

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	Archaeobakterien	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 $\text{NADH} + \text{H}^+$: 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 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.	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 extrachromosomale 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	Heterotriche 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	Laubmoose.	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 Pollenkörner.	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 Pollenkörner.	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 kleinräumige 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

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 Pflanzenernährung.	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

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