

# Inhaltsverzeichnis

## Vorwort V

## 1 Theoretische Grundlagen und Zielsetzung der Physiologie 1

- 1.1 Das Selbstverständnis der Physiologie 1
- 1.2 Gesetzesaussagen in der Biologie 2
- 1.3 Systemtheorie 3
- 1.4 Prinzipien wissenschaftlichen Arbeitens 4
- 1.5 Das Kausalitätsprinzip in der Physiologie 5
- 1.6 Das Problem der Komplexität 8
- 1.7 Formulierung von Sätzen 12
- 1.8 Merkmale und Variabilität 12
- 1.9 Maßsystem und Bezugsgrößen 14
- 1.10 Darstellung von Daten 15

## 2 Die Zelle als morphologisches System 17

- 2.1 Die meristematische Pflanzenzelle 17
  - 2.1.1 Strukturelle Gliederung 17
  - 2.1.2 Endoplasmatisches Reticulum 20
  - 2.1.3 Zellkern (Nucleus) 20
  - 2.1.4 Golgi-Apparat 21
  - 2.1.5 Peroxisomen 21
  - 2.1.6 Mitochondrien und Plastiden 22
  - 2.1.7 Cytoskelett 22
  - 2.1.8 Zellwand 23
- 2.2 Zellteilung 30
  - 2.2.1 Cytokinese und Karyokinese 30
  - 2.2.2 Regulation des Zellcyclus 32
  - 2.2.3 Determination der Teilungsebene 33
- 2.3 Zelldifferenzierung 34
- 2.4 Zell- und Organpolarität 39
- 2.5 Die Evolution der Pflanzenzelle 42
- 2.6 Vom einzelligen zum vielzelligen Organismus 44

<b>3</b>	<b>Die Zelle als energetisches System</b>	<b>47</b>
3.1	Der 1. Hauptsatz der Thermodynamik	47
3.2	Der 2. Hauptsatz der Thermodynamik	48
3.3	Die Zelle als offenes System, Fließgleichgewicht	49
3.4	Chemisches Potenzial	50
3.5	Chemisches Potenzial von Wasser	51
3.6	Anwendung des Wasserpotenzialkonzepts auf den Wasserzustand der Zelle	53
3.6.1	Die Zelle als osmotisches System	53
3.6.2	Das Osmometermodell	54
3.6.3	Die Zelle als Osmometeranalogon	55
3.6.4	Das Matrixpotenzial	56
3.6.5	Nomenklatorische Schwierigkeiten	56
3.6.6	Das osmotische Zustandsdiagramm der Zelle (Höfler-Diagramm)	57
3.6.7	Die experimentelle Messung von $\pi$ und $\psi$	58
3.6.8	Regulation des Wasserzustandes	60
3.7	Chemisches Potenzial von Ionen	61
3.8	Membranpotenzial	62
3.9	Energetik biochemischer Reaktionen	64
3.10	Phosphatübertragung und Phosphorylierungspotenzial	66
3.11	Redoxsysteme und Redoxpotenzial	67
<b>4</b>	<b>Die Zelle als metabolisches System</b>	<b>71</b>
4.1	Biologische Katalyse	71
4.1.1	Aktivierungsenergie	71
4.1.2	Enzymatische Katalyse	72
4.1.3	Enzymkinetik	73
4.1.4	Messung der Enzymaktivität	74
4.1.5	Modulation der Enzymaktivität	75
4.2	Metabolische Kompartimentierung der Zelle	76
4.3	Transportmechanismen an Biomembranen	77
4.3.1	Diffusion und Permeation	77
4.3.2	Spezifität des Membrantransports, Transportkatalyse	79
4.3.3	Transporter, Ionenpumpen und Ionenkanäle	80
4.3.4	Aquaporine	82
4.3.5	Passiver und aktiver Transport	82
4.3.6	Shuttle-Transport	83
4.4	ATP-Synthese an energietransformierenden Biomembranen	84
4.5	Stoffaufnahme in die Zelle	85
4.5.1	Ionenaufnahme	85
4.5.2	Aufnahme von Anelektrolyten	88
4.5.3	Akkumulation von Metaboliten und anorganischen Ionen in der Vacuole	89

- 4.6 Prinzipien der metabolischen Regulation 91
  - 4.6.1 Ebenen der Regulation 91
  - 4.6.2 Regulation des Enzymgehalts 92
  - 4.6.3 Regulation des Aktivitätszustands bei konstantem Enzymgehalt 94
  - 4.6.4 Intrazelluläre und interzelluläre Signaltransduktion 94
  - 4.6.5 Die Integration der Regulationsmechanismen zum Kontrollsystem 96

## 5 Die Zelle als wachstumsfähiges System 101

- 5.1 Biophysikalische Grundlagen des Zellwachstums 101
  - 5.1.1 Hydraulisches Zellwachstum 101
  - 5.1.2 Messung der physikalischen Wachstumsparameter 104
- 5.2 Wachstum und Zellwandveränderungen 105
  - 5.2.1 Die strukturelle Dynamik der Primärwand 105
  - 5.2.2 Diffuses Wachstum der Zellwand 106
  - 5.2.3 Lokales Wachstum der Zellwand 109
- 5.3 Integration des Zellwachstums in vielzelligen Systemen 112
  - 5.3.1 Die Epidermiswand als zellübergreifende Organwand 112
  - 5.3.2 Streckungs- und Kontraktionswachstum bei Wurzeln 114
- 5.4 Zur Beziehung zwischen Zellwachstum und Zellteilung 116
- 5.5 Regulation des Streckungswachstums 116

## 6 Die Zelle als gengesteuertes System 119

- 6.1 Das Gen – die Einheit der genetischen Information 119
- 6.2 Die Organisation des Genoms 122
  - 6.2.1 Die drei Genome der Pflanzenzelle 122
  - 6.2.2 Genomstruktur im Zellkern 123
  - 6.2.3 Das plastidäre Genom 126
  - 6.2.4 Das mitochondriale Genom 129
- 6.3 Die Transkriptionspromotoren, RNA-Polymerasen und RNA-Reifung 131
  - 6.3.1 Transkription nucleärer Gene 131
  - 6.3.2 Transkription plastidärer Gene 132
  - 6.3.3 Transkription mitochondrialer Gene 137
  - 6.3.4 RNA-*editing* 137
- 6.4 Proteinsynthese (Translation) und Protein-*turnover* 137
  - 6.4.1 Translation und Protein-*turnover* im Cytoplasma 137
  - 6.4.2 Translation und Protein-*turnover* in Plastiden 138
  - 6.4.3 Translation und Protein-*turnover* in Mitochondrien 140
- 6.5 Die Zelle als regulatorisches Netzwerk der Genexpression 140
  - 6.5.1 Regulation nucleärer Gene 140
  - 6.5.2 Regulation plastidärer Gene 144
  - 6.5.3 Regulation mitochondrialer Gene 146
  - 6.5.4 Evolutionäre Adaption von Regulationsstrukturen 146

## **7 Intrazelluläre Proteinverteilung und Entwicklung der Organellen 149**

### **7.1 Proteinsortierung in der Pflanzenzelle 149**

- 7.1.1 Prinzipien der Proteinsortierung 149
- 7.1.2 Proteinexport aus der Zelle und Import in die Vacuole 151
- 7.1.3. Proteintransport in die Mitochondrien 152
- 7.1.4 Proteintransport in die Plastiden 155
- 7.1.5 *Isosorting* – das gleiche Protein für Cytoplasma, Mitochondrien und Plastiden 156
- 7.1.6 Evolution der Proteintransportsysteme in Mitochondrien und Plastiden 156
- 7.1.7 Proteintransport in die Peroxisomen 156
- 7.1.8 Proteintransport in den Zellkern 157

### **7.2 Entwicklung der Mitochondrien 158**

### **7.3 Entwicklung der Plastiden 160**

### **7.4 Entwicklung der Peroxisomen 163**

## **8 Photosynthese als Funktion des Chloroplasten 167**

### **8.1 Photosynthese als Energiewandlung 167**

### **8.2 Energiewandlung im Chloroplasten 171**

- 8.2.1 Struktur der Chloroplasten 171
- 8.2.2 Struktur der Thylakoide 172
- 8.2.3 Photosynthesepigmente 175
- 8.2.4 Quantenmechanische Grundlagen der Lichtabsorption 176
- 8.2.5 Funktion der Pigmente 178
- 8.2.6 Energietransfer in den Pigmentkollektiven 180
- 8.2.7 Bildung von chemischem Potenzial 181
- 8.2.8 Funktionelle Verknüpfung der beiden Photosysteme 183

### **8.3 Die Pigmentsysteme der Rotalgen und Cyanobakterien 186**

### **8.4 Photosynthetischer Elektronentransport 189**

- 8.4.1 Offenkettiges System 189
- 8.4.2 Cyclisches System 193

### **8.5 Mechanismus der Photophosphorylierung 194**

### **8.6 Der biochemische Bereich 195**

- 8.6.1 Stoffwechselleistungen der Chloroplasten 195
- 8.6.2 Fixierung und Reduktion von CO<sub>2</sub> 196
- 8.6.3 Reduktion und Fixierung von Nitrat und Sulfat 200
- 8.6.4 Photosynthetische H<sub>2</sub>-Produktion 202
- 8.6.5 Photosynthetische N<sub>2</sub>-Fixierung 202

### **8.7 Regulation der photosynthetischen Teilprozesse 203**

- 8.7.1 Regulation der Energieverteilung zwischen PSI und PSII 203
- 8.7.2 Regulation der ATP-Synthase-Aktivität 204
- 8.7.3 Regulation der CO<sub>2</sub>-Assimilation im Calvin-Cyclus 207
- 8.7.4 Koordination von C- und N-Assimilation 209
- 8.7.5 Fluoreszenzlöschung als Indikatorreaktion für die Effektivität der Photosynthese 210

### **8.8 Ein kurzer Blick auf die anoxygene Photosynthese der phototrophen Bakterien 211**

## **9 Dissimilation 215**

### **9.1 Energiegewinnung bei der Dissimilation 215**

### **9.2 Dissimilation der Kohlenhydrate 216**

#### **9.2.1 Freisetzung chemischer Energie 216**

#### **9.2.2 Glycolyse 217**

#### **9.2.3 Fermentation (alkoholische Gärung und Milchsäuregärung) 217**

#### **9.2.4 Citratcyclus und Atmungskette 219**

#### **9.2.5 Cyanidresistente Atmung 223**

#### **9.2.6 Oxidative Phosphorylierung 224**

#### **9.2.7 Elektronentransport an der Plasmamembran 226**

#### **9.2.8 Oxidativer (dissimilatorischer) Pentosephosphatcyclus 226**

### **9.3 Photorespiration 227**

#### **9.3.1 Lichtatmung und Dunkelatmung 227**

#### **9.3.2 Photosynthese von Glycolat 228**

#### **9.3.3 Metabolisierung des photosynthetischen Glycolats im C<sub>2</sub>-Cyclus 228**

#### **9.3.4 Glycolatstoffwechsel bei Grünalgen und Cyanobakterien 231**

### **9.4 Mobilisierung von Speicherstoffen in Speichergeweben 232**

#### **9.4.1 Natur und Lokalisierung der Speicherstoffe 232**

#### **9.4.2 Umwandlung von Fett in Kohlenhydrat 232**

#### **9.4.3 Metabolismus von Speicherpolysacchariden 237**

#### **9.4.4 Metabolismus von Speicherproteinen 239**

### **9.5 Regulation des dissimilatorischen Gaswechsels 241**

#### **9.5.1 Atmung: CO<sub>2</sub>-Abgabe und O<sub>2</sub>-Aufnahme 241**

#### **9.5.2 Der Respiratorische Quotient 242**

#### **9.5.3 Regulation des Kohlenhydratabbaus durch Sauerstoff 243**

#### **9.5.4 Induktion der Fermentation durch Enzymsynthese und Modulation der Enzymaktivität 246**

#### **9.5.5 Wärmeerzeugung durch Atmung (Thermogenese) 248**

#### **9.5.6 Klimakterische Atmung 249**

#### **9.5.7 Weitere Oxidasen pflanzlicher Zellen 250**

### **9.6 Regulatorische Wechselbeziehungen zwischen Aufbau und Abbau von Kohlenhydraten 251**

## **10 Das Blatt als photosynthetisches System 255**

### **10.1 Wirkungsspektrum und Quantenausbeute 255**

### **10.2 Brutto- und Nettophotosynthese 257**

#### **10.2.1 Messung der Photosyntheseintensität 257**

#### **10.2.2 Der CO<sub>2</sub>-Kompensationspunkt $\Gamma$ 257**

#### **10.2.3 Der Lichtkompensationspunkt (LK) 258**

#### **10.2.4 Reelle und apparente Photosynthese 259**

#### **10.2.5 Licht- und Dunkelatmung 260**

### **10.3 Begrenzende Faktoren der apparenten Photosynthese 261**

#### **10.3.1 Die Photosynthese als Multifaktorensystem 261**

#### **10.3.2 Die Verrechnung der Faktoren Lichtfluss und CO<sub>2</sub>-Konzentration 261**

#### **10.3.3 Quantitative Analyse von Lichtfluss-Effekt-Kurven 263**

### **10.4 Ökologische Anpassung der Photosynthese 264**

### **10.5 Temperaturabhängigkeit der apparenten Photosynthese 267**

10.6	Der Einfluss von Sauerstoff auf die apparente Photosynthese	269
10.7	Die Regulation des CO <sub>2</sub> -Austausches durch die Stomata	270
10.7.1	Physiologische Grundlagen	270
10.7.2	Lichtabhängige Steuerung der Stomaweite	272
10.7.3	Der H <sub>2</sub> O-abhängige Regelkreis	273
10.7.4	Hydraulik der Stomabewegung	274
11	<b>C<sub>4</sub>-Pflanzen, C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>-Pflanzen und CAM-Pflanzen</b>	279
11.1	Systematische Verbreitung der C <sub>4</sub> -, C <sub>3</sub> -C <sub>4</sub> - und CAM-Pflanzen	279
11.2	Das C <sub>4</sub> -Syndrom	280
11.3	Der C <sub>4</sub> -Dicarboxylatcyclus	283
11.4	Ökologische Aspekte des C <sub>4</sub> -Syndroms	286
11.5	Genphysiologische Aspekte des C <sub>4</sub> -Syndroms	289
11.6	C <sub>3</sub> -C <sub>4</sub> -Pflanzen, eine Vorstufe der C <sub>4</sub> -Pflanzen?	289
11.7	CAM, eine Alternative zur C <sub>4</sub> -Photosynthese	291
11.8	Isotopendiskriminierung bei der CO <sub>2</sub> -Fixierung	294
12	<b>Stoffwechsel von Wasser und anorganischen Ionen</b>	297
12.1	Wasser	297
12.2	Mineralernährung der Pflanze	299
12.3	Essenzielle Mikroelemente	301
12.4	Funktion der Nährelemente im Stoffwechsel	302
12.4.1	Makroelemente	302
12.4.2	Mikroelemente	304
12.5	Interaktionen zwischen Wurzel und Boden bei der Nährstoffaneignung	305
12.6	Salzexkretion bei Halophyten	306
12.7	Sequestrierung von Schwermetallen durch Phytochelatine	308
13	<b>Ferntransport von Wasser und anorganischen Ionen</b>	311
13.1	Grundlegende Überlegungen	311
13.2	Der Transportweg aus dem perirhizalen Raum in die Gefäße der Wurzel	313
13.3	Der Transportweg im Xylem	316
13.4	Die Abgabe von Wasser an die Atmosphäre	318
13.5	Die treibende Kraft des Wassertransports im Xylem	320
13.6	Wasserbilanz	324
13.7	Analogiemodell für den Wassertransport in einer Pflanze	326
13.8	Der Transport organischer Moleküle im Xylem	328

<b>14</b>	<b>Ferntransport von organischen Molekülen</b>	<b>333</b>
14.1	Grundlegende Überlegungen	333
14.2	Die Leitbahnen	334
14.3	Die Transportmoleküle	337
14.4	Mechanismen des Phloemtransports	338
14.4.1	Beladung der Siebröhren	338
14.4.2	Entladung der Siebröhren	342
14.4.3	Die Druckstromtheorie	343
14.4.4	Die Volumenstromtheorie	344
14.5	Regulation der Assimilatverteilung in der Pflanze	344
<b>15</b>	<b>Ökologische Kreisläufe der Stoffe und der Strom der Energie</b>	<b>347</b>
15.1	Die Kreisläufe von Kohlenstoff und Sauerstoff	347
15.2	Der Kreislauf des Stickstoffs	350
15.3	Der Strom der Energie	352
<b>16</b>	<b>Produkte und Wege des biosynthetischen Stoffwechsels – eine kleine Auswahl</b>	<b>355</b>
16.1	Primärer und sekundärer Stoffwechsel	355
16.2	Biosynthese von Fettsäuren und Speicherlipiden	357
16.3	Biosynthese der aromatischen Aminosäuren	359
16.4	Biosynthese der Flavonoide	361
16.5	Biosynthese des Lignins	363
16.6	Biosynthese des Chlorophylls	366
16.7	Biosynthese der Carotinoide	368
<b>17</b>	<b>Entwicklung der vielzelligen Pflanze</b>	<b>373</b>
17.1	Grundlegende Gesichtspunkte	373
17.1.1	Entwicklung als ontogenetischer Kreislauf	373
17.1.2	Das genetisch festgelegte Entwicklungsprogramm und der Einfluss der Umwelt	375
17.1.3	Entwicklung und Chromosomensatz	376
17.1.4	Generationswechsel	377
17.1.5	Alternative Entwicklungsstrategien des Gametophyten	379
17.2	Wachstum	379
17.2.1	Definition von Wachstum	379
17.2.2	Messung des Wachstums	380
17.2.3	Allometrisches Wachstum	381
17.3	Morphogenese als Musterbildung und Differenzierung	384
17.3.1	Musterbildung im Embryo	384
17.3.2	Steuerung von Musterbildung und Differenzierung im Embryo	387
17.3.3	Anlage der beiden primären Meristeme	388
17.3.4	Wachstum und Histodifferenzierung der Wurzel	390
17.3.5	Histodifferenzierung und Organogenese im Sprossmeristem	391

- 17.3.6 Molekulargenetische Analyse der Meristemfunktionen 393
- 17.3.7 Blattinduktion und Phyllotaxis 395
- 17.3.8 Oben-unten-Polarität des Blattes 397
- 17.3.9 Blattentwicklung 397
- 17.3.10 Konstruktion der Sprossachse 401
- 17.3.11 Die Bedeutung der Reaktionsnorm 402
- 17.3.12 Korrelationen 403
- 17.3.13 Umdifferenzierungen 403

## **18 Chemoregulation im Organismus – Hormone und Hormonwirkungen 407**

- 18.1 Definition und Eigenschaften der Hormone bei Pflanzen 407
- 18.2 Überblick über die Struktur und Funktion der Phytohormone 412
  - 18.2.1 Auxin 412
  - 18.2.2 Gibberelline 418
  - 18.2.3 Cytokinine 422
  - 18.2.4 Abscisinsäure 426
  - 18.2.5 Ethylen 428
  - 18.2.6 Brassinosteroide 432
  - 18.2.7 Salicylsäure 435
  - 18.2.8 Jasmonsäure 435
  - 18.2.9 Systemin 436
  - 18.2.10 Strigolactone 436
- 18.3 Molekulare Mechanismen der hormonellen Signaltransduktion 437
  - 18.3.1 Auxin aktiviert responsive Gene durch den Abbau von Repressorproteinen 437
  - 18.3.2 Negative Regulatoren sind zentrale Elemente in der Signaltransduktionskette der Gibberelline 438
  - 18.3.3 Der Cytokininreceptor CRE1 ist eine Zweikomponenten-Histidinkinase, die eine Phosphorelaskaskade von Signalen in den Zellkern auslöst 440
  - 18.3.4 Der Ethylenreceptor ETR1 ist eine Zweikomponenten-Histidinkinase, die nicht als Histidinkinase wirksam wird 440

## **19 Die Wahrnehmung des Lichtes – Photosensoren und Photomorphogenese 445**

- 19.1 Was ist Licht für die Pflanze? 445
- 19.2 Farbstoffe und Photosensoren 446
- 19.3 Wirkungsspektren 446
- 19.4 Wirkungen von UV-B-Strahlung 448
- 19.5 Photosensoren für den UV-Blau-Bereich 449
  - 19.5.1 Cryptochrom 449
  - 19.5.2 Phototropine 450
- 19.6 Photosensoren für den Rotlichtbereich 452
  - 19.6.1 Licht als Signalgeber der Entwicklung 452
  - 19.6.2 Photobiologische Eigenschaften der Phytochrome 454
  - 19.6.3 Phytochrom A und Phytochrom B 457
  - 19.6.4 Molekulare Eigenschaften des Phytochroms 459
  - 19.6.5 Signaltransduktion zwischen Phytochrom und Genexpression 460
  - 19.6.6 Phytochromregulierte Enzyme 462
  - 19.6.7 Phytochromregulierte Plastidendifferenzierung 464
  - 19.6.8 Phytochromregulierte Reaktionen von Zellen, Geweben und Organen 467
  - 19.6.9 Phytochromregulierte Reaktionen älterer, grüner Pflanzen 467



**19.7 Koaktion verschiedener Photosensoren 468**

**20 Reifung und Keimung von Fortpflanzungs- und Verbreitungseinheiten 471**

**20.1 Aufbau des Samens 471**

**20.2 Entwicklung zum reifen Samen 472**

20.2.1 Histodifferenzierung 472

20.2.2 Samenreifung 472

20.2.3 Steuerung der Samenreifung 475

**20.3 Keimung des gereiften Samens 476**

20.3.1 Physiologische Analyse der Keimung 476

20.3.2 Biochemische Analyse der Keimung 480

20.3.3 Physikalische Analyse der Keimung 481

**20.4 Regulation der Genexpression während der Embryonalentwicklung 484**

**20.5 Steuerung der Fruchtentwicklung durch den Samen 484**

**20.6 Knospenruhe und Knospenkeimung 485**

**20.7 Austrocknungstoleranz im vegetativen Stadium: Auferstehungspflanzen 487**

**21 Endogene Rhythmik 489**

**21.1 Der ursprüngliche Befund: Tagesperiodische Blattbewegungen 489**

**21.2 Weitere ausgewählte Phänomene der circadianen Rhythmik 490**

21.2.1 Tagesperiodische Bewegung von Blütenblättern 490

21.2.2 Tagesperiodischer Sporangienabschuss bei *Pilobolus* 490

21.2.3 Circadiane Rhythmik in Gewebekulturen 491

21.2.4 Endogene Rhythmik und Biolumineszenz 491

**21.3 Einige Experimente zur Analyse der endogenen Rhythmik 493**

21.3.1 Auslösung der Rhythmik 493

21.3.2 Anpassungen der Rhythmik an Programmänderungen 493

21.3.3 Endogene Rhythmik und Zellatmung 494

21.3.4 Endogene Rhythmik und Zellkern 495

**21.4 Genetische Analyse des Oscillators bei *Arabidopsis* 495**

**21.5 Verschiedene innere Uhren in verschiedenen Organismen 498**

**22 Blütenbildung und Befruchtung 501**

**22.1 Autonome Induktion des Blütenmeristems – die oberste Ebene der Blühkontrollgene 501**

**22.2 Exogene Induktion der Blütenbildung – ebenfalls auf der obersten Ebene der Blühkontrollgene 503**

22.2.1 Photoperiode und Kälte als exogene Auslöser 503

22.2.2 Kritische Tageslängen 504

22.2.3 Blätter als Receptororgane des Photoperiodismus 505

22.2.4 Blütenbildung und Gibberelline 506

22.2.5 Molekulare Rezeptoren beim Photoperiodismus 506

22.2.6 Photoperiodismus und circadiane Rhythmik 507

22.2.7 Photoperiodische Phänomene unabhängig von der Blütenbildung 508

22.2.8 Selektionsvorteil des Photoperiodismus 509

22.2.9 Thermoperiodismus 509

22.2.10 Vernalisation 510

22.3	Steuerung der Blütensymmetrie, der Blütenzahl und der Abgrenzung der Blütenorgankreise – die 2. Ebene der Blühkontrollgene	511
22.4	Die Identität der Blütenorgane – die 3. Ebene der Blühkontrollgene	514
22.5	Befruchtung bei den Blütenpflanzen	516
22.5.1	Selbstinkompatibilität	516
<b>23</b>	<b>Regulation von Altern und Tod</b>	<b>525</b>
23.1	Seneszenz von Molekülen	525
23.2	Seneszenz von Zellen	526
23.2.1	Programmierter Zelltod während der Entwicklung der vielzelligen Pflanze	526
23.2.2	Programmierter Zelltod bei der Xylogenese	526
23.2.3	Programmierter Zelltod der Suspensorzellen während der Embryonalentwicklung	527
23.2.4	Programmierter Zelltod zur Bildung von Aerenchym	527
23.3	Seneszenz von Organen	528
23.3.1	Physiologische Steuerung der Organseneszenz	528
23.3.2	Anatomie des Blattfalles	528
23.3.3	Abbau der Plastiden und des Chlorophylls	528
23.3.4	Genaktivierung während der Seneszenz	529
23.3.5	Physiologie der Blattalterung	530
23.3.6	Wirkung von Außenfaktoren	531
23.3.7	Herbstfärbung	532
23.3.8	Alterung der Blütenblätter	532
23.4	Seneszenz von Organismen	533
<b>24</b>	<b>Physiologie der Regeneration und Transplantation</b>	<b>535</b>
24.1	Untersuchungen mit Organkulturen	535
24.2	Gewebekulturen und Zelldifferenzierung	536
24.3	Beweisführung für die Omnipotenz spezialisierter Pflanzenzellen	538
24.3.1	Regenerationsexperimente an Farnprothallien	538
24.3.2	Regenerationsexperimente an Begonienblättern	538
24.3.3	Regeneration <i>in vitro</i> aus isolierten Einzelzellen	538
24.3.4	Differenzierung und Regeneration	540
24.3.5	Bildung („Regeneration“) haploider Sporophyten aus Pollenkörnern	540
24.3.6	Regeneration aus Protoplasten und Cybridisierung	542
24.4	Wundheilung	543
24.5	Regeneration ohne Kallusbildung	544
24.5.1	Bildung von Adventivwurzeln	544
24.5.2	Blütenbildung	545
24.6	Transplantation	545
24.6.1	Pfropfen	545
24.6.2	Chimären	546
24.6.3	Intrazelluläre Chimären	546

## **25 Aktive Bewegungen von Zellen, Organen und Organellen 549**

### **25.1 Freie Ortsbewegungen 549**

- 25.1.1 Phototaxis freilebender Algen 549
- 25.1.2 Chemotaxis von Geschlechtszellen 552
- 25.1.3 Feinstruktur und Funktion von Geißeln 552

### **25.2 Orientierungsbewegungen von Organen 553**

- 25.2.1 Grundphänomene 553
- 25.2.2 Gravitropismus des *Chara*-Rhizoids 553
- 25.2.3 Gravitropismus bei Keimwurzeln und Sprossorganen 555
- 25.2.4 Weitere tropische Reaktionen 562
- 25.2.5 Phototropismus bei höheren Pflanzen 562
- 25.2.6 Phototropismus des Farnsporenkeimlings 568
- 25.2.7 Phototropismus der *Phycomyces*-Sporangiophore 570
- 25.2.8 Osmotische Bewegungen von Zellen und Organen 570
- 25.2.9 Rankbewegungen 573

### **25.3 Aktive intrazelluläre Bewegungen 575**

- 25.3.1 Plasmaströmung 576
- 25.3.2 Chloroplastenbewegungen 576

## **26 Stress und Stressresistenz 583**

### **26.1 Grundlegende Begriffe 583**

### **26.2 Mechanischer Stress 584**

### **26.3 Trockenstress 586**

- 26.3.1 Konstitutive Trockenstressresistenz 586
- 26.3.2 Adaptative Trockenstressresistenz bei Mesophyten 588
- 26.3.3 Abhärtung gegen Trockenstress 591
- 26.3.4 Salzstress 592

### **26.4 Temperaturstress 593**

- 26.4.1 Resistenz gegen Hitzestress 593
- 26.4.2 Hitzeschockproteine 595
- 26.4.3 Resistenz gegen Kältestress 596
- 26.4.4 Resistenz gegen Froststress 598

### **26.5 Oxidativer Stress 601**

- 26.5.1 Warum ist  $O_2$  giftig? 601
- 26.5.2 Entgiftungsreaktionen für reaktive Sauerstoffformen 603

### **26.6 Licht- und UV-Stress 606**

- 26.6.1 Photoinhibition der Photosynthese 606
- 26.6.2 Resistenz gegen UV-Schäden 607

### **26.7 Stress durch ionisierende Strahlung 614**

## **27 Interaktionen mit anderen Organismen 617**

### **27.1 Symbiosen 617**

- 27.1.1 Pflanzen und Pilze: Mykorrhiza 617
- 27.1.2 Pflanzen und Bakterien: Biologische  $N_2$ -Fixierung in Wurzelknöllchen 621

27.2	Pathogenese	627
27.2.1	Infektionsabwehr durch konstitutive Barrieren und ihre Überwindung	628
27.2.2	Induzierte Abwehr, hypersensitive Reaktion	629
27.2.3	Der <i>oxidative burst</i> : Abwehr und Alarmsignal der Pflanze	630
27.2.4	Schwächung der Wirtspflanze durch Phytotoxine	631
27.2.5	Pflanzliche Antibiotica: Phytoalexine und fungitoxische Proteine	632
27.2.6	Induzierte Resistenz durch Immunisierung	633
27.2.7	Abwehr von Viren/Viroiden: RNAi	634
27.3	Tumorbildung durch <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	635
27.4	Interaktionen zwischen Pflanzen und Insekten	639
27.4.1	Symbiosen zwischen Pflanzen und Carnivoren	639
27.4.2	Gallenbildung als pathologische Morphogenese	640
27.5	Interaktionen zwischen Pflanzen und Pflanzen	641
<b>28</b>	<b>Ertragsbildung: Physiologie und Gentechnik</b>	<b>643</b>
28.1	Grundlegende Gesichtspunkte	643
28.1.1	Zur Situation	643
28.1.2	Zur Terminologie	644
28.1.3	Ertrag und Energie	644
28.1.4	Zielsetzung der Ertragsphysiologie	644
28.1.5	Systemsynthese, Produktsynthese	645
28.1.6	Bildung von Speicherstoffen	646
28.1.7	Produktionsfaktoren	647
28.2	Ertragsgesetze	647
28.3	Praktische Optimierung von Produktionsverfahren	649
28.3.1	Versorgung mit Stickstoff	649
28.3.2	Dämpfung von Antagonisten der Ertragsbildung: Herbizide	652
28.3.3	Synthetische Wachstumsretardanzien	656
28.4	Verbesserung des Erbguts	656
28.4.1	Die Tradition	656
28.4.2	Klassische Züchtung	657
28.4.3	Gentechnik und Transformationsmethoden	660
28.4.4	Strategien zur Nutzung der gentechnischen Manipulation	664
28.5	Gentechnische Ansätze in der molekularen Pflanzenphysiologie	666
28.5.1	Grundsätzliche methodische Einschränkungen	666
28.5.2	Hemmung der Pollenreifung für die Hybridzüchtung	667
28.5.3	Manipulationen im Kohlenhydratmetabolismus	668
28.5.4	Manipulationen zur Synthese neuer Produkte	669
28.5.5	Transgene Ansätze zur Virusresistenz	670
28.5.6	Gezielte Beeinflussung von ökonomisch interessanten Merkmalen	671
28.5.7	Gentechnisch veränderte Nahrungsmittel	673
28.6	Ökologische Auswirkungen transgener Veränderungen bei Pflanzen	674
<b>Anhang</b>	<b>Physikalische Messgrößen, Maßeinheiten, Umrechnungsfaktoren, Konstanten</b>	<b>677</b>
<b>Index</b>		<b>681</b>