

U. Lüttge, M. Kluge, G. Bauer

Botanik

4., verbesserte Auflage

) WILEY-VCH

Inhalt

A	Anfänge	1
1	Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen:		
	Photoautotrophe Bakterien - Cyanobakterien - Flagellaten	3
1.1	Einleitung	3
1.2	Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen	3
1.3	Die Ernährungsweise und der Energiestoffwechsel	10
1.4	Die Evolution und der Vergleich der lichtabhängigen Energiegewinnung bei einfachen und hochentwickelten rezenten Organismen	11
1.4.1	Halobakterien	11
1.4.2	Die Evolution der Photosynthese	13
1.4.2.1	Photosynthesebetreibende Eubakterien	16
1.4.2.2	Photosynthese höher entwickelter Formen	18
1.4.2.3	Evolution der photosynthetischen Elektronentransportwege	19
1.5	Die Evolution der Ribulose-bisphosphat-Carboxylase	19
1.6	Die Evolution der Atmung	20
1.7	Die Prokaryonten	21
1.7.1	Archaeabakterien	21
1.7.2	Eubakterien	21
1.7.3	Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen	23
1.8	Die eukaryotischen Zellen	25
1.8.1	Organisation: <i>Euglena</i>	25
1.8.2	Schema der Eukaryonten-Zelle	27
1.8.3	Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen	27
1.9	Die Domänen und Reiche der Organismen	30
	Zum weiteren Studium	31
2	Die Bioenergetik	33
2.1	Fließgleichgewichte und Bioenergetik	33
2.2	Wärme und Arbeit sind verschiedene Formen von Energie	34
2.3	Die Entropie bestimmt die Richtung von Prozessen	36

X	<i>Inhalt</i>	
2.4	Die „Freie Energie“ ist ein Maß für nutzbare Energie.	37
2.5	Die Energiekoppelung	38
2.6	Die Enzyme	40
2.6.1	Aktivierungsenergie und Biokatalyse	40
2.6.2	Stoffliche Eigenschaften von Enzymen	41
2.6.3	Wirkungsweise der Enzyme	41
2.6.4	Kinetik der Biokatalyse	43
2.6.5	Regulierbare Enzyme	45
2.6.6	Benennung von Enzymen	47
	Zum weiteren Studium	47
B	Bau und Funktion der Pflanzenzelle	49
3	Die Pflanzenzelle als System von Organellen	51
4	Das Plasmalemma und der Tonoplast	55
4.1	Der Membranaufbau	55
4.2	Die passive Permeation	56
4.3	Der primär aktive Transport von Protonen	59
4.4	Die Carrier-Mechanismen	62
4.5	Die Kanäle	62
4.6	Der sekundär aktive Transport	64
	Zum weiteren Studium	65
5	Die Vakuole	67
5.1	Die Vakuolen und Lysosomen: Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme	67
5.2	Die Osmose und der Turgor	67
5.3	Die Wasserpotentialgradienten und der Volumenfluß	71
5.4	Die Messung der Wasserhaushaltsparameter	72
5.5	Die turgorabhängigen Lebensvorgänge	74
	Zum weiteren Studium	76
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	79
6.3.1	Kohlenhydrate als Energiereserven	80
6.3.2	Mobilisierung der Reservekohlenhydrate	80
6.3.3	Glykolyse	81
6.3.3.1	Umformung des Hexose-Moleküls und seine Spaltung	84
6.3.3.2	ATP-Bildung bei der Glykolyse	84
6.3.3.3	Energiebilanz der Glykolyse	87
6.3.3.4	Anaerobe Reoxidation von NADH + H ⁺ : Gärungen	87
6.3.3.5	Regulation der Glykolyse	89

6.3.4	Oxidativer Pentosephosphat-Zyklus	90
6.3.5	Lipidstoffwechsel	91
	Zum weiteren Studium	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	Zitronensäure-Zyklus	98
7.2.3	Atmungskette	100
7.2.4	ATP-Bildung in der Atmung	101
7.2.5	Koppelung zwischen Elektronentransport und ATP-Bildung	105
7.2.6	Energiebilanz des Abbaus der Glucose in der Atmung	106
7.2.7	Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran	107
7.2.8	Kohlenhydrat-Abbau als Sammelbecken im Stoffwechsel	111
7.3	Die Rolle der Mitochondrien beim Abbau der Fettsäuren	111
	Zum weiteren Studium	111
8	Die Piaстiden 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	119
8.2	Die Photosynthese	119
8.2.1	Photochemische Reaktionen der Photosynthese	119
8.2.1.1	Elektromagnetische Strahlung: Lichtquanten, Wellenlänge und Energie	119
8.2.1.2	Absorptionsspektren des Chlorophylls und Rolle der akzessorischen Pigmente	120
8.2.1.3	Anregung des Chlorophylls durch Lichtabsorption	125
8.2.1.4	Photosysteme	126
8.2.1.5	Elektronentransport bei der Lichtreaktion	127
8.2.1.6	Mechanismus der Photophosphorylierung	131
8.2.2	CO ₂ -Assimilation	134
8.2.2.1	Carboxylierung	135
8.2.2.2	Reduktion des fixierten Kohlenstoffs	137
8.2.2.3	Regeneration des CO ₂ -Akzeptors	137
8.2.2.4	Synthese photosynthetischer Endprodukte	137
8.2.3	Bilanz der Photosynthese	139
8.2.4	Biosynthese der Fettsäuren	141
	Zum weiteren Studium	143
9	Die Microbodies: Glyoxysomen und Peroxisomen	145
9.1	Die Glyoxysomen	145
9.1.1	Mobilisierung der Fette und Glyoxylsäure-Zyklus	146
9.1.2	Gluconeogenese	150
9.1.3	ATP-Ausbeute der Fettsäure-Oxidation	151

XII	<i>Inhalt</i>	
9.2	Die Peroxisomen	152
9.2.1	Photorespiration	152
9.2.2	Glykolatweg	152
	Zum weiteren Studium	154
10	Die Zellwand	155
10.1	Die chemische Zusammensetzung der Zellwände	155
10.1.1	Protopectin	156
10.1.2	Hemicellulosen	156
10.1.3	Cellulose	157
10.1.4	Proteine	157
10.1.5	Chitin	157
10.2	Der Feinbau der Zellwand	159
10.3	Die Entwicklung der Zellwand	159
10.3.1	Mittellamelle	159
10.3.2	Dictyosomen und Zellwandbildung	162
10.3.3	Primärwand	163
10.3.4	Sekundärwand	165
10.3.5	Durchbrechungen in Zellwänden	165
	Zum weiteren Studium	167
11	Die metabolische Regulation	169
11.1	Allgemeine Gesichtspunkte der Regulation	169
11.2	Die Mechanismen der Regulation auf der zellulären Ebene	171
11.3	Die Basis der metabolischen Regulation	171
11.4	Das Instrumentarium der metabolischen Regulation	172
11.4.1	Cofaktoren	172
11.4.2	Analoge Enzymreaktionen	172
11.4.3	Transportmetabolite	173
11.5	Beispiele metabolischer Regulation	173
11.5.1	Glykolyse	173
11.5.2	Glykolyse - Atmung - Photosynthese	174
12	Das Kontrollzentrum der Zelle: der Zellkern mit den Chromosomen	177
12.1	Der Zellkern	177
12.2	Das Chromatin und die Chromosomen	179
12.3	Die Kern- und Zellteilung: Mitose	182
	Zum weiteren Studium	184
13	Die genetische Regulation	185
13.1	Die Mendelschen Regeln	185
13.2	Die extrachromosomal Vererbung	188
13.3	Die Modifikationen und die Mutationen	189

13.4	Die Regulation durch DNA	190
13.4.1	Genetischer Code	190
13.4.2	Autokatalytische Funktion der DNA: Replikation	192
13.4.3	Steuerung der Enzymsynthese	192
13.4.4	Regulation	199
	Zum weiteren Studium	202
14	Die Aminosäuren und Proteine.	203
14.1	Die Aminosäuren und ihre Eigenschaften	203
14.2	Die Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden	206
14.3	Die Eigenschaften der Proteine	207
14.4	Die Struktur-Hierarchie der Proteine	211
14.4.1	Primärstruktur	211
14.4.2	Sekundärstruktur	213
14.4.3	Tertiärstruktur	214
14.4.4	Quartärstruktur	216
14.5	Die Funktionen der Proteine	216
14.6	Der Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine	217
14.6.1	Synthese von Aminosäuren	217
14.6.2	Umsatz der Proteine	217
	Zum weiteren Studium	219
15	Die Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker.	221
15.1	Ein Überblick	221
15.2	Die Terpenoide	221
15.3	Die Phenole	224
15.4	Die Alkaloide und organischen Basen	230
15.5	Die Porphyrine	233
	Zum weiteren Studium	235
C	Phylogenie der Pflanzen und Besiedelung der Lebensräume 237	
16	Die Algen	239
16.1	Die vegetativen Entwicklungstendenzen und Lebensweisen der Algen	239
16.1.1	Monadale Organisationsstufe	239
16.1.2	Entwicklung von einzelligen Flagellaten zu mehrzelligen Kolonien mit Arbeitsteilung	240
16.1.3	Coccale Organisationsstufe: Verlust der freien Beweglichkeit	242
16.1.4	Trichale Organisationsstufe	246
16.1.5	Siphonale Organisationsstufe	248
16.1.6	Entwicklung von einfachen Zellfäden zu komplexen Thalli	250
16.1.6.1	Heterotrichie Thalli	250
16.1.6.2	Plektenchyme der Rotalgen	250
16.1.6.3	Scheitelzellen als Bildungszentren	250
16.1.6.4	Thallus der Charophyceae	253
16.1.6.5	Gewebethalli der Braunalgen	253

XIV *Inhalt*

16.2	Die generativen Entwicklungstendenzen	257
16.2.1	Mitosen, Sexualität und Meiose	257
16.2.2	Isogamie, Anisogamie, Oogamie	260
16.2.3	Gametangien und Sporangien	263
16.2.4	Generationswechsel	265
16.2.4.1	Grundbegriffe und allgemeine Betrachtung	265
16.2.4.2	Chlorophyta	269
16.2.4.3	Phaeophyceae	269
16.2.4.4	Rhodophyta	270
16.3	Ein phylogenetischer Überblick	271
	Zum weiteren Studium	273
17	Der Übergang zum Landleben	275
17.1	Generelle Probleme und deren Lösung beim Übergang der Pflanzen vom Wasser- zum Landleben	275
17.1.1	Thallophyten und Kormophyten	275
17.1.2	Erfordernisse des Lebens an Land	275
17.2	Die Ur-Landpflanzen und von ihnen ausgehende Evolutionstendenzen	278
17.2.1	Evolution der Kormophyten	279
17.2.2	Rhynia - eine ursprüngliche Sproßpflanze	279
17.2.3	Telomtheorie	280
17.3	Die Moose (Bryophyta)	281
17.3.1	Systematische Gliederung der Moose	284
17.3.1.1	Thallose und foliose Lebermoose	284
17.3.1.2	Laubmossen	285
17.3.2	Fortpflanzung und Vermehrung der Moose	291
17.3.3	Wasserhaushalt und Lebensweise der Moose	295
	Zum weiteren Studium	296
18	Die Schleimpilze und die Pilze	297
18.1	Ein allgemeiner Überblick	297
18.2	Ein systematischer Überblick	297
18.2.1	Organisationsform Schleimpilze	297
18.2.2	Organisationsform Pilze	299
18.3	Die Bedeutung der Pilze	301
	Zum weiteren Studium	306
19	Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten	307
19.1	Der Generationswechsel der isosporen Farne	307
19.2	Die Evolution der Blüten	309
19.3	Der Generationswechsel der heterosporen Farne	312

19.4	Die Gymnospermen: Evolution der Samen	315
19.4.1	Männliche Blüten und Pollenkörper	315
19.4.2	Weibliche Blüten und Samenanlagen	318
19.4.3	Bestäubung, Befruchtung und Samenbildung	318
19.4.4	Phylogenetische Tendenzen	320
19.5	Der versteckte Generationswechsel der Angiospermen	322
19.5.1	Staubblätter und Pollenkörper	322
19.5.2	Fruchtknoten und Samenanlagen	323
19.5.3	Bestäubung, Befruchtung, Samen- und Fruchtbildung	323
19.5.4	Phylogenetische Tendenzen	327
19.6	Die Pollenübertragung	328
19.6.1	Bestäubungsmechanismen	328
19.6.2	Phylogenetische Tendenzen	331
19.7	Die Früchte	332
19.8	Die Entwicklungstendenzen bei den Angiospermen	337
19.9	Zusammenfassung	344
	Zum weiteren Studium	344
20	Die Pflanzen in ihren Lebensräumen	345
20.1	Die kleineräumige Gliederung der Vegetation: die Pflanzengesellschaften	345
20.2	Die großräumige Gliederung der Vegetation: die Biome	349
20.3	Die Biome verschiedener geographischer Breiten	350
20.4	Die Zonierung der Vegetation durch die Höhenlage	357
	Zum weiteren Studium	359
D	Arbeitsteilung der Organe der Kormophyten	361
21	Die Wurzel: Bau und Funktionsweise	363
21.1	Der äußere Bau der Wurzeln	363
21.2	Der innere Bau der Wurzeln	364
21.2.1	Primärer Bau	364
21.2.1.1	Wurzelhaube und Vegetationspunkt	364
21.2.1.2	Streckungszone und Wurzelhaarzone	366
21.2.1.3	Seitenwurzeln	369
21.2.2	Sekundäres Dickenwachstum	370
21.3	Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln	372
21.3.1	Boden	372
21.3.2	Radialer Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Wurzeln	373
21.4	Die Metamorphosen der Wurzel	373
	Zum weiteren Studium	380
22	Die Sproßachse: Bau und Funktionsweise	381
22.1	Die äußere Gliederung der Sproßachse	381
22.2	Die Verzweigung der Sproßachse	383

XVI *Inhalt*

22.3	Der Vegetationskegel	383
22.4	Der Bau der primären Sproßachse.	388
22.4.1	Gewebe der primären Sproßachse.	388
22.4.2	Leitbündel	389
22.4.2.1	Xylem	393
22.4.2.2	Phloem	394
22.4.2.3	Anordnung der Leitbündel	397
22.5	Das sekundäre Dickenwachstum.	398
22.5.1	Kambium	398
22.5.2	Holz	400
22.5.3	Sekundäre Rinde (Bast).	403
22.5.4	Sekundäres Abschlußgewebe	404
22.5.5	Sekundäres Dickenwachstum der Monokotyledonen	406
22.6	Die Metamorphosen der Sproßachse.	409
22.7	Die physiologischen Leistungen der Sproßachse.	410
22.7.1	Wassertransport im Xylem	410
22.7.1.1	Transpiration	410
22.7.1.2	Transpirationsstrom	411
22.7.1.3	Kräftebedarf	413
22.7.1.4	Kohäsion der Wassermoleküle im Xylem	413
22.7.1.5	Wasser- und Nährsalzversorgung durch die Leitbahnen des Xylems	415
22.7.1.6	Xylem-Transport unter Druck: Guttation	415
22.7.2	Ferntransport der Assimilate im Phloem	416
22.7.2.1	Transportierte Stoffe	416
22.7.2.2	Mechanismus des Assimilattransportes	416
22.7.2.3	Beladen des Phloems	417
	Zum weiteren Studium	418
23	Das Blatt: Bau und Funktionsweise	419
23.1	Die Entwicklung der Blätter.	419
23.2	Die Blatt-Typen: ein Überblick	419
23.3	Die Keimblätter und die Niederblätter	421
23.4	Die Laubblätter	421
23.4.1	Äußere Gestalt	421
23.4.2	Innerer Aufbau der Blattspreite.	423
23.4.2.1	Epidermis.	424
23.4.2.2	Mesophyll	432
23.5	Die Hochblätter.	434
23.6	Die Stellung und Ausrichtung der Blätter.	434
23.7	Die Metamorphosen des Blattes	434

23.8	Die Funktionsweise der Blätter	439
23.8.1	Liebigs „Gesetz des begrenzenden Faktors“	439
23.8.1.1	Lichtsättigungskurve der Photosynthese	439
23.8.1.2	Sonnen- und Schattenpflanzen	443
23.8.1.3	Einfluß der Temperatur auf die Photosynthese	445
23.8.1.4	Einfluß der CO ₂ -Konzentration auf die Photosynthese	446
23.8.2	Gasaustausch	448
23.8.2.1	Diffusionswiderstände	448
23.8.2.2	Einfluß äußerer und innerer Faktoren auf die Spaltöffnungsbewegungen	450
23.8.3	Wasserverlust und CO ₂ -Aufnahme - ein Dilemma der Landpflanzen	452
23.8.3.1	Morphologisch-anatomische Auswege aus dem Dilemma: Xerophyten	452
23.8.3.2	Physiologische Auswege aus dem Dilemma: Austrocknungstoleranz	453
23.8.3.3	Biochemische Auswege aus dem Dilemma: Crassulaceen-Säurestoffwechsel und Q-Photosynthese	454
23.8.4	Hygrophyten und Hydrophyten	463
	Zum weiteren Studium	465
24	Die Pflanzenemährung	467
24.1	Die essentiellen Elemente	467
24.2	Die Rolle von Pflanzen im Stickstoff- und Schwefel-Kreislauf von Ökosystemen	467
24.3	Der Stoffwechsel des Stickstoffs	470
24.3.1	Nitrat-Aufnahme und Nitrat-Reduktion	470
24.3.2	Fixierung von Luftstickstoff	472
24.4	Der Stoffwechsel des Schwefels	475
24.5	Der Stoffwechsel des Phosphors	475
24.6	Anorganische Ionen als spezielle Standortfaktoren	477
24.6.1	Salinität	477
24.6.2	Calcium und Eisen	480
	Zum weiteren Studium	482
25	Ernährungsphysiologische Besonderheiten: Symbiose, Parasitismus, Carnivorie	483
25.1	Definitionen und allgemeine Gesichtspunkte	483
25.2	Die Symbiosen	484
25.2.1	N ₂ -fixierende Symbiosen	484
25.2.2	Symbiosen zwischen Pflanzen und Pilzen	485
25.2.2.1	Mykorrhiza	485
25.2.2.2	Flechten	489
25.3	Der Parasitismus bei Angiospermen	494
25.3.1	Halbschmarotzer (Hemiparasiten)	495
25.3.2	Vollschmarotzer (Holoparasiten)	495
25.4	Die Carnivorie	498
	Zum weiteren Studium	502

XVIII Inhalt

26	Wachstum, Entwicklung, Altern und Tod	503
26.1	Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen	503
26.2	Die Polarität	505
26.3	Differenzierung und Korrelationen	508
26.4	Zeil- und Gewebekulturen und die Totipotenz somatischer Zellen	511
26.5	Die „Signalübermittlung“ zwischen Zellen, Geweben und Organen	513
26.5.1	Elektrische Signale	513
26.5.1.1	Aktionspotentiale	513
26.5.1.2	Erregungsleitung	513
26.5.1.3	Reaktionen	519
26.5.1.4	Organe der Reizaufnahme	519
26.5.2	Phytohormone	522
26.5.2.1	Chemische Charakterisierung der Phytohormone	522
26.5.2.2	Wirkungen der Phytohormone	522
26.5.2.3	Wirkungsweise der Phytohormone	526
26.5.2.4	Nachweis von Phytohormonen: biologische Tests	529
26.6	Die Wirkungen von Außenfaktoren	530
26.6.1	Das biologische Stresskonzept	531
26.6.2	Temperaturwirkungen	532
26.6.2.1	Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge	532
26.6.2.2	Signalwirkung der Temperatur: Stratifikation und Vernalisation	534
26.6.3	Lichtwirkungen	536
26.6.3.1	Photomorphosen und das Phytochromsystem	536
26.6.3.2	Photoperiodismus	541
26.7	Netzartige Verschaltung von Signalelementen: Spaltöffnungsschließzellen als Fallstudie	543
26.8	Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung, zum Altern und zum Tod	543
26.8.1	Samenkeimung	543
26.8.2	Fruchtwachstum und Samenbildung	547
26.8.3	Abscission	548
26.8.4	Altern und Tod der ganzen Pflanze	548
	Zum weiteren Studium	549
27	Die Ausnutzung des Lebensraumes: die Bewegungen	551
27.1	Phänomene	551
27.1.1	Äußerer Bewegungsverlauf	551
27.1.2	Reaktionsarten	551
27.1.3	Reizarten	553
27.1.4	Bewegungsmechanismen	553
27.2	Die Orientierung im Raum	554
27.2.1	Gravitropismus	554
27.2.1.1	Nachweis des Gravitropismus	554
27.2.1.2	Reizaufnahme und Bewegungsmechanismus	556
27.2.2	Phototropismus	561
	Zum weiteren Studium	562

28	Die endogenen Rhythmen und die biologische Uhr	563
28.1	Phänomene	563
28.2	Circadiane Rhythmen	563
28.3	Der Mechanismus der biologischen Uhr	564
	Zum weiteren Studium	568
E	Pflanzen und die Krisen der Gegenwart	569
29	Umwelt - Ernährung - Energieversorgung	571
29.1	Die Motive für die Arbeit mit Pflanzen	571
29.2	Die Umwelt: Die Ökosysteme und ihre Stoffkreisläufe	572
29.3	Die Nutzung der Primärproduktion der Pflanzen	575
29.3.1	Ernährung	576
29.3.1.1	Agrarökosysteme und die Ausnutzung der Sonnenenergie	576
29.3.1.2	Pflanzenzüchtung	578
29.3.1.3	Molekularbiologische Techniken	582
29.3.1.4	Nutzung der Wüsten	586
29.3.2	Energieversorgung	588
29.4	Globale Veränderungen	589
29.4.1	Diagnosen	589
29.4.2	Verlust der Artenvielfalt	590
29.4.3	Klimaänderungen	591
	Zum weiteren Studium	592
	Register	593