

1 Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus 1

Elmar W. Weiler

1.1	Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers	3
1.2	Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen	6
1.3	Die wichtigsten organischen Verbindungen	12
1.3.1	Monomere Verbindungen	14
1.3.2	Polymere Verbindungen	26
1.4	Wasser	42

2 Zellstruktur 45

Elmar W. Weiler

2.1	Übersicht über die Zellbestandteile	47
2.2	Struktur des Cytoplasmas	48
2.3	Cytoplasmatische Einschlüsse	51
2.3.1	Cytoskelett	51
2.3.2	Ribosomen	57
2.4	Biomembranen	59
2.4.1	Chemische Zusammensetzung	59
2.4.2	Membranmodelle	61
2.4.3	Funktionen von Biomembranen	65
2.5	Das System der Grundmembranen	66
2.5.1	Endoplasmatisches Reticulum	67
2.5.2	Golgi-Apparat	68
2.5.3	Plasmalemma und Tonoplast	69
2.5.4	Zellkern	70
2.5.5	Microbodies	73
2.5.6	Vesikelfluß im System der Grundmembranen	74
2.5.7	Plasmodesmen	77
2.6	Semiautonome Zellorganellen	79
2.6.1	Mitochondrien	79
2.6.2	Plastiden	81
2.7	Zellwand	88
2.7.1	Chemie der Zellwand	88
2.7.2	Aufbau der Zellwand	94

Zellspezialisierungen 99

Elmar W. Weiler

3.1	Gewebetypen	101
3.2	Wachstum und Differenzierung der Zelle	102
3.2.1	Die Zellsaftvakuole	103
3.2.2	Zellwandwachstum	106
3.2.3	Zellfusionen	113
3.3	Sekundäre Veränderungen der Zellwand	116
3.3.1	Verholzung	117
3.3.2	Mineralstoffeinlagerung	118
3.3.3	Cutinisierung und Ablagerung von Wachsen	118
3.4	Drüsenzellen	123

4 Organisationsformen der Pflanzen 125

Elmar W. Weiler

4.1	Stammbaum der Pflanzen	127
4.2	Prokaryoten	134
4.2.1	Bakterien	135
4.2.2	Archaea	145
4.2.3	Vielzellige Prokaryoten	146
4.3	Einzellige Eukaryoten	149
4.4	Organisationsformen der Thallophyten	154
4.4.1	Zellkolonie	154
4.4.2	Coenoblast	155
4.4.3	Fadenthallus	156
4.4.4	Flechtthallus	157
4.4.5	Gewebethallus	158
4.5	Organisationsformen der Bryophyten	160
4.6	Organisationsform der Kormophyten	162

5 Kormus 165

Elmar W. Weiler

5.1	Sproßachse	167
5.1.1	Sproßscheitel	167
5.1.2	Bau des Leitsystems	168
5.1.3	Primärer Bau der Sproßachse	170
5.1.4	Sekundäres Dickenwachstum der Sproßachse	171
5.1.5	Morphologie der Sproßachse	179
5.2	Blatt	182
5.2.1	Entwicklung des Blattes	183
5.2.2	Anordnung der Blätter an der Sproßachse	184
5.2.3	Anatomie des Laubblattes	188
5.2.4	Metamorphosen des Blattes	193
5.3	Wurzel	194
5.3.1	Wurzelscheitel	195
5.3.2	Primärer Bau der Wurzel	196
5.3.3	Seitenwurzeln	199
5.3.4	Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel	202
5.3.5	Metamorphosen der Wurzel	203

Bioenergetik: thermodynamische Grundlagen der Lebensprozesse 205

Elmar W. Weiler

6.1	Energie, Arbeit, Leistung	207
6.1.1	Hauptsätze der Thermodynamik	208
6.1.2	Chemisches Potential	210
6.1.3	Wasserpotential	211
6.1.4	Energiewandlung und energetische Kopplung	216
6.2	Transport durch Biomembranen	218
6.2.1	Permeabilität von Biomembranen	218
6.2.2	Transportproteine in Biomembranen	219
6.3	Enzymatische Katalyse	225

7 Mineralstoff- und Wasserhaushalt 231

Elmar W. Weiler

7.1	Aufnahme und Verteilung der Mineralsalze	233
7.2	Wasseraufnahme	237
7.3	Wasserabgabe	240
7.3.1	Cuticuläre Transpiration	241
7.3.2	Stomatäre Transpiration	242
7.3.3	Molekularer Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung	243
7.3.4	Guttation	246
7.4	Leitung des Wassers	246
7.5	Wasserbilanz	249

8 Autotrophie: Photosynthese und Chemosynthese 251

Elmar W. Weiler

8.1	Photosynthese der Pflanzen	253
8.1.1	Die Lichtreaktionen	255
8.1.2	Assimilation des Kohlenstoffs: Calvin-Zyklus	277
8.1.3	Photorespiration	282
8.1.4	Zusatzmechanismen der CO ₂ -Fixierung in C ₄ - und CAM-Pflanzen	283
8.1.5	Photosynthese am natürlichen Standort	288
8.2	Bakterienphotosynthese	290
8.3	Chemosynthese	293
8.4	Evolution der Photosynthese	294

Haushalt von Stickstoff, Schwefel und Phosphor 297

Elmar W. Weiler

9.1	Der Stickstoffhaushalt	299
9.1.1	Globaler Kreislauf des Stickstoffs	299
9.1.2	Biologische Fixierung des Luftstickstoffs	301
9.1.3	Stickstoffhaushalt der Pflanzen	303
9.2	Haushalt des Schwefels	307
9.2.1	Globaler Kreislauf des Schwefels	308
9.2.2	Assimilation des Schwefels	308
9.2.3	Einbau des reduzierten Schwefels in organische Verbindungen	311
9.2.4	Synthese weiterer Schwefelverbindungen	311
9.3	Haushalt des Phosphors	313

10 Transport und Verwertung der Assimilate 315

Elmar W. Weiler

10.1	Assimilattransport	317
10.2	Bildung und Abbau von Speicherstoffen	321
10.2.1	Speicherpolysaccharide	321
10.2.2	Speicherlipide	323
10.2.3	Speicherproteine	329

11 Dissimilation 331

Elmar W. Weiler

11.1	Übersicht	333
11.2	Glykolyse	334
11.3	Gärungen	335
11.4	Zellatmung	336
11.5	Kreislauf des Kohlenstoffs	342

12 Sekundärstoffwechsel 343

Elmar W. Weiler

12.1	Ökochemische Funktionen pflanzlicher Sekundärstoffe	345
12.2	Phenole	349
	12.2.1 Der Shikimat-Weg	350
	12.2.2 Der Polyketid-Weg	354
	12.2.3 Mischaromaten	354
12.3	Terpenoide	357
12.4	Alkaloide	366

13 Genetik und Vererbung 373

Lutz Nover

13.1	DNA als Träger genetischer Informationen	375
13.2	Der genetische Code	376
13.3	Verpackung von DNA in Chromatin und Chromosomen	378
	13.3.1 Histone als Verpackungsmaterial	379
	13.3.2 Histon-Modifikationen	381
13.4	Die drei Genome der Pflanzenzellen	381
13.5	DNA-Replikation	388
13.6	Klassische Genetik	390
	13.6.1 Grundbegriffe der klassischen Genetik	390
	13.6.2 Drei Grundregeln der Vererbung	391
13.7	Zellzyklus	395
	13.7.1 Chromosomentheorie der Vererbung	395
	13.7.2 Der Zellzyklus	396
	13.7.3 Mitose	397
	13.7.4 Rolle der Cytoskelett-Systeme	399
	13.7.5 Zellteilung (Cytokinese)	400
	13.7.6 Meiose	402
13.8	Mutationen und DNA-Reparatur	406
	13.8.1 Genommutationen	406
	13.8.2 Chromosomenmutationen	409
	13.8.3 Genmutationen	409
	13.8.4 Mutagene Agenzien	411
	13.8.5 DNA-Reparatur	413
13.9	Vererbungsvorgänge außerhalb der Mendel-Regeln	415
	13.9.1 Extrachromosomale Vererbung	415
	13.9.2 Transposons und Insertionsmutagene	417
13.10	Genetische Grundlagen der Evolution	420
	13.10.1 Grundlagen der Evolution	421
	13.10.2 Faktoren zur Beschleunigung der Evolution	422
	13.10.3 Natürliche Auslese	424

13.11	Gentechnik und DNA-Sequenzierung	425
13.11.1	DNA-Klonierung	425
13.11.2	Die Polymerasekettenreaktion (PCR)	427
13.11.3	Kopplung von reverser Transkription mit PCR (RT-PCR)	428
13.11.4	DNA-Sequenzierung	429
13.12	Pflanzentransformation und transgene Pflanzen	430
13.12.1	Transiente Transformation und Reporterassays	431
13.12.2	Herstellung transgener Pflanzen	432
13.12.3	Anbau transgener Pflanzen	434

14 Fortpflanzung und Vermehrung bei Niederen und Höheren Pflanzen 437

Lutz Nover

14.1	Definitionen und Grundbegriffe	439
14.1.1	Sexualität – Bildung von Gameten und Befruchtung	439
14.1.2	Generationswechsel	441
14.1.3	Vegetative Vermehrung	443
14.2	Drei Formen von Entwicklungszyklen bei Grünalgen	445
14.3	Drei Formen von Generationswechsel bei Braunalgen	450
14.4	Generationswechsel bei Rotalgen	454
14.5	Zelluläre Schleimpilze	458
14.6	Fortpflanzung und Vermehrung der echten Pilze	462
14.6.1	Ascomyceten (Schlauchpilze)	462
14.6.2	Basidiomyceten (Ständerpilze)	470
14.7	Generationswechsel der Archegoniaten	474
14.7.1	Moose	474
14.7.2	Farne	476
14.8	Generationswechsel der Samenpflanzen	479

15 Genexpression und ihre Kontrolle 485

Lutz Nover

15.1	Informationsverarbeitung	487
15.1.1	Genexpression und Informationsamplifikation	487
15.1.2	Genstruktur und Grundprozesse der Genexpression	488
15.2	Transkription bei <i>E. coli</i>	494
15.2.1	Biochemie der Transkription	495
15.2.2	RNA-Polymerase von <i>E. coli</i>	496
15.2.3	Drei Phasen der Transkription	496
15.3	Regulation der Transkription bei <i>E. coli</i>	498
15.3.1	Das <i>Lac</i> -Operon	498
15.3.2	Promotorstärke und alternative Sigmafaktoren	503
15.4	Transkription und RNA-Verarbeitung in Pflanzenzellen	505
15.4.1	Sechs RNA-Polymerasen in Pflanzenzellen	505
15.4.2	RNA-Verarbeitung: Kappenbildung und Spleißen	506
15.4.3	Alternatives Spleißen	511
15.4.4	RNAP II als biologische Maschine	513
15.4.5	Organisation der Transkription am Chromatin	519
15.5	Transkriptionskontrolle bei Eukaryoten	520
15.5.1	Klassifizierung von Transkriptionsfaktoren	521
15.5.2	Funktionelle Anatomie von Transkriptionsfaktoren	524
15.5.3	Kernimport und -export	525
15.5.4	Das Galactose-Regulon in Bäckerhefe	527
15.5.5	Transkriptionskontrolle bei der Hitzestressantwort	529

15.6	Ribosomensynthese	530
15.7	Proteinbiosynthese	535
	15.7.1 Aminosäureaktivierung	535
	15.7.2 Der Translationszyklus an Ribosomen	537
	15.7.3 Eukaryotische mRNP-Komplexe	540
	15.7.4 Postsynthetische Modifikation von Proteinen	541
15.8	Kontrolle der Translation	546
15.9	Proteinfaltung und die Rolle molekularer Chaperone	548
	15.9.1 Entstehung der Raumstruktur von Proteinen	548
	15.9.2 Hitzestreßproteine als molekulare Chaperone	550
	15.9.3 Zwei biologische Nanomaschinen	552
	15.9.4 Faltung von Proteinen in einem Netzwerk von Chaperonen	554
15.10	Proteintopogenese	556
	15.10.1 Zwei Klassen von Proteinen werden bei der Translation getrennt	557
	15.10.2 Proteinimport in Plastiden	559
	15.10.3 Vesikeltransport von Proteinen	562
	15.10.4 Entstehung und Reifung von Glykoproteinen	566
15.11	Proteinabbau und seine Kontrolle	570
	15.11.1 Das Ubiquitin-Proteasom-System	570
	15.11.2 E3-Ubiquitin-Ligase-Komplexe	571
	15.11.3 Pflanzliche Proteasen	574
15.12	Genexpression in Plastiden	574
	15.12.1 Plastidengenom und Transkription	575
	15.12.2 Prozessierung polycistronischer mRNAs	577
	15.12.3 RNA-Editing	579
	15.12.4 Translation und Proteinfaltung	580
	15.12.5 Lichtkontrollierte Translation am Beispiel des D1-Proteins	581
	15.12.6 Abstimmung der Genexpressionsprozesse zwischen Kern und Plastiden	583
15.13	Mikrobielle Sekundärmetabolite als Antibiotika und Biopharmaka	585

Phytohormone und Signalstoffe

589

Lutz Nover

16.1	Begriffe und Analysen	591
16.2	Phytohormone – auf einen Blick	593
16.3	Cytokinine	594
	16.3.1 Struktur, Biosynthese, Abbau	595
	16.3.2 Biologische Wirkungen der Cytokinine	597
	16.3.3 Molekularer Wirkungsmechanismus	598
16.4	Auxine	600
	16.4.1 Struktur, Biosynthese und Abbau der Auxine	601
	16.4.2 Auxintransport	605
	16.4.3 Wirkung von Auxinen	606
	16.4.4 Auxinrezeptoren und Signaltransduktion	609
16.5	Gibberelline	612
	16.5.1 Struktur, Biosynthese und Abbau von Gibberellinen	612
	16.5.2 Biologische Wirkung	615
	16.5.3 Signaltransduktion	618
16.6	Brassinosteroide	620
	16.6.1 Biosynthese und Inaktivierung der Brassinosteroide	621
	16.6.2 Biologische Wirkungen der Brassinosteroide	624
	16.6.3 Molekularer Wirkungsmechanismus	624

16.7	Ethylen	627
16.7.1	Biosynthese von Ethylen	627
16.7.2	Biologische Wirkungen	628
16.7.3	Ethylen und Fruchttechnologie	630
16.7.4	Ethylenrezeption und Signaltransduktion	633
16.8	Abscisinsäure	635
16.8.1	ABA-Biosynthese und -Abbau	636
16.8.2	Biologische Wirkungen	638
16.8.3	ABA-Rezeption und Signaltransduktion	640
16.9	Jasmonsäure	641
16.9.1	JA-Biosynthese und Metabolisierung	642
16.9.2	Wirkungen der Jasmonsäure	644
16.9.3	Wirkungsmechanismus	647
16.10	Weitere pflanzliche Signalstoffe	648
16.10.1	Peptidsignale	648
16.10.2	Stickstoffmonoxid (NO)	650
16.10.3	Ca ²⁺ und Signaltransduktionsketten	655
16.10.4	Salicylsäure	657
16.11	Hormonnetzwerke	659
16.11.1	Zellzykluskontrolle durch Hormone	660
16.11.2	Apikaldominanz	662
16.11.3	Pflanzenregeneration	665

17 Licht und Schwerkraft

669

Lutz Nover

17.1	Pflanzen und Licht	671
17.1.1	Lichtrezeptoren	673
17.1.2	Phytochrome	674
17.1.3	Cryptochrome	678
17.1.4	Phototropine	679
17.2	Lichtgesteuerte Wachstumsprozesse	680
17.2.1	Etiolierung und Deetiolierung von Keimpflanzen	681
17.2.2	Schattenvermeidungssyndrom	685
17.2.3	Circadiane Rhythmen	688
17.2.4	Photoperiodismus	693
17.2.5	Kontrolle der Nitrat-Reductase	699
17.3	Gravitropismus	701
17.3.1	Begriffe und Definitionen	701
17.3.2	Wahrnehmung und Verarbeitung von Schwerkraftreizen	703

18 Pflanzliche Entwicklung

709

Lutz Nover

18.1	Grundlagen pflanzlicher Entwicklung	711
18.2	Meristeme	713
18.2.1	Vegetative Meristeme in Pflanzen	713
18.2.2	Das Sproßapikalmeristem (SAM)	714
18.2.3	SAM als morphogenetisches Feld für die Entstehung von Blattanlagen	716
18.2.4	Entwicklung von Blättern und Leitbündeln	720
18.2.5	Das Apikalmeristem der Wurzel (RAM)	724
18.3	Muster der Zellspezialisierungen in der Epidermis	727
18.3.1	Entwicklung von Trichomen bei <i>Arabidopsis</i>	728
18.3.2	Bildung von Wurzelhaaren	729

18.4	Blütenentwicklung	731
18.4.1	Blühinduktion	731
18.4.2	Kontrolle der Blütenorganidentität	733
18.4.3	Realisierung der Blütenmorphologie	737
18.5	Bestäubung und Befruchtung	742
18.5.1	Pollenentwicklung auf der Narbe	742
18.5.2	Blütenbiologie und Bestäubungsbiologie	747
18.5.3	Molekulare Mechanismen der Selbstinkompatibilität	750
18.6	Embryonal- und Fruchtentwicklung	753
18.6.1	Embryogenese	754
18.6.2	Samen- und Fruchtentwicklung	758
18.6.3	Samen und Früchte als Verbreitungseinheiten	764
18.6.4	Samenruhe und Samenkeimung	766

19 Pflanzen und Streß 771

Lutz Nover

19.1	Das Streßsyndrom im Alltag der Pflanzen	773
19.2	Hitzestreßantwort	776
19.3	Kälte-, Salz- und Wassermangelstreß	778
19.3.1	Molekulare Mechanismen	780
19.3.2	Kältestreß	782
19.3.3	Salzstreß	783
19.4	Oxidativer Streß	783
19.5	Hypoxie durch Überflutung	786
19.6	Wirkung chemischer Stressoren	788
19.6.1	Schwermetallstreß	789
19.6.2	Chemischer Streß durch Herbizide	791
19.7	Mechanischer Streß und Verwundung	796

20 Biotische Stressoren – Wechselwirkung von Pflanzen mit anderen Organismen 803

Lutz Nover

20.1	Direkte und indirekte Wechselwirkung zwischen Organismen	805
20.2	Pflanzenparasiten	809
20.3	Flechten	811
20.4	Mykorrhiza	813
20.5	Symbiotische Stickstoff-Fixierung	816
20.6	Pflanzenpathogene Mikroorganismen	822
20.6.1	Erkennung von Pflanzen und Mikroorganismen	822
20.6.2	Entstehung von Pflanzentumoren nach Infektion mit <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	828
20.7	Viren und Viroide	833
20.7.1	Symptome von Viruserkrankungen	834
20.7.2	Virusgenome: Replikation und Expression	835
20.7.3	Wege der Infektion und Verbreitung	841
20.7.4	Pflanzliche Abwehr gegen Viruserkrankungen	843

21 Anhang 845

Weiterführende Literatur	847
Sachverzeichnis	858