

Inhaltsverzeichnis

Teil A: Anfänge

- 1 Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen:
Progenoten – Prokaryonten – Eukaryonten 3**
- 1.1 Einleitung 3
 1.2 Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen 3
 1.3 Die Ernährungsweise 9
 1.4 Die Prokaryonten 10
 1.4.1 Archaeobakterien 11
 1.4.2 Eubakterien 11
 1.4.3 Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen 13
 1.5 Die eukaryotischen Zellen 15
 1.5.1 Organisation: Euglena 15
 1.5.2 Schema der Eukaryontenzelle 17
 1.6 Evolution der Eukaryontenzellen 17
 1.6.1 Urkaryonten 18
 1.6.2 Endosymbiontentheorie der Evolution Mitochondrien und Chloroplasten enthaltender eukaryotischer Zellen 19
 1.6.2.1 Cytologische und zellbiologische Beobachtungen 21
 1.6.2.2 Rezent Endosymbiosen 21
 1.6.2.3 Glaucophyta 22
 1.6.3 Symbiogenese 22
 1.6.4 Hydrogen-Hypothese 23
 1.7 Die Domänen und Reiche der Organismen 23
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 25
 Weiterführende Literatur 26
- 2 Bioenergetik 29**
- 2.1 Fließgleichgewichte und Bioenergetik 29
 2.2 Wärme und Arbeit sind verschiedene Formen von Energie 30
 2.3 Die Entropie bestimmt die Richtung von Prozessen 32
 2.4 Die Freie Energie ist ein Maß für nutzbare Energie 33
 2.5 Die Energiekoppelung bei biochemischen Umsetzungen 34
 2.6 Die Energiekoppelung bei biophysikalischen Umsetzungen mit Licht 36
 2.6.1 Halobakterien 36
 2.6.2 Durch Licht energetisierte Redoxreaktionen 37
 2.6.3 Photosynthese betreibende Eubakterien 40
 2.6.4 Photosynthese höher entwickelter Formen 42
 2.6.5 Evolution der Elektronenübertragungsketten der Photosynthese und der Atmung 42
 2.7 Die Enzyme 44
 2.7.1 Aktivierungsenergie und Biokatalyse 44
 2.7.2 Stoffliche Eigenschaften von Enzymen 45
 2.7.3 Wirkungsweise der Enzyme 47
 2.7.4 Kinetik der Biokatalyse 47
 2.7.4.1 Abhängigkeit der Enzymaktivität von der Substratkonzentration 48
 2.7.4.2 Anhängigkeit der Enzymaktivität von Ionen, Cofaktoren, Temperatur und pH-Wert 50
 2.7.5 Regulierung der Enzymaktivität 50
 2.7.5.1 Regulation auf der posttranslationalen Ebene 50
 2.7.5.2 Regulierung der Enzymmenge 53
 2.7.6 Isoenzyme 54
 2.7.7 Benennung von Enzymen 55
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 56
 Weiterführende Literatur 56
- 3 Ebenen der Integration: Arbeitsteilung und Regulation 59**
- 3.1 Struktur und Funktion auf verschiedenen Skalierungsebenen 59
 3.2 Arbeitsteilung und Regulation 61
 3.3 Fraktionierung der Systeme 64
 3.4 Reduktionismus, Freiheitsgrade und emergente Eigenschaften 64
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 65
- 4 Prinzipien des Membrantransports 69**
- 4.1 Membranen als kontrolliert zu überwindende Barrieren 69
 4.2 Membranaufbau 70
 4.3 Mechanismen des Ionentransports 73
 4.3.1 Uniporter 74
 4.3.2 Cotransporter 76
 4.4 Die elektrische Membranspannung 77

Teil B: Bau und Funktion der Pflanzenzelle

X Inhaltsverzeichnis

- 4.4.1 Aktiver Transport 78
- 4.4.2 Passiver Transport 79
- 4.5 Kanäle 83
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 89
- Weiterführende Literatur 90

5 Membrandynamik 93

- 5.1 Pflanzen ändern ihre Oberfläche mittels Exo- bzw. Endocytose 94
- 5.2 Exo- und Endocytose verändern den funktionellen Charakter der Membran 95
- 5.3 Viele dynamische Prozesse beginnen am Endoplasmatischen Reticulum 98
- 5.4 Die Untersuchung von Exo- und Endocytose 100
- 5.5 Exo- und Endocytose in Pflanzen sind reguliert 102
- 5.6 Mechanismus der Membranfusion 103
- 5.7 Mechanismus der Endocytose 105
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 107
- Weiterführende Literatur 107

6 Plasmalemma und Tonoplast 109

- 6.1 Inventar von Membranproteinen in der Plasmamembran 109
- 6.2 Inventar von Membranproteinen im Tonoplasten 113
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 117
- Weiterführende Literatur 117

7 Vakuole 119

- 7.1 Vakuolen und Lysosomen: Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme 119
- 7.1.1 Cytologie und Funktionen 119
- 7.1.2 Verschiedene Vakuolen für verschiedene Aufgaben 120
- 7.2 Osmose und Turgor 122
- 7.3 Wasserpotenzialgradienten und Volumenfluss 125
- 7.4 Messung der Wasserhaushaltsparameter 126
- 7.5 Turgorabhängige Lebensvorgänge 128
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 130
- Weiterführende Literatur 130

8 Cytoplasma: Struktur und Stoffwechselprozesse 133

- 8.1 Cytosol 134
- 8.2 Cytoskelett 136
- 8.2.1 Allgemeine Funktionen des Cytoskeletts 138
- 8.2.2 Elemente des Cytoskeletts 139
- 8.2.2.1 Mikrotubuli 139
- 8.2.2.2 Mikrofilamente 141
- 8.2.2.3 Motorproteine 143
- 8.3 Stoffwechselfprozesse im Cytosol 146
- 8.3.1 Kohlenhydrate als Energiereserven 147
- 8.3.2 Mobilisierung der Reservekohlenhydrate 149
- 8.3.3 Glykolyse 150
- 8.3.3.1 Umformung und Spaltung des Hexosemoleküls 152
- 8.3.3.2 ATP-Bildung bei der Glykolyse 154
- 8.3.3.3 Energiebilanz der Glykolyse 155
- 8.3.3.4 Anaerobe Reoxidation von $\text{NADH} + \text{H}^+$: Gärungen 156
- 8.3.3.5 Regulation der Glykolyse 157
- 8.4 Die zentrale Stellung des Cytosols im Stoffwechsel der Zelle 159
- 8.4.1 Zusammenspiel zwischen Cytosol und anderen Organellen und Kompartimenten im Zellstoffwechsel 159
- 8.4.2 Biosynthese der Triglyceride 159
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 161
- Weiterführende Literatur 162

9 Mitochondrien und Atmung 165

- 9.1 Struktur der Mitochondrien 165
- 9.2 Atmung 167
- 9.2.1 Biochemische Umsetzungen 168
- 9.2.1.1 Oxidative Decarboxylierung des Pyruvats 168
- 9.2.1.2 Zitronensäurezyklus 169
- 9.2.2 Mitochondriale Elektronentransport- und Redoxkette 172
- 9.2.2.1 Atmungskette 172
- 9.2.2.2 Thermodynamik der Atmungskette und ATP-Bildung durch die oxidative Phosphorylierung 176
- 9.3 Oxidative Phosphorylierung: ATP-Bildung durch den mitochondrialen F_0/F_1 -ATPase-Komplex 177
- 9.4 Energiebilanz des vollständigen oxidativen Abbaus der Glucose in der Atmung 178
- 9.5 Thermogenese 179
- 9.6 Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran 180

- 9.7 Kohlenhydratabbau als Sammelbecken im Stoffwechsel 183
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 186
- Weiterführende Literatur 187

10 Plastiden und ihre Funktionen: Photosynthese, Hexoseoxidation, Fettsäurebiosynthese 189

- 10.1 Plastiden 191
- 10.1.1 Größe und Gestalt 191
- 10.1.2 Struktureller Feinbau 191
- 10.1.2.1 Membranhülle der Plastiden 191
- 10.1.2.2 Plastoplasma oder Stroma der Plastiden 191
- 10.1.2.3 Thylakoidsystem der Plastiden 191
- 10.2 Primärprozesse der Photosynthese: Photochemische Reaktionen 194
- 10.2.1 Elektromagnetische Strahlung: Lichtquanten, Wellenlänge und Energie 194
- 10.2.2 Pigmente der Photosynthese 195
- 10.2.3 Anregung des Chlorophylls durch Lichtabsorption 199
- 10.2.4 Lichtsammelantennen und Photosysteme 201
- 10.2.5 Reaktionszentrum 203
- 10.2.6 Elektronentransport bei der Lichtreaktion 205
- 10.2.7 Schutzmechanismen: Ein Überschuss an Anregungsenergie wird gefährlich 209
- 10.2.8 Chlorophyllfluoreszenz 213
- 10.3 Mechanismus der Photophosphorylierung 214
- 10.4 Sekundärprozesse der Photosynthese: CO₂-Assimilation 218
- 10.4.1 Carboxylierung 219
- 10.4.2 Reduktion des fixierten Kohlenstoffs 222
- 10.4.3 Regeneration des CO₂-Akzeptors 223
- 10.4.4 Synthese photosynthetischer Endprodukte 223
- 10.4.5 Bilanz der Photosynthese 226
- 10.5 Glucoseoxidation: Oxidativer Pentosephosphatzyklus 227
- 10.6 Vergleich der Regenerationsphasen des reduktiven und oxidativen Pentosephosphatzyklus 228
- 10.7 Biosynthese der Fettsäuren 231
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 234
- Weiterführende Literatur 236

11 Microbodies: Glyoxysomen und Peroxisomen 239

- 11.1 Glyoxysomen 239
- 11.1.1 Chemischer Aufbau der Fette 241
- 11.1.2 Mobilisierung des Kohlenstoffs aus den Speicherlipiden 241

- 11.1.2.1 Oleosomen und hydrolytische Spaltung der Triacylglyceride 241
- 11.1.2.2 β -Oxidation der Fettsäuren 247
- 11.1.2.3 Glyoxylsäurezyklus 248
- 11.1.2.4 Gluconeogenese 248
- 11.1.2.5 Nutzung der Speicherlipide bei Pflanzen und Tieren: Ein Vergleich 250
- 11.2 Peroxisomen und Photorespiration 250
- 11.2.1 Reaktionsweg der Photorespiration 251
- 11.2.1.1 Glycolat-Zyklus 251
- 11.2.1.2 Glutamat-Synthase-Zyklus 251
- 11.2.1.3 Mechanismen des Membrantransports 254
- 11.2.1.4 Glycin-Decarboxylase/Serin-Hydroxymethyltransferase-Komplex 255
- 11.2.2 Eine erste Bilanz der Photorespiration: Stöchiometrien 257
- 11.2.3 Eine zweite Bilanz: Was nützt die Photorespiration? 258
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 259
- Weiterführende Literatur 260

12 Metabolismus von Sauerstoff 263

- 12.1 Sauerstoff als Zellgift: Reminiszenz der Evolution der Erdatmosphäre 263
- 12.2 Sauerstoff im pflanzlichen Stoffwechsel und die Bildung reaktiver Sauerstoff-Spezies (RSS) 265
- 12.3 Antioxidative Reaktionen (AOR) 270
- 12.4 Funktionen der reaktiven Sauerstoff-Spezies 272
- 12.4.1 Zerstörende Wirkungen 272
- 12.4.2 Biotischer Stress: Pathogenabwehr 273
- 12.4.3 Polymerisierungen: Lignin 274
- 12.4.4 Signalwirkungen 274
- 12.5 Bildung von reaktiven Sauerstoff-Spezies bei abiotischem Stress 275
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 276
- Weiterführende Literatur 276

13 Zellwand 279

- 13.1 Chemische Zusammensetzung der Zellwände 280
- 13.1.1 Pectinstoffe: Protopectine und Pectine 281
- 13.1.2 Hemicellulosen 282
- 13.1.3 Cellulose 283
- 13.1.4 Kallose 283
- 13.1.5 Ein Sonderfall unter den Zellwandsubstanzen: Chitin 285
- 13.1.6 Zellwandproteine 285

XII Inhaltsverzeichnis

13.2	Biosynthese der chemischen Zellwandkomponenten und ihre Kompartimentierung	286
13.2.1	Dictyosomen und ihre Rolle bei der Zellwandbildung	287
13.2.2	Biosynthese der Cellulose	290
13.2.2.1	Cellulose-Synthase	290
13.2.2.2	Verlauf der Biosynthese	291
13.2.2.3	Biosynthese der Kallose	292
13.3	Entwicklung der Zellwand	292
13.3.1	Hilfsstrukturen zur Anlage einer neuen Zellwand: Phycoplast und Phragmoplast	292
13.3.2	Bildung der Zellplatte und der Mittellamelle	294
13.4	Bau der Zellwand	295
13.4.1	Hierarchie der Cellulosestrukturen	295
13.4.2	Textur der Cellulosefibrillen	297
13.4.3	Primärwand	298
13.4.4	Sekundärwand und Tertiärwand	300
13.5	Durchbrechungen in Zellwänden	301
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	305
	Weiterführende Literatur	306

14 Proteine und Aminosäuren 309

14.1	Aminosäuren und ihre Eigenschaften	309
14.2	Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden	313
14.3	Proteine und ihre Eigenschaften	314
14.4	Proteome	317
14.5	Strukturhierarchie der Proteine	320
14.5.1	Primärstruktur	320
14.5.2	Sekundärstruktur	321
14.5.3	Tertiärstruktur	324
14.5.4	Quartärstruktur	327
14.6	Posttranslationale Proteinmodifikationen	327
14.7	Funktionen der Proteine	328
14.8	Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine	329
14.8.1	Synthese von Aminosäuren	329
14.8.2	Umsatz der Proteine	333
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	334
	Weiterführende Literatur	336

15 Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker 339

15.1	Ein Überblick	339
15.2	Terpenoide	340
15.2.1	Biosynthese und Vielfalt der Terpenoide	340
15.2.2	Funktionen	342
15.2.2.1	Hemiterpene	343
15.2.2.2	Monoterpene	344

15.2.2.3	Sesquiterpene	344
15.2.2.4	Diterpene	344
15.2.2.5	Triterpene	344
15.2.2.6	Tetraterpene	345
15.2.2.7	Polyterpene	345
15.3	Phenole	346
15.3.1	Biosynthesewege	346
15.3.2	Einfache Phenole	349
15.3.3	Phenylpropanderivate	351
	Cutine	351
15.3.4	Flavonoide	352
15.3.5	Funktionen	354
15.4	Alkaloide und organische Basen	356
15.4.1	Biosynthese	356
15.4.2	Mannigfaltigkeit und Funktionen	358
15.5	Porphyrine	362
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	364
	Weiterführende Literatur	365

16 Mineralstoffernährung 367

16.1	Der Boden	367
16.1.1	Entstehung von Böden und Bodentypen	367
16.1.2	Wasserkapazität und Bodenstruktur	371
16.1.3	Bodenchemie und Verfügbarkeit von Mineralstoffen	371
16.1.4	Bodenökologie	372
16.2	Hydroponik und die Identifizierung der essenziellen Elemente	373
16.3	Stoffwechsel des Stickstoffs	375
16.3.1	Nitrat-Aufnahme und Nitrat-Reduktion	375
16.3.2	Fixierung von Luftstickstoff	377
16.4	Stoffwechsel des Schwefels	380
16.5	Stoffwechsel des Phosphors	381
16.6	Standortbedingter Nährstoffmangel: Carnivorie	381
16.6.1	Kennzeichen carnivorier Pflanzen und Nährstoffgewinn	381
16.6.2	Blattmetamorphosen als Fangorgane	382
16.6.3	Drüsenfunktionen zu Verdauung und Resorption	388
16.7	Anorganische Ionen als spezielle Standortfaktoren	389
16.7.1	Mineralstoffe und Pflanzen: Ein sich stürmisch entwickelndes Forschungsgebiet	389
16.7.2	Boden-pH	390
16.7.3	Alkalimetalle	390
16.7.4	Erdalkalimetalle	391
16.7.5	Eisen	391
16.7.6	Aluminium	394
16.7.7	Janusköpfige Metalle: Essenziell und toxisch	396
16.7.8	Hyperakkumulatoren von Metallen und ihre Nutzung zur Phytosanierung	398
16.7.9	Genetik	398
16.7.10	Anionen des Bor, Arsen und Selen	399

- 16.7.10.1 Bor 399
 16.7.10.2 Arsen 399
 16.7.10.3 Selen 399
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 400
 Weiterführende Literatur 402
- 17 Salinität 405**
- 17.1 Globale Dimensionen der Bodenversalzung 405
 17.1.1 Natürliche Salzstandorte 405
 17.1.2 Bodenversalzung als Problem der Welternährung 407
 17.2 Schädigung, Toleranz und Resistenz 409
 17.3 Ökophysiologische Reaktionen von der ganzen Pflanze bis zu den Molekülen 410
 17.3.1 Die Ebene der ganzen Pflanze 410
 17.3.2 Die Zellebene 416
 17.3.3 Die Membranebene 418
 17.3.4 Die molekulare Ebene 418
 17.4 Genetik und Züchtung 419
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 421
 Weiterführende Literatur 421
- 18 Kompartimentierung, Vernetzung und Regulation des Stoffwechsels 423**
- 18.1 Stoffwechselnetzwerke 423
 18.1.1 Glykolyse 423
 18.1.2 Vernetzung durch Rückkoppelung 424
 18.2 Die Mechanismen der zellbiologischen Regulation des Stoffwechsels 427
 18.3 Die Basis der metabolischen Regulation 427
 18.4 Das Instrumentarium der metabolischen Regulation 428
 18.4.1 Cofaktoren 428
 18.4.2 Analoge Enzymreaktionen in getrennten Kompartimenten 429
 18.4.3 Transportmetabolite 430
 18.4.4 Enzymschalter und die Regulation der Stoffflüsse 430
 18.5 Vernetzung von Kompartimenten: Glykolyse – Atmung – Photosynthese 430
 18.6 Leerlaufzyklen (*futile cycles*): Nutzen und Vermeidung 432
 18.6.1 Nützliche Leerlaufzyklen 432
 18.6.2 Ein schädlicher Leerlaufzyklus: Kombination des reduktiven und oxidativen Pentosphosphat-Zyklus 432
- 18.7 Metabolische Signale mit weitreichenden Wirkungen für Stoffwechsel, Wachstum und Entwicklung in der ganzen Pflanze 435
 18.7.1 Kohlendioxid 435
 18.7.2 Zucker 438
 18.7.3 Stickstoff, Schwefel und Phosphor 439
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 441
 Weiterführende Literatur 442
- 19 Das Kontrollzentrum der Zelle: Der Zellkern mit den Chromosomen 443**
- 19.1 Der Zellkern 443
 19.2 Das Chromatin und die Chromosomen 445
 19.3 Die Kern- und Zellteilung: Mitose 447
 19.4 Polyploidie 452
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 453
 Weiterführende Literatur 453
- 20 Gene, Genome und Evolutionstheorien 455**
- 20.1 Die MENDEL'schen Regeln der Vererbung 455
 20.2 Extrachromosomale Vererbung 458
 20.3 Modifikationen und Mutationen 459
 20.4 Regulation durch DNA 460
 20.4.1 Genetischer Code 460
 20.4.2 Autokatalytische Funktion der DNA: Replikation 461
 20.4.3 Heterokatalytische Funktion der DNA: Transkription durch RNA-Polymerase 464
 20.4.4 Translation und Proteinsynthese 466
 20.4.5 Genome 468
 20.4.6 Regulation 469
 20.5 Evolutionstheorien 472
 20.5.1 CHARLES DARWIN: Der Ursprung der Arten – Von der künstlichen Selektion zur natürlichen Selektion 472
 20.5.2 Die große Synthese in den 1940er Jahren 474
 20.5.2.1 Populationsgenetik 474
 20.5.2.2 Artbildung 474
 20.5.3 Neuer Zustrom von Ideen in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts 477
 20.5.3.1 Punktualismus 477
 20.5.3.2 Molekularbiologie und Molekulargenetik 478
 20.5.4 Fazit 479
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 479
 Weiterführende Literatur 480

Teil C: Pflanzenorganismen

	21 Die Algen 483		
21.1	Entwicklungstendenzen 484		
21.1.1	Vegetative Entwicklungstendenzen und Lebensweisen der Algen 484		
21.1.1.1	Monadale Organisationsstufe 485		
21.1.1.2	Entwicklung von einzelligen Flagellaten zu mehrzelligen Kolonien mit Arbeitsteilung 485		
21.1.1.3	Coccale Organisationsstufe: Verlust der freien Beweglichkeit 487		
21.1.1.4	Trichale Organisationsstufe 489		
21.1.1.5	Siphonale Organisationsstufe 489		
21.1.1.6	Entwicklung von einfachen Zellfäden zu komplexen Thalli 490		
21.1.2	Die generativen Entwicklungstendenzen 495		
21.1.2.1	Mitosen, Sexualität und Meiose 495		
21.1.2.2	Isogamie, Anisogamie, Oogamie 497		
21.1.2.3	Gametangien und Sporangien 499		
21.1.2.4	Generationswechsel 499		
21.1.3	Übersicht 504		
21.2	Männigfaltigkeit – Systematik – Phylogenie 505		
21.2.1	Abstammungsnetze 505		
21.2.2	Subregnum Glaucobionta 507		
21.2.3	Subregnum Rhodobionta, Abteilung Rhodophyta, Klasse Rhodophyceae 507		
21.2.4	Anhänge zum Subregnum Rhodobionta 508		
21.2.4.1	Abteilung Cryptophyta 508		
21.2.4.2	Abteilung Dinophyta 509		
21.2.4.3	Abteilung Haptophyta 509		
21.2.5	Subregnum Heterokontobionta: Abteilung Heterokontophyta 510		
21.2.5.1	Klasse Xanthophyceae 510		
21.2.5.2	Klasse Chrysophyceae 511		
21.2.5.3	Klasse Bacillariophyceae (Diatomeae, Kieselalgen) 511		
21.2.5.4	Klasse Phaeophyceae (Braunalgen) 512		
21.2.6	Subregnum Chlorobionta 513		
21.2.6.1	Abteilung Chlorophyta 513		
21.2.6.2	Anhang zur Abteilung Chlorophyta: Abteilung Euglenophyta 518		
21.2.6.3	Abteilung Streptophyta, Unterabteilung Streptophytina 518		
21.3	Ausblick auf die „höheren Pflanzen“ 521 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 522 Weiterführende Literatur 523		
			22 Der Übergang zum Landleben 525
22.1	Generelle Probleme und deren Lösung beim Übergang der Pflanzen vom Wasser- zum Landleben 525		
22.1.1	Lagerpflanzen (Thallophyten) und Sprosspflanzen (Kormophyten) 525		
22.1.2	Erfordernisse des Lebens an Land 525		
22.2	Ur-Landpflanzen und von ihnen ausgehende Evolutionstendenzen 528		
22.3	Moose 530		
22.3.1	Allgemeine Merkmale 530		
22.3.2	Systematik und Phylogenie der Moose 530		
22.3.2.1	Thallose und foliose Lebermoose (Marchantiophytina) 533		
22.3.2.2	Laubmoose (Bryophytina) 534		
22.3.2.3	Hornmoose (Antocerotophytina) 537		
22.3.3	Fortpflanzung und Vermehrung der Moose 540		
22.3.4	Wasserhaushalt und Lebensweise der Moose 544		
22.4	Evolution der Sprosspflanzen im Hinblick auf den Übergang zum Landleben 545		
22.4.1	Rhynia – eine ursprüngliche Sprosspflanze 545		
22.4.2	Telomtheorie 546		
22.4.3	Stelärtheorie 548		
22.4.4	Evolution der höheren Landpflanzen im Anschluss an die Landnahme 549 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 550 Weiterführende Literatur 550		
			23 Schleimpilze und Pilze 553
23.1	Ernährungsweise 553		
23.2	Strukturelle Merkmale von Pilzen 553		
23.3	Vorkommen der Pilze 556		
23.4	Bedeutung der Pilze 556		
23.5	Ein systematischer Überblick 557		
23.5.1	Organisationsform Schleimpilze 557		
23.5.2	Organisationsform Pilze 562		
23.5.2.1	Abteilung Oomycota 563		
23.5.2.2	Subregnum Mycobionta 563 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 582 Weiterführende Literatur 583		

24 Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten 585

24.1 Pteridophytina: Evolution der Blüten 586
 24.1.1 Vegetative Entwicklungstendenzen 586
 24.1.1.1 Gametophyten 586
 24.1.1.2 Sporophyten 587
 24.1.2 Generative Entwicklungstendenzen 591
 24.1.2.1 Sporophylle, Sporangien und die Evolution von Blüten 591
 24.1.2.2 Megasporen, Megaprothallien und die Evolution von Samen 597
 24.2 Gymnospermen: Evolution der Samen 602
 24.2.1 Pflanzengestalten der Gymnospermen 602
 24.2.2 Blüten der Gymnospermen 607
 24.2.3 Generationswechsel der Gymnospermen 609
 24.2.4 Phylogenetische Tendenzen: Die Bedeutung der Evolution der Samen 614
 24.3 Angiospermen: Evolution der Früchte 615
 24.3.1 Das Auftreten der Angiospermen im Neophytikum: Die Angiospermenzeit 615
 24.3.2 Der versteckte Generationswechsel der Angiospermen 616
 24.3.2.1 Staubblätter und Pollenkörner 617
 24.3.2.2 Fruchtknoten und Samenanlagen 618
 24.3.2.3 Bestäubung, Befruchtung, Samen- und Fruchtbildung 620
 24.3.3 Mannigfaltigkeit der Bestäubungsmechanismen 622
 24.3.4 Mannigfaltigkeit der Früchte 628
 24.3.5 Entwicklungstendenzen im Blütenbau der Angiospermen 631
 24.3.6 Gliederung der Angiospermen: Klasse Magnoliopsida 631
 24.4 Zusammenfassender Überblick über die Klassen der Pteridophytina und Spermatophytina 631
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 636
 Weiterführende Literatur 638

Teil D: Pflanzenorgane und Funktionen

25 Die Wurzel 641

25.1 Der äußere Bau der Wurzeln 641
 25.2 Der innere Bau der Wurzeln 643
 25.2.1 Wurzelhaube 644
 25.2.2 Der Vegetationspunkt der Wurzel 644
 25.2.3 Die Streckungs- und Differenzierungszone 650
 25.2.4 Die Wurzelhaarzone 651

25.3 Seitenwurzeln 653
 25.4 Das sekundäre Dickenwachstum der Wurzel 654
 25.5 Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln 656
 25.5.1 Boden 656
 25.5.2 Radialer Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Wurzeln 657
 25.6 Die Metamorphosen der Wurzel 658
 25.7 Signalübertragung in der Rhizosphäre: Allelopathie 662
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 665
 Weiterführende Literatur 666

26 Die Sprossachse 669

26.1 Die äußere Gliederung der Sprossachse 669
 26.2 Die Verzweigung der Sprossachse 671
 26.3 Der Vegetationskegel 673
 26.3.1 Regulation der Stammzellenpopulation 677
 26.3.2 Determination, Differenzierung und Streckung der vom SAM abgegebenen Zellen 679
 26.4 Der Bau der primären Sprossachse 681
 26.4.1 Gewebe der primären Sprossachse 681
 26.4.2 Leitbündel 683
 26.4.2.1 Xylem 683
 26.4.2.2 Phloem 686
 26.4.2.3 Anordnung der Leitbündel 689
 26.5 Das sekundäre Dickenwachstum 690
 26.5.1 Das Kambium 690
 26.5.2 Holz 694
 26.5.3 Sekundäre Rinde (Bast) 698
 26.5.4 Sekundäres und tertiäres Abschlussgewebe 699
 26.5.5 Sekundäres Dickenwachstum der Monokotyledonen 703
 26.6 Die Metamorphosen der Sprossachse 704
 26.7 Die physiologischen Leistungen der Sprossachse 707
 26.7.1 Wassertransport im Xylem 707
 26.7.1.1 Transpiration 707
 26.7.1.2 Transpirationsstrom 708
 26.7.1.3 Kräftebedarf 709
 26.7.1.4 Kohäsion und Adhäsion der Wassermoleküle im Xylem 710
 26.7.1.5 Wasser- und Nährsalzversorgung durch die Leitbahnen des Xylems 710
 26.7.1.6 Xylemtransport unter Druck: Guttation 711
 26.7.2 Ferntransport der Assimilate im Phloem 711
 26.7.2.1 Transportierte Stoffe 712
 26.7.2.2 Mechanismus des Assimilattransports 713
 26.7.2.3 Beladen und Entladen des Phloems 714
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 716
 Weiterführende Literatur 718

29.2.4.2 Grünalgen als Endosymbionten 843
 29.2.4.3 Diebische Schnecken: Die Kleptochloroplasten 844
 29.3 Parasitismus 845
 29.3.1 Halbschmarotzer (Hemiparasiten) 845
 29.3.2 Vollschmarotzer (Holoparasiten) 849
 29.4 Pflanzenkrankheiten 852
 29.4.1 Phytopathogenese 852
 29.4.2 Krankheitserreger bei Pflanzen: Phytopathogene 853
 29.4.2.1 Phytopathogene Pilze 855
 29.4.2.2 Phytopathogene Bakterien 855
 29.4.2.3 Phytopathogene Viren und Viroide 855
 29.4.3 Die Infektion 857
 29.4.4 Die Abwehr 858
 29.4.4.1 Präformierte Abwehrmechanismen 858
 29.4.4.2 Induzierbare Abwehrmechanismen 858
 29.4.5 Chemische Waffen des Angreifers:
 Lytische Enzyme, Phytotoxine, Phytohormone 862
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 864
 Weiterführende Literatur 865

Teil E: Pflanzen in ihren Lebensräumen

30 Allgemeine Pflanzenökologie 869

30.1 Inhalt und Geschichte des Ökologie-Begriffs 869
 30.2 Autökologie: Der Einzelorganismus in seiner Umwelt 871
 30.2.1 Standort und Standortfaktoren 871
 30.2.2 Grundfragen der Autökologie 872
 30.3 Synökologie: Die Pflanze als Bestandteil eines biologischen Systems 873
 30.3.1 Der Biotop 874
 30.3.2 Die Biozönose 874
 30.3.2.1 Biotische Faktoren 874
 30.3.2.2 Strukturierung von Biozönosen 875
 30.3.2.3 Konkurrenz und ökologische Nische 877
 30.3.3 Die Ökosysteme und ihre Stoffkreisläufe 880
 30.3.3.1 Stoff - und Energieflüsse in Ökosystemen 880
 30.3.3.2 Nahrungsnetze und Nahrungskreisläufe 885
 30.4 Populationsökologie 887
 30.4.1 Strukturmerkmale einer Population: Abundanz, Dispersion, Altersstruktur 888
 30.4.2 Wachstum von Populationen 890
 30.4.3 Genetische Aspekte der Populationsökologie 892
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 898
 Weiterführende Literatur 899

31 Vegetation der Erde: Horizontale und vertikale Gliederung 901

31.1 Die Bedeutung des Klimas und daraus abgeleitete Grundbegriffe 901
 31.2 Einzeldarstellungen der Zonobiome und Vegetationszonen 908
 31.2.1 Das äquatoriale Zonobiom (I): Immergrüne tropische Feuchtwälder 908
 31.2.2 Das tropische Zonobiom (II): Tropische Wälder und Savannen 911
 31.2.3 Tropische Pedobiome, besonders Mangroven 916
 31.2.4 Das subtropisch-aride Zonobiom (III): Wüstenvegetation 919
 31.2.5 Das Zonobiom des mediterranen Klimatyps (IV): Hartlaubvegetation 924
 31.2.6 Warm und kalt temperierte Zonobiome (V und VIII): Temperate Regenwälder 925
 31.2.7 Typisch temperiertes nemorales Zonobiom (VI): Sommergrüne Laubwälder 926
 31.2.8 Arid temperiertes kontinentales Zonobiom (VII): Steppen und Wüsten 927
 31.2.9 Das kalt temperierte, boreale Zonobiom (VIII): Immergrüne Nadelwälder 928
 31.2.10 Arktisch/antarktisches Zonobiom (IX): Tundra 929
 31.2.11 Arktische und antarktische Kältewüsten 929
 31.2.12 Temperate Pedobiome 931
 31.2.13 Die azonale Vegetation der Orobioime: Gebirge 931
 31.2.13.1 Die Alpen 931
 31.2.13.2 Tropische Hochgebirge 933
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 936
 Weiterführende Literatur 937

32 Pflanzensoziologie 939

32.1 Definition des Begriffs und Forschungsziele 939
 32.2 Die pflanzensoziologische Methode 939
 32.2.1 Die Vegetationsaufnahme 939
 32.2.2 Herausarbeiten der floristischen Ähnlichkeit von Pflanzengemeinschaften 941
 32.2.3 Systematisierung von Pflanzengesellschaften 943
 32.2.4 Korrelation zwischen Pflanzengesellschaften und den ökologischen Standortbestimmungen 946
 32.2.5 „Vergesellschaftung der Gesellschaften“: Sigmasoziologie 948
 32.2.6 Stadtökologie 948
 32.3 Dynamik von Pflanzengesellschaften: Sukzession 949
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 951
 Weiterführende Literatur 951

33 Umweltfaktoren 953

- 33.1 Umweltfaktoren als Substrate und Energiequellen, als Stressoren und als Signale 953
- 33.2 Das biologische Stresskonzept 954
- 33.3 Interaktionen der physikalischen Umweltfaktoren 955
- 33.4 Spezielle Anpassungen 958
 - 33.4.1 Wasser 958
 - 33.4.1.1 Überflutung 958
 - 33.4.1.2 Austrocknung 959
 - 33.4.2 Temperatur 960
 - 33.4.2.1 Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge 960
 - 33.4.2.2 Kälte- und Frosthärtung 961

Zusammenfassung und Übungsaufgaben 963

Teil F: Signal-Reaktions-Koppelungen

34 Wachstum, Entwicklung, Altern und Tod 967

- 34.1 Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen 967
 - 34.2 Symmetriebrechung und Polaritätsinduktion 969
 - 34.3 Differenzierung, Korrelationen und Musterbildung 973
 - 34.4 Zell- und Gewebekulturen und die Totipotenz somatischer Zellen 975
 - 34.5 Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung, zum Altern und zum Tod 976
 - 34.5.1 Samenkeimung 976
 - 34.5.2 Fruchtwachstum und Samenbildung 978
 - 34.5.3 Programmierter Zelltod (Apoptose) 979
 - 34.5.4 Seneszenz und Abscission 980
 - 34.5.5 Altern und Tod der ganzen Pflanze 981
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 983
Weiterführende Literatur 984

35 Signale: Eingang und Verarbeitung 987

- 35.1 Physikalische Außenfaktoren 987
 - 35.1.1 Die Organe der Reizaufnahme 987
 - 35.1.2 Die physikalischen Außenfaktoren Temperatur und Licht 989

- 35.1.2.1 Signalwirkung der Temperatur: Stratifikation und Vernalisation 989
- 35.1.2.2 Lichtwirkungen 990
- 35.2 Ein molekulargenetisches Regulationsnetz: Verarbeitung von Temperatur- und Lichtsignalen zur Blühinduktion 1001
- 35.3 Primäre und sekundäre molekulare Botschafter und Signalnetze 1003
 - 35.3.1 Primäre molekulare Botschafter: Die Phytohormone 1003
 - 35.3.1.1 Die Botschafternatur der Phytohormone: Signaltransport 1003
 - 35.3.1.2 Die chemische Charakterisierung der Phytohormone 1005
 - 35.3.1.3 Die Rezeptoren der Phytohormone 1007
 - 35.3.1.4 Die Wirkungen der Phytohormone 1010
 - 35.3.1.5 Der Nachweis von Phytohormonen: Biologische Tests 1012
 - 35.3.1.6 Die Wirkungsweise der Phytohormone: Molekulares Signalnetz 1013
 - 35.3.2 Sekundäre molekulare Botschafter 1018
- 35.4 Die Ausbreitung molekularer Signale und Musterbildung 1020
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1023
 - Weiterführende Literatur 1025

36 Physikalische Signale 1027

- 36.1 Aktionspotenziale 1027
- 36.2 Erregungsleitung 1029
- 36.3 Reaktionen 1033
- 36.4 Formative Wirkungen 1034
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1036
 - Weiterführende Literatur 1036

37 Die Ausnutzung des Lebensraums: Die Bewegungen 1039

- 37.1 Einteilungsprinzipien 1039
- 37.2 Reizarten 1039
- 37.3 Äußerer Bewegungsverlauf und Reaktionsarten 1040
- 37.4 Bewegungsmechanismen 1042
- 37.5 Freie Ortsbewegungen 1046
 - 37.5.1 Chemotaxis 1046
 - 37.5.2 Phototaxis 1051
- 37.6 Tropistische Bewegungen an den Standort gebundener Pflanzen 1055
 - 37.6.1 Gravitropismus 1055
 - 37.6.1.1 Nachweis des Gravitropismus 1056

- 37.6.1.2 Reizaufnahme und Bewegungsmechanismus 1057
- 37.6.2 Phototropismus 1061
 - 37.6.2.1 Photorezeptoren lichtgesteuerter Bewegungsreaktionen 1061
 - 37.6.2.2 Linsenwirkungen beim positiven Phototropismus von Pilzen 1062
 - 37.6.2.3 Positiver Phototropismus von Farn-Chloronemen: Polarotropismus 1062
 - 37.6.2.4 Der Phototropismus höherer Pflanzen 1063
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1065
 - Weiterführende Literatur 1066

38 Chronobiologie 1069

- 38.1 Historische Reminiszenzen 1069
- 38.2 Grundbegriffe 1071
- 38.3 Phänomene 1073
- 38.4 Ultradiane Rhythmen 1074
- 38.5 Circadiane Rhythmen 1075
- 38.6 Harmonische Schwingungen, stochastische Resonanz und deterministisches Chaos 1077
 - 38.6.1 Stochastische Resonanz 1078
 - 38.6.2 Deterministisches Chaos 1080
- 38.7 Die Regulationsnetzwerke circadianer Rhythmik 1081
 - 38.7.1 Eingangs-, Oszillator- und Ausgangsnetzwerke 1081
 - 38.7.2 Genetische Fixierung der Periodenlänge 1083
 - 38.7.3 Die biologische Uhr als molekulares Rückkoppelungssystem mit Genregulation 1083
- 38.8 Eine einzige zentrale Uhr oder viele selbstständige Oszillatoren? 1086
 - 38.8.1 Systeme von Oszillatoren 1086
 - 38.8.2 Unterschiedliche Typen von Oszillatoren 1087
 - 38.8.3 Viele Kopien ein und desselben Oszillators 1089
- 38.9 Funktionelle Bedeutung und Evolution der biologischen Uhren 1091
 - 38.9.1 Evolution der biologischen Uhren 1091
 - 38.9.2 Funktionen biologischer Uhren 1092
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1093
 - Weiterführende Literatur 1094

39 Nichtlineare Dynamik und Systembiologie 1097

- 39.1 Vorbemerkung und Begriffe 1097
- 39.2 Nichtlineare Dynamik und Netzwerke 1098
- 39.3 Die „Omics“ der Systembiologie und die Notwendigkeit theoretischer Ansätze 1099

- 39.4 Kippende Zustände: Musterbildung durch Synchronisation/Desynchronisation von Oszillatoren 1102
- 39.5 Deterministisches Chaos: Attraktoren und Regulation 1105
- 39.6 Selbstähnlichkeit fraktaler Strukturen 1107
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1109
 - Weiterführende Literatur 1109

Teil G: Pflanzen und aktuelle Herausforderungen

40 Motive für die Arbeit mit Pflanzen 1113

- 40.1 Ursprünge und Ausblicke 1113
 - 40.1.1 Historische Wurzeln 1113
 - 40.1.2 Fragen und Antworten 1115
- 40.2 Die Nutzung der Primärproduktion der Pflanzen 1116
- 40.3 Der Verlust von Anbauflächen und die Nutzung extremer Standorte 1118
- 40.4 Ein Beispiel: Sturzflutlandwirtschaft in der Wüste 1119
- 40.5 Energieversorgung 1123
- 40.6 Globale Veränderungen 1125
 - 40.6.1 Diagnosen 1125
 - 40.6.2 Biodiversität 1126
 - 40.6.3 Klimaänderungen 1130
 - Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1134
 - Weiterführende Literatur 1135

41 Der Weg von der konventionellen zur molekularen Biotechnologie: Neue Verfahren der Gewinnung pflanzlicher Produkte 1137

- 41.1 Sammler 1137
- 41.2 Pflanzenbauer 1138
- 41.3 Biotechnologie unabhängig von der molekularbiologischen Revolution 1139
 - 41.3.1 Konventionelle Pflanzenzüchtung: Künstliche Selektion 1139
 - 41.3.2 Neue Verfahren der konventionellen Biotechnologie 1142
 - 41.3.2.1 Von der Hydrokultur zur Gewebekultur 1142
 - 41.3.2.2 Haploidenzüchtung 1142
 - 41.3.2.3 Somatische Hybridisierung 1143
 - 41.4 Molekulare Biotechnologie 1144
 - 41.4.1 Isolierung und Klonierung von Genen 1144
 - 41.4.2 Transformation: Neue Eigenschaften in Empfängerpflanzen 1146

XX Inhaltsverzeichnis

- 41.4.2.1 Zielorte: Kerngenom und Plastidengenom 1146
- 41.4.2.2 Wege der Transformation 1146
- 41.4.2.3 Agrobacterium tumefaciens und sein Plasmid als Vektor für den Gentransfer 1146
- 41.4.3 Unterdrückung vorhandener Eigenschaften:
Die Antisense- und
die RNA-Interferenz-Technik 1149
- 41.4.4 Selektion, Regeneration und Austesten transgener Pflanzen 1149
- 41.5 Neue Produkte der molekularbiologischen Revolution 1152
- 41.6 Nutzen und Risiken, Segen und Fluch:
Die Ambivalenz unseres Tuns 1153
Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1155
Weiterführende Literatur 1156

42 Pflanzen als Ideengeber für Problemlösungen in der Technik: Bionik 1159

- 42.1 Was ist Bionik? 1159
 - 42.1.1 Historische Aspekte 1159
 - 42.1.2 Merkmale der Bionik 1159
 - 42.1.3 Vorgehensweisen der Bionik 1162
- 42.2 Abstraktions-Bionik („bottom-up approach“) 1164
 - 42.2.1 Der Klettverschluss 1165
 - 42.2.2 Der Selbstreinigungseffekt („Lotuseffekt“) 1165
 - 42.2.3 Der „technische Pflanzenhalm“ 1168
 - 42.2.4 Kieselalgen als Ideengeber 1169
- 42.3 Analogie-Bionik („top-down approach“) 1171
 - 42.3.1 Strukturen mit Binnendruck: Der Pneu 1172
 - 42.3.2 Schwachstellen in technischen Konstruktionen vermeiden: Bäume als Vorbild 1172
 - 42.3.3 Von den Pflanzen das Fliegen lernen 1174
 - 42.3.4 Licht: Nutzung einer unerschöpflichen Energiequelle 1175
 - 42.3.5 Analogie-Bionik auf molekularer Ebene 1177
 - 42.3.6 Die Evolution als Vorbild für Optimierungsverfahren 1178
- 42.4 Grenzen der Bionik 1179
Zusammenfassung und Übungsaufgaben 1180
Weiterführende Literatur 1181