

U. Lüttge, M. Kluge, G. Bauer

Botanik

Ein grundlegendes Lehrbuch



Inhalt

A	Anfänge	1
1	Die Evolution bis zu den einfachsten Pflanzen:	
	Photoautotrophe Bakterien - Blaualgen - Flagellaten	3
1.1	Einleitung	3
1.2	Die ersten Schritte der Evolution von Lebewesen	3
1.3	Die Evolution der Photosynthese	11
1.4	Der Vergleich der lichtabhängigen Energiegewinnung bei einfachen und hochentwickelten rezenten Organismen	12
1.4.1	Halobakterien	12
1.4.2	Photosynthese betreibende Bakterien	13
1.4.3	Photosynthese höher entwickelter Formen	17
1.4.4	Hypothetische Ur-Photosynthese	17
1.5	Die Evolution der Ribulose-bisphosphat-Carboxylase	19
1.6	Die Evolution der Atmung	19
1.7	Die Prokaryonten	20
1.7.1	Bakterien (Archaeabacteria, Eubacteria)	21
1.7.2	Blaualgen (Cyanobacteria)	22
1.8	Die eukaryontischen Zellen	24
1.8.1	Organisation: <i>Euglena</i>	24
1.8.2	Schema der Eukaryonten-Zelle	26
1.8.3	Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryontischer Zellen	27
1.9	Die Organismenreiche	29
	Zum weiteren Studium	29
2	Die Bioenergetik	31
2.1	Fließgleichgewichte und Bioenergetik	31
2.2	Wärme und Arbeit sind verschiedene Formen von Energie	33
2.3	Die Entropie bestimmt die Richtung von Prozessen	34
2.4	Die „Freie Energie“ ist ein Maß für nutzbare Energie	35
2.5	Die energetische Koppelung	35
2.6	Die Enzyme	37
2.6.1	Aktivierungsenergie und Biokatalyse	37
2.6.2	Stoffliche Eigenschaften von Enzymen	38

VIII Inhalt

2.6.3	Wirkungsweise der Enzyme.	39
2.6.4	Kinetik der Biokatalyse.	39
2.6.5	Regulierbare Enzyme.	43
2.6.6	Benennung von Enzymen.	43
	Zum weiteren Studium.	46
B	Bau und Funktion der Pflanzenzelle.	47
3	Die Pflanzenzelle als System von Organellen.	49
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.	58
4.5	Der sekundär aktive Transport.	60
	Zum weiteren Studium.	61
5	Die Vakuole.	63
5.1	Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme.	63
5.2	Die Osmose und der Turgor.	63
5.3	Die Wasserpotentialgradienten und der Volumenfluß.	66
5.4	Die Messung der Wasserhaushaltsparameter.	68
5.5	Die Turgor abhängigen Lebens Vorgänge.	69
	Zum weiteren Studium.	72
6	Das Cytosol und die Glykolyse	73
6.1	Die Begriffe.	73
6.2	Die Struktur des Cytosols.	73
6.3	Die Stoffwechselprozesse im Cytosol.	75
6.3.1	Kohlenhydrate als Energiereserven.	75
6.3.2	Mobilisierung der Reservekohlenhydrate.	78
6.3.3	Glykolyse.	78
6.3.3.1	Umformung des Hexose-Moleküls und seine Spaltung.	78
6.3.3.2	ATP-Bildung bei der Glykolyse.	81
6.3.3.3	Energiebilanz der Glykolyse.	82
6.3.3.4	Anaerobe Reoxidation von NADH+H ⁺ : Gärungen.	83
6.3.3.5	Regulation der Glykolyse.	83
6.3.4	Oxidativer Pentosephosphat-Zyklus.	86
6.3.5	Biosynthese der Fettsäuren.	88
6.3.5.1	Kompartimentierung des Fettsäure-Stoffwechsels.	88
6.3.5.2	Weg der Biosynthese.	88
	Zum weiteren Studium.	88
7	Die Mitochondrien und die Atmung	91
7.1	Die Struktur der Mitochondrien.	91
7.2	Die Atmung.	94
7.2.1	Oxidative Decarboxylierung des Pyruvats.	94

7.2.2	Zitronensäure-Zyklus.	95
7.2.3	Atmungskette.	95
7.2.4	ATP-Bildung in der Atmung.	97
7.2.5	Koppelung zwischen Elektronentransport und ATP-Bildung.	101
7.2.6	Energiebilanz des Abbaus der Glucose in der Atmung.	102
7.2.7	Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran.	103
7.2.8	Kohlenhydrat-Abbau als Sammelbecken im Stoffwechsel.	105
7.3	Der Abbau von Fettsäuren.	107
7.3.1	Transport durch die Mitochondrienmembran.	107
7.3.2	Zerlegung der Fettsäure-Kette.	107
7.3.3	ATP-Ausbeute der Fettsäure-Oxidation.	108
	Zum weiteren Studium.	108
8	Die Piastriden und die Photosynthese	109
8.1	Die Chloroplasten.	109
8.1.1	Größe und Gestalt.	109
8.1.2	Struktureller Feinbau.	111
8.1.3	Molekularer Aufbau der Thylakoidmembran.	113
8.2	Die Photosynthese.	115
8.2.1	Photochemische Reaktionen der Photosynthese.	115
8.2.1.1	Elektromagnetische Strahlung: Lichtquanten, Wellenlänge und Energie.	115
8.2.1.2	Absorptionsspektren des Chlorophylls und Rolle der akzessorischen Pigmente.	115
8.2.1.3	Anregung des Chlorophylls durch Lichtabsorption.	120
8.2.1.4	Photosysteme.	121
8.2.1.5	Elektronentransport bei der Lichtreaktion.	122
8.2.1.6	Mechanismus der Photophosphorylierung.	125
8.2.2	CO ₂ -Assimilation.	128
8.2.2.1	Carboxylierung.	129
8.2.2.2	Reduktion des fixierten Kohlenstoffs.	131
8.2.2.3	Regeneration des CO ₂ -Rezeptors.	131
8.2.2.4	Synthese photosynthetischer Endprodukte.	131
8.2.3	Bilanz der Photosynthese.	134
	Zum weiteren Studium.	135
9	Die Cytosomen	137
9.1	Die Lyosomen.	137
9.2	Die Glyoxysomen.	137
9.2.1	Mobilisierung der Fette und Glyoxylsäure-Zyklus.	138
9.2.2	Gluconeogenese.	142
9.3	Die Peroxisomen.	142
9.3.1	Photorespiration.	142
9.3.2	Glykolatweg.	142
	Zum weiteren Studium.	145
10	Die Zellwand	147
10.1	Die chemische Zusammensetzung der Zellwände.	147
10.1.1	Protopectin.	148
10.1.2	Hemicellulosen.	148
10.1.3	Cellulose.	148

10.1.4	Proteine149
10.1.5	Chitin149
10.2	Der Feinbau der Zellwand151
10.3	Die Entwicklung der Zellwand151
10.3.1	Mittellamelle151
10.3.2	Dictyosomen und Zellwandbildung153
10.3.3	Primärwand154
10.3.4	Sekundärwand155
10.3.5	Durchbrechungen in Zellwänden157
	Zum weiteren Studium158
11	Die metabolische Regulation159
11.1	Allgemeine Gesichtspunkte der Regulation159
11.2	Die Mechanismen der Regulation auf der zellulären Ebene161
11.3	Die Basis der metabolischen Regulation161
11.4	Das Instrumentarium der metabolischen Regulation161
11.4.1	Cofaktoren162
11.4.2	Analoge Enzymreaktionen162
11.4.3	Transportmetabolite162
11.5	Beispiele metabolischer Regulation162
11.5.1	Glykolyse162
11.5.2	Glykolyse - Atmung - Photosynthese163
12	Das Kontrollzentrum der Zelle: der Zellkern mit den Chromosomen167
12.1	Der Zellkern167
12.2	Die Chromosomen168
12.3	Die Kern- und Zellteilung: Mitose169
	Zum weiteren Studium173
13	Die genetische Regulation175
13.1	Die MENDELschen Regeln175
13.2	Die extrachromosomal Vererbung178
13.3	Die Modifikationen und die Mutationen179
13.4	Die Regulation durch DNA180
13.4.1	Genetischer Code180
13.4.2	Autokatalytische Funktion der DNA: Replikation182
13.4.3	Steuerung der Enzmysynthese182
13.4.4	Regulation186
	Zum weiteren Studium189
14	Die Aminosäuren und Proteine191
14.1	Die Aminosäuren und ihre Eigenschaften191
14.2	Die Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden194
14.3	Die Eigenschaften der Proteine195
14.4	Die Struktur-Hierarchie der Proteine199
14.4.1	Primärstruktur199
14.4.2	Sekundärstruktur199
14.4.3	Tertiärstruktur201

14.4.4	Quartärstruktur	203
14.5	Die Funktionen der Proteine	204
14.6	Der Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine	204
14.6.1	Synthese von Aminosäuren	204
14.6.2	Umsatz der Proteine	205
	Zum weiteren Studium	206
15	Die Naturstoffe: Pflanzen als vielseitige Synthetiker	207
15.1	Ein Überblick	207
15.2	Die Terpenoide	207
15.3	Die Phenole	207
15.4	Die Alkaloide und organischen Basen	213
15.5	Die Porphyrine	220
	Zum weiteren Studium	220
C	Phylogenie der Pflanzen und Besiedelung der Lebensräume	221
16	Die Algen (Phycophyta)	223
16.1	Die vegetativen Entwicklungstendenzen und Lebensweisen der Algen	223
16.1.1	Monadales-Organisationsstufe	223
16.1.2	Entwicklung von einzelligen Flagellaten zu mehrzelligen Kolonien mit Arbeitsteilung	224
16.1.3	Coccales-Organisationsstufe: Verlust der freien Beweglichkeit	226
16.1.4	Trichales-Organisationsstufe	230
16.1.5	Siphonales-Organisationsstufe	231
16.1.6	Entwicklung von einfachen Zellfäden zu komplexen Thalli	233
16.1.6.1	Heterotrichie Thalli	233
16.1.6.2	Plektenchyme der Rotalgen	233
16.1.6.3	Scheitelzellen als Bildungszentren	233
16.1.6.4	Thallus der Charophyceae	236
16.1.6.5	Gewebethalli der Braunalgen	236
16.2	Die generativen Entwicklungstendenzen	241
16.2.1	Mitosen, Sexualität und Meiose	241
16.2.2	Isogamie, Anisogamie, Oogamie	244
16.2.3	Gametangien und Sporangien	248
16.2.4	Generationswechsel	249
16.2.4.1	Grundbegriffe und allgemeine Betrachtung	249
16.2.4.2	Chlorophyta	255
16.2.4.3	Phaeophyceae	255
16.2.4.4	Rhodophyta	257
16.3	Ein phylogenetischer Überblick	258
	Zum weiteren Studium	258
17	Der Übergang zum Landleben	259
17.1	Generelle Probleme und deren Lösung beim Übergang der Pflanzen vom Wasser- zum Landleben	259
17.1.1	Thallophyten und Kormophyten	259
17.1.2	Erfordernisse des Lebens an Land	259
17.2	Die Ur-Landpflanzen und von ihnen ausgehende Evolutionstendenzen	261
17.2.1	Evolution der Kormophyten	262

17.2.2	<i>Rhynia</i> - die Ur-Sproßpflanze.	262
17.2.3	Telomtheorie.	263
17.3	Die Moose.	268
17.3.1	Systematische Gliederung der Moose.	268
17.3.1.1	Lebermoose (Klasse Marchantiatae).	268
17.3.1.2	Laubmose (Klasse Bryatae).	268
17.3.2	Fortpflanzung und Vermehrung der Moose.	275
17.3.3	Wasserhaushalt und Ökologie der Moose.	279
	Zum weiteren Studium.	280
18	Die Schleimpilze und die Pilze.	281
18.1	Ein allgemeiner Überblick.	281
18.2	Ein systematischer Überblick.	281
18.2.1	Organisationsform Schleimpilze (Myxomyceten).	281
18.2.2	Organisationsform Pilze.	283
18.3	Die Bedeutung der Pilze.	285
	Zum weiteren Studium.	289
19	Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten	291
19.1	Der Generationswechsel der isosporen Farne.	291
19.2	Die Evolution der Blüten.	293
19.3	Der Generationswechsel der heterosporen Farne.	296
19.4	Die Gymnospermen: Evolution der Samen.	296
19.4.1	Männliche Blüten und Pollenkörper.	299
19.4.2	Weibliche Blüten und Samenanlagen.	299
19.4.3	Bestäubung, Befruchtung und Samenbildung.	302
19.4.4	Phylogenetische Tendenzen.	302
19.5	Der versteckte Generationswechsel der Angiospermen.	305
19.5.1	Staubblätter und Pollenkörper.	305
19.5.2	Fruchtknoten und Samenanlagen.	306
19.5.3	Bestäubung, Befruchtung, Samen- und Fruchtbildung.	307
19.5.4	Phylogenetische Tendenzen.	309
19.6	Die Pollenübertragung.	311
19.6.1	Bestäubungsmechanismen.	311
19.6.2	Phylogenetische Tendenzen.	314
19.7	Die Früchte.	315
19.8	Die Entwicklungstendenzen bei den Angiospermen.	320
19.9	Zusammenfassung.	320
	Zum weiteren Studium.	327
20	Die Pflanzen in ihren Lebensräumen.	329
20.1	Die kleinräumige Gliederung der Vegetation: die Pflanzengesellschaften.	329
20.2	Die großräumige Gliederung der Vegetation: die Biome.	332
20.3	Die Biome verschiedener geographischer Breiten.	334
20.4	Die Biome verschiedener Höhenlagen.	341
	Zum weiteren Studium.	342

D	Arbeitsteilung der Organe der Kormophyten	343
21	Die Wurzel: Bau und Funktionsweise	345
21.1	Der äußere Bau der Wurzeln	345
21.2	Der innere Bau der Wurzeln	346
21.2.1	Primärer Bau	346
21.2.1.1	Wurzelhaube und Vegetationspunkt	346
21.2.1.2	Streckungszone und Wurzelhaarzone	348
21.2.1.3	Seitenwurzeln	349
21.2.2	Sekundäres Dickenwachstum	351
21.3	Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln	354
21.3.1	Boden	354
21.3.2	Radialer Transport von Wasser und Nährstoffen durch die Wurzeln	354
21.4	Die Metamorphosen der Wurzel	356
	Zum weiteren Studium	361
22	Die Sproßachse: Bau und Funktionsweise	363
22.1	Die äußere Gliederung der Sproßachse	363
22.2	Die Verzweigung der Sproßachse	365
22.3	Der Vegetationskegel	365
22.4	Der Bau der primären Sproßachse	368
22.4.1	Gewebe der primären Sproßachse	368
22.4.2	Leitbündel	370
22.4.2.1	Xylem	370
22.4.2.2	Phloem	375
22.4.2.3	Anordnung der Leitbündel	376
22.5	Das sekundäre Dickenwachstum	378
22.5.1	Kambium	380
22.5.2	Holz	380
22.5.3	Bast	383
22.5.4	Sekundäres Abschlußgewebe	383
22.5.5	Sekundäres Dickenwachstum der Monokotyledonen	386
22.6	Die Metamorphosen der Sproßachse	386
22.7	Die physiologischen Leistungen der Sproßachse	392
22.7.1	Wassertransport im Xylem	392
22.7.1.1	Transpirationsstrom	392
22.7.1.2	Kräftebedarf	394
22.7.1.3	Kohäsion der Wassermoleküle im Xylem	395
22.7.1.4	Xylem-Transport unter Druck: Guttation	395
22.7.2	Ferntransport der Assimilate im Phloem	396
22.7.2.1	Transportierte Stoffe	396
22.7.2.2	Mechanismus des Assimilate-Transportes	396
22.7.2.3	Beladen des Phloems	397
	Zum weiteren Studium	397
23	Das Blatt: Bau und Funktionsweise	399
23.1	Die Entwicklung der Blätter	399
23.2	Die Blatt-Typen: ein Überblick	399

23.3	Die Keimblätter und die Niederblätter.	400
23.4	Die Laubblätter.	400
23.4.1	Äußere Gestalt.	400
23.4.2	Innerer Aufbau der Blattspreite.	403
23.4.2.1	Epidermis.	403
23.4.2.2	Mesophyll.	407
23.5	Die Hochblätter.	412
23.6	Die Stellung und Ausrichtung der Blätter.	412
23.7	Die Metamorphosen des Blattes.	413
23.8	Die Funktionsweise der Blätter.	417
23.8.1	LIEBIGS „Gesetz des begrenzenden Faktors“.	417
23.8.1.1	Lichtsättigungskurve der Photosynthese.	417
23.8.1.2	Sonnen- und Schattenpflanzen.	419
23.8.1.3	Einfluß der Temperatur auf die Photosynthese.	422
23.8.1.4	Einfluß der CO ₂ -Konzentration auf die Photosynthese.	424
23.8.2	Gasaustausch.	424
23.8.2.1	Diffusionswiderstände.	424
23.8.2.2	Einfluß äußerer und innerer Faktoren auf die Spaltöffnungsbewegungen.	426
23.8.3	Wasserverluste und CO ₂ -Aufnahme — ein Dilemma der Landpflanzen.	428
23.8.3.1	Morphologisch-anatomische Auswege aus dem Dilemma: Xerophyten.	429
23.8.3.2	Physiologische Auswege aus dem Dilemma: Austrocknungstoleranz.	429
23.8.3.3	Biochemische Auswege aus dem Dilemma: Crassulaceen-Säurestoffwechsel und C ₄ -Photosynthese.	431
23.8.4	Hygrophyten und Hydrophyten.	439
	Zum weiteren Studium.	440
24	Die Pflanzenernährung	441
24.1	Die essentiellen Elemente.	441
24.2	Die Rolle von Pflanzen im Stickstoff- und Schwefel-Kreislauf von Ökosystemen	441
24.3	Der Stoffwechsel des Stickstoffs.	443
24.3.1	Nitrat-Aufnahme und Nitrat-Reduktion.	443
24.3.2	Fixierung von Luftstickstoff.	446
24.4	Der Stoffwechsel des Schwefels.	448
24.5	Der Stoffwechsel des Phosphors.	448
24.6	Anorganische Ionen als spezielle Standortfaktoren.	449
24.6.1	Salinität.	449
24.6.2	Calcium und Eisen.	453
	Zum weiteren Studium.	455
25	Ernährungsphysiologische Besonderheiten: Symbiose, Parasitismus, Carnivorie	457
25.1	Definitionen und allgemeine Gesichtspunkte.	457
25.2	Die Symbiosen.	458
25.2.1	N ₂ -fixierende Symbiosen.	458
25.2.2	Symbiosen zwischen Pflanzen und Pilzen.	459
25.2.2.1	Mykorrhiza.	459
25.2.2.2	Flechten.	463
25.3	Der Parasitismus bei Angiospermen.	465
25.3.1	Halbschmarotzer (Hemiparasiten).	467

	<i>Inhalt</i>	XV
25.3.2 Vollschnarotzer (Holoparasiten)	468	
25.4 Die Carnivorie	471	
Zum weiteren Studium	475	
26 Wachstum, Entwicklung, Altern und Tod	477	
26.1 Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen	477	
26.2 Die Polarität	479	
26.3 Differenzierung und Korrelationen	480	
26.4 Zeil- und Gewebekulturen und die Omnipotenz somatischer Zellen	483	
26.5 Die „Signalübermittlung“ zwischen Zellen, Geweben und Organen	485	
26.5.1 Elektrische Signale	485	
26.5.1.1 Aktionspotentiale	485	
26.5.1.2 Erregungsleitung	485	
26.5.1.3 Reaktionen	488	
26.5.1.4 Organe der Reizaufnahme	488	
26.5.2 Phytohormone	490	
26.5.2.1 Chemische Charakterisierung der Phytohormone	491	
26.5.2.2 Wirkungen der Phytohormone	492	
26.5.2.3 Wirkungsweise der Phytohormone	496	
26.5.2.4 Nachweis von Phytohormonen: biologische Tests	497	
26.6 Die Wirkungen von Außenfaktoren	497	
26.6.1 Temperaturwirkungen	498	
26.6.1.1 Temperaturabhängigkeit der Lebensvorgänge	498	
26.6.1.2 Signalwirkung der Temperatur: Stratifikation und Vernalisation	499	
26.6.2 Lichtwirkungen	501	
26.6.2.1 Photomorphosen und das Phytochromsystem	501	
26.6.2.2 Photoperiodismus	504	
26.7 Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung, zum Altern und zum Tod	508	
26.7.1 Samenkeimung	508	
26.7.2 Fruchtwachstum und Samenbildung	509	
26.7.3 Abscission	509	
26.7.4 Altern und Tod der ganzen Pflanze	510	
Zum weiteren Studium	511	
27 Die Ausnutzung der Lebensräume: die Bewegungen	513	
27.1 Phänomene	513	
27.1.1 Äußerer Bewegungsverlauf	513	
27.1.2 Reaktionsarten	513	
27.1.3 Reizarten	515	
27.1.4 Bewegungsmechanismen	515	
27.2 Die Orientierung im Raum	516	
27.2.1 Gravitropismus	516	
27.2.1.1 Nachweis des Gravitropismus	516	
27.2.1.2 Reizaufnahme und Bewegungsmechanismus	518	
27.2.2 Phototropismus	522	
Zum weiteren Studium	524	

28	Die endogenen Rhythmen und die biologische Uhr	525
28.1	Phänomene	525
28.2	Circadiane Rhythmen	525
28.3	Der Mechanismus der biologischen Uhr	526
	Zum weiteren Studium	529
E	Pflanzen und die Krisen der Gegenwart	531
29	Umwelt — Ernährung — Energieversorgung	533
29.1	Die Motive für die Arbeit mit Pflanzen	533
29.2	Die Umwelt: Ökosysteme und ihre Stoffkreisläufe	534
29.3	Die Nutzung der Primärproduktion der Pflanzen	537
29.3.1	Ernährung	537
29.3.1.1	Agrarökosysteme und die Ausnutzung der Sonnenenergie	537
29.3.1.2	Pflanzenzüchtung	538
29.3.1.3	Gentechnologie	544
29.3.1.4	Nutzung der Wüsten	548
29.3.2	Energieversorgung	550
	Zum weiteren Studium	551
	Register	553