

H. Mohr

Lehrbuch der
Pflanzenphysiologie

Mit 397 Abbildungen



Springer-Verlag Berlin · Heidelberg · New York 1969

ISBN 978-3-642-53018-0

ISBN 978-3-642-53017-3 (eBook)

DOI 10.1007/978-3-642-53017-3

Kein Teil dieses Buches darf ohne schriftliche Genehmigung des Springer-Verlages übersetzt oder in irgendeiner Form vervielfältigt werden. © by Springer-Verlag Berlin · Heidelberg 1969. Library of Congress Catalog Card Number 69-15932.

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1969

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Titel-Nr. 1544

An den Studenten

Für einen Studenten, der die Anfängervorlesungen der verschiedenen naturwissenschaftlichen Disziplinen absolviert hat, dürfte das vorliegende Buch ohne Schwierigkeiten verständlich sein. Wer dennoch auf unbekannte Begriffe und Zusammenhänge stößt, kann zum Beispiel in den folgenden Büchern (am besten in der jeweils neuesten Auflage) seine Kenntnisse ergänzen:

NULTSCH, W.: Allgemeine Botanik. Stuttgart: Georg Thieme.

Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart: Gustav Fischer.

SITTE, P.: Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Jena: Gustav Fischer.

HUBER, B.: Grundzüge der Pflanzenanatomie. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

BRESCH, C.: Klassische und molekulare Genetik. Berlin-Heidelberg-New York: Springer.

KARLSON, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie. Stuttgart: Georg Thieme.

Vermutlich ist das vorliegende Buch nicht frei von Fehlern. Es ist heutzutage nicht leicht für einen einzelnen, das Gesamtgebiet der Pflanzenphysiologie zu überblicken. Deshalb ist zu erwarten, daß die jeweils kompetenten Fachgenossen mit den einzelnen Kapiteln unzufrieden sein werden. Die Vorteile, die eine Darstellung des Gesamtgebiets aus einer Hand mit sich bringt, überwiegen jedoch — so scheint es dem Autor — die kaum vermeidbaren Defekte.

Die Abgrenzung gegenüber der „Biochemie der Pflanze“ machte naturgemäß einige Schwierigkeiten. Ich ging schließlich davon aus, daß das „Kurze Lehrbuch der Biochemie“ von P. KARLSON den meisten Studenten zur Verfügung steht. Außerdem wurde berücksichtigt, daß in absehbarer Zeit im Springer-Verlag eine „Einführung in die Biochemie der Pflanzen“ erscheinen soll. Eine Disposition des geplanten Textes stand mir zur Verfügung.

Die Originalliteratur ist bevorzugt im Zusammenhang mit Abbildungen und Tabellen zitiert. Außerdem sind am Ende jedes Kapitels einige neuere zusammenfassende Darstellungen, wenn möglich deutschsprachige, angegeben, die für ein vertieftes Studium geeignet erscheinen. Auf diese Weise kann der Student leicht zu der Originalliteratur gelangen, ohne daß man den Text mit Referenzen beladen müßte. — Der Autor hat versucht, ausgewählte Daten, Hypothesen und Theorien der pflanzenphysiologischen Forschung derart zu ordnen, daß sie einem Biologiestudenten der mittleren Semester leicht zugänglich sind. Der rapide Erkenntnisfortschritt auf vielen Gebieten der Pflanzenphysiologie hat diesen Versuch zu einem mühsamen Unternehmen gemacht.

Das Buch ist einheitlich illustriert. Alle Vorlagen wurden von Frau DORIS STACH mit der jeweils angemessenen Technik umgezeichnet. Es hat sich als günstig erwiesen, auf die Wiedergabe von Photographien zu verzichten. Die relevante Information der Photographien wurde von Frau STACH auf Zeichnungen übertragen. — Frau DORIS

STACH habe ich herzlich zu danken. Ohne ihre Fähigkeiten und ohne ihr Engagement wäre das Buch nicht zustande gekommen.

Einige Fachgenossen haben mich durch Ratschläge, Kritik und Information unterstützt. Besonders dankbar bin ich in diesem Zusammenhang den Herren PETER SITTE, PETER SCHOPFER, KARL-ERNST FRIEDERICH und HANS KÖSSEL. PETER SCHOPFER, dem ich besonders viel verdanke, hat das ganze Manuskript kritisch durchgesehen. — Frau Dr. HELGA KASEMIR und Frau VIKTORIA ULMER haben mit geholfen, das Manuskript druckfertig zu machen. Auch ihnen gilt mein herzlicher Dank.

Freiburg i. Br., Mai 1968

H. MOHR

Inhaltsverzeichnis

Das Ziel dieses Buches	XV
I. Die Zelle	1
1. Die Zelle und die Evolution	1
2. Die Pflanzenzelle	1
3. Struktur und Funktion	2
4. Hilfsmittel der Strukturforschung	2
5. Die fraktionierende Zentrifugierung	4
6. Zellmodelle embryonaler Zellen	6
7. Das Modell einer spezialisierten Pflanzenzelle	19
8. Das Phänomen der Kompartimentierung	21
II. Rekapitulationen	22
1. Begründung	22
2. Der 1. Hauptsatz der Thermodynamik	23
3. Der 2. Hauptsatz der Thermodynamik	23
4. Freie Energie	24
5. ATP und „gekoppelte Reaktionen“	27
6. Redoxsysteme und Redoxpotential	29
7. Die biologische Katalyse	33
8. Fließgleichgewichte	39
III. Die genetische Information	41
1. Lokalisation der genetischen Information in der Zelle	41
2. Chromosomenmodelle	42
3. Der Nucleolus	47
4. Die DNS der Chloroplasten und der Mitochondrien	48
5. Das Plasmon	49
IV. Proteinsynthese	50
1. Das Credo der Molekularbiologie	50
2. Das Ribosomen-Modell	51
3. Die RNS der Zelle	52
4. Proteinsynthese im Cytoplasma kernhaltiger Zellen	54
5. Proteinsynthese in den Chloroplasten	58
6. Die intracelluläre Regulation der Proteinsynthese	59
a) Das Problem	59
b) Bakterienzellen	61
c) Kernhaltige Zellen	64
d) Chloroplasten	67
V. Kern-Plasma-Beziehungen bei <i>Acetabularia</i>	69
1. Das Objekt	69
2. Die Vorteile von <i>Acetabularia</i>	71
3. Einige Beobachtungen zum Einfluß des Plasmas auf den Kern	71
4. Die Bedeutung des Kerns für die spezifische Morphogenese	72

a) Zwei grundlegende Experimente	72
b) Interspezifische Kernübertragungen	74
c) Die biochemische Natur der „morphogenetischen Substanzen“	75
d) Kernabhängige spezifische Enzymsynthese	76
5. Einschränkungen	77
VI. Entwicklungsphysiologie vielzelliger Systeme	77
1. Grundlegende Phänomene	77
2. Quantitative Aspekte des Wachstums	80
a) Die Messung des Wachstums	80
b) Einige Beispiele	81
i) 1. Beispiel: Das Wachstum des Hypokotyls der Keimlinge von <i>Sin-</i> <i>apis alba</i> L.	81
ii) 2. Beispiel: Das Wachstum der Frucht einer Kürbispflanze, <i>Cucurbita</i> <i>pepo</i> L.	86
iii) 3. Beispiel: Das Wachstum der Gametophyten von <i>Dryopteris filix-</i> <i>mas</i> (L.) SCHOTT.	87
iv) 4. Beispiel: Das Wachstum einer Zellsuspension (Beispiel: <i>Chlorella</i> <i>vulgaris</i>)	88
c) Die Tragweite von Wachstumsfunktionen	89
d) Allometrisches Wachstum	90
i) Das allometrische Wachstum von Flaschenkürbissen, <i>Lagenaria spec.</i>	90
ii) Das allometrische Wachstum von Farngametophyten, <i>Dryopteris filix-</i> <i>mas</i> (L.) SCHOTT.	91
iii) Die allometrische Gleichung	92
3. Die Regulation des Zellwachstums	93
a) Zellteilung und Zellwachstum	93
b) Geeignete Objekte	93
c) Der physiologische Nachweis eines Wuchshormons	94
d) Die biochemische Natur des Auxins	97
e) Faktorenanalyse des Zellwachstums	97
f) Biologische Testverfahren für den Nachweis von Auxin	98
g) Das allgemeine Vorkommen von Auxinen	100
h) Die „multiple Wirkung“ der IES	100
i) Synthetische Auxine	103
k) Die Wirkungsweise der IES	104
i) Eine formale Betrachtung	104
ii) Die molekulare Ebene	104
l) Ein kritischer Zusatz	106
4. Die Regulation der Zellteilung	108
a) Problemstellung	108
b) Biochemische Aspekte der Mitose	109
c) Die Regulation der Mitoseaktivität	111
d) Die Regulation der Teilungsebene	112
i) Sporenkeimung bei <i>Equisetum spec.</i>	112
ii) Photomorphogenese bei Farngametophyten	114
5. Vorläufige Zusammenfassung	114
6. Das Problem der Differenzierung	115
7. Der Nachweis der Omnipotenz differenzierter Zellen	117
a) Regenerationsexperimente an Farnprothallien	117
b) Regenerationsexperimente an Begonienblättern	118
c) Regeneration in vitro aus isolierten Einzelzellen von <i>Daucus carota</i> L.	118
8. Ein Nachtrag zum Problem der Differenzierung	121
9. Modifizierende Faktoren	121

A. Organismuseigene modifizierende Faktoren	121
a) Primäre Differenzierung durch die Polarität der Mutterzelle. (Beispiel: Gonosporenceimung bei <i>Equisetum spec.</i>)	123
b) Der physiologische Nachweis organismuseigener modifizierender Faktoren bei der Entwicklung eines Thallus. (Einfaches Beispiel: Keimlinge von <i>Fucus spec.</i>)	124
i) Das Objekt	124
ii) Experimente	124
c) Ein weiteres Beispiel für korrelative Hemmung	126
d) Hormone als „organismuseigene modifizierende Faktoren“	127
i) Die Entdeckung der Gibberelline	127
ii) Physiologische Effekte der Gibberelline	128
iii) Die molekulare Basis der Hormonwirkungen	129
iv) Genphysiologische Gesichtspunkte	133
e) Weitere Beispiele für Korrelationen im Kormus	134
i) Organkultur einer Wurzel	134
ii) Organkulturen von Blättern	136
f) Umdifferenzierungen (= Änderungen der Modifikation)	137
i) Die Bildung des interfasciculären Kambiums	137
ii) Regeneration von Xylemsträngen in Sproßachsen von Coleuspflanzen	138
g) Aufhebung der „normalen“ Korrelationen	138
i) Bildung von Gallen	138
ii) Bildung von Tumoren („Krebsen“)	139
α) Wurzelhalsgallen	140
β) Genetische Tumoren	141
B. Modifizierende Außenfaktoren	143
a) Licht	143
b) Einige Phänomene	144
i) Das Etiolement von Keimpflanzen (<i>Sinapis alba</i> L.)	144
ii) Das Etiolement der Kartoffelsprosse (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	144
iii) Ein Beispiel aus dem Freiland (<i>Gentiana campestris</i> L.)	144
c) Photomorphosen des Senfkeimlings (<i>Sinapis alba</i> L.)	146
i) Terminologische Vorbemerkungen	146
ii) Einige instruktive Photomorphosen	147
iii) Genphysiologische Gesichtspunkte	148
d) Das Reversible Hellrot-Dunkelrot-Photoreaktionssystem	148
i) Die Ausarbeitung von Wirkungsspektren	148
ii) Ein erstes Beispiel: Die Keimung „lichtbedürftiger“ Achänen von <i>Lactuca sativa</i> L., cv. Grand Rapids	149
iii) Ein zweites Beispiel: Die Keimung von Farnsporen (<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) SCHOTT.)	151
iv) Ein drittes Beispiel: Das Sproßachsenwachstum bei grünen Bohnenpflanzen (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	153
e) Phytochrom	154
i) Allgemeine Charakterisierung	154
ii) Einige Angaben zur Biochemie des Phytochroms	156
iii) Die Lokalisation des Phytochroms in der Zelle	157
iv) Die Instabilität des Phytochrom 730	157
v) „Hochenergiereaktion“ und Phytochrom	157
vi) Kinetische Studien zur Photomorphogenese im Dunkelrot-Dauerlicht: Eine Rechtfertigung für den nächsten Abschnitt	162
f) Die Photomorphogenese des Senfkeimlings (<i>Sinapis alba</i> L.)	162
i) Das Objekt	162
ii) Das Problem	163
iii) 3 Kategorien von Photomorphosen	164

α)	Positive Photomorphosen	164
β)	Negative Photomorphosen	164
γ)	Komplexe Photomorphosen	164
iv)	Deutung der positiven Photomorphosen durch differentielle Genaktivierung	165
v)	Die phytochrom-induzierte Anthocyan synthese als Prototyp einer „positiven Photomorphose“	166
vi)	Phytochrom-induzierte Enzymsynthese	170
vii)	Schwierigkeiten	172
viii)	Mögliche Deutung der negativen Photomorphosen	172
ix)	Die Koordination der Photomorphosen	173
10.	Blütenbildung	174
a)	Das Phänomen	174
b)	Genphysiologische Deutung	175
i)	Die autonome Umsteuerung des Vegetationspunktes	175
ii)	Die Umsteuerung des Vegetationspunktes durch ein Blühormon	175
c)	Photoperiodismus	177
i)	Phänomene	177
α)	Obligatorische Kurztagpflanzen	177
β)	Obligatorische Langtagpflanzen	178
ii)	Die photoperiodische „Induktion“ der Blütenbildung	179
iii)	Pfropfexperimente	179
α)	Die Pfropfung als Technik der Pflanzenphysiologie	179
β)	Pfropfexperimente und Florigen	179
iv)	Die Bedeutung des Phytochroms	180
α)	Phänomene	180
β)	Die Wirkungsspektren des Zusatzlichtes	181
γ)	Genphysiologische Gesichtspunkte: eine Spekulation	182
δ)	Endogene Rhythmik und Blütenbildung	182
v)	Ein spezifischer Blaulichteffekt	183
11.	Blütenbildung und Gibberelline	184
12.	Vernalisation	184
i)	Vernalisation beim Wintergetreide	184
ii)	Vernalisation bei biannuellen Rosettenpflanzen	185
13.	Einige weitere Temperatureffekte	187
i)	Thermoperiodismus	187
ii)	Beendigung der Knospenruhe durch Kältebehandlung	188
14.	Photoperiodische Phänomene unabhängig von der Blütenbildung	188
i)	Photoperiodische Steuerung der Bildung von Kartoffelknollen	188
ii)	Photoperiodische Steuerung des Aktivitätszustandes von Vegetationspunkten bei Holzpflanzen	189
15.	„Hormonale“ Integration bei der geschlechtlichen Fortpflanzung	191
i)	Das Objekt	191
ii)	Hormonwirkungen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung von <i>Oedogonium spec.</i>	192
16.	Aspekte einer Physiologie des Generationswechsels	193
i)	Das Problem	193
ii)	Geeignete Objekte (leptosporangiate Farne; Filices)	194
iii)	Generationswechsel und Kernphasenwechsel	194
α)	Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Daten	194
β)	Experimentelle Daten	195
iv)	Baumfarn und Rhizomfarn: Ein Vergleich	195
v)	Das Verhalten isolierter Zygoten und isolierter junger Sporophyten	197

vi)	Die obligatorische Photomorphogenese der Farngametophyten	197
a)	Die Grundphänomene	197
β)	Das Wirkungsspektrum	199
γ)	Genphysiologische Deutung der Blaulichtwirkung	200
VII.	Wirkungen ultravioletter Strahlung	203
1.	Licht, Infrarot und Ultraviolett	203
2.	Der „inaktivierende“ Effekt des kurzwelligen UV	203
3.	Die selektive Inaktivierung der Chloroplastenbildung durch kurzwelliges UV (<i>Euglena gracilis</i>)	205
4.	Die Wirkung des kurzwelligen UV auf Blütenpflanzen (Beispiel: Dikotylen- Keimling)	206
5.	Der molekulare Mechanismus der UV-Wirkung	206
6.	Photoreaktivierung	209
a)	Das Phänomen	209
b)	Das Wirkungsspektrum der Photoreaktivierung	209
c)	Der molekulare Mechanismus	209
d)	Photoreaktivierung von Partialschäden	210
VIII.	Wirkungen ionisierender Strahlung	211
1.	Anregende und ionisierende Strahlung (eine Rekapitulation)	211
2.	Die Bedeutung ionisierender Strahlung für die experimentelle Biologie	212
3.	Typen ionisierender Strahlung	212
4.	Etwas über Ionisationen	212
5.	Zur Treffertheorie	214
6.	Einige Phänomene	215
a)	Bleibende Effekte	215
b)	Mehr oder minder reparable Effekte	215
c)	Ein anschauliches Beispiel für die unterschiedliche „Empfindlichkeit“ ver- schiedener Gewebe derselben Pflanze	217
IX.	Bewegungsphysiologie	217
1.	Zur Einführung	217
2.	Die freie Ortsbewegung	218
a)	Die Bewegung der Rhizome	218
b)	Die freie Ortsbewegung begeißelter monadoider Zellen	219
i)	Die Feinstruktur der Geißel	219
ii)	Die äußere Mechanik der Geißelbewegung	220
c)	Die gerichtete freie Ortsbewegung (Beispiel: Phototaxis)	222
i)	Die Phobo-Phototaxis	222
ii)	Die Topo-Phototaxis	223
α)	Die Einstellung in die Lichtrichtung (Beispiel: <i>Euglena spec.</i>)	223
β)	Wirkungsspektren der Topo-Phototaxis	224
3.	Wachstumsbewegungen	226
a)	Phototropismen	226
i)	Grundphänomene	226
α)	Der Dikotylenkeimling	226
β)	Das Farnchloronema	226
ii)	Der Polarotropismus	227
iii)	Der Phototropismus der Gramineenkoleoptile	231

α)	Grundlegende Phänomene	231
β)	Spitzenreaktion und Basiskrümmung	231
γ)	Die 1. positive Krümmung	233
δ)	Der Photoreceptor der 1. positiven Krümmung	235
iv)	Der Phototropismus des Dikotylenkeimlings	237
v)	Der Phototropismus von Sporangiophoren	238
α)	Ein günstiges Objekt	238
β)	Der Photoreceptor	238
γ)	Zum Reaktionsmechanismus	241
b)	Geotropismen	242
i)	Einige Beispiele	243
α)	Grundphänomene	243
β)	Das Verhalten von <i>Coleus</i> -Pflanzen auf dem Klinostaten	244
γ)	Die Blütenstiele von <i>Lilium martagon</i>	245
ii)	Die kausale Analyse an Koleoptilen und Sprossachsen	245
α)	Die Induktion der geotropischen Krümmung	245
β)	Das „Statolithen“-Konzept	246
γ)	Die Querverschiebung von Auxin	246
iii)	Experimente mit Wurzeln	249
c)	Der Chemotropismus der Pollenschläuche	250
d)	Rankenbewegungen	250
i)	Die „reizphysiologische“ Terminologie	250
ii)	Die Blattranken von <i>Bryonia dioica</i> (Zaunrübe)	250
iii)	Die haptotropische Krümmung und die Folgereaktionen	251
iv)	Einige Rankentypen	252
v)	Reizaufnahme und Reizleitung	254
X.	Aspekte der Zellphysiologie	254
1.	Struktur und Dynamik	254
a)	Dynamik des Grundplasmas	254
b)	Dynamik der Partikel	256
i)	Chloroplasten	256
ii)	Zellkern	256
c)	Chloroplastenbewegung	257
i)	Schwachlicht- und Starklichtstellung	257
ii)	Die Induktion der Schwachlichtbewegung bei <i>Mougeotia spec.</i>	258
2.	Zustand und Leistung der Zelle	259
a)	Die Vacuole	260
b)	Das Osmometer-Modell	260
c)	Die Anwendung des Osmometer-Modells auf die Zelle	261
d)	Turgescenz und Plasmolyse	263
e)	Die Messung des osmotischen Werts und der Saugkraft	263
i)	Die Bestimmung des osmotischen Werts durch „Grenzplasmolyse“	263
ii)	Die Bestimmung der Saugkraft	265
f)	Eine andere Formulierung für den Wasserzustand einer parenchymatischen Zelle	266
i)	Die Erniedrigung des Wasserpotentials	266
ii)	Der Begriff der „Hydratur“	267
g)	Turgorbewegungen	268
i)	Die Seismonastie und Photonastie von <i>Mimosa pudica</i> L.	268
α)	Die seismonastische Reaktion	269
β)	Die photonastische Reaktion	270
ii)	Die Stomabewegung	271
α)	Die Stomabewegung als Turgorbewegung	271
β)	Die Stomabewegung als Photonastie	272
iii)	Ein Beispiel für „Turgor-Schleuderbewegungen“	274

h) Eigenschaften der Plasmagrenzmembranen	275
i) Morphologische Gesichtspunkte	275
ii) Aufnahme von Molekülen	277
i) Ionenaufnahme	278
i) Aktive Aufnahme, Ionenakkumulation	278
α) Der freie Diffusionsraum (= apparent free space)	279
β) Die aktive Aufnahme	279
γ) Ionenaufnahme und Zellatmung	281
δ) Ein kritischer Zusatz	281
ii) Makroelemente	281
iii) Mikroelemente	282
k) Die Verwendung der Ionen im Plasma	283
i) Kationen	283
ii) Anionen	284
iii) Düngung	287
l) Drüsenzellen	287
i) Definition	287
ii) Einige Beispiele für Drüsenzellen	287
iii) Zum „Mechanismus“ der Sekretion	288
iv) Zusammenfassung	290
XI. Photosynthese	290
1. Die Bedeutung der Photosynthese	290
2. Pflanzenhabitus und Photosynthese	291
3. Gaswechselfvorgänge	292
4. Die Summenformel der Photosynthese	292
5. Die begrenzenden Faktoren der Photosynthese-Intensität	293
6. Der Quantenbedarf der Photosynthese	297
7. Absorptionsänderungen im Photosynthese-Apparat	298
8. Die Strukturen des Photosynthese-Apparates	299
a) Eine Rekapitulation	299
b) Lichtmikroskopische Daten	300
c) Elektronenmikroskopische Daten	301
d) Chloroplastenmodelle	301
e) Information zur Biochemie der Thylakoide	303
f) Das molekulare Strukturmodell	305
g) Morphogenese der Chloroplasten	308
h) Granafreie Chloroplasten	308
9. Photosynthetisch aktive Pigmente	308
a) Chlorophyll a, das Hauptpigment der Photosynthese	308
b) Die Bedeutung des Protochlorophylls	313
c) Akzessorische Pigmente im Photosynthese-Apparat	314
i) Chlorophyll b	314
ii) Carotinoide	315
iii) Biliproteine	317
10. Wirkungsspektren der Photosynthese	318
a) Wirkungsspektren bei grünen Pflanzen	318
b) Wirkungsspektren bei Rotalgen	320
11. Die photosynthetische Phosphorylierung und die Bildung von reduziertem Pyridinnucleotid	322

a) Der Ausgangspunkt	322
b) Eine a priori-Überlegung	323
c) Die Hill-Reaktion	323
d) Die Photophosphorylierung	324
e) Die neue Problemlage	324
12. Der photosynthetische Elektronentransport	325
13. Eine Zwischenbilanz	327
a) Struktur und Funktion	327
b) Lichtreaktionen und Dunkelreaktionen	327
14. Der Weg des Kohlenstoffs bei der Photosynthese	327
a) Der Calvincyclus	327
b) Nochmals: Ein Blick auf die Summenformel der Photosynthese	331
c) Einige Verfeinerungen zum Calvincyclus	331
i) Bildung von Aminosäuren	331
ii) Einfluß einer Blaulicht-abhängigen Photoreaktion auf den Weg des CO ₂ in den Chloroplasten	331
iii) Enzymaktivierung durch Licht	331
15. Photosynthese und Zellatmung	332
16. Die Photosynthese der Bakterien (ein Hinweis)	333
XII. Dissimilation	335
1. Terminologische Vorbemerkung	335
2. Die Summenformel der Zellatmung	335
3. Der respiratorische Gaswechsel	336
4. Einige physiologische Daten	337
a) Der Q ₁₀ der Zellatmung	337
b) Die Atmungsintensität verschiedener Pflanzen	338
c) Veränderungen der Atmungsintensität durch Phytochrom	339
d) Aerobe und anaerobe Dissimilation	340
5. Alkoholische Gärung und Glykolyse	340
a) Die alkoholische Gärung	340
b) Die Glykolyse	342
6. Strukturmodelle der Mitochondrien	343
7. Die oxydative Decarboxylierung des Pyruvats	345
8. Der Citronensäurecyclus	346
9. Die Atmungskette	347
a) Eine Übersicht	347
b) Ein Blick auf die Energiebilanz	348
c) Ein Blick auf die Regulation	348
10. Bilanz der aeroben Dissimilation	349
11. ATP-Bildung in lebendigen Systemen (eine Zusammenfassung)	349
12. Der Glyoxylsäurecyclus	349
13. Der Pentose-Phosphat-Cyclus	351
14. Andere Endoxydasen in pflanzlichen Geweben	351
XIII. Die Kreisläufe von Kohlenstoff und Sauerstoff	352
a) Allgemeine Gesichtspunkte	352
b) Der Mensch im Kreislauf von Sauerstoff und Kohlenstoff	354
XIV. Der Kreislauf des Stickstoffs	355
XV. Der Strom der Energie	356
XVI. Die Temperatur einer Pflanze	358
XVII. Ferntransport	361
1. Ferntransport von Wasser bei Landpflanzen	361
a) Wasserbilanz	361

b)	Erinnerungen	363
i)	Der Wasserzustand der Einzelzelle	363
ii)	Die Transportbahnen	363
iii)	Einige halbquantitative Überlegungen	365
c)	Transpiration	365
i)	Das Wasserpotential von Boden, Pflanze und Atmosphäre	365
ii)	Der Vorgang der Transpiration	367
iii)	Der Wassertransport in der Pflanze	369
d)	Guttation und Wurzelndruck	370
2.	Ferntransport von Ionen	371
3.	Ferntransport organischer Moleküle	372
a)	Problemstellung	372
b)	Die Anatomie der Siebröhren	372
c)	Zur Funktion der Siebröhren	374
i)	Transportmoleküle	374
ii)	Vorstellungen zum „Mechanismus der Stoffleitung“	375
d)	Ein Blick auf die Kartoffelpflanze	376
e)	Einige neue Daten, die vielleicht weiterführen	376
i)	Differentielle Translokation	376
ii)	Bidirektionelle Translokation	377
iii)	Regulation der Translokations-Intensität durch Phytochrom	378
4.	Ferntransport von Gasen	378
a)	Diffusionsgesetze	378
b)	Einige Konsequenzen aus den Diffusionsgesetzen	379
c)	Der Weg der Gase (O ₂ , CO ₂)	379
i)	Sauerstoff	380
ii)	Kohlendioxyd	380
5.	Ein kurzer Vergleich: Ferntransport, Parenchymtransport	382
XVIII.	Endogene Rhythmen	382
1.	Messung der Tageslänge und endogene Tagesrhythmik	382
2.	Endogene Rhythmen: Einige Phänomene	383
a)	Tagesperiodische Blattbewegungen	383
i)	Exogene Periodizität und endogene Rhythmik	383
ii)	Die Temperaturunabhängigkeit der Periodenlänge	385
b)	Tagesperiodische Bewegung von Blütenblättern	385
c)	Tagesperiodischer Sporangienabschuß bei <i>Pilobolus spec.</i>	386
d)	Circadiane Rhythmik in Gewebekulturen	386
e)	Endogene Rhythmik und Biolumineszenz (<i>Gonyaulax polyedra</i>)	387
3.	Ansätze zur Analyse der endogenen Rhythmik	389
a)	Auslösung der Rhythmik	389
i)	<i>Gonyaulax polyedra</i>	389
ii)	<i>Phaseolus multiflorus</i>	389
b)	Anpassungen der Rhythmik bei Programmänderungen	389
i)	Inversion des Licht-Dunkel-Wechsels	389
ii)	Anpassung an Periodenlängen ≤ 24 Std	390
c)	Endogene Rhythmik und Zellatmung	390
d)	Endogene Rhythmik und Zellkern	390
4.	Modelle der physiologischen Uhr	391
Literatur	392
Sachverzeichnis	398

Das Ziel dieses Buches

Zwei Zitate.

„Was sich überhaupt sagen läßt, läßt sich klar sagen; und wovon man nicht reden kann, darüber muß man schweigen.“

Dieser Satz des Philosophen LUDWIG WITTGENSTEIN drückt eine wesentliche Forderung der Wissenschaft besonders prägnant aus.

“If we allow ‘classical biology’ to decline, the full powers of modern physics and chemistry cannot be brought to bear on the study of life.”

Dieser Satz des Biologen BARRY COMMONER soll uns daran erinnern, daß die „klassischen“ Disziplinen der deskriptiven, vergleichenden Biologie eine wesentliche Voraussetzung jeder experimentellen Biologie darstellen.

In diesem Buch soll nicht der Versuch gemacht werden, möglichst viele objektive Daten und möglichst viele Entwürfe von Hypothesen und Theorien aus dem Gesamtgebiet der Pflanzenphysiologie zu beschreiben. Es soll vielmehr durch die exemplarische Art der Darstellung und durch die Betonung bestimmter forschungsintensiver Gebiete (z. B. Photosynthese und Entwicklungsphysiologie) erreicht werden, daß der Student eine klare Vorstellung davon erhält, wie im Prinzip die pflanzenphysiologische Forschung voranschreitet, wie man also im Prinzip auf diesem Gebiet der Naturforschung objektive Daten gewinnt und Hypothesen und Theorien formuliert. — Nach dieser Erfahrung sollte der Student ohne wesentliche Schwierigkeiten umfangreichere Lehrbücher, Handbücher, Review-Organe und schließlich auch Originalarbeiten lesen können. Er sollte auch gelernt haben, wie man trotz der riesigen Fülle heterogener Daten und ad-hoc-Hypothesen das Ziel der Pflanzenphysiologie im Auge behalten kann. Dieses Ziel kann man heutzutage folgendermaßen formulieren: Verfeinerung der Theorie jener lebendigen Systeme, die man Pflanzen nennt, unter besonderer Betonung der molekularen Dimension.

Um auf dieses Ziel hinarbeiten zu können, muß der Pflanzenphysiologe einiges an Physik, Chemie und Physikalischer Chemie verstehen. Er muß aber gleichzeitig mit den wichtigsten Daten und Gesetzen der deskriptiven Botanik vertraut sein, er muß zum Beispiel die Ontogenien repräsentativer Pflanzen kennen. Er muß ferner die deskriptive Vielfalt der lebendigen Systeme ästimieren. Die lebendigen Systeme treten uns in riesiger Mannigfaltigkeit und weit abgestufter Komplexheit entgegen, denken wir zum Beispiel an ein Bacterium, an eine Eiche oder an eine Orchidee. Die Untersuchung eines Bacteriums liefert uns bestimmt nicht alle Daten, die wir für die Theorie der Eiche oder der Orchidee brauchen. Wir müssen vielmehr die historisch bedingte Mannigfaltigkeit der lebendigen Systeme akzeptieren und die oben genannte Zielsetzung der Pflanzenphysiologie demgemäß untergliedern. Es ist das Ziel der Pflanzenphysiologie

- a) allgemeine Prinzipien und Gesetze zu formulieren;
- b) die Faktoren anzugeben, welche die Verschiedenheit der Pflanzen bewirken.

Das derzeitige Ziel der Forschung ist es, diese Aufgaben auf dem „molekularen“ Niveau zu lösen. Es ist offensichtlich, daß wir von diesem Ziel noch weit entfernt sind. Es besteht aber kein Grund zur Resignation. Der Erkenntnisprogreß in der Biologie vollzieht sich momentan rascher als je zuvor in der Geschichte der Wissenschaft.

Wer die Struktur und die Bedeutung der modernen Wissenschaften verstehen will, sollte sich anhand geeigneter Bücher mit den erkenntnistheoretischen Voraussetzungen der Wissenschaft, mit „Wissenschaftstheorie“, befassen. Diese „Philosophy of Science“, man kann auch sagen, die „Theorie der Theorien“, hat nicht mehr die durchsichtige, rationale Struktur der Wissenschaft. EINSTEIN hat diesen Sachverhalt mit dem Satz ausgedrückt: *The most unintelligible thing about the world is that it is intelligible.* — Wir können uns dieser Reflexion über die Wissenschaft aber nicht entziehen. Die Theorien der Wissenschaft repräsentieren die Systeme der realen Welt. Die Art und die Grenzen dieser Repräsentanz und die Verfahren der Theorienbildung überhaupt, die der Naturforscher anwendet, müssen in einer „Metatheorie“ bedacht werden. Diese „Philosophy of Science“, die in unserem Sprachgebiet heutzutage nur wenig gepflegt wird, ist ein unentbehrlicher Bestandteil der modernen Naturwissenschaften, wesentlich auch für jeden, der sich darum bemüht, die Naturforschung mit den anderen Kräften des menschlichen Geistes in Beziehung zu setzen. Je mächtiger sich die Wissenschaften entfalten, um so bedeutsamer werden für den Wissenschaftler diese Reflexionen über die Struktur seiner Forschung, über den Sinn seiner Arbeit und über seine Pflichten und Rechte in dem durch die Wissenschaft geprägten Sozialgefüge der modernen Welt.

Vielleicht sind die folgenden Bücher geeignet, in die „Theorie der Theorien“ einzuführen. Das ausgezeichnete Buch von K. R. POPPER stellt einige Ansprüche; die übrigen sind verhältnismäßig einfache Texte.

FISCHER, A.: Die philosophischen Grundlagen der wissenschaftlichen Erkenntnis. Wien, New York: Springer 1967.

MOHR, H.: Wissenschaft und menschliche Existenz. (Vorlesungen über Struktur und Bedeutung der Wissenschaft.) Freiburg i. Br.: Rombach Hochschul Paperback 1967.

POPPER, K. R.: *The logic of scientific discovery.* London: Hutchinson of London 1959.

SACHSSE, H.: *Naturerkenntnis und Wirklichkeit.* Braunschweig: Friedr. Vieweg und Sohn 1967.