

Dieter Heß

# Pflanzenphysiologie

Molekulare und biochemisch-physiologische  
Grundlagen von Stoffwechsel, Entwicklung und  
Ökologie

8., völlig neubearbeitete und erweiterte Auflage  
374 Abbildungen

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort . . . . .	6
<b>1 Steuerung der Merkmalsbildung durch Nucleinsäuren. . .</b>	<b>17</b>
1.1 Averages Transformationsexperimente. . . . .	18
1.2 Die chemische Konstitution der Nucleinsäuren . . . . .	20
1.2.1 Bausteine der Nucleinsäuren . . . . .	20
1.2.2 Nucleoside, Nucleotide, Polynucleotide . . . . .	21
1.2.3 Das Watson-Crick-Modell der DNA . . . . .	23
1.3 Die Expression der Gene bei der Merkmalsbildung . . . . .	25
1.3.1 Das Konzept der Genexpression . . . . .	26
1.3.2 Transkription . . . . .	27
1.3.3 Der genetische Code. . . . .	29
1.3.4 Processing . . . . .	30
1.3.5 Translation . . . . .	38
1.3.6 Antimetaboliten der Transkription und Translation . . . . .	41
1.3.7 Langlebige mRNA in höheren Pflanzen. . . . .	46
1.3.8 Transkription und Translation im zellfreien System. . . . .	48
1.3.9 Ein-Gen – Ein-Polypeptid . . . . .	50
1.4 Gentechnologie: Genübertragungen. . . . .	56
1.4.1 Plasmide und Phagen als Vektoren . . . . .	57
1.4.2 Nachweiskriterien für Genübertragungen . . . . .	62
1.4.3 Protoplastentransformation . . . . .	65
1.4.4 Pollentransformation . . . . .	71
<b>2 Photosynthese. . . . .</b>	<b>75</b>
2.1 Die Gliederung der Photosynthese in Primär- und Sekundärvorgänge . . . . .	75
2.2 Primärvorgänge der Photosynthese . . . . .	77
2.2.1 Elektronentransportketten. . . . .	77
2.2.2 Redoxsysteme bei den Primärvorgängen der Photosynthese. . . . .	78
2.2.3 Photosysteme und Lichtsammel-Komplexe . . . . .	85
2.2.4 Die Primärvorgänge der Photosynthese. . . . .	89
2.2.5 Der Chloroplast: Ort der Photosynthese . . . . .	92
2.2.6 Photophosphorylierung nach der chemiosmotischen Hypothese . . . . .	96
2.3 Sekundärvorgänge der Photosynthese. . . . .	99
2.3.1 Der CO <sub>2</sub> -Akzeptor. . . . .	99
2.3.2 Der Anschluß an die Primärprozesse . . . . .	100

2.3.3	Der Calvin-Zyklus (reduktiver Pentosephosphatzyklus)	103
2.3.4	Variante 1 in der CO <sub>2</sub> -Anlieferung: der C <sub>4</sub> -Dicarbonsäureweg	104
2.3.5	Variante 2 in der CO <sub>2</sub> -Anlieferung: der Crassulaceen-Säuremetabolismus (diurnaler Säure- zyklus der Sukkulenten)	112
2.3.6	Vergleich C <sub>4</sub> -Dicarbonsäureweg und diurnaler Säure- zyklus: räumliche und zeitliche Kompartimentierung	115
<b>3</b>	<b>Kohlenhydrate</b>	117
3.1	Monosaccharide	117
3.1.1	Phosphorylierung (Kinasen)	118
3.1.2	Intramolekulare Verschiebung von Phosphat (Mutasen)	118
3.1.3	Zucker-Nucleotide (UDPG)	119
3.1.4	Inversion einer OH-Gruppe (Epimerasen)	119
3.1.5	Steuerung des Gleichgewichts zwischen Aldosen und Ketosen (Isomerasen)	120
3.1.6	Oxidativer Abbau um 1 C-Atom (Übergang Hexose – Pentose)	120
3.2	Oligosaccharide und Polysaccharide	122
3.2.1	Glykoside	122
3.2.2	Oligosaccharide	124
3.2.3	Polysaccharide	126
<b>4</b>	<b>Biologische Oxidation</b>	143
4.1	Glykolyse	143
4.2	Oxidative Decarboxylierung des Pyruvats, Bildung aktivierter Essigsäure	148
4.3	Citronensäure-Zyklus	150
4.4	Endoxidation an der Atmungskette; Mitochondrien als Energiezentralen	152
4.4.1	Bau der Mitochondrien	153
4.4.2	Atmungskette und Atmungskettenphosphorylierung	154
4.5	Photorespiration (Glykolatweg)	158
4.5.1	Microbodies	158
4.5.2	Photorespiration	159
<b>5</b>	<b>Fette</b>	163
5.1	Chemische Konstitution der Fettsäuren	163
5.2	Die Biosynthese der Fettsäuren	164
5.2.1	Die Bildung von Malonyl-CoA	165
5.2.2	Die Synthese gesättigter Fettsäuren	165
5.2.3	Die Synthese ungesättigter Fettsäuren	169
5.3	Die Biosynthese der Neutralfette	170
5.4	Polare Lipide: Membranbausteine par excellence	171

5.5	Der Abbau der Fette . . . . .	172
5.5.1	Die $\beta$ -Oxidation . . . . .	173
5.5.2	Die $\alpha$ -Oxidation . . . . .	174
5.6	Der Glyoxylatzyklus (Glyoxylsäurezyklus). . . . .	175
<b>6</b>	<b>Terpenoide</b> . . . . .	178
6.1	Chemische Konstitution . . . . .	179
6.2	Biosynthese, generell . . . . .	181
6.3	Biosynthese, speziell; Funktionen . . . . .	182
6.3.1	Monoterpene . . . . .	182
6.3.2	Sesquiterpene . . . . .	191
6.3.3	Triterpene . . . . .	191
6.3.4	Diterpene . . . . .	212
6.3.5	Tetraterpene: Carotinoide . . . . .	213
6.3.6	Polyterpene . . . . .	217
<b>7</b>	<b>Phenole</b> . . . . .	220
7.1	Chemische Konstitution . . . . .	220
7.2	Biosynthese, generell . . . . .	221
7.2.1	Der Shikimisäure-Weg . . . . .	221
7.2.2	Der Acetat-Malonat-Weg. . . . .	223
7.3	Biosynthese, speziell; Funktionen . . . . .	224
7.3.1	Zimtsäuren . . . . .	224
7.3.2	Cumarine. . . . .	228
7.3.3	Lignin . . . . .	231
7.3.4	Phenolcarbonsäuren und einfache Phenole. . . . .	236
7.3.5	Flavanderivate (Flavonoide). . . . .	242
7.3.6	Blütenfärbung. . . . .	248
7.3.7	Phytoalexine. . . . .	250
<b>8</b>	<b>Aminosäuren</b> . . . . .	254
8.1	Die Reduktion des Stickstoffs . . . . .	254
8.1.1	Nitratreduktase . . . . .	255
8.1.2	Nitritreduktase . . . . .	255
8.1.3	Biologische N-Fixierung in Symbiosen und Assoziationen . . . . .	255
8.1.4	Die Assimilation von Schwefel . . . . .	259
8.2	Glutamat als primärer $\text{NH}_3$ -Akzeptor . . . . .	260
8.3	Transaminierungen. . . . .	261
8.4	Die Herkunft des C-Skeletts der Aminosäuren . . . . .	263
<b>9</b>	<b>Cyanogene Glykoside</b> . . . . .	266
9.1	Chemische Konstitution, Biosynthese und Abbau . . . . .	266
9.2	Ökologie . . . . .	267

<b>10</b>	<b>Alkaloide</b>	270
10.1	Derivate der aliphatischen Aminosäuren Ornithin und Lysin	272
10.1.1	Chinolizidin-Alkaloide	272
10.1.2	Pyrrolizidin-Alkaloide	274
10.1.3	Nicotiana-Alkaloide und Nicotinsäure	276
10.1.4	Tropan-Alkaloide	279
10.2	Derivate der aromatischen Aminosäuren Phenylalanin und Tyrosin	280
10.2.1	Amaryllidaceen-Alkaloide und Colchicin	280
10.2.2	Betalaine	281
10.2.3	Isochinolin-Alkaloide	282
10.2.4	Benzylisochinolin-Alkaloide	284
10.3	Derivate der Aminosäure Tryptophan: Indolalkaloide und Derivate	285
10.4	Purin-Alkaloide	288
10.5	Biochemische Systematik	290
<b>11</b>	<b>Porphyryne</b>	292
<b>12</b>	<b>Teilungswachstum</b>	294
12.1	Entwicklung = Wachstum, Differenzierung und Musterbildung	294
12.2	Teilungswachstum	295
12.2.1	Der Mitose-Zyklus	295
12.2.2	Die Replikation der DNA	296
<b>13</b>	<b>Totipotenz</b>	305
13.1	Regenerationsexperimente	305
13.2	Vegetative Hybridisierung	307
<b>14</b>	<b>Differentielle Genaktivität: der Nachweis</b>	312
14.1	Stadienspezifische mRNA	312
14.2	Stadien- und gewebespezifische Proteinmuster	315
<b>15</b>	<b>Intrazelluläre Regulation</b>	317
15.1	Regulation der Genexpression	318
15.1.1	Regulation der Transkription	318
15.1.2	Regulation der Translation	330
15.2	Regulation der Enzymaktivität	331
15.2.1	Isosterische Effekte	331
15.2.2	Allosterische Effekte	331
15.2.3	Feinregulation durch Isoenzyme	334

<b>16</b>	<b>Interzelluläre Regulation: Phytohormone.</b>	336
16.1	Indolderivate: IES	336
16.1.1	Chemische Konstitution	336
16.1.2	Historik, Testverfahren	338
16.1.3	Biosynthese und Abbau	341
16.1.4	Einige physiologische Funktionen der IES	342
16.1.5	Polarer Transport der IES	345
16.2	Gibberelline	348
16.2.1	Chemische Konstitution	348
16.2.2	Historik, Testverfahren	349
16.2.3	Biosynthese	350
16.2.4	Einige physiologische Funktionen der Gibberelline.	350
16.3	Cytokinine	353
16.3.1	Chemische Konstitution	353
16.3.2	Historik, Testverfahren	354
16.3.3	Einige physiologische Funktionen der Cytokinine.	355
16.4	Abscisinsäure	357
16.4.1	Chemische Konstitution	357
16.4.2	Historik, Testverfahren	358
16.4.3	Biosynthese	358
16.4.4	Einige physiologische Funktionen der Abscisinsäure	360
16.5	Ethylen	360
16.5.1	Chemische Konstitution	360
16.5.2	Historik, Testverfahren	362
16.5.3	Biosynthese	362
16.5.4	Einige physiologische Funktionen des Ethylens	363
16.6	Molekularer Wirkungsmechanismus der Phytohormone	365
16.6.1	Die Rezeptorhypothese	365
16.6.2	Sekundäre Messenger	367
16.6.3	Subzelluläre Zielstrukturen.	374
<b>17</b>	<b>Regulation durch Außenfaktoren</b>	380
17.1	Regulation durch biotische Außenfaktoren	380
17.2	Regulation durch abiotische Außenfaktoren	384
17.2.1	Temperatur	384
17.2.2	Licht	386
<b>18</b>	<b>Musterbildung</b>	396
18.1	Die Polarität	396
18.1.1	Das Phänomen	396
18.1.2	Induktion und Fixierung der Polarität	398
18.2	Inäquale Zellteilungen	400
18.2.1	Erste Teilung der Zygote	401
18.2.2	Spaltöffnungsentwicklung	402
18.2.3	Wurzelhaarbildung	402

18.2.4	Pollenmitose . . . . .	403
18.2.5	Cytoskelett und inäquale Zellteilungen . . . . .	404
18.3	Streckungswachstum . . . . .	409
18.3.1	Das Phänomen . . . . .	409
18.3.2	Der Ablauf innerhalb einer Zelle . . . . .	410
18.3.3	Wirkungsmechanismus der IES bei der Zellstreckung . . . . .	417
18.4	Positionsinformation (Positionskontrolle). . . . .	422
18.4.1	Das Modell der Tricolore . . . . .	422
18.4.2	Positionsinformation und Musterbildung im Achsen- system . . . . .	423
18.4.3	Positionsinformation und Musterbildung im Blattsystem . . . . .	429
<b>19</b>	<b>Komplexe Funktionen (Kapitel 20 bis 24) . . . . .</b>	<b>433</b>
<b>20</b>	<b>Die Bildung von Samen und Früchten . . . . .</b>	<b>435</b>
20.1	Der Ablauf . . . . .	435
20.2	Die Regulation . . . . .	437
20.2.1	Differenzierung von Sproß- und Wurzelanlagen . . . . .	437
20.2.2	Bildung von Speicherproteinen . . . . .	444
20.2.3	Kultur von Embryonen . . . . .	450
20.2.4	Entwicklung der Frucht . . . . .	452
<b>21</b>	<b>Keimung . . . . .</b>	<b>455</b>
21.1	Keimruhe . . . . .	455
21.1.1	Unvollständige Embryonen . . . . .	455
21.1.2	Nachreife durch Trocknung . . . . .	456
21.1.3	Impermeabilität für Wasser und/oder Gase . . . . .	456
21.1.4	Inhibitoren . . . . .	456
21.2	Keimungsbedingungen . . . . .	458
21.2.1	Wasser . . . . .	458
21.2.2	Sauerstoff . . . . .	459
21.2.3	Temperatur . . . . .	459
21.2.4	Licht . . . . .	461
21.3	Mobilisierung von Reservestoffen . . . . .	465
21.4	Zentrale Stoffwechselprozesse im Keimling . . . . .	465
21.4.1	Phasen im Sauerstoffverbrauch eines Keimlings . . . . .	466
21.4.2	Der oxidative Pentosephosphatzyklus . . . . .	467
21.5	Der Aufbau des Photosynthese-Apparates . . . . .	468
21.5.1	Entstehung und Umwandlung von Plastiden . . . . .	468
21.5.2	Bildung von Chloroplastenproteinen . . . . .	470
21.6	Regulation der Keimung durch Phytohormone . . . . .	473
21.7	Regulation der Keimung und Ökologie . . . . .	474
21.7.1	Eichung auf Temperatur . . . . .	474
21.7.2	Chemische Eichung auf Niederschlag . . . . .	475

<b>22</b>	<b>Allelopathie</b>	478
22.1	Ein historischer Fall: der Walnußbaum	479
22.2	Allelopathie in natürlichen Ökosystemen: der Chaparral	481
22.3	Allelopathie bei Nutzpflanzen	484
<b>23</b>	<b>Stofftransport</b>	487
23.1	Langstreckentransport	488
23.1.1	Die Elemente	488
23.1.2	Die Funktion	488
23.2	Mittelstreckentransport	504
<b>24</b>	<b>Blütenbildung</b>	508
24.1	Definitionen	508
24.2	Temperatur und Blühinduktion: Vernalisation	510
24.2.1	Petkuser Winterroggen	510
24.2.2	Bilsenkraut	512
24.2.3	Chrysanthemum	512
24.2.4	Streptocarpus	514
24.2.5	Hypothese zur Vernalisation	517
24.3	Tageslänge und Blühinduktion: Photoperiodismus	518
24.3.1	Lang- und Kurztagpflanzen, Tagneutrale	519
24.3.2	Analyse des Photoperiodismus bei der Blühinduktion	520
24.3.3	Hypothese zur Blühinduktion (Vernalisation und Photoperiodismus)	525
24.4	Gibberelline und Blütenbildung	526
24.5	Die ökologische Bedeutung der induktiven Bedingungen	528
24.5.1	Photoperiodismus	528
24.5.2	Vernalisation	529
24.6	Licht und circadiane Rhythmen	530
24.6.1	Das Phänomen der physiologischen Uhr	530
24.6.2	Photoperiodismus bei der Blühinduktion und physiologische Uhr	531
	Literaturhinweise	536
	Bildquellen	541
	Sachregister	544