

Ulrich Lüttge und Manfred Kluge

# Botanik

Die einführende Biologie der Pflanzen

6. Auflage



Mit Web-Seite &  
Übungsaufgaben

 WILEY-VCH



*Ulrich Lüttge und Manfred Kluge*

**Botanik**

**Weitere interessante Titel  
von Wiley-VCH**

Lüttge, U., Kluge, M., Thiel, G.

**Botanik**

**Die umfassende Biologie der Pflanzen**

2010, ISBN 978-3-527-32030-1

Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A.,  
Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Walter, P.

**Lehrbuch der Molekularen  
Zellbiologie**

2012, ISBN 978-3-527-32824-6

Wink, M. (Hrsg.)

**Molekulare Biotechnologie**

**Konzepte, Methoden und Anwendungen**

2011, ISBN 978-3-527-32655-6

Merkl, R., Waack, S.

**Bioinformatik Interaktiv**

**Algorithmen und Praxis**

2010, ISBN 978-3-527-32594-8

*Ulrich Lüttge und Manfred Kluge*

## **Botanik**

Die einführende Biologie der Pflanzen

6., aktualisierte Auflage



WILEY-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA

#### **Autoren**

**Prof. Dr. Ulrich Lüttge**  
**Prof. Dr. Manfred Kluge**

Technische Universität Darmstadt  
Fachbereich Biologie  
Institut für Botanik  
Schnittspahnstraße 3–5  
64287 Darmstadt

1. Auflage 1988
2. Auflage 1994
3. Auflage 1999
4. Auflage 2002
5. Auflage 2005

#### **Cover**

Blütenstand von *Strelitzia reginae*  
(fotolia/© Matthias Buehner,  
© www.m-buehner.de)

6., aktualisierte Auflage 2012

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.

© 2012 WILEY-VCH GmbH & Co. KGaA,  
Boschstraße 12, 69469 Weinheim, Germany

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.

**Satz** Hagedorn Kommunikation, Viernheim

**Druck und Bindung** Himmer AG, Augsburg

**Umschlaggestaltung** Adam-Design, Weinheim

Printed in the Federal Republic of Germany

Gedruckt auf säurefreiem Papier

**Print ISBN:** 978-3-527-33192-5

# Inhaltsverzeichnis

## Evolution, Energetik und Bau der Pflanzenzelle

<b>1</b>	<b>Einstieg in die Biologie pflanzlicher Zellen</b>	<b>3</b>
1.1	Die Progenoten und die Evolution dreier grundlegender Erfordernisse des Lebens	3
1.1.1	Abgrenzung von der Umgebung: Fette und Lipide	4
1.1.2	Emanzipation von der Umgebung: Polynucleotide und Peptide	7
1.1.3	Speicherung und Weitergabe von Information: Ribonucleinsäure (RNA) und Desoxyribonucleinsäure (DNA)	8
1.2	Die Prokaryonten und die Realisierung der drei grundlegenden Erfordernisse des Lebens	8
1.3	Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen	9
1.4	Die Eukaryonten-Zellen	11
1.5	Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen	15
1.5.1	Die Urkaryonten und ihr Erwerb von Organellen	15
1.5.2	Cytologische und zellbiologische Belege für die Endosymbiontentheorie	16
1.5.3	Rezente Endosymbiosen	17
1.5.4	Symbiogenese	17
1.5.5	Hydrogen-Hypothese	19
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	20
	Weiterführende Literatur	21
<b>2</b>	<b>Bioenergetik</b>	<b>23</b>
2.1	Fließgleichgewichte und Bioenergetik	23
2.2	Wärme und Arbeit sind verschiedene Formen von Energie	25
2.3	Die Entropie bestimmt die Richtung von Prozessen	26
2.4	Die „Freie Energie“ ist ein Maß für nutzbare Energie	27
2.5	Die Energiekoppelung bei biochemischen Umsetzungen	28
2.6	Die Energiekoppelung bei biophysikalischen Umsetzungen mit Licht	31
2.6.1	Halobakterien	31
2.6.2	Durch Licht energetisierte Redoxreaktionen	31
2.6.3	Photosynthese betreibende Eubakterien	34
2.6.4	Photosynthese höher entwickelter Formen	36
2.6.5	Evolution der Elektronenübertragungsketten der Photosynthese und der Atmung	36
2.7	Die Enzyme	37
2.7.1	Aktivierungsenergie und Biokatalyse	37
2.7.2	Stoffliche Eigenschaften von Enzymen	38
2.7.3	Wirkungsweise der Enzyme	38
2.7.4	Kinetik der Biokatalyse	39
2.7.5	Regulierbare Enzyme	42
2.7.6	Isoenzyme	43
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	45
	Weiterführende Literatur	46
<b>3</b>	<b>Plasmamembran, Tonoplast und Vakuole</b>	<b>47</b>
3.1	Plasmamembran und Tonoplast begrenzen Apoplast, Cytoplasma und Vakuole	47
3.2	Der Membranaufbau	47
3.3	Transportprozesse	48
3.3.1	Die passive Permeation	48
3.3.2	Der primär aktive Transport von Protonen	51
3.3.3	Die Carrier-Mechanismen	54
3.3.4	Die Kanäle	54
3.3.5	Die Porine	57
3.3.6	Der sekundär aktive Transport	57
3.4	Die Vakuolen und Lysosomen: Speicherfunktionen und hydrolytische Enzyme	58
3.5	Die Osmose und der Turgor	58
3.6	Die Messung der Wasserhaushaltsparameter	62
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	64
	Weiterführende Literatur	65

## VI Inhaltsverzeichnis

### Funktionen der Pflanzenzelle

#### 4 Cytoplasma: Struktur

##### und Stoffwechselprozesse 69

- 4.1 Die Begriffe 69
- 4.2 Das Cytosol und das Cytoskelett 69
- 4.3 Die Stoffwechselprozesse im Cytosol 72
  - 4.3.1 Kohlenhydrate als Energiereserven 72
  - 4.3.2 Mobilisierung der Reservkohlenhydrate 73
  - 4.3.3 Glykolyse 73
  - 4.3.4 Lipidstoffwechsel 82
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 82
- Weiterführende Literatur 83

#### 5 Mitochondrien und Atmung 85

- 5.1 Struktur der Mitochondrien 85
- 5.2 Atmung 87
  - 5.2.1 Biochemische Umsetzungen 87
  - 5.2.2 Mitochondriale Elektronentransport- und Redoxkette 90
- 5.3 Oxidative Phosphorylierung: ATP-Bildung durch den mitochondrialen  $F_0/F_1$ -ATPase-Komplex 96
- 5.4 Energiebilanz des vollständigen oxidativen Abbaus der Glucose in der Atmung 97
- 5.5 Transport von Metaboliten durch die Mitochondrienmembran 98
- 5.6 Kohlenhydratabbau als Sammelbecken im Stoffwechsel 100
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 102
- Weiterführende Literatur 104

#### 6 Plastiden und ihre Funktionen: Photosynthese, Hexoseoxidation, Fettsäurebiosynthese 105

- 6.1 Plastiden 105
  - 6.1.1 Plastiden als Zellorganellen 105
  - 6.1.2 Größe und Gestalt 107
  - 6.1.3 Struktureller Feinbau 107
- 6.2 Der strahlungsabhängige biophysikalische Primärprozess der Photosynthese 110
  - 6.2.1 Elektromagnetische Strahlung: Lichtquanten, Wellenlänge und Energie 110
  - 6.2.2 Pigmente der Photosynthese 112

- 6.2.3 Anregung des Chlorophylls durch Lichtabsorption 113
- 6.2.4 Lichtsammelantennen und Photosysteme 118
- 6.2.5 Bildung von Reduktionsäquivalenten (NADPH) beim Elektronentransport der Lichtreaktion 121
- 6.2.6 Bildung von ATP durch die Photophosphorylierung 125
- 6.3 Nutzung der Redox-(NADPH) und Phosphorylierungs-(ATP) Äquivalente und Energiebilanz der  $CO_2$ -Reduktion 127
- 6.4 Kohlenhydrat-Stoffwechsel in den Chloroplasten 128
  - 6.4.1 Hexosesynthese und Hexoseoxidation 128
  - 6.4.2  $CO_2$ -Assimilation 129
  - 6.4.3 Hexose-Abbau: Glucose-Oxidation 131
  - 6.4.4 Die regenerierenden Phasen: reduktiver und oxidativer Pentosephosphatzyklus 131
  - 6.4.5 Funktionen und Regulation des reduktiven und oxidativen Pentosephosphatzyklus 134
- 6.5 Synthese weiterer Endprodukte der photosynthetischen  $CO_2$ -Assimilation 134
  - 6.5.1 Export von Metaboliten aus den Chloroplasten 134
  - 6.5.2 Stärke und Saccharose 134
  - 6.5.3 Fettsäuren 135
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 138
- Weiterführende Literatur 141

#### 7 Dictyosomen, Glyoxysomen und Peroxisomen 143

- 7.1 Dictyosomen 143
- 7.2 Glyoxysomen und Peroxisomen 145
  - 7.2.1 Glyoxysomen 145
  - 7.2.2 Die Peroxisomen 149
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 152
- Weiterführende Literatur 153

<b>8</b>	<b>Die Zellwand</b>	<b>155</b>	<b>10</b>	<b>Naturstoffe:</b>	
8.1	Chemische Zusammensetzung der Zellwände	156		<b>Pflanzen als vielseitige Synthetiker</b>	191
8.1.1	Pectinstoffe: Protopectine und Pectine	156	10.1	Ein Überblick	191
8.1.2	Hemicellulosen	156	10.2	Terpenoide	191
8.1.3	Cellulose	158	10.3	Phenole	193
8.1.4	Kallose	160	10.4	Alkaloide und organische Basen	198
8.1.5	Chitin: Ein Sonderfall unter den Zellwandsubstanzen	160	10.5	Porphyrine	203
8.1.6	Zellwandproteine	160		Zusammenfassung und Übungsaufgaben	205
8.2	Biosynthese der chemischen Zellwandkomponenten und ihre Kompartimentierung	160		Weiterführende Literatur	206
8.3	Entwicklung der Zellwand	162	<b>11</b>	<b>Mineralstoffernährung</b>	207
8.4	Bau der Zellwand	164	11.1	Autotrophie: Nährelemente und Spurenelemente	207
8.4.1	Hierarchie der Cellulosestrukturen	164	11.2	Die Rolle von Pflanzen im Stickstoff- und Schwefelstoffwechsel von Ökosystemen	209
8.4.2	Textur der Cellulosefibrillen	166	11.3	Der Stoffwechsel des Stickstoffs	211
8.4.3	Primärwand	167	11.3.1	Nitrataufnahme und Nitratreduktion	211
8.4.4	Sekundärwand und Tertiärwand	167	11.3.2	Fixierung von Luftstickstoff	211
8.5	Durchbrechungen in Zellwänden	168	11.4	Der Stoffwechsel des Schwefels	215
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	171	11.5	Der Stoffwechsel des Phosphors	217
	Weiterführende Literatur	172	11.6	Die Carnivorie	217
<b>9</b>	<b>Aminosäuren und Proteine</b>	<b>173</b>	11.7	Anorganische Ionen als besondere Standortfaktoren	221
9.1	Die Aminosäuren und ihre Eigenschaften	173	11.7.1	Salinität	221
9.2	Die Kondensation von Aminosäuren zu Peptiden	176	11.7.2	Calcium und Eisen	223
9.3	Proteine und ihre Eigenschaften	177	11.7.3	Belastung durch Metalle	225
9.4	Die Strukturhierarchie der Proteine	179	11.7.4	Anionen des Bor, Arsen und Selen	226
9.4.1	Primärstruktur	179		Zusammenfassung und Übungsaufgaben	227
9.4.2	Sekundärstruktur	180		Weiterführende Literatur	229
9.4.3	Tertiärstruktur	181	<b>12</b>	<b>Das Genom und die genetische Regulation</b>	231
9.4.4	Quartärstruktur	184	12.1	Der Zellkern	231
9.5	Die Funktionen der Proteine	184	12.1.1	Der Zellkern mit den Chromosomen als Kontrollzentrum der Zelle	231
9.6	Posttranslationale Proteinmodifikationen	185	12.1.2	Das Chromatin und die Chromosomen	233
9.7	Der Stoffwechsel der Aminosäuren und Proteine	186	12.1.3	Die Kern- und Zellteilung: Mitose	234
9.7.1	Synthese von Aminosäuren	186	12.2	Kern-Genom und Vererbung: Die MENDELSchen Regeln	239
9.7.2	Umsatz der Proteine	186	12.3	Die extrachromosomale Vererbung	242
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	188	12.4	Die Modifikationen und die Mutationen	243
	Weiterführende Literatur	190	12.5	Die genetische Regulation	245
			12.5.1	Genetischer Code	245

## VIII Inhaltsverzeichnis

12.5.2	Autokatalytische Funktion der DNA: Replikation	245	14	<b>Bryophyten</b>	295
12.5.3	Heterokatalytische Funktion der DNA: Transkription durch RNA-Polymerase	247	14.1	Allgemeine Merkmale	295
12.5.4	Translation und Proteinsynthese	250	14.2	Systematik und Phylogenie der Moose	295
12.5.5	Regulation der Genaktivität	252	14.2.1	Thallose und foliose Lebermoose (Marchantiophytina)	296
Zusammenfassung und Übungsaufgaben		256	14.2.2	Laubmoose (Bryophytina)	299
Weiterführende Literatur		258	14.2.3	Hornmoose (Anthocerotophytina)	301

## Pflanzenorganismen

### 13 Algen 261

13.1	Die eukaryotischen Algen im System der Organismen	261
13.2	Leben im Wasser und die Pigmente der Algen	262
13.3	Die vegetativen Entwicklungstendenzen und Lebensweisen der Algen	263
13.3.1	Monadale Organisationsstufe	265
13.3.2	Entwicklung von einzelligen Flagellaten zu mehrzelligen Kolonien mit Arbeitsteilung	265
13.3.3	Coccale Organisationsstufe: Verlust der freien Beweglichkeit	267
13.3.4	Trichale Organisationsstufe	269
13.3.5	Siphonale Organisationsstufe	270
13.3.6	Entwicklung von einfachen Zellfäden zu komplexen Thalli	270
13.4	Die generativen Entwicklungstendenzen	277
13.4.1	Mitosen, Sexualität und Meiose	277
13.4.2	Isogamie, Anisogamie, Oogamie	281
13.4.3	Gametangien und Sporangien	281
13.4.4	Generationswechsel	282
13.5	Ein phylogenetischer Überblick	288
13.6	Von den Algen der Streptophytina zu den grünen Landpflanzen	289
Zusammenfassung und Übungsaufgaben		291
Weiterführende Literatur		293

### 15 Schleimpilze und Pilze 311

15.1	Allgemeine Merkmale	311
15.2	Ein systematischer Überblick	311
15.2.1	Organisationsform Schleimpilze	313
15.2.2	Organisationsform Pilze	314
15.3	Die Bedeutung der Pilze	320
Zusammenfassung und Übungsaufgaben		320
Weiterführende Literatur		321

### 16 Der Generationswechsel bei Farnen, Gymnospermen und Angiospermen und die Evolution von Blüten, Samen und Früchten 323

16.1	Ur-Sprosspflanzen und endständige Sporangien	323
16.2	Telomtheorie	324
16.3	Der Generationswechsel der isosporen Farne	325
16.4	Die Evolution der Blüten	327
16.5	Der Generationswechsel der heterosporen Farne	329
16.6	Die Gymnospermen: Evolution der Samen	331
16.6.1	Männliche Blüten und Pollenkörner	331
16.6.2	Weibliche Blüten und Samenanlagen	333
16.6.3	Bestäubung, Befruchtung und Samenbildung	333
16.6.4	Phylogenetische Tendenzen	334
16.7	Der versteckte Generationswechsel der Angiospermen	336
16.7.1	Staubblätter und Pollenkörner	336
16.7.2	Fruchtknoten und Samenanlagen	337

16.7.3 Bestäubung, Befruchtung, Samen- und Fruchtbildung 337  
 16.7.4 Phylogenetische Tendenzen 338  
 16.8 Die Pollenübertragung 342  
 16.8.1 Bestäubungsmechanismen 342  
 16.8.2 Phylogenetische Tendenzen 343  
 16.9 Die Früchte 344  
 16.10 Die Entwicklungstendenzen bei den Angiospermen 345  
 16.11 Zusammenfassender Überblick über die Klassen der Pteridophytina und Spermatophytina 351  
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 351  
 Weiterführende Literatur 353

**Pflanzenorgane und Funktionen**

**17 Die Wurzel 357**  
 17.1 Die Wurzel als besonderes, neues Organ der Sprosspflanzen (Kormophyten) beim Übergang zum Leben an Land 357  
 17.2 Der äußere Bau der Wurzeln 359  
 17.3 Der innere Bau der Primärwurzel 362  
 17.3.1 Wurzelhaube 362  
 17.3.2 Der Vegetationspunkt der Wurzel 362  
 17.3.3 Die Streckungs- und Differenzierungszone 366  
 17.3.4 Die Wurzelhaarzone 369  
 17.4 Seitenwurzeln 371  
 17.5 Sekundäres Dickenwachstum 373  
 17.6 Die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen durch die Wurzeln 375  
 17.7 Die Metamorphosen der Wurzel 377  
 17.8 Signalübertragung in der Rhizosphäre: Allelopathie 379  
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 380  
 Weiterführende Literatur 381

**18 Die Sprossachse 383**  
 18.1 Die äußere Gliederung der Sprossachse 383  
 18.2 Die Verzweigung der Sprossachse 384  
 18.3 Der Vegetationskegel 385  
 18.3.1 Grundlage des Spitzenwachstums 385

18.3.2 Regulation der Stammzellenpopulation 390  
 18.3.3 Determination, Differenzierung und Streckung der vom SAM abgegebenen Zellen 391  
 18.4 Der Bau der primären Sprossachse 393  
 18.4.1 Gewebe der primären Sprossachse 393  
 18.4.2 Leitbündel 395  
 18.5 Das sekundäre Dickenwachstum 402  
 18.5.1 Kambium 402  
 18.5.2 Holz 404  
 18.5.3 Sekundäre Rinde (Bast) 407  
 18.5.4 Sekundäres Abschlussgewebe 407  
 18.5.5 Sekundäres Dickenwachstum der Monokotyledonen 409  
 18.6 Die Metamorphosen der Sprossachse 409  
 18.7 Die physiologischen Leistungen der Sprossachse 411  
 18.7.1 Wassertransport im Xylem 411  
 18.7.2 Ferntransport der Assimilate im Phloem 416  
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 419  
 Weiterführende Literatur 421

**19 Das Blatt 423**  
 19.1 Die Blatttypen: Ein Überblick 423  
 19.2 Die Entwicklung der Blätter 423  
 19.3 Die Keimblätter und die Niederblätter 425  
 19.4 Die Laubblätter 426  
 19.4.1 Äußere Gestalt 426  
 19.4.2 Phyllotaxis: Stellung und Ausrichtung der Blätter 428  
 19.4.3 Innerer Aufbau der Blattspreite 431  
 19.5 Die Hochblätter 440  
 19.6 Die Metamorphosen des Blattes 440  
 19.7 Die Funktionsweise der Blätter 442  
 19.7.1 Gasaustausch 442  
 19.7.2 Photosynthese 446  
 19.7.3 Xeromorphie der Blätter, ein Ausweg aus dem Gaswechselfeldilemma der Landpflanzen 453  
 19.7.4 Hygrophyten und Hydrophyten 453  
 Zusammenfassung und Übungsaufgaben 457  
 Weiterführende Literatur 459

## X Inhaltsverzeichnis

### Pflanzen in ihren Lebensräumen

- 20 Die Vegetation der Erde** 463
  - 20.1 Die lokale Gliederung der Vegetation: Die Pflanzengesellschaften 463
  - 20.2 Die großräumige Gliederung der Vegetation: Die Biome 466
  - 20.3 Die Biome verschiedener geographischer Breiten 467
  - 20.4 Die Zonierung der Vegetation durch die Höhenlage 475
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 478
- Weiterführende Literatur 478
  
- 21 Abiotische Umweltfaktoren** 479
  - 21.1 Netzwerk von fünf besonders wichtigen abiotischen Umweltfaktoren 479
  - 21.2 Ökosysteme und ihre Stoffkreisläufe unter dem Einfluss der abiotischen Umweltfaktoren 480
  - 21.3 Umweltfaktoren als Stressoren: das biologische Stresskonzept 481
  - 21.4 Der Faktor Licht 483
    - 21.4.1 Photomorphosen: Phytochrom, Cryptochrom und Phototropin 484
    - 21.4.2 Photoperiodismus 486
  - 21.5 Der Faktor Wasser 489
  - 21.6 Der Faktor Mineralstoffe 490
  - 21.7 Der Faktor Kohlendioxid 490
    - 21.7.1 CO<sub>2</sub>-Konzentrierungsmechanismen 490
    - 21.7.2 C<sub>4</sub>-Photosynthese und CAM als CO<sub>2</sub>-Konzentrierungsmechanismen 491
    - 21.7.3 Der biochemische Reaktionsweg der C<sub>4</sub>-Photosynthese 493
    - 21.7.4 Der biochemische Reaktionsweg des CAM 495
    - 21.7.5 Ökophysiologische Anpassungen durch C<sub>4</sub>-Photosynthese und CAM in Bezug auf die Faktoren Kohlendioxid, Wasser und Strahlung 497
  - 21.8 Der Faktor Temperatur 503
  - 21.9 Faktorenvernetzung: Das molekular-genetische Regulationsnetz bei der Verarbeitung von Temperatur- und Lichtsignalen zur Blühinduktion 506
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 508
- Weiterführende Literatur 511

- 22 Biotische Umweltfaktoren: Symbiose und Parasitismus** 513
  - 22.1 Definitionen und allgemeine Gesichtspunkte 513
  - 22.2 Symbiosen 514
    - 22.2.1 N<sub>2</sub>-fixierende Symbiosen 514
    - 22.2.2 Symbiosen zwischen Pflanzen und Pilzen 517
  - 22.3 Parasitismus bei Angiospermen 526
    - 22.3.1 Halbschmarotzer (Hemiparasiten) 527
    - 22.3.2 Vollscharotzer (Holoparasiten) 528
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 530
- Weiterführende Literatur 531

### Regulation der pflanzlichen Entwicklung

- 23 Molekulare Netzwerke der pflanzlichen Entwicklungsbiologie: Wachstum, Differenzierung, Altern und Tod** 535
  - 23.1 Einzeller, annuelle und perennierende Pflanzen 535
  - 23.2 Symmetriebrechung und Polaritätsinduktion 537
  - 23.3 Differenzierung, Korrelationen und Musterbildung 540
  - 23.4 Von der Samenkeimung bis zur Samenbildung 542
    - 23.4.1 Samenkeimung 542
    - 23.4.2 Fruchtwachstum und Samenbildung 543
  - 23.5 Programmierter Zelltod (Apoptose) 543
  - 23.6 Abscission 544
  - 23.7 Altern und Tod der ganzen Pflanze 545
  - 23.8 Primäre und sekundäre molekulare Botschafter und Signalnetze 546
    - 23.8.1 Die Phytohormone: Primäre molekulare Botschafter 546
    - 23.8.2 Die chemische Charakterisierung der Phytohormone 547
    - 23.8.3 Die Wirkungen der Phytohormone 549
    - 23.8.4 Der Nachweis von Phytohormonen: Biologische Tests 553
    - 23.8.5 Die Wirkungsweise der Phytohormone 554
  - 23.9 Sekundäre molekulare Botschafter 557
  - 23.10 Die Ausbreitung molekularer Signale und Musterbildung 560
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben 562
- Weiterführende Literatur 564

<b>24</b>	<b>Physikalische Signale</b>	565
24.1	Aktionspotenziale	565
24.2	Erregungsleitung	566
24.3	Reaktionen	569
24.4	Formative Wirkungen	570
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	572
	Weiterführende Literatur	572
<b>25</b>	<b>Die Ausnutzung des Lebensraums: Bewegungen</b>	573
25.1	Phänomene	573
25.1.1	Äußerer Bewegungsverlauf	573
25.1.2	Reaktionsarten	575
25.1.3	Reizarten	576
25.1.4	Bewegungsmechanismen	576
25.2	Die Orientierung im Raum	578
25.2.1	Gravitropismus	578
25.2.2	Phototropismus	584
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	588
	Weiterführende Literatur	589
<b>26</b>	<b>Chronobiologie</b>	591
26.1	Grundbegriffe und Konventionen	591
26.2	Die Phänomene	592
26.3	Die circadianen Rhythmen	593
26.4	Die Regulationsnetzwerke circadianer Rhythmik	594
26.4.1	Eingangs-, Oszillator- und Ausgangsnetzwerke	594
26.4.2	Molekulare Grundlagen	594
26.4.3	Eine einzige zentrale Uhr oder viele selbstständige Oszillatoren?	597
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	599
	Weiterführende Literatur	600

## **Pflanzen und aktuelle Herausforderungen**

<b>27</b>	<b>Biotechnologie</b>	603
27.1	Sammler und Ackerbauer	603
27.2	Konventionelle Biotechnologie unabhängig von der molekularbiologischen Revolution	604
27.3	Molekulare Biotechnologie	607
27.3.1	Isolierung und Klonierung von Genen	607
27.3.2	Transformation: Neue Eigenschaften in Empfängerpflanzen	609
27.3.3	Unterdrückung vorhandener Eigenschaften: Die Antisense und die RNA-Interferenz-Technik	612
27.3.4	Selektion, Regeneration und Austesten transgener Pflanzen	613
27.3.5	Neue Produkte der molekularbiologischen Revolution	615
27.4	Nutzen und Risiken, Segen und Fluch: die Ambivalenz unseres Tuns	616
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	618
	Weiterführende Literatur	620
<b>28</b>	<b>Pflanzen als Ideengeber für Problemlösungen in der Technik: Bionik</b>	621
28.1	Was ist Bionik?	621
28.2	Merkmale der Bionik	621
28.3	Vorgehensweisen der Bionik	622
28.3.1	Abstraktions-Bionik	623
28.3.2	Analogie-Bionik	629
28.4	Die Evolution als Vorbild für Optimierungsverfahren	637
28.5	Grenzen der Bionik	638
	Zusammenfassung und Übungsaufgaben	638
	Weiterführende Literatur	639

## **Sachverzeichnis** 641



## Vorwort 6. Auflage

Im Vorwort zur 5. Auflage unseres „kleinen“ Lehrbuches der Botanik haben wir festgestellt, dass wir im Durchschnitt alle vier Jahre eine neue Auflage präsentieren konnten. Nun bleibt es dabei, wir bieten nach 24 Jahren (Erstauflage 1988) die 6. Auflage an und feiern 2013 unser 25. Jubiläum. Aber warum sprechen wir nun auf einmal vom „kleinen“ Lehrbuch? Zwischen der Publikation der 5. und der nun vorgelegten 6. Auflage liegt das Erscheinen unseres gemeinsam mit Gerhard Thiel verfassten großen Lehrbuches „Botanik – Die umfassende Biologie der Pflanzen“ (ISBN 978-3-527-32030-1). Gemäß dem Programm unseres Verlages Wiley-VCH, für große Fächer jeweils ein kleines Lehrbuch für die Nebenfächler und ein großes Lehrbuch für die Hauptfächler bereit zu halten, setzen wir nun mit der 6. Auflage das kleine Lehrbuch fort. Wir bleiben bei beiden Büchern aus dem im Vorwort zur 5. Auflage erklärten Gründen bei dem Haupttitel BOTANIK und grenzen die beiden Bücher durch die Untertitel „Die umfassende Biologie der Pflanzen“ bzw. „Die einführende Biologie der Pflanzen“ voneinander ab. Beim Übergang von der 4. zur 5. Auflage haben wir einige Innovationen vorgenommen und geben das Vorwort zur 5. Auflage deshalb noch einmal wieder, denn diese Gesichtspunkte gelten auch für die 6. Auflage.

Dennoch stellten sich beim Bearbeiten der 6. Auflage wiederum neue Ansprüche. Gegenüber der 5. Auflage sollte sie deutlich gestrafft werden. Dafür gab es zwei Gründe. Da das kleine Buch im großen Buch aufgeht, und das große Buch somit alle Inhalte des kleinen Buches mit enthält, haben einerseits die Leser, die eine umfassende Darstellung suchen, im großen Buch alles zur Verfügung. Andererseits haben die Leser, die eine knappere Darstellung der Grundlagen suchen, einen Vorteil von der Straffung. Wir haben des-

halb unter dem Beibehalten des prinzipiellen Konzeptes die Grenzen der klassischen Disziplinen – Morphologie, Physiologie, Systematik, Ökologie und Pflanzenverbreitung – zu überbrücken, das Buch etwas neu organisiert und einige Kapitel zusammen geführt. Wir hoffen, dass das gelungen ist und sogar Übersicht und Zusammenschau fördert.

Demgegenüber wollten wir nun aber auch in das kleine Buch einiges einfügen, was wir für das große Buch neu erarbeitet haben, um auch neue aktuelle Entwicklungen der Biologie der Pflanzen anzusprechen. Wir haben das an vielen Stellen gemacht. Ein besonderes Anliegen war es dabei auch, Probleme zu behandeln, die von besonderer praktischer Relevanz sind, die die Öffentlichkeit bewegen und die das Interesse der gestaltenden Menschen erwecken, um zu zeigen, was die Botanik dazu zu sagen hat und dazu beitragen kann. Deshalb fügen wir zum Schluss die neuen Kapitel Biotechnologie und Bionik an, die durch Konzentration auf das Wesentliche aus den entsprechenden Kapiteln des großen Buches hervorgegangen sind.

Insgesamt bleibt es dabei, dass wir wie in allen vorangegangenen Auflagen das gesamte Wissen der Botanik in einem Überblick als Basis für eine Grundausbildung präsentieren. Durch Sparen bei Details konnte dabei die Gesamtschau sogar erweitert werden, ohne dass der Gesamtumfang angewachsen ist. So hoffen wir, dass auch die 6. Auflage grundlegende Ansprüche an Information, Wissen und vor allem auch Verstehen erfüllt und durch die Bebilderung und den flüssigen Text Spaß macht. Kompaktes Lernwissen findet sich wieder als „Kompakt“ vom Text abgesetzt. Neben die einzelnen Punkte der Zusammenfassungen der verschiedenen Kapitel haben wir jetzt Übungsaufgaben gestellt, an denen man sich messen und

## XIV Vorwort 6. Auflage

durch die man den Erfolg des Lernens und Verstehens prüfen kann. Die Zusammenfassungspunkte, auf die sich die Übungsaufgaben beziehen, folgen dem Fluss der jeweiligen Kapitel, sodass man leicht die Stellen aufsuchen kann, wo man die Antworten findet. Darüber hinaus sind bei den Übungsaufgaben vielfach Hinweise auf andere relevante Stellen des Buches gegeben.

Wir danken wiederum vielen Kolleginnen und Kollegen für das Bereitstellen von Bildmaterial überall da, wo die entsprechenden Quellen genannt sind.

Darmstadt, im Januar 2012

Manfred Kluge  
Ulrich Lüttge

## Die Autoren



*Ulrich Lüttge* wirkte am Institut für Botanik der Technischen Universität Darmstadt. Er lehrte über 40 Jahre lang Botanik und betreut dieses einführende Botanik-Lehrbuch gemeinsam mit Manfred Kluge seit fast 25 Jahren. Seine Forschungsarbeiten waren der Membranbiologie und der physiologischen und biochemischen Ökologie der Pflanzen gewidmet. Er bleibt auch nach seiner Emeritierung in der Wissenschaft aktiv.



*Manfred Kluge* hatte einen Lehrstuhl am Institut für Botanik der Technischen Universität Darmstadt inne. Er blickt auf eine mehr als vierzigjährige Lehrtätigkeit zurück, die breite Bereiche der Botanik und allgemeinen Biologie umfasste. Seine Forschungsgebiete waren biochemische und biophysikalische Grundlagen ökologischer Anpassungen bei Pflanzen.

## Vorwort 5. Auflage

Nach dem ersten Erscheinen unseres **Botanik**-Lehrbuches konnten wir im Durchschnitt alle vier Jahre eine neue Auflage präsentieren und legen jetzt die 5. Auflage vor. Wir sehen in dieser Kontinuität eine Bestätigung des Grundkonzeptes unseres didaktischen Ansatzes, wie wir es im Vorwort zur 1. Auflage dargelegt haben. Daran wollen wir auch nicht rütteln.

Wir hatten im Laufe der Zeit bei den verschiedenen Neuauflagen behutsame Änderungen vorgenommen, mit den nötigsten Anpassungen an den Fortschritt des Wissens. Bei der 5. Auflage haben sich Autoren und Verlag nun zu stärkeren Einschnitten entschlossen. Der Übergang zur Mehrfarbigkeit bei den meisten Abbildungen der Neuauflage trägt mit der ästhetischen und didaktischen Bedeutung der Farben den gewachsenen Ansprüchen an bildliche Darstellung Rechnung. Die Biologie entwickelt sich derzeit mit außergewöhnlich starker innerer Dynamik. Vielfach ist noch gar nicht abzusehen, ob und wie sich einzelne Neuheiten als dauerhaftes Basiswissen verankern werden, oder ob es sich manchmal lediglich um „Moden“ handelt. Auch wissenschaftliche Moden sind schnell vergänglich, was man auch an oft rasch wechselnden Namen für Referate, Institute, Arbeitsgruppen und andere Einheiten der Forschungsorganisation ablesen kann. Im HANS CHRISTIAN ANDERSEN Jahr – sein Geburtstag jährt sich 2005 zum 200sten Mal – werden wir dabei an die Erzählung von „Des Kaisers neuen Kleidern“ erinnert. Mit dem Titel unseres Lehrbuches bleiben wir demgegenüber ganz bewusst bei „**Botanik**“. Doch haben wir natürlich den aktuellen Entwicklungen Rechnung getragen. Nahezu ein Drittel des Textes wurde entsprechend neu geschrieben. Viele Abbildungen sind neu hinzugekommen, und viele wurden umgestaltet. Um den Umfang im bisherigen Rahmen halten zu können, musste oft schweren Herzens auch manches alte geopfert werden. Wir haben besonders neue Entwicklungen im Bereich der molekularen Biologie berücksichtigt.

Gleichzeitig hat aber auch die theoretische Biologie und Bioinformatik stark an Bedeutung gewonnen, und wir sind darauf eingegangen, besonders bei der Beschreibung von Regulationsnetzwerken. Befruchtet durch Molekularbiologie und Bioinformatik, aber auch durch neue Funde von Fossilien, entwickelt sich die Systematik der Pflanzen immer mehr zu einer echten Phylogenetik und zu einem der spannendsten Gebiete der **Botanik**. Bisher gewohnte Kategorien der Systematik fallen weg, und die Situation mag beim Fortschreiten der Forschung zwischenzeitlich etwas unübersichtlich erscheinen. Wir hoffen aber, dass es uns gelungen ist, auch hier den roten Faden deutlich zu machen und zu zeigen, dass die Wissenschaft dabei ist, ein klares Bild natürlicher Zusammenhänge zu entwickeln, das sich dann auch leicht einprägt. So haben wir die Evolution wie bisher immer als Richtschnur der gesamten Darstellung unseres Buches im Auge behalten.

Unsere Absicht, das gesamte Wissen der **Botanik** in einem Überblick als Basis für eine Grundausbildung präsentieren zu wollen, haben wir, wie bei der ersten Auflage, beibehalten.

Die damals aufgeführten Gründe (Vorwort zur 1. Auflage) gelten auch noch heute. Durch neue Studiengänge, vor allem die Bachelor- und Master-Studiengänge, aber auch viele interdisziplinäre Studiengänge mit botanischen Inhalten, wird die Notwendigkeit einer solchen Darstellung eher noch weiter unterstrichen. So widmet sich unser Buch der Struktur und Funktion auf allen relevanten Skalierungsebenen, von Molekülen über Membranen, Organelle, Zellen, Gewebe, Organe und ganzen Pflanzen bis zum Lebensraum und in umgekehrter Richtung. Alles zusammen gehört zur **Botanik**. So haben alle vorgenommenen Änderungen die grundlegende Struktur unseres Buches nicht verändert. Die Einteilung und Anordnung der Kapitel haben wir für eine bessere Übersicht etwas umgestaltet. Kompaktes „Lern-Wissen“ haben wir diesmal nicht in Kästen,

sondern als „Kompakt“ vom Fluss des Textes separiert. Wir hoffen, dass die Lektüre Freude macht und Gewinn bringt.

Sprachlich hält sich die neue Auflage unseres Lehrbuches durchgehend an die neuen Regeln der deutschen Rechtschreibung. Einige Moden konnten wir allerdings nicht mitmachen.

Insbesondere haben wir einige Hinweise weiterhin berücksichtigt, die wir nach Erscheinen der ersten Auflage von Herrn Professor Dr. Karl Mägdefrau zum richtigen Gebrauch wissenschaftlicher Fachausdrücke aus der Sicht des Kenners alter Sprachen erhalten hatten. So haben wir überall die Substantive Pro- und Eukaryonten mit *n*, aber die Adjektive pro- und eukaryotisch ohne *n* geschrieben, wie es analog ja auch für Symbionten und für symbiotisch im Gebrauch ist.

Bei den Empfehlungen von Büchern für weiterführendes Studium haben wir uns darauf konzentriert, Werke aufzuführen, die über den von uns für eine Grundausbildung erarbeiteten Überblick hinausgehen, die aber gleichermaßen allgemeinen Wissensstoff vermitteln. Hinweise auf Spezialliteratur und Originalarbeiten hätten dagegen den Rahmen des hier angestrebten grundlegenden Überblicks über die **Botanik** gesprengt.

Bei der umfangreichen Arbeit, die für diese neue Auflage erforderlich geworden ist, haben wir vielen Menschen zu danken, die uns geholfen

haben. Wir danken Herrn Thorsten Barnickel für die einfühlsame und anspruchsvolle farbige Gestaltung bisher schwarz-weiß wiedergegebener Abbildungen und die gelungene graphische und farbige Ausarbeitung neuer Abbildungen. Für zusätzliche Abbildungsvorlagen danken wir Prof. Dr. Roni Aloni, M.Sc. Anna Anielska-Mazur, Dr. Susanne Bolte, M.Sc. Heitor Duarte, Prof. Dr. Halina Gabrys, PD Dr. Norbert Hölzel, Prof. Dr. Ralf Kaldenhoff, Dr. Detlef Kramer, Prof. Dr. Anselm Kratochwil, Frau Resi Mollenhauer, PD Dr. Arthur Schüssler, Prof. Dr. Angelika Schwabe-Kratochwil, Dipl.-Biol. Sascha Tayefeh, Prof. Dr. Gerhard Thiel, Dr. Norbert Uehlein, Prof. Dr. Cornelia I. Ullrich-Eberius, Dr. Elke Wolf und Prof. Dr. Eckhard Wollenweber.

Wir danken allen an der intensiv überarbeiteten 5. Auflage unseres Lehrbuchs der **Botanik** beteiligten Mitarbeitern des Verlags Wiley-VCH für ihre immerwährende Einsatzbereitschaft.

Unser besonderer Dank gilt Herrn Dr. Andreas Sendtko und Frau Dr. Bettina Bems für die verlagsseitige Betreuung des Buches und Herrn Dipl.-Ing. Hans-Jochen Schmitt für die Herstellung.

Darmstadt,  
im August 2005

Manfred Kluge  
Ulrich Lüttge

## Vorwort 1. Auflage

Botanik, die Wissenschaft von den Pflanzen, ist eine Teildisziplin der Biologie, in der man es mit einer schier unermesslichen Fülle von Formen und Strukturen und den daran gebundenen Lebensvorgängen zu tun hat. Versuche, durch umfassende Darstellung aller Phänomene einen möglichst lückenlosen Überblick zu geben, erwecken leicht den Anschein, es handele sich um ein Fach, in dem die große Stoffmenge praktisch nicht mehr zu bewältigen ist. Dieser Eindruck verstärkt sich, wenn versucht wird, aufgrund der sicherlich berechtigten Appelle zur Eingrenzung der zu langen Studienzeiten den Stoff zeitlich zu komprimieren. Hinzu kommen schwindende Stundenzahlen für biologische Lehrveranstaltungen im Grundstudium der Biologie, vor allem zugunsten der immer unerlässlicher werdenden Bewältigung von Chemie, Physik und Mathematik durch angehende Biologen.

Hochschullehrer und Studienanfänger befinden sich in einem Dilemma: Auf der einen Seite führt die frühzeitige Spezialisierung in den höheren Schulen dazu, dass die Abiturienten für das Studium unberechenbare und hoffnungslos ungleiche Voraussetzungen mitbringen. Wird Biologie als Leistungsfach gewählt, so werden innerhalb des Faches eng umgrenzte Schwerpunkte mit ehrgeizigen Zielen verfolgt und mit Hilfe von Schulbüchern oder Materialien behandelt, die inhaltsreich, aber wortarm und damit oft kaum verständlich sind. Auf der anderen Seite stehen Hochschullehrbücher, die immer umfassender werden, immer mehr den Charakter von Handbüchern annehmen und somit weniger zum Lernen als vielmehr zum Nachschlagen für Fachleute geeignet erscheinen. Diese Situation hat uns dazu geführt, in unserer Lehre nach neuen Ansätzen für eine Darstellung der Botanik zu suchen. Nach langjährigen Erfahrungen als Lehrende und Prüfende haben wir Vorstellungen entwickelt, wie Anfänger sich in das gesamte Gebiet der Botanik einarbeiten sollten. Der „Mut zur Lücke“ erscheint uns dabei ebenso wichtig

wie das Bestreben, keine Teildisziplin auszulasen. In diesem Buch präsentieren wir unsere Auffassung über einen gangbaren Weg, der beides vereinigt.

Die Gliederung des Stoffes sprengt die Grenzen der klassischen Disziplinen der Botanik – Morphologie, Physiologie, Systematik, Ökologie und Pflanzenverbreitung – und umfasst sie doch alle. Wir beginnen unsere Darstellung mit der Evolution des Lebens, bei der frühzeitig photoautotrophe, pflanzenähnliche Stadien aufgetreten sind, und versuchen, wo immer dies möglich ist, dem Gang der Evolution, die zunehmend komplexere Formen geschaffen hat, als rotem Faden zu folgen. Dies soll es dem Leser erleichtern, einerseits größere Zusammenhänge zu sehen und andererseits doch immer wieder auf einfache Grundlagen und chemische oder physikalische Voraussetzungen zurückzukommen. Es schien uns dabei richtig, die Wahl der Beispiele und Details in allen Teilbereichen stark zu beschränken. Wir haben dafür versucht, alle ausgesuchten Phänomene ausführlich zu beschreiben, ihre Bedeutung aufzuzeigen und sie soweit wie möglich verständlich zu machen. Kausale Erklärungen sind zwar nur in seltenen Fällen lückenlos möglich, doch wird zunehmend deutlich, dass sich alle Lebensvorgänge auf bestimmte Grundprozesse zurückführen lassen und die Biologie aus der Phase rein beschreibender Darstellungen immer mehr heraustritt.

Wir haben uns bemüht, für den Fluss des Textes eine Sprache zu finden, die als angenehm empfunden wird und zum Lesen verführt. Wenn dies geglückt ist, sollten sich vielleicht sogar einige Leser finden, die außerhalb der Notwendigkeiten von Studium und Examina Interesse an der Botanik haben, denn die Faszinationen des Pflanzenlebens können in der Tat in hohem Maße unterhaltend sein. Dies darf allerdings nicht darüber hinwegtäuschen, dass wirklich einprägendes Verstehen Arbeit erfordert. Hierzu bieten wir in den Text eingeschobene Kästen mit besonders

hoher Informationsdichte. Beim ersten Lesen können sie überschlagen werden; für das vertiefende Lernen bringen sie wichtige Begriffe und Inhalte in übersichtlicher Form. Wir hoffen, damit dazu beizutragen, dass der Botaniklehrstoff durch verstehendes Lernen an Stelle von rein rezeptivem Lernen bewältigt werden kann. Bei dem Gestalten der Seiten wurde große Aufmerksamkeit darauf verwandt, zusammengehörige Inhalte soweit wie möglich auch zusammen darzustellen.

Wir tragen der unterschiedlichen Vorbildung der Studienanfänger Rechnung, indem wir lediglich die Grundrechenarten, einfachste Gesetze der Physik und aus der Chemie das Verständnis der chemischen Symbole, der verschiedenen Bindungsmöglichkeiten zwischen den Elementen und den chemischen Reaktionsformalismus voraussetzen. Jeder Benutzer des Buches, der sich den gebotenen Stoff erarbeitet hat, sollte für die Botanikprüfung im Vordiplom der Biologie gerüstet sein. Dieses Botanikwissen kann auch für diejenigen Biologen weitgehend ausreichen, die sich anschließend in der Biologie in nicht-botanischer Richtung spezialisieren.

Wir haben versucht, neben den sachlichen Inhalten auch die Schönheit der Botanik zu zeigen, soweit ein solches ästhetisches Anliegen sich mit den Kostenplanungen des Verlages einigermassen vereinbaren ließ. Nahezu alle Illustrationen wurden neu geschaffen. Frau Gabriela Bauer, die Dritte im Bunde der Autoren, konnte hier ihre reichen Erfahrungen beim Illustrieren von Lehrbüchern und ihr künstlerisches Gespür beisteuern; die meisten Zeichnungen stammen von ihrer Hand. Sehr viele der Photographien wurden von uns selbst aufgenommen. Dabei haben wir für die Erlaubnis, eine Sammlung mikroskopischer Unterrichtspräparate zu benutzen, der Jungner Instrument GmbH (Hamburg) zu danken. Auch in anderen Fällen danken wir für die Bereitstellung von Material, vor allem Prof. Dr. Martin Bopp (Moosprotonemen), Dr. Dieter Mollenhauer (Geosiphon), Dr. Barbara Streitz (*Frullania*, Pollenpräparate) und Dr. Eckhard Wollenweber (Flechtenmaterial). Manche Abbil-

dungen haben wir der Großzügigkeit von Schülern, Mitarbeitern und Kollegen zu verdanken, die uns Originalaufnahmen zur Verfügung gestellt oder vermittelt haben. Obwohl bei den entsprechenden Abbildungen jeweils der Name vermerkt ist, wollen wir uns an dieser Stelle noch einmal ausdrücklich bei allen bedanken: Prof. Dr. Jürgen Brickmann, Dr. Bernd Bussian, Prof. Dr. Andreas Bresinsky, Dr. Inge Dörr, Dr. Hans-Peter Haschke, Dr. Hans-Peter Hofmann, Prof. Dr. Hans Martin Jahns, Prof. Dr. Ragnar Kinzelbach, Thomas Kluge, Dr. Detlef Kramer, Dr. Bruno P. Kremer, Angela Kreuzer, Dr. Manfred Küppers, Prof. Dr. Anne Marie Lambert, Prof. Dr. Hartmut Lichtenthaler, Sabine Marx, Dr. Dieter Mollenhauer, Prof. Dr. Otmar Seuffert, Dr. Ralf Stelzer, Ernst Stengl, S. Sutari, Dr. Siegfried Treichel, Prof. Dr. Wolfram Ullrich, Dr. Nicole Vartanian, Prof. Dr. Hubert Ziegler und Prof. Dr. Ulrich Zimmermann.

Die Fertigstellung eines neuen Lehrbuches ist eine umfangreiche Gemeinschaftsleistung. Neben der großen Wissenschaftlergemeinschaft, die das Wissen erarbeitet und fortwährend korrigiert, den im Unterricht engagierten Studenten aller Semester, die zur ständigen kritischen Überprüfung der Darstellungsweise zwingen, und dem Lektorat des Verlages, das das Entstehen von Inhalt und Form kritisch überwacht, gehört dazu ein umfangreicher Stab erfahrener Techniker. Wir danken unseren Sekretärinnen Frau Barbara Reinhardt und Frau Irene Schmidt für die schwierige Arbeit an dem Manuskript, Frau Rosl Heger für die vielen im Dunkeln des Photolabors mit unseren Abbildungen verbrachten Stunden, und Frau Dr. Angela Weber, die aus den verschiedenen Text- und Abbildungs-Bausteinen die Seiten des Buches gestaltete. Wir denken an die Zeichner und Setzer und an die Mitarbeiter der Herstellungsabteilung des Verlages, die sich mit unseren zahlreichen Sonderwünschen auseinandersetzen mußten. Unser ganz besonderer Dank gilt Herrn Dr. Hans-Joachim Kraus vom Lektorat, der in vielen tagelangen Besprechungen mit den drei Autoren ein enges Mitglied im Team wurde und alles koordiniert hat. Dank gebührt nicht

zuletzt auch unseren Familien. Sie haben mit Geduld und Verständnis ertragen, dass die Arbeit an dem Buch sehr viel von unserer Aufmerksamkeit und Zeit absorbierte.

Nun hoffen wir, dass unser Werk dem Leser Freude beim Kennenlernen und Begreifen des großen Gebietes der Botanik machen wird. Wenn dies eintritt, hat sich alle Mühe gelohnt.

Darmstadt  
und Altomünster,  
im Juni 1988

Gabriela Bauer  
Manfred Kluge  
Ulrich Lüttge



# Evolution, Energetik und Bau der Pflanzenzelle





# Einstieg in die Biologie pflanzlicher Zellen

## 1.1 Die Progenoten und die Evolution dreier grundlegender Erfordernisse des Lebens

Die Biologie, und natürlich auch ein so großes Teilgebiet der Biologie wie die Botanik, konfrontiert den Neuling mit einer zunächst unübersehbaren *Fülle von Formen und Erscheinungen*. Er hat zwei verschiedene Möglichkeiten des Eindringens. Einmal kann man in der Natur schon ohne besondere Vorkenntnisse und Ausrüstung sehr viele Beobachtungen machen; man kann beginnen, mehr oder weniger erschöpfende Erklärungen zu erarbeiten, langsam zu schwierigeren Fragestellungen vordringen und schließlich versuchen, allgemeine Gesetzmäßigkeiten zu verstehen. Ein anderer Weg fängt bei der Betrachtung der einfachsten heute lebenden (rezenten) Einzeller an und schreitet zu immer höher organisierten Pflanzen fort, so wie die Evolution der Organismen vor  $4 \cdot 10^9$  Jahren von ganz einfachen Urzellen ausgegangen ist und nun zu hoch komplizierten Lebewesen, wie etwa den Blütenpflanzen, geführt hat.

Für das Verständnis der Entstehung von Lebewesen ist es wichtig zu wissen, dass in der *Ur-atmosphäre* der Sauerstoff fehlte, der heute 21 % unserer Atmosphäre ausmacht. Durch Urgewitter konnten auf der sich abkühlenden Erdoberfläche die *Urmeere* entstehen. Verschiedene, mehr oder weniger reduzierte Gasmoleküle in der Atmos-

### Einstieg in die Biologie pflanzlicher Zellen

- Die Progenoten und die Evolution dreier grundlegender Erfordernisse des Lebens
- Die Prokaryonten und die Realisierung der drei grundlegenden Erfordernisse des Lebens
- Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen
- Die Eukaryonten-Zellen
- Endosymbiontentheorie der Evolution eukaryotischer Zellen
- Zusammenfassung und Übungsaufgaben
- Weiterführende Literatur

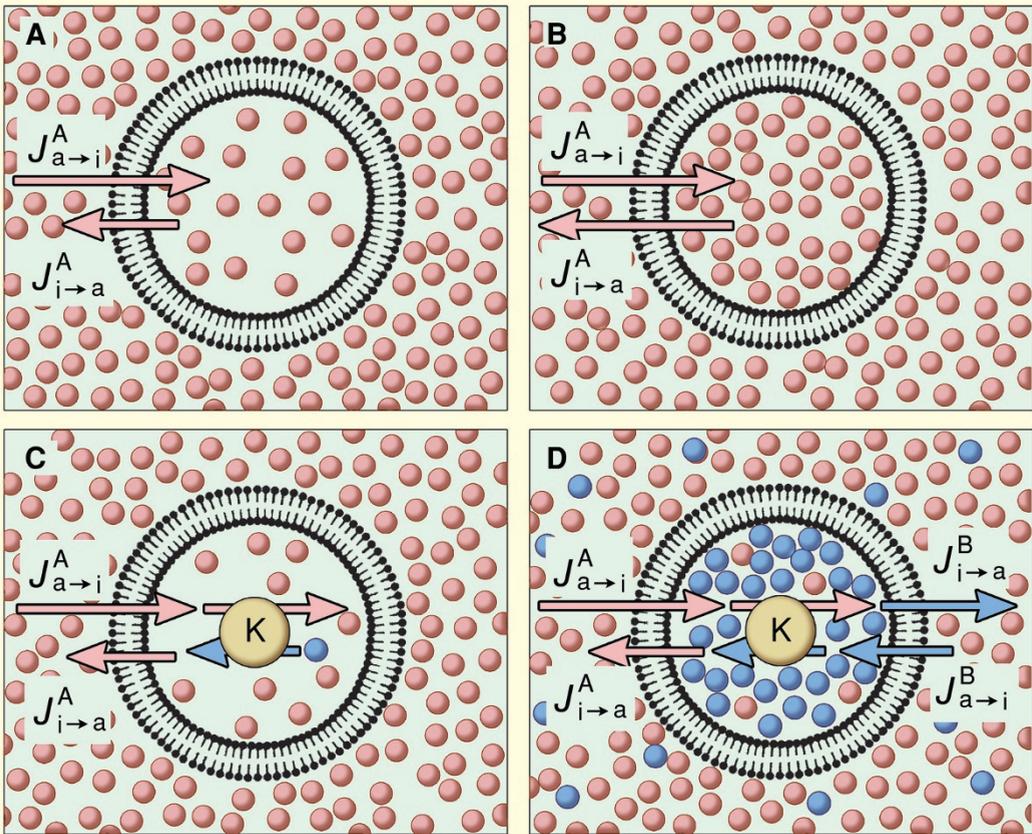
phäre dienten dann als Substrate für die *chemische Evolution*. Die Energie von Blitzentladungen ermöglichte die Synthese einfacher organischer Moleküle, und aus den ersten Reaktionsprodukten entstanden in ein bis zwei Milliarden Jahren die Monomeren und schließlich die Oligo- und Polymeren biologisch wichtiger Moleküle. Solche Moleküle können sich in bestimmten Bereichen der Urmeere langsam angereichert haben. Wir sprechen dabei auch von der *Ursuppe*, in der das Leben entstanden ist.

Bei der Entstehung der einfachsten Vorstufen des Lebens, der *Urzellen oder Progenoten*, waren drei besondere Ereignisse entscheidend. Man kann sich vorstellen, dass diese drei Ereignisse von drei verschiedenen polymeren Stoffgruppen oder Makromolekülen getragen wurden.

### 1.1.1 Abgrenzung von der Umgebung: Fette und Lipide

Zuerst musste durch Abgrenzung von der Uruppe ein neuer innerer Raum der Progenoten geschaffen werden. Dies konnte durch Fette und Lipide bewerkstelligt werden. *Fette und Lipide* setzen sich aus Fettsäuren und Glycerin zusammen (Kompakt 1-1). Durch ihren hydrophilen

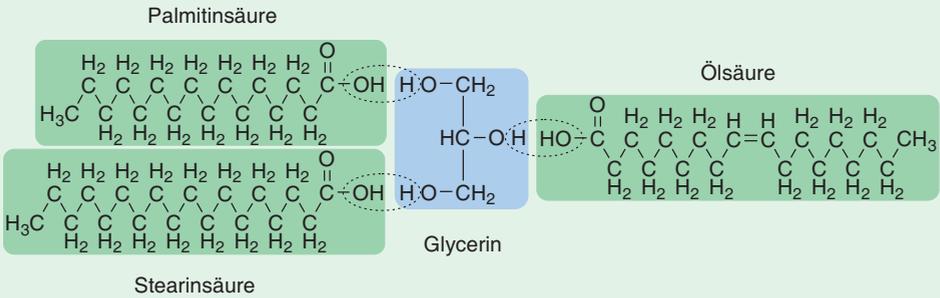
„Kopf“ und ihre hydrophoben oder lipophilen „Schwänze“ sind Lipidmoleküle amphipolar (Kompakt 1-1). Sie können im wässrigen Milieu Doppelfilme oder Membranen bilden und dadurch kleine Tröpfchen von der Lösungsphase abgrenzen (Abb. 1-1). In den Doppelfilmen zeigen die lipophilen Kohlenwasserstoff-Ketten zur Mitte und bilden den lipophilen Bereich der *Lipiddoppelmembran*. Die hydrophilen Pole grenzen an zwei wässrige Phasen an, die Außenphase und die



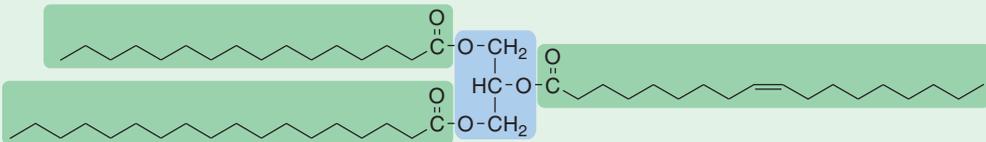
**Abb. 1-1** Koazervate Tröpfchen und die Substanzflüsse an ihren Membranen. Die Substanzflüsse,  $J$ , sind Diffusionsprozesse (vgl. Kap. 3.3); sie sind durch Pfeile und die Reihenfolge der Indizes a (außen) und i (innen) sowie die Buchstaben A bzw. B für die diffundierenden Teilchen gekennzeichnet. (A)→(B): Die Konzentration der Substanz A (A: rot) ist zunächst außen (a) größer als innen (i):  $[A]_a > [A]_i$ . Der Influx  $J_{a \rightarrow i}^A$  ist größer als der Efflux  $J_{i \rightarrow a}^A$ . Mit der Zeit gleicht sich der Konzentrationsunter-

schied aus,  $[A]_a = [A]_i$  und  $J_{a \rightarrow i}^A = J_{i \rightarrow a}^A$ . (C)→(D): Die Ausgangssituation (C) entspricht der von (A):  $[A]_a > [A]_i$ . Aber das Tröpfchen hat einen makromolekularen Katalysator (K) eingeschlossen, der die Reaktion  $A \rightarrow B$  (B: blau) katalysiert; im Inneren des Tröpfchens wird die Substanz B gebildet. Dadurch bleiben  $[A]_a > [A]_i$ ,  $[B]_i > [B]_a$ ,  $J_{a \rightarrow i}^A > J_{i \rightarrow a}^A$ ,  $J_{i \rightarrow a}^B > J_{a \rightarrow i}^B$ . Das Tröpfchen ist ein offenes System.

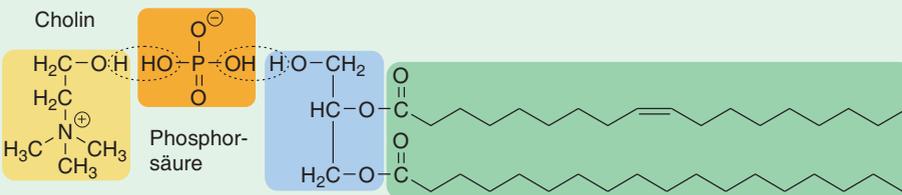
## Kompakt 1-1 Fette und Lipide



Durch Esterbildung über die Carboxylgruppe ( $-\text{COOH}$ ) von Fettsäuren (wie Palmitinsäure, Stearinsäure, Ölsäure, u.a.) und die alkoholische Hydroxyl- ( $-\text{OH}$ ) Gruppe von Glycerin entstehen Fette:



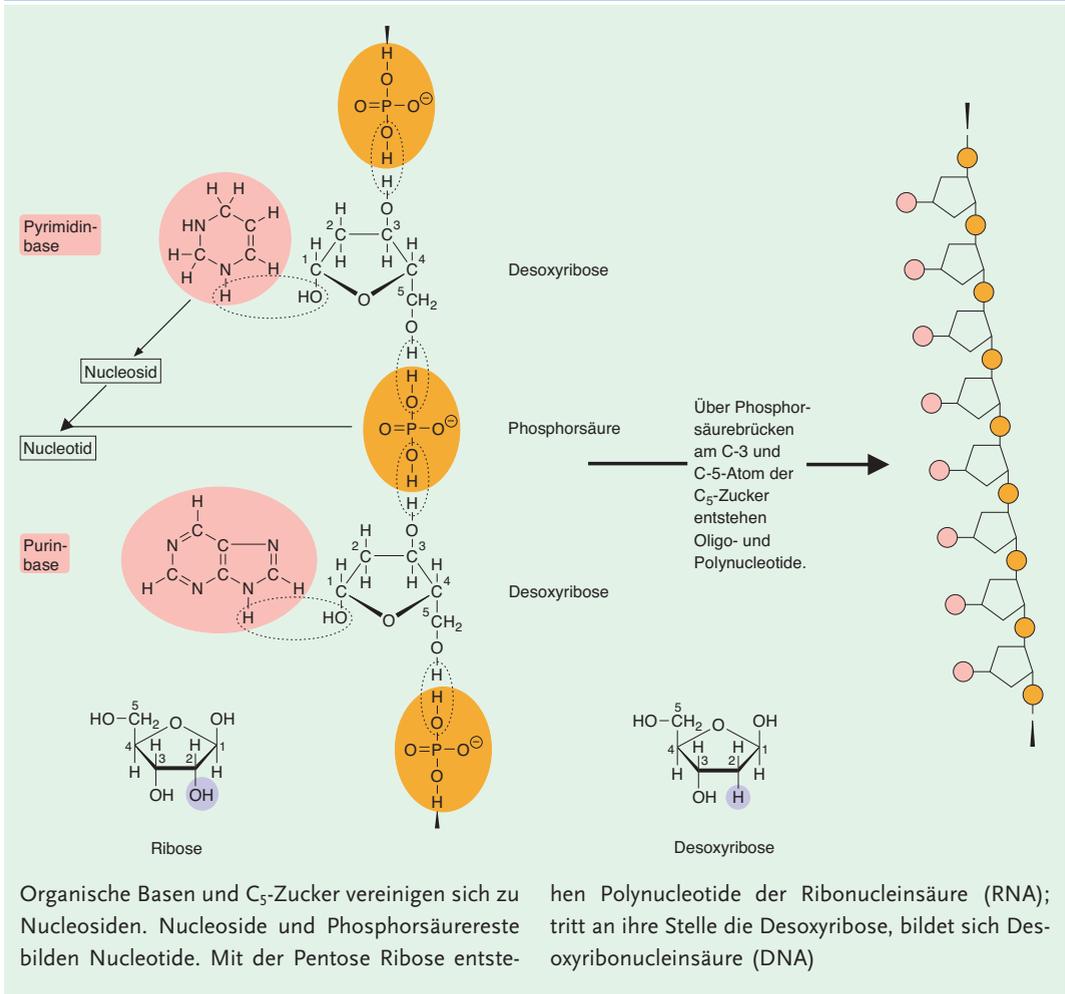
Kleine polare oder hydrophile Moleküle können beteiligt sein:



Es entstehen Lipide mit einem hydrophilen Pol oder Kopf und den Kohlenwasserstoffketten der Fettsäuren als hydrophobe Molekülschwänze:



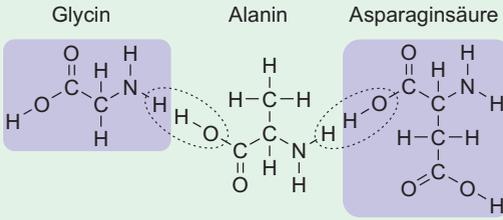
## Kompakt 1-2 Nucleoside und Nucleotide



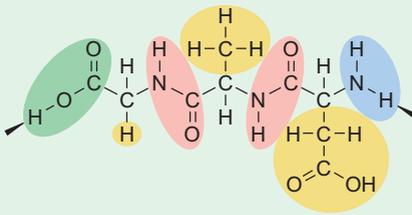
Innenphase des Tröpfchens. Würde der neu abgegrenzte Innenraum des Tröpfchens durch seine Membran von der Umgebung hermetisch abgeschlossen, wäre jede weitere Entwicklung ausgeschlossen. Also musste für die Entstehung lebender Zellen die Membranbarriere von Anfang an eine Doppelfunktion haben. Sie musste Abgrenzung und zugleich Kommunikation durch kontrollierten Stoffaustausch gewährleisten. Enthielt ein Tröpfchen nach seiner zufälligen Bildung

zunächst andere Konzentrationen an gelösten Stoffen als die Ursuppe selbst, konnten die Konzentrationsunterschiede zu einem Transport durch Diffusion durch die Membran führen. Aber mit dem Ausgleich der Konzentrationsunterschiede musste das Tröpfcheninnere wieder identisch mit dem Hauptteil der Ursuppe werden, und auch damit wäre keine weitere Entwicklung mehr möglich gewesen.

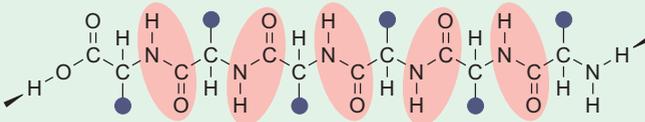
### Kompakt 1-3 Die Peptidbindung



Zwischen Aminogruppe  $\left( \begin{array}{c} \text{H} \\ | \\ -\text{N} \\ | \\ \text{H} \end{array} \right)$  und Carboxylgruppe  $\left( \begin{array}{c} \text{O} \\ || \\ \text{C} \\ | \\ \text{O} \\ | \\ \text{H} \end{array} \right)$   
 entsteht die **Peptidbindung**.



Durch Kettenverlängerung am **Amino-Ende (-NH<sub>2</sub>)** und am **Carboxyl-Ende (-COOH)** (Pfeile!) entstehen höhere Oligopeptide, Polypeptide, Proteine.



#### 1.1.2 Emanzipation von der Umgebung: Polynucleotide und Peptide

Die Tröpfchen mit ihrer Lipidmembran können wie die Fettaggen auf einer Suppe Einschlüsse enthalten haben. Man hat sie deshalb auch als

*Koazervate* bezeichnet. Wenn ein solches Koazervat durch Zufall einen *makromolekularen Katalysator* mit eingefangen hatte, ergaben sich Entwicklungsmöglichkeiten. Durch Oberflächeneffekte bei der Anlagerung kleinerer Moleküle können Polymere die kleinen Substratmoleküle reaktionsbereiter machen; sie wirken katalytisch. Erste

hypothetische makromolekulare Katalysatoren waren daher zunächst wahrscheinlich chemische Strukturen, die der RNA (Kompakt 1-2) ähnelten. Aus einer solchen präRNA-Welt entwickelte sich dann eine RNA-Welt, wo die RNA sowohl chemische Umsetzungen katalysierte als auch der Verarbeitung von Information diente. Dann erfolgte eine *erste Arbeitsteilung* zwischen den Aufgaben der Katalyse und der Information. Die Funktion der RNA beschränkte sich nun auf die chemische Speicherung und Vermehrung der Information. Die katalytische Funktion wurde von anderen Katalysator-Polymeren, nämlich Peptiden und Proteinen aus Aminosäure-Bausteinen übernommen. Aminosäuren lagern sich über die Peptidbindung zu Peptiden, mit steigender Zahl der Bausteine zu Oligopeptiden und schließlich zu *Proteinen* zusammen (Kompakt 1-3). Wenn durch Oberflächeneffekte an Katalysator-Makromolekülen eine chemische Reaktion  $A \rightarrow B$  im Tröpfcheninneren sehr viel rascher ablief als im Hauptteil der Ursuppe, so konnte sich das Tröpfchen wirklich von der Ursuppe emanzipieren. Nun wäre im Inneren die Konzentration von A immer kleiner und die von B immer größer als außen gewesen. Die Konzentrationsunterschiede von A und B wären mit der Zeit nicht mehr verschwunden, sondern hätten für eine dauernde Nettoaufnahme von A und Nettoabgabe von B gesorgt. Auch diese Systeme hat man sich nicht nur ausgedacht, sondern im Experiment nachgebaut (Abb. 1-1).

Hier zeigt sich eine grundlegende thermodynamische Eigenschaft aller Organismen:

*Alle Organismen sind offene Systeme, durch die ein ständiger Fluss von Materie und Energie erfolgt, und deren Zusammensetzung und Gestalt im Zustand eines Fließgleichgewichts (Kap. 2.1) von der Zeit unabhängig sein kann.*

### 1.1.3 Speicherung und Weitergabe von Information: Ribonucleinsäure (RNA) und Desoxyribonucleinsäure (DNA)

Neben dem Erreichen besonderer Organisationsstufen mit einem oder mehreren makromolekularen Katalysatoren war die Entwicklung der Progenoten zu wirklichen, lebenden Zellen nicht ohne die Verarbeitung von Information über die etablierten Eigenschaften möglich. Beide Funktionen, Katalyse und Informationsverarbeitung, übernahm die RNA bis zu der ersten Arbeitsteilung, wo die katalytische Funktion von der RNA auf die Proteine überging. Die RNA speicherte Information und gab sie in autokatalytischer Funktion weiter. Die Information wird in Form der Reihenfolge verschiedener organischer Basen an den Polynucleotidsträngen festgehalten. Aus der RNA-Welt entwickelte sich später die heutige DNA-Welt. Die Bildung der Ribose war am Anfang unter den Bedingungen der primitiven Erde viel einfacher als die der Desoxyribose. In einer Autokatalyse selbstreplizierende Moleküle unterliegen aber der natürlichen Selektion. Die DNA erwies sich als stabiler und einer Reparatur von Fehlern bei der Replikation leichter zugänglich als die RNA. Mit dem Auftreten der DNA erfolgte eine *zweite Arbeitsteilung*. Die DNA übernahm die Speicherung und die RNA die Weitergabe der Information. Die in der DNA gespeicherte Information wird in RNA umgeschrieben und durch RNA in die Synthese von Proteinen umgesetzt, die als Katalysatoren das gesamte zelluläre Geschehen steuern.

## 1.2 Die Prokaryonten und die Realisierung der drei grundlegenden Erfordernisse des Lebens

Die Diskussion der Frühstadien der Evolution zu Progenoten hat gezeigt, welche Ausstattung lebende Zellen mindestens haben müssen:

- Membranen zur Abgrenzung und zum kontrollierten Kontakt mit der Umgebung;
- Makromoleküle zur Oberflächenbildung und Katalyse (RNA, Proteine);
- Makromoleküle zur Informationsspeicherung und -weitergabe (RNA, DNA).

Dazu kommen noch

- membrangebundene Redoxsysteme zur Energieübertragung bei der Atmung und bei der Photosynthese (Kap. 5.2.2.1, Kap. 6.2.5).

Die grundlegenden Erfordernisse sehen wir bei den einfachsten rezenten Organismen, den prokaryotischen Einzellern, d. h. den Bakterien, erfüllt (Abb. 1-2). Der Ausdruck *prokaryotisch* bezeichnet eine bestimmte Organisationsstufe des Lebens. Er bezieht sich vor allem darauf, dass die DNA noch nicht in Chromosomen in einem Zellkern organisiert ist. Die DNA der Bakterien liegt in Form eines ringförmig in sich geschlossenen Doppelstrangs vor, der bei einer Zelle des Darmbakteriums *Escherichia coli* 1,4 mm lang und  $5 \cdot 10^{-5}$  mm dick ist. Die *E. coli*-Zelle selbst ist etwa  $2 \cdot 10^{-3}$  mm lang und  $10^{-3}$  mm dick. Der *DNA-Doppelstrang* liegt zusammengeknäult im zentralen Cytoplasma der Zelle und erscheint als fädiges Netzwerk des sog. *Kernäquivalents*. Zusätzlich finden wir in Bakterienzellen noch kleinere DNA-Ringe, die *Plasmide*.

Aber auch in anderer Hinsicht sind diese Zellen noch wenig gegliedert; z. B. sind die Redoxketten der Atmung und Photosynthese noch nicht in besonderen Organellen enthalten, die von einer eigenen Membran umgeben sind. Prokaryotische Zellen bilden dazu lediglich mehr oder weniger komplizierte Einfaltungen der das Cytoplasma nach außen begrenzenden Membran, der Plasmamembran, gegen das Innere der Zellen.

Die Prokaryonten der Domäne Archaea (Archaeobakterien) haben keine Zellwand, die auch den Progenoten noch fehlte. Verschiedenartige Hüllen können aber vorhanden sein. Die Prokaryonten der Domäne Bacteria (Eubakterien) bilden eine Zellwand aus, die man als ein makromolekulares Netz von Muropeptiden aus Aminoazuckern und Aminosäuren (*Mureinsacculus*) ansehen kann, in das die Zelle eingehüllt ist. Auf die Zellwand der Bakterien (Abb. 1-2) folgt nach innen die äußere Plasmabegrenzung, die Plasmamembran.

Besonders erwähnenswert sind noch die *Geißeln*, mit denen viele Bakterien gerichtete, aktive Schwimmbewegungen im Substrat durchführen können (z. B. bei bestimmten Bazillen mit einer Geschwindigkeit von  $200 \mu\text{m s}^{-1}$ ). Eine Bakteriengeißel besteht aus spiralig angeordneten, globulären Proteinmolekülen (*Flagellin*). Die Geißel ist an Proteinringen in der Bakterienhülle befestigt, die mit der Geißel rotieren, was durch Statorproteine stabilisiert wird.

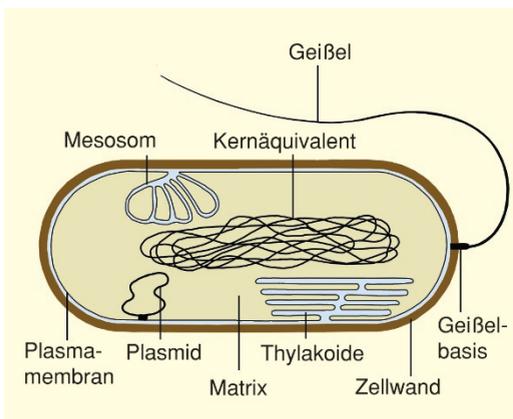


Abb. 1-2 Schema einer Bakterienzelle.

## 1.3 Besondere Eubakterien: Die Cyanobakterien als prokaryotische Algen

Die Cyanobakterien könnte man *prokaryotische Algen* nennen. Sie betreiben Photosynthese mit zwei Photosystemen und  $\text{O}_2$ -Entwicklung (Kap. 2.6.3) wie alle Pflanzen. Obwohl sie eigentlich zu den Eubakterien gehören, ordnet man sie immer der Botanik zu. Sie sind für die Botanik so wichtig, dass wir ihnen bei der Betrachtung der Prokaryonten hier einen besonderen Exkurs widmen müssen.