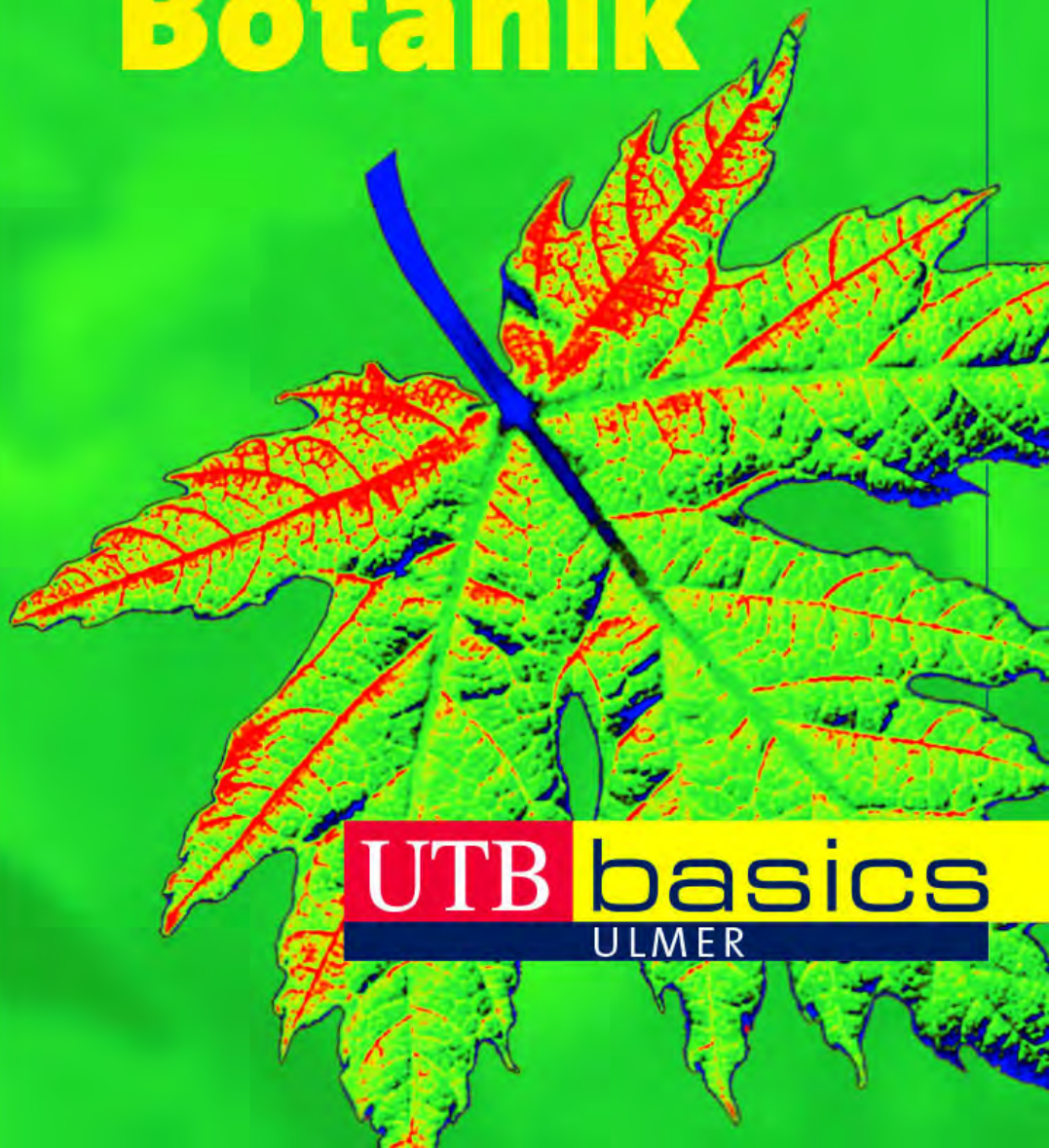


DIETER HESS

# Allgemeine Botanik



**UTB** basics  
ULMER



**Eine Arbeitsgemeinschaft der Verlage**

Beltz Verlag Weinheim · Basel  
Böhlau Verlag Köln · Weimar · Wien  
Wilhelm Fink Verlag München  
A. Francke Verlag Tübingen und Basel  
Haupt Verlag Bern · Stuttgart · Wien  
Verlag Leske + Budrich Opladen  
Lucius & Lucius Verlagsgesellschaft Stuttgart  
Mohr Siebeck Tübingen  
C. F. Müller Verlag Heidelberg  
Ernst Reinhardt Verlag München und Basel  
Ferdinand Schöningh Verlag Paderborn · München · Wien · Zürich  
Eugen Ulmer Verlag Stuttgart  
UVK Verlagsgesellschaft Konstanz  
Vandenhoeck & Ruprecht Göttingen  
Verlag Recht und Wirtschaft Heidelberg  
WUV Facultas Wien

DIETER HESS

# Allgemeine Botanik

282 farbige Abbildungen und  
Strukturformeln

11 Farbfotos

33 Schwarzweißfotos

11 Tabellen

UTB | basics

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort .....	6
<b>1 Die Pflanzenzelle und ihre Funktionen .....</b>	<b>8</b>
1.1 Zusammensetzung der Pflanzenzelle nach Elementen .....	9
1.2 Zellkern, Transkription und Translation .....	17
1.3 Biomembranen und ihre Funktionen .....	27
1.4 Cytosol: Cytoskelett und Glykolyse (Biologische Oxidation) ...	36
1.5 Mitochondrien und Biologische Oxidation .....	40
1.6 Plastiden, Photosynthese und Glykolat-Zyklus .....	48
1.7 Kohlenhydrate und Zellwand .....	66
1.8 Triacylglycerine (Neutralfette) .....	77
1.9 Photosynthetische Nitratassimilation, Aminosäuren und Polypeptide .....	83
1.10 Terpenoide .....	88
1.11 Phenole .....	95
1.12 Alkaloide .....	107
<b>2 Grundlagen der Entwicklung .....</b>	<b>117</b>
2.1 Regulation durch Phytohormone .....	118
2.2 Regulation durch Außenfaktoren .....	130
2.3 Signaltransduktion .....	134
2.4 Teilungswachstum und Totipotenz .....	140
2.5 Polarität und inäquale Zellteilungen .....	149
2.6 Streckungswachstum .....	153

<b>3</b>	<b>Bildung, Bau und Funktionen der vegetativen Organe</b> . . . . .	156
3.1	Embryogenese . . . . .	156
3.2	Keimung . . . . .	160
3.3	Bildung, Bau und Funktionen der Sprossachse . . . . .	164
3.4	Bildung, Bau und Funktionen des Blattes . . . . .	188
3.5	Bildung, Bau und Funktionen der Wurzel . . . . .	200
3.6	Bewegungen von Pflanzenorganen . . . . .	214
3.7	Biotische Wechselwirkungen . . . . .	226
<b>4</b>	<b>Bildung, Bau und Funktionen der reproduktiven Organe</b> . . .	249
4.1	Vegetative Fortpflanzung . . . . .	249
4.2	Sexuelle Fortpflanzung: Meiosis und Generationswechsel . . .	252
4.3	Bau und Bildung von Blüten und Blütenständen . . . . .	265
4.4	Pollenübertragung, Selbstinkompatibilität, doppelte Befruchtung, Samen und Frucht . . . . .	278
	Literaturverzeichnis und Quellenverzeichnis der Abbildungen . . . . .	293
	Glossar . . . . .	295
	Sachregister . . . . .	306

# Vorwort

Die kurzgefasste, modern gehaltene Darstellung führt in die Allgemeine Botanik ein. Zunächst werden Struktur und Funktion der Zelle und damit auch die Grundlagen in Biochemie und Molekularbiologie der Pflanzen behandelt. Kapitel zu Bildung, Struktur und Funktion von Spross, Blatt und Wurzel bauen darauf auf. Ein abschließendes Kapitel befasst sich mit Reproduktionsbiologie. In diesen Kapiteln werden jeweils Grundlagen der Cytologie, Anatomie und Morphologie mit Daten aus der Stoffwechsel-, Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie sowie der Ökologie kombiniert und integriert dargestellt. Die vielfach übliche strikte Trennung in die genannten Disziplinen, die zu Wiederholungen zwingt, wird also aufgegeben. Dabei werden biochemische und molekulare Aspekte betont. Für Pharmazie, Agrar- und Ernährungswissenschaften wichtige Daten werden eingehender behandelt als sonst in Einführungen.

Aus Raumgründen konnte die Biotechnologie einschließlich der Gentechnologie nur am Rande berücksichtigt werden. Dem Autor fiel das aus naheliegenden Gründen schwer. Doch in einem Buch, in dem es auf ein erstes Bekanntwerden mit den wesentlichen Fakten ankommt, lässt es sich verantworten, die Arbeitsmethoden zunächst zurückzustellen.

Weiterhin muss erklärt werden, warum die Bezeichnung sekundäre Pflanzenstoffe im eigentlichen Text nicht zu finden ist. Bei einem Autor, der in der ersten Auflage seiner Pflanzenphysiologie schon 1970 versucht hatte, den sekundären Pflanzenstoffen auch in einem deutschsprachigen Lehrbuch zu ihrem Recht zu verhelfen, mag das befremdend wirken. Doch er war schon damals der Meinung: Zweifellos wäre es am besten, dieser Begriff verschwände aus der Literatur. Verschiedene Gründe haben den Autor in dieser Auffassung bestärkt. So finden sich in der neuesten Auflage eines umfangreichen Mehr-Autoren-Lehrbuchs der Botanik gleich zwei verschiedene Definitionen für sekundäre Pflanzenstoffe. Die Schwierigkeiten in der Abgrenzung werden so besonders deutlich. Noch fließender werden die Grenzen dadurch, dass heute auch die Fettsäuren als kleinere Gruppe von sekundären Pflanzenstoffen gewertet werden können. In diesem Buch werden deshalb die drei größten

Gruppen der sekundären Pflanzenstoffe, die Terpenoide, Phenole und Alkaloide ohne Erwähnung des Begriffs »sekundär« besprochen.

Ein durchlaufender Text bringt Basiswissen, das durch Boxen vertieft wird. Durch Einbeziehen oder Fortlassen der Boxen kann den nach Inhalt, zeitlicher Abfolge und Schwierigkeitsgrad stark wechselnden Lehrplänen der Hochschulen im deutschsprachigen Raum entsprochen werden. Der Text wird von Definitionen, Lernhilfen, Fragen und einem Glossar begleitet und ist möglichst klar und einfach gehalten. Eine ausufernde Nutzung von speziellen Begriffen, die Wissenschaftlichkeit nur vorgaukelt, wird vermieden.

Das Buch eignet sich damit als Einführung im ersten Studienabschnitt ebenso wie für Studierende mit Botanik im Neben- oder Beifach. Über eine entsprechende Auswahl aus der Stofffülle wurde es möglich, auch den jeweils letzten Stand der Wissenschaft zu berücksichtigen. Das Buch kann so fallweise auch im Hauptstudium der Botanik und ihrer Teilgebiete eingesetzt werden. Des Weiteren kann es in Nachbardisziplinen wie Pharmazie, Agrar-, Forst- und Ernährungswissenschaften ebenso von Nutzen sein wie für Lehrkräfte an höheren Schulen, die ihr Wissen rasch auf den neuesten Stand bringen möchten.

Der Verlagsleitung möchte ich ebenso wie Frau Dr. Nadja Kneissler in der Programmleitung herzlich danken. Besonderer Dank für ihren unermüdlichen Einsatz gebührt Frau Antje Springorum im Lektorat und Herrn Otmar Schwerdt in der Herstellung. Frau Sabine Seifert danke ich für die vorbildliche Umsetzung der Abbildungsvorlagen. Alle Beteiligten hoffen mit dem Autor, dass ihr Buch Anklang finden möge.

Stuttgart-Hohenheim, im Oktober 2003  
Dieter Heß

# 1 | Die Pflanzenzelle und ihre Funktionen

## Inhalt

**Die Zelle ist die kleinste potenziell selbstständig lebensfähige Einheit.**

**Zellstrukturen und ihre Funktionen: Von den beteiligten Stoffgruppen werden Kohlenhydrate und Aminosäuren sowie die von diesen in ihrer Biosynthese abgeleiteten und deshalb oft als »sekundär« bezeichneten Fettsäuren bzw. Fette, Terpene, Phenole und Alkaloide behandelt. Solche sog. sekundäre Pflanzenstoffe können wie Basen der Nucleinsäuren, Coenzyme oder Phytohormone von genereller Bedeutung sein, haben oft aber auch spezielle ökologische Funktionen.**

Bei Pflanzen besteht die Zelle in der Regel aus der Zellwand und dem von ihr umgebenen Protoplasten mit seinen zahlreichen Unterstrukturen. Durch enzymatischen Abbau der Zellwand lässt sich der Protoplast isolieren. Nach der Isolierung umgibt er sich sofort wieder mit einer neuen Zellwand (→ Seite 147). Erst die dadurch regenerierte Zelle beginnt sich zu teilen und kann sich zu einer kompletten neuen Pflanze entwickeln. Ohne Regeneration der Zellwand geht der Protoplast früher oder später zugrunde. Damit ist belegt, dass die Zelle und nicht der Protoplast die **kleinste selbstständig lebensfähige Einheit** bildet. Sie *kann* als Einzelzelle vorliegen. Dann *ist* sie die kleinste selbstständig lebende Einheit. Sie kann aber auch Grundbaustein eines vielzelligen Organismus mit Arbeitsteilung zwischen entsprechend differenzierten Zellen sein.

Nach Eingehen auf die elementare Zusammensetzung der Zelle und damit auch des Pflanzenkörpers werden in diesem Kapitel **Strukturen der Pflanzenzelle und deren Funktionen** behandelt. Ein Überblick über die Strukturen gibt Abb.1.1.1: Auf die Zellwand folgt nach innen zu die Außenmembran des Protoplasten, das Plasmalemma. Es umgibt das Cytoplasma. In dessen Grundmasse sind Organellen eingebettet, die von Biomembranen umgeben sein können. Eine Doppelmembran umgibt Zellkern, Mitochondrien und Plastiden, eine einfache Membran Peroxisomen und Glyoxysomen. Ebenfalls eine einfache Membran, der Tonoplast, umschließt die Vakuole oder kleinere Zellsafträume. Sonderfälle kleiner vakuolenähnlicher Bildungen sind die Lysosomen (mit lytischen, d.h. abbauenden Enzymen) oder die Aleuronkörner (mit Proteinen). Biomembranen durchziehen als Endoplasmatisches Reticulum das Cytoplasma und stehen in enger Verbindung mit dem Golgi-Apparat. Andere Einschlüsse wie die Ribosomen sind nicht von Membranen umgeben oder weisen wie die mit Speicherlipiden gefüllten Oleosomen sehr einfache Hüllen auf.



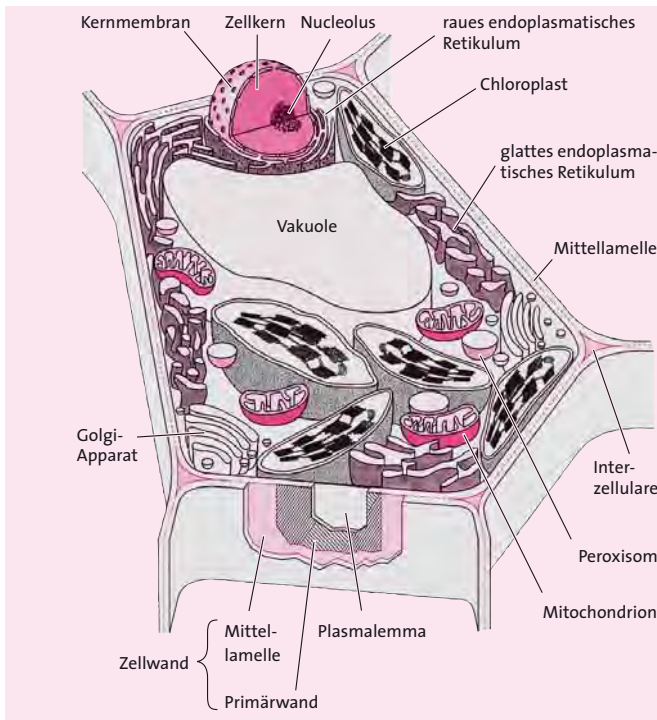


Abb. 1.1.1

Schema einer Pflanzenzelle. Abgebildet ist eine Zelle aus dem Mesophyll; die Chloroplasten dienen hier als Beispiel für Plastiden. Außer den Peroxisomen können noch andere kleine, von einer nur einfachen Membran umgebene Kompartimente vorliegen. Die Zellwand zeigt Parallelstrukturen der Cellulosefibrillen. (verändert nach BUCHANAN et al. 2000).

## Zusammensetzung der Pflanzenzelle nach Elementen

| 1.1

Inhalt

Makroelemente und mehrere Mikroelemente, die sich am Aufbau der Zelle beteiligen, werden besprochen. Dabei werden einige ihrer allgemeinen Funktionen erwähnt, vor allem aber auch spezielle Funktionen, deren Ausfall sich in Mangelercheinungen äußern kann. Auch Elemente als Standortfaktoren werden exemplarisch berücksichtigt.

### Makro- und Mikroelemente und ihre Funktionen

| 1.1.1

Welche **Elemente** für die Pflanze *essenziell*, d.h. unerlässlich sind, ließ sich zuerst durch die Kultur von Pflanzen in Nährlösungen ermitteln. Die ersten dieser Hydrokulturen wurden 1860 von JULIUS SACHS beschrieben. Je nach der Menge der benötigten Nährstoffe unterscheidet man zwi-

**Merksatz**

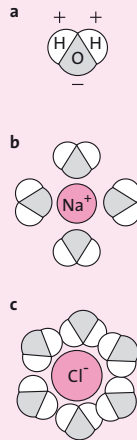
COHNSP: die häufigsten Makroelemente

schen *Makroelementen* und *Mikroelementen*. Bei den in größeren Mengen benötigten Makroelementen handelt es sich um C, O, H, N, S, P, K, Ca und Mg, bei den Mikroelementen u.a. um B, Cl, Cu, Mn, Mo, Fe und Zn. Sie werden oft in so geringen Mengen gebraucht, dass man auch von *Spurelementen* spricht.

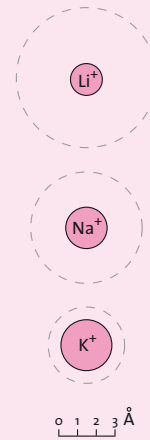
Eine der **generellen Eigenschaften** der Elemente, sofern sie als Ionen vorliegen, ist die *Beeinflussung des osmotischen Wertes* (→ Seite 31) und damit des Wasserhaushalts. Eine andere unspezifische Eigenschaft ist die Wirkung auf die *Hydratation von Proteinen*. Die Wassermoleküle sind Dipole: auf der Seite des Sauerstoffs überwiegt der negative, auf der Seite der beiden Wasserstoffatome der positive Charakter. Die Wasserdipole werden von den Ionen der Elemente angezogen, wobei sich bei Kationen ihr negativer, bei Anionen ihr positiver Pol zum betreffenden Ion hin ausrichtet (Abb. 1.1.2). Außerdem werden die Wasserdipole über Wasserstoffbrücken miteinander vernetzt. Der Durchmesser der sich dann ausbilden den Hydrathüllen richtet sich nach der Ladung (größer bei zweiwertigen Ionen wie  $\text{Ca}^{2+}$  als bei einwertigen wie  $\text{K}^+$ ) und sonstigen Eigenschaften der Ionen. Ein bekanntes Beispiel ist die Alkalireihe (Abb. 1.1.3).

**Abb. 1.1.2**

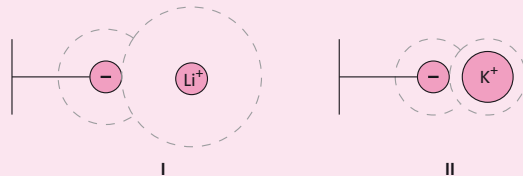
Ausbildung von Hydrathüllen um Kationen ( $\text{Na}^+$ ) und Anionen ( $\text{Cl}^-$ ). Wasser als Dipol (a), der sich mit seiner negativen Seite zum Kation (b) und mit seiner positiven zum Anion (c) orientiert. Die Wasserdipole sind untereinander über Wasserstoffbrücken vernetzt (nicht angegeben). Die Zahl der Dipole in b und c ist stark reduziert (teils verändert nach KINZEL 1989).

**Abb. 1.1.3**

Ionen der Alkalireihe mit verschieden starker Hydrathülle. Die Radien der Ionen nehmen mit steigendem Atomgewicht zu, die Radien der Wasserhülle nehmen ab. Die vollständige Reihe besteht aus Li, Na, K, Rb, Cs, doch sind die Unterschiede zwischen den letzten drei Gliedern gering (nach FREY-WYSSLING aus WALTER 1950).

**Abb. 1.1.4**

Beeinflussung der Hydrathülle um die negative Gruppierung eines Proteins durch Alkali-Ionen.  $\text{Li}^+$  mit seiner großen Hydrathülle (I) wirkt geradezu quellend, während  $\text{K}^+$  mit seiner kleinen Hydrathülle (II) entquellend wirkt (nach FREY-WYSSLING aus WALTER 1950).



Auch die Proteine weisen ionisierte Gruppen wie  $\text{-COO}^-$  oder  $\text{-NH}_3^+$  auf, deren Ladungszustand vom pH-Wert des zellulären Mediums abhängt. Jedenfalls können sich auch um sie Hydrathüllen nach dem geschilderten Prinzip ausbilden: das Protein »quillt«. Zwischen Ionen und ionisierten Gruppen der Proteine kann eine Konkurrenz entstehen: die Ionen entziehen den Proteinen Wasser. Damit kommt es zur *Entquellung* von Proteinen mit der Folge, dass deren Funktionen ausfallen oder abgeschwächt werden.

Die entquellende Wirkung ist bei zweiwertigen Ionen höher als bei einwertigen und bei gleicher Ladung von der Größe der eigenen Hydrathülle abhängig. Je größer sie ist, desto geringer ist die entquellende Wirkung. In der Alkalireihe entquillt  $\text{Li}^+$  weniger als  $\text{K}^+$ . Die negative Ladung eines Proteins wird bei Annäherung eines Alkali-Ions teilweise ausgeglichen. Folge ist, dass seine Hydrathülle reduziert wird. Das tritt besonders dann ein, wenn die Alkali-Ionen wie  $\text{K}^+$  und  $\text{Na}^+$  nur eine kleine eigene Hydrathülle aufweisen und sich deshalb den negativ geladenen Gruppen des Proteins stark nähern können (Abb. 1.1.4).

Zu den generellen kommen **elementspezifische Eigenschaften**. C, O, H sind Bestandteile aller organischen Verbindungen. Hinweise zur Funktion von N, S, P und vor allem der noch spezifischer wirkenden Mikroelemente gibt Tab. 1.1.1. Als Beispiel für Mangelerscheinungen sei die häufig auftretende Chlorose erwähnt, eine oft nur partielle Vergilbung der Blätter (Abb. 1.1.5). Chlorosen in unterschiedlicher Ausprägung finden sich bei Mangel an Mo, Mn, Fe, Cl, Mg, K und N. Dass Chlorose bei Mg-Mangel auftritt, ist leicht einzusehen. Denn Mg ist Bestandteil der Chlorophylle ( $\rightarrow$  Seite 51), der grünen Blattfarbstoffe. Andere chlorotische Erscheinungen sind jedoch indirekt bedingt, z.B. bei Fe-Mangel dadurch, dass Fe zur Biosynthese der Chlorophylle benötigt wird.

## Elemente als Standortfaktoren

Pflanzen können sich an hohe Konzentrationen bestimmter Elemente im Boden anpassen. Bekannt ist das Galmei-Veilchen (*Viola calaminaria*), das nur auf Zn-Böden gedeiht. Doch von solchen teils erstaunlichen Ausnahmen abgesehen, können Elemente auch im Großmaßstab die Qualität eines Standorts bestimmen, d.h. als *Standortfaktoren* wirken. Zwei Beispiele seien genannt: die Salz- und die Kalkpflanzen.

### Salzpflanzen (Halophyten)

Hohe Salzkonzentrationen im Boden bringen einmal Schwierigkeiten bei der Wasseraufnahme mit sich, weil die Pflanzen zur Wasseraufnahme osmotische Werte ( $\rightarrow$  Seite 31) entwickeln müssen, die über denjeni-

**Abb. 1.1.5**

Chlorose aus Eisenmangel an *Citrus* (SACHWEH 1998).



## 1.1.2

### 1.1.2.1

Tab. 1.1.1

Funktionen und Vorkommen der essenziellen Elemente. Sie sind jeweils Bestandteile der genannten Stoffe. Die Elemente sind für die Pflanze als Ionen im Boden verfügbar: P als Phosphat- und S als Sulfat-Ion. N ist meistens als Nitrat verfügbar, seltener als Ammonium-Ion. Die meisten der angegebenen Funktionen werden in diesem Buch behandelt.

Makroelemente (außer C, O, H)	
Calcium	Pektinstoffe der Zellwände, vor allem der Mittellamelle. Aufrechterhalten der Struktur von Biomembranen. Regulation von Enzymaktivitäten, teils als Bestandteil des Regulators Calmodulin. Oft Keimung von Pollen.
Kalium	Voraussetzung für viele Enzymaktivitäten. Zentraler Faktor der Osmoregulation u.a. bei Turgorbewegungen: Schließzellen, Nastien.
Magnesium	Chlorophylle, Regulation von Enzymaktivitäten. Wie Ca in den Pektinstoffen der Zellwände, vor allem der Mittellamelle.
Phosphor	Nucleinsäuren und andere organische Substanzen wie Phospholipide. In energiereichen Verbindungen (ATP, UTP, Zuckerphosphate).
Stickstoff	Nucleinsäuren, Aminosäuren und Proteine, energiereiche Nucleosid-Zucker, Chlorophylle, Coenzyme wie NAD und FAD, Cytochrome, Alkaloide.
Schwefel	einige Aminosäuren (Methionin, Cystein), Coenzym A, Acylcarrier-Protein der Fettsäuren-Synthase, Eisen-Schwefel-Zentren, Ferredoxin, Methylthioadenosin, Sulfolipide.

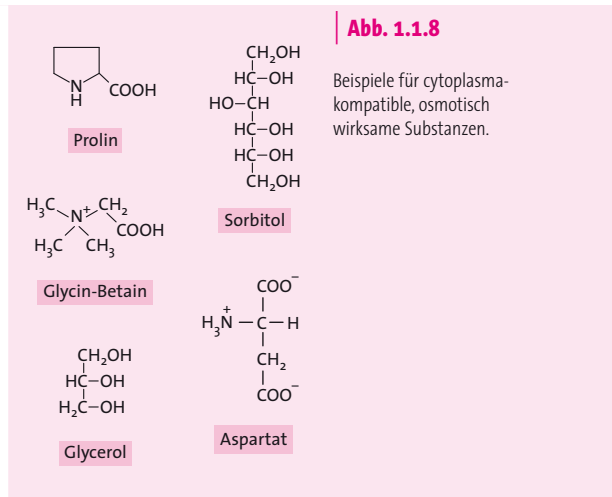
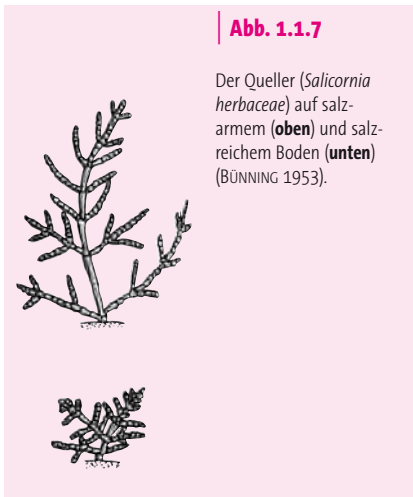
#### Einige Mikroelemente

Bor	nicht ganz gesichert bei der Biosynthese von Nucleinsäuren und Aufrechterhaltung der Membranstruktur, Keimung von Pollen, Meristeme (Mangelkrankheit: durch Absterben der Meristeme bedingte Herzfäule bei Rüben).
Chlorid	Wasserhaushalt (Osmoregulation).
Eisen	Porphyrinringe verschiedener Coenzyme (Cytochrome, Katalasen, Peroxidasen), Eisen-Schwefel-Zentren, Ferredoxin, Nitrogenase, Leghämoglobin.
Kupfer	Redoxsysteme wie Plastocyanin oder Cytochromoxidase.
Mangan	verschiedene Coenzyme, Wasserspaltender Komplex.
Zink	Coenzyme (z.B. bei der Auxinsynthese oder der Chlorophyllsynthese), Strukturkomponente der Ribosomen, bestimmte Transkriptionsfaktoren («Zinkfinger»).

gen des Bodens liegen. Hinzu kommen Schädwirkungen je nach der Art der Salze.

Halophyten sind an hohe Salzkonzentrationen angepasst. Die betreffenden Standorte sind u.a. meeresnahe Landstriche oder Trockenregionen im Binnenland. Dort kommt es durch Verdunstung des Wassers an der Boden- oder Seenoberfläche zur Anreicherung von Salzen, besonders von NaCl. Salzreiche Böden und Salzseen sind die Folge. Auch in Bewässerungskulturen in Trockenregionen kommt es durch Verdunstung zu Salzanreicherungen. Mehr und mehr Böden in bislang landwirtschaftlich genutzten ariden und semiariden Gebieten werden so unbrauchbar.

Die NaCl-Toleranz unsere Kulturpflanzen ist unterschiedlich. Unter den Getreiden z.B. weisen Hafer, Mais, Roggen und Weizen eine nur mäßige, Gerste und Hirse eine relativ gute Salztoleranz auf. Immer stärker versalzten Böden tolerieren zu können, wird bei unseren Kulturpflanzen zunehmend problematisch. Umso wichtiger ist es, sich darüber zu in-



formieren, wie Halophyten die Situation meistern. Dabei steht NaCl im Mittelpunkt des Interesses.

Na<sup>+</sup> wird von Höheren Pflanzen nicht unbedingt benötigt. Umso störender ist es, dass wie erwähnt der osmotische Wert des Bodens meistens durch NaCl erhöht wird. Ein Übermaß an Na<sup>+</sup> und Cl<sup>-</sup> führt zu Störungen über Ionenungleichgewichte im Protoplasma, über die wiederum Enzymaktivitäten und Membraneigenschaften beeinträchtigt werden können. Hinzu kommt, dass gerade die Alkaliionen Na<sup>+</sup> und K<sup>+</sup> auf Proteine entquellend wirken können (s. Abb. 1.1.4).

Pflanzen haben verschiedene Strategien gegen ein Übermaß an Na<sup>+</sup>-Ionen entwickelt. Die **Salzresistenz** geht auf Salzregulation und Salztoleranz zurück.

Zunächst einige Beispiele für die **Salzregulation**. Dazu gehört schon eine *Selektion bei der Aufnahme*. Eine Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-Pumpe befördert Na<sup>+</sup> nach außen und K<sup>+</sup> im Austausch nach innen. Doch das Ausschlussvermögen bei der Aufnahme ist oft zu gering, um hohen Salzkonzentrationen im Boden begegnen zu können. Als weitere Maßnahme kann bereits aufgenommenes Na<sup>+</sup> im Wurzelbereich über eine *Na<sup>+</sup>-Rückabsorption* zurückgehalten werden: bei u.a. *Avicennia*, einer Gattung der Mangrove (→ Seite 212), wird von besonders gebauten Holzparenchymzellen (→ Seite 170) Na<sup>+</sup> aus dem Xylem resorbiert und dafür K<sup>+</sup> in die Gefäße abgegeben. Die *Elimination von Na<sup>+</sup>* ist eine weitere Regulationsmöglichkeit: NaCl kann über *Salzdrüsen* ausgeschieden (Box 1.1.1) oder wie bei Melden (*Atriplex*) in *Blasenhaaren* der Epidermis akkumuliert werden. Über Abwurf oder Platzen der Blasen wird es aus der Pflanze entfernt.

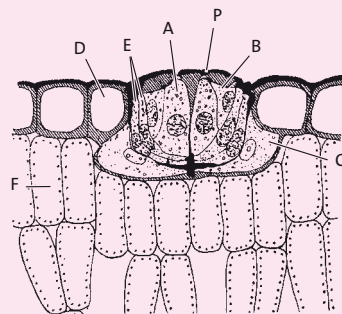
## Salzregulation über Salzdrüsen

Die Ausscheidungen der Pflanzen gliedert man in *Exkrete*, die nicht (mehr) benötigt werden oder die sogar störend sein können, und in *Sekrete*, die auch noch nach der Ausscheidung eine Funktion erfüllen. Die betreffenden Ausscheidungsprozesse nennt man Exkretion bzw. Sekretion. Bei Salzausscheidungen handelt es sich um eine Exkretion.

Höhere Pflanzen haben selten Drüsen, die mit denjenigen bei Tieren auch nur annähernd konkurrieren können. Zu ihnen zählen die Salzdrüsen des Strandfleders (*Limonium*). Es handelt sich um einen in der Epidermis liegenden Komplex von 16 Zellen, dessen Zentrum vier Sekretionszellen bilden (Abb. 1.1.6). Über ihnen befindet sich eine Grenzkappe aus Cutin (→ Seite 75), die Poren für das Exkret aufweist. Auch die Zellwände, die die Drüse gegen das umgebende Gewebe abgrenzen, sind stark cutinisiert. Besonders gilt das für die antiklinen (→ Seite 167), d.h. senkrecht zur Oberfläche orientierten Zellwände, durch die sonst ein Transport von Salzlösungen nach außen erfolgen könnte. Transport und Exkretion *müssen* also über den Symplasten (→ Seite 76) erfolgen und sind dadurch kontrollierbar.

Die Exkretion wird durch salzhaltige Medien induziert, etwa bei Überflutung der Marschen. Die Induktionszeit beträgt einige Stunden, in denen Proteine eines Pumpsystems gebildet werden. Die Exkretion erfolgt unter Energieaufwand durch eine als Salzpumpe fungierende  $\text{Cl}^-$ -Transport-ATPase (→ Seite 33). Sie lässt sich durch  $\text{Cl}^-$ -Ionen aktivieren und befördert dann die  $\text{Cl}^-$ -Ionen auch gegen ein Konzentrationsgefälle (Überflutung!) nach außen.  $\text{Na}^+$ -Ionen werden zum Ladungsausgleich passiv nachgezogen.

Abb. 1.1.6



Salzdrüse eines Strandfleders (*Limonium gmelinii*; Schema).

**A** Exkretionszelle;  
**B** Nebenzelle; **C** Sammelzelle; **D** Epidermiszelle;  
**E** innere und äußere Becherzelle; **F** Mesophyllzelle;  
**P** Pore in Membrankappe.  
 (nach RUHLAND aus KINZEL 1982)

Auch *Verdünnung* ist eine Möglichkeit der Salzregulation: Falls genügend Wasser vorhanden und der Prozentsatz an Salzen im Boden nicht allzu hoch ist, können schädliche Salzkonzentrationen auch durch Wasseraufnahme in die Vakuole verdünnt werden. Folge ist eine *Salzsukkulenz* der betreffenden Pflanzen wie bei der Sprossukkulenz des Quellers (*Salicornia europaea*) unserer Küsten, die mit steigendem Salzgehalt des Bodens zunimmt (Abb. 1.1.7).

Auch über kontinuierlich fortgesetztes *Wachstum* lassen sich Salze ausdünnen.

Doch schon die Wasseraufnahme aus dem Boden kann dadurch erschwert werden, dass sein osmotischer Wert (→ Seite 31) durch die Überkonzentration an Na-Salzen zu hoch liegt. Dem können Halophyten dadurch begegnen, dass sie den osmotischen Wert ihrer Zellen entsprechend erhöhen: durch Import des aus dem Boden aufgenommenen NaCl in die Vakuolen kann die *Saugkraft* der Zellen gesteigert werden. Gleichzeitig wird Na<sup>+</sup> aus dem Verkehr gezogen.

Damit sind wir bereits bei einem Beispiel für **Salztoleranz**. Denn Folge der Ionenanreicherung in den Vakuolen ist, dass auch dem angrenzenden Cytoplasma (→ Seite 36) zu viel Wasser entzogen werden kann. Als Gegenmaßnahme werden im Cytoplasma osmotisch wirksame organische Substanzen gebildet, die für Proteine unschädlich sind. Dazu gehören bestimmte Aminosäuren (Prolin, Aspartat), Betaine und verschiedene Zuckeralkohole (Abb. 1.1.8). Sie kompensieren den Einfluss der hohen Salzkonzentration in den Vakuolen. Schon dieses eine Beispiel zeigt, was man unter Salztoleranz versteht: die Fähigkeit des Protoplasten, mögliche Schädigungen durch einen Salzstress auszuhalten.

### Kalkpflanzen

*Kalkpflanzen* bevorzugen Böden mit hohem Gehalt an Ca<sup>2+</sup> und HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> und hohem pH-Wert. Ihnen stehen *Silikatpflanzen* auf Böden mit hohem Silikatgehalt und niederem pH-Wert gegenüber. Von *vikariierenden Arten* oder Formen spricht man dann, wenn von zwei nahe Verwandten die

#### 1.1.2.2

Gattung	Art: Kalkpflanze	Art: Silikatpflanze
Alpen-Anemone ( <i>Pulsatilla</i> )	Große Alpen-Anemone ( <i>P. alpina</i> )	Gelbe Alpen-Anemone ( <i>P. apifolia</i> )
Alpenrose ( <i>Rhododendron</i> )	Behaarte Alpenrose ( <i>R. hirsutum</i> )	Rostblättrige Alpenrose ( <i>R. ferrugineum</i> )
Glocken-Enzian ( <i>Gentiana</i> )	Kalk-Glocken-Enzian ( <i>G. clusii</i> )	Silikat-Glocken-Enzian ( <i>G. kochiana</i> )
Primel ( <i>Primula</i> )	Alpen-Aurikel ( <i>P. auricula</i> )	Behaarte Primel ( <i>P. hirsuta</i> )

Tab. 1.1.2

Einige vikariierende Artenpaare aus der Flora der Alpen. Die beiden Alpen-Anemonen werden auch als Unterarten der Sammelart *Anemone alpina* agg. aufgefasst.

Abb. 1.1.9



Kalkschuppen an Blatträndern des Trauben-Steinbrechs (*Saxifraga paniculata*). Sie liegen über dem Ausgang von aktiven Hydathoden, die Wasser ausscheiden, in dem  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen gelöst sind. Beim Verdunsten des Wassers fallen die  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen als Calciumcarbonat aus (Foto: D. HESS).

eine Kalk, die andere Silikat bevorzugt. In unseren Alpen finden sich dafür zahlreiche Beispiele (Tab. 1.1.2). Besser als durch diese unterschiedlichen Präferenzen bei Verwandten kann die Bedeutung des  $\text{Ca}^{2+}$  als Standortfaktor kaum demonstriert werden.

Was die Physiologie betrifft, geht es zum einen darum, mit den hohen Konzentrationen an  $\text{Ca}^{2+}$  zurecht zu kommen. In löslicher Form wird  $\text{Ca}^{2+}$  bei Kalkpflanzen als Salz organischer Säuren, in erster Linie der Äpfelsäure (Malat) gespeichert. Auch als Carbonat kann  $\text{Ca}^{2+}$  festgelegt werden. Bei Nicht-Kalkpflanzen werden  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen als Oxalatkristalle aus dem Stoffwechsel gezogen, die bei diesen Pflanzen wichtigste Art der »Entsorgung«. Aktive Hydathoden (→ Seite 179) an den Blatträndern können Wasser mit den darin gelösten  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionen ausscheiden. Nach Verdunstung des Wassers bleiben Kalkstaub oder -schuppen zurück, so bei vielen Arten der Gattung Steinbrech (*Saxifraga*; Abb. 1.1.9).

Doch in der Regel liegt das größere Problem bei Schwierigkeiten bei der Fe- oder Phosphat-Aufnahme aus kalkreichen Böden mit entsprechend hohem pH-Wert (→ Seite 208). Dabei auftretende Störungen äußern sich als »Kalkchlorose«.

## Fragen

(Seitenverweise zur Beantwortung)

- 1 ● Welches Kriterium wird (recht willkürlich) dazu verwendet, in Makro- und Mikroelemente zu gliedern? (S. 10).
- 2 ● Nennen Sie die häufigsten Makroelemente! (S. 10).
- 3 ● Warum kann es bei Mg-Mangel zu Chlorosen kommen? (S. 11).
- 4 ● Nennen Sie einige osmotisch wirksame, unschädliche organische Substanzen, die im Cytoplasma von Salzpflanzen einem allzu starken Wasserverlust begegnen können! (S. 15).
- 5 ● Nennen Sie einige vikariierende Artenpaare! (S. 15).



## Zellkern, Transkription und Translation

1.2

### Inhalt

Der Zellkern mit den auf Chromosomen lokalisierten Genen ist das zentrale Steuerungszentrum der Zelle, das von genetischem Material auf Plastiden und Mitochondrien funktionell ergänzt wird. Die Struktur der Nucleinsäuren, des primären genetischen Materials DNA ebenso wie die der drei wichtigen RNA-Typen, und die Organisation der DNA in Chromosomen wird besprochen. Nach der Struktur der Gene und dem genetischen Code wird als erste Funktion der DNA ihre Expression über Transkription und Translation behandelt. Ihre zweite Funktion, die identische Replikation, findet sich im Kapitel über Teilungswachstum (Kap. 2.4.2).

### Die Struktur der Nucleinsäuren

1.2.1

Die Bausteine der Nucleinsäuren sind Purin- und Pyrimidinbasen, Pentosen und Phosphat (Abb. 1.2.1). In der *Desoxyribonucleinsäure* (DNA) sind an Purinen Adenin und Guanin, an Pyrimidinen Thymin und Cytosin enthalten. Die Pentose ist 2-Desoxyribose. In *Ribonucleinsäuren* (RNA) findet sich anstatt Thymin meistens Uracil. Pentose ist hier die Ribose.

Übergeordnete Bausteine sind *Nucleoside* aus Base und Pentose und *Nucleotide* aus Base, Pentose und Phosphat. In beiden Nucleinsäuren-Sorten werden Nucleotide über Phosphatbrücken, die von den Pentosen zum Phosphat des nächsten Nucleotids geschlagen werden, zu *Polynucleotiden*, eben den Nucleinsäuren, verbunden (Abb.1.2.2).

Bei der DNA lagern sich jeweils zwei Einzelstränge zu einem schraubig gewundenen DNA-Doppelstrang, der *DNA-Doppelhelix* nach WATSON

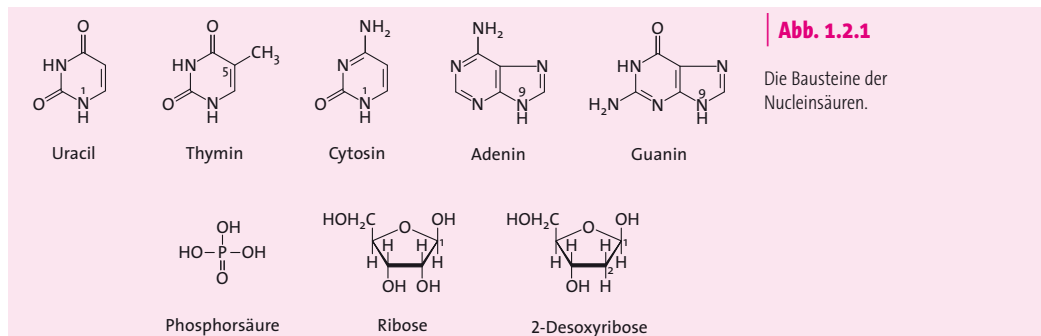
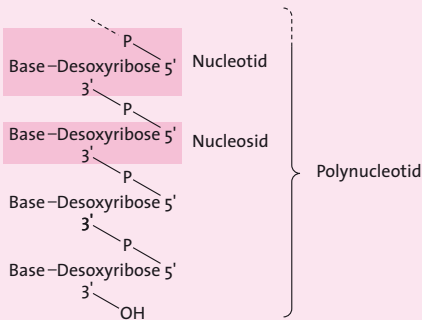


Abb. 1.2.1

Die Bausteine der Nucleinsäuren.

Abb. 1.2.2

Aufbau eines Polynucleotids. P Phosphat (Hess 1999).



und CRICK zusammen (Abb. 1.2.3). In beiden Strängen wird jeweils ein Cytosin in dem einen Strang mit einem Guanin im anderen Strang und ein Thymin in dem einen Strang mit einem Adenin im anderen Strang über Wasserstoffbrücken verbunden. Man spricht hier von der *Regel der Basenpaarung*. Zwischen C und G sind die Brücken dreifach, zwischen T und A doppelt. Die beiden DNA-Stränge sind einander in ihrer Basenabfolge komplementär.

Des Weiteren sind sie gegenläufig (antiparallel). Ein freies Phosphat am Ende des einen Strangs entspricht dann einem freien Hydroxyl am Ende des anderen Strangs. Einer der beiden Stränge ist der *codogene* oder *Sinnstrang*, an

dem die Transkription abläuft; den Partnerstrang bezeichnet man als Nicht-Sinnstrang (s. Abb.1.2.5).

Die RNAs liegen in der Regel als Einzelstränge vor, die jedoch streckenweise mit sich selbst paaren können. Sie sind kürzer als die DNA-Doppelstränge. Ihre drei Sorten, die mRNAs, rRNAs und tRNAs werden bei der Transkription und Translation besprochen.

## 1.2.2 Die Organisation der DNA in Chromosomen

Die DNA ist im Zellkern auf *Chromosomen* lokalisiert. Chromosomen bestehen überwiegend aus DNA und Proteinen. Die Proteine gliedern sich in sehr verschiedenartige Nicht-Histone und *Histone*. Bei diesen handelt es sich um Proteine, die basisch sind, weil sie einen hohen Gehalt an den basischen Aminosäuren Lysin und Arginin (s. Abb. 1.9.3) aufweisen. Eine der fünf Histonfraktionen, H1, kann heterogen sein. Die anderen vier Histone sind ziemlich homogen und in verschiedenen Eukaryonten fast gleich. Je zwei von ihnen, also insgesamt acht, bilden ein Oktamer, über dessen Außenseite DNA gewunden ist. Man bezeichnet Oktamer + DNA als *Nucleosom* (Abb. 1.2.4).

Die einzelnen Nucleosomen werden über Linker-DNA verbunden, so dass eine Perlenkette entsteht. Diese wird zu übergeordneten Strukturen bis hin zu den mikroskopisch fassbaren Chromosomen aufgewandelt. H1-Histone finden sich auf der Linker-DNA außerhalb der Nucleosomen. Man nennt sie auch Linker-Histone, weil sie als »Klebstoff« zwischen Nucleosomen fungieren (en. link = verbinden). Das gilt für Nucleosomen auf anderen DNA-Strängen. H1-Histone tragen so zur Kondensation des Chromatins bei.

### Merksatz

In der DNA paart Guanin mit Cytosin; beide zeigen einen Linksbogen in ihrem Anfangsbuchstaben. Als weitere Paarung bleibt dann Adenin mit Thymin.

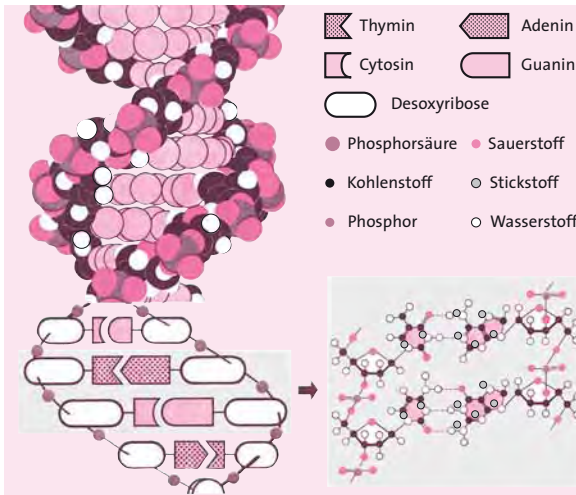


Abb. 1.2.3

Schema der DNA-Doppelhelix (Ausschnitt). Zwei DNA-Einzelstränge mit gegenläufiger Polarität lagern sich zu einer Doppelwendel (Doppelhelix) zusammen. Das Rückgrat jedes Stranges bildet eine abwechselnd aus 2-Desoxyribose und Phosphat aufgebaute Kette. Von ihr stehen nach innen zu Purin- und Pyrimidinbasen ab. Wasserstoffbrücken zwischen den Basen verbinden Guanin auf dem einen mit Cytosin auf dem anderen Strang und ebenso Adenin mit Thymin (Details rechts unten). Dieses Prinzip der Basenpaarung hat zur Folge, dass die beiden Einzelstränge antiparallel und ineinander komplementär sind (HESS 1982).

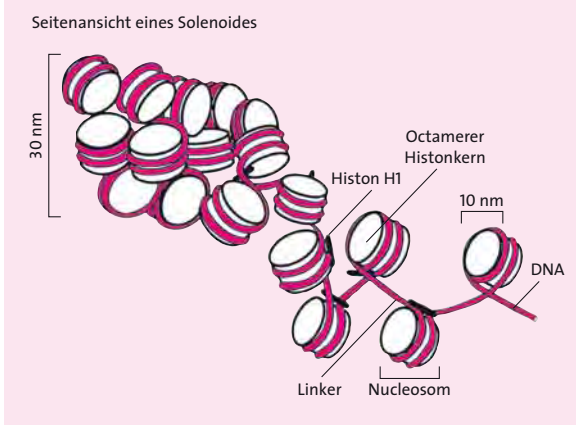


Abb. 1.2.4

Nucleosomenstruktur des Chromatins. Rechts einzelne Nucleosomen, links die durch Aufwinden der Perlenkette entstehende, übergeordnete Struktur eines Solenoides. Man stellt sich vor, dass das Aufwinden zu jeweils übergeordneten Strukturen sich entsprechend fortsetzen könnte, bis die höchste Organisationsstufe, die einer Chromatide, also eines nichtreplizierten Chromosoms, erreicht wird (verändert nach LODISH et al. aus HESS 1999).

## Die Struktur der Gene

### 1.2.3

Gene bilden in der Transkription zunächst genspezifische RNA, insofern ist die Definition gerechtfertigt. Bei einer Reihe von Genen bleibt es bei den betreffenden RNAs, so bei rRNAs und tRNAs. Doch die meisten Gene codieren mRNAs, die über die Translation die Bildung *genspezifischer Proteine* steuern.

Gene im Zellkern sind kompliziert strukturiert (Abb. 1.2.5). Sie bestehen aus einer *codierenden Region* und *regulierenden Sequenzen*. Die codierende Region gliedert sich in *Exons* (expressed regions), weil sie letztlich

### Definition

Ein Gen ist ein DNA-Abschnitt mit der Funktion, eine genspezifische RNA auszubilden.

zur Expression kommen, und meistens auch in *Introns* (intervening regions), die zwar transkribiert werden, deren RNA aber danach eliminiert wird. Introns werden also nicht exprimiert. Sie finden sich auch in Genen der Mitochondrien und Plastiden, aber nicht bei Prokaryonten.

Expressionssignale sorgen für das Ende und vor allem für den Beginn der Transkription. Eingeleitet wird sie »stromaufwärts« der Startstelle, vor allem über die *Promotor*-Region. In ihr liegen mehrere DNA-Sequenzen, die sich bei allen Eukaryonten finden. Sie blieben wegen ihrer zentralen Bedeutung während der Evolution »konserviert«. Zu ihnen gehört die TATA-Box, an der das Enzym der Transkription, eine RNA-Polymerase ansetzt. Ansatzstellen für weitere regulierende Faktoren (u.a. generelle und spezielle Transkriptionsfaktoren, Hormone) kommen hinzu. Auch Außenfaktoren wie Licht oder Temperatur gelangen über DNA-Sequenzen in der Promotorregion zur Wirkung.

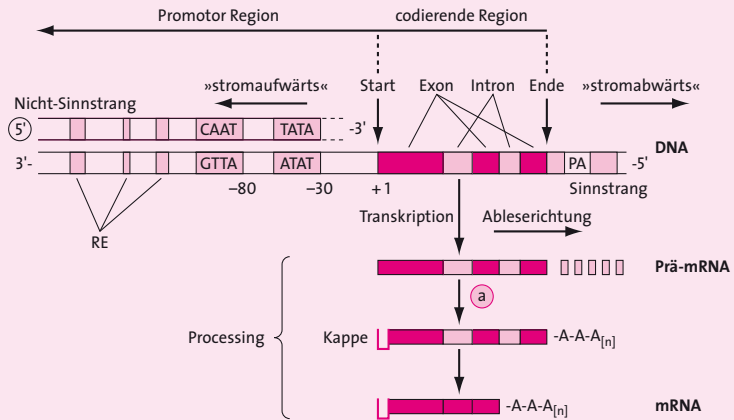
### 1.2.4 | Transkription, mRNA und genetischer Code

Die Transkription besteht in der Überschreibung der genetischen Information aus DNA in RNA. Ihr folgt bei den meisten Genen eine Translation.

Bei der **Transkription** setzt eine RNA-Polymerase an der TATA-Box an und beginnt rund 30 Nucleotide stromabwärts (in 5'-Richtung; Abb. 1.2.5; Abb. 1.2.6) an einem Start-Codon (s. Abb. 1.2.8) mit dem Ablesen. Als Bausteine dienen Nucleosidtriphosphate. Aus ihnen wird Pyrophosphat (PP) abgespalten und so die notwendige Energie gewonnen. Die resultierenden Nucleosidmonophosphate werden an der DNA-Matrize

**Abb. 1.2.5**

Gen aus dem Zellkern von Eukaryonten; Struktur, Transkription und mRNA-Processing. PA Polyadenylierungssignal. Sonstige Erklärungen s. Text (Hess 1999).



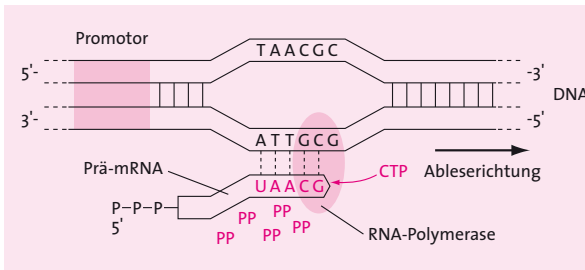


Abb. 1.2.6

Schema der Transkription. Eine RNA-Polymerase liest den Sinnstrang der DNA in 5'-Richtung ab. Die Bausteine sind Nucleosidtriphosphate, hier z.B. CTP. Unter Abspaltung von PP (Pyrophosphat) werden sie an die wachsende RNA angeschlossen. Bei der Anlagerung des ersten Nucleosidtriphosphats wird kein PP abgespalten, deshalb steht zu Beginn der RNA PPP (Hess 1999).

nach der Regel der Basenpaarung positioniert und an die wachsende RNA angehängt. Dabei wird jedoch das Nucleosidmonophosphat des Thymins gegen dasjenige des Uracils ersetzt. Über die Transkription werden zunächst Vorstufen der RNAs, Prä-mRNAs, Prä-tRNAs und Prä-rRNAs gebildet.

Die Prä-mRNAs müssen über ein *Processing* in funktionsfähige RNAs überführt werden. Bei der Prä-mRNA werden im Processing u.a. durch *Spleißen* die RNAs der Introns herausgeschnitten und die dabei freigesetzten RNA-Enden miteinander zur reifen mRNA verbunden (Box 1.2.1).

Die reife mRNA enthält die Information für die Bildung von Polypeptiden in Form des **genetischen Codes** (Abb. 1.2.7). Als *Codon* bezeichnet man ein Basentriplett auf der RNA (Abb. 1.2.8). Der Begriff bezieht sich auf mRNA, weil man bei ihr mit der Klärung des genetischen Codes begonnen hatte. Das dem Codon zugrunde liegende Basentriplett auf der DNA wird als *Codogen* bezeichnet. Jedes Codon sorgt bei der Translation für

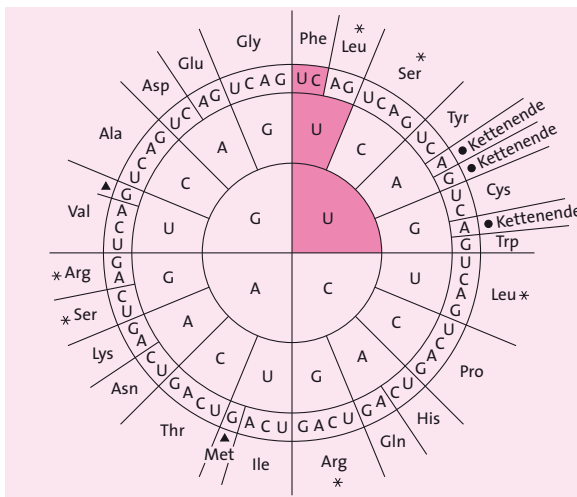


Abb. 1.2.7

Der mRNA-Code in Form der »Code-Sonne«. Die Codons werden durch Lesen von innen (entspricht der 5'-Seite) nach außen (entspricht der 3'-Seite) zusammengestellt. UUU und ebenso UUC bedeuten »Einbau von Phenylalanin« (verändert nach BRESCH und HAUSMANN aus HESS 1999).

- \* zweimal auftretende Aminosäuren
- Terminations-Codonen
- ▲ Starter-Codonen, die am Anfang der Translation stehend stets das Start-Methionin einbauen, in der Mitte des Messengers aber die in der Sonne angegebenen Aminosäuren

## Box 1.2.1

## Gene aus dem Zellkern von Eukaryonten: Struktur, Transkription und Processing

Ein solches Gen (s. Abb. 1.2.5) besteht aus einer codierenden Region mit Exons und Introns und regulierenden Abschnitten, die sich vor allem auf der Promotorregion befinden. Teils handelt es sich um *konservierte Sequenzen*. Zu ihnen gehört die TATA-Box (die Basenabfolge leitet sich jeweils vom Nicht-Sinnstrang her), die Ansatzstelle für die RNA-Polymerase. Stromaufwärts einer anderen konservierten Region, der CAAT-Box, finden sich Ansatzstellen für weitere Regulationsfaktoren (RE). Die Transkription liefert eine Prä-mRNA, die im *Processing* funktionsfähig gemacht wird:

- ▶ Die Polymerase kann bei der Transkription über das End-Codon hinaus-schießen. Die betreffende RNA wird dann entfernt. An dem nun definitiven RNA-Ende wird unter Steuerung durch das Polyadenylierungssignal (PA), aber ohne Codierung, eine *Poly-A-Sequenz* aus rund 100 bis 200 Adeninnucleotiden angehängt. Sie dient der Stabilisierung der zukünftigen mRNA und findet sich bei allen mRNAs der Eukaryonten mit Ausnahme derjenigen für Histone.
- ▶ Am 5´-Ende wird eine »Kappe« aus einem methylierten Guanosinrest gebildet, der über drei Phosphateinheiten mit der sonstigen RNA rückschließt. Die Kappe erleichtert die Translation.
- ▶ Über das *Spleißen* werden die RNAs der Introns eliminiert und die dabei freigesetzten Enden der Exon-RNAs miteinander verbunden.

den Einbau einer bestimmten Aminosäure in das zu bildende Polypeptid. Dabei kann es für eine gegebene Aminosäure mehr als ein Codon geben. Außerdem gibt es Codons für Start und Ende der Translation.

Der Zellkern ist von einer Doppelmembran umgeben (Abb. 1.1.1). Die im Komplex mit schützendem Protein vorliegende mRNA wandert durch Kernporen als »Bote« (Name!) zu den Ribosomen des Cytoplasmas, wo ihre genetische Information in der Translation zur Bildung genspezifischer Polypeptide »übersetzt« wird. Für die in Plastiden oder Mitochondrien gebildete mRNA gilt Entsprechendes.

### 1.2.5 | Ribosomen

Ribosomen sind die Organellen der *Translation*. Sie bestehen aus ungefähr 60 % rRNA und 40 % Protein. Im Cytoplasma (→ Seite 36) liegen sie teils frei vor, teils sind sie an das endoplasmatische Reticulum (rER;

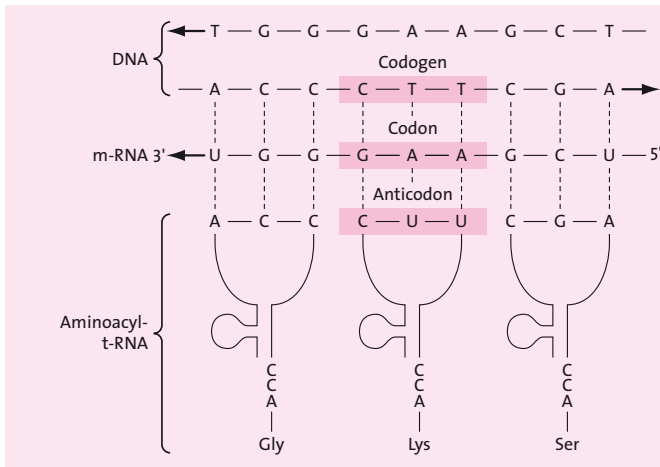


Abb. 1.2.8

Codogen, Codon und Anticodon (verändert aus Hess 1982).

S. 28) gebunden. Sie sind nicht von einer Membran umgeben, was ihre Funktion erleichtert.

In den Zellen der Eukaryonten finden sich **zwei Sorten von Ribosomen**, die jeweils aus einer größeren und einer kleineren Untereinheit bestehen. Nach ihrer Sedimentationskonstante (S) unterscheidet man *80S-Ribosomen* im Cytoplasma von *70S-Ribosomen* in den Plastiden und Mitochondrien. Über ihren Aufbau aus RNA und Proteinen orientiert Tab. 1.2.1. Wie ersichtlich, stimmen die Ribosomen besonders der Mitochondrien, aber auch der Chloroplasten, weitgehend mit denjenigen der Prokaryonten überein.

Diese Ähnlichkeit ist eines der Argumente zugunsten der **Endosymbionten-Hypothese**. Sie besagt, dass in Frühstadien der Evolution primitive Eukaryonten über Endocytose Prokaryonten mit und ohne photosynthetische Eigenschaften als Endosymbionten (Symbionten im Inneren der Zelle) aufgenommen haben könnten. In der weiteren Evolution sollen sich die Endosymbionten ohne Photosynthese zu Mitochondrien, diejenigen mit Photosynthese zu Chloroplasten entwickelt haben.

Bei Eukaryonten liegen die *Gene* für die drei größeren **rRNA-Sorten** (18S-, 5.8S- und 28S-rRNA) der 80S-Ribosomen in der genannten Abfolge hintereinander auf der DNA und werden gemeinsam transkribiert. Man spricht deshalb von *Transkriptionseinheiten*. Ihre Zahl ist so hoch, dass die an ihnen in entsprechenden Mengen gebildeten rRNAs zusammen mit Proteinen als *Nucleolus* mikroskopisch fassbar werden können. Dieser Nucleolus ist nicht von einer Membran umgeben. Den in ihn hineinragenden Chromosomenabschnitt, auf dem die erwähnten Transkriptionseinheiten liegen, nennt man Nucleolusorganisator.

Tab. 1.2.1

Zusammensetzung und Eigenschaften von Ribosomen aus Pflanzen und Prokaryonten (nach BUCHANAN et al. 2000).

		Svedberg-Einheiten, S			Zahl der Proteine
		Ribosom	Untereinheit	RNAs	
Pflanzen	Cytosol	80	40	18	bis 35
			60	28, 5, 8, 5	bis 50
	Plastiden	70	30	16	22–31
			50	23, 5, 4, 5	32–36
Mitochondrien	bis 70	30	18	> 25	
			50	26,5	> 30
Prokaryonten		70	30	16	21
			50	23,5	31

An den Transkriptionseinheiten wird eine Vorläufer-rRNA gebildet, die einem Processing unterliegt. Dabei werden die drei rRNA-Sorten herausgespalten. Die 5S-rRNA kommt hinzu. Sie wird ebenfalls von in Vielzahl vorliegenden Genen codiert, die aber auf anderen Chromosomenbereichen massiert sind. Die rRNAs bilden mit ribosomalen Proteinen Vorstufen der Ribosomen-Untereinheiten, die den Nucleolus verlassen und durch Kernporen ins Cytoplasma wandern.

## 1.2.6 Translation

Die Translation gliedert sich in Start, Verlängerung und Abschluss. In ihr werden die Codons der mRNA in Aminosäuren des zu bildenden Polypeptids »übersetzt«. Bei der Positionierung der Aminosäuren auf dem richtigen Codon fungieren t-RNAs als Adaptoren.

**tRNAs** (transfer-RNA; Abb. 1.2.9) sind mit rund 70 bis 90 Nucleotiden relativ kurz. Sie bilden über Selbstpaarung Schleifen (Kleeblattstrukturen) und führen seltene Basen, auch Thymin. Dabei wird jedoch bei der Transkription zunächst Uracil eingebaut, das dann nachträglich zu 5-Methyl-uracil (= Thymin) methyliert wird. Jede tRNA ist auf jeweils eine Aminosäure zugeschnitten. An ihrem 3'-Ende, das nach den dort immer gleichen Basen CCA-Ende genannt wird, wird sie von einem aminosäurespezifischen Enzym mit der Aminosäure beladen, die zu der betreffenden tRNA passt. Mit ihrem *Anticodon* nimmt die so gebildete Aminoacyl-tRNA (aa-tRNA) dann Kontakt mit dem komplementären Codon der mRNA auf und bringt die Aminosäure in die richtige Position.

Der **Start** (Initiation) der Translation erfolgt bei 80S-Ribosomen mit Met-tRNA, bei 70S-Ribosomen in Eukaryonten und Prokaryonten gleichermaßen mit Formyl-met-tRNA, ein weiteres Argument zugunsten der Endosymbionten-Hypothese. Im *Initiationskomplex* finden sich als Energiequelle Guanosintriphosphat (GTP) und Initiationsfaktoren von Pro-



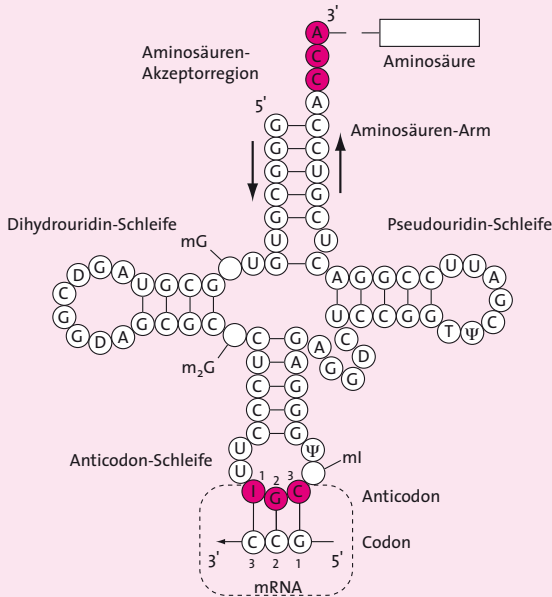


Abb. 1.2.9

Phenylalanyl-tRNA mit den drei zentralen Funktionsbereichen jeder tRNA: **1.** Wichtig für die Anheftung von Aminosäuren ist die Aminosäuren-Akzeptorregion mit dem in allen tRNAs gleichen CCA-Ende. **2.** Das Anticodon dient als Matrizen-Erkennungsregion. **3.** Das Ansetzen der richtigen Aminoacyl-tRNA-transferase wird von mehreren Bereichen der tRNA gesteuert, offensichtlich auch vom Anticodon. Die beiden seitlichen Arme sind nach modifizierten Uracil-Nucleosiden benannt, die sich in ihnen befinden: Dihydrouridin (D), Pseudouridin ( $\Psi$ ). Selten kommt auch Thymin (T) vor. Weitere für Nucleinsäuren ungewöhnliche Basen werden durch besondere Buchstaben gekennzeichnet. In allen Fällen werden bei der Transkription die für RNA normalen Basen eingebaut. Erst im Verbund der Prä-tRNA werden sie verändert (nach DARNELL et al. aus HESS 1999).

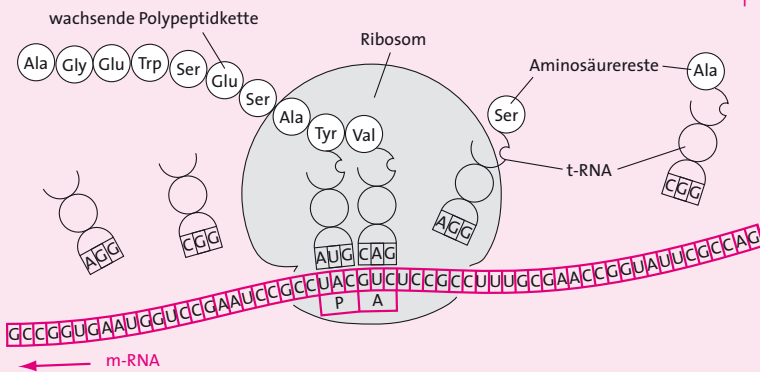


Abb. 1.2.10

Schema einer laufenden Translation (Elongation). Im Ribosom befinden sich die Polypeptidbindungsstelle (P) und die Bindungsstelle (A) für Aminoacyl-tRNAs. Eine Val-tRNA hat sich mit ihrem Anticodon in A an das Codon für Val gebunden. Val wird gerade über eine Peptidbindung an das endständige Tyr der wachsenden Polypeptidkette angehängt. Gleichzeitig wird die Aminoacyl-tRNA für Tyr frei, ebenso wie einige

vorhergehende tRNAs, die links zu sehen sind. Der nächste Schritt ist die Translokation: die mRNA mitsamt der Val-tRNA mit der anhängenden Polypeptidkette wird nach links in P versetzt. Ein neues Codon wird in A exponiert. Eine Ser-tRNA wird sich daran anlagern. Ser wird dann an das Val der Polypeptidkette angehängt usw. (verändert nach KIMBALL aus HESS 1999).

teincharakter. Einige von ihnen erkennen die »Kappe« der mRNA. Sie bewirken ein Entwinden der mRNA, die dann leichter abgelesen werden kann. Vor allem aber enthält der Initiationskomplex die kleine Ribosomen-Untereinheit und mRNA. Erst wenn sich die startende aa-tRNA über ihr Anticodon mit dem Start-Codon der mRNA gepaart hat, kommt die 60S-Untereinheit hinzu.

Auch bei der anschließenden **Verlängerung** (Elongation) haben die aa-tRNAs über ihr Anticodon *Adaptorfunktion*. Sie bringen die betreffende Aminosäure in Position. Sie wird dann über eine Peptidbindung an das wachsende Polypeptid angeschlossen (Abb. 1.2.10). Beim **Abschluss** (Termination) der Translation werden die mRNA und die beiden Ribosomen-Untereinheiten als solche frei.

Auf *einer* gegebenen mRNA können *mehrere* Ribosomen wie in einer Perlenkette aufgefädelt sein und die Translation durchführen. Man bezeichnet diesen Verbund als *Poly(ribo)som*. An einem Polysom können pro Zeiteinheit mehr Polypeptide angeliefert werden als von nur einem Ribosom pro mRNA. Im Cytosol nehmen Polysomen oft schraubige, auf dem endoplasmatischen Reticulum (→ Seite 28) spiralförmige Gestalt an.

### Fragen

(Seitenverweise zur Beantwortung)

- 1 ● Welches sind die Bausteine von DNA, von RNA? (S. 17).
- 2 ● Welche Bausteine finden sich in einem Nucleosid? (S. 18).
- 3 ● Welche Wissenschaftler werden meistens mit der Aufklärung der DNA-Doppelhelix in Verbindung gebracht? (S. 17/18).
- 4 ● Mit welcher anderen Base paart Guanin? (S. 18).
- 5 ● Was verstehen Sie unter einem Codogen, einem Codon und einem Anticodon? (S. 21).
- 6 ● Welche rRNA-Sorten finden sich in der kleinen, welche in der großen Untereinheit von 80S-Ribosomen? (S. 23).
- 7 ● Welche Sorte RNA paart oft unter Ausbildung von Kleeblattstrukturen mit sich selbst? (S. 24).
- 8 ● Welche Regionen in einer tRNA sind für ihre Funktion zentral wichtig? (S. 25).
- 9 ● Aus welchen Komponenten setzt sich der Initiationskomplex der Translation bei 80S-Ribosomen zusammen? (S. 24).
- 10 ● Mit welcher Aminoacyl-tRNA startet die Translation an 80S-Ribosomen? (S. 24).

## Biomembranen und ihre Funktionen

1.3

Inhalt

Die Biomembranen sind nach dem Prinzip des Fluid-Mosaic-Modells strukturiert. Sie umgeben Zellorganellen als einfache oder doppelte Membran. Ein System von Biomembranen, das endoplasmatische Retikulum (ER), durchzieht das gesamte Cytoplasma. Seine Funktionen und diejenigen des mit ihm in Verbindung stehenden Golgi-Apparats werden besprochen. Auf der selektiven Permeabilität von Biomembranen basiert die Turgeszenz der Zellen und damit der ganzen Pflanze. Aktiver und passiver Transmembrantransport sind ein weiteres Thema dieses Teilkapitels.

### Das Fluid-Mosaic-Modell

1.3.1

Den Biomembranen (Elementarmembranen) liegt ein Bauprinzip zugrunde, das man als Fluid-Mosaic-Modell bezeichnet (Abb. 1.3.1): Die wichtigsten Bausteine sind Lipide und Proteine. Zu den *Lipiden* der Biomembranen gehören u.a. Sterole (→ Seite 91) oder Triacylglycerine (Neutralfette; → Seite 77). Sie bilden eine Doppelschicht, in der ihre lipophilen Enden nach innen, ihre hydrophilen nach außen zu orientiert sind. Zu den Proteinen der Biomembranen gehören erstens *periphere Proteine*. Sie sind der Lipid-Doppelschicht aufgelagert oder tauchen etwas in sie ein. Dementsprechend können sie gegebenenfalls leicht von ihr gelöst werden. Dazu kommen *integrale Proteine*. Sie reichen in die Lipid-Doppelschicht tief hinein oder durchqueren sie völlig. Die Proteine sind oft nach außen zu mit anderen Komponenten wie polymeren Kohlenhydraten besetzt.

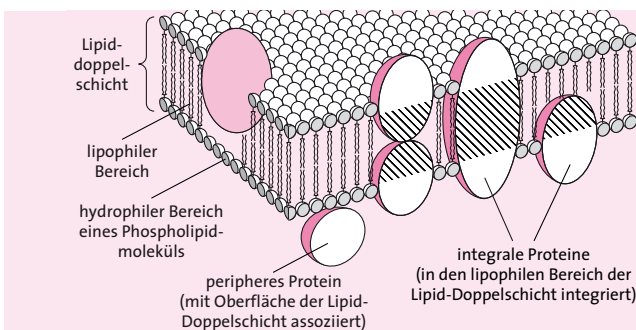


Abb. 1.3.1

Das Fluid-Mosaic-Modell der Biomembranen. Die oft von den Proteinen nach außen ragenden Kohlenhydratkomponenten wurden nicht berücksichtigt (nach CAPALDI aus HESS 1999).

Die Proteine überdecken die Lipid-Doppelschicht nur teilweise. Bei Aufsicht ergibt sich so ein Mosaik aus Proteinen und Lipiden. Damit ist ein Teil des Namens erklärt. Der Begriff »Fluid« ergibt sich aus der Tatsache, dass sich die Lipide in einer schnellen Wärmebewegung befinden, und zwar von Störungen abgesehen nur innerhalb einer gegebenen Lipidschicht. Die Bewegung erfasst auch die Proteine.

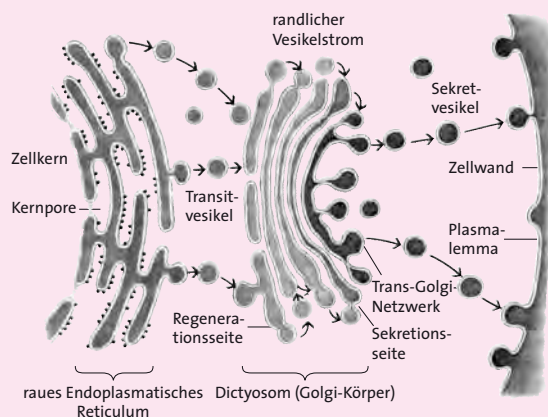
Biomembranen können die verschiedensten Funktionen ausüben. Dabei bildet die Lipid-Doppelschicht eine inerte Grundschicht, deren Funktion durch die Proteine bestimmt wird.

### 1.3.2 | Endoplasmatisches Reticulum und Golgi-Apparat

Beim **endoplasmatischen Reticulum (ER)** handelt es sich um ein Membransystem, das von der äußeren Kernmembran ausgehend das gesamte Cytoplasma durchzieht (Abb. 1.3.2). Es besteht aus zwei Membranen, zwischen denen meistens ein nur geringes Lumen liegt, sodass flache Systeme resultieren. Auf der dem Cytoplasma zugewandten Seite seiner Membranen sitzen vielfach Polysomen, an denen eine intensive *Translation* stattfindet. Dann spricht man von einem *rauen ER* (rER; r = en. rough), sonst von einem *glatten ER* (sER; s = en. smooth). Während der Translation können sich die wachsenden Polypeptidketten durch die Membran ins Lumen einfädeln (cotranslationaler Transmembrantransport). Am Beginn solcher Proteine finden sich Signalpeptide, die Kontakt mit Durchlassstellen in der Membran aufnehmen. Nach dem Transmembrantransport des fertigen Polypeptids werden sie abgespalten. Der Vorgang ist von GTP abhängig, das dem ATP als weiteres Energieäquivalent entspricht. So werden auch die Zellwandproteine gebildet.

**Abb. 1.3.2**

Kernmembran, endoplasmatisches Reticulum (ER), Golgi-Apparat. Vom ER, das das gesamte Cytoplasma durchzieht, ist nur ein Ausschnitt zu sehen. Es kann auf seinen zum Cytoplasma orientierten Membranflächen Ribosomen tragen (rER, raues ER), ist zum Dictyosom hin jedoch immer als sER (glattes ER) ausgebildet. In der Abb. ist nur ein Dictyosom vorhanden, das also den Golgi-Apparat darstellt. Transivesikel, Randvesikel und Sekretvesikel stellen die Verbindung vom sER über die Golgi-Zisternen bis zum Plasmalemma her und ermöglichen den Stofftransport. Dabei kommt es am Plasmalemma zu Exocytosen: Die Membran der Sekretvesikel wird ins Plasmalemma eingliedert und der Inhalt in den Bereich der Zellwand ausgeschüttet (verändert aus RAVEN et al. 2000).



## Golgi-Apparat: intrazelluläre Drüse und Glied eines Transportsystems

Dictyosomen liegen in unmittelbarer Nachbarschaft eines ER-Bereichs, von dem aus Transitvesikel abgegeben werden, die sich den Golgi-Zisternen eingliedern (Abb. 1.3.2). Auf dieser Seite wird der Golgi-Apparat also regeneriert. Der Stofftransport von Zisterne zu Zisterne verläuft über die Wanderung von Randvesikeln. Auf der anderen, dem ER abgewandten Seite des Golgi-Apparats werden Sekretvesikel abgeschnürt. Sie können ihren Inhalt am Plasmalemma über *Exocytose* in den Bereich der Zellwand ausschütten. Dabei handelt es sich nicht nur um Zellwandproteine, die aus dem ER angeliefert werden, sondern auch um andere Strukturelemente der Zellwand, um Pektinstoffe und Hemicellulosen. Beide werden voll und ganz im Golgi-Apparat gebildet. Bei einer Zellteilung wirken die Dictyosomen auch bei der Bildung der Mittellamelle und der Primärwand mit (→ Seite 146). Der Golgi-Apparat ist also nicht nur eine wichtige intrazelluläre Drüse, sondern auch Glied eines Transportsystems.

Auch von der Translation abgesehen finden im oder am ER wichtige *Synthesen* statt. Auf der zum Cytoplasma orientierten Außenfläche der sER-Membranen werden Fettsäuren modifiziert (→ Seite 80) und bestimmte andere Lipide gebildet. Im Lumen des ER kann es zu Veränderungen der aus den Ribosomen importierten Zellwandproteine kommen (Hydroxylierung des Prolins in den Proteinen zu Hydroxyprolin). Außerdem dient das ER auch als *Transportsystem*.

Dabei wird es vom **Golgi-Apparat** unterstützt (Abb. 1.3.2). Als Golgi-Apparat bezeichnet man die Gesamtheit der in einer Zelle vorhandenen *Dictyosomen*, auch wenn es sich nur um ein einziges Dictyosom handeln sollte. Dictyosomen bestehen aus einigen übereinander gestapelten, flachen *Golgi-Zisternen*, die fingerartig »ausfransen« können. *Vesikel* werden von einem Kompartiment abgeschnürt, wandern zum nächsten Kompartiment und werden dort samt Inhalt eingegliedert. So kommt es zu einem Transport vom ER über die Golgi-Zisternen zu den Zielorten, oft dem Plasmalemma, so z.B. bei den Zellwandproteinen. Außerdem aber werden im Golgi-Apparat selbst Pektinstoffe und Hemicellulosen synthetisiert, beides ebenfalls Zellwandbausteine. Letztlich werden am Plasmalemma alle Zellwand-Makromoleküle mit Ausnahme der Cellulose über *Exocytose* in den Bereich der Zellwand ausgeschüttet (Box 1.3.1). Der Golgi-Apparat ist also Teil eines *Transportsystems* und Ort von *Synthesen*.

### 1.3.3 | Plasmalemma, Tonoplast, Vakuole und Saugspannung

Das **Plasmalemma** bildet die äußere Umgrenzung des Cytoplasmas, der *Tonoplast* die innere zur *Vakuole* hin. Beide führen häufig Protonenpumpen (→ Seite 34), über die Transportprozesse nach außen in den Bereich der Zellwand und nach innen in die Vakuole ermöglicht werden. Im Plasmalemma befinden sich die Enzymkomplexe zur Synthese der Cellulose (→ Seite 71).

Die **Vakuole** entsteht im Lauf der Zellentwicklung aus vielen kleinen Zellsaftäumen, die sich schließlich vereinigen. Sie kann hohe Konzentrationen an Salzen enthalten (s. Salzpflanzen) oder auch als Exkretbehälter dienen, der im Stoffwechsel nicht mehr benötigte Pflanzenstoffe speichert. Diesen Stoffen kommt jedoch vielfach eine Schutzfunktion gegen Pathogene und Herbivore zu (→ Seite 77). Manche Stoffe werden nur vorübergehend in die Vakuole eingespeist und zur weiteren Nutzung wieder aus ihr herausgeholt, so Malat bzw. Äpfelsäure beim CAM (→ Seite 59).

Besonders wichtig wird die Vakuole dadurch, dass sie am Zustandekommen der **Saugspannung** der Zellen und damit der ganzen Pflanze entscheidend beteiligt ist. Lässt sie nach, welken die Pflanzen. Zur Erklärung beginnen wir mit der *Diffusion*. Dabei handelt es sich um die freie thermische Bewegung von Wassermolekülen und der darin gelösten Stoffen bis zum Konzentrationsausgleich: Wenn man eine Saccharoselösung vorsichtig mit Wasser überschichtet, werden sich solange Zuckermoleküle in die Wasserschicht und Wassermoleküle in die Zuckerschicht bewegen (= diffundieren), bis eine gleichmäßig konzentrierte Lösung resultiert. Auch danach geht die Bewegung weiter, aber statistisch gesehen bleibt die einmal eingestellte, einheitlich konzentrierte Lösung erhalten.

Eine Diffusion kann auch durch Membranen stattfinden. Falls die Membran für alle gelösten Stoffe gleichmäßig durchlässig ist, ändert sich nichts. Nun sind Biomembranen für Wasser leicht, für darin gelöste Stoffe aber unterschiedlich, oft überhaupt nicht passierbar (→ Seite 32). Eine solche Membran nennt man *selektiv permeabel*. Die Diffusion durch eine selektiv permeable Membran bezeichnet man als *Osmose*. Bei ihr bewegen sich die Wassermoleküle im Endergebnis aus dem Kompartiment mit der niedrigeren Konzentration an gelösten Stoffen, also aus der *hypotonischen* Lösung, in dasjenige mit der höheren Konzentration, also in die *hypertonische* Lösung. Dabei ist nicht die Art, sondern nur die Anzahl der gelösten Moleküle maßgebend. Durch den Wasserimport kommt es in der hypertonischen Lösung es zu einem Druckanstieg, den man in einer PFEFFERSchen Zelle über ein aufgesetztes Steigrohr sichtbar ma-

**Abb. 1.3.3**

PFEFFERSche Zelle. In ein Gefäß wird Wasser eingefüllt. In das Wasser wird ein poröses Tongefäß eingetaucht, in dessen Wandung ein Niederschlag aus Ferrocyan Kupfer eine selektiv permeable Membran bildet. Das Tongefäß enthält Saccharoselösung (rot). Es bildet die PFEFFERSche Zelle, die nicht nur als Osmometer, sondern auch als Modell für die Pflanzenzelle dienen kann: Wasser diffundiert durch die selektiv permeable Membran in die hypertonische Lösung im Tongefäß. In einem angeschlossenen Manometer wird dann eine Quecksilberlösung (schwarz) emporgeschoben. Die Höhe der Quecksilberlösung gibt den jeweiligen osmotischen Druck an. T Ton mit selektiv permeabler Membran; P osmotischer Druck (verändert aus WALTER 1950).

