

Botanik

Ulrich Lüttge, Manfred Kluge und Gabriela Bauer

5. vollständig überarbeitete Auflage



WILEY-
VCH

WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA

17/1 062
5
1. Ex.
lesesaal

Autoren

Prof. em. Dr. Ulrich Lüttge

Prof. em. Dr. Manfred Kluge

TU Darmstadt

Institut für Botanik

Schnittspahnstraße 3–5

64287 Darmstadt

1. Auflage 1988
- 1., korrigierter Nachdruck 1989
2. Auflage 1994
- 1., korrigierter Nachdruck 1997
3. Auflage 1999
- 4., verbesserte Auflage 2002
1. Nachdruck 2003
- 5., vollständig überarbeitete Auflage 2005

Fremdsprachige Ausgaben:

Französisch: *Botanique – Traité fondamental.*

Tec & Doc Lavoisier, Paris,
1992 (aus 1. korr. Nachdruck),
1997 (aus 2. Auflage),
2002 (aus 3. Auflage)

Spanisch: *Botánica.* Interamericana ·
McGrawHill, Madrid, 1993
(aus 1. korr. Nachdruck)

Italienisch: *Botanica.* Zanichelli Editore
S.p.A., Bologna, 1998 (aus
2. Auflage)

**Universitäts- und
Landesbibliothek
Darmstadt**

Alle Bücher von Wiley-VCH werden sorgfältig erarbeitet. Dennoch übernehmen Autoren, Herausgeber und Verlag in keinem Fall, einschließlich des vorliegenden Werkes, für die Richtigkeit von Angaben, Hinweisen und Ratschlägen sowie für eventuelle Druckfehler irgendeine Haftung.

Bibliografische Information

Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

© 2005 WILEY-VCH GmbH & Co. KGaA,
Weinheim

Alle Rechte, insbesondere die der Übersetzung in andere Sprachen vorbehalten. Kein Teil dieses Buches darf ohne schriftliche Genehmigung des Verlages in irgendeiner Form – durch Photokopie, Mikroverfilmung oder irgendein anderes Verfahren – reproduziert oder in eine von Maschinen, insbesondere von Datenverarbeitungsmaschinen, verwendbare Sprache übertragen oder übersetzt werden. Die Wiedergabe von Warenbezeichnungen, Handelsnamen oder sonstigen Kennzeichen in diesem Buch berechtigt nicht zu der Annahme, dass diese von jedermann frei benutzt werden dürfen. Vielmehr kann es sich auch dann um eingetragene Warenzeichen oder sonstige gesetzlich geschützte Kennzeichen handeln, wenn sie nicht eigens als solche markiert sind.

Printed in the Federal Republic of Germany

Gedruckt auf säurefreiem Papier

Satz Hagedorn Kommunikation, Viernheim

Druck Druckhaus Darmstadt, Darmstadt

Bindung Litges & Dopf Buchbinderei GmbH,
Heppenheim

ISBN-13: 978-3-527-31179-8

ISBN-10: 3-527-31179-3

2.7	Die Enzyme	38
2.7.1	Aktivierungsenergie und Biokatalyse	38
2.7.2	Stoffliche Eigenschaften von Enzymen	39
2.7.3	Wirkungsweise der Enzyme	41
2.7.4	Kinetik der Biokatalyse	41
2.7.5	Regulierbare Enzyme	43
2.7.6	Benennung von Enzymen	45
	Zusammenfassung	45
	Weiterführende Literatur	46
3	Ebenen der Integration: Arbeitsteilung und Regulation	47
	Zusammenfassung	50
B.	Bau und Funktion der Pflanzenzelle	51
4	Das Plasmalemma und der Tonoplast	53
4.1	Der Membranaufbau	53
4.2	Die passive Permeation	54
4.3	Der primär aktive Transport von Protonen	57
4.4	Die Carrier-Mechanismen	59
4.5	Die Kanäle	61
4.6	Der sekundär aktive Transport	61
	Zusammenfassung	64
	Weiterführende Literatur	64
5	Die Vakuole	65
5.1	Die Vakuolen und Lysosomen: Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme	65
5.2	Die Osmose und der Turgor	65
5.3	Die Wasserpotenzialgradienten und der Volumenfluss	69
5.4	Die Messung der Wasserhaushaltsparameter	71
5.5	Die turgorabhängigen Lebensvorgänge	72
	Zusammenfassung	74
	Weiterführende Literatur	75
6	Das Cytosol und die Glykolyse	77
6.1	Die Begriffe	77
6.2	Die Struktur des Cytosols	77
6.3	Die Stoffwechselprozesse im Cytosol	80
6.3.1	Kohlenhydrate als Energiereserven	80
6.3.2	Mobilisierung der Reservekohlenhydrate	81
6.3.3	Glykolyse	83
6.3.4	Oxidativer Pentosephosphatzyklus	90
6.3.5	Lipidstoffwechsel	91
	Zusammenfassung	93
	Weiterführende Literatur	93

7	Die Mitochondrien und die Atmung	95
7.1	Die Struktur der Mitochondrien	95
7.2	Die Atmung	97
7.2.1	Oxidative Decarboxylierung des Pyruvats	98
7.2.2	Zitronensäurezyklus	98
7.2.3	Atmungskette	100
7.2.4	ATP-Bildung in der Atmung	102
7.2.5	Koppelung zwischen Elektronentransport und ATP-Bildung	106
7.2.6	Energiebilanz des Abbaus der Glucose in der Atmung	107
7.2.7	Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran	109
7.2.8	Kohlenhydratabbau als Sammelbecken im Stoffwechsel	109
7.3	Die Rolle der Mitochondrien beim Abbau der Fettsäuren	112
	Zusammenfassung	112
	Weiterführende Literatur	112
8	Die Plastiden und die Photosynthese	113
8.1	Die Chloroplasten	113
8.1.1	Größe und Gestalt	113
8.1.2	Struktureller Feinbau	115
8.1.3	Molekularer Aufbau der Thylakoidmembranen	118
8.2	Die Photosynthese	118
8.2.1	Primärprozess: Photochemische Reaktionen der Photosynthese	119
8.2.2	Sekundärprozess: CO ₂ -Assimilation	136
8.2.3	Bilanz der Photosynthese	144
8.2.4	Biosynthese der Fettsäuren	144
	Zusammenfassung	146
	Weiterführende Literatur	147
9	Die Microbodies: Glyoxysomen und Peroxisomen	149
9.1	Die Glyoxysomen	149
9.1.1	Mobilisierung der Fette und Glyoxylsäurezyklus	151
9.1.2	Gluconeogenese	154
9.1.3	ATP-Ausbeute der Fettsäureoxidation	155
9.2	Die Peroxisomen	156
9.2.1	Photorespiration	156
9.2.2	Glykolatweg	157
	Zusammenfassung	159
	Weiterführende Literatur	159
10	Die Zellwand	161
10.1	Die chemische Zusammensetzung der Zellwände	161
10.1.1	Protopectin	162
10.1.2	Hemicellulosen	162
10.1.3	Cellulose	163
10.1.4	Proteine	163
10.1.5	Chitin	165

10.2	Der Feinbau der Zellwand	165
10.3	Die Entwicklung der Zellwand	168
10.3.1	Mittellamelle	168
10.3.2	Dictyosomen und Zellwandbildung	169
10.3.3	Primärwand	172
10.3.4	Sekundärwand	172
10.3.5	Durchbrechungen in Zellwänden	173
	Zusammenfassung	175
	Weiterführende Literatur	176
11	Die Aminosäuren und Proteine	177
11.1	Die Aminosäuren und ihre Eigenschaften	177
11.2	Die Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden	180
11.3	Die Eigenschaften der Proteine	181
11.4	Die Strukturhierarchie der Proteine	187
11.4.1	Primärstruktur	187
11.4.2	Sekundärstruktur	188
11.4.3	Tertiärstruktur	189
11.4.4	Quartärstruktur	190
11.5	Die Funktionen der Proteine	191
11.6	Der Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine	191
11.6.1	Synthese von Aminosäuren	191
11.6.2	Umsatz der Proteine	192
	Zusammenfassung	194
	Weiterführende Literatur	194
12	Die Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker	195
12.1	Ein Überblick	195
12.2	Die Terpenoide	195
12.3	Die Phenole	197
12.4	Die Alkaloide und organischen Basen	203
12.5	Die Porphyrine	207
	Zusammenfassung	207
	Weiterführende Literatur	207
13	Die Pflanzenernährung	209
13.1	Die essenziellen Elemente	209
13.2	Die Rolle von Pflanzen im Stickstoff- und Schwefelkreislauf von Ökosystemen	209
13.3	Der Stoffwechsel des Stickstoffs	212
13.3.1	Nitrataufnahme und Nitratreduktion	212
13.3.2	Fixierung von Luftstickstoff	215
13.4	Der Stoffwechsel des Schwefels	217
13.5	Der Stoffwechsel des Phosphors	217

13.6	Anorganische Ionen als spezielle Standortfaktoren	219
13.6.1	Calcium und Eisen	219
13.6.2	Belastung durch Metalle	222
13.6.3	Salinität	223
	Zusammenfassung	226
	Weiterführende Literatur	227
14	Kompartimentierung, Vernetzung und Regulation des Stoffwechsels	229
14.1	Die Arbeitsteilung und Regulation auf der zellulären Ebene	229
14.2	Die Mechanismen der Regulation auf der zellulären Ebene	229
14.3	Die Basis der metabolischen Regulation	230
14.4	Das Instrumentarium der metabolischen Regulation	230
14.4.1	Kofaktoren	230
14.4.2	Analoge Enzymreaktionen	231
14.4.3	Transportmetabolite	232
14.5	Beispiele metabolischer Regulation	232
14.5.1	Glykolyse	232
14.5.2	Glykolyse – Atmung – Photosynthese	232
14.6	Die Vernetzung des gesamten Stoffwechsels	235
	Zusammenfassung	236
	Weiterführende Literatur	236
15	Das Kontrollzentrum der Zelle: Der Zellkern mit den Chromosomen	237
15.1	Der Zellkern	237
15.2	Das Chromatin und die Chromosomen	239
15.3	Die Kern- und Zellteilung: Mitose	241
	Zusammenfassung	245
	Weiterführende Literatur	245
16	Die genetische Regulation	247
16.1	Die MENDELSchen Regeln	247
16.2	Die extrachromosomale Vererbung	250
16.3	Die Modifikationen und die Mutationen	251
16.4	Die Regulation durch DNA	252
16.4.1	Genetischer Code	252
16.4.2	Autokatalytische Funktion der DNA: Replikation	254
16.4.3	Heterokatalytische Funktion der DNA: Transkription durch RNA-Polymerase	258
16.4.4	Translation und Proteinsynthese	260
16.4.5	Regulation	262
	Zusammenfassung	265
	Weiterführende Literatur	266

C. Pflanzenorganismen im Lebensraum 267

17 Die Algen 269

- 17.1 Die vegetativen Entwicklungstendenzen und Lebensweisen der Algen 272
 - 17.1.1 Monadale Organisationsstufe 273
 - 17.1.2 Entwicklung von einzelligen Flagellaten zu mehrzelligen Kolonien mit Arbeitsteilung 273
 - 17.1.3 Coccale Organisationsstufe: Verlust der freien Beweglichkeit 274
 - 17.1.4 Trichale Organisationsstufe 278
 - 17.1.5 Siphonale Organisationsstufe 279
 - 17.1.6 Entwicklung von einfachen Zellfäden zu komplexen Thalli 281
- 17.2 Die generativen Entwicklungstendenzen 287
 - 17.2.1 Mitosen, Sexualität und Meiose 287
 - 17.2.2 Isogamie, Anisogamie, Oogamie 290
 - 17.2.3 Gametangien und Sporangien 293
 - 17.2.4 Generationswechsel 293
- 17.3 Ein phylogenetischer Überblick 299
 - Zusammenfassung 303
 - Weiterführende Literatur 303

18 Der Übergang zum Landleben 305

- 18.1 Generelle Probleme und deren Lösung beim Übergang der Pflanzen vom Wasser- zum Landleben 305
 - 18.1.1 Sprosspflanzen (Kormophyten) und Lagerpflanzen (Thallophyten) 305
 - 18.1.2 Erfordernisse des Lebens an Land 306
- 18.2 Die Ur-Landpflanzen und von ihnen ausgehende Evolutionstendenzen 308
 - 18.2.1 Evolution der Sprosspflanzen 309
 - 18.2.2 *Rhynia* – eine ursprüngliche Sprosspflanze 309
 - 18.2.3 Telomtheorie 311
- 18.3 Die Moose (Bryophytina) 313
 - 18.3.1 Systematische Gliederung der Moose 313
 - 18.3.2 Fortpflanzung und Vermehrung der Moose 318
 - 18.3.3 Wasserhaushalt und Lebensweise der Moose 322
 - Zusammenfassung 324
 - Weiterführende Literatur 324

19 Die Schleimpilze und die Pilze 325

- 19.1 Ein allgemeiner Überblick 325
- 19.2 Ein systematischer Überblick 325
 - 19.2.1 Organisationsform Schleimpilze 325
 - 19.2.2 Organisationsform Pilze 327
- 19.3 Die Bedeutung der Pilze 330
 - Zusammenfassung 334
 - Weiterführende Literatur 334

20	Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten	335
20.1	Der Generationswechsel der isosporen Farne	335
20.2	Die Evolution der Blüten	337
20.3	Der Generationswechsel der heterosporen Farne	341
20.4	Die Gymnospermen: Evolution der Samen	343
20.4.1	Männliche Blüten und Pollenkörner	343
20.4.2	Weibliche Blüten und Samenanlagen	346
20.4.3	Bestäubung, Befruchtung und Samenbildung	346
20.4.4	Phylogenetische Tendenzen	347
20.5	Der versteckte Generationswechsel der Angiospermen	349
20.5.1	Staubblätter und Pollenkörner	349
20.5.2	Fruchtknoten und Samenanlagen	350
20.5.3	Bestäubung, Befruchtung, Samen- und Fruchtbildung	352
20.5.4	Phylogenetische Tendenzen	354
20.6	Die Pollenübertragung	354
20.6.1	Bestäubungsmechanismen	354
20.6.2	Phylogenetische Tendenzen	359
20.7	Die Früchte	360
20.8	Die Entwicklungstendenzen bei den Angiospermen	364
20.9	Zusammenfassender Überblick über die Klassen der Pteridophytina und Spermatophytina	368
	Zusammenfassung	369
	Weiterführende Literatur	369
21	Die Pflanzen in ihren Lebensräumen	373
21.1	Die kleinräumige Gliederung der Vegetation: Die Pflanzengesellschaften	373
21.2	Die großräumige Gliederung der Vegetation: Die Biome	376
21.3	Die Biome verschiedener geographischer Breiten	378
21.4	Die Zonierung der Vegetation durch die Höhenlage	385
	Zusammenfassung	387
	Weiterführende Literatur	387

D. Pflanzenorgane und Funktionen 389

22 Die Wurzel 391

- 22.1 Der äußere Bau der Wurzeln 391
- 22.2 Der innere Bau der Wurzeln 392
 - 22.2.1 Primärer Bau 392
 - 22.2.2 Sekundäres Dickenwachstum 398
- 22.3 Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln 400
 - 22.3.1 Boden 400
 - 22.3.2 Radialer Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Wurzeln 401
- 22.4 Die Metamorphosen der Wurzel 402
 - Zusammenfassung 406
 - Weiterführende Literatur 408

23 Die Sprossachse 409

- 23.1 Die äußere Gliederung der Sprossachse 409
- 23.2 Die Verzweigung der Sprossachse 411
- 23.3 Der Vegetationskegel 413
- 23.4 Der Bau der primären Sprossachse 416
 - 23.4.1 Gewebe der primären Sprossachse 416
 - 23.4.2 Leitbündel 417
- 23.5 Das sekundäre Dickenwachstum 424
 - 23.5.1 Kambium 425
 - 23.5.2 Holz 427
 - 23.5.3 Sekundäre Rinde (Bast) 430
 - 23.5.4 Sekundäres Abschlussgewebe 430
 - 23.5.5 Sekundäres Dickenwachstum der Monokotyledonen 432
- 23.6 Die Metamorphosen der Sprossachse 434
- 23.7 Die physiologischen Leistungen der Sprossachse 436
 - 23.7.1 Wassertransport im Xylem 436
 - 23.7.2 Ferntransport der Assimilate im Phloem 441
 - Zusammenfassung 443
 - Weiterführende Literatur 444

24 Das Blatt 445

- 24.1 Die Entwicklung der Blätter 445
- 24.2 Die Blatttypen: Ein Überblick 445
- 24.3 Die Keimblätter und die Niederblätter 447
- 24.4 Die Laubblätter 447
 - 24.4.1 Äußere Gestalt 447
 - 24.4.2 Innerer Aufbau der Blattspreite 449
- 24.5 Die Hochblätter 457
- 24.6 Die Stellung und Ausrichtung der Blätter 460
- 24.7 Die Metamorphosen des Blattes 460

24.8	Die Funktionsweise der Blätter	464
24.8.1	LIEBIGS „Gesetz des begrenzenden Faktors“	464
24.8.2	Gasaustausch	474
24.8.3	Wasserverlust und CO ₂ -Aufnahme – ein Dilemma der Landpflanzen	478
24.8.4	Hygrophyten und Hydrophyten	490
	Zusammenfassung	492
	Weiterführende Literatur	493
25	Ernährungsphysiologische Besonderheiten:	
	Symbiose, Parasitismus, Carnivorie	495
25.1	Definitionen und allgemeine Gesichtspunkte	495
25.2	Die Symbiosen	496
25.2.1	N ₂ -fixierende Symbiosen	496
25.2.2	Symbiosen zwischen Pflanzen und Pilzen	501
25.3	Der Parasitismus bei Angiospermen	508
25.3.1	Halbschmarotzer (Hemiparasiten)	509
25.3.2	Vollschmarotzer (Holoparasiten)	510
25.4	Die Carnivorie	512
	Zusammenfassung	515
	Weiterführende Literatur	516
E.	Entwicklung	517
26	Wachstum, Entwicklung, Altern und Tod	519
26.1	Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen	519
26.2	Symmetriebrechung und Polaritätsinduktion	521
26.3	Differenzierung, Korrelationen und Musterbildung	526
26.4	Zell- und Gewebekulturen und die Totipotenz somatischer Zellen	528
26.5	Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung, zum Altern und zum Tod	529
26.5.1	Samenkeimung	529
26.5.2	Fruchtwachstum und Samenbildung	530
26.5.3	Abscission	531
26.5.4	Altern und Tod der ganzen Pflanze	531
	Zusammenfassung	532
	Weiterführende Literatur	533
27	Die Umweltfaktoren: Signale und Stressoren	535
27.1	Die Organe der Reizaufnahme	535
27.2	Das biologische Stresskonzept	537
27.3	Temperaturwirkungen	538
27.3.1	Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge	538
27.3.2	Signalwirkung der Temperatur: Stratifikation und Vernalisation	540

27.4	Lichtwirkungen	542
27.4.1	Photomorphosen: Phytochrom, Cryptochrom und Phototropin	542
27.4.2	Photoperiodismus	548
27.5	Das molekulargenetische Regulationsnetz bei der Verarbeitung von Temperatur- und Lichtsignalen zur Blühinduktion	550
	Zusammenfassung	552
	Weiterführende Literatur	552
28	Primäre und sekundäre molekulare Botschafter und Signalnetze	553
28.1	Die Phytohormone: Primäre molekulare Botschafter	553
28.2	Die chemische Charakterisierung der Phytohormone	558
28.3	Die Wirkungen der Phytohormone	558
28.4	Der Nachweis von Phytohormonen: Biologische Tests	560
28.5	Die Wirkungsweise der Phytohormone	562
28.5.1	Molekulares Signalnetz	562
28.5.2	Sekundäre molekulare Botschafter	568
28.6	Die Ausbreitung molekularer Signale und Musterbildung	568
	Zusammenfassung	570
	Weiterführende Literatur	571
29	Elektrische Erregung und elektrische Signale	573
29.1	Aktionspotenziale	573
29.2	Erregungsleitung	573
29.3	Reaktionen	578
29.4	Formative Wirkungen	578
	Zusammenfassung	580
	Weiterführende Literatur	580
30	Die Ausnutzung des Lebensraums: Die Bewegungen	581
30.1	Phänomene	581
30.1.1	Äußerer Bewegungsverlauf	581
30.1.2	Reaktionsarten	581
30.1.3	Reizarten	583
30.1.4	Bewegungsmechanismen	583
30.2	Die Orientierung im Raum	584
30.2.1	Gravitropismus	584
30.2.2	Phototropismus	591
	Zusammenfassung	593
	Weiterführende Literatur	593

31	Chronobiologie	595
31.1	Historische Reminiszenzen	595
31.2	Grundbegriffe und Konventionen	595
31.3	Die Phänomene	598
31.4	Die circadianen Rhythmen	598
31.5	Die Regulationsnetzwerke circadianer Rhythmik	601
31.5.1	Eingangs-, Oszillator- und Ausgangsnetzwerke	601
31.5.2	Molekulare Grundlagen	601
31.5.3	Eine einzige zentrale Uhr oder viele selbstständige Oszillatoren?	604
31.6	Die funktionelle Bedeutung circadianer Rhythmik	604
	Zusammenfassung	605
	Weiterführende Literatur	605

F. Pflanzen und aktuelle Herausforderungen 607

32	Umwelt – Ernährung – Energieversorgung	609
32.1	Die Motive für die Arbeit mit Pflanzen	609
32.2	Die Umwelt: Die Ökosysteme und ihre Stoffkreisläufe	610
32.3	Die Nutzung der Primärproduktion der Pflanzen	614
32.3.1	Ernährung	614
32.3.2	Energieversorgung	627
32.4	Globale Veränderungen	629
32.4.1	Diagnosen	629
32.4.2	Verlust der Artenvielfalt	630
32.4.3	Klimaänderungen	631
	Zusammenfassung	632
	Weiterführende Literatur	632

Sachverzeichnis 633