

Peter Schopfer • Axel Brennicke

Pflanzenphysiologie

Begründet von Hans Mohr

5., grundlegend überarbeitete und aktualisierte Auflage

Mit 648 Abbildungen, davon 28 vierfarbig
und 46 Tabellen



Springer

Inhaltsverzeichnis

1	Theoretische Grundlagen und Zielsetzung der Physiologie	1
1.1	Das Selbstverständnis der Physiologie	1
1.2	Gesetzesaussagen in der Biologie	3
1.3	Systemtheorie	4
1.4	Prinzipien wissenschaftlichen Arbeitens	5
1.5	Das Kausalitätsprinzip in der Physiologie	6
1.6	Das Problem der Komplexität	8
1.7	Formulierung von Sätzen	12
1.8	Merkmale und Variabilität	13
1.9	Bezugsgrößen	14
1.10	Darstellung von Daten	14
	Literatur	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 (Microbodies)	21
2.1.6	Mitochondrien und Plastiden	22
2.1.7	Cytoskelett	23
2.1.8	Zellwand	24
2.2	Die ausgewachsene Pflanzenzelle	30
2.3	Die verholzte Pflanzenzelle	32
2.4	Die Evolution der Pflanzenzelle	34
2.5	Vom einzelligen zum vielzelligen Organismus	35
	Literatur	36
3	Die Zelle als energetisches System	39
3.1	Der 1. Hauptsatz der Thermodynamik	39
3.2	Der 2. Hauptsatz der Thermodynamik	40
3.3	Die Zelle als offenes System, Fließgleichgewicht	41
3.4	Chemisches Potential	42
3.5	Chemisches Potential von Wasser	43
3.6	Anwendung des Wasserpotentialkonzepts auf den Wasserzustand der Zelle	45
3.6.1	Die Zelle als osmotisches System	45

3.6.2	Das Osmometermodell	46
3.6.3	Die Zelle als Osmometeranalogon	47
3.6.4	Das Matrixpotential	48
3.6.5	Nomenklatorische Schwierigkeiten	48
3.6.6	Das osmotische Zustandsdiagramm der Zelle (Höfler-Diagramm)	48
3.6.7	Die experimentelle Messung von TC und ip.	49
3.6.8	Regulation des Wasserzustandes	51
3.7	Chemisches Potential von Ionen	51
3.8	Membranpotential	53
3.9	Energetik biochemischer Reaktionen	54
3.10	Phosphatübertragung und Phosphorylierungspotential	57
3.11	Redoxsysteme und Redoxpotential	58
	Literatur	62
4	Die Zelle als metabolisches System	63
4.1	Biologische Katalyse	63
4.1.1	Aktivierungsenergie	63
4.1.2	Enzymatische Katalyse	64
4.1.3	Enzymkinetik	65
4.1.4	Messung der Enzymaktivität	66
4.1.5	Modulation der Enzymaktivität	67
4.2	Metabolische Kompartimentierung der Zelle	68
4.3	Transportmechanismen an Biomembranen	69
4.3.1	Diffusion und Permeation	69
4.3.2	Spezifität des Membrantransports, Transportkatalyse	70
4.3.3	Transporter, Ionenpumpen und Ionenkanäle	71
4.3.4	Aquaporine	73
4.3.5	Passiver und aktiver Transport	74
4.3.6	S/zwtZe-Transport	74
4.4	ATP-Synthese an energietransformierenden Biomembranen	75
4.5	Stoffaufnahme in die Zelle	76
4.5.1	Ionenaufnahme	76
4.5.2	Aufnahme von Anelektrolyten	80
4.5.3	Akkumulation von Metaboliten und anorganischen Ionen in der Vacuole	81
4.6	Prinzipien der metabolischen Regulation	81
4.6.1	Ebenen der Regulation	81
4.6.2	Regulation des Enzymgehalts	82
4.6.3	Regulation des Aktivitätszustandes bei konstantem Enzymgehalt..	83
4.6.4	Die Integration der Regulationsmechanismen zum Kontrollsystem	84
	Literatur	85
5	Die Zelle als teilungsfähiges System	87
5.1	Cytokinese	87
5.2	Regulation der Mitoseaktivität	90
5.3	Determination der Teilungsebene	91
5.4	Zellcyclus und Zelldifferenzierung	92
	Literatur	92

6	Die Zelle als polares System	93
6.1	Zeil- und Organpolarität	93
6.2	Die Bedeutung der Zellpolarität	94
6.3	Polaritätsinduktion durch Auxin	95
6.4	Polaritätsinduktion durch Licht	95
6.5	Polaritätsinduktion durch polarisiertes Licht	95
6.6	Polarität und bioelektrisches Feld	97
6.7	Polarität und Signalsubstanz	97
	Literatur	97
7	Die Zelle als wachstumsfähiges System	99
7.1	Biophysikalische Grundlagen des Zellwachstums	99
7.1.1	Hydraulisches Zellwachstum	99
7.1.2	Messung der physikalischen Wachstumsparameter	102
7.2	Wachstum und Zellwandaufbau	102
7.2.1	Die strukturelle Dynamik der Primärwand	102
7.2.2	Diffuses Wachstum der Zellwand	104
7.2.3	Lokales Wachstum der Zellwand	107
7.3	Integration des Zellwachstums in vielzelligen Systemen	108
7.3.1	Die Epidermiswand als zellübergreifende Organwand	108
7.3.2	Streckungs- und Kontraktionswachstum bei Wurzeln	110
7.4	Regulation des Streckungswachstums	111
	Literatur	112
8	Die Zelle als schwingungsfähiges System	113
8.1	Der ursprüngliche Befund: Tagesperiodische Blattbewegungen	113
8.2	Weitere ausgewählte Phänomene der circadianen Rhythmik	114
8.2.1	Tagesperiodische Bewegung von Blütenblättern	114
8.2.2	Tagesperiodischer Sporangienabschuß bei <i>Pilobolus</i>	115
8.2.3	Circadiane Rhythmik in Gewebekulturen	115
8.2.4	Endogene Rhythmik und Biolumineszenz	116
8.3	Ausgewählte Experimente zur Analyse der endogenen Rhythmik	117
8.3.1	Auslösung der Rhythmik	117
8.3.2	Anpassungen der Rhythmik an Programmänderungen	118
8.3.3	Endogene Rhythmik und Zellatmung	118
8.3.4	Endogene Rhythmik und Zellkern	118
8.4	Genetische Analyse des Oscillators bei <i>Arabidopsis</i>	120
8.5	Verschiedene innere Uhren in verschiedenen Organismen	121
	Literatur	123
9	Die Zelle als genphysiologisches System	125
9.1	Das Gen - die Einheit der genetischen Information	125
9.2	Die Organisation des Genoms	126
9.2.1	Die drei Genome der Pflanzenzelle	126
9.2.2	Genomstruktur im Zellkern	127
9.2.3	Das plastidäre Genom	130

9.2.4	Das mitochondriale Genom	132
9.3	Die Transkription - Promotoren, RNA-Polymerasen und RNA-Reifung	133
9.3.1	Transkription nucleärer Gene	133
9.3.2	Transkription plastidärer Gene	135
9.3.3	Transkription mitochondrialer Gene	136
9.3.4	RNA-Editing	136
9.4	Proteinsynthese (Translation) und <i>Protein-turnover</i>	137
9.4.1	Translation und <i>Protein-turnover</i> im Cytoplasma	137
9.4.2	Translation und Protein-fwrnover in Piastiden	137
9.4.3	Translation und Protein-fwrnover in Mitochondrien	139
9.5	Die Zelle als regulatorisches Netzwerk der Genexpression	139
9.5.1	Regulation nucleärer Gene	139
9.5.2	Regulation plastidärer Gene	142
9.5.3	Regulation mitochondrialer Gene	144
9.5.4	Evolutionäre Adaption von Regulationsstrukturen	144
9.6	Grundlagen wichtiger molekularbiologischer Verfahren zur Analyse von Genen und ihrer Funktion in der Pflanze	145
9.6.1	Wie identifiziert und isoliert man ein Gen?	145
9.6.2	Wie isoliert man ein reguliertes Gen?	147
9.6.3	Wie isoliert man ein Gen über Mutagenese?	148
9.6.4	Wie erhält man Hinweise auf die Funktion eines Gens über Ähnlichkeiten mit anderen Genen?	148
9.6.5	Wie analysiert man die Expression eines Gens in der Pflanze?....	149
9.6.6	Wie analysiert man Expression und Funktion eines Gens mit transgenen Pflanzen?	150
9.6.7	Weshalb ist <i>Arabidopsis</i> eine bevorzugte Modellpflanze der genphysiologischen Forschung?	152
	Literatur	153
10	Intrazelluläre Proteinverteilung und Morphogenese der Organellen	155
10.1	Proteinsortierung in der Pflanzenzelle	155
10.1.1	Prinzipien der Proteinsortierung	155
10.1.2	Proteinexport aus der Zelle und Import in die Vacuole	157
10.1.3	Proteintransport in die Mitochondrien	158
10.1.4	Proteintransport in die Piastiden	160
10.1.5	Isosorting - das gleiche Protein für Cytoplasma, Mitochondrien und Piastiden	161
10.1.6	Evolution der Proteintransportsysteme in Mitochondrien und Piastiden	162
10.1.7	Proteintransport in die Peroxisomen	162
10.1.8	Proteintransport in den Zellkern	163
10.2	Morphogenese der Mitochondrien	163
10.3	Morphogenese der Piastiden	165
10.4	Morphogenese der Peroxisomen	168
	Literatur	171

11	Photosynthese als Funktion des Chloroplasten	173
11.1	Photosynthese als Energiewandlung	173
11.2	Energiewandlung im Chloroplasten	176
11.2.1	Struktur der Chloroplasten	176
11.2.2	Struktur der Thylakoide	178
11.2.3	Photosynthesepigmente	180
11.2.4	Quantenmechanische Grundlagen der Lichtabsorption	182
11.2.5	Funktion der Pigmente	184
11.2.6	Energietransfer in den Pigmentkollektiven	186
11.2.7	Bildung von chemischem Potential	188
11.2.8	Funktionelle Verknüpfung der beiden Photosysteme	188
11.3	Die Pigmentsysteme der Rot- und Blaualgen	191
11.4	Photosynthetischer Elektronentransport	192
11.4.1	Offenkettiges System	192
11.4.2	Cyclisches System	198
11.5	Mechanismus der Photophosphorylierung	198
11.6	Der biochemische Bereich	200
11.6.1	Stoffwechselleistungen der Chloroplasten	200
11.6.2	Fixierung und Reduktion von CO_2	200
11.6.3	Reduktion und Fixierung von Nitrat und Sulfat	203
11.6.4	Photosynthetische H_2 -Produktion	207
11.6.5	Photosynthetische N_2 -Fixierung	207
11.7	Regulation der photosynthetischen Teilprozesse	208
11.7.1	Regulation der Energieverteilung zwischen PSI und PSII	208
11.7.2	Regulation der ATP-Synthase-Aktivität	208
11.7.3	Regulation der CO_2 -Assimilation im Calvin-Cyclus	210
11.7.4	Koordination von C- und N-Assimilation	212
11.7.5	Fluoreszenzlöschung als Indikatorreaktion für die Effektivität der Photosynthese	213
11.8	Ein kurzer Blick auf die anoxygene Photosynthese der phototrophen Bakterien	215
	Literatur	215
12	Dissimilation	217
12.1	Energiegewinnung bei der Dissimilation	217
12.2	Dissimilation der Kohlenhydrate	218
12.2.1	Freisetzung chemischer Energie	218
12.2.2	Glycolyse	219
12.2.3	Fermentation (alkoholische Gärung und Milchsäuregärung)	221
12.2.4	Citratcyclus und Atmungskette	221
12.2.5	Cyanidresistente Atmung	225
12.2.6	Oxidative Phosphorylierung	226
12.2.7	Elektronentransport an der Plasmamembran	227
12.2.8	Oxidativer (dissimilatorischer) Pentosephosphatcyclus	228
12.3	Photorespiration	229
12.3.1	Lichtatmung und Dunkelatmung	229
12.3.2	Photosynthese von Glycolat	229
12.3.3	Metabolisierung des photosynthetischen Glycolats im C_2 -Cyclus	230
12.3.4	Glycolatstoffwechsel bei Grün- und Blaualgen	233
12.4	Mobilisierung von Speicherstoffen in Speichergeweben	233

12.4.1	Natur und Lokalisierung der Speicherstoffe.	233
12.4.2	Umwandlung von Fett in Kohlenhydrat	234
12.4.3	Metabolismus von Speicherpolysacchariden.	238
12.4.4	Metabolismus von Speicherproteinen.	240
12.5	Regulation des dissimilatorischen Gaswechsels.	242
12.5.1	Atmung: CO ₂ -Abgabe und O ₂ -Aufnahme.	242
12.5.2	Der Respiratorische Quotient.	244
12.5.3	Regulation des Kohlenhydratabbaus durch Sauerstoff.	245
12.5.4	Induktion der Fermentation durch Enzymsynthese und Modulation der Enzymaktivität	246
12.5.5	Wärmeerzeugung durch Atmung (Thermogenese).	248
12.5.6	Klimakterische Atmung	250
12.5.7	Weitere Oxidasen pflanzlicher Zellen.	251
12.6	Regulatorische Wechselbeziehung zwischen Aufbau und Abbau von Kohlenhydraten.	251
	Literatur.	254
13	Das Blatt als photosynthetisches System	257
13.1	Wirkungsspektrum und Quantenausbeute.	257
13.2	Brutto- und Nettophotosynthese.	257
13.2.1	Messung der Photosyntheseintensität	257
13.2.2	Der CO ₂ -Kompensationspunkt (D.	258
13.2.3	Der Lichtkompensationspunkt (LK).	260
13.2.4	Reelle und apparente Photosynthese.	260
13.2.5	Licht- und Dunkelatmung	261
13.3	Begrenzende Faktoren der apparenten Photosynthese.	261
13.3.1	Die Photosynthese als Multifaktorensystem.	261
13.3.2	Die Verrechnung der Faktoren Lichtfluß und CO ₂ -Konzentration	262
13.3.3	Quantitative Analyse von Lichtfluß-Effekt-Kurven.	264
13.4	Ökologische Anpassung der Photosynthese.	265
13.5	Temperaturabhängigkeit der apparenten Photosynthese.	267
13.6	Der Einfluß von Sauerstoff auf die apparente Photosynthese.	268
13.7	Die Regulation des CO ₂ -Austausches durch die Stomata	270
13.7.1	Physiologische Grundlagen.	270
13.7.2	Lichtabhängige Steuerung der Stomaweite.	271
13.7.3	Der H ₂ O-abhängige Regelkreis.	272
13.7.4	Hydraulik der Stomabewegung.	273
	Literatur.	276
14	C₄-Pflanzen,C₃-C₄-Pflanzen und CAM-Pflanzen.	279
14.1	Systematische Verbreitung der C ₄ -, C ₃ - C ₄ - und CAM-Pflanzen	279
14.2	Das C ₄ -Syndrom.	280
14.3	Der C ₄ -Dicarboxylatcyclus.	283
14.4	Ökologische Aspekte des C ₄ -Syndroms.	285
14.5	Genphysiologische Aspekte des C ₄ -Syndroms.	287
14.6	C ₃ -C ₄ -Pflanzen, eine Vorstufe der C ₄ -Pflanzen?	288
14.7	CAM, eine Alternative zur C ₄ -Photosynthese.	289
14.8	Isotopendiskriminierung bei der CO ₂ -Fixierung	292
	Literatur.	293

15	Stoffwechsel von Wasser und anorganischen Ionen	295
15.1	Wasser	295
15.2	Mineralernährung der Pflanze	297
15.3	Essentielle Mikroelemente	299
15.4	Funktion der Nährelemente im Stoffwechsel	300
15.4.1	Makroelemente	300
15.4.2	Mikroelemente	301
15.5	Interaktionen zwischen Wurzel und Boden bei der Nährstoffaneignung	302
15.6	Salzexkretion bei Halophyten	304
15.7	Sequestrierung von Schwermetallen durch Phytochelatine	305
	Literatur	306
16	Ökologische Kreisläufe der Stoffe und der Strom der Energie	309
16.1	Die Kreisläufe von Kohlenstoff und Sauerstoff	309
16.2	Der Kreislauf des Stickstoffs	311
16.3	Der Strom der Energie	314
	Literatur	314
17	Biogenetischer Stoffwechsel	317
17.1	Primärer und sekundärer Stoffwechsel	317
17.2	Biosynthese von Fettsäuren und Speicherlipiden	319
17.3	Biosynthese der aromatischen Aminosäuren	322
17.4	Biosynthese der Flavonoide	322
17.5	Biosynthese des Lignins	324
17.6	Biosynthese des Chlorophylls	327
17.7	Biosynthese der Carotinoide	331
	Literatur	332
18	Physiologie der Entwicklung	333
18.1	Grundlegende Gesichtspunkte	333
18.1.1	Entwicklung als ontogenetischer Kreislauf	333
18.1.2	Das genetisch festgelegte Entwicklungsprogramm und der Einfluß der Umwelt	335
18.1.3	Entwicklung und Chromosomensatz	336
18.1.4	Generationswechsel	337
18.1.5	Alternative Entwicklungsstrategien	339
18.2	Wachstum	340
18.2.1	Definition von Wachstum	340
18.2.2	Messung des Wachstums	341
18.2.3	Beschreibung von Wachstum	341
18.2.4	Allometrisches Wachstum	345
18.3	Morphogenese als Musterbildung und Differenzierung	347
18.3.1	Musterbildung im Embryo	347
18.3.2	Steuerung von Musterbildung und Differenzierung im Embryo	349
18.3.3	Anlage der beiden primären Meristeme	352

18.3.4	Wachstum und Histodifferenzierung der Wurzel	353
18.3.5	Histodifferenzierung und Organogenese im Sproßmeristem	356
18.3.6	Blattinduktion und Phyllotaxis.	359
18.3.7	Blattentwicklung.	361
18.3.8	Konstruktion der Sproßachse.	366
18.3.9	Die Bedeutung der Reaktionsnorm.	367
18.3.10	Korrelationen.	367
18.3.11	Umdifferenzierungen.	368
18.4	Morphogenese bei <i>Acetabularia</i>	370
18.4.1	Der Organismus.	370
18.4.2	Vorzüge von <i>Acetabularia</i> als experimentelles System.	371
18.4.3	Einflüsse des Plasmas und des Zellkerns.	371
18.4.4	Biochemische Natur der „morphogenetischen Substanzen“. . . .	372
	Literatur.	373
19	Physiologie der Sexualität.	375
19.1	Fünf Fallstudien zur Gametogenese und Pheromonwirkung bei niedrigen Pflanzen.	375
19.1.1	Fallstudie 1: Lichtinduzierte Gametogenese bei <i>Chlamydomonas</i> .	375
19.1.2	Fallstudie 2: Gametenlockstoffe bei Braunalgen.	376
19.1.3	Fallstudie 3: Pheromonale Integration bei der geschlechtlichen Fortpflanzung von <i>Oedogonium</i>	379
19.1.4	Fallstudie 4: Pheromone bei der Bäckerhefe.	380
19.1.5	Fallstudie 5: Antheridiol, ein Pheromon von <i>Achlya</i>	381
19.2	Befruchtung bei den Blütenpflanzen.	382
19.3	Gerichtetes Wachstum des Pollenschlauches.	385
19.4	Maternale und paternale Vererbung.	386
19.5	Männliche Sterilität.	386
	Literatur.	387
20	Physiologie der Hormonwirkungen.	389
20.1	Definition und Eigenschaften der Hormone bei Pflanzen.	389
20.2	Überblick über die Struktur und Funktion der Phytohormone ...	393
20.2.1	Auxin.	393
20.2.2	Gibberelline.	398
20.2.3	Cytokinine.	401
20.2.4	Abscisinsäure.	402
20.2.5	Ethylen.	403
20.2.6	Brassinosteroide.	406
20.2.7	Salicylsäure.	407
20.2.8	Jasmonsäure.	408
20.2.9	Systemin.	408
20.3	Sieben Fallstudien zur Physiologie der Hormonwirkungen. . . .	409
20.3.1	Fallstudie 1: Mechanismus der Auxinwirkung beim Streckungswachstum der Graskoleoptile.	409
20.3.2	Fallstudie 2: Analyse einer Signaltransduktionskette des Ethylens mit Ethylenreaktionsmutanten.	411
20.3.3	Fallstudie 3: Hormonelle Regulation der Mitoseaktivität und der Organbildung in Gewebekulturen.	412

20.3.4	Fallstudie 4: Embryo abhängige hormonelle Regulation der Speicherstoffmobilisierung in der Karyopse der Gräser.	414
20.3.5	Fallstudie 5: Regulation der Hormonempfindlichkeit bei der Induktion der Knospenruhe durch kurze Photoperioden .	416
20.3.6	Fallstudie 6: Zweistufige hormonelle Regulation des Streckungswachstums beim Tiefwasserreis.	417
20.3.7	Fallstudie 7: Hormonelle Regulation des Blattdimorphismus bei semiaquatischen Pflanzen.	419
	Literatur.	420
21	Die Wahrnehmung des Lichtes - Photosensoren und Photomorphogenese	423
21.1	Was ist Licht für die Pflanze?	423
21.2	Farbstoffe und Photosensoren.	424
21.3	Wirkungsspektren	424
21.4	Wirkungen von UV-B-Strahlung.	425
21.5	Photosensoren für den UV-Blau-Bereich.	426
21.6	Photosensoren für den Rotlichtbereich.	428
21.6.1	Licht als Signalgeber der Entwicklung.	428
21.6.2	Photobiologische Eigenschaften der Phytochrome.	430
21.6.3	Phytochrom A und Phytochrom B.	434
21.6.4	Eigenschaften des Phytochroms.	436
21.6.5	Signaltransduktion zwischen Phytochrom und Genexpression ...	437
21.6.6	Phytochromregulierte Enzyme.	439
21.6.7	Phytochromregulierte Plastidendifferenzierung.	442
21.6.8	Phytochromregulierte Reaktionen von Zellen, Gewebe und Organen.	444
21.6.9	Phytochromregulierte Reaktionen älterer, grüner Pflanzen.	445
21.7	Koaktion verschiedener Photosensoren.	446
	Literatur.	446
22	Reifung und Keimung von Fortpflanzungs- und Verbreitungseinheiten.	449
22.1	Aufbau des Samens.	449
22.2	Entwicklung zum reifen Samen.	449
22.2.1	Histodifferenzierung.	449
22.2.2	Samenreifung.	451
22.2.3	Steuerung der Samenreifung.	453
22.3	Keimung des gereiften Samens.	454
22.3.1	Physiologische Analyse des Keimvorgangs.	454
22.3.2	Biochemische Analyse des Keimungsvorgangs.	457
22.3.3	Physikalische Analyse des Keimungsvorgangs.	457
22.4	Regulation der Genexpression während der Embryonalentwicklung.	459
22.5	Steuerung der Fruchtentwicklung durch den Samen.	460
22.6	Knospenruhe und Knospenkeimung.	461
22.7	Austrocknungstoleranz im vegetativen Stadium: Auferstehungspflanzen.	463
	Literatur.	464

23	Physiologie der Blütenbildung	465
23.1	Autonome Induktion des Blütenmeristems - die oberste Ebene der Blühkontrollgene	465
23.2	Exogene Induktion der Blütenbildung - ebenfalls auf der obersten Ebene der Blühkontrollgene	467
23.2.1	Photoperiode und Kälte als exogene Auslöser	467
23.2.2	Kritische Tageslängen	467
23.2.3	Blätter als Receptororgane des Photoperiodismus	469
23.2.4	Blütenbildung und Gibberelline	471
23.2.5	Molekulare Rezeptoren beim Photoperiodismus	472
23.2.6	Photoperiodismus und circadiane Rhythmik	472
23.2.7	Photoperiodische Phänomene unabhängig von der Blütenbildung	474
23.2.8	Selektionsvorteil des Photoperiodismus	474
23.2.9	Thermoperiodismus	474
23.2.10	Vernalisation	475
23.3	Steuerung der Blütensymmetrie, der Blütenzahl und der Abgrenzung der Blütenorgankreise - die 2. Ebene der Blühkontrollgene	476
23.4	Die Identität der Blütenorgane - die 3. Ebene der Blühkontrollgene	479
	Literatur	481
24	Physiologie der Seneszenz	483
24.1	Seneszenz von Molekülen	483
24.2	Seneszenz von Zellen	483
24.2.1	Programmierter Zelltod während der Entwicklung der vielzelligen Pflanze	483
24.2.2	Programmierter Zelltod der Suspensorzellen während der Embryonalentwicklung	484
24.2.3	Programmierter Zelltod zur Bildung von Aerenchym	484
24.3	Seneszenz von Organen	485
24.3.1	Physiologische Steuerung der Organseneszenz	485
24.3.2	Anatomie des Blattfalles	485
24.3.3	Abbau der Plastiden und des Chlorophylls	486
24.3.4	Abbau der RNA	487
24.3.5	Genaktivierung während der Seneszenz	487
24.3.6	Physiologie der Blattalterung	487
24.3.7	Wirkung von Außenfaktoren	488
24.3.8	Herbstfärbung	489
24.3.9	Alterung der Blütenblätter	490
24.4	Seneszenz von Organismen	491
	Literatur	492
25	Physiologie der Regeneration und Transplantation	493
25.1	Untersuchungen mit Organkulturen	493
25.2	Gewebekulturen und Zelldifferenzierung	494
25.3	Beweisführung für die Omnipotenz spezialisierter Pflanzenzellen	495

25.3.1	Regenerationsexperimente an Farnprothallien	496
25.3.2	Regenerationsexperimente an Begonienblättern	496
25.3.3	Regeneration in vitro aus isolierten Einzelzellen	497
25.3.4	Differenzierung und Regeneration	497
25.3.5	Bildung („Regeneration“) haploider Sporophyten aus Pollenkörnern	498
25.3.6	Regeneration aus Protoplasten und Cybridisierung	501
25.4	Wundheilung	501
25.5	Regeneration ohne Kallusbildung	502
25.5.1	Bildung von Adventivwurzeln	502
25.5.2	Blütenbildung	502
25.6	Transplantation	503
25.6.1	Pfropfen	503
25.6.2	Chimären	504
25.6.3	Intrazelluläre Chimären	504
	Literatur	505
26	Physiologie des Xylemtransports	507
26.1	Der Transportweg aus dem perirhizalen Raum in die Gefäße der Wurzel	507
26.2	Die beiden Transportsysteme der Pflanze	510
26.3	Der Stickstoff im Xylemsaft	511
26.4	Transpiration und Ionenversorgung	512
26.5	Wasserbilanz	512
26.6	Die Leitbahnen	514
26.7	Klassische Experimente	516
26.8	Transpiration	519
26.9	Obere Grenze für die Höhe von Bäumen	521
26.10	Permanenter Welkepunkt	521
26.11	Analogiemodell für den Wassertransport in einer Pflanze	522
26.12	Verteilung des Wasserpotentials in einem Baum	523
26.13	Guttation und Wurzeldruck	524
	Literatur	525
27	Physiologie des Phloemtransports	527
27.1	Grundlegende Gesichtspunkte	527
27.2	Die Leitbahnen	528
27.3	Transportmoleküle	531
27.4	Zum Mechanismus des Siebröhrentransports	531
27.4.1	Beladung der Siebröhren	531
27.4.2	Entladung der Siebröhren	535
27.4.3	Die Druckstromtheorie	535
27.4.4	Die Volumenstromtheorie	536
27.5	Regulation der Assimilatverteilung in der Pflanze	536
	Literatur	538

28	Physiologie der Bewegungen	539
28.1	Freie Ortsbewegungen	539
28.1.1	Phototaxis freilebender Algen	539
28.1.2	Chemotaxis von Geschlechtszellen	542
28.1.3	Feinstruktur und Funktion von Geißeln	542
28.2	Orientierungsbewegungen von Organen	543
28.2.1	Grundphänomene	543
28.2.2	Gravitropismus des C/iara-Rhizoids	544
28.2.3	Gravitropismus bei Keimwurzeln und Sproßorganen	545
28.2.4	Hydrotropismus bei Wurzeln	550
28.2.5	Phototropismus des Farnsporenkeimlings	551
28.2.6	Phototropismus der P/rycomyces-Sporangiophore	553
28.2.7	Phototropismus bei höheren Pflanzen	553
28.2.8	Turgorbewegungen von Zellen und Organen	557
28.2.9	Rankenbewegungen	560
28.3	Aktive intrazelluläre Bewegungen	563
28.3.1	Plasmaströmung	563
28.3.2	Chloroplastenbewegung	564
	Literatur	568
29	Physiologie der Streßresistenz	569
29.1	Grundlegende Begriffe	569
29.2	Mechanischer Streß	570
29.3	Trockenstreß	573
29.3.1	Konstitutive Trockenstreßresistenz	573
29.3.2	Adaptive Trockenstreßresistenz bei Mesophyten	573
29.3.3	Abhärtung gegen Trockenstreß	578
29.3.4	Salzstreß	579
29.4	Temperaturstreß	580
29.4.1	Resistenz gegen Hitzestreß	580
29.4.2	Hitzeschockproteine	581
29.4.3	Resistenz gegen Kältestreß	582
29.4.4	Resistenz gegen Froststreß	582
29.5	Oxidativer Streß	585
29.5.1	Warum ist O ₂ giftig?	585
29.5.2	Entgiftungsreaktionen für aktive Sauerstoffformen	587
29.6	Licht- und UV-Streß	590
29.6.1	Photoinhibition der Photosynthese	590
29.6.2	Resistenz gegen UV-Schäden	591
29.7	Streß durch ionisierende Strahlung	596
	Literatur	597
30	Physiologie der Interaktionen mit anderen Organismen	599
30.1	Interaktionen zwischen Pflanzen und Bakterien	599
30.1.1	Biologische Fixierung von atmosphärischem Distickstoff (N ₂) in Wurzelknöllchen	599
30.1.2	Tumorbildung durch <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	605

30.2	Interaktionen zwischen Pflanzen und Pilzen	610
30.2.1	Mykorrhiza	610
30.2.2	Pathogenese	614
30.2.3	Infektionsabwehr durch konstitutive Barrieren und ihre Überwindung	615
30.2.4	Induzierte Abwehr, hypersensitive Reaktion	616
30.2.5	Der <i>oxidative burst</i> : Abwehr und Alarmsignal der Pflanze	617
30.2.6	Schwächung der Wirtspflanze durch Pathotoxine	618
30.2.7	Pflanzliche Antibiotica: Phytoalexine und fungitoxische Proteine	620
30.2.8	Induzierte Resistenz durch Immunisierung	621
30.3	Interaktionen zwischen Pflanzen und Viren/Viroiden	622
30.4	Interaktionen zwischen Pflanzen und Insekten	623
30.4.1	Symbiosen zwischen Pflanzen und Carnivoren	623
30.4.2	Gallenbildung als pathologische Morphogenese	623
30.5	Interaktionen zwischen Pflanzen und Pflanzen	624
	Literatur	625
31	Physiologie der Ertragsbildung - Gentechnik	627
31.1	Grundlegende Gesichtspunkte	627
31.1.1	Zur Situation	627
31.1.2	Zur Terminologie	627
31.1.3	Ertrag und Energie	628
31.1.4	Zielsetzung der Ertragsphysiologie	628
31.1.5	Systemsynthese, Produktsynthese	629
31.1.6	Bildung von Speicherstoffen	629
31.1.7	Produktionsfaktoren	630
31.2	Ertragsgesetze	631
31.3	Praktische Optimierung von Produktionsverfahren	634
31.3.1	Versorgung mit Stickstoff	634
31.3.2	Dämpfung von Antagonisten der Ertragsbildung: Herbizide	636
31.3.3	Synthetische Wachstumsretardanzien	640
31.4	Verbesserung des Erbguts	641
31.4.1	Die Tradition	641
31.4.2	Klassische Züchtung	641
31.4.3	Gentechnik und Transformationsmethoden	643
31.4.4	Strategien zur Nutzung gentechnischer Manipulationen	646
31.5	Gentechnische Ansätze in der molekularen Pflanzenphysiologie ..	649
31.5.1	Grundsätzliche methodische Einschränkungen	649
31.5.2	Hemmung der Pollenreifung für die Hybridzüchtung	650
31.5.3	Manipulation im Kohlehydratmetabolismus	651
31.5.4	Manipulation zur Synthese neuer Produkte	652
31.5.5	Transgenese Ansätze zur Virusresistenz	653
31.5.6	Gezielte Beeinflussung von ökonomisch interessanten Merkmalen	653
31.5.7	Gentechnisch veränderte Nahrungsmittel	655
31.6	Ökologische Auswirkungen transgener Veränderungen bei Pflanzen	656
	Literatur	657

Anhang: Physikalische Größen, Einheiten, Umrechnungsfaktoren, Konstanten659
Farbtafelteil663
Sachverzeichnis.679