterer Gene des Phytohormonsystems nach HHL-Behandlung aufgrund gegenseitiger hormoneller Wechselwirkungen ausgelöst wurde.

2. Wachstumsstimulierende Wirkung durch AHLs

Insbesondere die kurzkettigen AHLs N-Butanoyl-DL-Homoserinlacton (BHL) und N-Hexanoyl-DL-Homoserinlacton (HHL) zeigten nach 14 d eine wachstumsstimulierende Wirkung auf die Wurzellänge von *Arabidopsis thaliana* (Abbildung 15 und Abbildung 16). Eine mögliche Ursache hierfür könnte das veränderte Auxin:Cytokinin-Verhältnis in Blättern und Wurzeln sowie die Expression zahlreicher Gene des pflanzlichen Hormonsystems sein.

Da Phytohormone bereits in sehr niedrigen Konzentrationen physiologisch hochwirksam sind (Leyser, 1998), können schon geringe Konzentrations-Schwankungen in diesem System zu großen Auswirkungen, wie einer Wachstumsstimulation, in der Pflanze führen. Eine Erhöhung der Auxinkonzentration, bei gleichzeitigem Absinken der Cytokininkonzentration, kann daher, wie bereits zuvor diskutiert, von großer Bedeutung für das Wachstum der Wurzeln sein (siehe auch Abbildung 25).

Neben den durch Pflanzenhormone regulierten Genen wurden weitere Gene, die im Zusammenhang mit pflanzlichem Zellwachstum stehen und die für die wachstumsstimulierende Wirkung der AHLs verantwortlich sein könnten, differentiell transkribiert. Hierzu zählten die Arabinogalactan-Proteine, die vor allem in Wurzeln aktiviert wurden, sowie die Expansin/Extensin-Proteine und die Lipid-Transfer-Proteine (LTPs), die in Blättern und Wurzeln aktiviert waren. Interessanterweise zählten alle drei zu den nach HHL-Behandlung am häufigsten vorkommenden Genfamilien (Abbildung 8). In mehreren Studien wurde inzwischen nachgewiesen, dass die Regulation der Genexpression von Expansinen auch durch Pflanzenhormone beeinflusst werden kann. So konnte z. B. in einer Studie von Downes et al. (2001) gezeigt werden, dass Auxine und Cytokinine synergistisch in der Expression von Cim1, einem Mitglied der β -Expansin-Untergruppe der Sojabohne, zusammenwirken. Arabinogalactan-Proteine zählen zu einer heterogenen Klasse von Proteoglycanen, von denen bereits nachgewiesen wurde, dass sie im Wachstum von *Arabidopsis*-Wurzeln involviert sind (Willats and Knox, 1996). Bei den Lipid-Transfer-Proteinen handelt es sich ähnlich wie bei den Arabinogalactanen und den Expansin/Extensin-Proteinen um eine Familie von Proteinen, die wichtig für die Zellwandausdehnung in Pflanzen sind (Nieuwland et al., 2005).

Die wachstumsstimulierende Wirkung in *Arabidopsis* konnte allerdings nur für kurzkettige (BHL und HHL), nicht aber für langkettige AHLs nachgewiesen werden. Überraschenderweise zeigten die mit dem langkettigen AHL N-Decanoyl-DL-Homoserinlacton behandelten Wurzeln eine Reprimierung des Wachstums im Vergleich zur Kontrolle (Abbildung 15). Mit Hilfe der FTICR-Massenspektrometrie konnte gezeigt werden, dass kurzkettiges HHL von den Wurzeln in das Blattgewebe diffundiert (Abbildung 17, Abbildung 18 und Abbildung 19). Dadurch ist es möglich, dass HHL auch in Blättern als Elicitor für verschiedenste Signaltransduktionswege wirken kann. Für das langkettige Homoserinlacton DHL konnte dieser Transport nicht nachgewiesen werden. Vermutlich aufgrund der hohen Kettenlänge und der dadurch ansteigenden Hydrophobizität konnte DHL nicht bis in die Blätter transportiert werden und zeigte deshalb eine starke Anreicherung im

Wurzelgewebe (Abbildung 18 und Abbildung 19). Diese Anreicherung des langkettigen DHLs wiederum könnte einen Art toxischen Effekt in den Wurzeln auslösen und somit eine Ursache für die Reduktion des Wurzellängenwachstums sein. In Versuchen von Scott et al. (2006) konnte in transformierten Tabakpflanzen (produzieren kurz- und langkettige AHLs mittels Plastid lokalisierten Synthesen) eine Diffusion von AHLs nachgewiesen werden. Beide von der Pflanze produzierten Homoserinlactone (3-oxo-C6-HSL und 3-oxo-C12-HSL) konnten sowohl in der Phyllosphäre, der Rhizosphäre und im Boden nachgewiesen werden. Mathesius et al. (2003) haben zwei verschiedene langkettige AHLs, 3-oxo-C₁₂-HL und 3-oxo-C_{16:1}-HL, mittels Proteomanalyse in *Medicago truncatula* untersucht. Ungefähr zwei Drittel der Proteine waren für beide getesteten AHLs aufgrund ihrer zugeordneten putativen Funktion identisch. Bei einem Drittel der Proteine zeigten sich jedoch entweder in der Höhe, in der Richtung oder dem Zeitpunkt der maximalen Antwort Unterschiede. Daher scheint auch die chemische Struktur der AHLs die in der Pflanze ausgelösten Reaktionen mit zu beeinflussen.

Die Behandlung von Bohnenwurzeln mit Homoserinlactonen (HL), ein durch Bodenbakterien gebildetes Abbauprodukt der AHLs, führte zu einer erhöhten stomatalen Leitfähigkeit und Atmung (Joseph and Phillips, 2003). Dieses Ergebnis zeigt einen eindeutigen Signaleffekt von mit HL behandelten Wurzeln auf den Blattspross, wodurch sowohl die Pflanze als auch die kolonisierenden Bakterien vor allem aufgrund von Diffusion eine höhere Rate limitierter Nährstoffe erhalten. Auch durch die wachstumsstimulierende Wirkung von HHL auf die Wurzeln von *Arabidopsis* könnte sowohl die Pflanze als auch die AHL produzierenden Bakterien mit mehr Nährstoffen versorgt werden. Daher könnte es sein, dass einige Rhizosphärenbakterien die Fähigkeit besitzen, ihren eigenen Lebensraum durch Bildung von AHLs in der Rhizosphäre zu verbessern, indem sie eine wachstumsstimulierende Wirkung auf Wurzeln auslösen.

Allerdings spielt in diesem Zusammenhang auch die räumliche Heterogenität der Rhizosphäre als Lebensraum für AHL produzierende Bakterien eine wichtige Rolle (Hense et al., 2007). Viele Rhizosphärenbakterien siedeln in Zellclustern an Furchen, Rillen oder in Einschlüssen von Bodenpartikeln. Dadurch wird die Schwellenwertkonzentration in der Rhizosphäre, die zur Expression von *quorum sensing* regulierten Genen nötig ist, oft nur innerhalb dieses Clusters oder in dessen Nähe erreicht. Durch mathematische Modellierungen, dargestellt in der Veröffentlichung von Hense et al. (2007) konnte gezeigt werden, dass diese räumliche Verteilung der Zellen in der Rhizosphäre von größerer Bedeutung für das *quorum sensing* ist, als die Zelldichte.

3. AHLs und systemische Resistenz in *A. thaliana*

Die ursprüngliche Vermutung, dass AHLs eventuell eine systemische Resistenz in *Arabidopsis* auslösen können, konnte aufgrund der in dieser Arbeit durchgeführten Versuche nicht bestätigt werden. So ergab z. B. die Transkriptanalyse nach Behandlung von *Arabidopsis*-Wurzeln mit HHL weder in Wurzeln noch in Blättern eine differentielle Regulation typischer systemischer Resistenzmarker wie PR1, PR2 oder PR5. Zusätzlich zeigte sich eine Reprimierung der zur TIR-NBS-LRR-Klasse zählenden Krankheitsresistenzproteine nach HHL-Behandlung (Abbildung 8). Des Weiteren konnte auch in mit HHL behandelten Pflanzen nach Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 keine erhöhte Krankheitsresistenz nachgewiesen werden. In den in dieser Arbeit durchgeführten Pathogenversuchen waren Kontroll- und HHL behandelte Pflanzen gleich stark befallen (Abbildung 10). Im Gegensatz zu den Ergebnissen in Tomatenpflanzen von Schuegger et al. (2006), die eine systemische Induktion von Salizylsäure und Ethylen abhängigen Abwehrgenen durch AHL-Moleküle nachweisen konnten, scheinen diese in *Arabidopsis thaliana* nicht die Fähigkeit zu besitzen, eine systemische Resistenz auszulösen. Im Gegenteil, eine Veränderung der Wurzel- und Blattmorphologie – ausgelöst durch Pflanzenhormone oder durch Gene, die im Zusammenhang mit pflanzlichem Wachstum stehen wie Arabinogalactan-Proteine und Expansine – könnte zu anfälligeren Pflanzen führen, wodurch der Befall mit Pathogenen zusätzlich erleichtert wird. Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang eine Veröffentlichung von Toth et al. (2004). In dieser Arbeit wurden Kartoffelpflanzen durch das AHL-Synthase-Gen *yenI* transformiert, wodurch in den Pflanzen AHLs produziert werden. Eine Infektion dieser Pflanzen mit *Erwinia carotovora* ergab ein stärkeres Krankheitsbild und eine erhöhte Empfindlichkeit der transgenen Kartoffelpflanzen im Vergleich zu Kontrollpflanzen.

Ergebnisse der Genexpressionsanalysen nach Inokulation von *Arabidopsis*-Wurzeln mit HHL zeigten signifikante Änderungen in der Expression zahlreicher Gene des pflanzlichen Hormonsystems. Phytohormone spielen allerdings nicht nur während des pflanzlichen Wachstums eine wichtige Rolle. Erst kürzlich wurden mehrere Studien veröffentlicht, die die Beteiligung von Phytohormonen während einer Pathogeninfektion zeigen (Devos et al., 2005; Siemens et al., 2006; Thilmony et al., 2006). Spezifische Veränderungen der Auxin und Cytokinin abhängigen Genexpression während einer Infektion von *Arabidopsis thaliana* mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst*) konnte in Studien von Thilmony et al. (2006) nachgewiesen werden. Ausgelöst durch den bakteriellen Elicitor Coronatin, einem Phytotoxin, konnte ähnlich zu den Ergebnissen in dieser Arbeit die Reprimierung mehrerer

Typ-A-Response-Regulatoren, die in der Signaltransduktion des Phytohormons Cytokinin eine wichtige Rolle spielen (Abbildung 26), nachgewiesen werden. Auch Auxin abhängige Gene wie z. B. IES-Aminosäure-Hydrolasen oder IES-Amido-Synthetasen wurden während einer Infektion mit *Pst* DC3000 differentiell transkribiert. Die Transkriptomanalyse von *Arabidopsis thaliana*-Wurzeln nach Infektion mit *Plasmodiophora brassicae* ergab ebenfalls eine Hochregulation von Auxin abhängigen Genen und eine Reprimierung von Cytokinin abhängigen Genen, wie z. B. mehreren Typ-A-Response-Regulatoren 23 Tage nach Pathogeninokulation (Siemens et al., 2006). Infektionen von Chinakohl mit *Plasmodiophora brassicae* resultierten in einer Stimulation des pflanzlichen Wachstums (Devos et al., 2005). Auch in diesen Versuchen änderten sich die endogenen Phytohormonkonzentrationen. Zunächst konnte ein Anstieg des totalen Auxinpools und später die Reduktion der Cytokinin- und IES-Konzentrationen in den infizierten Pflanzen detektiert werden. Diese Studien deuten darauf hin, dass bakterielle *Quorum-sensing*-Signale zu ähnlichen Änderungen der Phytohormonkonzentrationen und des Genexpressionsmusters führen können, wie sie auch von Pflanzenpathogenen ausgelöst werden. Dies wiederum könnte auf eine mögliche Bedeutung der AHLs als Pathogenitätselicitor hinweisen.

4. Vergleich der Transkriptanalyse nach HHL-Behandlung mit weiteren bakteriellen Elicitoren wie Harpin und LPS

Harpin ist ein natürlich vorkommendes bakterielles Protein zahlreicher pflanzenpathogener Bakterien und kann eine hypersensitive Antwort in Pflanzen stimulieren und den programmierten Zelltod induzieren. In Versuchen von Krause et al. (2004) mit *Arabidopsis* Zellkulturen konnte gezeigt werden, dass das Effektorprotein Harpin Mitochondrien inaktivieren kann. Lipopolysaccharide (LPS) sind Hauptbestandteile der äußeren Zellwand gramnegativer Bakterien und fungieren als starke Stimulatoren der angeborenen Immunität sowohl bei Insekten als auch beim Menschen. In *Arabidopsis* konnte gezeigt werden, dass auch Pflanzen auf LPS-Kontakt mit einer Aktivierung ihrer Abwehrsysteme, insbesondere mit einer schnellen Produktion von Stickoxid (NO), reagieren (Zeidler et al., 2004). Sowohl von Harpin als auch von LPS behandelten *A. thaliana*-Zellkulturen bzw. -Pflanzen wurden Transkriptanalysen am Institut für biochemische Pflanzenpathologie, GSF Forschungszentrum, durchgeführt (siehe: <http://mediatum2.ub.tum.de/node?id=603647>)

(Maren Livaja, Dissertation) und <http://mediatum2.ub.tum.de/node?id=603668> (Dana Zeidler, Dissertation)).

Vergleicht man die beiden bakteriellen Elicitoren Harpin und LPS mit dem bakteriellen *Quorum-sensing*-Signal HHL hinsichtlich differentiell transkribierter Gene in *Arabidopsis*, ergeben sich nach einer Transkriptanalyse mittels Mikroarray völlig unterschiedliche Muster. Besonders auffällig waren hierbei die deutlichen Unterschiede in der Induktion pflanzlicher Abwehrgene. Sowohl nach Harpin- als auch LPS-Behandlung von *Arabidopsis*-Zellkulturen konnten mehr als 10% aller regulierten Gene in die Klasse der pflanzlichen Abwehrgene eingeteilt werden. Für mit LPS behandelte *Arabidopsis*-Blätter konnte sowohl eine lokale als auch eine systemische Aktivierung der typischen systemischen Resistenzmarker PR1-PR5 nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu konnten durchschnittlich nur 3% der differentiell transkribierten Gene in *Arabidopsis* nach HHL-Behandlung in die Kategorie Abwehr, Stress und Entgiftung eingeordnet werden (Abbildung 7). Dieser Wert stieg lediglich lokal nach 4 d vor allem aufgrund einer gesteigerten Stressantwort in Wurzeln auf bis zu 6% an. Ebenso konnte keine Aktivierung typischer systemischer Resistenzproteine (z. B. PR1-PR5) nachgewiesen werden.

Besonders auffällig für mit Harpin und LPS behandelte Zellkulturen war auch die schnelle Aktivierung 2h nach Behandlung, gefolgt von einer raschen Reprimierung, aller 13 in *Arabidopsis* bekannten *Small-heat-shock*-Proteine (sHSP). Der Einfluss von zellulärem Stress, wie z. B. einer erhöhten Temperatur, führt zur Expression der sHSP, wodurch die Zellen gleichzeitig vor weiteren stressbedingten Schäden geschützt werden (Hoeberichts and Woltering, 2003). Durch das bakterielle *Quorum-sensing*-Signal HHL wurde lediglich eines dieser *Small-heat-shock*-Proteine nach 4 d in Wurzeln aktiviert (At1g06460).

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass durch die beiden bakteriellen Elicitoren LPS und Harpin ein völlig anderes Transkriptionsmuster ausgelöst wird als durch das ebenfalls von Bakterien stammende *Quorum-sensing*-Signal HHL. Die am häufigsten nach HHL-Behandlung vorkommenden Genfamilien konnten vor allem dem Zellwachstum zugeordnet werden. Hierzu zählten z. B. die Arabinogalactane, die Expansine und Extensine und die Auxin abhängigen Proteine. Für LPS und Harpin hingegen konnten die am häufigsten vorkommenden Familien in die Kategorie Pathogenabwehr oder Stressantwort (z. B. PR-Proteine, cytochrome P450, Glutathion-S-Transferasen, sHSP), Transkriptionsfaktoren (z. B. WRKY-Familie, MYB-Familie, AP2-EREBP-Familie) und Signaltransduktion (verschiedene *Receptor-like kinases* RLKs wie z. B. *Leucin Rich Repeat*-RLKs) eingeordnet werden.

5. Induzierte systemische Resistenz und Wachstumsstimulation durch Rhizosphärenbakterien

Serratia liquefaciens ist ein opportunistischer Pathogen des Menschen, der ein AHL vermitteltes *Quorum-sensing*-System besitzt, das die Fähigkeit der Bakterien, auf festen Oberflächen zu schwärmen, reguliert (Labbate et al., 2004). *Serratia* konnte bereits aus verschiedensten Oberflächen in Wasser, Boden, Pflanzen, Insekten, Fischen und Menschen isoliert werden (Grimont and Grimont, 1978; Labbate et al., 2004). Von dem ursprünglich aus einer Gurke isolierten AHL produzierenden Stamm MG1 (Riedel et al., 2003) konnte in der Zwischenzeit gezeigt werden, dass er auch ein guter Kolonisierer von Tomatenwurzeln ist (Steidle et al., 2001; Schuegger et al., 2006). Eine Mutation des AHL-Synthasegens *swrI* durch *gene-replacement* führte zur Bildung der AHL-negativen Mutante MG44 (Eberl et al., 1996).

Durch Versuche in dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass beide *Serratia liquefaciens* Stämme, MG1 und MG44, die Wurzeloberfläche von *Arabidopsis thaliana* besiedeln können (Abbildung 20). Da kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Stämmen hinsichtlich der Besiedlungsdichte nachzuweisen war, kann davon ausgegangen werden, dass die Fähigkeit zur AHL-Produktion für die Wurzelkolonisierung in *Arabidopsis* ohne Bedeutung ist.

Im sterilen Bodensystem konnte eine wachstumsstimulierende Wirkung durch *Serratia liquefaciens* nachgewiesen werden (Abbildung 21). Bisher konnte eine wachstumsstimulierende Wirkung in dieser Gattung vor allem für *Serratia marcescens* gezeigt werden (Ryu et al., 2004; Hameeda et al., 2006; Lavania et al., 2006). Auch in diesem Versuch zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen dem AHL-produzierenden Stamm MG1 und dessen AHL-negativer Mutante MG44. Beide förderten das Wachstum der Pflanzen gleich stark (Abbildung 22). Somit konnte die wachstumsstimulierende Wirkung der AHLs, die in dieser Arbeit bereits durch Applikation der von *Serratia liquefaciens* MG1 gebildeten Reinsubstanzen BHL und HHL auf Wurzeln nachgewiesen werden konnte (siehe auch 2., S. 79), im Bakteriensystem nicht gezeigt werden. Vermutlich spielen hier andere wachstumsfördernde Effekte der Rhizosphärenbakterien – wie z. B. die Produktion von Phytohormonen, eine erhöhte Nährstoffversorgung durch Stickstofffixierung oder die Freisetzung schwerlöslicher Nährelemente wie Phosphaten oder Eisen durch Bildung von Chelatkomplexen (Whipps, 2001; Morgan et al., 2005) – eine größere Rolle als die Produktion der AHLs. Durch diese verschiedenen Mechanismen und eine sehr komplexe

Wechselwirkung zwischen Pflanze und Bakterium wird die Wirkung der AHLs auf das pflanzliche Wachstum vermutlich überdeckt.

Rhizosphärenbakterien besitzen aber auch die Fähigkeit, in Pflanzen eine erhöhte Abwehrkapazität gegen verschiedene Pathogene auszulösen. Diese induzierte systemische Resistenz wurde vor allem anhand des wurzelkolonisierenden Bakteriums *Pseudomonas fluorescens* WCS 417r und der Arbeitsgruppe um van Loon erforscht (Pieterse et al., 1996; van Loon et al., 1998). Versuche mit dem AHL-produzierenden Stamm MG1 im Vergleich zu der AHL-negativen Mutante MG44 in der Rhizosphäre von Tomatenpflanzen ergaben eine erhöhte systemische Resistenz gegen den blattpathogenen Pilz *Alternaria alternata* (Schuhegger et al., 2006). Aufgrund von Versuchen in dieser Arbeit konnte auch in *Arabidopsis thaliana* eine induzierte systemische Resistenz durch *Serratia liquefaciens* gezeigt werden (Abbildung 23). Allerdings konnte diese Resistenz nur zwei Tage nach Pathogeninokulation aufgrund der reduzierten Anzahl der KBE des blattpathogenen Stammes *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 nach Vorbehandlung mit *Serratia liquefaciens* signifikant nachgewiesen werden. Für alle weiteren getesteten Zeitpunkte (0 d, 1 d, 3 d und 4 d) ergab sich keine eindeutige Reduktion der Pathogenkeimzahl nach Vorbehandlung mit den beiden Rhizosphärenbakterien. Vermutlich war drei bzw. vier Tage nach Pathogeninokulation durch die auch optisch sichtbaren, sehr starken chlorotischen Läsionen das Pflanzengewebe bereits so stark zerstört, dass sich die pathogenen Bakterien aufgrund von Nährstoffmangel nicht weiter vermehren konnten und daher kein weiterer Anstieg bzw. Unterschied hinsichtlich der KBE detektiert werden konnte.

Auch nach Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* konnten, wie schon bei den Versuchen zur Wachstumsstimulation und der Wurzelbesiedlungsdichte, keine Unterschiede zwischen den beiden *Serratia liquefaciens*-Stämmen nachgewiesen werden. Allerdings konnte auch nach Vorbehandlung der Wurzeln mit HHL als Reinsubstanz nach erfolgter Pathogeninfektion mit *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 keine erhöhte Krankheitsresistenz gezeigt werden (siehe Abbildung 10 und 3., S.82). Aufgrund dieser Ergebnisse war auch für die Pathogenversuche mit *Serratia liquefaciens* MG1 und dessen AHL-negativer Mutante MG44 kein Unterschied hinsichtlich einer induzierten systemischen Resistenz in *Arabidopsis* zu erwarten. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse von Schuhegger et al. (2006), die in Tomatenpflanzen nach Vorbehandlung mit *S.liquefaciens* MG1 im Vergleich zu MG44 sowohl weniger sichtbare Schäden durch *Alternaria alternata* als auch eine geringere Menge an pilzlicher DNA nachweisen konnten. Offensichtlich scheint eine stärkere induzierte systemische Resistenz durch den AHL-produzierenden *Serratia*

liquefaciens-Stamm auch von der Art des Pathogens und/oder der Pflanzenspezies abzuhängen.

Neben der Bestimmung der Pathogenkeimzahl nach Vorbehandlung mit *Serratia liquefaciens* wurde auch eine Transkriptanalyse vor und nach Pathogeninokulation durchgeführt. Im Gegensatz zur SAR ist die ISR nicht durch große Änderungen in der Expression von Genen gekennzeichnet. In Versuchen mit *Pseudomonas fluorescens* WCS417r und *Arabidopsis thaliana* zeigten sich erst nach Pathogenbehandlung deutliche Änderungen im Expressionslevel von pflanzlichen Resistenzgenen, die vor allem durch Jasmonsäure oder Ethylen aktiviert waren (Verhagen et al., 2004). Versuche in dieser Arbeit ergaben vor allem sieben Tage nach Inokulation der *Arabidopsis*-Wurzeln mit *Serratia liquefaciens* MG1 im Bodensystem eine deutliche Reprimierung einiger typischer ISR bzw. Pathogenabwehr-Gene in Blättern (z. B. AOS, HEL; PDF1.2a und VSP2 (Tabelle 7)). Allerdings folgte auch hier wie in den Versuchen von Verhagen et al. (2004) eine Aktivierung einiger dieser Gene erst nach Pathogeninokulation. Die zunächst eintretende Reprimierung dieser Gene könnte eventuell mit einer Art „*Priming*“-Effekt zusammenhängen, d. h. einer höheren Sensibilisierung der Gene, die es den Pflanzen ermöglicht, nach einem Pathogenbefall schneller und stärker zu reagieren.

Zusätzlich wurden nach Vorbehandlung mit den beiden *Serratia*-Stämmen und zwei Tage nach Pathogeninokulation zwei für die systemisch erworbene Resistenz (SAR) typischen PR-Proteine (PR2 und PR3 (Tabelle 7)) aktiviert. Zusammenfassend weisen diese Ergebnisse sowohl auf einen von Salizylsäure als auch auf einen von Jasmonsäure und Ethylen abhängigen Signaltransduktionsweg hin, der zu einer induzierten systemischen Resistenz führt.

Ähnliche Ergebnisse zeigten sich für Versuche in Tabak und *Arabidopsis* nach Vorbehandlung mit dem Rhizosphärenbakterium *Bacillus amyloliquefaciens* (Ahn et al., 2002). Die mit *Bacillus* sp. vorbehandelten Tabakpflanzen zeigten bereits nach einem Tag einen Anstieg in ihrem PR1- und PAL(*phenylalanine ammonium-lyase*-)Transkriptlevel. In *Arabidopsis* konnte drei Tage nach Vorbehandlung der Wurzeln eine Aktivierung von PR1 und PDF1.2 nachgewiesen werden. Auch Versuche mit *Paenibacillus polymyxa* als PGPR und *Arabidopsis* ergaben eine Aktivierung verschiedenster Markergene (Timmusk and Wagner, 1999). So wurden sowohl HEL (Ethylen-Signalweg) als auch ATVSP (Jasmonsäure-Signalweg) und PR1 (Salizylsäure-Signalweg) in Pflanzen nach einer Vorbehandlung mit *P. polymyxa* aktiviert.

Die von Timmusk und Wagner (1999) durchgeführten Experimente in einem gnotobiotischen System auf Nähragar zeigten große Ähnlichkeiten zu den in dieser Arbeit durchgeführten Versuchen im hydroponischen System. Die Inokulation von *Arabidopsis* mit *Serratia liquefaciens* MG1 im hydroponischen System ergab eine erhöhte Transkriptrate mehrerer systemischer Resistenzgene (Tabelle 8). Zu den in Blättern aktivierten Genen zählten u.a. PR1, PR2, PR5, PDF1.2a, WAK1 und HEL. Somit wurde in den Versuchen im hydroponischen System eine systemische Antwort induziert, in der sowohl Gene die durch Salizylsäure (PR-Proteine, WAK1), als auch Gene, die typischerweise durch Jasmonsäure und/oder Ethylen stimuliert werden (PDF1.2a und HEL), aktiviert wurden. In Experimenten von van Wees et al. (2000) konnte gezeigt werden, dass beide Signalwege kompatibel sind und bei einer gleichzeitigen Aktivierung von ISR und SAR ein additiver Effekt eintritt, der in *Arabidopsis* zu einer höheren Krankheitsresistenz gegen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* führt.

Die zum Teil sehr unterschiedlichen Genexpressionsdaten aus dem Boden- und dem hydroponischen System nach Inokulation von *Arabidopsis* mit *Serratia* lassen sich auf die unterschiedlichen Versuchsansätze zurückführen. Daher ist auch ein direkter Vergleich der Ergebnisse aus dem natürlicheren Bodensystem und dem doch sehr artifiziellen hydroponischen System sehr schwierig. Insbesondere im hydroponischen System waren die Pflanzen und vor allem die Wurzeln einem sehr starken Stress sowohl durch Wasser als auch einer hohen Konzentration an Bakterien im gesamten Medium ausgesetzt. Dies zeigte sich auch auf Transkriptebeine durch Aktivierung zahlreicher stressinduzierter Gene in Wurzeln, wie z. B. verschiedener Seneszenzgene oder aller vier in *Arabidopsis* vorkommenden Nitrilasen.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass beide *Serratia*-Stämme eine induzierte systemische Resistenz und eine wachstumsstimulierende Wirkung in *Arabidopsis thaliana* auslösen können. Die Ergebnisse der Transkriptanalyse weisen sowohl auf einen von Salizylsäure als auch auf einen von Jasmonsäure und Ethylen abhängigen Signaltransduktionsweg in *Arabidopsis thaliana* hin. Das von *Serratia* gebildete *Quorum-sensing*-Signal HHL induziert keine systemische Resistenz, wird aber von *Arabidopsis* aufgenommen und führt dort zu Veränderungen auf hormoneller und Genexpressionsebene, wodurch ein wachstumsstimulierender Effekt in der Pflanze ausgelöst wird.

E Literaturverzeichnis

- Ahn IP, Park K, Kim CH** (2002) Rhizobacteria-induced resistance perturbs viral disease progress and triggers defense-related gene expression. *Mol Cells* **13**: 302-308
- Alonso JM, Ecker JR** (2001) The ethylene pathway: a paradigm for plant hormone signaling and interaction. *Sci STKE* **2001**: RE1
- Alvarez ME** (2000) Salicylic acid in the machinery of hypersensitive cell death and disease resistance. *Plant Mol Biol* **44**: 429-442
- Amasino R** (2005) 1955: kinetin arrives: the 50th anniversary of a new plant hormone. *Plant Physiol* **138**: 1177-1184
- Baiges I, Schaffner AR, Affenzeller MJ, Mas A** (2002) Plant aquaporins. *Physiol Plant* **115**: 175-182
- Bartel B, LeClere S, Magidin M, Zolman BK** (2001) Inputs to the Active Indole-3-Acetic Acid Pool: De Novo Synthesis, Conjugate Hydrolysis, and Indole-3-Butyric Acid *b*-Oxidation. *J Plant Growth Regul* **20**: 198-216
- Battke F, Schramel P, Ernst D** (2003) A Novel Method for In Vitro Culture of Plants: Cultivation of Barley in a Floating Hydroponic System. *Plant Molecular Biology Reporter* **21**: 405-409
- Bauer WD, Mathesius U** (2004) Plant responses to bacterial quorum sensing signals. *Curr Opin Plant Biol* **7**: 429-433
- Benkova E, Michniewicz M, Sauer M, Teichmann T, Seifertova D, Jurgens G, Friml J** (2003) Local, efflux-dependent auxin gradients as a common module for plant organ formation. *Cell* **115**: 591-602
- Blakeslee JJ, Peer WA, Murphy AS** (2005) Auxin transport. *Curr Opin Plant Biol* **8**: 494-500
- Bloemberg GV, Lugtenberg BJ** (2001) Molecular basis of plant growth promotion and biocontrol by rhizobacteria. *Curr Opin Plant Biol* **4**: 343-350
- Brandstatter I, Kieber JJ** (1998) Two genes with similarity to bacterial response regulators are rapidly and specifically induced by cytokinin in Arabidopsis. *Plant Cell* **10**: 1009-1019
- Cha C, Gao P, Chen YC, Shaw PD, Farrand SK** (1998) Production of acyl-homoserine lactone quorum-sensing signals by gram-negative plant-associated bacteria. *Mol Plant Microbe Interact* **11**: 1119-1129
- Chomczynski P, Sacchi N** (1987) Single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate-phenol-chloroform extraction. *Anal Biochem* **162**: 156-159

- Coenen C, Lomax TL** (1997) Auxin-cytokinin interactions in higher plants: old problems and new tools. *Trends Plant Sci* **2**: 351-356
- Cosgrove DJ, Li LC, Cho HT, Hoffmann-Benning S, Moore RC, Blecker D** (2002) The growing world of expansins. *Plant Cell Physiol* **43**: 1436-1444
- Curl EA, Truelove B** (1986) *The rhizosphere*. Springer Verlag
- D'Agostino IB, Deruere J, Kieber JJ** (2000) Characterization of the response of the Arabidopsis response regulator gene family to cytokinin. *Plant Physiol* **124**: 1706-1717
- Delledonne M, Polverari A, Murgia I** (2003) The functions of nitric oxide-mediated signaling and changes in gene expression during the hypersensitive response. *Antioxid Redox Signal* **5**: 33-41
- Devos S, Vissenberg K, Verbelen JP, Prinsen E** (2005) Infection of Chinese cabbage by *Plasmodiophora brassicae* leads to a stimulation of plant growth: impacts on cell wall metabolism and hormone balance. *New Phytol* **166**: 241-250
- DiMango E, Zar HJ, Bryan R, Prince A** (1995) Diverse *Pseudomonas aeruginosa* gene products stimulate respiratory epithelial cells to produce interleukin-8. *J Clin Invest* **96**: 2204-2210
- Dobbelaere S, Croonenborghs A, Thys A, Ptacek D, Vanderleyden J, Dutto P, Labandera Gonzalez C, Caballero Mellado J, Aguirre JF, Kapulnik Y, Brener S, Burdman S, Kadouri D, Sarig S, Okon Y** (2001) Responses of agronomically important crops to inoculation with *Azospirillum*. *Aust J Plant Physiol* **28**: 871-879
- Dobrev PI, Havlicek L, Vagner M, Malbeck J, Kaminek M** (2005) Purification and determination of plant hormones auxin and abscisic acid using solid phase extraction and two-dimensional high performance liquid chromatography. *J Chromatogr A* **1075**: 159-166
- Dobrev PI, Kaminek M** (2002) Fast and efficient separation of cytokinins from auxin and abscisic acid and their purification using mixed-mode solid-phase extraction. *J Chromatogr A* **950**: 21-29
- Dong X** (1998) SA, JA, ethylene, and disease resistance in plants. *Curr Opin Plant Biol* **1**: 316-323
- Dong X** (2004) NPR1, all things considered. *Curr Opin Plant Biol* **7**: 547-552
- Downes BP, Steinbaker CR, Crowell DN** (2001) Expression and processing of a hormonally regulated beta-expansin from soybean. *Plant Physiol* **126**: 244-252
- Durner J, Wendehenne D, Klessig DF** (1998) Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**: 10328-10333
- Durrant WE, Dong X** (2004) Systemic acquired resistance. *Annu Rev Phytopathol* **42**: 185-209

- Eberl L, Winson MK, Sternberg C, Stewart GSAB, Christiansen G, Chhabra SR, Bycroft B, Williams P, Molin S, Givskov M** (1996) Involvement of *N*-acyl-L-homoserine lactone autoinducers in controlling the multicellular behavior of *Serratia liquefaciens*. *Mol Microbiol* **20**: 127-136
- Ferreira FJ, Kieber JJ** (2005) Cytokinin signaling. *Curr Opin Plant Biol* **8**: 518-525
- Fobert PR, Despres C** (2005) Redox control of systemic acquired resistance. *Curr Opin Plant Biol* **8**: 378-382
- Frigerio M, Alabadi D, Perez-Gomez J, Garcia-Carcel L, Phillips AL, Hedden P, Blazquez MA** (2006) Transcriptional regulation of gibberellin metabolism genes by auxin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **142**: 553-563
- Friml J, Palme K** (2002) Polar auxin transport-old questions and new concepts? *Plant Mol Biol* **49**: 273-284
- Fu X, Harberd NP** (2003) Auxin promotes *Arabidopsis* root growth by modulating gibberellin response. *Nature* **421**: 740-743
- Fuqua C, Parsek MR, Greenberg EP** (2001) Regulation of gene expression by cell-to-cell communication: acyl-homoserine lactone quorum sensing. *Annu Rev Genet* **35**: 439-468
- Gao M, Teplitski M, Robinson JB, Bauer WD** (2003) Production of substances by *Medicago truncatula* that affect bacterial quorum sensing. *Mol Plant Microbe Interact* **16**: 827-834
- Garcia-Brugger A, Lamotte O, Vandelle E, Bourque S, Lecourieux D, Poinssot B, Wendehenne D, Pugin A** (2006) Early signaling events induced by elicitors of plant defenses. *Mol Plant Microbe Interact* **19**: 711-724
- Givskov M, de Nys R, Manefeld M, Gram L, Maximilien R, Eberl L, Molin S, Steinberg PD, Kjelleberg S** (1996) Eukaryotic interference with homoserine lactone-mediated prokaryotic signalling. *J Bacteriol* **178**: 6618-6622
- Glombitza S, Dubuis PH, Thulke O, Welzl G, Bovet L, Gotz M, Affenzeller M, Geist B, Hehn A, Asnagli C, Ernst D, Seidlitz HK, Gundlach H, Mayer KF, Martinoia E, Werck-Reichhart D, Mauch F, Schaffner AR** (2004) Crosstalk and differential response to abiotic and biotic stressors reflected at the transcriptional level of effector genes from secondary metabolism. *Plant Mol Biol* **54**: 817-835
- Gonzalez JE, Keshavan ND** (2006) Messing with bacterial quorum sensing. *Microbiol Mol Biol Rev* **70**: 859-875
- Grant M, Lamb C** (2006) Systemic immunity. *Curr Opin Plant Biol* **9**: 414-420
- Greenberg JT, Yao N** (2004) The role and regulation of programmed cell death in plant-pathogen interactions. *Cell Microbiol* **6**: 201-211
- Grimont PA, Grimont F** (1978) The genus *Serratia*. *Annu Rev Microbiol* **32**: 221-248

- Grun S, Lindermayr C, Sell S, Durner J** (2006) Nitric oxide and gene regulation in plants. *J Exp Bot* **57**: 507-516
- Hameeda B, Harini G, Rupela OP, Wani SP, Reddy G** (2006) Growth promotion of maize by phosphate-solubilizing bacteria isolated from composts and macrofauna. *Microbiol Res*
- Hammond-Kosack KE, Jones JD** (1997) Plant Disease Resistance Genes. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **48**: 575-607
- Hammond-Kosack KE, Parker JE** (2003) Deciphering plant-pathogen communication: fresh perspectives for molecular resistance breeding. *Curr Opin Biotechnol* **14**: 177-193
- Hastings JW, Nealson KH** (1977) Bacterial bioluminescence. *Annu Rev Microbiol* **31**: 549-595
- Heath MC** (2000) Nonhost resistance and nonspecific plant defenses. *Curr Opin Plant Biol* **3**: 315-319
- Hegde P, Qi R, Abernathy K, Gay C, Dharap S, Gaspard R, Hughes JE, Snesrud E, Lee N, Quackenbush J** (2000) A concise guide to cDNA microarray analysis. *Biotechniques* **29**: 548-550, 552-554, 556 passim
- Hense BA, Kuttler C, Muller J, Rothballer M, Hartmann A, Kreft JU** (2007) Does efficiency sensing unify diffusion and quorum sensing? *Nat Rev Microbiol* **5**: 230-239
- Hentzer M, Wu H, Andersen JB, Riedel K, Rasmussen TB, Bagge N, Kumar N, Schembri MA, Song Z, Kristoffersen P, Manefield M, Costerton JW, Molin S, Eberl L, Steinberg P, Kjelleberg S, Hoiby N, Givskov M** (2003) Attenuation of *Pseudomonas aeruginosa* virulence by quorum sensing inhibitors. *Embo J* **22**: 3803-3815
- Hiltner L** (1904) Über neuere Erfahrungen und Probleme auf dem Gebiet der Bodenbakteriologie und unter besonderer Berücksichtigung der Gründüngung und Brache. *Arb Dtsch Landwirt Ges* **98**: 59-78
- Hoeberichts FA, Woltering EJ** (2003) Multiple mediators of plant programmed cell death: interplay of conserved cell death mechanisms and plant-specific regulators. *Bioessays* **25**: 47-57
- Huang X, von Rad U, Durner J** (2002) Nitric oxide induces the nitric oxide-tolerant alternative oxidase in *Arabidopsis* suspension cells. *Planta* **215**: 914-923
- Joseph CM, Phillips DA** (2003) Metabolites from soil bacteria affect plant water relations. *Plant Physiology and Biochemistry* **41**: 189-192
- Kakimoto T** (2003) Perception and signal transduction of cytokinins. *Annu Rev Plant Biol* **54**: 605-627
- Kanyuka K, Couch D, Hooley R** (2001) A higher plant seven-transmembrane receptor that influences sensitivity to cytokinins (vol 8, pg 315, 1998; Correction). *Curr Biol* **11**: 535

- Katagiri F, Thilmony R, He SY** (2002) The Arabidopsis Thaliana--Pseudomonas Syringae Interaction. In CR Somerville, EM Meyerowitz, eds, The Arabidopsis Book. American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, doi: 10.1199/tab.0039, pp.1-35, www.aspb.org/publications/arabidopsis/
- Keshavan ND, Chowdhary PK, Haines DC, Gonzalez JE** (2005) L-Canavanine made by *Medicago sativa* interferes with quorum sensing in *Sinorhizobium meliloti*. *J Bacteriol* **187**: 8427-8436
- Kiba T, Naitou T, Koizumi N, Yamashino T, Sakakibara H, Mizuno T** (2005) Combinatorial microarray analysis revealing arabidopsis genes implicated in cytokinin responses through the His->Asp Phosphorelay circuitry. *Plant Cell Physiol* **46**: 339-355
- Kiba T, Taniguchi M, Imamura A, Ueguchi C, Mizuno T, Sugiyama T** (1999) Differential expression of genes for response regulators in response to cytokinins and nitrate in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* **40**: 767-771
- Kieber JJ** (2002) Cytokinins. In CR Somerville, EM Meyerowitz, eds, The Arabidopsis Book. American Society of Plant Biologists, Rockville, MD, doi: 10.1199/tab.0063 pp.1-25, www.aspb.org/publications/arabidopsis/
- Krause M, Durner J** (2004) Harpin inactivates mitochondria in *Arabidopsis* suspension cells. *Mol Plant Microbe Interact* **17**: 131-139
- Labbate M, Queck SY, Koh KS, Rice SA, Givskov M, Kjelleberg S** (2004) Quorum sensing-controlled biofilm development in *Serratia liquefaciens* MG1. *J Bacteriol* **186**: 692-698
- Laloue M, Pethe-Terrine C, Guern J** (1981) Uptake and metabolism of cytokinins in tobacco cells: Studies in relation to the expression of their biological activities. In Guern, J., and Peaud-Lenoel, C. (eds). *Metabolism and Molecular Activities of Cytokinins*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 80-96.
- Lam E, Kato N, Lawton M** (2001) Programmed cell death, mitochondria and the plant hypersensitive response. *Nature* **411**: 848-853
- Lavania M, Chauhan PS, Chauhan SV, Singh HB, Nautiyal CS** (2006) Induction of plant defense enzymes and phenolics by treatment with plant growth-promoting rhizobacteria *Serratia marcescens* NBRI1213. *Curr Microbiol* **52**: 363-368
- Leyser HM** (1998) Plant hormones. *Curr Biol* **8**: R5-7
- Li X, Fekete A, Englmann M, Gotz C, Rothballer M, Frommberger M, Buddrus K, Fekete J, Cai C, Schroder P, Hartmann A, Chen G, Schmitt-Kopplin P** (2006) Development and application of a method for the analysis of N-acylhomoserine lactones by solid-phase extraction and ultra high pressure liquid chromatography. *J Chromatogr A* **1134**: 186-193
- Li Y, Jones L, McQueen-Mason S** (2003) Expansins and cell growth. *Curr Opin Plant Biol* **6**: 603-610

- Livak KJ, Schmittgen TD** (2001) Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2(-Delta Delta C(T)) Method. *Methods* **25**: 402-408
- Ljung K, Bhalerao RP, Sandberg G** (2001) Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in Arabidopsis during vegetative growth. *Plant J* **28**: 465-474
- Ljung K, Hull AK, Celenza J, Yamada M, Estelle M, Normanly J, Sandberg G** (2005) Sites and regulation of auxin biosynthesis in Arabidopsis roots. *Plant Cell* **17**: 1090-1104
- Loeffler C, Berger S, Guy A, Durand T, Bringmann G, Dreyer M, von Rad U, Durner J, Mueller MJ** (2005) B1-phytoprostanes trigger plant defense and detoxification responses. *Plant Physiol* **137**: 328-340
- Manefield M, Rasmussen TB, Henzter M, Andersen JB, Steinberg P, Kjelleberg S, Givskov M** (2002) Halogenated furanones inhibit quorum sensing through accelerated LuxR turnover. *Microbiology* **148**: 1119-1127
- Mason MG, Mathews DE, Argyros DA, Maxwell BB, Kieber JJ, Alonso JM, Ecker JR, Schaller GE** (2005) Multiple type-B response regulators mediate cytokinin signal transduction in Arabidopsis. *Plant Cell* **17**: 3007-3018
- Mathesius U, Mulders S, Gao M, Teplitski M, Caetano-Anolles G, Rolfe BG, Bauer WD** (2003) Extensive and specific responses of a eukaryote to bacterial quorum-sensing signals. *Proc Natl Acad Sci U S A* **100**: 1444-1449
- Menden B, Kohlhoff M, Moerschbacher BM** (2007) Wheat cells accumulate a syringyl-rich lignin during the hypersensitive resistance response. *Phytochemistry* **68**: 513-520
- Métraux JP, Durner J** (2004) The role of salicylic acid and nitric oxide in programmed cell death and induced resistance. H. Sandermann [ed.], *Molecular Ecotoxicology of Plants*, Springer, Berlin, Heidelberg: pp. 111-150
- Miller MB, Bassler BL** (2001) Quorum sensing in bacteria. *Annu Rev Microbiol* **55**: 165-199
- Morgan JA, Bending GD, White PJ** (2005) Biological costs and benefits to plant-microbe interactions in the rhizosphere. *J Exp Bot* **56**: 1729-1739
- Morris DA, Friml J, Zazimalova E** (2004) The transport of auxins. In Davies, P.J. (ed). *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!* Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Boston, London.: pp. 437-470
- Nealson KH, Hastings JW** (2006) Quorum sensing on a global scale: massive numbers of bioluminescent bacteria make milky seas. *Appl Environ Microbiol* **72**: 2295-2297
- Nealson KH, Platt T, Hastings JW** (1970) Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescent system. *J Bacteriol* **104**: 313-322
- Nehl DB, Allen SJ, Brown JF** (1996) Deleterious rhizosphere bacteria: an integrating perspective. *Applied Soil Ecology* **5**: 1-20

- Newton JA, Fray RG** (2004) Integration of environmental and host-derived signals with quorum sensing during plant-microbe interactions. *Cell Microbiol* **6**: 213-224
- Nieuwland J, Feron R, Huisman BA, Fasolino A, Hilbers CW, Derksen J, Mariani C** (2005) Lipid transfer proteins enhance cell wall extension in tobacco. *Plant Cell* **17**: 2009-2019
- Nordstrom A, Tarkowski P, Tarkowska D, Norbaek R, Astot C, Dolezal K, Sandberg G** (2004) Auxin regulation of cytokinin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: a factor of potential importance for auxin-cytokinin-regulated development. *Proc Natl Acad Sci U S A* **101**: 8039-8044
- Nurnberger T, Kemmerling B** (2006) Receptor protein kinases--pattern recognition receptors in plant immunity. *Trends Plant Sci* **11**: 519-522
- Pierson EA, Wood DW, Cannon JA, Blachere FM, Pierson III LS** (1998) Interpopulation Signaling via N-Acyl-Homoserine Lactones among Bacteria in the Wheat Rhizosphere. *Mol Plant Microbe Interact* **11**: 1078-1084
- Pieterse CM, Van Loon LC** (2004) NPR1: the spider in the web of induced resistance signaling pathways. *Curr Opin Plant Biol* **7**: 456-464
- Pieterse CM, van Wees SC, Hoffland E, van Pelt JA, van Loon LC** (1996) Systemic resistance in *Arabidopsis* induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression. *Plant Cell* **8**: 1225-1237
- Pieterse CMJ, Van Pelt JA, Ton J, Parchmann S, Mueller MJ, Buchala AJ, Métraux JP, Van Loon LC** (2000) Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by an increase in their production. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **57**: 123-134
- Pieterse CMJ, Van Pelt JA, Verhagen BWM, Ton J, Van Wees SCM, Léon-Kloosterziel KM, Van Loon LC** (2003) Induced systemic resistance by plant growth-promoting rhizobacteria. *Symbiosis* **35**: 39-54
- Pieterse CMJ, van Wees SC, van Pelt JA, Knoester M, Laan R, H. G, Weisbeek PJ, van Loon LC** (1998) A Novel Signaling Pathway Controlling Induced Systemic Resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **10**: 1571-1580
- Pinton R, Varanini Z, Nannipieri P, (eds)** (2001) *The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. Marcel Dekker, New York
- Plakidou-Dymock S, Dymock D, Hooley R** (1998) A higher plant seven-transmembrane receptor that influences sensitivity to cytokinins. *Curr Biol* **8**: 315-324
- Preston GM** (2000) *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*: the right pathogen, of the right plant, at the right time. *Mol Plant Pathol* **1(5)**: 263-275
- Quint M, Gray WM** (2006) Auxin signaling. *Curr Opin Plant Biol* **9**: 448-453
- Raacke IC, von Rad U, Mueller MJ, Berger S** (2006) Yeast increases resistance in *Arabidopsis* against *Pseudomonas syringae* and *Botrytis cinerea* by salicylic acid-

- dependent as well as -independent mechanisms. *Mol Plant Microbe Interact* **19**: 1138-1146
- Riedel K, Talker-Huiber D, Givskov M, Schwab H, Eberl L** (2003) Identification and characterization of a GDSL esterase gene located proximal to the swr quorum-sensing system of *Serratia liquefaciens* MG1. *Appl Environ Microbiol* **69**: 3901-3910
- Riefler M, Novak O, Strnad M, Schmulling T** (2006) Arabidopsis cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *Plant Cell* **18**: 40-54
- Roberts K, Shirsat AH** (2006) Increased extensin levels in Arabidopsis affect inflorescence stem thickening and height. *J Exp Bot* **57**: 537-545
- Ross J, O'Neill D** (2001) New interactions between classical plant hormones. *Trends Plant Sci* **6**: 2-4
- Ryu CM, Murphy JF, Mysore KS, Kloepper JW** (2004) Plant growth-promoting rhizobacteria systemically protect Arabidopsis thaliana against Cucumber mosaic virus by a salicylic acid and NPR1-independent and jasmonic acid-dependent signaling pathway. *Plant J* **39**: 381-392
- Schena M, Shalon D, Heller R, Chai A, Brown PO, Davis RW** (1996) Parallel human genome analysis: microarray-based expression monitoring of 1000 genes. *Proc Natl Acad Sci U S A* **93**: 10614-10619
- Schuhegger R, Ihring A, Gantner S, Bahnweg G, Knappe C, Vogg G, Hutzler P, Schmid M, Van Breusegem F, Eberl L, Hartmann A, & Langebartels C** (2006) Induction of systemic resistance in tomato by N-acyl-L homoserine lactone-producing rhizosphere bacteria. *Plant, Cell and Environment* **29**: 909-918
- Schultz CJ, Johnson KL, Currie G, Bacic A** (2000) The classical arabinogalactan protein gene family of arabidopsis. *Plant Cell* **12**: 1751-1768
- Scott RA, Weil J, Le PT, Williams P, Fray RG, von Bodman SB, Savka MA** (2006) Long- and short-chain plant-produced bacterial N-acyl-homoserine lactones become components of phyllosphere, rhizosphere, and soil. *Mol Plant Microbe Interact* **19**: 227-239
- Sheen J** (2002) Phosphorelay and transcription control in cytokinin signal transduction. *Science* **296**: 1650-1652
- Showalter AM** (2001) Arabinogalactan-proteins: structure, expression and function. *Cell Mol Life Sci* **58**: 1399-1417
- Siemens J, Keller I, Sarx J, Kunz S, Schuller A, Nagel W, Schmulling T, Parniske M, Ludwig-Muller J** (2006) Transcriptome analysis of Arabidopsis clubroots indicate a key role for cytokinins in disease development. *Mol Plant Microbe Interact* **19**: 480-494
- Skoog F, Miller CO** (1957) Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured in vitro. *Symp Soc Exp Biol* **54**: 118-130

- Smith RS, Harris SG, Phipps R, Iglewski B** (2002) The *Pseudomonas aeruginosa* quorum-sensing molecule N-(3-oxododecanoyl)homoserine lactone contributes to virulence and induces inflammation in vivo. *J Bacteriol* **184**: 1132-1139
- Smith RS, Iglewski BH** (2003) *P. aeruginosa* quorum-sensing systems and virulence. *Curr Opin Microbiol* **6**: 56-60
- Spoel SH, Koornneef A, Claessens SM, Korzelius JP, Van Pelt JA, Mueller MJ, Buchala AJ, Metraux JP, Brown R, Kazan K, Van Loon LC, Dong X, Pieterse CM** (2003) NPR1 modulates cross-talk between salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways through a novel function in the cytosol. *Plant Cell* **15**: 760-770
- Steidle A, Sigl K, Schuegger R, Ihring A, Schmid M, Gantner S, Stoffels M, Riedel K, Givskov M, Hartmann A, Langebartels C, Eberl L** (2001) Visualization of N-acylhomoserine lactone-mediated cell-cell communication between bacteria colonizing the tomato rhizosphere. *Appl Environ Microbiol* **67**: 5761-5770
- Sticher L, Mauch-Mani B, Metraux JP** (1997) Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* **35**: 235-270
- Teale WD, Paponov IA, Palme K** (2006) Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol* **7**: 847-859
- Teplitski M, Robinson JB, Bauer WD** (2000) Plants secrete substances that mimic bacterial N-acyl homoserine lactone signal activities and affect population density-dependent behaviors in associated bacteria. *Mol Plant Microbe Interact* **13**: 637-648
- Thilmony R, Underwood W, He SY** (2006) Genome-wide transcriptional analysis of the *Arabidopsis thaliana* interaction with the plant pathogen *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 and the human pathogen *Escherichia coli* O157:H7. *Plant J* **46**: 34-53
- Timmusk S, Wagner EG** (1999) The plant-growth-promoting rhizobacterium *Paenibacillus polymyxa* induces changes in *Arabidopsis thaliana* gene expression: a possible connection between biotic and abiotic stress responses. *Mol Plant Microbe Interact* **12**: 951-959
- To JP, Haberer G, Ferreira FJ, Deruere J, Mason MG, Schaller GE, Alonso JM, Ecker JR, Kieber JJ** (2004) Type-A *Arabidopsis* response regulators are partially redundant negative regulators of cytokinin signaling. *Plant Cell* **16**: 658-671
- Ton J, Pieterse CMJ, Van Loon LC** (2006) The relationship between basal and induced resistance in *Arabidopsis*. In: *Multigenic and Induced Systemic Resistance in Plants* (S. Tuzun and E. Bent, eds), Springer Science+Business Media, New York: 197-224
- Toth IK, Newton JA, Hyman LJ, Lees AK, Daykin M, Ortori C, Williams P, Fray RG** (2004) Potato plants genetically modified to produce N-acylhomoserine lactones increase susceptibility to soft rot erwiniae. *Mol Plant Microbe Interact* **17**: 880-887
- van Loon LC, Bakker PA, Pieterse CM** (1998) Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu Rev Phytopathol* **36**: 453-483

- Van Loon LC, Bakker PAHM** (2005) Induced systemic resistance as a mechanism of disease suppression by rhizobacteria. In: *PGPR: Biocontrol and Biofertilization*. Z.A. Siddiqui (ed.), Springer, Dordrecht: pp. 39-66
- van Wees SC, de Swart EA, van Pelt JA, van Loon LC, Pieterse CM** (2000) Enhancement of induced disease resistance by simultaneous activation of salicylate- and jasmonate-dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci U S A* **97**: 8711-8716.
- van Wees SC, Lijndijk M, Smoorenburg I, van Loon LC, Pieterse CM** (1999) Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* is not associated with a direct effect on expression of known defense-related genes but stimulates the expression of the jasmonate-inducible gene *Atvsp* upon challenge. *Plant Mol Biol* **41**: 537-549.
- Van Wees SC, Pieterse CM, Trijssenaar A, Van 't Westende YA, Hartog F, Van Loon LC** (1997) Differential induction of systemic resistance in *Arabidopsis* by biocontrol bacteria. *Mol Plant Microbe Interact* **10**: 716-724.
- Verhagen BW, Glazebrook J, Zhu T, Chang HS, van Loon LC, Pieterse CM** (2004) The transcriptome of rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Mol Plant Microbe Interact* **17**: 895-908
- Veronese P, Ruiz MT, Coca MA, Hernandez-Lopez A, Lee H, Ibeas JI, Damsz B, Pardo JM, Hasegawa PM, Bressan RA, Narasimhan ML** (2003) In defense against pathogens. Both plant sentinels and foot soldiers need to know the enemy. *Plant Physiol* **131**: 1580-1590
- Visick KL, Ruby EG** (2006) *Vibrio fischeri* and its host: it takes two to tango. *Curr Opin Microbiol* **9**: 632-638
- Wagner VE, Frelinger JG, Barth RK, Iglewski BH** (2006) Quorum sensing: dynamic response of *Pseudomonas aeruginosa* to external signals. *Trends Microbiol* **14**: 55-58
- Waters CM, Bassler BL** (2005) Quorum sensing: cell-to-cell communication in bacteria. *Annu Rev Cell Dev Biol* **21**: 319-346
- Werner T, Motyka V, Strnad M, Schmulling T** (2001) Regulation of plant growth by cytokinin. *Proc Natl Acad Sci U S A* **98**: 10487-10492
- Whipps JM** (2001) Microbial interactions and biocontrol in the rhizosphere. *J Exp Bot* **52**: 487-511
- Whitehead NA, Barnard AM, Slater H, Simpson NJ, Salmond GP** (2001) Quorum-sensing in Gram-negative bacteria. *FEMS Microbiol Rev* **25**: 365-404
- Willats WG, Knox JP** (1996) A role for arabinogalactan-proteins in plant cell expansion: evidence from studies on the interaction of beta-glucosyl Yariv reagent with seedlings of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* **9**: 919-925
- Woodward AW, Bartel B** (2005) Auxin: regulation, action, and interaction. *Ann Bot (Lond)* **95**: 707-735

-
- Yanhui C, Xiaoyuan Y, Kun H, Meihua L, Jigang L, Zhaofeng G, Zhiqiang L, Yunfei Z, Xiaoxiao W, Xiaoming Q, Yunping S, Li Z, Xiaohui D, Jingchu L, Xing-Wang D, Zhangliang C, Hongya G, Li-Jia Q** (2006) The MYB transcription factor superfamily of Arabidopsis: expression analysis and phylogenetic comparison with the rice MYB family. *Plant Mol Biol* **60**: 107-124
- Zeidler D, Zahringer U, Gerber I, Dubery I, Hartung T, Bors W, Hutzler P, Durner J** (2004) Innate immunity in Arabidopsis thaliana: lipopolysaccharides activate nitric oxide synthase (NOS) and induce defense genes. *Proc Natl Acad Sci U S A* **101**: 15811-15816
- Zipfel C, Felix G** (2005) Plants and animals: a different taste for microbes? *Curr Opin Plant Biol* **8**: 353-360

F Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde am Institut für Biochemische Pflanzenpathologie des GSF-Forschungszentrums für Umwelt und Gesundheit in Neuherberg durchgeführt und im Rahmen des POF-Überzeichnungsprojekts der GSF finanziert.

An dieser Stelle gilt mein herzlicher Dank:

Dr. Jörg Durner, für die Möglichkeit dieses interessante Thema zu bearbeiten. Seine stete Diskussionsbereitschaft, die zahlreichen Anregungen und Ideen sowie seine immer freundliche Art waren mir eine große Hilfe bei der erfolgreichen Fertigstellung dieser Dissertation.

Herrn Prof. Dr. Siegfried Scherer für die Erstellung des Zweitgutachtens und Herrn Prof. Dr. Jean Charles Munch für den Prüfungsvorsitz.

Mein besonderer Dank gilt Dr. Uta von Rad, meiner Leidensgenossin in Sachen Überzeichnungsprojekt, für die vielen hilfreichen Tipps und freundschaftlichen Gespräche.

Allen BIOP Mitarbeitern für die freundliche Arbeitsatmosphäre, insbesondere Elke Mattes für ihre stete Hilfsbereitschaft, Maren Olbrich für die Einführung in die qRT PCR und Dr. Christine Schäfer für die nette, wenn auch kurze Zeit als Bürokollegin.

PD Dr. Phillipe Schmitt-Kopplin und Dr. Agnes Fekete für die Messungen am FTICR-Massenspektrometer.

Der Arbeitsgruppe um Eva Zazimalova am *Institute of Experimental Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic*, für die Bestimmung der Pflanzenhormonkonzentrationen.

Zuletzt möchte ich meinem großen Mann für unseren kleinen Mann danken.....

G Anhang

Die Mikroarray-Analyse wurde 4 h, 1 d und 4 d nach Inokulation mit 10 μ M HHL durchgeführt. Die Durchführung und Auswertung des *Arabidopsis*-3-Oligo-Mikroarray von Agilent erfolgte wie in Abschnitt 2.7.3 (S. 35) und 2.7.4 (S. 36) beschrieben.

Weiß markierte Felder zeigen eine Aktivierung bzw. Reprimierung der Gene von < 0.7 bzw. > -0.7 , gelb markierte Felder enthalten Gene mit 0.7- bis < 1 -facher Aktivierung, hellorange Felder beinhalten Gene mit 1- bis < 1.3 -facher Aktivierung, dunkelorange Felder zeigen Gene mit 1.3- bis < 1.6 -facher Aktivierung und rot markierte Felder enthalten Gene mit ≥ 1.6 -facher Aktivierung. Abgestufte grüne Farben stehen für reprimierte Gene. Die Gene wurden alphabetisch angeordnet. Alle Ergebnisse wurden im Logarithmus zur Basis 2 ($\lg_2(\sim)$) des Verhältnisses beider Fluoreszenzsignale angegeben.

Anhang Tabelle 1: Differentiell transkribierte Gene nach HHL-Behandlung in Blättern

Anhang Tabelle 2: Differentiell transkribierte Gene nach HHL-Behandlung in Wurzeln

Anhang Tabelle 3: Häufig vorkommende Genfamilien nach HHL-Behandlung in Blättern

Anhang Tabelle 4: Häufig vorkommende Genfamilien nach HHL-Behandlung in Wurzeln

Anhang Tabelle 1: Differentiell transkribierte Gene nach HHL-Behandlung in Blättern

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g10900	(1-4)-beta-mannan endohydrolase	Metabolismus	0,263	0,925	0,876
At1g74890	(ARR15) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	/	-1,003	/
At1g59940	(ARR3) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	/	-0,825	-0,334
At1g10470	(ARR4) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	0,254	*-0,008	*0,085
At3g48100	(ARR5) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	-0,611	-1,129	-0,372
At5g62920	(ARR6) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	-0,796	-1,602	-0,992
At1g19050	(ARR7) two-component responsive regulator	Hormon Antwort	*-0,537	-1,278	-0,582
At5g54740	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	-0,443	-1,221	*-0,207
At4g12520	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	*0,202	0,735	0,536
At1g62510	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	0,819	0,748	0,678
At5g07230	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	*0,495	0,761	0,932
At5g48490	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	0,65	0,745	0,725
At1g12100	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung / Transport	0,618	/	0,724
At3g22120	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Zellwandbestandteil	0,498	0,842	0,582
At2g06050	12-oxophytodienoate reductase (OPR3)	Biosynthese	-0,506	-1,214	-1,168
At1g09780	phosphoglycerate mutase	Signaltransduktion	-0,757	-1,371	-0,685
At3g49630	2-oxoacid-dependent oxidase	Metabolismus	-0,885	/	/
At2g30830	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase	Metabolismus	-0,356	-0,666	-0,813
At3g46040	40S ribosomal protein S15A (RPS15aD)	Proteinbiosynthese	0,413	0,743	0,421
At5g18380	40S ribosomal protein S16 (RPS16C)	Proteinbiosynthese	0,6	0,465	0,766
At1g20510	4-coumarate--CoA ligase family protein	Metabolismus	-0,706	-1,038	-0,868
At1g20480	4-coumarate--CoA ligase family protein	Metabolismus	-0,755	-0,545	-0,876
At5g45775	60S ribosomal protein L11 (RPL11D)	Proteinbiosynthese	0,721	/	0,729
At4g19170	9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase	Unklare Klassifizierung	*0,558	1,087	0,616
At5g40000	AAA-type ATPase family protein BCS1	Energie	-0,398	/	-0,853
At4g26080	ABA signaltransduction	Hormon Antwort	*0,282	0,792	0,246
At5g52860	ABC Transporter family protein	Energie	1,039	0,33	0,92
At2g37360	ABC Transporter family protein	Transport; Energie	1,084	0,256	0,809
At5g13580	ABC Transporter family protein	Energie	0,719	*-0,03	0,411
At2g29940	ABC Transporter family protein	Transport	1	0,138	0,893
At4g25750	ABC Transporter family protein	Energie	0,764	0,191	0,61
At2g14950	Ac-like transposase	Nukleinsäurebindung	0,779	0,255	0,505
At3g57650	acyl-CoA:1-acylglycerol-3-phosphate	Metabolismus	0,456	0,433	0,704
At1g17000	alpha, alpha-trehalose-phosphate synthase	Biosynthese	-0,534	-1,312	-0,491
At3g28960	amino acid Transporter family protein	Transport	0,785	/	0,464
At5g23810	amino acid Transporter family protein	Transport	0,766	/	0,732
At5g16740	amino acid Transporter family protein	Transport	0,914	0,184	0,724
At5g02180	amino acid Transporter family protein	Transport	0,867	0,432	0,714
At4g28420	aminotransferase	Biosynthese	0,531	1,131	0,71
At3g24290	ammonium Transporter	Transport	-0,401	-0,802	-0,452
At1g75960	AMP-binding protein	Metabolismus	*-0,075	-0,829	-0,75
At4g14400	ankyrin repeat family protein	Proteinbindung	0,766	0,628	0,662
At5g54720	ankyrin repeat family protein	Unklare Klassifizierung	*-0,301	-0,86	*-0,585
At3g04140	ankyrin repeat family protein	Proteinbindung	0,549	1,009	0,703
At2g38750	annexin 4 (ANN4)	Ionenbindung	-0,457	-1,093	-1,161
At3g55870	anthranilate synthase, alpha subunit	Biosynthese	-0,561	-0,933	-0,697
At2g46310	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	-0,062	-0,934	-0,661
At1g21910	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	*-0,791	*-1,391	*-0,47
At5g51190	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	1,038	*0,67	1,253
At4g23750	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	*-0,247	-1,178	-0,256
At3g61630	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	0,922	*0,069	0,707
At4g37450	arabinogalactan-protein (AGP18)	Unklare Klassifizierung	*-0,818	*-0,45	*-0,185
At5g40730	arabinogalactan-protein (AGP24)	Unklare Klassifizierung	0,882	/	*0,351
At2g14890	arabinogalactan-protein (AGP9)	Signaltransduktion	0,352	0,713	0,231

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g16980	arabinogalactan-protein family	Zellexpansion	0,683	0,725	0,709
At3g20020	arginine methyltransferase, putative	Metabolismus	0,526	1,004	0,808
At4g26850	ascorbate biosynthesis	Biosynthese, Abwehr	0,49	0,659	0,857
At4g35880	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	0,702	0,456	0,803
At1g25510	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	0,742	0,529	1,12
At3g25290	auxin-responsive family protein	Hormon Antwort	1,119	0,328	0,972
At2g18010	auxin-responsive family protein	Hormon Antwort	-0,268	-0,744	-0,538
At4g34760	auxin-responsive family protein	Hormon Antwort	-0,285	-0,731	*-0,579
At2g21210	auxin-responsive protein	Hormon Antwort	0,323	1,028	*0,104
At5g18080	auxin-responsive protein	Hormon Antwort	*0,098	0,948	0,329
At5g18030	auxin-responsive protein	Hormon Antwort	*0,467	0,981	0,26
At4g12980	auxin-responsive protein	Metabolismus	0,794	0,516	0,838
At5g18010	auxin-responsive protein	Hormon Antwort	0,647	0,964	0,555
At5g43700	auxin-responsive protein / (IAA4)	Hormon Antwort	0,446	0,771	0,104
At4g28790	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	-0,709	/	-0,704
At2g41240	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	/	1,028	/
At2g22770	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	-0,707	-1,163	-0,656
At3g47640	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	*0,056	0,758	*0,184
At3g22100	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	1,135	0,218	0,995
At2g46510	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	-0,713	-1,075	-0,906
At1g32640	basic helix-loop-helix (bHLH) protein (RAP-1)	Transkription	-0,352	-1	-0,657
At1g13830	beta-1,3-glucanase-related,	Unklare Klassifizierung	0,51	*0,261	0,84
At4g17090	beta-amylase (CT-BMY)	Biosynthese	*0,238	0,746	/
At3g13790	beta-fructosidase (BFRUCT1)	Metabolismus	-0,779	-0,534	-0,188
At3g11700	beta-Ig-H3 domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	0,73	0,729	0,885
At1g49320	BURP domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	0,9	0,686	0,847
At3g58120	bZIP transcription factor family protein	Transkription	-0,518	-0,669	-0,924
At2g13350	C2 domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	0,756	*0,122	0,583
At5g24030	C4-dicarboxylate Transporter	Transport	-0,363	-0,875	-0,574
At5g01490	Ca2+/H+ exchanger-like protein	ION Transport	-0,859	/	-0,727
At3g26085	CAAX amino terminal protease	Proteinabbau	0,292	0,752	0,271
At5g33207	CACTA-like transposase family	Unklare Klassifizierung	0,965	0,237	0,79
At4g33000	calcineurin B-like protein 10 (CBL10)	Ionenbindung	*0,192	0,826	0,299
At3g49380	calmodulin-binding family protein	Unklare Klassifizierung	-0,649	/	-0,771
At4g28600	calmodulin-binding protein	Unklare Klassifizierung	0,753	/	0,601
At1g16380	cation/proton exchanger	ION Transport	-0,875	-0,572	-1,027
At2g28910	CAX-interacting protein 4 (CAXIP4)	Nukleinsäurebindung	0,854	0,724	0,732
At5g01820	CBL-interacting protein kinase 14 (CIPK14)	Signaltransduktion	0,447	0,749	0,364
At4g14580	CBL-interacting protein kinase 4 (CIPK4)	Signaltransduktion	-0,513	-0,947	*-0,12
At5g10930	CBL-interacting protein kinase 5 (CIPK5)	Signaltransduktion	/	0,875	/
At4g30960	CBL-interacting protein kinase 6 (CIPK6)	Signaltransduktion	0,194	0,769	0,255
At3g23000	CBL-interacting protein kinase 7 (CIPK7)	Signaltransduktion	0,545	0,746	0,6
At4g27460	CBS domain-containing protein	Unbekanntes Protein	0,719	*-0,091	0,321
At1g02730	cellulose synthase family protein	Biosynthese	0,899	*0,319	0,847
At4g31290	ChaC-like family protein	Unklare Klassifizierung	0,903	0,599	0,638
At1g26230	chaperonin	Metabolismus, Proteinbindung	*0,395	0,812	0,671
At3g27690	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*0,116	0,7	*0,775
At2g47450	chloroplast signal recognition particle	Transport	0,471	0,766	0,576
At5g39210	chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase compl.	Unklare Klassifizierung	0,543	0,701	0,406
At1g65470	chromatin assembly factor-1 (FASCIATA1)	Nukleinsäurebindung	0,553	0,22	0,711
At5g34858	contains similarity to hypothetical protein	Unbekanntes Protein	*0,35	0,81	0,636
At1g21945	copia-like retrotransposon family	Unklare Klassifizierung	*0,082	*0,019	0,838
At5g07300	copine	Unklare Klassifizierung	/	0,808	*0,291
At1g06330	copper-binding family protein	Ionenbindung	0,707	0,057	0,765

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g18470	curculin-like (mannose-binding) lectin family	Unklare Klassifizierung	*-0.34	-0,777	*-0.496
At1g78820	curculin-like (mannose-binding) lectin family	Unklare Klassifizierung	-0,587	-0,728	-0,457
At5g50260	cysteine proteinase	Proteinabbau	0,662	*0.138	0,737
At4g18260	cytochrome B561-related	Metabolismus	-0,508	-0,795	-0,473
At1g15220	cytochrome c biogenesis protein family	Metabolismus	*-0.166	0,706	*0.332
At2g27690	cytochrome P450	Elektronentransport	-0,866	-2,677	-1,078
At3g28740	cytochrome P450	Elektronentransport	0,756	*-0.487	*-0.23
At1g13080	cytochrome P450	Elektronentransport	*-0.018	0,707	0,435
At5g52320	cytochrome P450	Elektronentransport	-0,619	-1,096	-1,157
At1g16410	cytochrome P450	Biosynthese	0,68	0,585	0,782
At2g34500	cytochrome P450	Elektronentransport	-0,345	/	-0,767
At1g24540	cytochrome P450	Elektronentransport	0,737	0,993	0,949
At1g65340	cytochrome P450	Elektronentransport	-0,515	-1,009	-0,89
At2g02580	cytochrome P450	Elektronentransport	0,38	0,733	0,582
At4g10560	DC1 domain-containing	Unklare Klassifizierung	-0,544	-0,765	-0,463
At1g44020	DC1 domain-containing	Unklare Klassifizierung	-0,809	/	-0,982
At1g55440	DC1 domain-containing protein	Proteinbindung, Ionenbindung	-0,768	/	-0,827
At1g65180	DC1 domain-containing protein	Proteinbindung; Ionenbindung	0,381	*0.26	0,719
At3g27500	DC1 domain-containing protein	Proteinbindung; Ionenbindung	*0.374	0,752	0,495
At3g25850	DC1 domain-containing protein	Unbekanntes Protein	-0,732	/	-0,705
At3g01540	DEAD box RNA helicase (DRH1)	RNA Metabolismus	-0,706	*-0.231	-1,056
At3g05730	defensin-like (DEFL) family protein	Abwehr	*0.746	*0.838	0,933
At4g22212	defensin-like (DEFL) family protein	Abwehr	1,065	0,48	1,065
At1g51150	DegP protease family	Proteinabbau	1,011	*0.056	0,818
At2g46210	delta-8 sphingolipid desaturase	Metabolismus	-0,252	-0,703	-0,284
At2g34930	disease resistance family protein	Abwehr	-0,404	-1,089	-0,602
At4g16880	disease resistance protein	Abwehr	0,443	0,936	0,706
At3g46710	disease resistance protein (CC-NBS-LRR class)	Abwehr	0,642	0,793	0,774
At1g61100	disease resistance protein (TIR class)	Abwehr	-0,367	-0,675	-0,98
At1g63750	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Abwehr	-0,404	-0,967	0,029
At4g19520	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Abwehr	*-0.285	-0,805	-0,532
At1g56520	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Abwehr	/	-0,802	/
At1g56510	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Abwehr	*-0.255	-0,901	-0,83
At4g14370	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Abwehr	0,385	0,798	0,604
At2g44430	DNA-binding bromodomain-containing	DNA Synthese	0,997	0,446	0,942
At1g63480	DNA-binding family protein	Nukleinsäurebindung	-0,589	/	-0,705
At5g06250	DNA-binding protein	Transkription	*0.362	0,779	0,754
At4g00250	DNA-binding storekeeper protein-related	Transkription	0,665	0,641	0,74
At2g47440	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	*-0.365	-0,966	-1,284
At1g80920	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	*0.643	0,715	0,35
At4g36040	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	*0.445	1,029	0,729
At4g10130	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	0,862	0,14	0,637
At2g42750	DNAJ heat shock N-terminal domain	Elektronentransport	0,423	0,82	0,482
At4g09350	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	0,333	0,736	0,484
At4g04340	early-responsive to dehydration protein	Stress	0,724	0,397	0,417
At1g07930	elongation factor 1-alpha	Translation	0,338	0,264	0,763
At1g35550	elongation factor Tu C-terminal domain	Translation	*-0.328	-0,734	-0,248
At3g54150	embryo-abundant protein-related	Metabolismus	-0,783	/	-1,025
At5g51174	Encodes a C/D box snoRNA (snoR30)	Transkription	0,901	*-0.052	*0.157
At2g03933	Encodes a defensin-like (DEFL) protein	Abwehr	1,058	/	1,21
At1g1680	encodes an isoform 4-coumarate:CoA ligase	Metabolismus	-0,897	-1,234	-0,86
At1g03050	epsin N-terminal homology (ENTH) domain	Unklare Klassifizierung	-0,441	/	-0,748
At4g05130	equilibrative nucleoside Transporter	Transport	0,776	0,574	0,507
At1g61630	equilibrative nucleoside Transporter	Transport	0,736	0,268	0,54

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g73730	ethylene-insensitive3-like3 (EIL3)	Transkription	0,728	0,429	0,438
At5g47230	ethylene-responsive element-binding factor 5	Transkription	0,825	*0,64	1,012
At5g61600	ethylene-responsive element-binding family	Transkription	*0,863	*1,219	0,944
At2g38210	ethylene-responsive protein	Hormon Antwort	0,615	0,464	0,775
At1g49830	ethylene-responsive protein	Unklare Klassifizierung	0,499	*0,172	0,728
At2g45730	eukaryotic initiation factor 3 gamma subunit	Translation	1,055	0,373	0,908
At1g12920	eukaryotic release factor 1 family protein	Translation	0,702	0,751	0,519
At1g07000	exocyst subunit EXO70 family protein	Proteinbindung	0,505	-0,461	0,738
At3g09530	exocyst subunit EXO70 family protein	Proteinbindung, Exocytose	0,63	*0,165	0,86
At1g69530	EXP1 expansin, putative (EXP1)	Zellwachstum	0,673	0,894	0,491
At1g20190	EXP11 expansin, putative (EXP11)	Zellwandmodifikation	0,618	1,154	0,296
At2g40610	EXP8 expansin, putative (EXP8)	Zellwandmodifikation	*0,233	0,917	*0,318
At5g02260	expansin, putative (EXP9)	Zellwandmodifikation	0,509	0,763	0,731
At3g45970	EXPL1 expansin family protein (EXPL1)	Zellwachstum	-0,225	-0,855	-1,14
At4g38400	EXPL2 expansin family protein (EXPL2)	Zellwand Biogenese	-0,557	-1,203	-1,074
At3g45960	EXPL3 expansin family protein (EXPL3)	Zellwand Biogenese	-0,481	-1,48	-1,405
At3g09280	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,789	/	-1,029
At2g03935	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,142	/	/
At1g47400	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,107	0,931	/
At3g28750	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,457	-1,007	/
At3g07900	expressed protein	Unbekanntes Protein	/	-1,498	-1,225
At1g74325	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,168	-0,73	-0,3
At3g12320	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,184	1,062	/
At1g69160	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,101	0,74	0,449
At2g15020	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,051	1,195	*0,001
At2g36485	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,027	0,707	*0,001
At2g43310	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,292	-1,183	*-0,09
At1g19180	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,662	-1,229	*-0,247
At2g41730	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,021	0,766	*0,555
At1g17380	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,436	-1,602	*-0,505
At3g56360	expressed protein	Unklare Klassifizierung	0,391	0,848	*0,257
At3g19680	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,948	-1,422	*-0,908
At2g34600	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,151	-1,742	*-0,698
At3g11990	expressed protein	Unbekanntes Protein	/	-0,72	*-0,198
At5g56850	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,008	0,716	*0,266
At5g58200	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,393	0,725	*0,215
At2g43540	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,746	*0,23	*0,509
At4g24700	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,121	0,847	*0,029
At1g70950	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,803	-0,965	*0,432
At1g62855	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,335	0,769	*0,645
At1g01240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,392	0,774	*0,217
At2g35736	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,335	0,907	*0,536
At5g66090	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,617	0,775	*0,439
At1g57680	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,046	*-0,238	0,479
At3g22970	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,006	0,722	0,067
At4g19700	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,601	0,205	0,7
At1g73960	expressed protein	Unklare Klassifizierung	0,516	0,916	0,772
At3g16670	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,589	*0,957	1,338
At1g70700	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,424	-1,272	-0,883
At1g43995	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,424	-0,752	-0,598
At5g44005	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,561	0,781	0,261
At3g23590	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,641	0,638	0,891
At1g13360	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,352	0,731	0,209
At2g46390	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,52	0,496	0,736

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g50040	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0.987	-1,966	-1,298
At5g60680	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,727	*0.966	0,541
At5g37300	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,947	*-0.094	0,786
At2g35470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,604	0,802	0,708
At3g23170	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,772	*0.018	0,912
At2g38820	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,414	0,739	0,214
At1g06440	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,551	/	-0,813
At5g44670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,721	/	0,639
At1g05575	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,702	/	0,709
At2g34585	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,803	0,404	0,547
At2g28690	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,84	*0.075	0,552
At2g15890	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,725	*-0.025	0,251
At5g50335	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,028	*-0.199	-0,745
At5g51105	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,631	1,35	0,797
At2g40020	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,602	0,782	0,698
At5g26790	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,721	*-0.032	0,591
At1g31460	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,909	0,267	0,665
At1g54990	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,717	*-0.064	0,388
At2g16990	expressed protein	Transport	*0.321	0,354	0,703
At4g29070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,588	0,721	0,386
At1g05540	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,306	0,227	1,188
At5g16870	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,533	*0.179	0,704
At1g78420	expressed protein	Ionenbindung	0,894	0,375	0,614
At3g52360	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,414	0,724	0,335
At5g18520	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,939	0,33	0,709
At1g06200	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,713	0,362	0,422
At1g72450	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,774	-1,099	-0,835
At5g06660	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,062	0,278	0,774
At1g16950	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,927	*-0.053	-0,705
At1g20430	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,873	0,368	0,806
At2g26070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,755	0,434	0,701
At1g11915	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0.176	-0,905	-0,483
At4g22320	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,793	/	-0,305
At1g74950	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,99	-1,494	-1,037
At5g25590	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,227	0,754	0,278
At2g40085	expressed protein	Unklare Klassifizierung	1,119	0,369	0,943
At3g18050	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,604	0,348	0,771
At1g60610	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,855	0,273	0,44
At1g24600	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,866	-0,117	0,618
At1g21740	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,703	-1,173	-0,493
At4g26990	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,708	0,287	0,625
At5g67600	expressed protein	Signaltransduktion	0,498	*0.204	0,718
At5g18040	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,982	0,348	0,818
At1g12080	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,987	0,447	0,563
At2g39705	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,641	1,137	0,743
At5g16320	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,534	0,702	0,799
At3g12870	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,63	0,604	0,906
At4g32900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,728	0,262	0,518
At5g48385	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,785	0,534	0,649
At5g39650	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,119	0,303	0,948
At5g45500	expressed protein	Unklare Klassifizierung	0,959	0,385	0,778
At3g22210	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,725	0,712	0,419
At2g21640	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.288	/	0,717
At2g27740	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,489	-0,336	-0,715

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g13740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,472	/	0,741
At5g16030	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,583	0,859	0,693
At4g02360	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,145	0,419	0,767
At2g07739	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,212	0,217	0,978
At1g65420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,941	0,411	0,676
At5g10710	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,87	0,265	0,687
At5g42750	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,798	*0,204	0,844
At5g65030	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,866	0,25	0,64
At5g57410	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,691	*0,111	0,935
At5g05250	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,471	0,999	0,454
At3g15760	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,719	*0,803	0,823
At5g11970	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,032	0,243	0,981
At3g28420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,75	*0,124	0,536
At2g28330	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,868	0,504	0,797
At3g01670	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,068	0,571	0,988
At5g25240	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,082	*-0,896	-0,864
At1g03106	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,396	-0,313	-0,756
At4g07515	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,839	0,334	0,787
At1g28135	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,694	/	-0,762
At5g52420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,533	0,714	0,539
At3g14340	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,167	0,29	1,003
At5g54020	expressed protein	Signaltransduktion	-0,806	/	-0,37
At5g49525	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,766	0,363	0,801
At5g55960	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,52	0,535	0,986
At1g70420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,637	0,694	0,872
At5g54585	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,671	1,232	0,966
At3g01516	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,433	/	-0,72
At1g23690	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,694	0,061	0,817
At5g53390	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,832	*0,187	0,397
At1g13245	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,686	1,275	0,586
At5g40740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,765	*0,156	0,742
At5g06980	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,758	0,558	0,691
At5g22545	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,749	*0,056	0,445
At4g22160	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,634	0,734	0,713
At4g33666	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,796	0,776	0,896
At1g23600	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,687	-0,176	0,738
At3g53850	expressed protein	Unklare Klassifizierung	0,609	*0,125	0,773
At2g45780	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,051	*-0,018	-0,769
At1g19240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,7	*0,231	0,55
At4g05070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,706	1,023	0,789
At3g12650	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,009	0,325	0,797
At1g69360	expressed protein	Unbekanntes Protein	/	-0,72	-0,456
At1g07985	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,991	0,198	0,868
At2g35790	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,357	0,213	0,911
At3g17860	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,28	-0,896	-0,741
At1g02160	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,798	0,415	0,577
At4g08555	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,126	*0,088	0,873
At2g44500	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,718	-1,601	-1,103
At1g11850	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,541	0,771	0,817
At1g22110	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,731	-0,018	0,499
At5g58920	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,749	0,267	0,273
At1g06540	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,171	-0,507	-0,722
At3g10525	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,264	0,719	0,305
At3g52740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,418	0,769	0,465

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g51040	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,052	0,389	0,845
At5g64770	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,309	0,741	0,431
At2g11910	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,71	0,603	0,737
At2g37920	expressed protein	ION Transport	0,995	0,41	0,774
At3g28460	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,703	0,477	0,812
At4g28085	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,077	-0,752	-0,317
At4g39675	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,922	*0,421	0,744
At1g75190	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,981	0,572	0,788
At5g13220	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,937	-2,278	-1,479
At5g46500	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,566	*-0,513	-0,819
At1g23710	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,663	*0,789	0,723
At2g20700	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,829	/	0,789
At2g21185	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,491	0,922	0,769
At2g33720	expressed protein	Transkription	0,546	0,515	1,027
At1g31335	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,249	0,609	0,88
At3g30720	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,212	0,711	0,474
At2g23670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,622	0,859	0,724
At3g18390	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,47	0,718	0,299
At4g35190	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,638	-0,956	-0,533
At2g14247	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,578	0,708	-0,189
At4g34630	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,821	1,225	0,774
At5g51720	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,76	0,5	0,814
At5g01360	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,968	0,212	0,84
At4g11720	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,685	0,333	1,03
At5g56980	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,947	-1,253	-1,157
At3g19310	expressed protein	Signaltransduktion	0,55	0,254	0,721
At4g12100	expressed protein cullin-4A	Unbekanntes Protein	0,847	0,093	0,521
At5g03990	expressed protein predicted protein	Unbekanntes Protein	1,062	0,45	0,682
At5g20790	expressed protein predicted protein	Unbekanntes Protein	0,757	0,961	0,893
At3g18165	expressed protein similar to DAM1	Unbekanntes Protein	0,752	0,181	0,652
At1g31060	expressed protein similar to EST_gbT43267	Unbekanntes Protein	0,681	1,208	0,904
At1g74220	expressed protein similar to GB:AAD20071	Unbekanntes Protein	*0,147	-0,806	-0,069
At1g49030	expressed protein similar to PGPS/D12	Unbekanntes Protein	0,784	*0,194	*0,418
At5g24640	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,349	1,371	0,596
At5g17190	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,082	0,738	0,688
At4g17440	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,762	*0,192	0,553
At1g21390	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,176	-0,881	-0,271
At1g44414	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,774	0,23	0,672
At3g15095	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,535	0,817	0,839
At5g44040	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,162	0,395	0,963
At5g06180	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,715	0,303	0,599
At5g35120	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,967	0,253	0,735
At5g25270	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,641	/	0,718
At4g22830	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,74	0,264	0,545
At1g32670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,778	0,162	1,001
At1g26390	FAD-binding domain-containing protein	Elektronentransport	-0,775	-0,56	-0,502
At1g06120	fatty acid desaturase family protein	Fettsäure Biosynthese	0,554	*0,217	0,702
At2g34770	fatty acid hydroxylase (FAH1)	Fettsäure Metabolismus	-0,298	-0,516	-0,715
At4g18380	F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,844	*0,136	0,652
At5g41720	F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,769	*0,056	0,499
At3g59200	F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,509	1,244	1,009
At2g36090	F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,706	*0,168	0,464
At3g23420	F-box family protein-related	Unklare Klassifizierung	0,823	/	0,752
At1g64290	F-box protein-related	Unklare Klassifizierung	0,947	0,688	1,075

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g20020	ferredoxin--NADP(+) reductase	Elektronentransport	0,282	0,702	0,157
At1g48270	G protein coupled receptor-related	Hormon Antwort	-0,701	-1,106	-0,651
At3g62720	galactosyl transferase GMA12/MNN10	Metabolismus	*-0,7	-1,304	-0,835
At2g23060	GCN5-related N-acetyltransferase (GNAT)	Metabolismus	0,74	0,252	0,418
At2g32020	GCN5-related N-acetyltransferase (GNAT)	Metabolismus	0,78	*0,124	0,577
At1g49530	geranylgeranyl pyrophosphate synthase	Biosynthese	-0,229	-0,741	-0,43
At1g18970	germin-like protein (GLP1) (GLP4)	Unklare Klassifizierung	-0,302	/	-0,741
At1g44090	gibberellin 20-oxidase family protein	Ionenbindung	0,403	0,661	0,829
At5g14920	gibberellin-regulated family protein	Hormon Antwort	0,689	0,843	0,703
At5g11180	glutamate receptor family protein	Ionenbindung	0,687	0,684	0,723
At1g64500	glutaredoxin family protein	Elektronentransport	0,806	1,134	0,463
At3g62760	glutathione S-transferase	Metabolismus	0,467	0,689	0,736
At2g29440	glutathione S-transferase	Metabolismus	-0,597	/	-0,856
At2g29450	glutathione S-transferase	Metabolismus	-0,263	*-0,113	-0,739
At5g25425	glycine-rich protein	Unklare Klassifizierung	0,746	0,165	0,594
At5g33390	glycine-rich protein	Unklare Klassifizierung	1,043	/	0,887
At3g63100	glycine-rich protein	Unklare Klassifizierung	*0,144	0,923	*0,579
At2g21660	glycine-rich RNA-binding protein (GRP7)	Nukleinsäurebindung	0,568	0,78	*0,284
At3g21260	glycolipid transfer protein-related	Unklare Klassifizierung	*0,529	1,006	0,605
At3g61490	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	0,307	0,758	0,362
At3g15720	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	*-0,185	-0,793	-0,249
At5g49215	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	1,016	0,361	0,811
At2g26620	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	0,764	/	0,822
At1g51490	glycosyl hydrolase family 1	Metabolismus	0,414	1,058	0,76
At4g27820	glycosyl hydrolase family 1	Metabolismus	*0,171	0,764	0,368
At2g44460	glycosyl hydrolase family 1 protein	Metabolismus	-0,494	/	-0,763
At1g64760	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	0,735	*0,246	*0,381
At3g57270	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	0,712	1,1	0,819
At3g46570	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	*0,339	0,78	0,689
At2g44540	glycosyl hydrolase family 9 protein	Metabolismus	0,678	-0,051	0,776
At1g19940	glycosyl hydrolase family 9 protein	Metabolismus	0,852	0,255	0,938
At5g67540	glycosyl hydrolase family 43 protein	Metabolismus	0,75	0,152	0,535
At5g67230	glycosyl transferase family 43 protein	Metabolismus	-0,558	-0,111	-0,704
At1g02720	glycosyl transferase family 8 protein	Biosynthese	-0,622	-0,462	-0,765
At5g19580	glyoxal oxidase-related contains	Unklare Klassifizierung	*0,381	1,063	0,751
At3g06470	GNS1/SUR4 membrane family protein	Unklare Klassifizierung	0,355	0,741	0,39
At3g06460	GNS1/SUR4 membrane family protein	Unklare Klassifizierung	1,17	*0,403	0,734
At2g20570	golden2-like Transkription factor (GLK1)	Transkription	0,18	1,057	0,703
At3g12080	GTP-binding family protein	Signaltransduktion	*-0,075	0,954	*0,491
At1g32750	HAC13 protein (HAC13)	Nukleinsäurebindung	0,822	0,672	1,052
At3g25610	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Energie	-0,206	-0,737	-0,328
At2g32150	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Metabolismus	*0,193	*-0,054	-0,731
At2g41250	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Metabolismus	*0,62	0,816	0,621
At1g16030	heat shock protein 70	Unklare Klassifizierung	-0,712	*-0,079	-0,171
At3g24520	heat shock transcription factor family protein	Transkription	*0,302	1,063	*0,474
At4g37840	hexokinase, putative similar to hexokinase 1	Metabolismus	*-0,26	-0,783	-0,311
At1g75230	HhH-GPD base excision DNA repair	DNA Reparatur	*-0,065	-1,099	*-0,247
At3g46030	histone H2B	Nukleinsäurebindung	0,674	*0,194	0,785
At5g59690	histone H4	Nukleinsäurebindung	0,526	0,432	0,71
At2g23840	HNH endonuclease domain-containing	Nukleinsäurebindung	0,38	0,801	0,534
At4g02560	homeobox protein	Transkription	*0,027	-1,085	*-0,119
At3g61890	homeobox-leucine zipper protein 12 (HB-12)	Transkription	*0,419	1,02	0,507
At5g10300	hydrolase, alpha/beta fold family protein	Metabolismus	*-0,154	-0,908	*-0,142
At1g55820	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifizierung	*-0,163	-0,719	*-0,065

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g19800	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifizierung	/	0,739	*0.285
At4g11430	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifizierung	*0.058	1,104	*0.377
At1g77970	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifizierung	*0.145	0,904	0,328
At1g54950	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,75	/	-0,264
At4g01640	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,954	/	-1,086
At3g32150	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	/	-0,895	/
At5g37420	hypothetical protein	Transkription	-0,744	/	*-0.617
At3g14670	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	*0.168	0,913	0,481
At3g29610	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,826	0,405	0,669
At4g19370	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,659	/	-0,8
At2g43795	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,906	/	-0,887
At3g31406	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,587	0,686	0,863
At4g08760	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,901	/	-0,646
At3g47410	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,964	0,269	0,812
At5g26890	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,663	-0,601	-0,747
At1g76750	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,711	/	0,782
At5g60810	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,577	-0,046	0,715
At2g18610	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,972	/	-1,282
At4g10210	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,722	/	/
At4g16080	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,817	/	0,637
At1g45545	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,769	*0.271	0,827
At5g24480	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	1,119	*0.198	0,938
At1g51760	IAA-amino acid hydrolase 3 / (IAR3)	Proteinabbau	-0,31	*-0.452	-1,014
At1g51780	IAA-amino acid hydrolase 5 / (ILL5)	Proteinabbau	-0,439	*-0.353	-0,743
At1g44350	IAA-amino acid hydrolase 6, putative (ILL6)	Proteinabbau	/	-1,709	-1,377
At2g27370	integral membrane family protein	Unklare Klassifizierung	1,095	0,135	0,928
At4g20390	integral membrane family protein	Unklare Klassifizierung	1,102	0,168	0,793
At4g16620	integral membrane family protein	Unklare Klassifizierung	-0,755	/	-0,752
At5g38610	invertase/pectin methylesterase inhibitor	Metabolismus	0,805	*-0.084	0,636
At5g23220	isochorismatase hydrolase family protein	Metabolismus	-1,129	/	-0,982
At2g24540	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,533	0,918	/
At2g29830	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,749	/	*0.265
At5g60570	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,85	0,643	0,6
At1g23390	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,736	*1.15	0,887
At3g59940	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,442	*0.712	0,507
At5g49000	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifizierung	0,846	*0.093	0,717
At1g08420	kelch repeat-containing protein	Metabolismus	*-0.045	0,737	*0.238
At5g53060	KH domain-containing protein	Nukleinsäurebindung	-0,387	-0,731	-0,704
At3g16150	L-asparaginase	Metabolismus	0,817	0,209	0,555
At1g19790	lateral root primordium (LRP) protein-related	Unklare Klassifizierung	-0,424	-0,943	-0,544
At1g52680	LEA late embryogenesis abundant protein	Unklare Klassifizierung	*-0.218	-0,742	/
At3g22500	LEA late embryogenesis abundant protein	Unklare Klassifizierung	-0,348	-1,045	*-0.051
At5g60300	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	/	-0,775	-0,479
At5g42120	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,78	0,509	0,65
At3g45430	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,866	*-0.177	0,694
At4g02410	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,799	0,192	0,517
At5g60320	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,745	0,754	0,94
At5g46150	LEM3 family protein	Unklare Klassifizierung	-0,807	*-0.086	-0,51
At3g25670	leucine-rich repeat family protein	Signaltransduktion	0,712	*0.15	*0.516
At2g42800	leucine-rich repeat family protein	Proteinbindung	0,765	0,256	0,61
At1g53430	leucine-rich repeat family protein	Signaltransduktion	*-0.237	-0,707	-0,554
At1g62440	leucine-rich repeat family protein / extensin	Zellwandbestandteil	*0.141	0,988	0,732
At3g24480	leucine-rich repeat family protein / extensin	Zellwandbestandteil	0,868	0,752	1,103
At1g72180	leucine-rich repeat transmembr. protein kinase	Signaltransduktion	-0,402	-0,533	-0,838

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g29750	leucine-rich repeat transmemb. protein kinase	Signaltransduktion	0,715	0,441	0,453
At5g35390	leucine-rich repeat transmemb. protein kinase	Signaltransduktion	-1,031	/	-0,965
At3g56100	leucine-rich repeat transmemb. protein kinase	Signaltransduktion	-0,592	-0,74	-0,595
At2g22170	lipid-associated family protein	Unklare Klassifizierung	0,397	0,751	0,702
At1g17420	lipoxigenase	Abwehr	-0,312	-0,677	-0,895
At3g11090	LOB domain family protein	Unklare Klassifizierung	0,687	0,731	0,648
At1g07900	LOB domain protein 1	Unklare Klassifizierung	*0,245	0,771	0,405
At3g02550	LOB domain protein 41	Unklare Klassifizierung	-0,955	*-0,874	*-0,306
At1g64400	long-chain-fatty-acid--CoA ligase	Fettsäure Biosynthese	0,773	/	0,46
At4g11030	long-chain-fatty-acid--CoA ligase	Biosynthese	-0,802	/	-0,692
At5g40780	lysine and histidine specific Transporter	Transport	0,714	*0,016	0,591
At2g40210	MADS-box family protein	Transkription	-1,043	/	-1,574
At5g26630	MADS-box protein (AGL35)	Transkription	0,804	*0,345	0,595
At5g25880	malate oxidoreductase	Metabolismus	-0,746	/	-0,491
At1g61890	MATE efflux family protein	Transport	*-0,684	-1,345	-1,932
At1g51340	MATE efflux family protein	Transport	0,966	0,377	0,94
At4g21910	MATE efflux family protein	Transport	0,738	*0,237	0,472
At2g04040	MATE efflux family protein	Transport	0,85	*0,043	0,525
At2g17010	ion channel domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	-0,796	/	0,285
At1g12640	membrane bound O-acyl transferase	Metabolismus	1,162	0,482	1,066
At3g07080	membrane protein	Unklare Klassifizierung	*0,487	0,848	0,77
At3g58360	meprin and TRAF homology domain-containing	Unklare Klassifizierung	-0,793	/	-0,961
At3g20240	mitochondrial substrate carrier family protein	Transport	*-0,144	0,836	*0,31
At1g01560	mitogen-activated protein kinase	Hormon Antwort	-0,296	-0,943	-0,169
At1g21860	multi-copper oxidase type I family protein	Ionenbindung	-0,918	-1,229	-0,583
At1g21850	multi-copper oxidase type I family protein	Ionenbindung	-0,967	-0,734	-0,642
At1g76160	multi-copper oxidase type I family protein	Ionenbindung	-0,817	-0,564	-0,734
At2g01670	MutT/nudix family protein	Metabolismus	*0,101	0,733	*0,084
At5g47240	MutT/nudix family protein	Metabolismus	*-0,061	-0,959	-0,487
At5g17300	myb family transcription factor	Transkription	0,706	1,116	/
At1g01060	myb family transcription factor	Hormon Antwort	*-0,218	0,828	/
At1g69580	myb family transcription factor	Transkription	0,932	0,372	0,553
At3g46640	myb family transcription factor	Transkription	/	-0,906	-0,49
At5g44190	myb family transcription factor	Transkription	0,672	1,108	1,087
At1g71030	myb family transcription factor	Hormon Antwort	0,567	1,268	1,153
At1g17580	myosin	Transkription	0,901	1,238	0,99
At1g54560	myosin	Transkription	0,684	0,636	0,793
At1g20400	myosin heavy chain-related	Unklare Klassifizierung	0,616	0,653	0,841
At5g10890	myosin heavy chain-related	Unklare Klassifizierung	-0,657	/	-1,017
At5g45700	NLI interacting factor (NIF) family protein	Unklare Klassifizierung	0,722	*0,262	0,554
At3g15500	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	*-0,204	*-0,882	-0,82
At5g04400	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	*0,068	-0,723	/
At4g27410	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	*-0,15	*-0,494	-0,827
At5g14120	nodulin family protein	Unklare Klassifizierung	*-0,22	-0,748	-0,486
At3g01930	nodulin family protein	Unklare Klassifizierung	-0,389	-1,016	-0,835
At3g16690	nodulin MtN3 family protein	Unklare Klassifizierung	-0,309	-0,782	-0,827
At1g21460	nodulin MtN3 family protein	Unklare Klassifizierung	*0,521	0,511	0,719
At3g01630	nodulin-related	Unklare Klassifizierung	0,916	*0,195	0,683
At4g15540	nodulin-related low similarity to MtN21	Unklare Klassifizierung	0,113	0,7	*0,285
At5g35076	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unbekanntes Protein	*0,578	0,908	0,902
At5g24915	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unklare Klassifizierung	0,339	0,591	0,829
At5g13475	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unklare Klassifizierung	1,103	0,331	1,037
At5g53775	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unbekanntes Protein	0,596	1,256	0,867
At5g37665	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unklare Klassifizierung	-0,859	*-0,392	-1,102

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g17520	nuclear RNA-binding protein	RNA Metabolismus	-0,075	-0,916	-0,168
At2g32100	ovate protein-related	Unklare Klassifizierung	0,476	0,836	0,552
At1g66130	oxidoreductase N-terminal domain-containing	Elektronentransport	0,342	0,785	0,365
At2g38240	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase	Metabolismus	0,247	0,728	0,218
At3g11180	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase	Metabolismus	-0,993	-1,986	-1,486
At5g05600	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase	Metabolismus	-0,818	-1,783	-1,409
At3g14580	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	0,818	*-0,098	0,555
At2g33680	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	0,946	*0,046	0,718
At2g03380	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	-0,626	/	-0,733
At5g59600	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	0,513	0,729	0,467
At2g46050	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	0,713	/	0,776
At2g01360	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifizierung	-0,55	/	-0,782
At1g74070	peptidyl-prolyl cis-trans isomerase cyclophilin-type	Proteinfaltung	0,761	0,634	0,937
At1g05240	peroxidase	Entgiftung	0,949	0,26	0,728
At5g54800	phosphate/triose-phosphate translocator	Transport	0,562	0,461	0,783
At2g17230	phosphate-responsive 1 family protein	Unklare Klassifizierung	*-0,681	-1,331	-1,039
At5g64260	phosphate-responsive protein	Unklare Klassifizierung	-0,474	-1,158	-0,881
At2g40850	phosphatidylinositol 3- and 4-kinase family	Signaltransduktion	0,881	*-0,198	0,606
At3g05170	phosphoglycerate/bisphosphoglycerate mutase	Metabolismus	0,749	*0,159	0,581
At3g02570	phosphomannose isomerase type I family	Metabolismus	-0,47	*-0,508	-0,892
At5g60950	phytochelatin synthetase-related	Unklare Klassifizierung	*0,12	0,809	*0,54
At2g02120	plant defensin-fusion protein, put. (PDF2.1)	Abwehr	0,702	0,465	0,478
At2g46910	plastid-lipid associated protein PAP	Unklare Klassifizierung	0,585	0,761	0,414
At1g72230	plastocyanin-like domain-containing protein	Elektronentransport	0,824	0,208	0,706
At1g17800	plastocyanin-like domain-containing protein	Elektronentransport	*0,404	0,97	0,732
At4g24580	pleckstrin homology (PH) domain-containing	Unklare Klassifizierung	-0,809	-0,488	-1,014
At5g15780	pollen Ole e 1 allergen and extensin family	Unklare Klassifizierung	*0,284	1,06	*0,301
At5g06870	polygalacturonase inhibiting protein 2	Abwehr	*-0,337	-1,071	-0,963
At4g05320	polyubiquitin (UBQ10) (SEN3)	Proteinmodifikation	0,715	0,701	0,732
At4g02890	polyubiquitin (UBQ14)	Proteinmodifikation	0,982	0,877	1,154
At5g22630	prephenate dehydratase family protein	Metabolismus	/	-1,023	/
At5g06630	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	/	0,862	*0,501
At3g54580	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*-0,097	0,899	*0,471
At1g23720	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*-0,011	1,075	*0,567
At1g26240	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,01	0,943	*0,512
At4g08410	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,029	0,734	*0,574
At3g54590	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*-0,078	0,862	*0,57
At4g08400	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,342	0,86	*0,598
At5g06640	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*-0,019	1,062	*0,606
At2g24980	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,044	0,894	*0,559
At4g08380	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,248	1,084	0,791
At1g76930	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	*0,672	0,717	0,773
At3g20850	proline-rich family protein	Unklare Klassifizierung	*0,254	0,54	0,737
At2g27380	proline-rich family protein	Zellwandbestandteil	0,585	1,151	0,919
At4g38770	proline-rich family protein (PRP4)	Zellwandbestandteil	*0,349	0,919	*0,64
At5g45430	protein kinase	Metabolismus	*0,309	0,849	0,525
At5g53450	protein kinase family protein	Metabolismus	*-0,145	0,751	/
At1g73660	protein kinase family protein	Metabolismus	*0,165	0,928	*0,369
At1g69910	protein kinase family protein	Metabolismus	0,379	0,718	0,334
At5g54380	protein kinase family protein	Metabolismus	-0,173	-0,67	-0,781
At5g35380	protein kinase family protein	Metabolismus	-0,496	-0,738	-0,353
At1g14000	protein kinase family protein / ankyrin repeat family	Metabolismus	0,759	/	0,765
At1g66940	protein kinase-related	Unklare Klassifizierung	*0,069	0,832	*0,623
At5g02760	protein phosphatase 2C family prot./ PP2C	Metabolismus	*0,096	0,944	0,502

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g33920	protein phosphatase 2C family protein	Signaltransduktion	/	*-0.725	*-0.242
At2g29380	protein phosphatase 2C, putative / PP2C	Metabolismus	-0,725	/	-0,752
At1g52190	proton-dependent oligopeptide Transport	Transport	*0.025	0,709	*0.466
At5g13400	proton-dependent oligopeptide Transport	Transport	0,788	0,492	0,83
At2g36120	pseudogene, glycine-rich protein	Unklare Klassifizierung	*0.679	*0.605	0,766
At2g32690	pseudogene, glycine-rich protein	Unklare Klassifizierung	0,722	0,576	0,682
At2g46790	pseudo-response regulator 9 (APRR9)	Proteinbindung	/	0,8	/
At1g76050	pseudouridine synthase family protein	Nukleinsäurebindung	*0.235	0,838	*0.401
At2g10650	putative Athila retroelement ORF1 protein	Unklare Klassifizierung	*0.131	0,813	*0.382
At5g54710	putative protein	Proteinbindung	*-0.665	*-0.884	-0,743
At1g60230	radical SAM domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	0,824	0,555	0,799
At4g11790	Ran-binding protein 1 domain-containing	Transport	0,701	0,52	0,415
At2g33775	rapid alkalization factor (RALF) family	Signaltransduktion	1,152	/	1,126
At1g61566	rapid alkalization factor (RALF) family	Signaltransduktion	*0.214	0,786	0,551
At1g31340	related-to-ubiquitin (AtRUB1), putative	Proteinmodifikation	*0.242	0,788	0,649
At4g15860	retrotransposon like protein	Unklare Klassifizierung	-0,471	-0,34	-0,837
At1g56045	ribosomal protein L41 family protein	Proteinbiosynthese	0,599	0,378	0,798
At3g53920	RNA polymerase sigma subunit SigC (sigC)	Transkription	*0.067	0,842	*0.301
At1g51530	RNA recognition motif (RRM)-containing	Nukleinsäurebindung	0,751	0,798	0,957
At2g39240	RNApolymer.I transcrip. initiation factor	Transkription	-0,701	/	-0,67
At3g60300	RWD domain-containing protein	Proteinbindung	0,664	0,94	0,947
At3g44870	S-adenosyl-L-methionine:carboxyl methyltr.	Unklare Klassifizierung	-0,25	-0,714	-0,786
At3g44860	S-adenosyl-L-methionine:carboxyl methyltr.	Unklare Klassifizierung	*-0.455	-0,547	-0,943
At5g23680	SAM sterile alpha motif (SAM)	Unklare Klassifizierung	*0.485	1,09	0,707
At2g45160	scarecrow transcription factor family protein	Transkription	0,746	0,363	0,804
At4g17230	scarecrow-like transcription factor 13	Transkription	-0,494	-0,996	-0,798
At2g04940	scramblase-related	Unklare Klassifizierung	0,879	0,365	0,769
At2g34680	scrc. cDNA library from auxin-treated root cult.	Hormon Antwort	0,834	*0.226	0,519
At4g39180	SEC14-like protein	Transport	1,123	0,583	0,997
At1g22530	SEC14 cytosolic factor family protein	Transport	*-0.209	-0,699	-0,784
At1g53885	senescence-associated protein-related	Unklare Klassifizierung	*-0.449	-1,444	-0,672
At5g57810	senescence-associated protein-related	Unklare Klassifizierung	1,039	0,306	1,117
At1g74940	senescence-associated protein-related	Unklare Klassifizierung	*0.017	0,783	0,19
At3g63470	serine carboxypeptidase	Proteinabbau	-0,527	/	-0,711
At5g22960	serine carboxypeptidase S10 family protein	Proteinabbau	-1,529	/	-1,17
At3g12220	serine carboxypeptidase S10 family protein	Proteinabbau	-0,893	/	-1,098
At3g59350	serine/threonine protein kinase	Signaltransduktion	*0.033	-0,717	-0,923
At1g51330	serpin-related / serine protease inhibitor	Unklare Klassifizierung	*0.266	0,972	0,653
At4g13180	short-chain dehydrogenase/reductase (SDR)	Metabolismus	0,698	0,412	0,706
At2g47150	short-chain dehydrogenase/reductase (SDR)	Metabolismus	0,875	*-0.057	0,732
At5g62070	similar to calmodulin-binding family protein	Unklare Klassifizierung	0,859	0,736	0,965
At1g72416	similar to DNAJ heat shock N-terminal domain	Stress	-0,625	-0,717	-0,525
At1g62870	similar to expressed protein	Unbekanntes Protein	0,762	0,15	0,494
At3g45750	similar to expressed protein	Nukleinsäurebindung	*0.272	1,098	*0.593
At1g29380	similar to glucan endo-1,3-beta-glucosidase	Unklare Klassifizierung	-1,034	/	-0,597
At1g03340	similar to hypothetical protein	Unbekanntes Protein	0,736	0,339	0,893
At3g53970	similar to proteasome inhibitor-related	Proteinabbau	0,836	*-0.187	0,502
At5g34825	similar to putative transposon protein	Unklare Klassifizierung	*-0.313	/	-0,722
At3g29787	similarity to En/Spm transposon protein	Unklare Klassifizierung	*0.191	1,153	*0.463
At1g34210	somatic embryogenesis receptor-like kinase 2	Signaltransduktion	0,988	0,76	1,106
At5g63160	speckle-type POZ protein-related	Transkription	0,928	0,401	0,909
At5g20150	SPX domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	*0.019	0,972	*0.556
At3g02850	stelar K+ outward rectifier (SKOR)	ION Transport	-0,775	/	-0,799
At1g50650	stigma-specific Stig1 family protein	Unklare Klassifizierung	*0.312	0,792	0,612

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g37180	sucrose synthase	Biosynthese	*0.294	0,769	0,517
At5g26250	sugar Transporter	Transport	-0.656	/	-0,808
At4g14680	sulfate adenyltransferase 3	Energie	-0.268	-0,882	-0,708
At2g28190	superoxide dismutase [Cu-Zn]	Unklare Klassifizierung	0,938	0,978	0,237
At3g54300	synaptobrevin family protein	Transport	0,812	0,277	0,647
At5g46860	syntaxin 22 (SYP22)	Transport	*0.116	0,406	0,702
At5g08080	syntaxin, putative (SYP132)	Transport	0,861	0,477	0,64
At5g67480	TAZ zinc finger family protein	Transkription	*-0.184	-0,963	-0,751
At2g45680	TCP family transcription factor	Transkription	-0,447	-0,95	-0,678
At5g23960	terpene synthase/cyclase family protein	Biosynthese	*0.374	0,862	0,657
At2g20110	tesmin/TSO1-like CXC domain-containing	Transkription	0,634	0,478	0,73
At3g58620	tetratricopeptide repeat (TPR)-containing	Unklare Klassifizierung	*-0.264	-0,772	-0,697
At1g08570	thioredoxin family protein	Elektronentransport	*0.367	0,751	*0.598
At4g04110	Toll-Interleukin-Resistance (TIR)	Signaltransduktion	0,872	0,202	0,69
At1g09950	transcription factor-related	Transkription	0,734	0,577	0,674
At3g53310	transcriptional factor B3 family protein	Transkription	0,99	*0.163	0,82
At1g73720	transducin family protein / WD-40	Nukleinsäurebindung	*0.319	1,182	0,729
At3g42660	transducin family protein / WD-40	Nukleinsäurebindung	0,687	0,743	0,786
At1g03940	transferase family protein	Unklare Klassifizierung	-0,933	/	-0,814
At1g79360	Transporter-related	Transport	0,781	*0.052	0,57
At5g30584	transposon related protein	Unklare Klassifizierung	0,743	0,158	0,467
At1g22660	tRNA-nucleotidyltransferase	Translation	-0,65	/	-0,786
At2g29360	tropinone reductase, putative	Metabolismus	0,232	0,709	0,395
At5g23860	tubulin beta-8 chain (TUB8)	Unklare Klassifizierung	0,933	*-0.127	*0.721
At4g23660	UbiA prenyltransferase family protein	Metabolismus	-1,19	*-0.232	-1,21
At1g55860	ubiquitin-protein ligase 1 (UPL1)	Proteinabbau	*0.034	0,708	0,461
At2g32300	uclacyanin I	Elektronentransport	0,664	0,944	0,823
At2g18560	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	0,707	0,428	0,469
At3g21750	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	0,431	0,805	0,317
At2g36760	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	-0,496	-0,299	-0,854
At2g21620	universal stress protein (USP) family protein	Stress	0,856	0,469	1,122
At1g69080	universal stress protein (USP) family protein	Stress	-0,831	-0,399	-0,335
At1g21270	WAK2 wall-associated kinase 2 (WAK2)	Metabolismus	-0,645	/	-1,028
At1g21250	wall-associated kinase 1 (WAK1)	Signaltransduktion	-0,348	*-0.237	-0,73
At1g21245	wall-associated kinase-related	Signaltransduktion	-0,699	/	-1,025
At1g64610	WD-40 repeat family protein	Signaltransduktion	/	0,737	*0.35
At4g28240	wound-responsive protein-related	Abwehr, STRESS	*0.234	0,812	0,454
At4g31800	WRKY family transcription factor	Transkription	*-0.035	-0,787	*-0.138
At2g41020	WW domain-containing protein	Unklare Klassifizierung	0,869	0,418	0,656
At5g57530	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	Zellwand Biogenese	*-0.235	-0,861	-0,556
At4g25810	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	Zellwand Biogenese	-0,729	-1,567	-0,826
At5g57540	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	Zellwand Biogenese	1,273	0,652	1,101
At5g57550	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	Zellwand Biogenese	-0,52	-1,701	-1,469
At5g67030	zeaxanthin epoxidase (ZEP) (ABA1)	Hormonbiosynthese	0,532	0,772	0,405
At5g42320	zinc carboxypeptidase family protein	Proteinabbau	0,36	0,298	0,942
At2g21320	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*0.155	0,722	0,469
At2g31380	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*0.246	0,834	*0.191
At1g73870	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*0.362	1,005	0,615
At4g27310	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	0,492	0,828	0,733
At1g27730	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	0,301	*1.206	0,871
At5g04240	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	0,798	*0.137	0,354
At5g60470	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	-0,183	-0,727	-0,368
At4g35700	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	-0,698	/	-0,824
At1g72220	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family	Transkription	0,716	0,806	0,745

Anhang Tabelle 1: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g38140	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	*0.405	0,862	*0.714
At5g01520	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	*0.301	0,792	*0.604
At1g33480	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,731	*0.148	0,389
At3g25030	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,788	0,125	0,858
At5g47610	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,709	0,802	0,837
At5g08750	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,593	0,542	0,766
At2g37950	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,752	0,279	0,528
At1g63170	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Proteinbindung	0,7	0,279	0,588
At1g21570	zinc finger (CCCH-type) family protein	Nukleinsäurebindung	0,813	0,73	*0.018
At4g29190	zinc finger (CCCH-type) family protein	Transkription	*0.266	0,921	*0.206
At3g51950	zinc finger (CCCH-type) family protein	Nukleinsäurebindung	0,317	0,867	*0.087
At3g54810	zinc finger (GATA type) family protein	Transkription	*-0.777	-1,428	-1,051
At5g26930	zinc finger (GATA type) family protein	Transkription	0,849	/	0,706
At5g50450	zinc finger (MYND type) family protein	Unklare Klassifizierung	0,773	/	0,559
At1g75240	zinc finger homeobox family protein	Transkription	0,391	1,016	0,764
At3g02380	zinc finger protein CONSTANS-LIKE 2	Transkription	*-0.028	1,51	0,359
At5g54630	zinc finger protein-related	Transkription	0,477	0,801	0,6
At5g62430	zinc finger, Dof-type zinc finger domain	Transkription	*-0.029	0,731	0,084
At3g47500	zinc finger, Dof-type zinc finger domain	Transkription	*0.322	1,209	0,743

* Genexpression ist nicht signifikant

Anhang Tabelle 2: Differentiell transkribierte Gene nach HHL-Behandlung in Wurzeln

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g10900	(1-4)-beta-mannan endohydrolase	Metabolismus	0,894	*-0.446	*0.812
At5g07230	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	0,842	*-0.728	*0.802
At4g22610	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	0,861	*-0.462	*0.141
At1g62500	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	-0,711	-1,185	*-1.224
At3g22620	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	1,03	*-0.012	*0.526
At4g12470	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	*0.085	*0.024	0,829
At3g22120	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Zellwandbestandteil	0,617	0,461	0,718
At4g12500	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	*0.096	*0.117	0,901
At4g33550	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	*0.18	0,847	0,21
At1g05450	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Unklare Klassifikation	0,752	/	0,386
At4g12545	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	0,882	*0.164	0,331
At5g05960	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	1,163	*0.422	0,799
At5g54740	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	-1,221	-1,163	-0,909
At3g53980	(LTP) protease inhibitor/seed storage/lipid transport	Lipid Bindung	0,789	0,383	0,753
At4g18360	(S)-2-hydroxy-acid oxidase	ElektronenTransport	-0,649	-0,939	-0,968
At1g09780	2,3-bi. phosphoglycerate mutase	Metabolismus	-1,302	-1,403	-1,398
At4g28470	26S proteasome regulatory subunit	Proteinabbau	0,74	*-0.037	*0.256
At3g53460	29 kDa ribonucleoprotein	Nukleinsäurebindung	0,821	0,421	0,808
At1g03410	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase	Metabolismus	*-0.047	-0,775	*-0.262
At2g30830	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase	Metabolismus	*-0.014	-1,095	*0.201
At3g61400	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase	Metabolismus	0,361	-0,909	0,372
At5g24490	30S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	*-0.297	0,777	*-0.152
At5g30510	30S ribosomal protein S1	Proteinbiosynthese	0,77	*0.125	0,351
At1g47290	3-b. hydroxysteroid dehydrogenase/isomerase	Biosynthese	0,755	*0.14	*0.516
At3g15290	3-hydroxybutyryl-CoA dehydrogenase	Metabolismus	0,752	0,226	0,497
At1g48860	3-phosphoshikimate 1-carboxyvinyltransf.	Biosynthese	0,774	*0.12	0,307
At4g34555	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,716	*0.121	*0.453
At2g31610	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,799	*0.078	0,402
At4g09800	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,775	0,356	0,462
At5g62300	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,759	0,365	0,431
At3g46040	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,754	0,425	0,43
At5g35530	40S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	-0,54	-0,935	-0,543
At1g51680	4-coumarate--CoA ligase 1	Metabolismus	-1,01	-0,885	-0,933
At1g65060	4-coumarate--CoA ligase 3	Metabolismus, Abwehr	0,724	*-1.188	/
At3g27830	50S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,828	0,216	0,57
At3g27850	50S ribosomal protein	Proteinbiosynthese	0,801	*-0.11	0,537
At2g27710	60S acidic ribosomal protein	Translation	0,956	0,322	0,351
At4g00810	60S acidic ribosomal protein	Translation	0,796	0,214	0,383
At5g57290	60S acidic ribosomal protein	Translation	0,99	0,723	0,882
At1g01100	60S acidic ribosomal protein	Translation	0,755	0,439	0,614
At5g45775	60S ribosomal protein L11	Proteinbiosynthese	0,703	0,17	0,515
At1g09590	60S ribosomal protein L21	Proteinbiosynthese	0,739	*0.126	*0.317
At1g77940	60S ribosomal protein L30	Proteinbiosynthese	0,893	0,297	0,557
At1g41880	60S ribosomal protein L35a	Proteinbiosynthese	0,792	0,198	*0.29
At2g25210	60S ribosomal protein L39	Proteinbiosynthese	0,751	0,311	0,323
At3g25520	60S ribosomal protein L5	Proteinbiosynthese	0,801	0,205	0,533
At1g18540	60S ribosomal protein L6	Proteinbiosynthese	0,721	*0.17	0,307
At1g74060	60S ribosomal protein L6	Proteinbiosynthese	0,775	0,214	0,509
At1g64190	6-phosphogluconate dehydrogenase family	Metabolismus	0,983	*-0.041	*0.604
At1g61275	A. thaliana U12 snRNA, partial	mRNA Prozessierung	1,017	*0.117	0,545
At5g20960	cds,aldehyde oxidase activity, auxin	Hormonbiosynthese	-1,224	-1,378	-1,275
At1g49720	ABA-responsive element-binding protein	Transkription, Hormonreg.	0,755	0,699	1,723
At5g52860	ABC Transporter family protein	Transport	0,801	0,365	0,709
At5g24810	ABC1 family protein	Unklare Klassifikation	0,836	*-0.248	*0.345

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g64940	ABC1 family protein	Transport	*-0.2	0,494	-0,962
At5g61380	ABI3-interacting protein 1 (AIP1)	Transkription	*-0.171	-0,143	0,883
At5g48880	acetyl-CoA C-acyltransferase 1	Metabolismus	0,198	-0,575	-1,133
At1g80410	acetyltransferase-related	Unklare Klassifikation	0,719	*0,054	0,422
At4g24230	acyl-CoA binding protein	Transport	*0.021	0,941	-0,374
At5g14670	ADP-ribosylation factor	Proteinbindung	-0,731	-0,465	-0,595
At4g39660	alanine--glyoxylate aminotransferase	Metabolismus	0,991	0,596	*0.205
At1g17000	alpha, alpha-trehalose-phosphate synthase	Biosynthese	-1,995	-1,577	-1,829
At3g10600	amino acid permease family protein	Transport	-0,752	-0,456	*-0.575
At5g63850	amino acid Transporter 4	Transport	0,72	0,22	0,296
At4g38220	aminoacylase	Proteinabbau	0,71	*0.171	0,593
At2g38710	AMMECR1 family	Unklare Klassifikation	0,948	0,161	0,556
At3g24290	ammonium Transporter	Transport	*-0.336	-1,011	*0.067
At4g26370	antitermination NusB domain-containing	Transkription	-0,819	-0,466	-0,603
At5g61590	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	*-0.19	0,954	*-0.063
At1g01250	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	*-0.388	-0,707	*-0.348
At4g06746	AP2 domain-containing transcription factor	Transkription	*0.089	0,801	0,228
At1g69340	appr-1-p processing enzyme family protein	Unklare Klassifikation	0,725	*0.065	*0.275
At2g40600	appr-1-p processing enzyme family protein	Unklare Klassifikation	0,844	*0.028	0,593
At4g09030	arabinogalactan-protein (AGP10)	Zellausdehnung	0,814	*-0.087	0,643
At3g13520	arabinogalactan-protein (AGP12)	Signaltransduktion	*0.473	0,285	0,709
At4g26320	arabinogalactan-protein (AGP13)	Zellausdehnung	0,938	*0.035	0,501
At5g56540	arabinogalactan-protein (AGP14)	Zellausdehnung	1,087	*0.217	0,696
At2g46330	arabinogalactan-protein (AGP16)	Zellausdehnung	1,149	*-0.001	0,719
At2g22470	arabinogalactan-protein (AGP2)	Zellausdehnung	0,805	0,198	0,548
At1g55330	arabinogalactan-protein (AGP21)	Zellausdehnung	0,934	*0.089	0,499
At4g40090	arabinogalactan-protein (AGP3)	Zellausdehnung	1,027	*0.035	0,761
At5g10430	arabinogalactan-protein (AGP4)	Zellausdehnung	0,892	0,161	0,652
At5g65390	arabinogalactan-protein (AGP7)	Zellausdehnung	0,979	0,177	0,821
At4g16980	arabinogalactan-protein family	Zellausdehnung	0,939	*0.277	*-0.014
At5g54310	ARF GAP-like zinc finger-containing protein	Nukleinsäurebindung	0,941	*-0.072	0,433
At4g35880	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	1,046	*-0.409	*0.842
At2g03200	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	0,726	*0.1	0,389
At3g12700	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	1,139	*0.146	0,635
At1g05840	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	-0,915	-1,489	-1,45
At1g25510	aspartyl protease family protein	Proteinabbau	0,755	0,238	0,631
At1g48610	AT hook motif-containing protein	Nukleinsäurebindung	0,733	*-0.107	*0.524
At2g07698	ATP synthase alpha chain	Energie	0,865	*-0.221	0,375
At1g27880	ATP-dependent DNA helicase	Metabolismus	-1,069	-1,468	-1,356
At1g71090	auxin efflux carrier family protein	Hormontransport	-0,738	-1,038	*-1.027
At2g17500	auxin efflux carrier family protein	Hormontransport	0,775	*0.141	0,435
At1g34310	auxin response factor 1, putative	Transkription	-1,162	/	/
At5g19140	auxin/aluminum-responsive protein	Hormonantwort	*-0.127	0,782	0,25
At1g16510	auxin-responsive family protein	Hormonantwort	0,814	0,18	*0.271
At4g17280	auxin-responsive family protein	Hormonantwort, Metabolismus	0,803	*-0.151	*0.368
At4g34770	auxin-responsive family protein	Hormonantwort	0,858	*-0.237	*0.741
At3g25290	auxin-responsive family protein	Hormonantwort, Metabolismus	0,874	*0.109	0,556
At2g23170	auxin-responsive GH3 family protein	Hormonantwort.	0,893	*0.291	*0.03
At4g12980	auxin-responsive protein	Hormonantwort, Metabolismus	0,765	0,285	0,54
At1g72430	auxin-responsive protein-related	Hormonantwort	0,77	*0.08	0,528
At4g02590	basic helix-loop-helix (bHLH) family protein	Transkription	0,874	*0.101	0,538
At1g69295	beta-1,3-glucanase-related	Unklare Klassifikation	0,889	*-0.17	0,545
At5g18670	beta-amylase, putative (BM3)	Biosynthese	*0.168	*0.122	-1,081
At1g12240	beta-fructosidase (BFRUCT4)	Metabolismus	0,745	*-0.216	*0.193

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g56870	beta-galactosidase, putative	Metabolismus	*-0.282	1,034	-0,484
At3g52370	beta-Ig-H3 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,888	*-0.396	0,661
At1g07720	beta-ketoacyl-CoA synthase family protein	Biosynthese	-0,919	/	/
At3g25410	bile acid:sodium symporter family protein	ION Transport	0,766	*0.05	*0.198
At4g12030	bile acid:sodium symporter family protein	Transport	0,752	*-0.134	0,362
At5g09830	BolA-like family protein	Transkription	0,734	0,15	0,39
At3g06850	alpha-keto acid dehydrogenase E2 subunit	Metabolismus	*-0.246	1,104	-0,549
At1g10070	amino acid aminotransferase 2	Metabolismus (Aminosäuren)	*-0.155	0,813	-0,388
At1g78700	brassinosteroid signalling positive regulator	Transkription	0,723	*-0.059	0,412
At4g01560	brix domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,847	0,123	0,416
At4g11560	bromo-adjacent homology (BAH)	Transkription	0,814	*0.216	0,522
At2g30600	BTB/POZ domain-containing protein	Proteinbindung	-0,854	-0,614	-0,733
At5g49450	bZIP family transcription factor	Transkription	*-0.108	1,138	-0,561
At4g35040	bZIP transcription factor family protein	Transkription	0,715	0,084	0,459
At4g34150	C2 domain-containing protein	Signaltransduktion	0,735	0,136	0,415
At2g20990	C2 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,85	*0.219	0,605
At5g37740	C2 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,734	0,289	0,352
At2g27100	C2H2 zinc-finger protein	Transkription	0,726	0,115	0,451
At2g40410	Ca(2+)-dependent nuclease	Nukleinsäurehydrolyse	0,803	0,171	0,473
At2g12390	CACTA-like transposase family	Unklare Klassifikation	-0,632	-0,941	-0,532
At3g16490	calmodulin-binding family protein	Unklare Klassifikation	-0,561	-0,774	*-0.411
At5g03040	calmodulin-binding family protein	Unklare Klassifikation	0,999	*-0.017	0,622
At5g62070	calmodulin-binding family protein	Unklare Klassifikation	0,883	*-0.202	0,358
At2g38800	calmodulin-binding protein-related	Unklare Klassifikation	0,727	0,326	0,51
At1g16310	cation efflux family protein	ION Transport	0,792	*-0.25	0,618
At1g64170	cation/hydrogen exchanger, put. (CHX16)	ION Transport	*-0.089	*0.125	0,729
At5g22910	cation/hydrogen exchanger, put. (CHX9)	ION Transport	-1,353	-1,444	-1,178
At2g28910	CAX-interacting protein 4 (CAXIP4)	Nukleinsäurebindung	1,077	0,391	0,684
At4g14580	CBL-interacting protein kinase 4 (CIPK4)	Signaltransduktion	-0,623	-0,813	-0,822
At4g14580	CBL-interacting protein kinase 4 (CIPK4)	Signaltransduktion	0,855	0,583	1
At3g48590	CCAAT-box binding transcription factor	Transkription	-0,726	-0,873	*-0.842
At1g27820	CCR4-NOT transcription complex protein	Transkription	-0,528	-0,757	*-0.652
At1g25682	cell cycle control protein-related	Unklare Klassifikation	0,731	0,234	0,416
At4g31290	ChaC-like family protein	Unklare Klassifikation	1,005	0,235	0,736
At3g55120	chalcone-flavanone isomerase	Biosynthese	0,407	-1,008	*-0.669
At5g05270	chalcone-flavanone isomerase family protein	Biosynthese	*0.31	-1,02	-0,786
At1g44446	chlorophyll a oxygenase (CAO)	Photosynthese	*0.113	0,728	-0,268
At3g22840	chlorophyll A-B binding family protein	Photosynthese	0,756	*-0.054	*-0.109
At4g14690	chlorophyll A-B binding family protein	Photosynthese	1,09	-0,599	*-0.171
At5g54270	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*-0.087	1,42	*0.127
At3g08940	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	-0,447	0,705	*-0.185
At3g47470	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*-0.123	1,286	*0.129
At2g05100	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	-0,437	*1.561	-0,451
At1g29910	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*0.076	0,744	0,168
At3g54890	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	0,281	0,832	0,235
At2g05070	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	-0,73	*1.383	-0,54
At1g15820	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*0.206	0,938	0,462
At2g34420	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	0,57	1,528	0,432
At4g10340	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*0.109	0,732	0,278
At1g61520	chlorophyll A-B binding protein	Photosynthese	*-0.099	0,929	0,206
At2g37400	chloroplast lumen common family protein	Photosynthese	0,707	*0.089	0,545
At2g47450	chloroplast signal recognition particle comp.	Unklare Klassifikation	0,822	0,53	0,261
At2g23910	cinnamoyl-CoA reductase-related 511	Biosynthese	0,606	-1,17	*0.203
At1g66800	cinnamyl-alcohol dehydrogenase family	Biosynthese	0,882	*-0.194	*0.16

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g31480	coatomer beta subunit	Unklare Klassifikation	0,725	*0.061	*0.41
At4g05070	coded for by A. thaliana cDNA T44741	Unklare Klassifikation	0,573	0,744	0,358
At2g42540	cold-responsive protein	Stress	*-0.175	*1.272	1,549
At2g17870	cold-shock DNA-binding family protein	Transkription	0,719	*-0.216	*0.774
At2g21060	cold-shock DNA-binding family protein	Nukleinsäurebindung	0,72	0,458	0,636
At2g39725	complex 1 family protein / LVR family	Metabolismus	0,808	0,299	0,538
At3g62810	complex 1 family protein / LVR family	Metabolismus	1,022	0,269	0,745
At2g22640	Component of the WAVE protein complex	Unklare Klassifikation	0,814	0,195	0,552
At1g72410	COP1-interacting protein-related	Unklare Klassifikation	-0,785	*-0.699	*-0.305
At1g02090	COP9 signalosome complex subunit 7ii	Signaltransduktion	0,742	*0.014	0,475
At2g47400	CP12 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	1,01	0,418	0,883
At1g78820	curculin-like (mannose-binding) lectin	Unklare Klassifikation	-0,948	*0.36	-1,201
At4g35620	cyclin 2b (CYC2b)	Signaltransduktion	0,768	*-0.244	*0.09
At3g23530	cyclopropane fatty acid synthase	Biosynthese (Lipid)	0,715	-0,431	*0.15
At3g23480	cyclopropane fatty acid synthase-related	Biosynthese (Sterol)	-0,913	/	/
At5g50375	cyclopropyl isomerase (CPI1)	Biosynthese (Lipid)	0,749	*-0.079	0,495
At2g07727	cytochrome b (MTCYB)	ElektronenTransport	1,201	*-0.445	*0.148
At4g18260	cytochrome B561-related	Unklare Klassifikation	-1,199	-1,107	*-1.206
At5g57815	cytochrome c oxidase subunit 6b	ElektronenTransport	0,776	0,276	0,472
At1g52710	cytochrome c oxidase-related	ElektronenTransport	0,805	*0.159	*0.6
At4g37830	cytochrome c oxidase-related	ElektronenTransport	0,778	0,392	0,708
At1g16410	cytochrome P450	ElektronenTransport	0,556	/	0,772
At4g13310	cytochrome P450 71A20	ElektronenTransport	*0.016	*-0.007	-0,734
At3g26290	cytochrome P450 71B26	ElektronenTransport	*-0.262	0,72	*0.174
At4g39480	cytochrome P450 family protein	ElektronenTransport	1,043	*0.232	/
At3g30290	cytochrome P450 family protein	ElektronenTransport	-0,319	-0,74	*-0.097
At4g13770	cytochrome P450 family protein	ElektronenTransport	0,916	*0.059	0,464
At4g19230	cytochrome P450 family protein	ElektronenTransport	0,789	*-0.004	0,755
At3g14660	cytochrome P451	ElektronenTransport	-0,779	*-0.156	*-0.074
At4g31940	cytochrome P452	ElektronenTransport	*-0.501	*-0.244	-0,735
At3g09850	D111/G-patch domain-containing protein	Nukleinsäurebindung	0,725	0,294	0,434
At2g02630	DC1 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	-0,712	/	/
At1g44020	DC1 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	-0,962	-0,748	-0,85
At5g13160	def. in perc. of P.syringae avirul.gene avrPphB	Abwehrantwort	0,901	*-0.134	0,846
At4g00740	dehydration-responsive protein	Unklare Klassifikation	0,715	*-0.024	0,437
At1g19570	dehydroascorbate reductase	Hormonantwort	0,616	0,485	0,727
At5g15910	dehydrogenase-related	Unklare Klassifikation	0,849	0,233	*0.143
At5g64170	dentin sialophosphoprotein-related	Unklare Klassifikation	*0.079	1,038	*-0.236
At3g17770	dihydroxyacetone kinase family protein	Metabolismus	-0,771	*-0.137	-0,639
At5g40170	disease resistance family protein	Abwehrantwort	-0,816	/	/
At1g63730	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR)	Abwehrantwort	-0,745	/	/
At5g45490	disease resistance protein-related	Abwehrantwort	0,886	-0,223	*0.443
At5g64420	DNA polymerase V family	Transkription	0,762	*-0.067	0,654
At2g44430	DNA-binding bromodomain-containing prot.	Nukleinsäurebindung	1,138	0,191	0,648
At4g12050	DNA-binding protein-related	Nukleinsäurebindung	0,807	*0.006	*0.728
At4g17800	DNA-binding protein-related	Nukleinsäurebindung	1,025	0,401	0,471
At4g22810	DNA-binding protein-related	Nukleinsäurebindung	-0,612	-0,46	-0,733
At2g37120	DNA-binding S1FA family protein	Transkription	1,112	0,22	0,792
At3g53370	DNA-binding S1FA family protein	Transkription	0,77	*0.061	0,525
At1g74250	DNAJ heat shock N-terminal domain	Nukleinsäurebindung	0,742	*-0.086	*0.525
At1g56300	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	0,505	*0.241	1,712
At1g80920	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	*-0.173	0,813	-0,652
At2g01710	DNAJ heat shock N-terminal domain	Proteinfaltung	0,722	0,24	0,44
At3g44110	DNAJ heat shock protein	Proteinfaltung	0,752	*0.057	0,435

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g39660	Dof-type zinc finger domain-containing	Transkription	*-0.108	0,469	-0,732
At3g47500	Dof-type zinc finger domain-containing	Transkription	-0,338	0,971	-0,556
At1g56220	dormancy/auxin associated family protein	Hormonantwort	0,786	0,602	0,483
At2g28380	double-stranded RNA-binding domain	Nukleinsäurebindung	0,8	*0.047	0,615
At5g44610	DREPP plasma membrane polypeptide-rel.	Unklare Klassifikation	1,403	0,457	0,818
At1g56280	drought-responsive family protein	Stress	0,906	*0.122	0,596
At5g45010	DSS1/SEM1 family protein contains	Unklare Klassifikation	0,762	*0.07	0,506
At1g30360	early-responsive to dehydration stress protein	Stress	1,12	*0.176	0,742
At5g01160	e-cadherin binding protein-related	Unklare Klassifikation	0,827	*0.137	0,632
At1g65220	eIF4-gamma/eIF5/eIF2-epsilon domain-cont.	Translation	0,832	0,293	0,437
At5g36230	eIF4-gamma/eIF5/eIF2-epsilon domain-cont.	Translation	0,922	0,353	0,605
At1g07930	elongation factor 1-alpha / EF-1-alpha	Translation	1,104	0,2	0,829
At5g62210	embryo-specific protein-related	Unklare Klassifikation	0,341	-0.434	-0,797
At5g51174	Encodes a C/D box snoRNA (snoR30)	Unklare Klassifikation	1,084	*-0.206	*0.6
At5g55132	Encodes a defensin-like (DEFL) family prot.	Unklare Klassifikation	0,728	*0.191	*1.233
At2g43535	Encodes a defensin-like (DEFL) family prot.	Abwehrantwort	0,796	0,452	0,531
At1g12013	Encodes a H/ACA-box snoRNA (snoR111)	rRNA Modifikation	0,702	0,174	0,607
At2g48030	endonuclease/exonuclease/phosphatase family	Unklare Klassifikation	0,781	*-0.419	0,615
At3g05600	epoxide hydrolase	Metabolismus	-0,875	-0.641	-0,976
At2g21190	ER lumen protein retaining receptor family	Transport	0,775	*0.083	0,314
At1g54570	esterase/lipase/thioesterase family protein	Metabolismus	0,239	-0.075	0,705
At1g53880	eukaryotic Translation initiation factor 2B	Translation	0,708	*-0.004	0,422
At5g27640	eukaryotic Translation initiation factor	Translation	0,782	*0.227	0,525
At1g54290	eukaryotic Translation initiation factor SUI1	Translation	-0,863	-0.626	-0,944
At5g57650	eukaryotic Translation initiation factor-rel.	Translation	-0,581	*-0.154	-0,949
At5g03540	exocyst subunit EXO70 family protein	Unklare Klassifikation	0,709	0,24	0,379
At1g27440	exostosin family protein	Unklare Klassifikation	-1,097	-1,182	-1,031
At5g17020	exportin1 (XPO1)	Transport (Protein)	0,714	*0.176	0,53
At3g09380	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,758	*-0.554	*0.419
At5g50115	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,954	/	*-0.702
At5g56240	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,737	/	/
At2g43740	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,853	/	/
At1g07280	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,955	/	/
At3g18390	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,726	/	/
At1g54840	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.03	-0,705	*-0.234
At1g68440	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,733	*0.299	*-0.138
At5g19120	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,747	0,441	*0.033
At1g13245	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,244	0,709	*-0.095
At3g14060	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,776	0,343	*0.16
At5g65470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,706	*-0.111	*0.155
At5g50100	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,729	*0.022	*0.19
At3g10020	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0.187	0,934	*-0.081
At5g02550	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,93	*-0.105	*0.357
At4g26850	expressed protein	Biosynthese	0,88	*0.224	*0.388
At5g43150	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,716	-0.455	*-0.651
At3g52740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,765	*-0.105	*0.231
At4g19160	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,794	*0.164	*0.376
At1g10790	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,865	*-0.638	*-0.398
At3g27025	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,069	-0,973	*-0.889
At5g38980	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,788	*-0.163	*0.511
At3g02930	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,317	-0,702	*-0.575
At3g56040	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,724	*0.164	*0.43
At1g19180	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,743	*-0.056	*0.15
At3g03150	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,767	0,619	*0.373

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g57450	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,728	0,117	*0.345
At4g26240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,721	*-0.012	*0.42
At1g33410	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,877	*0.186	*0.504
At5g03390	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,047	*-0.038	*0.628
At2g16900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,744	*0.1	*0.345
At4g28085	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,86	*0.026	*0.296
At5g67040	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,85	-0,873	*-1.057
At4g25760	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,745	0,144	*0.307
At3g60320	expressed protein	Nukleinsäurebindung	1,069	*-0.094	*0.741
At3g49720	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,768	*-0.164	*0.451
At4g03180	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,796	*0.084	*0.362
At1g75810	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,78	*-0.729	*-0.823
At5g51105	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,849	*0.143	*0.94
At4g37090	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,808	*0.052	*0.432
At1g24265	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,735	*0.125	*0.354
At1g51355	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,941	*-0.353	*0.635
At1g78890	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,895	0,357	*0.566
At1g72510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,786	*-0.115	*0.501
At1g47400	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,817	-0,495	*0.325
At5g06270	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,224	*-0.15	*0.903
At3g14280	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,761	0,492	*0.372
At3g06035	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,864	*-0.333	0,646
At3g17900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,812	*0.061	0,492
At1g69050	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,781	0,14	0,415
At5g02740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,751	*0	0,453
At4g30200	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,771	*-0.069	0,369
At4g29590	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,802	*0.055	0,228
At3g05680	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,803	*0.026	0,594
At3g19900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,722	0,318	0,396
At1g21740	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,355	-1,243	-1,128
At5g24170	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,783	*0.023	0,457
At4g30150	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,711	*0.123	0,458
At3g09250	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,7	*-0.301	0,869
At1g47395	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,76	-0,386	0,411
At5g46020	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,701	0,314	0,553
At5g53620	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,737	*0.081	0,524
At3g51010	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,772	0,212	0,513
At2g35610	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,885	*-0.036	0,522
At2g37940	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,712	*0.034	0,438
At5g49820	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,798	*0.042	0,434
At1g32920	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,741	*0.235	0,289
At2g32760	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,978	*0.134	0,676
At4g28690	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,431	-0,656	-0,735
At4g39840	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,73	*-0.234	0,476
At2g35790	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,748	0,298	0,464
At1g32260	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,703	*-0.059	0,405
At1g74220	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,114	-1,476	-1,605
At3g28750	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,307	-1,569	-1,595
At3g47836	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,894	0,392	0,541
At2g35470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,896	*0.211	0,77
At3g52040	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,71	*0.029	0,548
At2g43540	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,147	*0.089	0,682
At5g49830	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,898	*0.111	0,527
At2g40765	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,924	0,215	0,608

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At2g28430	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,741	0,288	0,49
At5g51110	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,721	*0.121	0,623
At5g42960	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,953	*0.129	0,56
At3g07910	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,825	0,336	0,493
At2g17990	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,893	*-0.093	0,644
At1g31835	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,115	*-0.084	0,582
At5g05100	expressed protein	Nukleinsäurebindung	0,846	0,265	0,44
At2g24945	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,894	0,239	0,744
At2g21290	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,844	*0.057	0,519
At2g44080	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,92	*0.526	0,452
At5g67600	expressed protein	Signaltransduktion	1,113	0,341	0,666
At5g24570	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,925	*0.407	0,643
At1g33055	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,532	0,766	0,154
At5g46770	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,738	-1,467	-1,244
At1g79660	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,715	*-0.056	0,375
At3g15240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,85	*-0.004	0,478
At1g69510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,72	*0.113	0,5
At3g01690	expressed protein	Metabolismus	0,878	*0.12	0,534
At4g33380	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,761	0,163	0,548
At3g04550	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,265	*0.376	0,708
At5g04470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,803	*0.068	0,491
At3g22210	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,072	0,262	0,809
At2g47960	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,774	*-0.009	0,531
At5g45460	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,534	-0,765	-0,364
At2g32210	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,973	*-0.036	0,684
At5g14330	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,909	*0.07	0,527
At4g00585	expressed protein	Photorespiration	0,99	*0.094	0,634
At1g73940	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,826	0,158	0,58
At2g37860	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,119	*0.007	0,597
At2g20760	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,804	*0.136	0,468
At1g05205	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,953	*0.016	0,621
At1g55080	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,818	*0.179	0,466
At3g02420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,858	*0.099	0,527
At4g16380	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,79	*0.002	0,515
At4g33980	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.197	*0.407	1,341
At4g23760	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,88	0,255	0,604
At1g53400	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,749	*0.155	0,507
At5g55420	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,156	*0.112	0,591
At3g21360	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,041	-1,029	-0,567
At1g27300	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,751	0,151	0,47
At1g12080	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,058	0,326	0,453
At4g32240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,934	*-0.094	0,602
At2g07739	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,708	0,375	0,321
At5g63910	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,799	*0.025	0,531
At3g47850	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,744	0,302	0,448
At4g10810	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,808	*0.16	0,531
At5g05670	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,818	-0,565	-0,774
At1g71260	expressed protein	Nukleinsäurebindung	0,754	0,189	0,447
At1g57680	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,88	0,291	0,498
At3g01740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,735	*0.075	0,424
At5g03460	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,713	0,21	0,539
At1g05410	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,846	0,222	0,534
At4g37300	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,829	0,129	0,763
At2g33720	expressed protein	Transkription	0,793	0,408	0,627

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g25670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,725	0,251	0,482
At5g13140	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,578	*0.037	0,732
At4g30996	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,736	*0.087	0,378
At2g46000	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,718	*0.253	0,43
At1g65845	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,88	*0.02	0,391
At4g13320	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,924	-0,503	-0,719
At1g09645	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,831	*0.079	0,405
At4g01985	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,206	-0,194	1,009
At3g62580	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,949	0,25	0,561
At1g33810	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,77	0,19	0,462
At2g34585	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,718	*0.184	0,491
At2g46540	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,801	*0.047	0,492
At5g03345	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,075	*0.197	0,65
At1g07985	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,761	0,338	0,552
At5g66090	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,251	*0.103	0,901
At1g15780	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,328	-1,036	-1,334
At3g54500	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,347	0,804	-0,99
At3g12510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,731	0,273	0,471
At4g33660	expressed protein	Signaltransduktion	0,792	0,199	0,595
At4g18400	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,786	0,134	0,571
At3g01175	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,845	/	-0,864
At5g48335	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,844	*0.098	0,588
At3g53850	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,813	*-0.016	0,442
At4g29070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,74	0,199	0,422
At3g23590	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,753	*0.148	0,631
At4g09830	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,761	0,339	0,553
At5g66420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,807	*-0.01	0,484
At2g36420	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,932	0,238	0,808
At4g17215	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,033	*0.27	0,504
At1g31460	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,751	0,417	0,456
At4g16170	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,789	*0.312	0,496
At4g20010	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,743	*0.088	0,423
At1g55675	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,713	0,199	0,551
At2g43310	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,741	-1,531	1,747
At4g39300	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,754	*0.12	0,468
At2g31490	expressed protein	Photorespiration	0,823	0,222	0,49
At2g46080	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,827	0,248	0,527
At5g11970	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,742	*0.169	0,457
At4g13520	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,881	0,2	0,581
At4g33640	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,911	*0.167	0,586
At5g49210	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,837	0,208	0,544
At3g60910	expressed protein	Metabolismus	0,88	0,147	0,56
At3g01670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,948	0,066	0,595
At1g06590	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,806	-1,133	-0,956
At1g72020	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,872	0,374	0,745
At3g17860	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,898	-0,168	0,462
At1g48170	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,732	*0.151	0,472
At5g01360	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,803	0,333	0,584
At1g26110	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,005	*0.139	0,753
At5g26790	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,845	0,245	0,576
At3g49580	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,864	*0.172	0,617
At4g31430	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,737	*0.088	0,564
At1g58460	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,78	-0,577	-0,796
At3g11810	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,849	0,315	0,532

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g18070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,89	*0.081	0,659
At4g31030	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,712	0,138	0,531
At2g41945	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,806	0,188	0,458
At5g11070	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,939	*0.089	0,627
At2g04900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,764	0,314	0,543
At3g10770	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,884	0,187	0,525
At5g64340	expressed protein	Transkription	0,709	*-0.199	0,515
At1g80040	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,7	0,248	0,449
At4g00910	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,507	-1,019	-1,067
At4g33625	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,645	*0.019	0,743
At2g28330	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,785	*0.007	0,524
At5g51040	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,9	0,204	0,602
At2g40390	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,713	*-0.22	0,772
At1g52720	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,942	*0.13	0,624
At5g22790	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,832	*0.085	0,412
At2g29995	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,784	*-0.087	0,49
At1g76200	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,918	*0.171	0,676
At5g22350	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,991	0,18	0,657
At3g13845	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,921	0,247	0,536
At2g37750	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,066	0,592	0,409
At2g25280	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,914	*0.08	0,544
At2g32190	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,723	0,083	0,328
At5g11280	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,747	*0.142	0,398
At3g10650	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,826	*-0.032	0,582
At2g20930	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,859	0,238	0,499
At2g18210	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,753	*-0.11	0,471
At2g17710	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,756	0,332	0,683
At4g38490	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,708	*0.099	0,458
At3g17780	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,797	*0.103	0,471
At4g33666	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.546	*0.306	0,893
At4g30050	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,872	-1,891	-2,085
At1g68220	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,737	*0.004	0,788
At5g43970	expressed protein	Transport (Protein)	0,837	0,273	0,489
At3g14340	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,911	0,443	0,66
At4g01960	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,917	0,272	0,641
At4g12700	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,441	-1,433	-1,679
At5g19570	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,819	0,202	0,515
At4g16450	expressed protein	Photorespiration	0,997	0,338	0,653
At2g11890	expressed protein	Biosynthese	0,834	0,214	0,533
At5g58920	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,705	0,291	0,394
At2g02510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,95	0,263	0,648
At1g13380	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,872	0,17	0,71
At1g72170	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,766	0,221	0,435
At2g17240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,887	0,18	0,646
At1g19240	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,813	0,071	0,669
At2g15830	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,754	*0.042	0,456
At5g51510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,795	*0.097	0,433
At2g25670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,728	*-0.007	0,591
At2g46390	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,019	0,297	0,716
At4g20150	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,755	0,517	0,555
At2g40080	expressed protein	Unklare Klassifikation	1,093	-0.599	1,523
At1g16850	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,254	*-0.04	0,782
At3g01130	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,972	0,253	0,635
At3g08610	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,077	0,512	0,755

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g65900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,76	*-0.127	0,656
At4g40042	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,835	0,242	0,459
At2g15890	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,686	0,892	0,335
At1g16840	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,898	0,427	0,575
At2g42310	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,003	*0.147	0,789
At2g44525	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,786	0,308	0,49
At5g10700	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,801	0,206	0,484
At4g11300	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,907	0,218	0,426
At4g16146	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.172	*0.034	0,805
At4g31130	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,792	*0.306	0,337
At5g01350	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,723	0,327	0,508
At1g51630	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,828	*0.158	0,452
At3g19120	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,833	*0.14	0,484
At5g53650	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,846	0,268	0,514
At5g62900	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,767	*0.057	0,586
At1g21770	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,852	0,282	0,547
At4g33960	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,8	*0.019	0,729
At2g17350	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,748	0,344	0,448
At3g12650	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,886	0,392	0,563
At3g57090	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,709	*0.172	0,422
At4g33985	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,306	0,237	0,797
At3g12870	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,776	0,238	0,535
At5g14370	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,756	*0.272	0,602
At3g47833	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,848	0,46	0,595
At5g04550	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,751	*0.071	0,433
At5g64130	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,2	0,2	0,668
At4g02880	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,811	0,141	0,524
At2g19180	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,85	0,161	0,531
At3g12570	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,817	*0.063	0,462
At3g27770	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,978	0,286	0,597
At1g56200	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,945	0,199	0,647
At5g05950	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,715	0,207	0,459
At1g73810	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,604	*-0.28	0,722
At5g20190	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,986	0,378	0,619
At1g67920	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,726	0,105	0,4
At4g22160	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,912	*-0.084	0,561
At5g57410	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,729	*-0.159	0,606
At2g40000	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0.186	0,778	-0,895
At5g66985	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,985	0,193	0,653
At4g30670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,983	*0.079	0,727
At3g51510	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,701	0,296	0,449
At5g09310	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,712	0,304	0,39
At4g04745	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,814	-0,48	0,816
At5g39590	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,731	0,388	0,466
At2g28370	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,722	0,162	0,45
At1g12805	expressed protein	Nukleinsäurebindung	0,98	*0.026	0,715
At1g26750	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,738	-0,412	-0,368
At4g36440	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,703	0,236	0,421
At2g38465	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,47	-0,146	1,047
At1g05540	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,804	0,52	0,739
At5g17670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,897	*0.104	0,457
At3g11690	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,712	0,357	0,392
At3g18050	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,709	0,232	0,522
At1g63055	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,973	*-0.119	0,58

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g26060	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,759	0,326	0,482
At5g58375	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,765	0,201	0,492
At5g56550	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,183	0,677	-0,983
At4g33560	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,718	0,216	0,547
At3g12320	expressed protein	Unbekanntes Protein	/	0,779	-1,113
At3g29034	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,725	*0,106	0,567
At3g05800	expressed protein	Transkription	0,535	*-0,087	0,758
At5g22555	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,834	*-0,105	0,273
At2g41230	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,902	0,352	0,484
At1g22030	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,807	0,273	0,498
At5g05250	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,046	0,41	0,59
At5g60150	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,877	/	*-0,853
At3g07350	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,881	0,243	*0,049
At5g46230	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,704	*-0,111	*0,4
At5g03990	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,719	0,637	*0,302
At1g07090	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,892	-0,305	0,7
At3g03570	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,798	*0,082	0,419
At3g51890	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,787	*0,196	0,492
At3g44380	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,788	*0,076	0,541
At1g12150	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,018	-1,306	-0,939
At1g50740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,853	0,279	0,58
At4g15802	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,868	*0,11	0,476
At3g58470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,785	0,123	0,52
At3g53630	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,015	0,124	0,634
At3g07470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,751	0,318	0,544
At1g59710	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,786	*0,064	0,438
At5g51400	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,914	*0,096	0,485
At5g39650	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,793	0,427	0,689
At3g62460	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,779	*0,127	0,407
At3g57280	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,989	0,161	0,722
At4g23870	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,734	*0,067	0,61
At2g37110	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,056	0,354	0,617
At4g02360	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,755	0,502	0,601
At2g36410	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,714	*0,199	0,534
At5g13890	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,707	0,167	0,442
At3g43520	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,789	0,307	0,469
At3g29240	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0,077	0,851	-0,123
At2g46490	expressed protein (APS2)	Unbekanntes Protein	0,837	*0,23	0,612
At2g20820	expressed protein .	Unbekanntes Protein	0,858	*0,134	0,558
At1g11210	expressed protein	Unbekanntes Protein	*-0,118	0,186	1,689
At3g19030	expr.protein sim. to phosphoser. Aminotransferase	Biosynthese	*0,524	-0,721	*-0,339
At4g35190	expressed protein .	Unbekanntes Protein	-1,026	-0,887	-1,148
At2g31670	exp. prot. sim. to NADH-ubiquinone oxidoreductase	Unklare Klassifikation	0,821	*0,146	0,698
At5g23410	expressed protein similar to Adagio 3	Unbekanntes Protein	0,698	0,152	0,837
At3g15450	expressed protein similar to auxin down-reg.	Hormonantwort	*0,114	0,932	*0,07
At3g18165	expressed protein similar to DAM1	Unbekanntes Protein	0,751	0,177	0,396
At1g69680	expr. protein similar to MOG1 isoform A	Unbekanntes Protein	0,771	*0,084	0,475
At1g73960	expressed protein similar to TATA binding	Unklare Klassifikation	1,052	*-0,194	*0,809
At3g05110	expressed protein	Unbekanntes Protein	-1,458	/	*-1,104
At2g40316	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,706	/	*-0,404
At4g01640	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,78	/	*-0,667
At1g52470	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,806	/	/
At5g56050	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,998	/	*-0,93
At4g36170	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,813	-0,656	*-0,718

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g14670	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,989	*-0.339	*0.759
At1g76750	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,01	*-0.025	*0.746
At1g13740	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,722	*-0.199	*0.558
At3g01311	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,155	*0.118	*0.824
At5g66930	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,779	0,265	*0.418
At3g05450	expressed protein	Unbekanntes Protein	-0,753	-0,887	*-0.732
At5g55120	expressed protein	Hormonantwort (jasmonic acid)	0,852	*0.013	0,546
At5g24610	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,915	*0.101	0,566
At5g45500	expressed protein	Unbekanntes Protein	1,01	0,173	0,699
At5g64470	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,894	*0.057	0,47
At5g57910	expressed protein	Unbekanntes Protein	0,744	0,285	0,374
At5g21940	expressed protein	Unbekanntes Protein	*0.053	0,714	-0,366
At5g04750	F1F0-ATPase inhibitor protein	Energie	0,975	0,328	0,657
At1g30720	FAD-binding domain-containing protein	ElektronenTransport	*0.252	0,961	*-0.189
At1g30730	FAD-binding domain-containing protein	ElektronenTransport	*0.144	0,896	-0,479
At1g26390	FAD-binding domain-containing protein	ElektronenTransport	-0,916	/	*-1.02
At5g56470	FAD-dependent oxidoreductase fam. protein	Metabolismus	-0,81	*0.153	-0,958
At4g14103	F-box family protein	Unklare Klassifikation	-0,724	/	/
At5g36730	F-box family protein	Unklare Klassifikation	-0,196	-0,987	*-0.06
At5g52610	F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,741	*-0.193	*0.328
At5g67250	F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,726	0,314	0,296
At2g40920	F-box family protein	Unklare Klassifikation	-1,243	-1,499	-1,455
At2g16365	F-box family protein	Unklare Klassifikation	*0.079	0,318	0,946
At5g52880	F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,759	*-0.166	0,542
At1g69090	F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,731	*0.173	0,601
At2g36090	F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,918	*-0.013	0,887
At1g68050	F-box family protein	Proteinabbau	*0.16	0,3	0,787
At3g23420	F-box family protein-related	Unklare Klassifikation	1,223	*-0.267	*0.958
At1g31163	F-box family protein-related	Unklare Klassifikation	-0,801	-0,811	*-0.664
At1g20020	ferredoxin--NADP(+) reductase	ElektronenTransport	*-0.046	0,512	0,787
At5g07990	flavonoid 3'-monooxygenase	Biosynthese	0,467	-0,693	-0,768
At5g08640	flavonol synthase 1 (FLS1)	Biosynthese	0,687	-0,784	*-0.374
At3g24100	four F5 family protein	Unklare Klassifikation	0,887	0,411	0,572
At4g13615	four F5 protein-related	Unklare Klassifikation	1	0,493	0,63
At4g23490	fringe-related protein	Metabolismus	0,851	-0,493	0,547
At1g48270	G protein coupled receptor-related	Hormonantwort	-1,02	-0,921	-1,066
At2g03220	galactoside 2-alpha-L-fucosyltransferase	Zellwandbiosynthese	0,85	*0.054	0,609
At4g39640	gamma-glutamyltransferase fam. protein	Unklare Klassifikation	0,709	*0.147	0,213
At3g03920	Gar1 RNA-binding region family protein	Nukleinsäurebindung	1,176	0,384	0,809
At5g13780	GCN5-related N-acetyltransferase	Metabolismus	-0,697	-0,76	-0,762
At4g28030	GCN5-related N-acetyltransferase (GNAT)	Metabolismus	0,817	0,243	0,408
At3g09930	GDSL-motif lipase/hydrolase family protein	Metabolismus	-0,789	/	/
At5g41890	GDSL-motif lipase/hydrolase family protein	Metabolismus	-0,949	-0,943	-0,845
At3g29970	germination protein-related	Unklare Klassifikation	0,82	*0.397	0,768
At5g39150	germin-like protein	Unklare Klassifikation	*-0.079	*0.031	0,755
At3g05930	germin-like protein (GLP8)	Unklare Klassifikation	-0,717	/	/
At1g44090	gibberellin 20-oxidase family protein	Hormonbiosynthese	1,11	*0.063	*1.131
At1g80340	gibberellin 3-beta-dioxygenase	Hormonbiosynthese	0,869	-1,289	*0.17
At5g14920	gibberellin-regulated family protein	Hormonantwort	0,994	0,518	0,931
At1g22770	gigantea protein (GI)	Unklare Klassifikation	*-0.244	0,71	0,747
At3g29320	glucan phosphorylase	Metabolismus	*0.049	*0.234	0,721
At3g24090	glucosamine-fruct.-6-phos. aminotransferase	Metabolismus	-0,765	-0,773	-0,895
At1g14185	glucose-methanol-choline (GMC) oxidored.	ElektronenTransport	*-0.554	/	-0,856
At5g07440	glutamate dehydrogenase 2 (GDH2)	Metabolismus	*0.202	0,759	-0,266

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g15040	glutamine amidotransferase-related	Unklare Klassifikation	*0.324	1,058	-0,856
At1g28480	glutaredoxin family protein	ElektronenTransport	0,926	*0.031	*0.276
At3g15660	glutaredoxin family protein	ElektronenTransport	0,705	0,352	0,346
At3g24170	glutathione reductase	ElektronenTransport	*-0.131	0,402	-0,709
At2g29470	glutathione S-transferase	Metabolismus	-0,712	*-0.272	*-0.458
At5g62480	glutathione S-transferase, putative	Metabolismus	0,758	*0.249	0,473
At5g56100	glycine-rich protein	Unklare Klassifikation	*0.132	0,909	*-0.065
At1g15280	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	1,088	*-0.046	0,682
At1g07135	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	0,975	0,318	0,401
At2g05530	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	0,718	0,132	0,473
At4g30460	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	0,962	0,426	0,456
At4g21620	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	1,163	0,43	0,775
At1g65440	glycine-rich protein	Nukleinsäurebindung	1,114	0,467	0,856
At2g22660	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	0,909	0,365	0,602
At3g07560	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	1,007	0,465	0,63
At1g27090	glycine-rich protein	Unbekanntes Protein	0,806	0,541	0,55
At3g04640	glycine-rich protein predicted proteins	Unbekanntes Protein	1,015	0,66	0,56
At3g20470	glycine-rich protein, putative	Unklare Klassifikation	0,966	0,411	0,623
At4g13850	glycine-rich RNA-binding protein (GRP2)	Nukleinsäurebindung	0,769	0,514	0,572
At2g21660	glycine-rich RNA-binding protein (GRP7)	Nukleinsäurebindung	0,825	0,365	1,661
At4g39260	glycine-rich RNA-binding protein 8 (GRP8)	Nukleinsäurebindung	0,591	0,269	1,14
At3g21260	glycolipid transfer protein-related	Unklare Klassifikation	0,817	*0.2	*0.508
At1g09010	glycoside hydrolase family 2 protein	Metabolismus	0,72	*0.126	*0.407
At3g15720	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	-1,235	-1,011	-0,876
At2g26620	glycoside hydrolase family 28 protein	Metabolismus	0,755	*-0.025	0,837
At5g58090	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	0,724	*0.029	0,438
At5g42720	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	0,745	*-0.27	0,326
At3g57270	glycosyl hydrolase family 17 protein	Metabolismus	*0.178	*0.009	0,726
At5g49360	glycosyl hydrolase family 3 protein	Metabolismus	*-0.432	0,711	-0,64
At4g09090	glycosyl hydrolase family 17 protein	Unklare Klassifikation	-0,717	-1,183	*-0.852
At2g18700	glycosyl transferase family 20 protein	Metabolismus	*-0.279	0,855	-0,621
At3g02350	glycosyl transferase family 8 protein	Biosynthese	0,776	*-0.055	0,527
At2g22590	glycosyltransferase family protein	Metabolismus	0,615	-1,009	*-0.199
At3g06460	GNS1/SUR4 membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,725	0,226	0,494
At1g05785	Got1-like family protein	Transport	0,868	0,189	0,557
At3g63150	GTP-binding protein-related	Signaltransduktion	0,948	0,201	*0.438
At3g62475	gypsy-like retrotransposon family	Unklare Klassifikation	-0,292	-0,7	*-0.224
At3g28710	H ⁺ -Transporting two-sector ATPase	Energie	0,841	0,316	0,573
At1g14310	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Metabolismus	0,814	*0.043	0,381
At2g38740	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Metabolismus	0,717	0,171	*0.251
At2g32150	haloacid dehalogenase-like hydrolase	Metabolismus	*-0.18	0,676	-0,726
At1g11660	heat shock protein	Proteinfaltung	0,763	*-0.13	0,389
At3g22830	heat shock transcription factor family protein	Transkription	0,737	/	/
At3g05920	heavy-metal-associated domain-containing	Transport	1,067	0,405	0,669
At3g05220	heavy-metal-associated domain-containing	Transport	0,722	0,431	0,681
At3g24140	helix-loop-helix DNA-binding protein	Transkription	0,715	*0.252	*0.83
At2g24150	heptahelical transmembrane protein HHP3	Hormonantwort	0,707	0,229	0,465
At2g16800	high-affinity nickel-Transport family protein	Transport	0,779	*0.213	0,511
At1g08090	high-affinity nitrate Transporter (ACH1)	Transport	*0.067	-0,783	*0.673
At3g44750	histone deacetylase	Nukleinsäurebindung	0,71	0,199	0,388
At4g27230	histone H2A	Nukleinsäurebindung	0,769	*0.015	*0.439
At3g46030	histone H2B	Nukleinsäurebindung	1,155	*0.09	0,784
At3g46320	histone H4	Nukleinsäurebindung	0,744	*0.09	0,507
At5g59690	histone H4	Nukleinsäurebindung	1,096	0,171	0,579

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g07660	histone H5	Nukleinsäurebindung	0,856	*0.111	0,623
At1g07820	histone H6	Nukleinsäurebindung	0,8	0,252	0,388
At3g45930	histone H7	Nukleinsäurebindung	0,733	*0.156	0,51
At4g02560	homeobox protein	Transkription	-1,437	-1,313	*-1.323
At5g44180	homeobox Transkription factor	Transkription	0,712	*0.12	0,512
At4g35550	homeobox-leucine zipper protein (HB-2)	Transkription	-1,085	-1,3	-1,312
At2g36290	hydrolase, alpha/beta fold family protein	Metabolismus	0,875	*-0.155	0,447
At4g30650	hydrophobic protein	Stress	0,349	0,333	0,897
At3g05880	hydrophobic protein (RCI2A)	Stress, Hormonantwort	*0.114	*0.103	0,878
At3g02120	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifikation	0,813	*-0.066	*0.482
At3g06750	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifikation	1,126	*-0.19	*0.644
At1g14710	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifikation	0,805	*-0.228	0,664
At2g32600	hydroxyproline-rich glycoprotein	Nukleinsäurebindung	0,808	0,215	0,789
At1g72790	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifikation	0,716	*0.029	0,512
At5g49280	hydroxyproline-rich glycoprotein	Unklare Klassifikation	0,856	0,222	0,646
At1g41855	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,848	/	/
At1g47495	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,939	/	/
At5g06890	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,767	-0,513	*-0.598
At1g34910	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	*-0.74	*0.01	-0,894
At3g26235	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,784	-1,541	-1,256
At5g02510	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,583	-0,739	-0,523
At1g64870	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-1,058	-0,764	-0,906
At2g14630	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,92	/	*-0.959
At5g36980	hypothetical protein	Unbekanntes Protein	-0,71	-0,475	*-0.504
At1g68100	IAA-alanine resistance protein 1	Transport	0,724	*0.145	0,353
At5g52000	importin alpha-1 subunit	Transport	-1,157	-1,17	*-1.249
At1g32880	importin alpha-1 subunit	Transport	-0,661	-0,567	-0,748
At1g05620	inosine-uridine preferring nucleoside hydrol.	Unklare Klassifikation	0,776	*-0.085	*0.289
At4g39800	inositol-3-phosphate synthase isozyme 1	Biosynthese	-0,317	*-0.152	-1,06
At2g22240	inositol-3-phosphate synthase isozyme 2	Biosynthese	-0,054	*0.161	-0,786
At1g03700	integral membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,704	0,227	0,258
At4g27860	integral membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,728	*-0.21	0,332
At4g27870	integral membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,882	*0.124	0,57
At4g20390	integral membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,914	*-0.158	0,481
At5g62720	integral membrane HPP family protein	Unklare Klassifikation	0,58	*0.033	0,734
At2g46180	intracellular protein Transport protein USO1	Transport	0,807	*-0.071	0,382
At5g62360	invertase/pectin methylesterase inhibitor	Unklare Klassifikation	0,229	0,79	0,806
At5g64620	invertase/pectin methylesterase inhibitor	Metabolismus	0,829	*-0.154	0,487
At5g62350	invertase/pectin methylesterase inhibitor	Unklare Klassifikation	*0.282	0,769	0,703
At4g14716	iron-deficiency-responsive protein	Ionenbindung	0,825	*0.149	0,635
At3g16190	isochorismatase hydrolase family protein	Metabolismus	0,753	0,172	0,567
At3g45300	isovaleryl-CoA-dehydrogenase (IVD)	Proteinabbau	*-0.041	1,035	-0,325
At1g32130	IWS1 C-terminus family protein	Unklare Klassifikation	0,722	*0.371	0,416
At3g59940	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifikation	*0.179	1,051	*-0.196
At1g67480	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,821	0,348	0,265
At1g26930	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,729	0,354	0,371
At3g63220	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifikation	0,833	0,268	0,533
At1g80440	kelch repeat-containing F-box family protein	Unklare Klassifikation	*-0.004	1,016	-0,713
At3g07720	kelch repeat-containing protein	Unklare Klassifikation	1,129	0,423	*0.4
At1g18370	kinesin motor family protein (NACK1)	Unklare Klassifikation	1,446	0,905	1,492
At2g43970	La domain-containing protein	Nukleinsäurebindung	0,92	*0.014	0,613
At5g66100	La domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,813	*0.08	0,577
At5g07130	laccase, putative / diphenol oxidase	Ionenbindung	*0.701	*-0.742	*0.54
At1g52920	lanthionine synthetase C-like family protein	Unklare Klassifikation	-1,359	-1,833	-1,995

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g72100	late embryogenesis abundant domain-cont.	Stress	-1,21	-1,345	-1,09
At3g22500	late embryogenesis abundant protein (ECP31)	Stress	-1,766	-2,028	-2,216
At2g41260	late embryogenesis abundant protein (M17)	Unklare Klassifikation	-0,87	/	/
At1g52680	late embryogenesis abundant protein-related	Stress	-1,346	-1,271	-1,358
At1g19790	lateral root primordium (LRP) protein	Unklare Klassifikation	-0,623	-0,722	-0,713
At5g64240	latex-abundant family protein (AMC3)	Proteinabbau	0,963	0,373	0,634
At5g60320	lectin protein kinase family protein	Signaltransduktion	1,207	*0,055	0,974
At1g79450	LEM3 (ligand-effect modulator 3) protein	Unklare Klassifikation	0,736	*0,171	0,518
At1g74200	leucine-rich repeat family protein	Signaltransduktion	-0,551	-0,773	-0,171
At5g45510	leucine-rich repeat family protein	Abwehrantwort	0,987	*0,206	0,642
At3g24480	leucine-rich repeat family protein / extensin	Zellwandbestandteil	0,814	0,364	0,499
At3g22800	leucine-rich repeat family protein / extensin	Zellwandbestandteil	0,706	*0,146	0,541
At3g56100	leucine-rich repeat transmembrane protein	Signaltransduktion	-0,777	-0,823	-0,837
At2g19190	light-responsive receptor protein kinase	Signaltransduktion	-0,893	-0,659	-0,898
At1g45201	lipase class 3 family protein	Metabolismus	0,714	*0,081	*0,129
At1g06800	lipase class 3 family protein	Metabolismus	0,841	0,081	0,437
At2g44300	lipid transfer protein-related	Transport	0,714	-0,267	0,778
At4g39730	lipid-associated family protein	Stress	0,944	0,294	*0,491
At2g22170	lipid-associated family protein	Unklare Klassifikation	0,864	*0,095	0,926
At3g08930	LMBR1 integral membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,967	*0,165	0,5
At2g30340	LOB domain protein 13	Unklare Klassifikation	0,732	0,249	0,434
At3g02550	LOB domain protein 41	Unklare Klassifikation	0,806	*0,471	0,264
At5g64550	loricrin-related	Unklare Klassifikation	0,805	*0,036	0,469
At5g52310	low-temperature-responsive protein 78	Stress	*0,339	0,923	1,397
At1g09080	luminal binding protein 3 (BiP-3)	Proteinfaltung	-0,257	-0,779	*-0,463
At3g01760	lysine and histidine specific Transporter	Transport	-0,891	/	/
At1g14950	major latex protein-related	Unklare Klassifikation	-0,565	-0,66	-0,783
At3g11780	MD-2-related lipid recognition domain	Unklare Klassifikation	0,743	0,279	0,426
At3g44100	MD-2-related lipid recognition domain	Unklare Klassifikation	0,975	0,258	0,491
At2g06520	membrane protein	Unklare Klassifikation	0,925	0,46	0,718
At3g07080	membrane protein	Unklare Klassifikation	0,581	*-0,029	1,053
At2g04190	meprin and TRAF homology domain	Unklare Klassifikation	*-0,354	-0,714	*-0,448
At5g43560	meprin and TRAF homology domain	Unklare Klassifikation	0,807	*0,147	0,485
At5g26300	meprin and TRAF homology domain	Unklare Klassifikation	-0,476	-0,777	-0,358
At3g20870	metal Transporter family protein	Transport	0,867	0,2	0,493
At3g08650	metal Transporter family protein	Transport	0,77	*0,235	0,415
At3g09390	metallothionein protein	Ionenbindung	*-0,025	*0,153	0,944
At3g15353	metallothionein protein, putative	Ionenbindung	1,163	0,301	0,935
At4g21850	methionine sulfoxide reductase	Unklare Klassifikation	1,058	*0,028	0,578
At1g03090	methylcrotonyl-CoA carboxylase alphachain	Proteinabbau	*-0,272	0,714	-0,395
At4g34030	methylcrotonyl-CoA carboxylase beta chain	Proteinabbau	0,735	0,77	0,205
At5g43070	MFP1 attachment factor	Unklare Klassifikation	0,834	*-0,418	*0,715
At4g29480	mitochondrial ATP synthase	Energie	0,874	0,224	0,456
At2g45030	mitochondrial elongation factor	Translation	0,709	*0,045	0,281
At5g05990	mitochondrial glycoprotein family protein	Unklare Klassifikation	0,771	*-0,059	0,445
At2g42210	mitochondrial import inner membrane transl.	Proteintransport	1,028	0,209	0,727
At4g26670	mitochondrial import inner membrane transl.	Proteintransport	0,721	0,234	0,919
At5g56580	mitogen-activated protein kinase kinase	Signaltransduktion	-0,854	-1,143	*-1,084
At4g10100	molybdenum cofactor synthesis protein	Hormonantwort	0,749	0,238	0,45
At1g21860	multi-copper oxidase type I family protein	Ionenbindung	-0,662	-0,88	-0,738
At5g05090	myb family transcription factor	Transkription	-0,73	/	*-0,271
At2g47210	myb family transcription factor	Transkription	0,739	0,241	0,511
At3g09600	myb family transcription factor	Hormonantwort	-0,544	*-0,105	-0,821
At3g10590	myb family transcription factor	Transkription	-0,571	-0,701	-0,513

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At1g18330	myb family transcription factor	Transkription	*-0.531	*0.572	-0,728
At1g01060	myb family transcription factor	Hormonantwort	*-0.324	*0.561	-2,068
At3g46640	myb family transcription factor	Transkription	*0.265	*0.079	1,124
At3g06490	myb family transcription factor (MYB108)	Hormonantwort	-0,631	-0,702	-0,61
At2g46830	myb-related transcription factor (CCA1)	Hormonantwort	/	*0.189	-1,479
At1g20400	myosin heavy chain-related	Unklare Klassifikation	1,159	*0.157	*0.926
At3g25830	myrcene/ocimene synthase	Biosynthese	0,849	*0.065	*0.153
At3g25820	myrcene/ocimene synthase	Biosynthese	-0,528	*-0.165	-0,988
At1g54000	myrosinase-associated protein	Metabolismus	0,808	*-0.057	0,601
At4g30440	NAD-dependent epimerase/dehydratase	Metabolismus	0,786	*-0.147	0,489
At4g26965	NADH:ubiquinone oxidoreductase family	Energie	0,895	*0.039	0,563
At3g03100	NADH:ubiquinone oxidoreductase family	ElektronenTransport	1,049	0,387	0,65
At3g18410	NADH-ubiquinone oxidoreductase-related	Photorespiration	1,066	*0.197	0,768
At5g52840	NADH-ubiquinone oxidoreductase-related	Energie	0,774	0,18	0,457
At5g37940	NADP-dependent oxidoreductase	Energie	0,783	*-0.065	*0.339
At3g51240	naringenin 3-dioxygenase	Biosynthese	0,48	-0,401	-0,967
At1g77760	nitrate reductase 1 (NR1)	Biosynthese	*0.359	*0.035	0,719
At3g48450	nitrate-responsive NOI protein	Unklare Klassifikation	0,811	0,376	*0.555
At3g44300	nitrilase 2 (NIT2)	Abwehrantwort	*-0.113	0,701	*-0.069
At5g49940	nitrogen fixation NifU-like family protein	Unklare Klassifikation	0,834	0,317	0,39
At3g63510	nitrogen regulation family protein	Energie	*0.443	*0.94	*0.382
At5g46590	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	-0,735	-0,113	/
At3g10480	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	0,745	*0.121	0,615
At1g02250	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	-0,691	-0,33	-0,8
At5g08790	no apical meristem (NAM) family protein	Transkription	0,773	0,201	0,451
At3g43630	nodulin	Unklare Klassifikation	*-0.049	*-0.353	-0,712
At5g14120	nodulin family protein	Unklare Klassifikation	*-0.11	0,863	-0,579
At4g28040	nodulin MtN21 family protein	Unklare Klassifikation	*0.268	0,838	*0.053
At4g08290	nodulin MtN21 family protein	Unklare Klassifikation	-0,4	0,818	-0,769
At3g48740	nodulin MtN3 family protein	Unklare Klassifikation	-0,345	-0,402	0,739
At5g50790	nodulin MtN3 family protein	Unklare Klassifikation	-0,458	-0,717	-0,506
At3g14770	nodulin MtN3 family protein	Unklare Klassifikation	*-0.032	0,835	-0,396
At2g03440	nodulin-related	Unklare Klassifikation	*0.114	0,319	1,046
At5g35076	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unklare Klassifikation	0,718	*-0.072	*0.743
At2g11240	non-LTR retrotransposon family (LINE)	Unklare Klassifikation	-0,377	*-0.049	-0,726
At3g63000	NPL4 family protein	Unklare Klassifikation	0,757	0,336	0,534
At1g44130	nucellin protein	Proteinabbau	-0,676	-0,672	-0,799
At5g09860	nuclear matrix protein-related	Unklare Klassifikation	0,768	*-0.019	0,483
At5g47210	nuclear RNA-binding protein	Nukleinsäurebindung	0,958	0,239	0,514
At3g07250	nuclear Transport factor 2 (NTF2) family	Nukleinsäurebindung	0,876	*-0.159	*0.287
At5g05210	nucleolar matrix protein-related	Unklare Klassifikation	0,769	*0.133	0,489
At2g20490	nucleolar RNA-binding Nop10p family	Nukleinsäurebindung	0,959	0,177	0,543
At3g18230	octicosapeptide/Phox/Bem1p (PB1)	Unklare Klassifikation	1,062	*-0.097	0,744
At4g05150	octicosapeptide/Phox/Bem1p (PB1)	Unklare Klassifikation	0,884	0,38	0,522
At5g64430	octicosapeptide/Phox/Bem1p (PB1)	Unklare Klassifikation	0,776	*0.002	0,559
At1g21110	O-methyltransferase	Metabolismus	0,899	0,373	0,512
At2g48080	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family	Metabolismus	*-0.02	-0,798	*-0.158
At4g33910	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family	Metabolismus	0,773	0,168	0,319
At3g12900	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family	Metabolismus	*-0.001	/	-1,003
At4g02940	oxidoreductase, 2OG-Fe(II) oxygenase family	Metabolismus	1,007	*0.18	0,54
At2g02710	PAC motif-containing protein	Signaltransduktion	*-0.26	0,816	-0,431
At4g35360	pantothenate kinase family protein	Metabolismus	0,742	0,114	0,256
At4g37060	patatin	Metabolismus	*-0.369	-0,336	-0,747
At1g62910	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifikation	-0,702	/	*-0.512

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At4g34830	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifikation	-0,77	/	/
At2g31400	pentatricopeptide (PPR) repeat-containing	Unklare Klassifikation	0,888	*0.122	0,543
At1g12470	Pep3/Vps18/deep orange family protein	Proteinbindung	0,738	*0.045	0,456
At2g17120	peptidoglycan-binding LysM domain-protein	Zellwandkatabolismus	0,741	0,236	0,326
At5g58390	peroxidase	Stress	-0,697	-0,768	*-0.83
At1g49570	peroxidase	Stress	*0.006	*0.346	0,706
At1g05250	peroxidase	Stress	1,018	*0.04	0,711
At1g05240	peroxidase	Stress	0,916	*0.087	0,68
At3g32980	peroxidase 32 (PER32)	Abwehrantwort	1,163	*0.082	0,677
At3g21865	Peroxin6. Interacts with PEX4	Proteinbindung	0,732	0,353	0,392
At3g52960	peroxiredoxin type 2	Antioxidative Wirkung	0,794	*0.105	0,396
At1g65970	peroxiredoxin type 2	Antioxidative Wirkung	0,814	*0.15	0,629
At3g28380	P-glycoprotein	Energie	-0,815	/	/
At5g26210	PHD finger family protein contains	Transkription	-0,611	-1,017	*-1.075
At4g02860	phenazine biosynthesis PhzC/PhzF family	Biosynthese	0,81	*-0.054	0,483
At2g35150	phosphate-responsive 1 family protein	Unklare Klassifikation	0,759	*-0.299	0,366
At3g03520	phosphoesterase family protein	Metabolismus	0,828	*0.113	0,525
At2g06925	phospholipase A2 family protein	Metabolismus	*0.188	*0.091	0,718
At2g38110	phospholipid/glycerol acyltransferase family	Metabolismus	0,848	*-0.04	0,549
At1g80380	phosphoribulokinase/uridine kinase-related	Photorespiration	0,578	0,837	-0,369
At4g38800	phosphorylase family protein	Metabolismus	0,99	*-0.095	0,758
At1g31330	photosystem I reaction center subunit III	Photosynthese	0,568	0,726	0,511
At3g21055	photosystem II 5 kD protein	Photosynthese	0,834	*0.247	0,611
At2g30570	photosystem II reaction center W	Photosynthese	*0.242	0,755	0,52
At2g02120	plant defensin-fusion prot., put. (PDF2.1)	Abwehrantwort	0,886	*-0.039	1,09
At1g48940	plastocyanin-like domain-containing protein	ElektronenTransport	-0,193	-0,787	-0,373
At5g07475	plastocyanin-like domain-containing protein	ElektronenTransport	1,033	*-0.037	0,563
At2g29700	pleckstrin homology (PH) domain-containing	Unklare Klassifikation	0,841	0,193	0,542
At1g61040	plus-3 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,844	*0.185	0,587
At5g45880	pollen Ole e 1 allergen and extensin family	Unklare Klassifikation	1,568	0,65	1,567
At1g10640	polygalacturonase, putative / pectinase	Metabolismus	0,423	*-0.374	0,702
At4g02890	polyubiquitin (UBQ14)	Proteinmodifikation	1,061	0,265	0,863
At4g07390	PQ-loop repeat family protein / transmembr.	Unklare Klassifikation	0,747	*0.08	*0.35
At5g02040	prenylated rab acceptor (PRA1) family	Unklare Klassifikation	0,869	*0.327	0,556
At2g38360	prenylated rab acceptor (PRA1) family	Unklare Klassifikation	0,756	*0.005	0,581
At3g30775	proline oxidase	Proteinabbau	*0.124	0,263	-0,835
At3g55740	proline Transporter 2 (ProT2)	Transport	0,737	*-0.081	0,437
At5g35190	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	0,857	*-0.476	*0.596
At3g28550	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	1,511	*0.364	1,04
At5g49080	proline-rich extensin-like family protein	Zellwandbestandteil	1,236	*0.164	0,706
At1g12810	proline-rich family protein	Signaltransduktion	0,781	*0.054	0,58
At2g27380	proline-rich family protein	Zellwandbestandteil	0,94	*0.237	1,186
At3g22070	proline-rich family protein	Unklare Klassifikation	1,116	*0.114	0,683
At5g11990	proline-rich family protein	Zellwandbestandteil	0,839	0,269	0,681
At4g07670	protease-associated (PA) domain-containing	Proteinabbau	-1,332	/	/
At2g38860	proteaseI (pfpI)-like protein (YLS5)	Unklare Klassifikation	0,74	*0.081	0,597
At5g15610	proteasome family protein	Proteinabbau	0,708	0,172	0,346
At5g38650	proteasome maturation factor UMP1 family	Unklare Klassifikation	0,926	*0.131	0,565
At4g14270	Protein containing PAM2 motif	Unklare Klassifikation	0,692	0,623	0,842
At5g55910	protein kinase	Signaltransduktion	0,734	*-0.149	*0.147
At2g23030	protein kinase	Signaltransduktion	*0.078	*0.18	0,969
At5g28620	protein kinase C-related	Unklare Klassifikation	-0,68	*-1.127	-1,234
At1g33770	protein kinase family protein	Signaltransduktion	1,14	*0.032	*0.942
At4g38470	protein kinase family protein	Metabolismus	0,946	0,781	*0.153

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g44610	protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,786	*-0.201	0,487
At4g23210	protein kinase family protein	Signaltransduktion	-1,531	-1,395	-1,686
At3g51630	protein kinase family protein	Signaltransduktion	0,717	*-0.012	0,613
At1g49270	protein kinase family protein	Signaltransduktion	-0,523	-0,719	-0,398
At4g11470	protein kinase family protein	Signaltransduktion	-0,78	-0,782	-0,701
At3g03930	protein kinase-related	Unklare Klassifikation	-0,712	-0,57	-0,807
At5g66080	protein phosphatase 2C family protein	Signaltransduktion	1,197	0,452	*0.943
At2g05580	pseudogene	Unbekanntes Protein	0,789	/	/
At4g08995	pseudogene	Unklare Klassifikation	0,843	0,319	0,693
At5g49350	pseudogene	Unklare Klassifikation	0,938	*0.116	0,45
At5g28664	pseudogene	Unbekanntes Protein	-0,763	-0,73	-0,479
At2g46670	pseudo-response regulator	Unklare Klassifikation	*-0.296	0,42	-1,203
At5g02810	pseudo-response regulator 7 (APRR7)	Transkription	-0,41	0,886	-0,293
At2g46790	pseudo-response regulator 9 (APRR9)	Transkription	*-0.643	*0.537	-0,995
At1g75470	purine permease-related	Transport	-1,005	-1,099	-1,028
At2g16430	purple acid phosphatase (PAP10)	Unklare Klassifikation	-0,856	-0,572	-0,512
At2g16430	purple acid phosphatase (PAP10)	Unklare Klassifikation	0,786	*-0.041	*0.513
At2g32770	purple acid phosphatase (PAP13)	Unklare Klassifikation	0,956	*-0.001	*0.688
At4g13258	putative MuDR-like transposon protein	Unklare Klassifikation	-0,638	-0,605	-0,758
At3g44190	pyridine nucleotide-disulphide oxidoreductase	ElektronenTransport	0,74	*0.32	0,49
At5g54960	pyruvate decarboxylase	Metabolismus	*0.095	0,391	0,746
At2g30710	RabGAP/TBC domain-containing protein	Unklare Klassifikation	1	*0.064	0,551
At4g35950	Rac-like GTP-binding protein (ARAC6)	Signaltransduktion	-1,025	-0,942	-0,914
At1g60230	radical SAM domain-containing protein	Ionenbindung	1,021	*0.188	0,892
At5g58590	Ran binding protein 1 homolog - like	Transport	0,816	0,301	0,438
At4g14020	rapid alkalization factor (RALF) family	Unklare Klassifikation	0,735	0,339	0,451
At4g14010	rapid alkalization factor (RALF) family	Signaltransduktion	0,857	*0.153	0,592
At5g20010	Ras-related GTP-binding nuclear protein	Signaltransduktion	0,724	0,246	0,469
At5g20020	Ras-related GTP-binding nuclear protein	Signaltransduktion	0,833	0,393	0,489
At5g59150	Ras-related GTP-binding protein	Signaltransduktion	-0,906	-0,798	-0,867
At1g19880	regulator of chromosome condensation	Unklare Klassifikation	0,719	*0.037	*0.425
At2g46170	reticulon family protein (RTNLB5)	Unklare Klassifikation	0,843	*0.05	0,593
At3g58460	rhomboid family protein	Unklare Klassifikation	*0.172	-0,72	*-0.178
At2g01720	ribophorin I family protein	Metabolismus	1,06	*-0.16	0,812
At2g42710	ribosomal protein L1 family protein	Proteinbiosynthese	0,776	*0.036	0,534
At5g47190	ribosomal protein L19 family protein	Proteinbiosynthese	0,731	0,243	0,433
At4g39880	ribosomal protein L23 family protein	Proteinbiosynthese	0,804	0,192	0,407
At2g24090	ribosomal protein L35 family protein	Proteinbiosynthese	0,845	0,296	0,612
At1g56045	ribosomal protein L41 family protein	Proteinbiosynthese	0,791	0,323	*0.683
At5g06360	ribosomal protein.S8e family protein	Proteinbiosynthese	1,013	0,146	0,583
At1g67090	rib. bisphosphate carboxylase small chain 1A	Photosynthese	1,007	0,313	0,999
At5g38430	rib. bisphosphate carboxylase small chain 1B	Photosynthese	0,863	*-0.275	0,668
At5g38410	rib. bisphosphate carboxylase small chain 3B	Photosynthese	0,846	*0.2	0,602
At1g47530	ripening-responsive protein	Transport	0,723	*0.034	*0.101
At5g22100	RNA cyclase family protein	Unklare Klassifikation	-1,028	-0,616	-0,729
At2g39240	RNA polym. I specific transcr. init. factor	Transkription	-0,727	-0,612	-0,616
At2g34750	RNA polym. I specific transcr. init. factor	Transkription	0,705	*-0.007	0,385
At4g32720	RNA recognition motif (RRM)	Nukleinsäurebindung	0,762	0,161	*0.384
At1g73490	RNA recognition motif (RRM)	Nukleinsäurebindung	0,745	*0.099	0,482
At3g12640	RNA recognition motif (RRM)	Nukleinsäurebindung	0,713	*0.025	0,528
At5g32450	RNA recognition motif (RRM)	Nukleinsäurebindung	0,746	0,376	0,412
At5g54900	RNA-binding protein 45 (RBP45)	Nukleinsäurebindung	0,711	0,305	*0.226
At1g51730	RWD domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,788	*0.042	0,511
At2g43650	Sas10/U3 ribonucleoprotein (Utp)	Unklare Klassifikation	0,751	0,171	0,348

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g55460	SC35-like splicing factor	Nukleinsäurebindung	0,702	0,332	0,546
At2g45160	scarecrow transcription factor family protein	Transkription	1,583	*0,091	*0,794
At4g00150	scarecrow-like transcription factor 6	Transkription	-0,248	-0,864	*-0,271
At2g04940	scramblase-related	Unklare Klassifikation	0,722	0,182	0,504
At3g46450	SEC14 cytosolic factor family protein	Transport	0,854	*0,18	0,461
At2g27460	sec23/sec24 Transport family protein	Transport	0,759	*-0,056	0,523
At1g05720	selenoprotein family protein	Unklare Klassifikation	0,848	*0,188	0,425
At4g35770	senescence-associated protein (SEN1)	Stress	*-0,425	*1,221	-1,158
At5g65040	senescence-associated protein-related	Unklare Klassifikation	0,871	*0,008	0,735
At1g78290	serine/threonine protein kinase	Signaltransduktion	*-0,082	0,866	-0,534
At1g04050	SET domain-containing protein	Ionenbindung	0,792	*-0,084	*0,65
At1g73100	SET domain-containing protein (SUVH3)	Unklare Klassifikation	0,724	0,337	0,409
At3g45290	seven transmembrane MLO family protein	Abwehrantwort	-0,272	0,618	-1,248
At2g07360	SH3 domain-containing protein	Unklare Klassifikation	0,808	0,166	0,431
At4g18060	SH3 domain-containing protein 3 (SH3P3)	Unklare Klassifikation	0,797	*0,055	0,449
At5g20710	similar to beta-galactosidase	Metabolismus	0,87	*-0,429	*0,635
At1g68080	similar to leprecan	Metabolismus	-0,702	/	/
At1g45214	similar to putative lectin	Unklare Klassifikation	0,865	*0,181	0,36
At1g06460	small heat shock family protein / hsp20	Stress	*-0,005	*0,54	1,243
At2g35384	snoRNA	rRNA Modifikation	0,719	*-0,326	*0,229
At5g47560	sodium/dicarboxylate coTransporter	Transport	0,232	0,779	*-0,257
At2g37970	SOUL heme-binding family protein	Unklare Klassifikation	0,809	0,456	*0,13
At5g63160	speckle-type POZ protein-related	Transkription	*0,05	*0,038	-0,924
At3g48360	speckle-type POZ protein-related	Transkription	*-0,08	0,426	-1,047
At5g21010	speckle-type POZ protein-related	Proteinbindung	0,722	0,209	0,408
At3g23325	splicing factor	mRNA Prozessierung	0,89	*0,185	0,551
At2g37340	splicing factor RSZ33 (RSZ33)	Nukleinsäurebindung	0,789	0,195	0,529
At1g33290	sporulation protein-related isoform	ATP Bindung	0,744	*0,032	0,458
At1g10760	starch excess protein (SEX1)	Unklare Klassifikation	-1,012	-0,674	-0,817
At3g46970	starch phosphorylase	Metabolismus	*0	*0,283	1,261
At5g48680	sterile alpha motif (SAM) domain-containing	Unklare Klassifikation	-0,989	-0,544	-0,59
At2g29390	sterol 4-alpha-methyl-oxidase 1 (SMO1)	Biosynthese	-0,861	-0,96	-1,008
At2g21970	stress enhanced protein 2 (SEP2)	Photosynthese	0,903	*0,181	*0,207
At5g15970	stress-responsive protein (KIN2)	Stress	*0,114	0,852	0,49
At1g32960	subtilase family protein	Proteinabbau	-0,796	*-0,332	-0,597
At4g04750	sugar Transporter family protein	Transport	*0,174	-0,765	*-0,171
At2g28190	superoxide dismutase [Cu-Zn]	Detoxifikation	0,731	*0,01	0,414
At3g03590	SWIB complex BAF60b domain-containing	Unklare Klassifikation	0,819	*0,078	0,612
At1g51160	synbindin	Transport	0,849	0,239	0,471
At5g67480	TAZ zinc finger family protein	Transkription	/	-0,716	-0,351
At4g29000	tesmin/TSO1-like CXC domain-containing	Transkription	-0,501	-0,753	*-0,593
At2g29630	thiamine biosynthesis family protein	Biosynthese	*-0,012	*0,115	0,752
At5g54770	thiazole biosynthetic enzyme	Biosynthese	*-0,086	0,843	0,901
At3g04520	threonine aldolase family protein	Metabolismus	0,773	0,205	*0,15
At3g55005	tonneau 1b (TON1b)	Unklare Klassifikation	0,859	*0,082	0,498
At3g20810	transcription factor jumonji (jnjC)	Transkription	0,801	-1,083	1,088
At1g09950	transcription factor-related	Transkription	1,044	*-0,061	0,655
At2g46020	transcription regulatory protein SNF2	Transkription	1,147	0,372	0,792
At3g53310	transcriptional factor B3 family protein	Transkription	0,749	0,406	*0,453
At3g26740	transcripts are differentially regulated	Unklare Klassifikation	*-0,008	0,791	0,795
At3g33530	transducin family / WD-40 repeat family prot.	Nukleinsäurebindung	0,705	*0,213	*0,508
At5g14050	transducin family / WD-40 repeat family prot.	Nukleinsäurebindung	0,778	*0,076	0,467
At5g45760	transducin family / WD-40 repeat family prot.	Nukleinsäurebindung	0,821	0,517	0,517
At4g07410	transducin family / WD-40 repeat family prot.	Nukleinsäurebindung	0,971	*0,107	0,607

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At5g23940	transferase family protein	Metabolismus	-1,232	-1,187	-1,046
At1g66070	Translation initiation factor-related	Translation	0,704	*-0,055	0,436
At4g21790	transmembrane protein-related (TOM1)	Proteinbindung	0,83	0,233	0,476
At1g70290	trehalose-6-phosphate synthase	Biosynthese	*-0,067	0,872	-0,504
At1g50010	tubulin alpha-2/alpha-4 chain (TUA2)	Zellwandbestandteil	1,077	*-0,061	0,778
At5g62690	tubulin beta-2/beta-3 chain (TUB2)	Signaltransduktion	1,013	*-0,026	0,759
At1g20960	U5 small nuclear ribonucleoprotein helicase	Nukleinsäurebindung	-0,815	-0,848	*-0,965
At1g53950	ubiquitin family protein	Proteinmodifikation	-0,394	-0,784	-0,544
At2g35635	ubiquitin family protein	Proteinmodifikation	0,738	0,324	0,49
At1g19270	ubiquitin interaction motif-containing protein	Ionenbindung	0,75	*0,125	0,499
At2g32300	uclacyanin I	ElektronenTransport	0,986	*-0,06	*0,875
At5g17050	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	0,735	-0,412	*0,163
At2g16890	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	0,796	*-0,3	*0,209
At1g73880	UDP-glucuronosyl/UDP-glucosyl transferase	Metabolismus	0,708	*0,071	0,636
At1g64440	UDP-glucose 4-epimerase	Zellwandbiosynthese	-1,236	-1,215	-1,406
At3g21560	UDP-glucosyltransferase	Metabolismus	0,704	-0,39	0,317
At3g01520	universal stress protein (USP) family protein	Stress	0,728	*0,143	0,642
At1g68300	universal stress protein (USP) family protein	Stress	0,726	0,419	0,384
At1g11360	universal stress protein (USP) family protein	Stress	0,778	0,422	0,479
At2g05170	vacuolar protein sorting 11 family protein	Transport	0,713	0,331	0,454
At3g11530	vacuolar protein sorting 55 family protein	Transport	0,7	0,334	0,436
At5g54110	vesicle-associated membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,865	0,252	0,483
At4g00170	vesicle-associated membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,788	0,156	0,494
At4g05060	vesicle-associated membrane family protein	Unklare Klassifikation	0,781	0,277	0,552
At2g23830	vesicle-associated membrane protein	Unklare Klassifikation	-0,914	-0,395	*-0,811
At5g57320	villin, putative similar to villin 2 (VLN2)	Unklare Klassifikation	-0,784	/	/
At3g22160	VQ motif-containing protein	Unbekanntes Protein	0,728	0,319	0,422
At1g21230	wall-associated kinase	Signaltransduktion	-0,808	/	/
At1g21210	wall-associated kinase 4	Zellwachstum	-0,763	-0,563	-0,799
At1g64610	WD-40 repeat family protein	Signaltransduktion	-0,905	/	/
At5g51980	WD-40 repeat family protein	Nukleinsäurebindung	-1,229	*-0,502	-1,063
At4g30840	WD-40 repeat family protein	Unklare Klassifikation	0,703	*-0,023	0,523
At4g10270	wound-responsive family protein	Stress	0,888	*0,399	0,527
At3g10985	wound-responsive protein-related	Stress	0,822	0,426	0,383
At5g57540	xyloglucan:xyloglucosyl transferase	Metabolismus	0,904	*0,017	0,415
At3g07430	YGGT family protein	Unklare Klassifikation	0,773	*0,059	0,647
At1g06040	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*0,062	0,86	-0,469
At5g57660	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*-0,4	0,942	-0,519
At4g27310	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	*-0,3	1,395	-1,023
At1g28050	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	0,762	0,186	0,897
At2g31380	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	-0,281	0,677	-0,873
At4g38960	zinc finger (B-box type) family protein	Transkription	-0,33	*0,163	-0,762
At1g55110	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	-0,943	-1	*-1,202
At2g01650	zinc finger (C2H2 type) family protein	Nukleinsäurebindung	0,799	0,384	0,4
At3g02790	zinc finger (C2H2 type) family protein	Transkription	1,112	0,341	0,594
At5g58787	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	-0,396	-0,839	*-0,116
At4g38140	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	*0,861	*-0,269	*0,375
At5g08750	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	0,929	*-0,47	*0,856
At1g63170	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	0,742	*0,199	0,562
At1g72220	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	1,026	*-0,179	0,775
At3g46620	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	0,756	0,168	0,293
At1g18660	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinabbau	-1,161	-1,17	-1,397
At2g35330	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Unklare Klassifikation	0,707	*0,139	0,461
At4g25230	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	0,717	*0,204	0,389

Anhang Tabelle 2: Fortsetzung

id	Name	Funktionelle Kategorie	4h	1d	4d
At3g18773	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	-0,201	0,753	-0,412
At1g19310	zinc finger (C3HC4-type RING finger) protein	Proteinbindung	0,7	0,388	0,471
At3g12130	zinc finger (CCCH type) family protein	Transkription	0,906	*0,205	0,483
At3g02830	zinc finger (CCCH-type) family protein	Nukleinsäurebindung	-0,737	-0,769	-0,808
At3g51120	zinc finger (CCCH-type) family protein	Transkription	0,722	*-0,028	0,528
At1g21570	zinc finger (CCCH-type) family protein	Nukleinsäurebindung	*0,43	*0,021	1,451
At2g19810	zinc finger (CCCH-type) family protein	Transkription	-0,413	0,232	-0,819
At2g25900	zinc finger (CCCH-type) family protein	Transkription	*-0,235	0,701	-0,565
At3g48760	zinc finger (DHHC type) family protein	Unklare Klassifikation	-0,67	-0,701	-0,694
At4g15080	zinc finger (DHHC type) family protein	Unklare Klassifikation	0,875	*-0,025	0,611
At1g20110	zinc finger (FYVE type) family protein	Ionenbindung	0,948	0,183	0,541
At5g58470	zinc finger (Ran-binding) family protein	Nukleinsäurebindung	0,91	0,329	0,582
At1g49920	zinc finger protein-related	Ionenbindung	0,892	*-0,124	*0,903
At3g53500	zinc knuckle (CCHC-type) family protein	Nukleinsäurebindung	1,045	0,261	0,744
At5g59520	zinc Transporter (ZIP2)	Transport	0,763	*-0,105	0,506

* Genexpression ist nicht signifikant

Anhang Tabelle 3: Häufig vorkommende Genfamilien nach HHL-Behandlung in Blättern

id	Name	Familie	4h	1d	4d
At3g46040	40S ribosomale protein S15A	Ribosomale Proteine	0,413	0,743	0,421
At5g18380	40S ribosomale proteine S16	Ribosomale Proteine	0,6	0,465	0,766
At5g45775	60S ribosomale proteine L11	Ribosomale Proteine	0,721	/	0,729
At4g37450	arabinogalactan-protein (AGP18)	Arabinogalactan Proteine	*-0,818	*-0,45	*-0,185
At5g40730	arabinogalactan-protein (AGP24)	Arabinogalactan Proteine	0,882	*-0,063	*0,351
At2g14890	arabinogalactan-protein (AGP9)	Arabinogalactan Proteine	0,352	0,713	0,231
At4g16980	arabinogalactan-protein family	Arabinogalactan Proteine	0,683	0,725	0,709
At2g18010	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	-0,27	-0,74	-0,54
At3g25290	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	1,119	0,328	0,972
At5g18010	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,647	0,964	0,555
At4g12980	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,794	0,516	0,838
At5g43700	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,446	0,771	0,104
At5g18030	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	*0,467	0,981	0,26
At5g18080	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	*0,098	0,948	0,329
At4g34760	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	-0,29	-0,73	*-0,579
At2g21210	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,323	1,028	*0,104
At3g27690	chlorophyll A-B binding protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,116	0,7	*0,775
At2g47450	chloroplast signal recognition particle	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,471	0,766	0,576
At5g39210	chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,543	0,701	0,406
At2g34930	disease resistance family protein	Krankheitsresistenz Proteine	-0,4	-1,09	-0,6
At4g16880	disease resistance protein	Krankheitsresistenz Proteine	0,443	0,936	0,706
At3g46710	disease resistance protein (CC-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	0,642	0,793	0,774
At1g61100	disease resistance protein (TIR class)	Krankheitsresistenz Proteine	-0,37	-0,68	-0,98
At4g14370	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	0,385	0,798	0,604
At1g56510	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	*-0,255	-0,9	-0,83
At1g56520	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	/	-0,8	/
At4g19520	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	*-0,285	-0,81	*-0,532
At1g63750	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	-0,4	-0,97	*0,029
At1g69530	EXP1 expansin, putative (EXP1)	Expansine/Extensine	0,673	0,894	0,491
At1g20190	EXP11 expansin, putative (EXP11)	Expansine/Extensine	0,618	1,154	0,296
At2g40610	EXP8 expansin, putative (EXP8)	Expansine/Extensine	*0,233	0,917	*0,318
At5g02260	expansin, putative (EXP9)	Expansine/Extensine	*0,509	0,763	0,731
At3g45970	EXPL1 expansin family protein	Expansine/Extensine	-0,23	-0,86	-1,14
At4g38400	EXPL2 expansin family protein	Expansine/Extensine	-0,56	-1,2	-1,07
At3g45960	EXPL3 expansin family protein	Expansine/Extensine	-0,48	-1,48	-1,41
At2g34680	from auxin treated root culture	Auxin gesteuerte Proteine	0,834	*0,226	0,519
At2g26620	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,764	/	0,822
At5g49215	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	1,016	0,361	0,811
At3g15720	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*-0,185	-0,79	-0,25
At3g61490	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,307	0,758	0,362
At4g27820	glycosyl hydrolase family 1	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*0,171	0,764	0,368
At1g51490	glycosyl hydrolase family 1	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,414	1,058	0,76
At2g44460	glycosyl hydrolase family 1	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	-0,49	/	-0,76
At1g64760	glycosyl hydrolase family 17	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,735	*0,246	*0,381
At3g46570	glycosyl hydrolase family 17 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*0,339	0,78	0,689
At3g57270	glycosyl hydrolase family 17 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,712	1,1	0,819
At5g67540	glycosyl hydrolase family 43 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,75	0,152	0,535
At2g44540	glycosyl hydrolase family 9 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,678	*-0,051	0,776
At1g19940	glycosyl hydrolase family 9 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,852	0,255	0,938
At5g67230	glycosyl transferase family 43 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	-0,56	*-0,111	-0,7
At1g02720	glycosyl transferase family 8 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	-0,62	*-0,462	-0,77
At4g11430	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Expansine/Extensine	*0,058	1,104	*0,377
At1g51760	IAA-amino acid hydrolase 3	Auxin gesteuerte Proteine	-0,31	*-0,452	-1,01
At1g51780	IAA-amino acid hydrolase 5	Auxin gesteuerte Proteine	-0,44	*-0,353	-0,74
At1g44350	IAA-amino acid hydrolase 6	Auxin gesteuerte Proteine	/	-1,71	*-1,377

Anhang Tabelle 3: Fortsetzung

id	Name	Familie	4h	1d	4d
At1g62440	leucine-rich repeat family protein	Expansine/Extensine	*0,141	0,988	0,732
At3g24480	leucine-rich repeat family protein	Expansine/Extensine	0,868	0,752	1,103
At5g15780	pollen Ole e 1 allergen and extensin family protein	Expansine/Extensine	*0,284	1,06	*0,301
At1g76930	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,672	0,717	0,773
At4g08380	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,248	1,084	*0,791
At2g24980	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,044	0,894	*0,559
At5g06640	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*-0,019	1,062	*0,606
At4g08400	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,342	0,86	*0,598
At3g54590	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*-0,078	0,862	*0,57
At4g08410	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,029	0,734	*0,574
At1g26240	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*0,01	0,943	*0,512
At1g23720	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*-0,011	1,075	*0,567
At3g54580	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*-0,097	0,899	*0,471
At5g06630	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	*-0,121	0,862	*0,501
At2g27380	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	0,585	1,151	0,919
At3g20850	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	*0,254	0,54	0,737
At4g38770	proline-rich family protein (PRP4)	Expansine/Extensine	*0,349	0,919	*0,64
At1g12100	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,618	/	0,724
At3g22120	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,498	0,842	0,582
At5g48490	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,65	0,745	0,725
At5g07230	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,495	0,761	0,932
At1g62510	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,819	0,748	0,678
At4g12520	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,202	0,735	0,536
At5g54740	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	-0,44	-1,22	*-0,207
At1g56045	ribosomal protein L41 family protein	Ribosomale Proteine	0,599	0,378	0,798
At5g67480	TAZ zinc finger family protein	Zinkfinger Proteine	*-0,184	-0,96	-0,75
At4g04110	Toll-Interleukin-Resistance (TIR) protein	Krankheitsresistenz Proteine	0,872	0,202	0,69
At1g73870	zinc finger (B-box type) family protein	Zinkfinger Proteine	*0,362	1,005	0,615
At2g21320	zinc finger (B-box type) family protein	Zinkfinger Proteine	*0,155	0,722	*0,469
At4g27310	zinc finger (B-box type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,492	0,828	0,733
At2g31380	zinc finger (B-box type) family protein	Zinkfinger Proteine	*0,246	0,834	*0,191
At4g35700	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zinkfinger Proteine	-0,7	/	-0,82
At5g60470	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zinkfinger Proteine	-0,18	-0,73	-0,37
At5g04240	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,798	*0,137	0,354
At1g27730	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,301	*1,206	0,871
At1g63170	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,7	0,279	0,588
At1g72220	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,716	0,806	0,745
At2g37950	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,752	0,279	0,528
At5g08750	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,593	0,542	0,766
At5g47610	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,709	0,802	0,837
At3g25030	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,788	*0,125	0,858
At1g33480	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	0,731	*0,148	0,389
At5g01520	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	*0,301	0,792	*0,604
At4g38140	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zinkfinger Proteine	*0,405	0,862	*0,714
At3g51950	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,317	0,867	*0,087
At4g29190	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zinkfinger Proteine	*0,266	0,921	*0,206
At1g21570	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,813	0,73	*0,018
At5g26930	zinc finger (GATA type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,849	/	0,706
At3g54810	zinc finger (GATA type) family protein	Zinkfinger Proteine	*-0,777	-1,43	-1,05
At5g50450	zinc finger (MYND type) family protein	Zinkfinger Proteine	0,773	*-0,114	0,559
At1g75240	zinc finger homeobox family protein	Zinkfinger Proteine	0,391	1,016	0,764
At3g02380	zinc finger protein CONSTANS-LIKE 2	Zinkfinger Proteine	*-0,028	1,51	*0,359
At5g54630	zinc finger protein-related	Zinkfinger Proteine	0,477	0,801	0,6
At3g47500	zinc finger, Dof-type zinc finger	Zinkfinger Proteine	*0,322	1,209	0,743
At5g62430	zinc finger, Dof-type zinc finger	Zinkfinger Proteine	*-0,029	0,731	*0,084

* Genexpression ist nicht signifikant

Anhang Tabelle 4: Häufig vorkommende Genfamilien nach HHL-Behandlung in Wurzeln

id	Name	Familie	4h	1d	4d
At5g24490	30S ribosomal protein	Ribosomale Proteine	*-0,297	0,777	*-0,152
At5g30510	30S ribosomal protein S1	Ribosomale Proteine	0,77	*0,125	0,351
At3g46040	40S ribosomal protein S15A (RPS15aD)	Ribosomale Proteine	0,754	0,425	0,43
At4g09800	40S ribosomal protein S18 (RPS18C)	Ribosomale Proteine	0,775	0,356	0,462
At5g62300	40S ribosomal protein S20 (RPS20C)	Ribosomale Proteine	0,759	0,365	0,431
At4g34555	40S ribosomal protein S25, putative	Ribosomale Proteine	0,716	*0,121	*0,453
At2g31610	40S ribosomal protein S3 (RPS3A)	Ribosomale Proteine	0,799	*0,078	0,402
At5g35530	40S ribosomal protein S3 (RPS3C)	Ribosomale Proteine	-0,54	-0,94	-0,54
At3g27830	50S ribosomal protein L12-1	Ribosomale Proteine	0,828	0,216	0,57
At3g27850	50S ribosomal protein L12-3	Ribosomale Proteine	0,801	*-0,11	0,537
At1g01100	60S acidic ribosomal protein P1	Ribosomale Proteine	0,755	0,439	0,614
At4g00810	60S acidic ribosomal protein P1	Ribosomale Proteine	0,796	0,214	0,383
At2g27710	60S acidic ribosomal protein P2	Ribosomale Proteine	0,956	0,322	0,351
At5g57290	60S acidic ribosomal protein P3	Ribosomale Proteine	0,99	0,723	0,882
At5g45775	60S ribosomal protein L11 (RPL11D)	Ribosomale Proteine	0,703	0,17	0,515
At1g09590	60S ribosomal protein L21 (RPL21A)	Ribosomale Proteine	0,739	*0,126	*0,317
At1g77940	60S ribosomal protein L30 (RPL30B)	Ribosomale Proteine	0,893	0,297	0,557
At1g41880	60S ribosomal protein L35a (RPL35aB)	Ribosomale Proteine	0,792	0,198	*0,29
At2g25210	60S ribosomal protein L39	Ribosomale Proteine	0,751	0,311	0,323
At3g25520	60S ribosomal protein L5	Ribosomale Proteine	0,801	0,205	0,533
At1g18540	60S ribosomal protein L6 (RPL6A)	Ribosomale Proteine	0,721	*0,17	0,307
At1g74060	60S ribosomal protein L6 (RPL6B)	Ribosomale Proteine	0,775	0,214	0,509
At5g20960	AAO1 mRNA for aldehyde oxidase	Auxin gesteuerte Proteine	-1,22	-1,38	-1,28
At4g09030	arabinogalactan-protein (AGP10)	Arabinogalactan Proteine	0,814	*-0,087	0,643
At3g13520	arabinogalactan-protein (AGP12)	Arabinogalactan Proteine	*0,473	0,285	0,709
At4g26320	arabinogalactan-protein (AGP13)	Arabinogalactan Proteine	0,938	*0,035	0,501
At5g56540	arabinogalactan-protein (AGP14)	Arabinogalactan Proteine	1,087	*0,217	0,696
At2g46330	arabinogalactan-protein (AGP16)	Arabinogalactan Proteine	1,149	*-0,001	0,719
At2g22470	arabinogalactan-protein (AGP2)	Arabinogalactan Proteine	0,805	0,198	0,548
At1g55330	arabinogalactan-protein (AGP21)	Arabinogalactan Proteine	0,934	*0,089	0,499
At4g40090	arabinogalactan-protein (AGP3)	Arabinogalactan Proteine	1,027	*0,035	0,761
At5g10430	arabinogalactan-protein (AGP4)	Arabinogalactan Proteine	0,892	0,161	0,652
At5g65390	arabinogalactan-protein (AGP7)	Arabinogalactan Proteine	0,979	*0,177	0,821
At4g16980	arabinogalactan-protein family	Arabinogalactan Proteine	0,939	*0,277	*-0,014
At2g17500	auxin efflux carrier family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,775	*0,141	0,435
At1g71090	auxin efflux carrier family protein	Auxin gesteuerte Proteine	-0,74	-1,04	*-1,027
At1g34310	auxin response factor 1, putative	Auxin gesteuerte Proteine	-1,16	/	/
At5g19140	auxin/aluminum-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	*-0,127	0,782	0,25
At3g25290	auxin-responsive family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,874	*0,109	0,556
At4g17280	auxin-responsive family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,803	*-0,151	*0,368
At4g34770	auxin-responsive family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,858	*-0,237	*0,741
At1g16510	auxin-responsive family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,814	0,18	*0,271
At2g23170	auxin-responsive GH3 family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,893	*0,291	*0,03
At4g12980	auxin-responsive protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,765	*0,285	0,54
At1g72430	auxin-responsive protein-related	Auxin gesteuerte Proteine	0,77	*0,08	0,528
At1g12240	beta-fructosidase (BFRUCT4)	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,745	*-0,216	*0,193
At1g44446	chlorophyll a oxygenase (CAO)	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,113	0,728	-0,27
At4g14690	chlorophyll A-B binding family protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	1,09	-0,6	*-0,171
At3g22840	chlorophyll A-B binding family protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,756	*-0,054	*-0,109
At1g15820	chlorophyll A-B binding protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,206	0,938	0,462
At3g08940	chlorophyll A-B binding protein (LHCB4.2)	Photosystem / Chlorophyll Proteine	-0,45	0,705	*-0,185
At3g54890	chlorophyll A-B binding protein / LHCI type I	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,281	0,832	0,235
At1g61520	chlorophyll A-B binding protein / LHCI type III	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*-0,099	0,929	0,206
At2g34420	chlorophyll A-B binding protein / LHCI type I	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,57	1,528	0,432
At2g05070	chlorophyll A-B binding protein / LHCI type II	Photosystem / Chlorophyll Proteine	-0,73	*1,383	-0,54

Anhang Tabelle 4: Fortsetzung

id	Name	Familie	4h	1d	4d
At2g05100	chlorophyll A-B binding protein / LHCII type II	Photosystem / Chlorophyll Proteine	-0,44	*1,561	-0,45
At5g54270	chlorophyll A-B binding protein / LHCII type III	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*-0,087	1,42	*0,127
At1g29910	chlorophyll A-B binding protein 2	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,076	0,744	0,168
At3g47470	chlorophyll A-B binding protein 4	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*-0,123	1,286	*0,129
At4g10340	chlorophyll A-B binding protein CP26	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,109	0,732	0,278
At2g37400	chloroplast lumen common family protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,707	*0,089	0,545
At5g40170	disease resistance family protein	Krankheitsresistenz Proteine	-0,82	/	/
At5g45490	disease resistance protein	Krankheitsresistenz Proteine	0,886	-0,22	*0,443
At1g63730	disease resistance protein (TIR-NBS-LRR class)	Krankheitsresistenz Proteine	-0,75	/	/
At1g56220	dormancy/auxin associated family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,786	0,602	0,483
At1g09010	glycoside hydrolase family 2 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,72	*0,126	*0,407
At2g26620	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,755	*-0,025	0,837
At3g15720	glycoside hydrolase family 28 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	-1,24	-1,01	-0,88
At3g57270	glycosyl hydrolase family 17 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*0,178	*0,009	0,726
At5g42720	glycosyl hydrolase family 17 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,745	*-0,27	0,326
At5g58090	glycosyl hydrolase family 17 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,724	*0,029	0,438
At5g49360	glycosyl hydrolase family 3 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*-0,432	0,711	-0,64
At4g09090	glycosyl hydrolase family protein 17	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	-0,72	-1,18	*-0,852
At2g18700	glycosyl transferase family 20 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	*-0,279	0,855	-0,62
At3g02350	glycosyl transferase family 8 protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,776	*-0,055	0,527
At2g22590	glycosyltransferase family protein	Glycosyl-/Glycosid-Hydrol.und -Transf.	0,615	-1,01	*-0,199
At5g49280	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Expansine/Extensine	0,856	0,222	0,646
At1g72790	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Expansine/Extensine	0,716	*0,029	0,512
At1g14710	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Expansine/Extensine	0,805	*-0,228	0,664
At3g06750	hydroxyproline-rich glycoprotein family protein	Expansine/Extensine	1,126	*-0,19	*0,644
At3g22800	leucine-rich repeat family protein	Expansine/Extensine	0,706	*0,146	0,541
At3g24480	leucine-rich repeat family protein	Expansine/Extensine	0,814	0,364	0,499
At4g10100	molybdenum cofactor synthesis family protein	Auxin gesteuerte Proteine	0,749	0,238	0,45
At1g31330	photosystem I reaction center subunit III	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,568	0,726	0,511
At3g21055	photosystem II 5 kD protein	Photosystem / Chlorophyll Proteine	0,834	*0,247	0,611
At2g30570	photosystem II reaction center W (PsbW)	Photosystem / Chlorophyll Proteine	*0,242	0,755	0,52
At5g45880	pollen Ole e 1 allergen and extensin family	Expansine/Extensine	1,568	0,65	1,567
At5g49080	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	1,236	*0,164	0,706
At3g28550	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	1,511	*0,364	1,04
At5g35190	proline-rich extensin-like family protein	Expansine/Extensine	0,857	*-0,476	*0,596
At5g11990	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	0,839	0,269	0,681
At3g22070	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	1,116	*0,114	0,683
At2g27380	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	0,94	*0,237	1,186
At1g12810	proline-rich family protein	Expansine/Extensine	0,781	*0,054	0,58
At3g53980	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,789	0,383	0,753
At5g54740	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	-1,22	-1,16	-0,91
At5g05960	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	1,163	*0,422	0,799
At4g12545	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,882	*0,164	0,331
At1g05450	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,752	/	0,386
At4g33550	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,18	0,847	0,21
At4g12500	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,096	*0,117	0,901
At3g22120	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,617	0,461	0,718
At4g12470	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,085	*0,024	0,829
At3g22620	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	1,03	*-0,012	*0,526
At1g62500	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	-0,71	-1,19	*-1,224
At4g22610	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	0,861	*-0,462	*0,141
At5g07230	protease inh./seed st./lipid transfer protein (LTP)	Lipidtransfer Proteine (LTPs)	*0,842	*-0,728	*0,802
At2g42710	ribosomal protein L1 family protein	Ribosomale Proteine	0,776	*0,036	0,534
At5g47190	ribosomal protein L19 family protein	Ribosomale Proteine	0,731	0,243	0,433
At4g39880	ribosomal protein L23 family protein	Ribosomale Proteine	0,804	0,192	0,407

Anhang Tabelle 4: Fortsetzung

id	Name	Familie	4h	1d	4d
At2g24090	ribosomal protein L35 family protein	Ribosomale Proteine	0,845	0,296	*0,612
At1g56045	ribosomal protein L41 family protein	Ribosomale Proteine	0,791	0,323	*0,683
At5g06360	ribosomal protein S8e family protein	Ribosomale Proteine	1,013	0,146	0,583
At3g15450	similar to auxin down-regulated protein	Auxin gesteuerte Proteine	*0,114	0,932	*0,07
At4g38960	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,33	*0,163	-0,76
At2g31380	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,28	0,677	-0,87
At1g28050	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	0,762	0,186	0,897
At4g27310	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	*-0,3	1,395	-1,02
At5g57660	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	*-0,4	0,942	-0,52
At1g06040	zinc finger (B-box type) family protein	Zink-Finger Proteine	*0,062	0,86	-0,47
At3g02790	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zink-Finger Proteine	1,112	0,341	0,594
At2g01650	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zink-Finger Proteine	0,799	0,384	0,4
At1g55110	zinc finger (C2H2 type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,94	-1	*-1,202
At2g35330	zinc finger (C3HC4-type RING finger)	Zink-Finger Proteine	0,707	*0,139	0,461
At1g19310	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	0,7	0,388	0,471
At3g18773	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,2	0,753	-0,41
At4g25230	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	0,717	*0,204	0,389
At1g18660	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	-1,16	-1,17	-1,4
At3g46620	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	0,756	0,168	0,293
At1g72220	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	1,026	*-0,179	0,775
At1g63170	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	0,742	*0,199	0,562
At5g08750	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	0,929	*-0,47	*0,856
At4g38140	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	*0,861	*-0,269	*0,375
At5g58787	zinc finger (C3HC4-type RING finger) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,4	-0,84	*-0,116
At2g25900	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zink-Finger Proteine	*-0,235	0,701	-0,57
At2g19810	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,41	0,232	-0,82
At1g21570	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zink-Finger Proteine	*0,43	*0,021	1,451
At3g51120	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zink-Finger Proteine	0,722	*-0,028	0,528
At3g02830	zinc finger (CCCH-type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,74	-0,77	-0,81
At4g15080	zinc finger (DHHC type) family protein	Zink-Finger Proteine	0,875	*-0,025	0,611
At3g48760	zinc finger (DHHC type) family protein	Zink-Finger Proteine	-0,67	*-0,701	-0,69
At1g20110	zinc finger (FYVE type) family protein	Zink-Finger Proteine	0,948	0,183	0,541
At5g58470	zinc finger (Ran-binding) family protein	Zink-Finger Proteine	0,91	0,329	0,582
At1g49920	zinc finger protein-related	Zink-Finger Proteine	0,892	*-0,124	*0,903

* Genexpression ist nicht signifikant

H Lebenslauf

Persönliche Daten

Name Ilona Herta Johanna Klein
Geburtsdatum 24.02.1973
Geburtsort Obergünzburg/Allgäu

Schulbildung

1979 – 1983 Grundschule Aitrang-Ruderatshofen
1983 – 1993 Gymnasium Marktoberdorf
1993 Abitur

Ausbildung

1993 – 1995 Ausbildung zur landwirtschaftlich-technischen Assistentin,
Fachrichtung Milchwirtschaft und Lebensmittelanalytik,
Landsberg a. Lech

Berufstätigkeit

09.1995 – 08.1997 Landwirtschaftlich-technische Assistentin in der Medizinisch-
mikrobiologischen Abteilung der Laborärztlichen
Gemeinschaftspraxis Dr. med. J. Haas und Dr. med. V. Waller,
Kempten

Hochschulbildung

1997 – 2002 Studium der Biologie an der Ludwig-Maximilians-Universität
München, Hauptfach: Mikrobiologie
Nebenfächer: Biochemie, Pharmakologie u. Toxikologie,
Ökologie
05.2002 – 03.2003 Diplomarbeit am GSF Forschungszentrum für Umwelt und
Gesundheit, Neuherberg, Institut für Bodenökologie, Abteilung
Rhizosphärenbiologie, Leiter: Prof. Dr. Anton Hartmann
Thema: Besiedlung von Weizen- und Gerstenwurzeln durch
endophytische Rhizosphärenbakterien

Promotion

01.2004 – 03.2007 Dissertation am GSF Forschungszentrum für Umwelt und
Gesundheit, Neuherberg, Institut für Biochemische
Pflanzenpathologie, Abteilung Pflanzliche Immunität,
Leiter: PD Dr. Jörg Durner