

# **Botanik**

*Ulrich Lüttge, Manfred Kluge und Gabriela Bauer*

5. vollständig überarbeitete Auflage



WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA

17/10/06

1. EX  
Leesaal

**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. korrig. Nachdruck),  
1997 (aus 2. Auflage),  
2002 (aus 3. Auflage)
- Spanisch: *Botánica*. Interamericana ·  
McGrawHill, Madrid, 1993  
(aus 1. korrig. Nachdruck)
- Italienisch: *Botanica*. Zanichelli Editore  
S.p.A., Bologna, 1998 (aus  
2. Auflage)

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, Vierneheim

**Druck** Druckhaus Darmstadt, Darmstadt

**Bindung** Litges & Dopf Buchbinderei GmbH,  
Heppenheim

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

**ISBN-10:** 3-527-31179-3

Universitäts- und  
Landesbibliothek  
Darmstadt

**VI | Inhaltsverzeichnis**

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
<b>3</b>	<b>Ebenen der Integration: Arbeitsteilung und Regulation</b>	47
	Zusammenfassung	50
<b>B.</b>	<b>Bau und Funktion der Pflanzenzelle</b>	51
<b>4</b>	<b>Das Plasmalemma und der Tonoplast</b>	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
<b>5</b>	<b>Die Vakuole</b>	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
<b>6</b>	<b>Das Cytosol und die Glykolyse</b>	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 Pentosephosphatzzyklus	90
6.3.5	Lipidstoffwechsel	91
	Zusammenfassung	93
	Weiterführende Literatur	93

<b>7</b>	<b>Die Mitochondrien und die Atmung</b>	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 Mitochondriennembran	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
<b>8</b>	<b>Die Plastiden und die Photosynthese</b>	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 <sub>2</sub> -Assimilation	136
8.2.3	Bilanz der Photosynthese	144
8.2.4	Biosynthese der Fettsäuren	144
	Zusammenfassung	146
	Weiterführende Literatur	147
<b>9</b>	<b>Die Microbodies: Glyoxysomen und Peroxisomen</b>	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
<b>10</b>	<b>Die Zellwand</b>	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
<b>11</b>	<b>Die Aminosäuren und Proteine</b>	<b>177</b>
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
<b>12</b>	<b>Die Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker</b>	<b>195</b>
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
<b>13</b>	<b>Die Pflanzenernährung</b>	<b>209</b>
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
<b>14</b>	<b>Kompartimentierung, Vernetzung und Regulation des Stoffwechsels</b>	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
<b>15</b>	<b>Das Kontrollzentrum der Zelle: Der Zellkern mit den Chromosomen</b>	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
<b>16</b>	<b>Die genetische Regulation</b>	247
16.1	Die MENDELSCHEN Regeln	247
16.2	Die extrachromosomal 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**

<b>17</b>	<b>Die Algen 269</b>
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
<b>18</b>	<b>Der Übergang zum Landleben 305</b>
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	<i>Rhynia</i> – 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
<b>19</b>	<b>Die Schleimpilze und die Pilze 325</b>
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

<b>20</b>	<b>Der Generationswechsel bei Farne, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten</b>	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
<b>21</b>	<b>Die Pflanzen in ihren Lebensräumen</b>	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

<b>D.</b>	<b>Pflanzenorgane und Funktionen</b>	389
<b>22</b>	<b>Die Wurzel</b>	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
<b>23</b>	<b>Die Sprossachse</b>	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
<b>24</b>	<b>Das Blatt</b>	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<sub>2</sub>-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<sub>2</sub>-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
<b>28</b>	<b>Primäre und sekundäre molekulare Botschafter und Signalnetze</b>	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
<b>29</b>	<b>Elektrische Erregung und elektrische Signale</b>	573
29.1	Aktionspotenziale	573
29.2	Erregungsleitung	573
29.3	Reaktionen	578
29.4	Formative Wirkungen	578
	Zusammenfassung	580
	Weiterführende Literatur	580
<b>30</b>	<b>Die Ausnutzung des Lebensraums: Die Bewegungen</b>	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

<b>31</b>	<b>Chronobiologie</b>	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
<b>F.</b>	<b>Pflanzen und aktuelle Herausforderungen</b>	607
<b>32</b>	<b>Umwelt – Ernährung – Energieversorgung</b>	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
	<b>Sachverzeichnis</b>	633