

Allgemeine und molekulare Botanik

Elmar Weiler
Lutz Nover

Begründet von
Wilhelm Nulsch



Thieme

- 1 Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus
- 2 Zellstruktur
- 3 Zellspezialisierungen
- 4 Organisationsformen der Pflanzen
- 5 Kormus
- 6 Bioenergetik: thermodynamische Grundlagen der Lebensprozesse
- 7 Mineralstoff- und Wasserhaushalt
- 8 Autotrophie: Photosynthese und Chemosynthese
- 9 Haushalt von Stickstoff, Schwefel und Phosphor
- 10 Transport und Verwertung der Assimilate
- 11 Dissimilation
- 12 Sekundärstoffwechsel
- 13 Genetik und Vererbung
- 14 Fortpflanzung und Vermehrung bei Niederen und Höheren Pflanzen
- 15 Genexpression und ihre Kontrolle
- 16 Phytohormone und Signalstoffe
- 17 Licht und Schwerkraft
- 18 Pflanzliche Entwicklung
- 19 Pflanzen und Streß
- 20 Biotische Stressoren – Wechselwirkung von Pflanzen mit anderen Organismen

Herrn Wilhelm Nultsch gewidmet

Allgemeine und molekulare Botanik

Elmar W. Weiler
Lutz Nover

Begründet von
Wilhelm Nultsch

900 farbige Abbildungen
und Formelschemata
30 Tabellen



Georg Thieme Verlag
Stuttgart · New York

Prof. Dr. Elmar W. Weiler
Fakultät für Biologie
Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie
Ruhr-Universität Bochum
Universitätsstraße 150
44801 Bochum

Prof. em. Dr. Lutz Nover
ehem.: Goethe-Universität Frankfurt
Biozentrum Niederursel
Molekulare Zellbiologie N200
Max-von-Laue-Straße 9
60438 Frankfurt

Begründet von
Prof. em. Dr. Wilhelm Nultsch
Rellingen

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet
diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie;
detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über
<http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

Geschützte Warennamen (Warenzeichen) werden **nicht** besonders kenntlich gemacht. Aus dem Fehlen eines solchen Hinweises kann also nicht geschlossen werden, dass es sich um einen freien Warennamen handele.

Das Werk, einschließlich aller seiner Teile, ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© 1964, 2008 Georg Thieme Verlag
Rüdigerstraße 14
D-70469 Stuttgart
Homepage: www.thieme.de

Printed in Germany

Titelbild: G. Wanner, München
Umschlaggestaltung: Thieme Verlagsgruppe
Zeichnungen: Klaus Hagemann, Bochum; BITmap GmbH, Mannheim
Satz: Hagedorn Kommunikation, Viernheim
Druck: Firmengruppe APPL, aprinta druck, D-86650 Wemding

ISBN 978-3-13-147661-6

1 2 3 4 5 6

Vorwort

Als im Jahr 2001 der Nultsch als Lehrbuch-Institution für Studierende der Biologie in seiner 11. und bisher letzten Auflage erschien, konnte man auf eine beachtliche Erfolgsgeschichte von mehr als 35 Jahren zurückblicken. Das Buch erfreute sich mit seiner kompakten Vermittlung von Basiswissen, insbesondere für Studierende im Grundstudium, einer großen Beliebtheit. Der enorme und fast täglich spürbare Zuwachs an Wissen sowie die stark veränderten und gewachsenen Anforderungen an ein zeitgemäßes Biologiestudium machten jedoch eine grundlegende Erneuerung dieses Klassikers notwendig.

Im Frühjahr 2004 wurde daher zusammen mit Wilhelm Nultsch und dem Georg Thieme Verlag die Erarbeitung einer erweiterten Neufassung des Buches beschlossen. Der Inhalt sollte auch weiterhin die Botanik im gewohnten Sinn mit ihren morphologischen, strukturellen und molekularen Grundlagen umfassen. Allerdings verlangten vor allem die immensen neuen Erkenntnisse über die molekularen Grundlagen der Lebensprozesse im Bereich der Botanik verstärkte Berücksichtigung. Die Realisierung dieses Nachfolgewerkes stellte daher eine echte Herausforderung für die beiden Autoren dar und brauchte – wie bei Lehrbuchprojekten dieses Kalibers vermutlich üblich – viel mehr Zeit als ursprünglich geplant.

Während der gesamten Entstehungsphase dieses Buches haben wir nie unser Ziel aus den Augen verloren, ein Buch für Studierende und im besten Fall auch für Hochschullehrer zu schaffen, das für viele Jahre wertvoller und anregender Begleiter sein kann. Wir hoffen, dass uns dies gelungen ist und das Buch sich angesichts der neuen Anforderungen an angehende Biowissenschaftler bewähren wird.

Die mittlerweile für Lehrbücher im Thieme Verlag etablierte Struktur mit durchgehend farbiger Gestaltung der etwa 900 Abbildungen und mit der Gliederung des Textes in Boxen und Plus-Boxen zur Hervorhebung bzw. Abgrenzung spezieller Sachverhalte wurde übernommen. Das Schlagwortverzeichnis verweist mit farbigen Markierungen auf inhaltliche Erläuterungen zu den Begriffen und dient damit zugleich als Glossar. Die Literatur am Schluß des Buches, nach Kapiteln geordnet, ermöglicht den Einstieg in experimentelle und konzeptionelle Details zu einzelnen Fragestellungen.

Moderne Wissenschaft und Ausbildung sind ohne Nutzung des Internets undenkbar geworden. Immer mehr Zeitschriftenartikel sind erfreulicherweise frei und online im Internet verfügbar. Darüber hinaus haben wir Adressen nützlicher Internetseiten an den geeigneten Stellen im Text eingefügt, obwohl im Gegensatz zur Literatur in Zeitschriften und Büchern die Daten im Internet nur aus den persönlichen Quellen einzelner Wissenschaftler stammen und eine externe Qualitätskontrolle kaum stattfindet.

Ohne die Beratung, Hilfe, Überlassung von Daten und Abbildungen durch eine beachtliche Zahl von Kollegen wäre dieses Buch nicht zustande gekommen. Diese sind an entsprechender Stelle im Text bzw. in der diesem Vorwort nachgestellten Liste erwähnt. Für ihre Beiträge bedanken wir uns an dieser Stelle sehr herzlich. Darüber hinaus hat die beharrliche und hoch qualifizierte Betreuung durch die Mitarbeiter des Georg Thieme Verlags den Fortgang der Arbeiten wesentlich erleichtert. Das Projekt angeregt und in Gang gebracht hat Margit Hauff-Tischendorf. Ihre Nachfolgerin Marianne Mauch hat mit großem Engagement und viel Geduld die Realisierung im Verlag betreut. Sie wurde dabei fachredaktionell von Dr. Willi Kuhn (Tübingen) unterstützt, dem sich Lutz Nover zu besonderem

Dank verpflichtet fühlt. Für die professionelle Anfertigung der Zeichnungen und die geduldigen Korrekturen danken wir Klaus Hagemann, Bochum, und Thomas Heinemann (Bitmap GmbH, Mannheim). Elmar Weiler bedankt sich in ganz besonderer Weise bei Inga Eicken, Stuttgart, für die hervorragende Mitarbeit.

Auf längere Sicht kann ein solches Buch nur so gut werden, wie seine wohlwollenden und kritischen Leser es werden lassen. Wir freuen uns über Kommentare und jede Form von Anmerkungen zu Fehlern, Unzulänglichkeiten und wünschenswerten Verbesserungen, die ggf. in einer Folgeauflage berücksichtigt werden können. Sie erreichen uns über kundenservice@thieme.de oder über den Feedback-Link bei der Detailseite zu dem Buch auf www.thieme.de, aber auch per Post an die Verlagsanschrift.

Bochum/Frankfurt, im Februar 2008

Elmar Weiler
Lutz Nover

Danksagung

Für zahlreiche wissenschaftliche Auskünfte, Abbildungen und kritische Ratschläge bei der Abfassung von Teilen des Buches sind wir folgenden Kollegen und Fotografen zu großem Dank verpflichtet:

R. Aloni, Tel Aviv
 H. Bäumllein, Gatersleben
 D. Bartels, Bonn
 J. Braam, Houston
 M. Braun, Bonn
 J. Bright, Bristle
 C. Büchel, Frankfurt
 T. Börner, Berlin
 B. Bukau, Heildelberg
 H. Daims, Wien
 G. Farr, New Haven
 M. Fauth, Frankfurt
 J. Feierabend, Frankfurt
 J. Fromm, München
 D. Görlich, Göttingen
 D. Grierson, Loughborough
 H. Grubmüller, Göttingen
 W. Gruissem, Zürich
 R. Hagemann, Halle
 F. U. Hartl, Martinsried
 K. Harter, Tübingen
 K. Hauser, Stuttgart
 T. Heinemann, Mannheim
 H. Hirt, Wien/Paris
 A. Horwich, New Haven
 P. Huijser, Köln
 M. Hülskamp, Berlin
 S. Jentsch, Martinsried
 H. Jeske, Stuttgart
 G. Jürgens, Tübingen/Wien
 J. Kadereit, Mainz
 D. Kahn, Lyon
 B. Kastner, Göttingen
 C. Kistner, Bonn
 S. Kotak, Frankfurt
 T. Kretsch, Freiburg
 U. Kück, Bochum
 T. Laux, Freiburg
 H. Lehmann, Hannover
 E. Lifschitz, Haifa
 R. Lieberei, Hamburg
 W. Löffelhardt, Wien
 R. Lührmann, Göttingen
 W. Martin, Düsseldorf
 K. Mayer, München
 A. E. Melchinger, Stuttgart-Hohenheim
 A. J. Michael, Norwich
 G. Michaud, Bochum
 K. Müntz, Gatersleben
 D. Neumann, Halle
 P. Nick, Karlsruhe
 T. Nürnberger, Tübingen
 H. Osiewacz, Frankfurt
 H. Paulsen, Mainz
 L. Peichl, Frankfurt
 M. Piepenbring, Frankfurt
 N. Pütz, Vechta
 C. Reisdorff, Hamburg
 W. Roos, Halle
 K.D. Scharf, Frankfurt
 D. Scheel, Halle
 B. Scheres, Wageningen, NL
 K.-H. Schleifer, München
 E. Schleiff, Frankfurt
 T. Schmülling, Berlin
 A. Schnittger, Köln
 R. Schönwitz, Bonn
 I. Schubert, Gatersleben
 C. Schwachheimer, Tübingen
 S.R. Singh, Frederick
 Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart
 D. Staiger, Bielefeld
 K. Stöcker, Wien
 T. Stützel, Bochum
 R. Tenhaken, Salzburg
 S. Ufermann, Stuttgart
 P. v. Koskull-Döring, Frankfurt
 R. Wacker, Guntersleben
 M. Wagner, Wien
 G. Wanner, München
 C. Wasternack, Halle
 C. Weber, Frankfurt
 D. Weigel, Tübingen
 M. Weil, Frankfurt
 B. Weisshaar, Bielefeld
 P. Westhoff, Düsseldorf
 T. Winckler, Jena
 U. Wobus, Gatersleben
 D. Wolff, Stuttgart
 M.H. Zenk, St. Louis
 R. Zepf, Leonberg
 M. Zeschnigk, Essen

Inhalt

1	Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus	1
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
1.1	Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers	3
1.2	Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen	6
1.3	Die wichtigsten organischen Verbindungen	12
1.3.1	Monomere Verbindungen	14
1.3.2	Polymere Verbindungen	26
1.4	Wasser	42
2	Zellstruktur	45
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
2.1	Übersicht über die Zellbestandteile	47
2.2	Struktur des Cytoplasmas	48
2.3	Cytoplasmatische Einschlüsse	51
2.3.1	Cytoskelett	51
2.3.2	Ribosomen	57
2.4	Biomembranen	59
2.4.1	Chemische Zusammensetzung	59
2.4.2	Membranmodelle	61
2.4.3	Funktionen von Biomembranen	65
2.5	Das System der Grundmembranen	66
2.5.1	Endoplasmatisches Reticulum	67
2.5.2	Golgi-Apparat	68
2.5.3	Plasmalemma und Tonoplast	69
2.5.4	Zellkern	70
2.5.5	Microbodies	73
2.5.6	Vesikelfluß im System der Grundmembranen	74
2.5.7	Plasmodesmen	77
2.6	Semiautonome Zellorganellen	79
2.6.1	Mitochondrien	79
2.6.2	Plastiden	81
2.7	Zellwand	88
2.7.1	Chemie der Zellwand	88
2.7.2	Aufbau der Zellwand	94
3	Zellspezialisierungen	99
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
3.1	Gewebetypen	101
3.2	Wachstum und Differenzierung der Zelle	102
3.2.1	Die Zellsaftvakuole	103
3.2.2	Zellwandwachstum	106
3.2.3	Zellfusionen	113
3.3	Sekundäre Veränderungen der Zellwand	116
3.3.1	Verholzung	117
3.3.2	Mineralstoffeinlagerung	118
3.3.3	Cutinisierung und Ablagerung von Wachsen	118
3.4	Drüsenzellen	123

4 Organisationsformen der Pflanzen 125

Elmar W. Weiler

4.1	Stammbaum der Pflanzen	127
4.2	Prokaryoten	134
4.2.1	Bakterien	135
4.2.2	Archaea	145
4.2.3	Vielzellige Prokaryoten	146
4.3	Einzellige Eukaryoten	149
4.4	Organisationsformen der Thallophyten	154
4.4.1	Zellkolonie	154
4.4.2	Coenoblast	155
4.4.3	Fadenthallus	156
4.4.4	Flechtthallus	157
4.4.5	Gewebethallus	158
4.5	Organisationsformen der Bryophyten	160
4.6	Organisationsform der Kormophyten	162

5 Kormus 165

Elmar W. Weiler

5.1	Sproßachse	167
5.1.1	Sproßscheitel	167
5.1.2	Bau des Leitsystems	168
5.1.3	Primärer Bau der Sproßachse	170
5.1.4	Sekundäres Dickenwachstum der Sproßachse	171
5.1.5	Morphologie der Sproßachse	179
5.2	Blatt	182
5.2.1	Entwicklung des Blattes	183
5.2.2	Anordnung der Blätter an der Sproßachse	184
5.2.3	Anatomie des Laubblattes	188
5.2.4	Metamorphosen des Blattes	193
5.3	Wurzel	194
5.3.1	Wurzelscheitel	195
5.3.2	Primärer Bau der Wurzel	196
5.3.3	Seitenwurzeln	199
5.3.4	Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel	202
5.3.5	Metamorphosen der Wurzel	203

6 Bioenergetik: thermodynamische Grundlagen der Lebensprozesse 205

Elmar W. Weiler

6.1	Energie, Arbeit, Leistung	207
6.1.1	Hauptsätze der Thermodynamik	208
6.1.2	Chemisches Potential	210
6.1.3	Wasserpotential	211
6.1.4	Energiewandlung und energetische Kopplung	216
6.2	Transport durch Biomembranen	218
6.2.1	Permeabilität von Biomembranen	218
6.2.2	Transportproteine in Biomembranen	219
6.3	Enzymatische Katalyse	225

7 Mineralstoff- und Wasserhaushalt 231*Elmar W. Weiler*

7.1	Aufnahme und Verteilung der Mineralsalze	233
7.2	Wasseraufnahme	237
7.3	Wasserabgabe	240
7.3.1	Cuticuläre Transpiration	241
7.3.2	Stomatäre Transpiration	242
7.3.3	Molekularer Mechanismus der Spaltöffnungsbewegung	243
7.3.4	Guttation	246
7.4	Leitung des Wassers	246
7.5	Wasserbilanz	249

8 Autotrophie: Photosynthese und Chemosynthese 251*Elmar W. Weiler*

8.1	Photosynthese der Pflanzen	253
8.1.1	Die Lichtreaktionen	255
8.1.2	Assimilation des Kohlenstoffs: Calvin-Zyklus	277
8.1.3	Photorespiration	282
8.1.4	Zusatzmechanismen der CO ₂ -Fixierung in C ₄ - und CAM-Pflanzen	283
8.1.5	Photosynthese am natürlichen Standort	288
8.2	Bakterienphotosynthese	290
8.3	Chemosynthese	293
8.4	Evolution der Photosynthese	294

9 Haushalt von Stickstoff, Schwefel und Phosphor 297*Elmar W. Weiler*

9.1	Der Stickstoffhaushalt	299
9.1.1	Globaler Kreislauf des Stickstoffs	299
9.1.2	Biologische Fixierung des Luftstickstoffs	301
9.1.3	Stickstoffhaushalt der Pflanzen	303
9.2	Haushalt des Schwefels	307
9.2.1	Globaler Kreislauf des Schwefels	308
9.2.2	Assimilation des Schwefels	308
9.2.3	Einbau des reduzierten Schwefels in organische Verbindungen	311
9.2.4	Synthese weiterer Schwefelverbindungen	311
9.3	Haushalt des Phosphors	313

10 Transport und Verwertung der Assimilate 315*Elmar W. Weiler*

10.1	Assimilattransport	317
10.2	Bildung und Abbau von Speicherstoffen	321
10.2.1	Speicherpolysaccharide	321
10.2.2	Speicherlipide	323
10.2.3	Speicherproteine	329

11	Dissimilation	331
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
11.1	Übersicht	333
11.2	Glykolyse	334
11.3	Gärungen	335
11.4	Zellatmung	336
11.5	Kreislauf des Kohlenstoffs	342
12	Sekundärstoffwechsel	343
	<i>Elmar W. Weiler</i>	
12.1	Ökochemische Funktionen pflanzlicher Sekundärstoffe	345
12.2	Phenole	349
	12.2.1 Der Shikimat-Weg	350
	12.2.2 Der Polyketid-Weg	354
	12.2.3 Mischaromaten	354
12.3	Terpenoide	357
12.4	Alkaloide	366
13	Genetik und Vererbung	373
	<i>Lutz Nover</i>	
13.1	DNA als Träger genetischer Informationen	375
13.2	Der genetische Code	376
13.3	Verpackung von DNA in Chromatin und Chromosomen	378
	13.3.1 Histone als Verpackungsmaterial	379
	13.3.2 Histon-Modifikationen	381
13.4	Die drei Genome der Pflanzenzellen	381
13.5	DNA-Replikation	388
13.6	Klassische Genetik	390
	13.6.1 Grundbegriffe der klassischen Genetik	390
	13.6.2 Drei Grundregeln der Vererbung	391
13.7	Zellzyklus	395
	13.7.1 Chromosomentheorie der Vererbung	395
	13.7.2 Der Zellzyklus	396
	13.7.3 Mitose	397
	13.7.4 Rolle der Cytoskelett-Systeme	399
	13.7.5 Zellteilung (Cytokinese)	400
	13.7.6 Meiose	402
13.8	Mutationen und DNA-Reparatur	406
	13.8.1 Genommutationen	406
	13.8.2 Chromosomenmutationen	409
	13.8.3 Genmutationen	409
	13.8.4 Mutagene Agenzien	411
	13.8.5 DNA-Reparatur	413
13.9	Vererbungsvorgänge außerhalb der Mendel-Regeln	415
	13.9.1 Extrachromosomale Vererbung	415
	13.9.2 Transposons und Insertionsmutagene	417
13.10	Genetische Grundlagen der Evolution	420
	13.10.1 Grundlagen der Evolution	421
	13.10.2 Faktoren zur Beschleunigung der Evolution	422
	13.10.3 Natürliche Auslese	424

13.11	Gentechnik und DNA-Sequenzierung	425
13.11.1	DNA-Klonierung	425
13.11.2	Die Polymerasekettenreaktion (PCR).....	427
13.11.3	Kopplung von reverser Transkription mit PCR (RT-PCR)	428
13.11.4	DNA-Sequenzierung	429
13.12	Pflanzentransformation und transgene Pflanzen	430
13.12.1	Transiente Transformation und Reporterassays	431
13.12.2	Herstellung transgener Pflanzen	432
13.12.3	Anbau transgener Pflanzen	434

14 Fortpflanzung und Vermehrung bei Niederen und Höheren Pflanzen _____ 437

Lutz Nover

14.1	Definitionen und Grundbegriffe	439
14.1.1	Sexualität – Bildung von Gameten und Befruchtung	439
14.1.2	Generationswechsel	441
14.1.3	Vegetative Vermehrung	443
14.2	Drei Formen von Entwicklungszyklen bei Grünalgen	445
14.3	Drei Formen von Generationswechsel bei Braunalgen	450
14.4	Generationswechsel bei Rotalgen	454
14.5	Zelluläre Schleimpilze	458
14.6	Fortpflanzung und Vermehrung der echten Pilze	462
14.6.1	Ascomyceten (Schlauchpilze)	462
14.6.2	Basidiomyceten (Ständerpilze)	470
14.7	Generationswechsel der Archegoniaten	474
14.7.1	Moose	474
14.7.2	Farne	476
14.8	Generationswechsel der Samenpflanzen	479

15 Genexpression und ihre Kontrolle _____ 485

Lutz Nover

15.1	Informationsverarbeitung	487
15.1.1	Genexpression und Informationsamplifikation	487
15.1.2	Genstruktur und Grundprozesse der Genexpression	488
15.2	Transkription bei <i>E. coli</i>	494
15.2.1	Biochemie der Transkription	495
15.2.2	RNA-Polymerase von <i>E. coli</i>	496
15.2.3	Drei Phasen der Transkription	496
15.3	Regulation der Transkription bei <i>E. coli</i>	498
15.3.1	Das <i>Lac</i> -Operon	498
15.3.2	Promotorstärke und alternative Sigmafaktoren	503
15.4	Transkription und RNA-Verarbeitung in Pflanzenzellen	505
15.4.1	Sechs RNA-Polymerasen in Pflanzenzellen	505
15.4.2	RNA-Verarbeitung: Kappenbildung und Spleißen	506
15.4.3	Alternatives Spleißen	511
15.4.4	RNAP II als biologische Maschine	513
15.4.5	Organisation der Transkription am Chromatin	519
15.5	Transkriptionskontrolle bei Eukaryoten	520
15.5.1	Klassifizierung von Transkriptionsfaktoren	521
15.5.2	Funktionelle Anatomie von Transkriptionsfaktoren	524
15.5.3	Kernimport und -export	525
15.5.4	Das Galactose-Regulon in Bäckerhefe	527
15.5.5	Transkriptionskontrolle bei der Hitzestressantwort	529

15.6	Ribosomensynthese	530
15.7	Proteinbiosynthese	535
	15.7.1 Aminosäureaktivierung	535
	15.7.2 Der Translationszyklus an Ribosomen	537
	15.7.3 Eukaryotische mRNP-Komplexe	540
	15.7.4 Postsynthetische Modifikation von Proteinen	541
15.8	Kontrolle der Translation	546
15.9	Proteinfaltung und die Rolle molekularer Chaperone	548
	15.9.1 Entstehung der Raumstruktur von Proteinen	548
	15.9.2 Hitzestressproteine als molekulare Chaperone	550
	15.9.3 Zwei biologische Nanomaschinen	552
	15.9.4 Faltung von Proteinen in einem Netzwerk von Chaperonen	554
15.10	Proteintopogenese	556
	15.10.1 Zwei Klassen von Proteinen werden bei der Translation getrennt	557
	15.10.2 Proteinimport in Plastiden	559
	15.10.3 Vesikeltransport von Proteinen	562
	15.10.4 Entstehung und Reifung von Glykoproteinen	566
15.11	Proteinabbau und seine Kontrolle	570
	15.11.1 Das Ubiquitin-Proteasom-System	570
	15.11.2 E3-Ubiquitin-Ligase-Komplexe	571
	15.11.3 Pflanzliche Proteasen	574
15.12	Genexpression in Plastiden	574
	15.12.1 Plastidengenom und Transkription	575
	15.12.2 Prozessierung polycistronischer mRNAs	577
	15.12.3 RNA-Editing	579
	15.12.4 Translation und Proteinfaltung	580
	15.12.5 Lichtkontrollierte Translation am Beispiel des D1-Proteins	581
	15.12.6 Abstimmung der Genexpressionsprozesse zwischen Kern und Plastiden	583
15.13	Mikrobielle Sekundärmetabolite als Antibiotika und Biopharmaka	585

16 Phytohormone und Signalstoffe

589

Lutz Nover

16.1	Begriffe und Analysen	591
16.2	Phytohormone – auf einen Blick	593
16.3	Cytokinine	594
	16.3.1 Struktur, Biosynthese, Abbau	595
	16.3.2 Biologische Wirkungen der Cytokinine	597
	16.3.3 Molekularer Wirkungsmechanismus	598
16.4	Auxine	600
	16.4.1 Struktur, Biosynthese und Abbau der Auxine	601
	16.4.2 Auxintransport	605
	16.4.3 Wirkung von Auxinen	606
	16.4.4 Auxinrezeptoren und Signaltransduktion	609
16.5	Gibberelline	612
	16.5.1 Struktur, Biosynthese und Abbau von Gibberellinen	612
	16.5.2 Biologische Wirkung	615
	16.5.3 Signaltransduktion	618
16.6	Brassinosteroide	620
	16.6.1 Biosynthese und Inaktivierung der Brassinosteroide	621
	16.6.2 Biologische Wirkungen der Brassinosteroide	624
	16.6.3 Molekularer Wirkungsmechanismus	624

16.7	Ethylen	627
16.7.1	Biosynthese von Ethylen	627
16.7.2	Biologische Wirkungen	628
16.7.3	Ethylen und Fruchttechnologie	630
16.7.4	Ethylenrezeption und Signaltransduktion	633
16.8	Abscisinsäure	635
16.8.1	ABA-Biosynthese und -Abbau	636
16.8.2	Biologische Wirkungen	638
16.8.3	ABA-Rezeption und Signaltransduktion	640
16.9	Jasmonsäure	641
16.9.1	JA-Biosynthese und Metabolisierung	642
16.9.2	Wirkungen der Jasmonsäure	644
16.9.3	Wirkungsmechanismus	647
16.10	Weitere pflanzliche Signalstoffe	648
16.10.1	Peptidsignale	648
16.10.2	Stickstoffmonoxid (NO)	650
16.10.3	Ca ²⁺ und Signaltransduktionsketten	655
16.10.4	Salicylsäure	657
16.11	Hormonnetzwerke	659
16.11.1	Zellzykluskontrolle durch Hormone	660
16.11.2	Apikaldominanz	662
16.11.3	Pflanzenregeneration	665

17 Licht und Schwerkraft

669

Lutz Nover

17.1	Pflanzen und Licht	671
17.1.1	Lichtrezeptoren	673
17.1.2	Phytochrome	674
17.1.3	Cryptochrome	678
17.1.4	Phototropine	679
17.2	Lichtgesteuerte Wachstumsprozesse	680
17.2.1	Etiolierung und Deetiolierung von Keimpflanzen	681
17.2.2	Schattenvermeidungssyndrom	685
17.2.3	Circadiane Rhythmen	688
17.2.4	Photoperiodismus	693
17.2.5	Kontrolle der Nitrat-Reductase	699
17.3	Gravitropismus	701
17.3.1	Begriffe und Definitionen	701
17.3.2	Wahrnehmung und Verarbeitung von Schwerkraftreizen	703

18 Pflanzliche Entwicklung

709

Lutz Nover

18.1	Grundlagen pflanzlicher Entwicklung	711
18.2	Meristeme	713
18.2.1	Vegetative Meristeme in Pflanzen	713
18.2.2	Das Sproßapikalmeristem (SAM)	714
18.2.3	SAM als morphogenetisches Feld für die Entstehung von Blattanlagen	716
18.2.4	Entwicklung von Blättern und Leitbündeln	720
18.2.5	Das Apikalmeristem der Wurzel (RAM)	724
18.3	Muster der Zellspezialisierungen in der Epidermis	727
18.3.1	Entwicklung von Trichomen bei <i>Arabidopsis</i>	728
18.3.2	Bildung von Wurzelhaaren	729

18.4	Blütenentwicklung	731
18.4.1	Blühinduktion	731
18.4.2	Kontrolle der Blütenorganidentität	733
18.4.3	Realisierung der Blütenmorphologie	737
18.5	Bestäubung und Befruchtung	742
18.5.1	Pollenentwicklung auf der Narbe	742
18.5.2	Blütenbiologie und Bestäubungsbiologie	747
18.5.3	Molekulare Mechanismen der Selbstinkompatibilität	750
18.6	Embryonal- und Fruchtentwicklung	753
18.6.1	Embryogenese	754
18.6.2	Samen- und Fruchtentwicklung	758
18.6.3	Samen und Früchte als Verbreitungseinheiten	764
18.6.4	Samenruhe und Samenkeimung	766

19 Pflanzen und Streß _____ 771

Lutz Nover

19.1	Das Streßsyndrom im Alltag der Pflanzen	773
19.2	Hitzestreßantwort	776
19.3	Kälte-, Salz- und Wassermangelstreß	778
19.3.1	Molekulare Mechanismen	780
19.3.2	Kältestreß	782
19.3.3	Salzstreß	783
19.4	Oxidativer Streß	783
19.5	Hypoxie durch Überflutung	786
19.6	Wirkung chemischer Stressoren	788
19.6.1	Schwermetallstreß	789
19.6.2	Chemischer Streß durch Herbizide	791
19.7	Mechanischer Streß und Verwundung	796

20 Biotische Stressoren – Wechselwirkung von Pflanzen mit anderen Organismen _____ 803

Lutz Nover

20.1	Direkte und indirekte Wechselwirkung zwischen Organismen	805
20.2	Pflanzenparasiten	809
20.3	Flechten	811
20.4	Mykorrhiza	813
20.5	Symbiotische Stickstoff-Fixierung	816
20.6	Pflanzenpathogene Mikroorganismen	822
20.6.1	Erkennung von Pflanzen und Mikroorganismen	822
20.6.2	Entstehung von Pflanzentumoren nach Infektion mit <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	828
20.7	Viren und Viroide	833
20.7.1	Symptome von Viruserkrankungen	834
20.7.2	Virusgenome: Replikation und Expression	835
20.7.3	Wege der Infektion und Verbreitung	841
20.7.4	Pflanzliche Abwehr gegen Viruserkrankungen	843

21 Anhang _____ 845

Weiterführende Literatur	847
Sachverzeichnis	858

1 Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus

Alle Lebewesen sind aus Molekülen aufgebaut, und alle Lebensvorgänge beruhen auf Umwandlungen von – oder Vorgängen an – Molekülen. Um die Lebensäußerungen eines Organismus umfassend zu verstehen, müssen sie bis in die molekulare oder gar atomare Dimension aufgeklärt werden. Die stoffliche Zusammensetzung der Lebewesen ist durch zwei Grundprinzipien gekennzeichnet:

- Wasser (H_2O) ist das Lösungsmittel für fast alle Stoffwechselreaktionen und der Masse nach Hauptbestandteil der meisten Gewebe.

- Die Biomoleküle basieren auf der Chemie des Elements Kohlenstoff (Elementsymbol C) und enthalten stets auch Wasserstoff (H) sowie meist Sauerstoff (O) und oft Stickstoff (N), Schwefel (S) oder Phosphor (P). Seltener kommen auch andere Elemente, z. B. Chlor (Cl), in Biomolekülen vor. Die wichtigsten Bausteine der Organismen sind Zucker, Aminosäuren, Nucleotide und Lipide. Diese kommen entweder als Einzelmoleküle (Monomere) vor oder sie bilden Oligomere bzw. Polymere. Wichtige Biopolymere sind Polysaccharide, Proteine, Nucleinsäuren und Lignin. Lignin ist spezifisch für die Höheren Pflanzen und fehlt den Niederen Pflanzen, Pilzen, Tieren und den Prokaryoten. Weitere pflanzentypische Biopolymere sind Cutin, Suberin und Polyterpene.

Ihren unterschiedlichen Eigenschaften entsprechend, erfüllen Biopolymere in der Zelle ganz verschiedene Aufgaben: Sie stellen Gerüst- oder Speichersubstanzen dar, üben Schutzfunktionen aus, wirken als Biokatalysatoren, bewirken Energieumwandlungen oder dienen der Speicherung und Weitergabe von Informationen.

Molekularer Aufbau des pflanzlichen Organismus

- 1.1 Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers ... 3**
- 1.2 Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen ... 6**
- 1.3 Die wichtigsten organischen Verbindungen ... 12**
 - 1.3.1 Monomere Verbindungen ... 14
 - Verbindungen mit Hydroxylgruppen: Alkohole ... 14
 - Verbindungen mit Oxogruppen:
Carbonylverbindungen ... 16
 - Verbindungen mit Oxohydroxygruppen:
Carbonsäuren ... 22
 - Aminogruppen tragende Verbindungen ... 23
 - 1.3.2 Polymere Verbindungen ... 26
 - Nucleinsäuren ... 27
 - Proteine ... 32
 - Polysaccharide ... 37
 - Lignin ... 41
- 1.4 Wasser ... 42**

1.1 Elementare Zusammensetzung des Pflanzenkörpers

Wie bei allen Organismen, so macht auch bei Pflanzen Wasser (H_2O) den größten Gewichtsanteil (bis über 90%) aus. Die nach Entfernen des Wassers zurückbleibende Trockensubstanz besteht zum größten Teil aus den Nichtmetallen Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O), Wasserstoff (H), Stickstoff (N), Schwefel (S) und Phosphor (P), also den Elementen, aus denen die organischen Verbindungen überwiegend aufgebaut sind. Zum geringen Teil liegen diese Elemente im Organismus auch als Ionen vor. Daneben finden sich zahlreiche weitere Elemente, die in ionischer Form auftreten. Als kovalente Bindungspartner in organischen Verbindungen kommen diese dagegen entweder gar nicht vor, z. B. Magnesium (Mg), Calcium (Ca) und andere Metalle, oder selten, z. B. Chlor (Cl). Dem pflanzlichen Bedarf entsprechend werden Makroelemente und Mikroelemente unterschieden.

Das Vorkommen eines Elements (Box 1.1) in einer Pflanze ist natürlich noch kein Beweis dafür, daß es für diese wirklich lebensnotwendig ist. Aufschluß hierüber gaben erst Anzuchtversuche unter streng kontrollierten Bedingungen in Klimakammern mit einer definierten Atmosphäre und unter Verwendung von Nährlösungen genau bekannter Zusammensetzung (Plus 1.1). Dabei hat sich gezeigt, daß einige Elemente, die daher **Makroelemente** genannt werden, in weit größeren Mengen benötigt werden als andere, die Spuren- oder **Mikroelemente**. Zu den Makroelementen gehören Kohlenstoff (C), Sauerstoff (O) und Wasserstoff (H), die in Form von Kohlendioxid (CO_2) über den Sproß, Wasser (H_2O) über die Wurzeln bzw. molekularem Sauerstoff (O_2) über die gesamte Oberfläche in die Pflanze gelangen, sowie die folgenden, die in ionischer Form über die Wurzeln aufgenommen werden und in Konzentrationen von über 20 mg l^{-1} in Nährlösungen vorhanden sein müssen: Stickstoff (N), Schwefel (S), Phosphor (P), Kalium (K), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg). Ebenfalls als Ionen über die Wurzeln werden alle Mikroelemente aufgenommen. Sie müssen in Nährlösungen in nur geringen Konzentrationen vorliegen (wenige mg l^{-1} bis $\mu\text{g l}^{-1}$): Chlor (Cl), Bor (B), Mangan (Mn), Zink (Zn), Kupfer (Cu) und Molybdän (Mo). Eisen (Fe) wird manchmal zu den Makro- und manchmal zu den Mikroelementen gerechnet. Tab. 1.1 gibt eine Übersicht über die für alle Pflanzen essentiellen Elemente, die Form, in der sie aufgenommen werden, ihren relativen Bedarf sowie über wichtige Funktionen in der Pflanze, auf die in späteren Kapiteln näher eingegangen wird. Das Fehlen auch nur eines einzigen essentiellen Elements ruft schwerwiegende Schäden hervor (Plus 1.1).

Neben diesen für alle Pflanzen essentiellen Elementen besitzen andere nur für bestimmte Pflanzengruppen Bedeutung, so Silicium (Si) für Schachtelhalme und Süßgräser. Einige Pflanzen benötigen Nickel (Ni), manche Halophyten (Salzpflanzen) gedeihen kaum in Abwesenheit von Natrium (Na).

Die Ansprüche der Niederen Pflanzen weichen von denen der Höheren in manchen Fällen stark ab. So ist Calcium für viele Algen eher ein Mikro- als ein Makroelement, und für manche Pilze scheint es sogar ganz entbehrlich zu sein. Diatomeen (Kieselalgen) brauchen Silicium nicht nur für den Aufbau ihres Kieselpanzers, sondern auch für das Funktionieren ihres Stoffwechsels. Die Grünalge *Chlamydomonas* benötigt als einzige bisher bekannte Pflanze Selen (Se). Braunalgen (Tange) können große Mengen Jod (J) speichern, dessen Funktion in der Pflanze jedoch nicht bekannt ist.

Box 1.1 Elemente

Atome sind aus Protonen, Neutronen und Elektronen aufgebaut. Protonen sind elektrisch positiv, Elektronen negativ und Neutronen nicht geladen. Protonen und Neutronen bilden den Atomkern, die Elektronen umgeben den Atomkern in diskreten Bezirken („Elektronenschalen“) und bilden um ihn die Elektronenhülle. Als **Element** bezeichnet man einen Stoff, dessen Atome die gleiche Kernladung – also die gleiche Protonenzahl – besitzen. Im nichtionisierten Zustand besitzt ein Atom ebensoviele Elektronen wie Protonen, ist also elektrisch insgesamt neutral.

Die Elektronenhülle bestimmt das chemische Verhalten. Daher ist jedes Element durch charakteristische chemische Eigenschaften ausgezeichnet. Die Anzahl der Protonen – also die **Kernladungszahl** – entspricht der **Ordnungszahl** des Elements. Das Auffüllen der Elektronenschalen mit steigender Ordnungszahl folgt einem periodisch sich wiederholenden Muster; ist eine Schale gefüllt, wird die nächsthöhere besetzt usw. Elemente mit gleicher Elektronenzahl in der jeweils äußersten Schale weisen ähnliche chemische Eigenschaften auf und werden im **Periodensystem** der Elemente als Gruppe aufgeführt.

Die Summe der Anzahl der Protonen und Neutronen im Atomkern wird **Massenzahl** genannt (da Elektronen nahezu masselos sind, wird die Atommasse durch die Masse der Protonen plus der Neutronen bestimmt). Ordnungs- und Massenzahl eines Elements werden zur einfachen Charakterisierung dem Elementsymbol beigegeben, die Massenzahl oben links, die Ordnungszahl unten links, z. B. ${}^1_1\text{H}$, ${}^{12}_6\text{C}$. Die Differenz zwischen Massen- und Ordnungszahl ergibt die Anzahl der Neutronen im Atomkern.

Plus 1.1 Hydroponik und Nährstoffmangel

Julius Sachs war der Erste, der versuchte, durch **Hydroponik**, d.h. durch Anzucht von Pflanzen in Nährlösungen, deren mineralische Nährstoffbedürfnisse zu ermitteln. Damals, 1887, waren jedoch hochreine anorganische Salze noch nicht verfügbar. Deshalb gelang es Sachs nicht, sämtliche essentiellen Spurenelemente aufzufinden, denn diese waren in den verwendeten Salzen der Makroelemente als Verunreinigungen enthalten.

Auf Sachs' Experimenten aufbauend wurden später optimal auf die Bedürfnisse von Pflanzen zugeschnittene Nährlösungen entwickelt, von denen die Hoaglandsche Nährlösung eine der meistverwendeten ist.

Zusammensetzung der Hoaglandschen Nährlösung. Die fertige Lösung besitzt einen pH-Wert von 5,8. Sie kann im Verhältnis 1 : 2 bis 1 : 4 mit Wasser verdünnt verwendet werden.

Bestandteil	Konzentration g l ⁻¹	Bestandteil	Konzentration mg l ⁻¹
KNO ₃	1,02	H ₃ BO ₃	2,86
Ca(NO ₃) ₂	0,49	MnCl ₂ · 4H ₂ O	1,81
MgSO ₄ · 7H ₂ O	0,49	Fe ³⁺ *	1,00
NH ₄ H ₂ PO ₄	0,23	ZnSO ₄ · 7H ₂ O	0,22
		H ₂ MoO ₄ · H ₂ O	0,09
		CuSO ₄ · 5H ₂ O	0,08

* als Na,Fe-Ethylendiamino-di(o-hydroxyphenylacetat)-Chelatkomplex (Sequestren)

Bereits das Fehlen oder der Mangel eines einzigen Elements bewirkt schwerwiegende **Mangelsymptome**, wie bei den in der Abbildung gezeigten 12 Wochen alten Tabakpflanzen, die entweder in vollständiger Nährlösung (linke Pflanze) oder unter Fehlen des jeweils angegebenen Elements herangezogen wurden. Eisenmangel wie auch Mangel an Magnesium z. B. ruft Chlorosen (Störungen der Chlorophyllbildung) hervor. Magnesium wird als Zentralatom des Chlorophylls benötigt, Eisen zur Biosynthese des Chlorophyll-Ringsystems. Da Stickstoff in jeder Aminosäure und somit jedem Protein, aber auch in allen Purin- und Pyrimidinbasen und damit allen Nucleinsäuren enthalten ist, führt auch Stickstoffmangel zu sehr schwerer Schädigung der Pflanze.

Kaliummangel ruft die sog. „Starrtracht“ hervor, die Pflanzen bleiben kleinwüchsig und versteifen. Die besonders gravierenden Calcium-Mangelsymptome erklären sich aus dem Calciumbedürfnis der Meristeme, aus der Beteiligung des Calciums am Aufbau der pflanzlichen Mittellamellen und der primären Zellwände und schließlich aus seiner Funktion als Regulator zahlreicher Zellfunktionen.

An natürlichen Standorten herrschen hinsichtlich der **Mineralstoffversorgung** nur selten optimale Bedingungen. Mangel an Mikroelementen ist jedoch wegen des geringen pflanzlichen Bedarfs kaum anzutreffen. Auch Phosphormangel ist eher selten, besonders häufig dagegen Stickstoffmangel. Im Gegensatz zum Phosphor, der ständig als Phosphat infolge der Gesteinsverwitterung freigesetzt wird, gibt es keine mineralischen Stickstoffvorkommen. Der gesamte Stickstoff der Biosphäre stammt aus der Tätigkeit Luftstickstoff fixierender Prokaryoten. Durch die Tätigkeit denitrifizierender Mikroorganismen geht allerdings etwa gleichviel Stickstoff in Form gasförmiger Stickoxide an die Atmosphäre verloren, sodaß sich ein delikater Stickstoffkreislauf ergibt (Kap. 9.1.1). In diesen Kreislauf sind die Pflanzen als Konkurrenten eingefügt. Um ein optimales Wachstum von Kulturpflanzen zu erreichen, muß der Mensch durch Stickstoffdüngung einen Beitrag leisten.

Auch Eisenmangel ist verbreitet, trotz hohen Eisenvorkommens in den meisten Böden. Er beruht auf der schlechten Verfügbarkeit des Eisens im Boden. Bodenlebende Mikroorganismen und Pflanzenwurzeln scheiden organische Verbindungen, die **Siderophore**, in den Boden aus, die Eisen-Ionen komplexieren und so daran hindern, sich als unlösliche Oxide niederzuschlagen (S. 236). Bekannt ist der Eisen-EDTA-Komplex, der in käuflichen Mineraldünger-Lösungen verwendet wird.



Originalaufnahme M. H. Zenk, mit freundlicher Genehmigung.

Tab. 1.1 Allgemeine Makronährelemente (blau) und Mikronährelemente (rot) der Pflanzen. Eisen (grün) wird manchmal auch als Makronährelement bezeichnet, obwohl es mengenmäßig zu den Mikronährelementen zu rechnen ist.

Element	relativer Bedarf (Anzahl der Atome im Verhältnis zu Molybdän)	von der Pflanze aufgenommen als	wichtige Funktionen bzw. Vorkommen in der Pflanze
Wasserstoff (H)	60 000 000	H ₂ O	Wasser („biologisches“ Lösungsmittel), alle organischen Verbindungen
Kohlenstoff (C)	35 000 000	CO ₂	alle organischen Verbindungen
Sauerstoff (O)	30 000 000	H ₂ O, CO ₂ , O ₂	sehr viele organische Verbindungen, erhöht deren Polarität; z. B. Zucker, organische Säuren, Aminosäuren und davon abgeleitete Substanzen wie z. B. Polysaccharide, Proteine, Nucleinsäuren
Stickstoff (N)	1 000 000	NO ₃ ⁻ (NH ₄ ⁺)*	Aminosäuren, Purin- und Pyrimidinbasen sowie davon abgeleitete Verbindungen (Proteine, Nucleinsäuren, viele Coenzyme), Alkaloide
Kalium (K)	250 000	K ⁺	Hauptosmotikum, Gegen-Ionen insbesondere Cl ⁻ , organische Säuren
Calcium (Ca)	125 000	Ca ²⁺	Vernetzung der Pectinsäuren der Zellwände und Mittellamellen, Regulator vieler Zellprozesse
Magnesium (Mg)	80 000	Mg ²⁺	Zentralatom im Chlorophyll, reguliert die Aktivität vieler Enzyme (z. B. RubisCO), Cofaktor ATP-umsetzender Enzyme (z. B. Kinasen)
Phosphor (P)	60 000	H ₂ PO ₄ ⁻ (HPO ₄ ²⁻)**	Bestandteil von Nucleotiden und davon abgeleiteten Verbindungen wie z. B. Nucleinsäuren, NAD(P); Phosphorsäureanhydride dienen der Aktivierung von Carboxylgruppen und der Energiespeicherung (insbesondere ATP, GTP)
Schwefel (S)	30 000	SO ₄ ²⁻	Aminosäuren und Protein, Eisen-Schwefel-Zentren von Redoxproteinen, einige Coenzyme (Liponsäure, Coenzym A, Thiaminpyrophosphat), Glutathion
Eisen (Fe)	2 000	Fe ²⁺ (Fe ³⁺)***	Eisen-Schwefel-Zentren von Redoxproteinen, Zentralatom im Häm, Cofaktor der Chlorophyllbiosynthese
Chlor (Cl)	3 000	Cl ⁻	Regulator der Photosynthese, benötigt für die Schließzellenfunktion
Bor (B)	2 000	BO ₃ ³⁻	essentiell für Meristemfunktionen
Mangan (Mn)	1 000	Mn ²⁺	Katalysator der Wasserspaltung und Elektronenspeicher im Photosystem II
Zink (Zn)	300	Zn ²⁺	Cofaktor von Metalloenzymen (z. B. Alkoholdehydrogenase)
Kupfer (Cu)	100	Cu ⁺ , Cu ²⁺	Cofaktor von Metalloenzymen, Elektronenüberträger der Photosynthese (Plastocyanin) und der Atmungskette (Endoxidase)
Molybdän (Mo)	1	MoO ₄ ²⁻	Bestandteil von Molybdopterin, dem Cofaktor einiger Metalloenzyme (Aldehydoxidasen, Nitrat-Reductase), Cofaktor der Nitrogenase

* NH₄⁺ wird nur aufgenommen, wenn kein Nitrat verfügbar ist

** das in stark sauren Böden vorliegende HPO₄²⁻ kann ebenfalls aufgenommen werden

*** Fe³⁺ nur bei Poaceen (Süßgräsern), S. 237

1.2

Kohlenstoff: Grundelement organischer Verbindungen

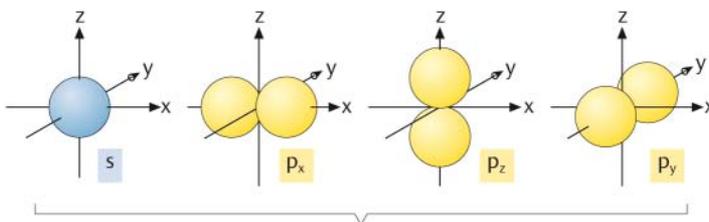
Die Sonderstellung des Kohlenstoffs als Grundelement organischer Verbindungen hat ihre Ursache vor allem in der Eigenschaft der Kohlenstoffatome, Ketten oder Ringe zu bilden, eine Eigenschaft, die keines der anderen bekannten Elemente in diesem Maße besitzt. Sie gibt die Möglichkeit zur Bildung großer Moleküle. Kohlenstoffatome gehen zudem verhältnismäßig leicht kovalente Bindungen mit Atomen weiterer Elemente ein, insbesondere mit Wasserstoff-, Sauerstoff-, Stickstoff- und Schwefelatomen. Diese beiden Eigenschaften des Kohlenstoffs waren eine unerlässliche Voraussetzung für die Entstehung einer nahezu unbegrenzten Zahl verschiedener Stoffe während der Evolution, und sie sind die Grundlage für die funktionelle Spezifität der die Organismen aufbauenden Substanzen.

Bindungsverhalten des Kohlenstoffs: Das Element Kohlenstoff ist in allen seinen Verbindungen vierbindig, es nutzt vier seiner insgesamt sechs Elektronen zur Ausbildung kovalenter Bindungen mit anderen Atomen. Neben Sigma- (σ) -Bindungen kommen Pi- (π) -Bindungen vor. Jede kovalente Bindung – in den Strukturformeln durch einen Strich zwischen den verbundenen Atomen dargestellt – entsteht durch Wechselwirkung zweier Elektronen, je eines von jedem Bindungspartner bereitgestellt, die ein gemeinsames Molekülorbital ausbilden. Ein Bindungsstrich in einer Formel entspricht daher einem gemeinsamen Elektronenpaar der Bindungspartner eines Moleküls (Box 1.2 und Box 1.3).

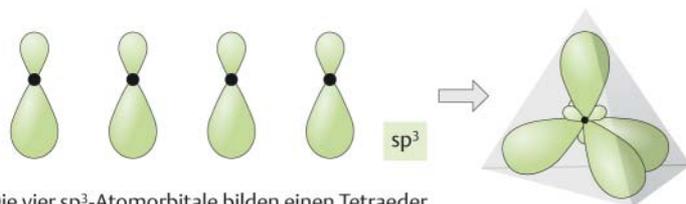
Box 1.2 Atomorbitale

Im einfachsten Fall kann man sich ein Elektron als punktförmige negative Ladung vorstellen, die in einem bestimmten Bereich um den Atomkern auftreten kann. Würde man diesem Modell zufolge den Aufenthaltsort des Elektrons in einer Reihe sehr schnell aufeinanderfolgender Photographien sichtbar machen und viele solcher Bilder übereinanderlegen, so käme man zu einem Bild wie dem in Box 1.3 gezeigten. Jeder rote Punkt wäre der Aufenthaltsort des Elektrons in einem bestimmten Moment. Der Raum um den Atomkern, in dem sich das betrachtete Elektron aufhalten kann, wird dessen **Atomorbital** genannt. Jedes Atomorbital kann maximal mit zwei Elektronen antiparallelen Spins besetzt sein, die einen definierten Energiezustand besitzen. Den Spin kann man sich in diesem Punktladungsmodell des Elektrons als dessen Drehmoment vorstellen. Ein **s-Orbital** besitzt Kugelgestalt, jedes der drei **p-Orbitale** ist hantelförmig, bei Elementen höherer Perioden (z. B. Phosphor und Schwefel) können noch **d-Orbitale** auftreten. Durch Kombination (Hybridisierung) solcher Orbitale können **Hybrid-Atomorbitale** gebildet werden, z. B. vier sp^3 -Hybridorbitale aus der Kombination von einem s- und drei

p-Orbitalen. Solche Hybridisierungen treten aber erst während der Ausbildung kovalenter Bindungen auf. Orbitale sind keine realen Gebilde, sondern der mathematische Ausdruck für die Aufenthaltswahrscheinlichkeit eines Elektrons in einem Atom oder Molekül.



Kombination eines s- und dreier p-Atomorbitale ergibt vier sp^3 -Atomorbitale.



Die vier sp^3 -Atomorbitale bilden einen Tetraeder.

Box 1.3 Kovalente Bindung und Ionenbindung

Kovalente Bindungen kommen dadurch zustande, daß zwei mit jeweils nur einem Elektron besetzte Atomorbitale (s-, p-, d-Orbitale oder Hybridorbitale) sich gegenseitig zu einem gemeinsamen Molekülorbital durchdringen, dessen beide Elektronen antiparallelen Spin besitzen. Im Bereich zwischen den beiden Atomkernen weist die Elektronenwolke ihre höchste Dichte auf (d. h. die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der beiden Elektronen ist am größten). Die „Bindung“ ist demnach das Resultat der elektrostatischen Anziehung der beiden positiv geladenen Atomkerne und der negativen Ladung zwischen ihnen (Abb. a).

Das an der kovalenten Bindung beteiligte Elektronenpaar wird in der üblichen Formelschreibweise durch einen Bindungsstrich symbolisiert. Die Bindungselektronen werden auch als **Valenzelektronen** bezeichnet.

Sigma-Bindungen (σ -Bindungen) kommen zustande, wenn sich zwei s-Orbitale (Abb. b), ein s- und ein p-Orbital (Abb. c) oder zwei Hybridorbitale (Abb. d) überlappen. Das sich bildende σ -Molekülorbital ist axialsymmetrisch um die gedachte Verbindungsachse beider Atomkerne angeordnet, die σ -Bindung erlaubt eine freie Drehung der Atome um diese Achse.

Pi-Bindungen (π -Bindungen) entstehen, wenn zwei p-Orbitale (oder ein p- und ein d-Orbital, oder zwei d-Orbitale) sich überlappen. Die Knotenebene des sich bildenden π -Molekülorbitals liegt auf der gedachten Bindungsachse zwischen beiden Atomkernen. Die π -Bindung erlaubt daher keine freie Drehung der Atome um die Bindungsachse (Abb. e).

Doppelbindungen oder **Dreifachbindungen** entstehen, wenn neben einer σ -Bindung noch eine oder zwei π -Bindungen zwischen den miteinander reagierenden Atomen ausgebildet werden (Abb. 1.1).

Damit es zur Reaktion von Atomen zu Molekülen kommen kann, muß in der Regel zunächst Energie, z. B. Wärme, Strah-

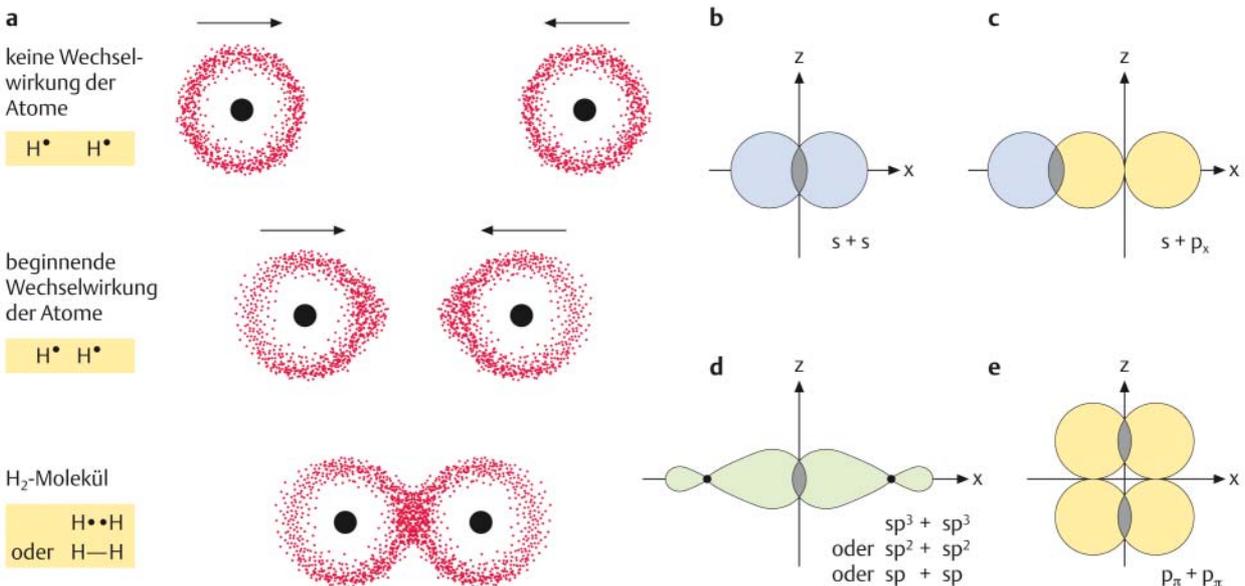
lung oder auch Energie in Form elektrischer Entladungen zugeführt werden. Thermisch angeregte Atome besitzen eine höhere kinetische Energie und kommen sich beim Zusammenstoß u.U. nahe genug, um eine Wechselwirkung der Elektronenwolken zu ermöglichen. Die Absorption von Strahlungsenergie überführt einzelne Elektronen eines Atoms in energiereichere und damit reaktivere Zustände, die die Ausbildung chemischer Bindungen begünstigen.

Unter Umständen ist die absorbierte Strahlungsenergie sogar ausreichend, um ein oder mehrere Elektronen ganz aus einem Atom oder einem Molekül auszustoßen. Entsteht dabei ein stabiles **Kation** (positiv geladenes Ion), kann dieses mit einem **Anion** (negativ geladenes Ion) unter Ausbildung einer elektrostatischen **Ionenbindung** reagieren, z. B. das Natrium-Ion mit dem Chlorid-Ion unter Bildung von Natriumchlorid (Kochsalz): $\text{Na}^+ + \text{Cl}^- \rightarrow \text{NaCl}$.

Häufiger entstehen durch den Verlust einzelner Elektronen jedoch instabile Atome oder Moleküle mit einzelnen ungepaarten Elektronen; solche Atome oder Moleküle nennt man **Radikale**. Sie reagieren mit anderen Molekülen, wobei es zum Zerfall des Moleküls in Bruchstücke kommen kann. Häufig reagieren sie auch in Form einer Kettenreaktion, bei der sich kovalent verbundene Polymere bilden können.

Das „Grundelement“ organischer Verbindungen, der Kohlenstoff, geht kovalente Bindungen außer mit sich selbst mit Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Stickstoff (N), Schwefel (S) und Phosphor (P) sowie mit den Halogenen Fluor (F), Chlor (Cl), Brom (Br) und Jod (I) ein.

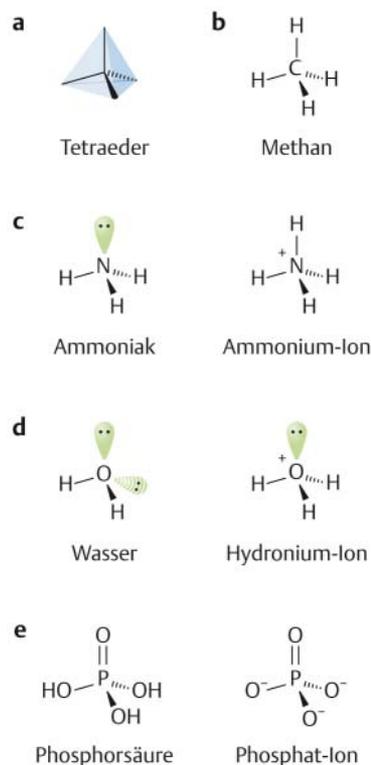
Aufgrund ihrer Stärke werden kovalente Bindungen und Ionenbindungen oft auch als **Hauptvalenzen** den schwächeren **Nebervalenzen** (Wasserstoffbrückenbindungen, Van-der-Waals-Kräfte, hydrophobe Wechselwirkungen) gegenübergestellt.



Box 1.4 Tetraedrische Moleküle

Neben Kohlenstoff treten in biochemischen Zusammenhängen weitere Atome mit sp^3 -Hybridorbitalen auf, deren Bindungen in die Ecken eines Tetraeders (Abb. **a**, **b**) weisen: Stickstoff (N) im Ammoniak (NH_3), im Ammonium-Ion (NH_4^+) oder in der NH_2 -Gruppe (Abb. **c**), Sauerstoff (O) im Wasser (H_2O), im Hydronium-Ion (H_3O^+) oder in der OH-Gruppe (Abb. **d**) und Phosphor (P) in der Phosphorsäure (H_3PO_4) bzw. in den Phosphaten $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} und PO_4^{3-} (Abb. **e**). Diese Moleküle bzw. funktionellen Gruppen sind tetraedrisch aufgebaut (Abb. **1.1**).

Es gibt eine allgemeine Konvention zur Darstellung von Substituenten an sp^3 -hybridisierten Atomen: Ausgefüllte Keile zeigen nach vorn aus der Papierebene heraus, schraffierte Keile zeigen hinter die Papierebene, einfache Striche liegen in der Papierebene.



In der Abbildung bedeuten: .. freie Elektronenpaare mit annähernder Darstellung der Form des sp^3 -Hybridorbitals (grün).

Kohlenstoff bildet entweder vier σ -Bindungen, drei σ -Bindungen und eine π -Bindung oder zwei σ -Bindungen und zwei π -Bindungen aus, je nachdem, ob seine vier für Bindungen verfügbaren Elektronen vier sp^3 -Hybridorbitale, drei sp^2 - (und ein nicht hybridisiertes p-Orbital) oder zwei sp -Hybridorbitale (und zwei nicht hybridisierte p-Orbitale) zur Verfügung stellen (Box **1.3**). Solche hybriden Atomorbitale bilden sich, wenn zum einen das Kohlenstoffatom durch Aufnahme von Energie (z. B. in Form von elektromagnetischer Strahlung) in einen angeregten Zustand überführt wird und zum anderen sich zugleich ein geeigneter Reaktionspartner in genügend kleinem Abstand vom angeregten Kohlenstoffatom befindet, sodaß die beiden Elektronenhüllen miteinander in Wechselwirkung treten können. Atomorbitale und Molekülorbitale sind allerdings keine realen Gebilde, sondern mathematische Beschreibungen der Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Elektronen um den Atomkern bzw. die Atomkerne eines Moleküls.

Die vier σ -Bindungen des sp^3 -hybridisierten Kohlenstoffatoms zeigen in die Ecken eines Tetraeders, wohingegen die drei σ -Bindungen des sp^2 -hybridisierten Kohlenstoffs trigonal-planar und die beiden des sp -hybridisierten Kohlenstoffs linear angeordnet sind (Abb. **1.1** und Box **1.4**). Die zusätzliche(n) π -Bindung(en) bilden sich über jeweils einer der σ -Bindungen aus, sodaß Doppel- bzw. Dreifachbindungen entstehen. Diese weisen gegenüber einer einfachen σ -Bindung jeweils entsprechend

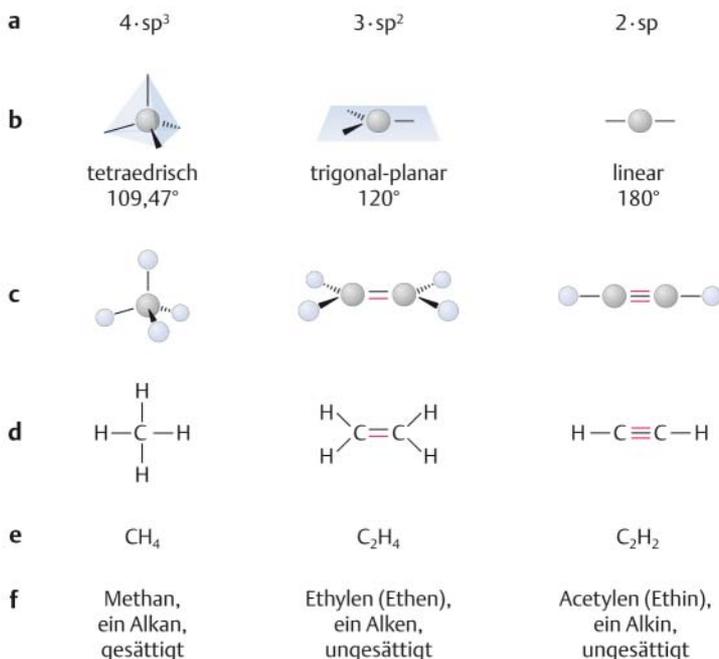


Abb. 1.1 Bindungsverhalten von Kohlenstoff. **a** Anzahl und Typ der möglichen Hybridorbitale. **b** Raummodelle und Bindungswinkel der σ -Bindungen. **c–e** Beispiele für einfache Kohlenwasserstoffverbindungen des sp^3 -, sp^2 - bzw. sp -hybridisierten Kohlenstoffatoms in verschiedenen Darstellungen. **c** Raummodelle und **d** Strukturformeln der Moleküle. Kohlenstoff grau, Wasserstoff blau, σ -Bindungen schwarz, π -Bindungen rot. Jeder Strich entspricht einem Paar Bindungselektronen (Valenzelektronen). **e** Summenformeln der in **c**, **d** gezeigten Moleküle. **f** Bezeichnungen der dargestellten Verbindungen und Zuordnung zur Kohlenwasserstoffklasse.

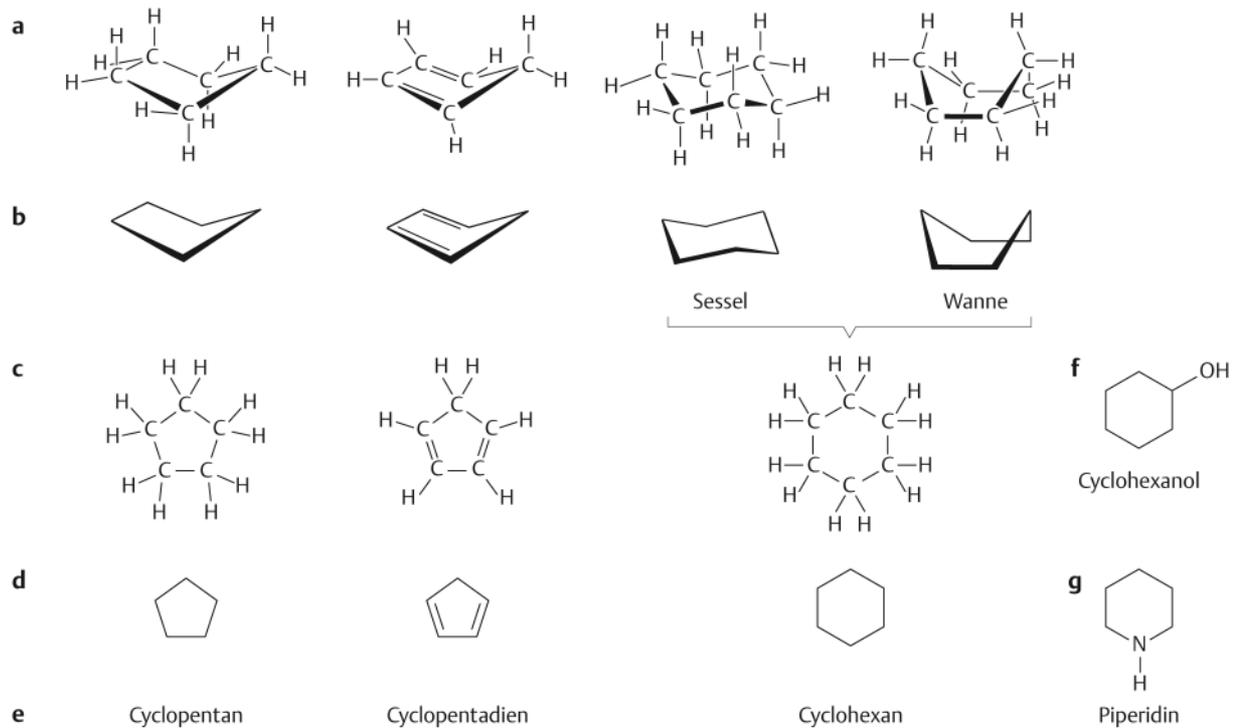


Abb. 1.4 Beispiele für cyclische Kohlenstoffverbindungen. **a** Dreidimensionale Strukturformeln, **b** vereinfacht. **c** Repräsentation der Moleküle in zweidimensionaler Schreibweise, **d** vereinfacht. **e** Chemische Bezeichnungen oder Trivialnamen der dargestellten Moleküle. Aus Gründen der Übersichtlichkeit verwendet man in der Regel entweder die Notierung **b** oder **d**. Gesondert dargestellt werden auch in der vereinfachten Schreibweise auf alle Fälle funktionelle Gruppen (**f**) oder Heteroatome und an sie gebundene Wasserstoffatome (**g**). Cyclohexanmoleküle liegen in zwei Konformationen vor, der Sesselkonformation und der Wannenkongformation. Wegen der geringeren sterischen Behinderung der Atome überwiegt die energieärmere Sesselkonformation (Abb. 1.12 S. 19).

gegenüberstellt. Es handelt sich bei Aromaten um ungesättigte cyclische Kohlenwasserstoffe mit $4n + 2$ ($n = 1, 2, 3, \dots$) π -Elektronen im ein- oder auch mehrkernigen Ringsystem (Hückel-Regel) (Abb. 1.3). Alle π -Elektronen bilden ein gemeinsames Molekülorbital, das sich über das gesamte Ringsystem erstreckt. Aromaten zeichnen sich durch besondere Stabilität aus und absorbieren ultraviolettes Licht sehr stark. In Pflanzen üben Aromaten daher häufig Funktionen als Schutzstoffe, z. B. vor UV-Strahlung, oder als toxische, antimikrobiell wirksame Stoffe aus (Kap. 12).

Polarität von Kohlenstoff-Verbindungen: Die Struktur eines Moleküls bestimmt seine Eigenschaften. Ausschließlich aus Kohlenstoff- und Wasserstoffatomen aufgebaute Verbindungen sind unpolar, sie lösen sich schlecht oder gar nicht im polaren Lösungsmittel Wasser und werden daher als **hydrophob** („wasserfliehend“) bezeichnet. Der Grund ihrer Hydrophobizität liegt darin, daß die Bindungselektronen zwischen den Kohlenstoff- und den Wasserstoffatomen nahezu „gleich verteilt“ vorliegen, die Bindung also nicht polarisiert ist und auch keine freien (nicht an den Bindungen beteiligten) Elektronenpaare in Hybridorbitalen vorkommen.

Durch Reaktion von Kohlenstoffatomen mit Atomen anderer Elemente, insbesondere des Stickstoffs und des Sauerstoffs, entstehen hingegen polarisierte Bindungen, und auch die Bindung zwischen Stickstoff- bzw. Sauerstoffatomen und Wasserstoffatomen ist deutlich polarisiert. Der Grund für die Polarität dieser Bindungen liegt in der im Vergleich zum Kohlenstoff bzw. Wasserstoff stärkeren Anziehung der Bindungselektronen durch die Atomkerne des Sauerstoffs bzw. Stickstoffs (diese Elemente besitzen eine höhere **Elektronegativität** als Kohlenstoff und Wasserstoff, Box 1.6). Zudem besitzt sowohl der gebundene Stickstoff als auch der gebundene Sauerstoff freie Elektronen – Stickstoff ein Paar, Sauerstoff deren

zwei –, die mit Atomen in anderen Molekülen wechselwirken können. Wichtig im biologischen Zusammenhang ist insbesondere die Ausbildung von **Wasserstoffbrückenbindungen**, z.B. mit Wassermolekülen, aber auch vielen anderen Molekülen (S. 43). Auf der Bildung von Wasserstoffbrücken beruht die Basenpaarung der DNA-Einzelstrangmoleküle zum Doppelstrang (S. 28).

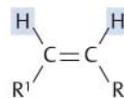
Besonders polar sind Moleküle, die Gruppen tragen, welche in wässriger Lösung unter Abgabe von Wasserstoff-Ionen dissoziieren oder Wasserstoff-Ionen binden. Solche Moleküle liegen gelöst demnach als Ionen vor. Hierzu zählt in organischen Verbindungen insbesondere die Carboxylgruppe, die in wässriger Lösung unter Abgabe eines Wasserstoff-Ions (H^+ -Ion, Proton) ein einfach negativ geladenes Carboxylat-Ion bildet, also eine Säure darstellt. Allerdings kommen freie Protonen nicht vor, das dissoziierte H^+ -Teilchen liegt, an ein Wassermolekül gebunden, als Hydronium-Ion (H_3O^+) vor, wie in Abb. 1.17a (S. 22) dargestellt. Auch die Aminogruppe ist sehr polar. Sie bildet in Wasser unter Addition eines Wasserstoff-Ions ein einfach geladenes Ammonium-Kation und ist demnach eine Base (Abb. 1.20 S. 24). Kationen und Anionen bilden als Feststoffe Ionenpaare („Salze“), die sich in der Regel jedoch in Wasser leicht auflösen, wie auch allgemein polare Substanzen gut in dem polaren Lösungsmittel Wasser löslich sind (Abb. 1.36 S. 42). Solche Verbindungen werden daher **hydrophil** („wassermögend“) genannt. Moleküle, die sowohl hydrophobe als auch hydrophile Bereiche aufweisen, nennt man **amphiphil** (oder amphipolar). In diese Gruppe gehören die am Aufbau biologischer Membranen entscheidend beteiligten Phospho- und Glykolipide (Abb. 1.18 S. 23).

Über die **Evolution organischer Moleküle** während der präbiotischen Phase der Erde gibt es einige plausible und zum Teil durch experimentelle Befunde gestützte Hypothesen, naturgemäß aber keine letzte Gewissheit (Plus 1.2).

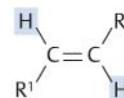
Box 1.5 cis/trans-Isomerie

Steht an einer $\text{C}=\text{C}$ -Doppelbindung (Abb.) neben anderen Resten an jedem C-Atom ein Wasserstoffatom, so sind zwei Anordnungen denkbar: Die Wasserstoffatome stehen auf einer Seite der Doppelbindung (cis) oder auf unterschiedlichen Seiten der Doppelbindung (trans). Entsprechend kann man cis- und trans-isomere Verbindungen unterscheiden. Stehen jedoch vier unterschiedliche Liganden an einer Doppelbindung, ist das cis/trans-System zur Benennung nicht brauchbar. Daher wurde ein allgemein anwendbares Nomenklatorsystem für Doppelbindungen entwickelt. Man betrachtet an jedem C-Atom der Doppelbindung den Liganden mit der höchsten Prioritätsstufe (diese wird nach den auch für die Festlegung der R/S-Nomenklatur gültigen Regeln ermittelt, Box 1.9 S. 15). Stehen die beiden „höchstwertigen“ Liganden auf einer Seite der Doppelbindung, also zusammen, dann herrscht Z-Isomerie, stehen sie auf entgegengesetzten Seiten der Doppelbindung, liegt E-Isomerie vor. Bei den in Abb. 1.34 (S. 40) dargestellten Zimtalkoholen handelt es sich demnach um die trans- bzw. E-Isomere.

cis/trans-Nomenklatur:

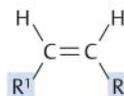


cis-Isomer

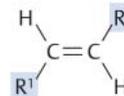


trans-Isomer

E/Z-Nomenklatur:



Z-Isomer



E-Isomer

in Kurzschreibweise:



Plus 1.2 Entstehung der Moleküle

Unser Kosmos entstand vor $13,7 \pm 0,1$ Milliarden Jahren (1 Milliarde = 10^9). Im frühesten Weltall existierte vermutlich zunächst ein heißes Plasma aus isolierten Elementarteilchen, aus denen sich beim Abkühlen – ca. 380 000 Jahre nach der Entstehung des Kosmos – die ersten Wasserstoffatome bildeten. Etwa 200 Millionen Jahre später begann durch Kernfusionsreaktionen in den ersten Sternenerationen die Bildung von Heliumatomen (${}^4\text{He}$) aus Wasserstoffatomen – ein Prozeß, der auch in unserer Sonne abläuft, die mit einem Alter von 4,7 Milliarden Jahren ein spät entstandener, junger Stern ist. Elemente mit Ordnungszahlen über 2 entstanden und entstehen bis heute vor allem bei Supernova-Explosionen. So verdanken wir die Materie unseres Planeten, für den man ein Alter von ca. 4,6 Milliarden Jahren ermittelt hat, dem Tod früherer Sternenerationen.

Schon bald nach dem Abkühlen der Erdoberfläche vor etwa 4,3–4,4 Milliarden Jahren begann die chemische Evolution. Durch Reaktionen zwischen den Atomen der vorhandenen Elemente entstanden zunächst kleinere Moleküle wie Ammoniak (NH_3), Methan (CH_4), Schwefelwasserstoff (H_2S), Cyanwasserstoff (HCN) sowie Spuren von Kohlendioxid (CO_2) bzw. Kohlenmonoxid (CO). Da elementarer Sauerstoff fehlte, herrschte also eine reduzierende Uratmosphäre. Andere Elemente lösten sich als Kationen bzw. Anionen im Urmeer.

Unter diesen Bedingungen entstanden größere organische Moleküle. Die hierzu nötige Anregungsenergie mag zunächst thermischer Natur gewesen sein, doch haben sicherlich auch die Strahlungsenergie der Sonne, vor allem das ultraviolette Licht (UV) sowie gewitterartige elektrische Entladungen dazu beigetragen. Zahlreiche Experimente, in denen unter Einfluß ultravioletter, ionisierender oder radioaktiver Strah-

lung sowie elektrischer Entladungen oder starker Hitze aus Gemischen von H_2O , NH_3 , H_2 und CH_4 Carbonsäuren, Aminosäuren, Zucker, Nucleotidbasen u. a. hergestellt wurden, haben die Entstehung organischer Substanzen unter den Bedingungen der Urerde gezeigt.

Moleküle, unter ihnen auch organische Verbindungen wie z. B. Formaldehyd und selbst Aminosäuren, wurden sogar in interstellaren Wolken entdeckt. Sie entstehen dort aus Atomen, die durch die energiereiche kosmische Strahlung in angeregte Zustände überführt werden. Für einen Beitrag zur chemischen Evolution auf der Erde – wie gelegentlich vorgeschlagen – sind solche Moleküle vermutlich aber belanglos gewesen.

Auch für die Bildung von Oligomeren und Polymeren aus einfachen Monomeren unter den auf der Erde während der präbiotischen Phase herrschenden Bedingungen gibt es experimentelle Hinweise. So reagieren Aminosäuren in heißem Wasser bei Anwesenheit von Eisen-Nickel-Sulfiden und Kohlenmonoxid (CO) zu Peptiden, aber unter gleichen Bedingungen bilden sich auch Harnstoffderivate und purinähnliche Derivate dieser Aminosäuren, die ihrerseits die Spaltung von Peptiden herbeiführen. Solche oder ähnliche Reaktionen bildeten wohl die Grundelemente eines primordialen chemoautotrophen Stoffwechsels (Kap. 8.4 und Plus 4.1 S. 130).

Aus den geschilderten Experimenten läßt sich folgern, daß auf der präbiotischen Erde Proteine und Nucleinsäuren womöglich in miteinander verknüpften Reaktionsfolgen gleichzeitig entstanden sind, und daß die ersten organokatalytischen Reaktionen von Metallopeptid-Komplexen durchgeführt wurden, Vorstufen der in allen Organismen auch heute noch in großer Vielfalt anzutreffenden Metalloenzyme.

1.3 Die wichtigsten organischen Verbindungen

Organische Verbindungen lassen sich anhand von Atomgruppen, die den Molekülen besondere chemische Eigenschaften verleihen und deshalb als **funktionelle Gruppen** bezeichnet werden, übersichtlich einteilen.

Die wichtigsten funktionellen Gruppen (Abb. 1.5) und die durch sie charakterisierten Verbindungsklassen sowie einige ihrer charakteristischen Reaktionen werden nachstehend kurz besprochen. Im Anschluß an die monomeren Verbindungen und ihre Reaktionen werden einige Hauptgruppen von Biopolymeren, die aus diesen Monomeren aufgebaut sind, behandelt. Unabhängig davon, ob es sich um Monomere handelt oder um aus gleichen oder verschiedenen Monomeren zusammengesetzte Moleküle, nennt man Substanzen mit Molekülmassen bis zu 1 000–1 500 Da oft niedermolekulare Verbindungen und spricht ab etwa 4 000 Da von Makromolekülen. Diese Einteilung ist zwar gebräuchlich aber ungenau, sie wird deshalb im Folgenden nicht zur Klassifikation verwendet (Box 1.7).

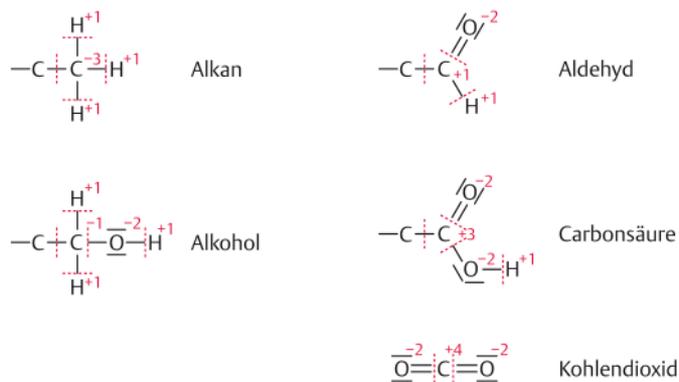
Box 1.6 Oxidationsstufe

Die **Oxidationsstufe** oder **Oxidationszahl** eines Atoms in einer Verbindung ist die fiktive Ladung, die dem Atom verbleibt, wenn man die Valenzelektronen des betrachteten Atoms und seiner Bindungspartner dem jeweils elektronegativeren Atom zuschlägt (rote Strichelung). Valenzelektronen zwischen zwei gleichen Atomen, also z.B. die einer C–C-Bindung, werden symmetrisch auf beide Atome aufgeteilt. Die Oxidationszahl eines ungeladenen Atoms in einer Elementarsubstanz (z. B. Kohlenstoff im Diamant) ist gleich Null. Demnach gibt die Oxidationszahl an, um wieviele Elektronen ärmer oder reicher bezogen auf den Elementarzustand das betrachtete Atom in seiner Verbindung ist. Die Oxidationszahl eines einatomigen Ions ist folglich gleich seiner Ladung. Die Ermittlung der Oxidationsstufe ist nützlich, um Reduktions- bzw. Oxidationsprozesse an einem Atom zu erkennen. Darüber hinaus benötigt man ihre Kenntnis zur korrekten Anordnung von Molekülstrukturen in der Fischer-Projektion (Box 1.8).

Bei einer **Reduktion** nimmt das Atom Elektronen auf, seine Oxidationszahl erniedrigt sich. Bei einer **Oxidation** gibt das Atom Elektronen ab, seine Oxidationszahl erhöht sich. Die Summe aller Oxidationszahlen der Atome eines Moleküls ist gleich dessen Ladung.

Unter **Elektronegativität** versteht man ein Maß für die Kraft, mit der ein Atom die Valenzelektronen einer kovalenten Bindung an sich zieht. Kovalente Bindungen zwischen Atomen stark unterschiedlicher Elektronegativität sind daher elektrische Dipole, da die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Bindungselektronen am elektronegativeren Bindungspartner größer ist (man sagt, die Bindung sei „polarisiert“). Die Elektronegativität der Atome biologisch wichtiger Elemente nimmt in folgender Reihenfolge zu: $H < P < C < S < N < Cl < O < F$. Fluor ist das elektronegativste bekannte Element.

Für häufige Atomgruppen organischer Verbindungen sind die Oxidationszahlen und ihre Ermittlung in der Abbildung mit rot gestrichelten Linien dargestellt; man schreibt sie als römische Zahl mit entsprechendem Vorzeichen an das Elementsymbol (S. 338).



Box 1.7 Kenndaten von Molekülen

Die Einheit der **Atommasse** ist das Dalton, $1 \text{ Da} = 1,66 \cdot 10^{-24} \text{ g}$ entsprechend der Masse von $\frac{1}{12}$ des Isotops Kohlenstoff-12. Die **Molekülmasse** (ebenfalls in Dalton) erhält man aus der Summenformel des Moleküls durch Addieren aller Atommassen. Beispiel: Ethanol, Summenformel $\text{C}_2\text{H}_6\text{O}$, Molekülmasse $= 2 \cdot \text{Atommasse Kohlenstoff} + 6 \cdot \text{Atommasse Wasserstoff} + 1 \cdot \text{Atommasse Sauerstoff}$.

Die relative Atom- bzw. Molekülmasse darf man nicht mit der **molaren Masse** eines Atoms oder eines Moleküls verwechseln. Letztere wird in Gramm pro Mol (Einheit: g mol^{-1}) angegeben. Ein **Mol** ist definiert als die Anzahl der in 12 g Kohlenstoff-12 vorhandenen Atome, $6,022 \cdot 10^{23}$. Diese Zahl wird auch **Avogadro-Zahl** (N_A) genannt. Atom- bzw. Molekülmasse und molare Masse entsprechen sich daher zahlenmäßig. Beispiel: Wasser (H_2O) besitzt eine Molekülmasse von 18 Da und eine molare Masse von 18 g mol^{-1} . In der Biochemie werden Stoffumsätze in der Regel auf der Basis der Einheit mol betrachtet.

Verbindungsklasse	funktionelle Gruppe
	Hydroxylgruppe
Alkohole	
	Oxogruppe
Carbonylverbindungen	
	Oxohydroxygruppe
Carbonsäuren	
	Aminogruppe
Amine	
	Thiolgruppe
Thiole	

Abb. 1.5 Wichtige funktionelle Gruppen organischer Verbindungen.

1.3.1 Monomere Verbindungen

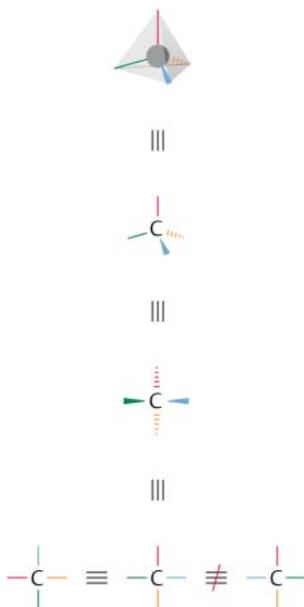
Nicht selten sind Biomomere durch das Vorhandensein von sp^3 -hybridisierten Kohlenstoffatomen gekennzeichnet, die vier unterschiedliche Atome oder Atomgruppen (allgemein spricht man von Substituenten) tragen. Je nach Anordnung der Substituenten erhält man spiegelbildliche Moleküle. Da in aller Regel nur eines der spiegelbildlichen Isomere (**Enantiomere**) natürlich vorkommt, benötigt man zur eindeutigen Kennzeichnung eines solchen Moleküls Übereinkünfte sowohl für die Darstellung im Formelbild als auch für die Nomenklatur (Box 1.8 und Box 1.9).

Verbindungen mit Hydroxylgruppen: Alkohole

Die **Hydroxylgruppe** $-\text{OH}$ ist die funktionelle Gruppe der **Alkohole**. Tritt sie in Einzahl im Molekül auf, spricht man von einwertigen Alkoholen, sind mehrere vorhanden, von mehrwertigen Alkoholen. Bei einer primären alkoholischen Funktion steht die Hydroxylgruppe an einem Kohlenstoffatom, das maximal einen weiteren organischen Rest trägt, bei sekundären Alkoholen sind es zwei und bei tertiären Alkoholen drei entweder gleiche oder verschiedene organische Reste.

Einwertige Alkohole sind z. B. Methanol und Ethanol, mehrwertige Glycerin, Ribit, Mannit und die cyclische Verbindung myo-Inosit (Abb. 1.6). Die Polyalkohole mit fünf Hydroxylgruppen werden als Pentite, die mit sechs als Hexite bezeichnet. Ein Hauptcharakteristikum der Hydroxylgruppe ist die Fähigkeit, mit organischen Säuren unter Wasserabspaltung **Ester** zu bilden. Wie Isotopenversuche gezeigt haben, stammt der Sauerstoff des

Box 1.8 Fischer-Projektion



Zur Darstellung linear gebauter organischer Moleküle werden häufig, so auch in diesem Buch, **Fischer-Projektionsformeln** verwendet, die eine ebene Repräsentation auch der tetraedrischen Liganden an sp^3 -hybridisierten Kohlenstoffatomen ermöglichen. Dazu schreibt man die Kohlenstoffkette senkrecht (bei verzweigten Molekülen die längste Kette) und dasjenige C-Atom mit der höchsten Oxidationsstufe (Box 1.6) „nach oben“. Die C-Atome werden sodann „von oben nach unten“, mit eins beginnend, numeriert (Beispiel: Abb. 1.9 S. 17).

Für die Anordnung der Substituenten an einem sp^3 -hybridisierten Kohlenstoffatom gilt die in der Abbildung gezeigte Konvention: In der Fischer-Projektion horizontal geschriebene Substituenten zeigen aus der Papierebene heraus, senkrecht angeordnete Substituenten liegen hinter der Papierebene. Dies wird in der Abbildung stufenweise, ausgehend vom Tetraedermodell, abgeleitet.

Eine L-Form liegt vor, wenn die betrachtete funktionelle Gruppe in einer Fischer-Projektionsformel links von der senkrecht angeordneten Kohlenstoffkette steht (lat. laevis, links), eine D-Form, wenn sie rechts steht (lat. dexter, rechts). Beispiele finden sich in Abb. 1.9 (S. 17) und Abb. 1.21 (S. 25).

Fischer-Projektionsformeln darf man zwar in der Papierebene drehen, es darf jedoch keine Operation ausgeführt werden, bei der die Formel aus der Zeichenebene herausbewegt wird. Die Moleküle in der unteren Zeile Mitte und links sind identisch (das links stehende wurde durch Drehung um 90° erhalten), das unten rechts abgebildete wurde durch Klappung des mittleren an der Längsachse gewonnen. Es stellt daher das Spiegelbild des in der Mitte stehenden Moleküls dar.

Box 1.9 R/S-Nomenklatur

Das D/L-System hat nichts mit dem R/S-System zur Bezeichnung der **Konfiguration** an einem asymmetrisch substituierten, sp^3 -hybridisierten Kohlenstoffatom zu tun. Asymmetrisch substituiert bedeutet, daß vier verschiedene Liganden an dieses C-Atom gebunden sind. Die Konfiguration an diesem C-Atom läßt sich bei Beachtung der Konventionen zur Schreibweise von Fischer-Projektionsformeln (Box 1.8) unter Anwendung einfacher Regeln leicht ermitteln, wie es nachfolgend Schritt für Schritt am Beispiel des D-Glycerinaldehyds erläutert wird.

Man wandelt für das zu betrachtende asymmetrisch substituierte C-Atom die Fischer-Projektionsformel in das Tetraedermodell um (Abb. a \rightarrow b \rightarrow c). Folgende Kriterien werden zur Festlegung der Rangfolge der Substituenten herangezogen, wobei im ersten Schritt die unmittelbar an das asymmetrisch substituierte Kohlenstoffatom gebundenen Atome betrachtet werden:

1. deren Ordnungszahl und, falls dies nicht zur Reihung reicht,
2. deren Massenzahl (z. B. $^2\text{H} > ^1\text{H}$, $^{13}\text{C} > ^{12}\text{C}$ usw.).

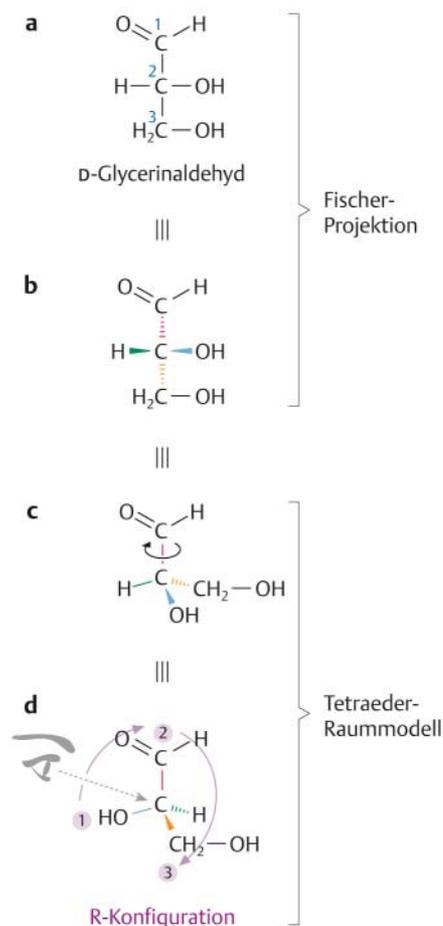
Falls damit die vier Atome nicht gereiht werden können, betrachtet man für die Atome gleicher Ordnungs- und Massenzahl jeweils die an diese gebundenen nächsten Atome und zwar wiederum in dieser Reihenfolge:

1. deren Ordnungszahl und
2. deren Massenzahl sowie zusätzlich auch
3. die Anzahl der beteiligten Bindungen (Dreifach- > Doppel- > Einfachbindungen).

Gegebenenfalls wird diese Vorgehensweise mit den „übernächsten“ Atomen usw. solange wiederholt, bis die Rangfolge feststeht. Nun betrachtet man das Molekül von demjenigen Kohlenstoffatom aus, dessen absolute Konfiguration ermittelt werden soll, in Richtung des Substituenten mit der niedrigsten Priorität (falls ein Wasserstoffatom an das Kohlenstoffatom gebunden ist, besitzt dieses stets die niedrigste Wertigkeit). Ggf. muß das Tetraedermodell dazu gedreht werden (Abb. c \rightarrow d). Bilden die drei übrigen – einem entgegenschauenden – Substituenten, nach absteigender Priorität gezählt, einen Rechtskreis, so liegt R-Konfiguration vor (lat. *rectus*, rechts), bilden sie einen Linkskreis, so liegt S-Konfiguration vor (lat. *sinister*, links). Im gezeigten Beispiel ist ein Wasserstoffatom der Substituent mit der niedrigsten Wertigkeit. Die drei anderen Substituenten reihen sich wie folgt:

Priorität 1 Sauerstoff (Ordnungszahl Sauerstoff 8, Kohlenstoff 6),
 Priorität 2 Aldehydgruppe (Sauerstoff in der Aldehydgruppe doppelt gebunden, in der CH_2OH -Gruppe nur einfach gebunden); folglich
 Priorität 3 die alkoholische Gruppe; Wasserstoff (Ordnungszahl 1) hat die niedrigste Priorität.

Für die absolute Konfiguration am C^2 -Atom des D-Glycerinaldehyds ergibt sich demnach R (Abb. d).



bei der Veresterung abgespaltenen Wassers nicht aus der Hydroxylgruppe des Alkohols, sondern aus der Carboxylgruppe der Säure (Box 8.1 S. 257 und Abb. 1.6b). Den rückläufigen Vorgang, d. h. die Spaltung eines Esters in seine Komponenten unter Wasseraufnahme, bezeichnet man als **Verseifung**. Allgemein wird die Spaltung einer kovalenten Bindung unter Wasseraufnahme als **Hydrolyse** bezeichnet, die Bildung einer kovalenten Bindung unter Wasseraustritt als **Kondensation**.

Hydroxylgruppen finden sich oft auch an aromatischen Ringen. Nach der einfachsten derartigen Verbindung, dem Phenol, werden solche Verbindungen **Phenole** genannt und von den – aliphatischen – Alkoholen un-

Abb. 1.6 Alkohole. **a** Beispiele für ein- und mehrwertige Alkohole. **b** Esterbildung und -spaltung.

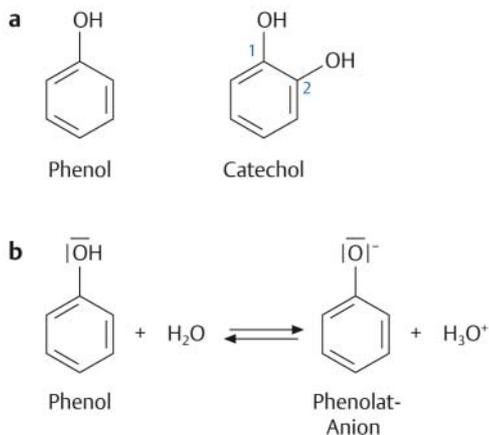
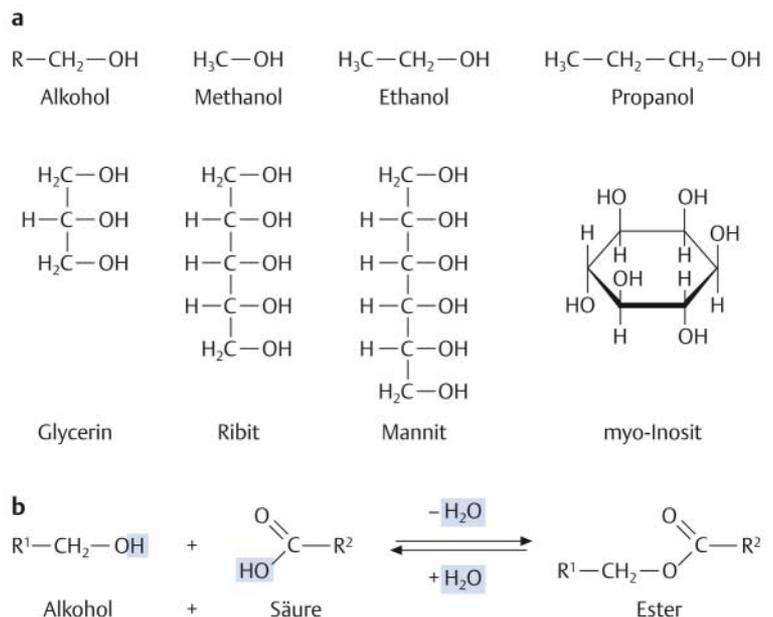


Abb. 1.7 Phenole. **a** Beispiele für Phenole. **b** Dissoziation aromatischer Hydroxylgruppen. Am Sauerstoff der Hydroxylgruppe sind die freien Elektronenpaare zusätzlich eingezeichnet.

terschieden (Abb. 1.7 und Kap. 12.2). Diese Einteilung ist auch durch die unterschiedlichen Eigenschaften aromatischer und aliphatischer Hydroxylgruppen gerechtfertigt. Im Gegensatz zu diesen liegen aromatische Hydroxylgruppen in wässriger Lösung schwach dissoziiert vor, sie sind also schwache Säuren. Phenole lösen sich daher besonders gut im Alkalischen, weniger gut bis schlecht im Neutralen oder Sauren, da sie im alkalischen Milieu überwiegend oder ganz in Form der polaren Phenolat-Ionen vorliegen (die Hydroxyl-Ionen OH⁻ fangen die H⁺-Ionen der dissoziierenden Hydroxylgruppen solange unter Bildung von Wasser ab, bis ein Reaktionsgleichgewicht erreicht ist). Eine wichtige Gruppe pflanzlicher Phenole bilden die Zimtalkohole, die sowohl eine aromatische als auch eine aliphatische Hydroxylgruppe tragen (Abb. 1.34a S. 40). Sie sind die Vorstufen, aus denen Lignin gebildet wird (Kap. 3.3.1).

Verbindungen mit Oxogruppen: Carbonylverbindungen

Die **Oxogruppe** =O ist für **Carbonylverbindungen** charakteristisch. Zu diesen gehören zwei Verbindungsklassen: die Aldehyde (z. B. Glycerinaldehyd) und die Ketone (z. B. Dihydroxyaceton). Im Stoffwechsel entstehen die **Aldehyde**, die meist durch die Endsilbe -al gekennzeichnet werden, durch Abspaltung von Wasserstoff (Dehydrierung) aus primären Alkoholen, z. B. Acetaldehyd (Ethanal) aus Ethanol. Entsprechend entstehen die **Ketone**, die an der Endsilbe -on zu erkennen sind, durch Dehydrierung sekundärer Alkohole. Die Ketone lassen sich von den Aldehyden formal dadurch herleiten, daß man ein Wasserstoffatom an der Carbonylgruppe durch einen weiteren organischen Rest ersetzt.

Monosaccharide: Zu den Carbonylverbindungen (Abb. 1.8) zählen auch die Monosaccharide („einfache Zucker“) und alle aus ihnen aufgebauten Moleküle, die man zusammenfassend als **Kohlenhydrate** bezeichnet, weil die Summenformel vieler typischer Monosaccharide (CH₂O)_n beträgt.

Man hat – daher der Name – diese Verbindungen ursprünglich als Hydrate des Kohlenstoffs aufgefaßt. Monosaccharide kann man formal aus den entsprechenden Polyalkoholen dadurch ableiten, daß man diese an einem C-Atom dehydriert, und zwar meist am C¹- oder C²-Atom. Es handelt sich bei Kohlenhydraten also um Polyhydroxycarbonylverbindungen. Monosaccharide enthalten stets ein oder mehrere asymmetrisch substituierte Kohlenstoffatome. Nach der Stellung der Hydroxylgruppe an dem asymmetrisch substituierten Kohlenstoff mit der höchsten Nummer des in Fischer-Projektion dargestellten Moleküls unterscheidet man Zucker der D- und der L-Reihe (rote Markierung in Abb. 1.9 und Box 1.8).

Je nachdem, ob die Zuckermoleküle aus 3, 4, 5, 6 usw. Kohlenstoffatomen bestehen, werden sie als Triosen, Tetrosen, Pentosen, Hexosen usw. bezeichnet (Abb. 1.9). Bei den **Aldosen** steht die Oxogruppe am C¹-Atom des Zuckers (es liegt also eine Aldehydfunktion vor), wie bei der D-Glucose, D-Galactose, D-Mannose, L-Rhamnose. Bei den **Ketosen** steht die Oxogruppe dagegen am C²-Atom, wie bei der D-Fructose (es liegt eine Keto-funktion vor). Die soeben genannten Monosaccharide gehören zu den Hexosen. Auch bei den Pentosen gibt es Aldosen (z. B. D-Ribose) und Ketosen (z. B. D-Ribulose). Die D-Desoxyribose unterscheidet sich von der D-Ribose dadurch, daß sie am C²-Atom keinen Sauerstoff trägt. Andere biologisch wichtige Pentosen sind die Aldose D-Xylose, ihre Ketoform, die D-Xylulose sowie L-Arabinose, eine Aldose.

Carbonylverbindungen bilden in schwach saurer Lösung in Gegenwart von Alkoholen **Halbacetale** bzw. **Halbketale** (Abb. 1.10). Bei Pentosen und Hexosen erfolgt diese Reaktion intramolekular. Es bilden sich Moleküle mit fünf- oder sechsgliedrigen, sauerstoffhaltigen Ringen, die **Furanoseformen** bzw. **Pyranoseformen** der Monosaccharide (Abb. 1.11 und Abb. 1.12). Ihre Namen sind vom Pyran bzw. Furan abgeleitet. Die intramolekulare Halbacetal- bzw. Halbketalbildung führt jeweils zu zwei isomeren Pyranose- bzw. Furanoseformen, die man **Anomere** nennt und als α -Anomer bzw. β -Anomer unterscheidet. Die Benennung D-Glucose

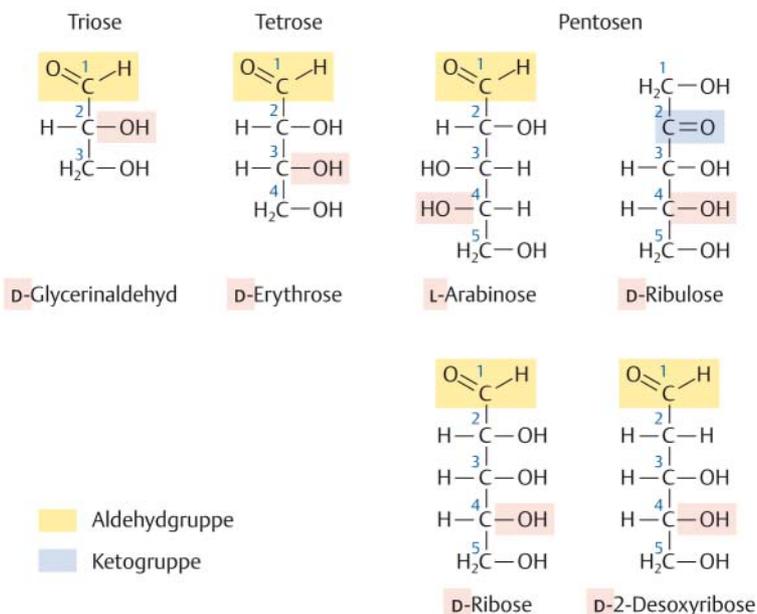


Abb. 1.9 Triosen, Tetrosen und Pentosen.

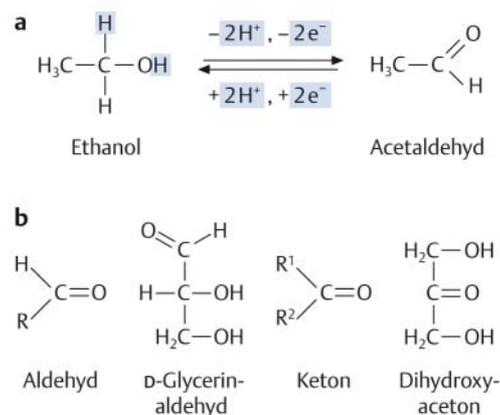


Abb. 1.8 Carbonylverbindungen. a Bildung von Acetaldehyd (Ethanal) durch Dehydrierung von Ethanol sowie Rückreaktion. b Aldehyde und Ketone.

Abb. 1.10 Bildung von Halbacetalen und Halbketalen aus Carbonylverbindungen. **a** Addition eines H^+ -Ions an den Carbonylsauerstoff eines Aldehyds oder Ketons. **b** Abgabe eines H^+ -Ions aus der Hydroxylgruppe des Reaktionspartners bei dessen nucleophilem Angriff auf das positiv geladene Kohlenstoffatom der protonierten Carbonylverbindung (diese ist in eckige Klammern gesetzt, da es sich um eine in dieser Form nicht faßbare Zwischenstufe – ein Reaktionsintermediat – handelt). **c** Halbacetal bzw. Halbketal.

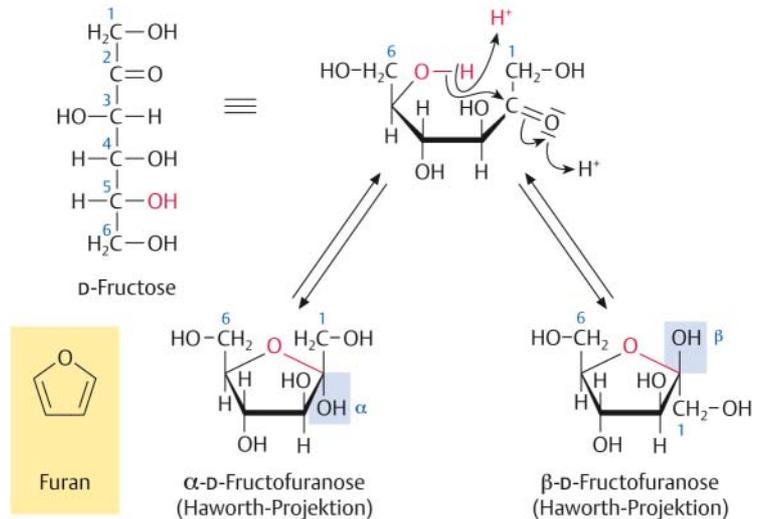
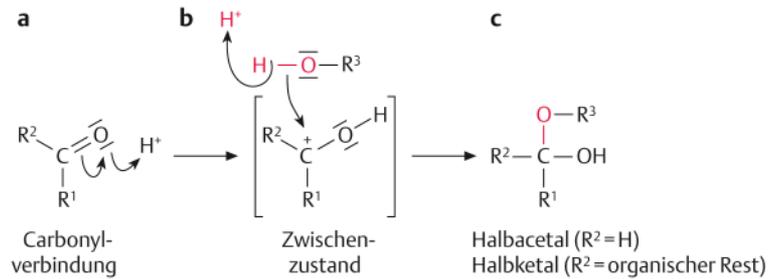
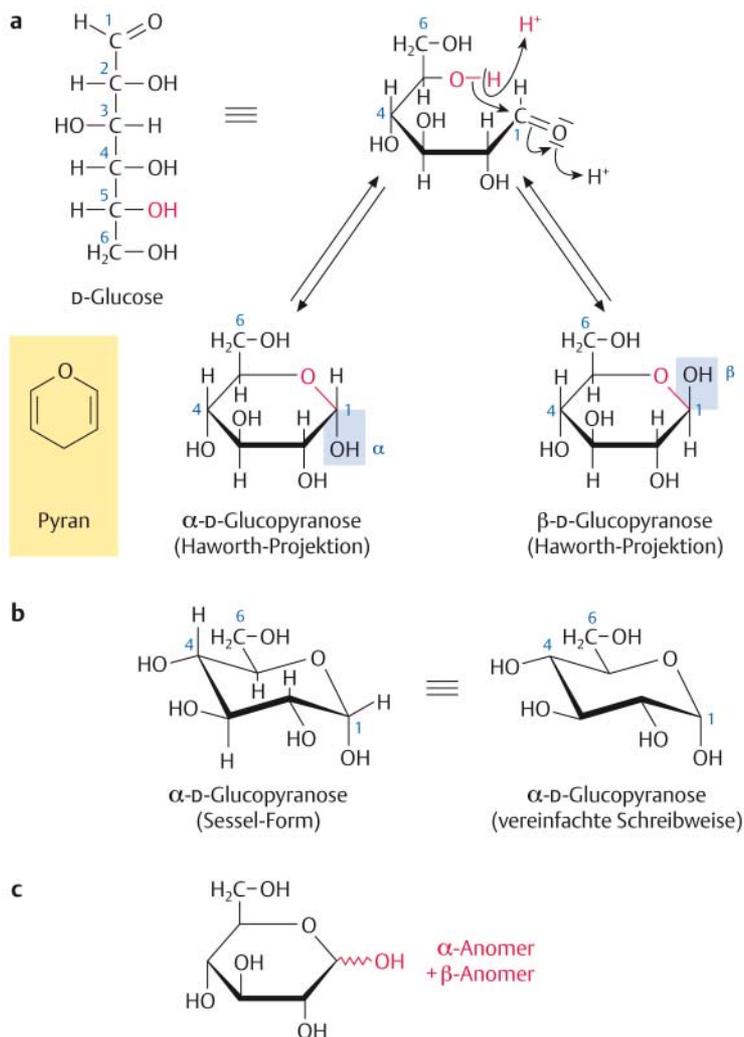


Abb. 1.11 Hexosen: D-Fructose. Intramolekulare Halbketalbildung.

beispielsweise bezeichnet lediglich die offenkettige Verbindung. Die anomeren Halbacetalformen der *D*-Glucose werden α -*D*-Glucopyranose bzw. β -*D*-Glucopyranose genannt. In wäßriger Lösung liegen überwiegend die Halbacetal- bzw. Halbketalformen der Monosaccharide vor, allerdings stehen sie mit den offenkettigen Verbindungen im Gleichgewicht. Daher wandeln sich in Lösung die beiden Anomere eines Monosaccharids ineinander um. Zur Darstellung der Ringstrukturen der Zucker verwendet man entweder die Konformationsschreibweise oder die zwar übersichtliche, aber die tatsächlichen Bindungswinkel nicht widerspiegelnde Schreibweise nach Haworth. Vielmehr liegen die Zucker meist in der energetisch günstigeren und deshalb bevorzugten Sesselform vor. In der Regel wird eine vereinfachte Schreibweise benutzt, bei der auf die Wiedergabe der Wasserstoffsubstituenten verzichtet wird (Abb. 1.12).

Auf der milden Reduktionswirkung freier Carbonylgruppen, Halbacetale und Halbketale beruht der Nachweis vieler Zucker, der sogenannten **reduzierenden Zucker**, mit der Fehlingschen Probe (Box 1.10).

Glykoside: Die Halbacetal- bzw. Halbketalformen der Monosaccharide können mit bestimmten funktionellen Gruppen (z. B. aliphatischen oder aromatischen Hydroxylgruppen, sekundären Aminen, Carboxylgruppen, aber auch Phosphorsäure bzw. Phosphatgruppen) unter Wasseraustritt zu **Acetalen** bzw. **Ketalen** weiterreagieren (Abb. 1.13). Die ausgebildete Bindung wird auch als glykosidische Bindung bezeichnet, das entstehende

**Abb. 1.12 Hexosen: D-Glucose.**

a Intramolekulare Halbacetalbildung. **b** Sesselkonformation der α -D-Glucopyranose und vereinfachte Schreibweise des Moleküls. **c** Schreibweise für das reduzierende Ende (rot) eines Zuckers, an dem sich in wässriger Lösung ein Anomerengleichgewicht ausbildet, am Beispiel der D-Glucopyranose.

Molekül als **Glykosid**, der Nichtzuckeranteil einer solchen Verbindung als **Aglykon**.

Zucker können auch miteinander Acetale bzw. Ketale bilden. Reagieren zwei Monosaccharide miteinander, entsteht ein Disaccharid, welches weiter zum Trisaccharid reagieren kann usw. bis zur Bildung von Oligo- und Polysacchariden.

Dabei können zwei Fälle unterschieden werden. Im ersten Fall reagieren die Halbacetal- bzw. Halbketalgruppen der beteiligten Partner miteinander (Abb. 1.14). Das gebildete Disaccharid besitzt keine freie Halbacetal-/Halbketalfunktion mehr, verhält sich daher nichtreduzierend und lässt sich mit der Fehlingschen Probe somit nicht nachweisen. In diese Gruppe von **nichtreduzierenden Zuckern** gehören die Saccharose und die sich von Saccharose ableitenden Kohlenhydrate wie z. B. die Raffinose und andere Zucker der Raffinosefamilie, bei denen es sich um Saccharosegalactoside handelt. Weiterhin gehören in diese Gruppe die Saccharosefructoside, die, wie Inulin, als polymere Speicherkohlenhydrate in vielen Pflanzen anzutreffen sind (S. 40). Nichtreduzierende Kohlenhydrate ze-

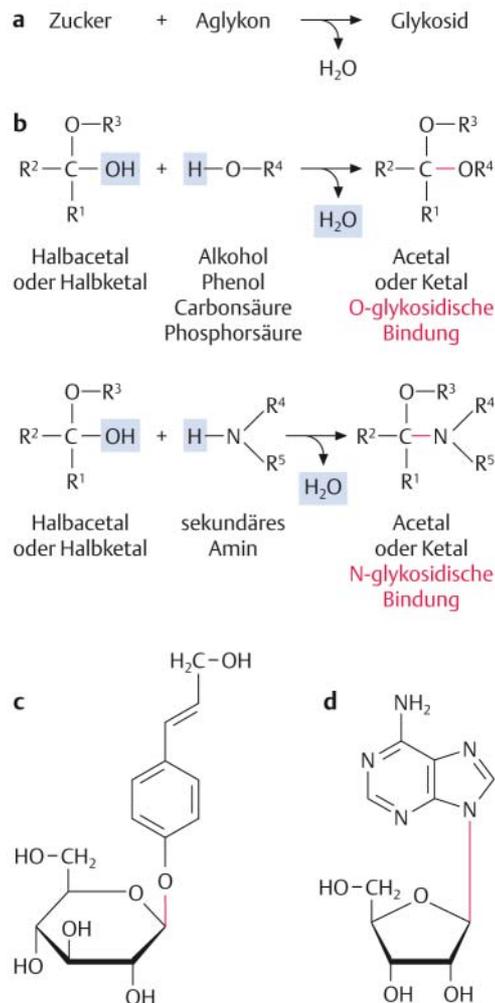
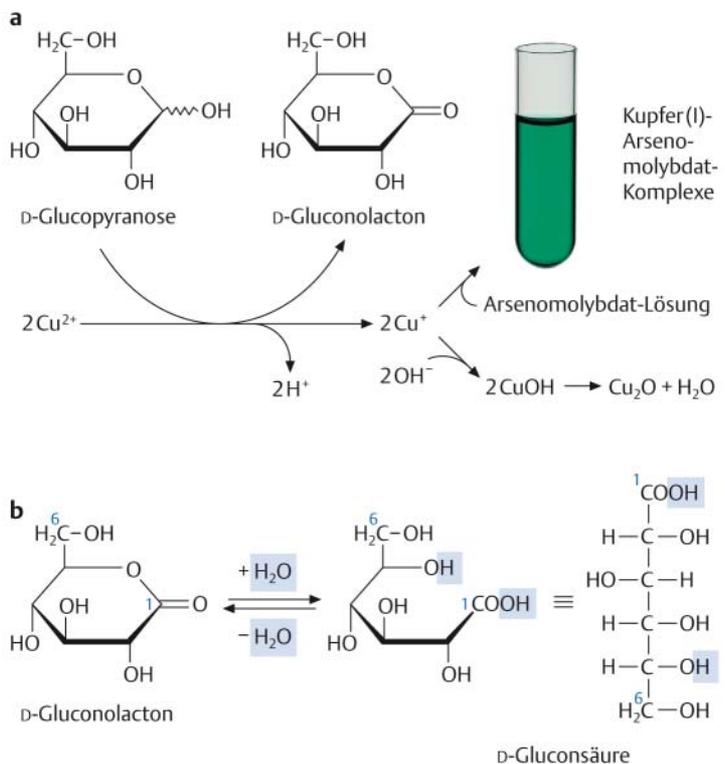


Abb. 1.13 Bildung von Glykosiden. **a** Allgemeines Schema. **b** O- und N-Glykoside. **c, d** Beispiele für Glykoside; glykosidische Bindungen rot.

Box 1.10 Nachweis reduzierender Zucker

Lösliche Kohlenhydrate mit einer freien Carbonyl-, Halbacetal- oder Halbketalgruppe reduzieren Cu^{2+} -Ionen in alkalischer Lösung zu Cu^+ -Ionen und werden deshalb auch als „reduzierende Zucker“ bezeichnet. Die Cu^+ -Ionen fallen im Alkalischen als Kupfer(I)-Oxid (Cu_2O) aus (Fehlingsche Probe). Aldosen werden bei dieser Reaktion zu den entsprechenden Carbonsäuren bzw. deren intramolekularen Estern, also Lactonen, oxidiert, z. B. wird Glucopyranose in das Gluconolacton überführt (Abb. **a**), welches seinerseits mit Gluconsäure (Abb. **b**) im Gleichgewicht steht. Ketosen werden unter Freisetzung von Glykolaldehyd ($\text{HOC}-\text{CH}_2\text{OH}$) gespalten. Ursprünglich beruhte die quantitative Bestimmung reduzierender Zucker auf der Gravimetrie des ausgefallenen Kupfer(I)-Oxids. Heute verwendet man eine Modifikation der **Fehlingschen Probe**, bei der Cu^+ -Ionen in Gegenwart von Arsenat- und Molybdat-Ionen lösliche, intensiv grünblau gefärbte Arsenomolybdat-Komplexe bilden, deren Konzentration photometrisch sehr genau und mit hoher Empfindlichkeit ermittelt werden kann.



gen natürlich auch keine Umwandlung der Anomere ineinander, und sie sind chemisch nicht mehr sonderlich reaktiv. Es verwundert daher nicht, daß gerade Zucker dieses Typs in der Pflanze als Transportmetabolite Verwendung finden.

Im zweiten Fall reagiert die Halbacetal- oder Halbketalgruppe des einen Reaktionspartners mit einer alkoholischen Hydroxylgruppe des anderen. Das gebildete Disaccharid weist demnach noch die freie Halbacetal- oder Halbketalgruppe desjenigen Reaktionspartners auf, der die OH-

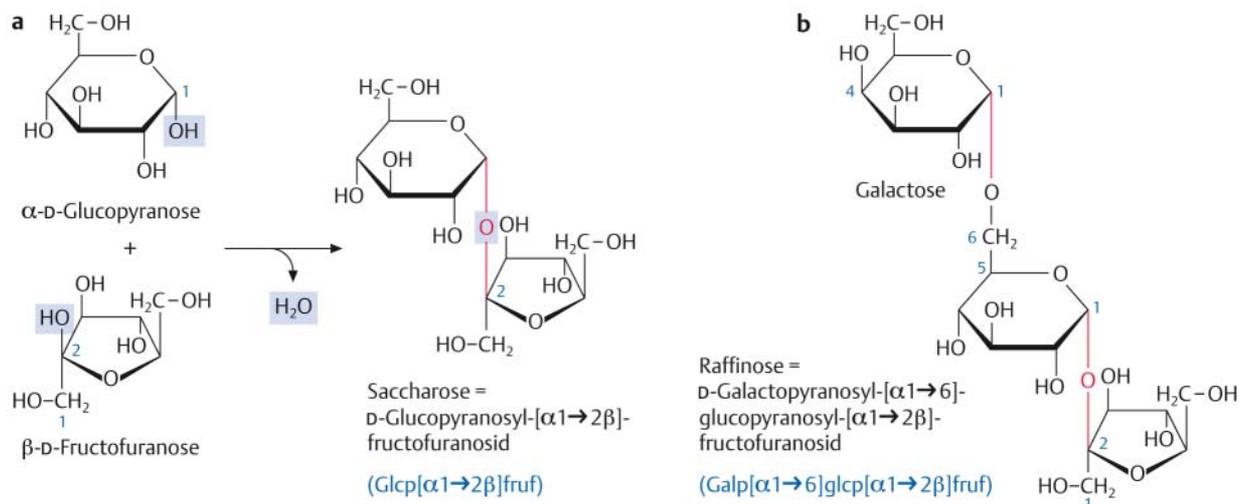


Abb. 1.14 Nichtreduzierende Zucker. **a** Bildung der Saccharose (formal). Da ein Halbacetal und ein Halbketal miteinander reagieren, besitzt das gebildete Disaccharid zwei glykosidische Bindungen, der glykosidische Sauerstoff (rot) kann entweder aus dem Halbacetal oder dem Halbketal stammen. **b** Raffinose, ein Saccharosegalactosid. Glykosidische Bindungen rot, Kurzschreibweise zur exakten Bezeichnung von Zuckern und ihren glykosidischen Bindungen blau; falls die – weit verbreiteten – D-Zucker beteiligt sind, lässt man zur Vereinfachung das D in der Kurzbezeichnung weg.

Gruppe zur Verfügung gestellt hat („**reduzierendes Ende**“) und ergibt somit eine positive Fehling-Probe. In Lösung bildet sich am reduzierenden Ende mit der Zeit ein Gleichgewicht aus α - und β -anomerer Form aus. Zucker dieses Typs entstehen aus dem hydrolytischen Abbau von Polysacchariden, wie z. B. das Disaccharid Maltose aus dem Abbau der Stärke (Abb. 1.16). Die Strukturformeln komplexer Kohlenhydrate lassen sich in einer eindeutigen Kurzschreibweise angeben, die das Zeichnen der oft komplizierten Formeln unnötig macht (Abb. 1.14 und Abb. 1.16).

In der Natur kommen häufig Zuckerderivate (Abb. 1.15) vor, die weitere funktionelle Gruppen tragen. So besitzen z. B. die **Zuckersäuren** eine Carboxylgruppe. Einige Zuckersäuren spielen im Stoffwechsel der Pflanze eine wichtige Rolle, z. B. die Gluconsäure (Box 1.10), die in der C¹-Position anstelle der Aldehydgruppe eine Carboxylgruppe trägt, sowie die Glucuronsäure und die Galacturonsäure (S. 89), bei denen die Carboxylgruppe die C⁶-Position einnimmt. Die **Aminozucker** tragen eine Aminogruppe, die ihrerseits mit weiteren Gruppen verknüpft sein kann, z. B. mit dem Acetylrest im Falle des N-Acetylglucosamins.

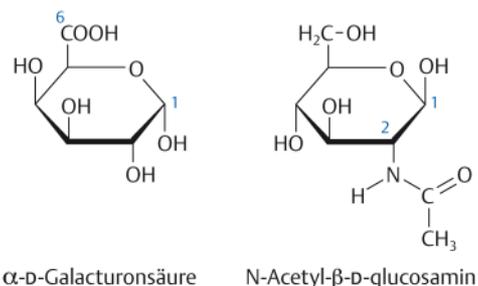


Abb. 1.15 Derivate von Monosacchariden.

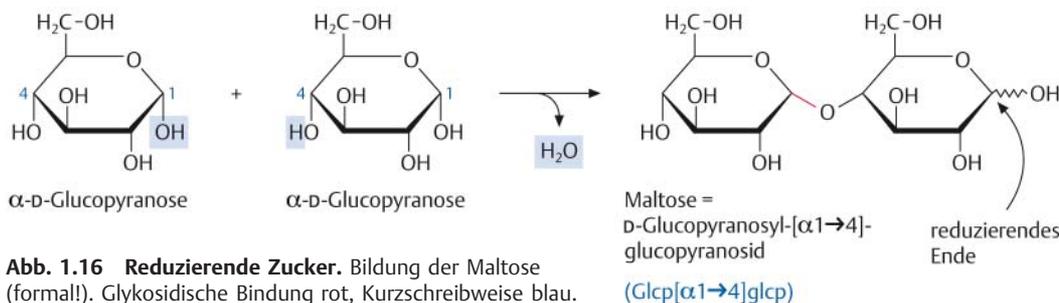


Abb. 1.16 Reduzierende Zucker. Bildung der Maltose (formal). Glykosidische Bindung rot, Kurzschreibweise blau.

Verbindungen mit Oxohydroxygruppen: Carbonsäuren

Die **Carboxylgruppe** $-\text{COOH}$ der organischen Säuren (Carbonsäuren) trägt als funktionelle Gruppen – formal! – je eine Oxo- und eine Hydroxygruppe. In wässriger Lösung liegen Carboxylgruppen weitgehend dissoziiert als Carboxylat-Anionen vor (Abb. 1.17a, b).

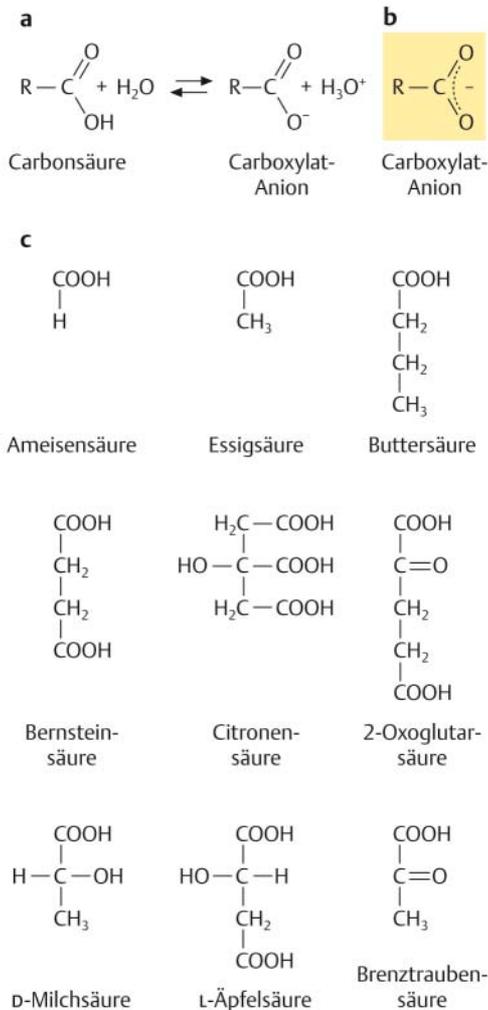


Abb. 1.17 Carbonsäuren. **a** Dissoziation der Carboxylgruppe in wässriger Lösung. **b** Symmetrischer Bau des Carboxylat-Anions: Das Elektronen-paar der $\text{O}=\text{C}$ -Doppelbindung und die negative Ladung sind zwischen beiden Sauerstoffatomen „verteilt“. **c** Ein- und mehrwertige Carbonsäuren, z. T. mit weiteren funktionellen Gruppen.

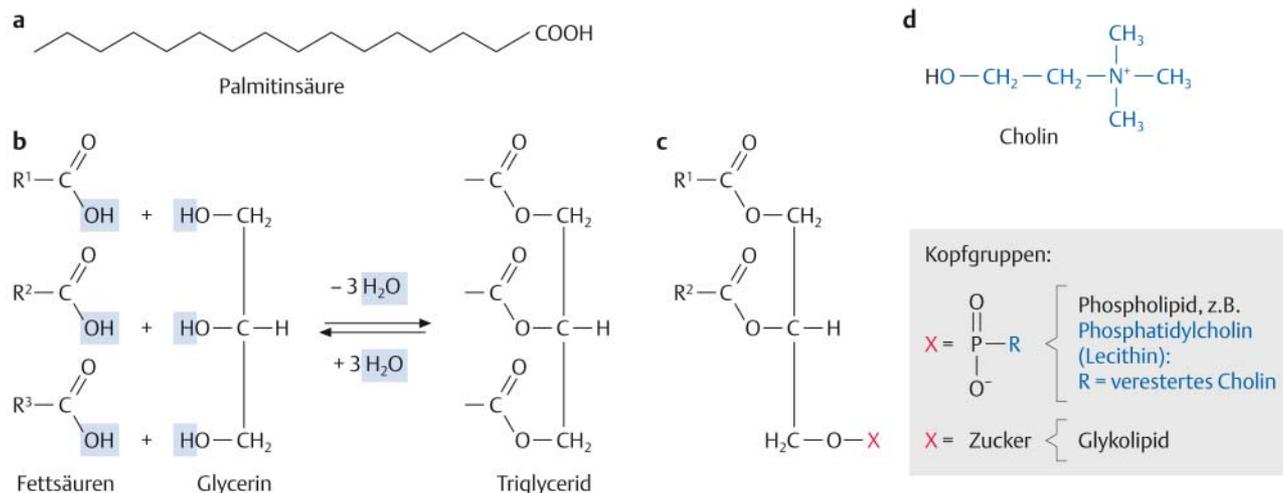
Monocarbonsäuren, wie die Ameisen-, Essig- und Buttersäure, tragen eine, Dicarbonsäuren (z. B. Bernsteinsäure) zwei und Tricarbonsäuren (z. B. Citronensäure) drei Carboxylgruppen. Häufig tritt die Carboxylgruppe am gleichen Molekül neben anderen funktionellen Gruppen auf, z. B. zusammen mit der Hydroxylgruppe bei den Hydroxysäuren (z. B. Milchsäure, Äpfelsäure), mit der Oxogruppe bei den Oxosäuren (z. B. Brenztraubensäure, 2-Oxoglutar-säure) oder mit der Aminogruppe bei den Aminosäuren (Abb. 1.21).

Langkettige Carbonsäuren, wie z. B. die Palmitinsäure mit 16, die Stearinsäure mit 18 und die eine Doppelbindung tragende, also ungesättigte Ölsäure mit ebenfalls 18 C-Atomen, sind Bestandteile der Fette und werden deshalb auch als **Fettsäuren** bezeichnet (Abb. 1.18a). Fette sind **Triglyceride**, d. h. sie bestehen aus dem dreiwertigen Alkohol Glycerin, dessen drei Hydroxylgruppen mit – in der Regel verschiedenen – Fettsäuren verestert sind (Abb. 1.18b). Als Ester lassen sich die Fette durch Verseifung wieder in Glycerin und Fettsäuren zerlegen. Triglyceride, die bei Raumtemperatur flüssig sind, bezeichnet man als Öle. Je höher der Anteil an ungesättigten Fettsäuren in einem Triglycerid ist, desto niedriger ist seine Schmelztemperatur.

Ebenfalls zu den **Glycerolipiden** zählen die Phospho- und Glykolipide (Abb. 1.18c), die als Bausteine der Biomembranen (Kap. 2.4.1) eine wichtige Rolle spielen. Darüber hinaus finden sich Fettsäuren als Bestandteile der Wachse, des Cutins und des Suberins (Kap. 3.3.3) und in den im Aufbau den Glycerolipiden verwandten Sphingolipiden, die ebenfalls in Biomembranen vorkommen. Unter der Sammelbezeichnung **Lipide** werden verschiedene Gruppen von niedermolekularen hydrophoben Verbindungen zusammengefasst, an deren Aufbau Fettsäuren beteiligt sind. Allerdings werden oft auch andere fettlösliche (lipophile) Verbindungen hierzu gezählt, wie einige Steroide (Abb. 12.19 S. 363), als deren wichtigste Vertreter in Pflanzen Stigmasterin und Sitosterin genannt seien, die als Komponenten von pflanzlichen Biomembranen bedeutsam sind. Das in tierischen Membranen reichlich vorkommende Steroid Cholesterin findet sich bei Pflanzen nur in geringen Mengen.

Phospholipide unterscheiden sich von den Triglyceriden dadurch, daß lediglich zwei der drei Hydroxylgruppen des Glycerins mit Fettsäuren verestert sind. Die dritte Hydroxylgruppe ist mit Phosphorsäure verestert. Die Phosphorsäure trägt – ebenfalls in Esterbindung – einen weiteren polaren Rest, der von Fall zu Fall verschieden sein kann. Im Phosphatidylcholin (Lecithin) handelt es sich um den Aminoalkohol Cholin (Abb. 1.18d). Phospholipide sind demnach amphipolar, sie bestehen aus einem unpolaren (hydrophoben) Teil, der durch die veresterten Fettsäurereste gebildet wird, und einer polaren (hydrophilen) Kopfgruppe. Phospholipide bilden spontan auf einer Wasseroberfläche Filme aus, in denen die Kopfgruppen in die wässrige Phase und die Fettsäurereste in den Luftraum stehen. Von zwei Seiten wässrig begrenzt, bilden sich Lipiddoppelschichten aus (Kap. 2.4.2).

Im Unterschied zu den Phospholipiden fehlt den **Glykolipiden** die Phosphatgruppe. Bei ihnen bilden Zucker die polare Kopfgruppe, welche glyko-



sidisch an die dritte Hydroxylgruppe des Glycerins gebunden sind. Beim Monogalactosyldiglycerid handelt es sich um ein Galactosemolekül, beim Digalactosyldiglycerid um ein Disaccharid aus zwei Galactosemolekülen. Glykolipide sind besonders reich an mehrfach ungesättigten Fettsäuren, wie z. B. Linolsäure (18 Kohlenstoffatome, zwei Doppelbindungen) und Linolensäure (18 Kohlenstoffatome, drei Doppelbindungen). Galactolipide kommen ganz überwiegend in Plastiden vor. Im Gegensatz zu Phospholipiden bilden Glykolipide spontan keine Lipiddoppelschichten aus, sie tun dies nur in Gegenwart geeigneter Membranproteine.

Aminogruppen tragende Verbindungen

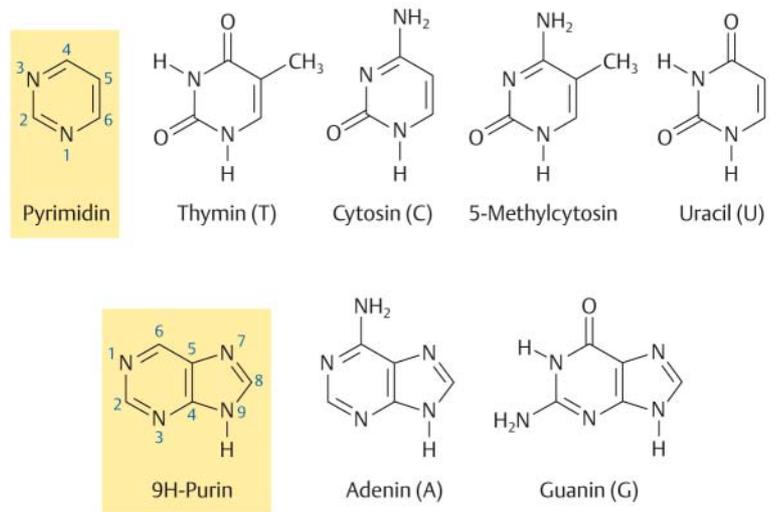
Die **Aminogruppe** $-\text{NH}_2$ hat basischen Charakter, da sie unter Aufnahme eines Protons (H^+) die Protonenkonzentration des Wassers herabsetzt, wodurch sich die Konzentration an Hydroxyl-Ionen erhöht. Die protonierte Aminogruppe trägt eine positive Ladung und ist daher ein sehr polarer Substituent, der – wie die negativ geladene dissoziierte Carboxylgruppe – die Wasserlöslichkeit einer organischen Verbindung deutlich erhöht. Die Aminogruppe ist die charakteristische Gruppe der Amine, doch bleibt der basische Charakter auch erhalten, wenn das Stickstoffatom in einem heterocyclischen Ring steht, wie in dem Pyrimidin- oder dem Purinring.

Heterocyclische Ringsysteme (Abb. 1.19) liegen einer Reihe wichtiger Naturstoffe zugrunde, und zwar das **Pyrimidinringsystem** dem Thymin (T), Cytosin (C) und Uracil (U), das **Purinringsystem** dem Adenin (A) und Guanin (G). In den Nucleinsäuren, vor allem in der Transfer-RNA (S. 30), kommen daneben verschiedene Derivate der oben genannten Basen vor. Sie werden irreführend als „seltene“ Basen bezeichnet. Tatsächlich sind sie jedoch nicht selten, sondern kommen zwar in geringer Menge, aber mit großer Regelmäßigkeit vor. So ist z. B. das 5-Methylcytosin in der Zellkern-DNA der Höheren Pflanzen enthalten. Es macht hier etwa 5–7% der gesamten Cytosinmenge aus (Plus 18.12 S. 756).

Aminosäuren sind eine weitere wichtige durch den Besitz einer Aminogruppe ausgezeichnete Stoffklasse. Da sie zugleich auch die Carboxylgruppe tragen, haben sie sowohl basischen als auch sauren Charakter,

Abb. 1.18 Fettsäuren und Glycerolipide. **a** Palmitinsäure, eine gesättigte Fettsäure. **b** Bildung eines Triglycerids (formal!) durch Veresterung der drei Hydroxylgruppen von Glycerin mit Fettsäuren. **c** Aufbauschema von Phospho- und Glykolipiden. **d** Cholin.

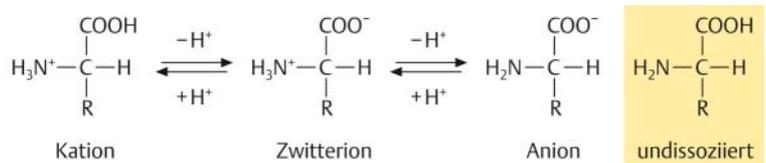
Abb. 1.19 Purin- und Pyrimidinbasen.



können also, je nach pH-Wert (Box 1.16 S. 44), als Kation oder Anion vorliegen (Abb. 1.20). Sind bei einem bestimmten pH-Wert keine Überschussladungen vorhanden, so liegen die Moleküle als **Zwitterionen** vor. Diesen pH-Wert bezeichnet man als den **isoelektrischen Punkt** der Aminosäure; entsprechendes gilt für die aus Aminosäuren aufgebauten Proteine (S. 32). Die undissoziierte Form der Aminosäuren tritt in Lösung nicht auf. Wie auch bei organischen Säuren werden in diesem Buch allerdings, der Übersichtlichkeit halber, in den Strukturformeln die funktionellen Gruppen in der undissoziierten Form angegeben.

Bei den in Proteinen vorkommenden (**proteinogenen**) **Aminosäuren** befindet sich die Aminogruppe an dem der Carboxylgruppe benachbarten C-Atom (α -Stellung). Den dritten Substituenten des C_{α} -Atoms bildet ein Wasserstoffatom und der vierte Substituent ist bei den verschiedenen Aminosäuren jeweils unterschiedlich. Mit Ausnahme des Glycins handelt es sich bei diesem Substituenten nicht um Wasserstoff. Daher ist bei diesen Aminosäuren das C_{α} -Atom asymmetrisch substituiert und man kann zwei spiegelbildliche Formen unterscheiden. Konventionsgemäß steht bei den L-Aminosäuren die Aminogruppe in der Fischer-Projektionsformel links, bei den D-Formen rechts (Box 1.8 S. 14). Da im Glycin am C_{α} -Atom zwei Wasserstoffatome als Substituenten stehen, erübrigt sich eine Unterscheidung in D- und L-Form, beide sind identisch. Dennoch schreibt man üblicherweise die Anordnung der Substituenten am C_{α} -Atom des Glycins wie bei den anderen proteinogenen Aminosäuren auch. In den Proteinen kommen neben Glycin nur L-Aminosäuren vor. Deren Konfiguration (Box 1.9 S. 15) am C_{α} -Atom ist S (Ausnahme: Cystein R). Die proteinogenen Aminosäuren sind in Abb. 1.21 wiedergegeben. Unter den Formeln sind die Namen sowie deren Drei- und Ein-Buchstaben-Code angegeben.

Abb. 1.20 Dissoziationsgleichgewichte der Aminosäuren. Aus Gründen der Übersichtlichkeit wird in Formelschemata meist die undissoziierte Form, die aber in Lösung nie vorliegt, geschrieben.



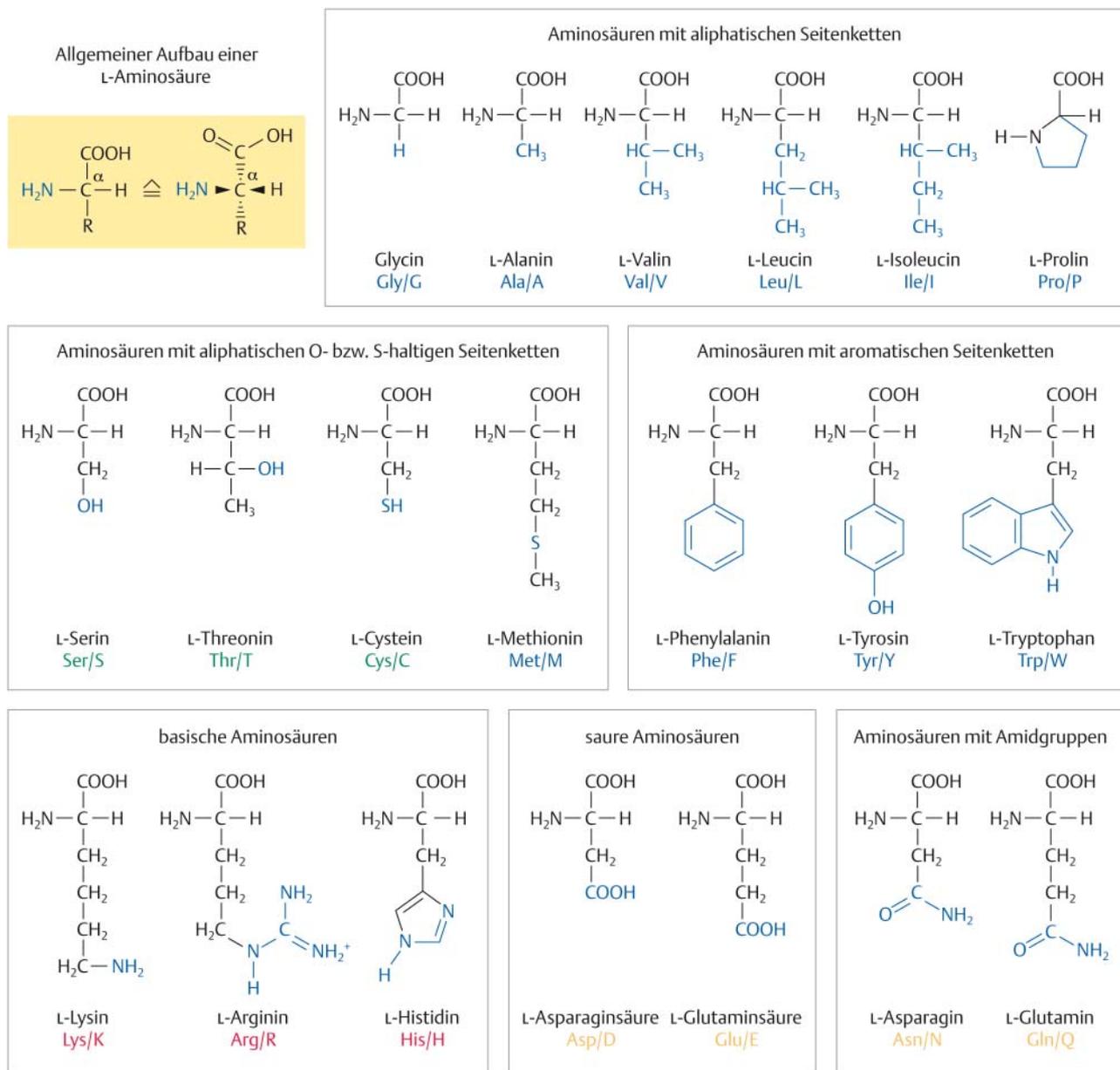
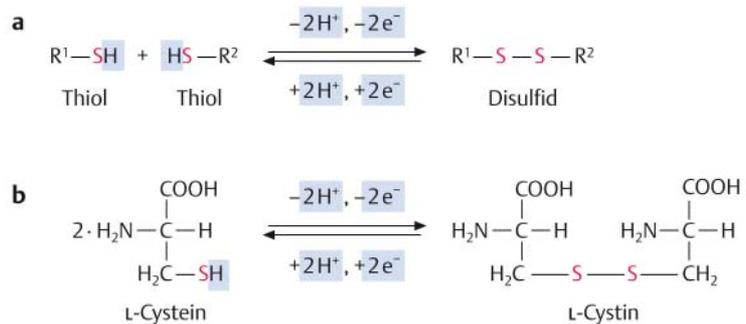


Abb. 1.21 Die proteinogenen Aminosäuren. Farbiger Drei- bzw. Ein-Buchstaben-Code Tab. 13.1 S. 378.

Letzterer wurde notwendig, um Sequenzen von vielen hundert Aminosäuren einigermaßen übersichtlich darstellen zu können.

Einige der Aminosäuren tragen zusätzliche geladene Gruppen: die sauren Aminosäuren Asparaginsäure und Glutaminsäure eine weitere Carboxylgruppe, die basischen Aminosäuren Lysin, Arginin und Histidin eine zusätzliche basische Funktion. Reine Kohlenwasserstoffseitenketten haben Alanin, Valin, Leucin, Isoleucin, Prolin und Phenylalanin. Sie können daher hydrophobe Wechselwirkungen untereinander eingehen. Die übrigen, nichtgenannten Aminosäuren besitzen nichtionisierte, polare Gruppen, die an der Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen beteiligt

Abb. 1.22 Disulfidbildung.**a** Allgemeines Schema.**b** Bildung von Cystin aus Cystein.

sein können. Besondere Erwähnung verdienen noch die schwefelhaltigen Aminosäuren Methionin und Cystein, von denen die letztgenannte als funktionelle Gruppe einen Thiolrest —SH trägt. Zwei Thiolgruppen können unter Dehydrierung eine Disulfidbindung ausbilden (Abb. 1.22). Disulfidbrücken finden sich als strukturstabilisierendes Element in zahlreichen Proteinen.

Außer diesen 20 allgemein verbreiteten Aminosäuren gibt es einige weitere, die aus selteneren, meist sehr spezialisierten Proteinen isoliert wurden, z. B. das Hydroxyprolin aus einigen Strukturproteinen pflanzlicher Zellwände (S. 93) und Selenomethionin aus einigen bakteriellen Proteinen und einer Peroxidase von *Chlamydomonas reinhardtii*. In diesen Organismen ist Selenocystein als 21. proteinogene Aminosäure aufzufassen, denn ihr Vorkommen wird in der Basensequenz der entsprechenden Gene durch ein eigenes Triplet codiert (Plus 15.11 S. 544). Hydroxyprolin hingegen entsteht durch nachträgliche Oxidation von Prolin am fertigen Protein. In manchen Naturstoffen, z. B. den Peptidoglykanen (Abb. 4.2 S. 137), kommen auch D-Aminosäuren vor.

1.3.2 Polymere Verbindungen

Die Anzahl der in den etwa 500 000 Pflanzenarten vorkommenden niedermolekularen Verbindungen ist unvorstellbar hoch. Allein weit über 200 000 sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe sind bekannt (Kap. 12), hinzu kommt eine Vielzahl von für den Grundstoffwechsel erforderlichen Metaboliten. Doch diese Vielfalt wird noch bei weitem übertroffen durch die ungeheure Zahl an verschiedenen Makromolekülen, die durch Polymerisation von monomeren Bausteinen entstehen. Sie bilden die Voraussetzung für die Komplexität und Spezifität der Lebensprozesse sowie für die Formenvielfalt der Organismen.

Plus 1.3 Oligo- und Polymere

Unabhängig davon, ob es sich um eine oder mehrere Sorten miteinander verknüpfter Monomere handelt, spricht man bei Vorliegen von bis zu 30 verknüpften Monomeren von oligomeren, darüber von polymeren Verbindungen. Homooligomere (-polymere) bestehen aus nur einer Sorte, Heterooligomere (-polymere) aus zwei oder mehr verschiedenen Sorten monomerer Bausteine. Stärke und Cellulose sind Homopolymere, DNA und Proteine sind Heteropolymere.

Polymere Verbindungen (Plus 1.3) entstehen durch Verknüpfung einer oder mehrerer bis zu vieler verschiedener Sorten von Monomeren. Polymere unterscheiden sich in der Art der monomeren Bausteine, in ihrer Anzahl und oft auch in ihrer Abfolge (Sequenz). Dadurch ist eine prinzipiell nahezu unbegrenzte Zahl verschiedener Makromoleküle möglich, die, gleichsam im Baukastenprinzip, vom Syntheseparat der Zellen mit relativ geringem Aufwand an Energie und Material hergestellt werden können. Die Biopolymerbildung erfolgt meist durch Polykondensation, d. h. durch Zusammenlagerung der Monomere unter Abspaltung von Wasser.

Makromoleküle üben Funktionen als Informationsträger bzw. -überträger, Energiewandler oder Biokatalysatoren aus, andere sind Strukturelemente, wieder andere dienen als Speicherstoffe. Entsprechend groß ist

die Formenvielfalt der Biopolymere. Sie reicht von annähernd globulären Strukturen, wie sie zahlreiche Enzyme aufweisen, bis zu langgestreckten, fadenförmigen Molekülen, die bei den Strukturpolysacchariden, den Strukturproteinen und bei den millimeterlangen, die genetische Information enthaltenden Desoxyribonucleinsäuremolekülen der Chromosomen vorliegen. Amorph strukturiert ist das Lignin, das extrazellulär durch eine radikalische Kettenreaktion gebildet wird.

Die Speicherung monomerer Bausteine in Form unlöslicher Makromoleküle (z. B. Glucose als Stärke, Aminosäuren als Speicherproteine) bringt osmotische Vorteile. Da das osmotische Potential (Kap. 6.1.3) von der Konzentration gelöster Teilchen abhängt, bietet die Bildung unlöslicher Polymere die Möglichkeit, größere Substanzmengen in osmotisch inaktiver Form zu speichern.

Schon bald nach der Entstehung der ersten kleinen organischen Moleküle auf der Erde dürfte es auch zur Evolution der Makromoleküle gekommen sein (Plus 1.2 S. 12).

Nucleinsäuren

Nucleinsäuren sind **Polynucleotide**. Sie sind aus Basen (Purinen und Pyrimidinen), Zuckern (Pentosen) und Phosphat aufgebaut. Grundsätzlich sind zwei Typen von Nucleinsäuren zu unterscheiden, die sowohl hinsichtlich ihrer Zuckerkomponente als auch in der Basenzusammensetzung voneinander abweichen: Die **Desoxyribonucleinsäure** enthält als Zucker die D-Desoxyribose (genauer: D-Desoxyribofuranose) sowie als Basen Thymin, Cytosin, Adenin und Guanin (Abb. 1.19), die **Ribonucleinsäure** als Zucker die D-Ribose (genauer: D-Ribofuranose) und als Basen Uracil, Cytosin, Guanin und Adenin. Bei der Ribonucleinsäure ist also Thymin durch Uracil ersetzt. Anstelle der deutschen Abkürzungen DNS und RNS werden heute, in Anlehnung an das Angloamerikanische, allgemein die Abkürzungen DNA (**d**esoxyribonucleic **a**cid) und RNA (**r**ibonucleic **a**cid) benutzt.

Eine N-glykosidisch mit einem Zucker verknüpfte Base wird als **Nucleosid** bezeichnet. Man benennt Nucleoside, den Basen Adenin, Cytosin, Guanin und Uracil entsprechend, als Adenosin, Cytidin, Guanosin und Uridin, wenn als Zucker die Ribose vorliegt. Handelt es sich dagegen um die Nucleoside der Desoxyribose, so ist die Silbe „Desoxy“ voranzusetzen, d. h. Desoxyadenosin usw.; Thymidin bezeichnet stets das Desoxyribosid. Liegen die Nucleoside in Verbindung mit ein, zwei oder drei Phosphatresten vor, so spricht man von **Nucleotiden**. Im Falle des Adenins können Adenosinmono-, -di- und -triphosphat unterschieden werden (Abb. 1.23), die als AMP, ADP und ATP abgekürzt werden. Entsprechendes gilt für die anderen Nucleotide, also für die Guanosinphosphate GMP, GDP, GTP, für die Cytidinphosphate CMP, CDP, CTP usw. Die Desoxyribose enthaltenden Nucleotide werden durch Vorsetzen des Buchstabens d kenntlich gemacht, also z. B. dAMP, dGMP und dCMP.

Nucleinsäuren besitzen ein Rückgrat aus alternierend vorkommenden Pentosen und Phosphatgruppen. Die Phosphatgruppen dienen als Brücke zwischen jeweils zwei Zuckermolekülen und sind mit der 3'-OH-Gruppe der einen und mit der 5'-OH-Gruppe der anderen Pentose verestert (Abb. 1.24). An jeden Zuckerbaustein ist N-glykosidisch eine Base gebunden. Die apostrophierten Zahlen 1', 2' usw. verwendet man zur Bezeichnung der Kohlenstoffatome der Zuckerkomponente von Glykosiden, die Atome des Aglykons erhalten Nummern ohne Apostroph (Abb. 1.23).

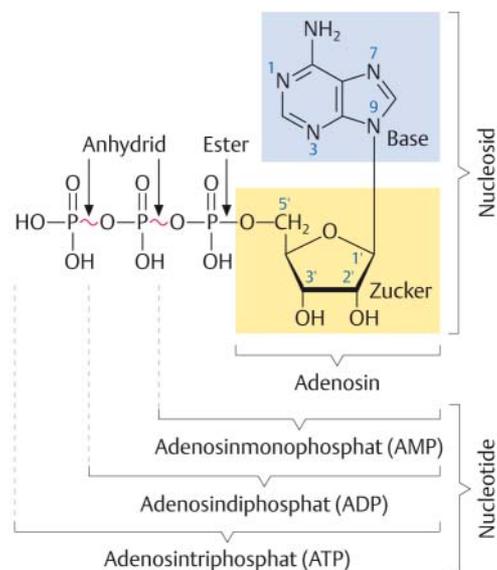
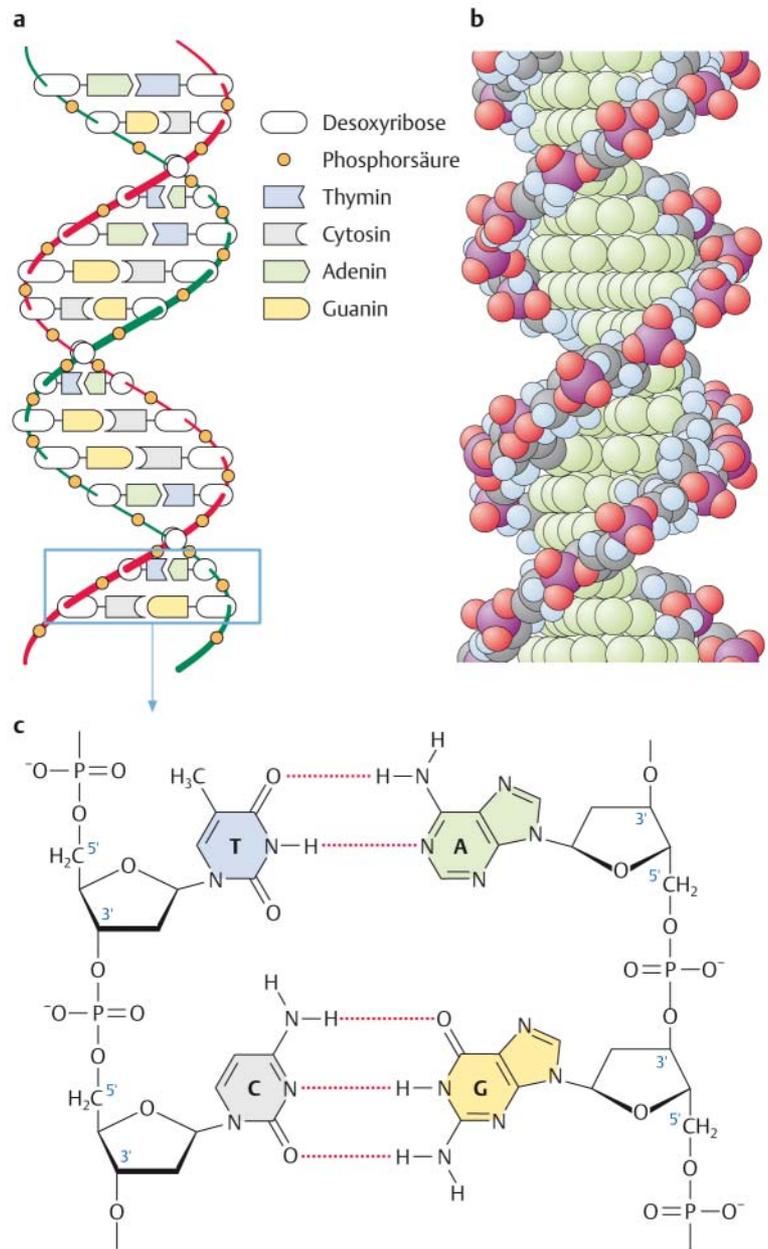


Abb. 1.23 Nucleotide des Adenosins. Energie-reiche Bindungen – wie die beiden Anhydridbindungen zwischen den Phosphorsäureresten (rot) – werden in der Biochemie durch geschwungene Bindungsstriche gekennzeichnet.

Abb. 1.24 Watson-Crick-Modell der DNA.

a Aufbau des Doppelstrangs. **b** Kalottenmodell, Phosphoratome lila, Sauerstoffatome rot, Wasserstoffatome blau, Kohlenstoffatome der Desoxyribose grau, Kohlenstoff- und Stickstoffatome der Basen grün. **c** Spezifische Basenpaarung.



Nucleinsäuren weisen an einem Ende eine freie 3'-OH-Gruppe und am anderen Ende eine freie 5'-OH-Gruppe auf, sind also polar gebaut.

Desoxyribonucleinsäure (DNA): Bei der quantitativen Analyse der DNA verschiedener Organismen hat sich gezeigt, daß die Anzahl der Pyrimidinbasen stets gleich jener der Purinbasen ist. Sowohl das molare Verhältnis von Thymin zu Adenin als auch das von Cytosin zu Guanin beträgt 1. Dagegen ist das Verhältnis von Thymin zu Cytosin oder, was auf dasselbe hinausläuft, von Adenin zu Guanin starken Schwankungen unterworfen. Hieraus wurde gefolgert, daß in der DNA eine spezifische Basenpaarung

aller Thymine mit den Adeninbasen und entsprechend des Cytosins mit Guanin vorliegt. Auf der Grundlage dieser Befunde entwarfen Watson und Crick das nach ihnen benannte Strukturmodell der DNA, das in Abb. 1.24 wiedergegeben ist. Danach besteht die DNA aus zwei unverzweigten Polynucleotidsträngen, die in Form einer rechtsgewundenen Doppelschraube (**Doppelhelix**) um eine gemeinsame Achse laufen, während die Basen etwa senkrecht zur Längsachse der Helix angeordnet sind. Außer dieser sogenannten B-Konformation ist die Ausbildung anderer DNA-Konformationen möglich. Neben Wasserstoffbrückenbindungen bewirken auch die hydrophoben Wechselwirkungen der flach übereinandergestapelten ungesättigten Ringsysteme der Basen im Inneren der Doppelhelix („Stapelkräfte“) eine Stabilisierung der Struktur. Auf der Wechselwirkung von Fluoreszenzfarbstoffen mit den übereinandergestapelten Basen beruht ein sehr empfindlicher Nachweis der DNA (Box 1.11).

Bei dem einen Strang des DNA-Moleküls zeigt das 5'-Ende nach oben, bei dem anderen nach unten (Abb. 1.24c). Die beiden Stränge weisen also eine entgegengesetzte Polarität auf, sie sind antiparallel. Eine Schraubenwindung umfaßt etwa 10 Nucleotidbausteine je Strang. Die Phosphatgruppen liegen nach außen und sind für Kationen leicht zugänglich. Die Basen stehen rechtwinklig zur Achse nach innen, wobei das Thymin stets dem Adenin, das Cytosin dem Guanin gegenübersteht. Wie aus Abb. 1.24c ersichtlich, bestehen zwischen den benachbarten Amino- und Oxogruppen der entsprechenden Basen Wasserstoffbrückenbindungen; aus räumlichen Gründen ist eine andere Basenpaarung unmöglich. Die beiden Stränge sind also nicht miteinander identisch, sondern komplementär. Sie können linear vorliegen oder in sich geschlossen, also zirkulär sein. Letzteres ist z. B. für die DNA aus Bakterien, Plastiden und Mitochondrien nachgewiesen worden.

Trotz der geringen Zahl von nur vier verschiedenen Nucleotidbausteinen besitzen die DNA-Moleküle eine große Spezifität. Sie ist in der Abfolge (Sequenz) der Nucleotide begründet, deren hohe Zahl im Molekül eine nahezu unbegrenzte Anzahl von Kombinationen erlaubt. Mit Hilfe der DNA-Sequenzierungstechnik (Abb. 13.29 S. 429) ist es gelungen, die **Nucleotidsequenz**, d. h. die Primärstruktur vieler DNA-Moleküle und zahlreicher kompletter Genome zu ermitteln.

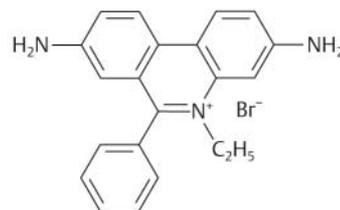
So beträgt, um ein Beispiel zu nennen, die Zahl der Basenpaare (bp) bei der DNA von *Escherichia coli* etwa 4,6 Millionen (Box 13.3 S. 385). Für Höhere Organismen wurden erheblich größere Werte gefunden, z. B. für die Acker-Schmalwand, *Arabidopsis thaliana*, die erste Pflanze, deren Genom komplett sequenziert werden konnte, 125 Millionen Basenpaare (125 Mbp), verteilt auf lediglich 5 Chromosomen (Plus 13.2 S. 383 und Abb. 13.4 S. 384). Der Wert bezieht sich auf den einfachen (haploiden) Chromosomensatz (Kap. 13.6.1). Die in der Basensequenz der riesigen Moleküle speicherbare Information und zudem die Fähigkeit zur Autoreplikation (Kap 13.1) prädestinieren DNA geradezu als genetische Substanz.

Ribonucleinsäure (RNA): Die Ribonucleinsäure tritt überwiegend in Gestalt einfacher Nucleotidketten auf, doch kommen auch Doppelstränge vor. Die Einzelstrangmoleküle bilden meist durch intramolekulare Basenpaarungen spezifische Strukturen aus. Einige RNA-Moleküle weisen eine katalytische Aktivität auf und werden dann als **Ribozyme** bezeichnet (Plus 1.4). **Viroide** sind zirkulär geschlossene, infektiöse RNA-Moleküle (Plus 1.5 und Kap. 20.7).

Die meisten Zellen enthalten zwei- bis achtmal soviel RNA wie DNA. Funktionell lassen sich vier RNA-Fractionen unterscheiden:

Box 1.11 Nachweis von Nucleinsäuren

Ein sehr empfindlicher und weit verbreiteter Nachweis von DNA beruht auf der nichtkovalenten Bindung des Fluoreszenzfarbstoffs **Ethidiumbromid** (Abb.) an die Doppelhelix. Die scheibenförmigen Moleküle des Farbstoffs schieben sich dabei zwischen die übereinandergestapelten Basen (man nennt dies interkalieren). In die DNA interkalierte Farbstoffmoleküle fluoreszieren bei Anregung mit ultraviolettem Licht viel stärker als frei in Lösung befindliche. Die orangefarbene Fluoreszenz des Ethidiumbromid-DNA-Komplexes (Emissionsmaximum 590 nm) läßt sich zur Lokalisierung von DNA auf Elektrophoresegelen oder in Zentrifugenröhrchen nutzen. Auch RNA läßt sich nachweisen, jedoch mit geringerer Empfindlichkeit, da RNA-Moleküle nur zum Teil doppelsträngige Bereiche aufweisen.



Plus 1.4 Ribozyme

Ribozyme sind RNA-Moleküle mit katalytischer Aktivität, sie katalysieren Umsetzungen an anderen RNA-Molekülen oder sind autokatalytisch – innerhalb des eigenen Moleküls – tätig. Letzteres ist der Fall beim Selbstspalten von RNA-Molekülen zur Entfernung von Intronen. Die Bildung von tRNA-Molekülen geht von einem zunächst erzeugten Primärtranskript, der prä-tRNA, aus. Durch vielfältige Veränderungen wird aus der prä-tRNA schließlich die „reife“ tRNA. Unter anderem wird das „reife“ 5'-Ende durch Abspalten eines Teils der prä-tRNA durch das Enzym RNase P gebildet. Bei RNase P handelt es sich um einen Komplex aus einem Protein und einer RNA, die als Ribozym die hydrolytische Spaltungsreaktion ausführt.

Einer Hypothese zufolge ist die katalytische Aktivität bestimmter RNA-Moleküle als Rest einer präbiotischen oder doch frühen Stufe eines auf der RNA basierenden Stoffwechsels zu sehen („RNA-Welt“). Andere Forscher gehen heute davon aus, daß in der präbiotischen Phase der Evolution Proteine und Nucleinsäuren und deren katalytische Funktionalität gleichzeitig entstanden sind (Plus 4.1 S. 130).

Box 1.12 Svedberg-Einheit

Viele Moleküle und Zellpartikel lassen sich anhand ihres Sedimentationsverhaltens charakterisieren und durch Zentrifugation von anderen Zellbestandteilen abtrennen. Die Sedimentationsgeschwindigkeit wird dabei in der Regel nicht in absoluten Einheiten (m s^{-1}), sondern in relativen Einheiten bezogen auf die Zentrifugalbeschleunigung – als **Sedimentationskoeffizient** (in Sekunden, s) – angegeben. Für biologisch relevante Moleküle und Partikel liegen die Sedimentationskoeffizienten in der Größenordnung von 10^{-13} s. Aus praktischen Gründen wurde daher zur Angabe von Sedimentationskoeffizienten die Einheit Svedberg definiert, 1 S = 10^{-13} s. Der S-Wert wird oft in die Benennung eines Zellbestandteils integriert, um diesen von anderen, ähnlichen unterscheiden zu können, z. B. 70S- und 80S-Ribosomen.

Plus 1.5 Viroide

Viroide sind infektiöse, ringförmig kovalent geschlossene, einzelsträngige RNA-Moleküle aus etwa 250–400 Nucleotiden mit einem hohen Anteil an intramolekularen Basenpaarungen. Die RNA liegt „nackt“, also nicht mit Proteinen assoziiert, vor. Man kennt etwa 30 Arten von Viroiden, alle rufen – z. T. wirtschaftlich bedeutsame – Pflanzenkrankheiten hervor, wie z. B. das Spindelknollenviroid der Kartoffel (PSTV, potato spindle tuber viroid). Viroide breiten sich nach einer Infektion vom Infektionsort langsam in der gesamten Pflanze aus. Eine Behandlung befallener Pflanzen ist nicht möglich. Übertragen werden Viroide meist durch Blattläuse. Die Vermehrung geschieht durch Replikation der Viroid-RNA durch RNA-Polymerasen der Wirtszelle und erfolgt, je nach Viroidgruppe, im Zellkern (Pospinviroidae) oder in den Chloroplasten (Avsunviroidae, Details siehe Plus 20.11 S. 837).

- Transfer-RNA (tRNA):** Die Aufgabe der tRNA besteht in der Übertragung (Transfer) von Aminosäuren bei der Proteinbiosynthese. Daher gibt es für jede der 20 proteinogenen Aminosäuren mindestens eine, meist sogar mehrere verschiedene tRNA-Molekülarten. Bei *Escherichia coli* sind etwa 60 tRNA-Molekülsorten nachgewiesen. Von den für die gleiche Aminosäure spezifischen tRNA-Molekülen kommen offenbar in den Mitochondrien und in den Plastiden andere Formen vor als im Cytoplasma. Alle tragen jedoch am 5'-terminalen Ende das Guanin und am 3'-terminalen Ende die Nucleotidsequenz Cytidin-Cytidin-Adenosin. Auf eine freie Hydroxylgruppe dieses Adenosins wird enzymatisch eine Aminosäure übertragen, wodurch die beladene Form der tRNA, die **Aminoacyl-tRNA**, entsteht (Abb. 15.24 S. 536). Bei bestimmten tRNA-Molekülen wird die Aminosäure an die 2'-, bei anderen an die 3'-Position der Ribose des Akzeptoradenosins gebunden. Die so aktivierte Aminosäure wird auf die in Synthese befindliche Polypeptidkette am Ribosom übertragen. tRNA besitzt Molekülmassen zwischen 23 000 und 28 000 Da, was 73–93 Nucleotidbausteinen und einem Sedimentationskoeffizienten von etwa 4S (Box 1.12) entspricht. Ihr Anteil an der Gesamt-RNA einer Zelle beträgt bei *Escherichia coli* etwa 16%. Die Struktur der tRNA-Moleküle ist aufgeklärt. Sie kommt durch intramolekulare Basenpaarungen zustande – an denen 60–70% der Basen beteiligt sind – was eine Schleifenbildung und eine spezifische dreidimensionale Konformation zur Folge hat. Bei der Projektion in eine Ebene ergibt sich die charakteristische „Kleeblattstruktur“ (Abb. 1.25a). Das entsprechende Raumdiagramm zeigt Abb. 1.25b. Das **Anticodon** (Abb. 15.25 S. 538) und das 3'-Ende ragen aus dem Molekül heraus. tRNA-Moleküle können bis zu 10% der auf S. 23 erwähnten „seltenen“ Basen enthalten. Deren Aufgabe besteht u. a. darin, in bestimmten Bereichen des tRNA-Moleküls eine Basenpaarung zu verhindern. Die seltenen Basen sind somit für die Schleifenbildung und damit für die charakteristische dreidimensionale Struktur der tRNA mitverantwortlich.
- Messenger-RNA (mRNA):** Die mRNA überträgt die genetische Information von der DNA, wo sie in einem als Transkription (Kap. 15.2) bezeichneten Prozeß gebildet wird, zur Proteinbiosynthese an die Ribosomen. Es handelt sich um eine höhermolekulare Form mit Molekülmassen zwischen 25 000 und 1 Million Da, was etwa 75–3 000 Nucleotidbausteinen entspricht. Die Sedimentationskoeffizienten liegen zwi-

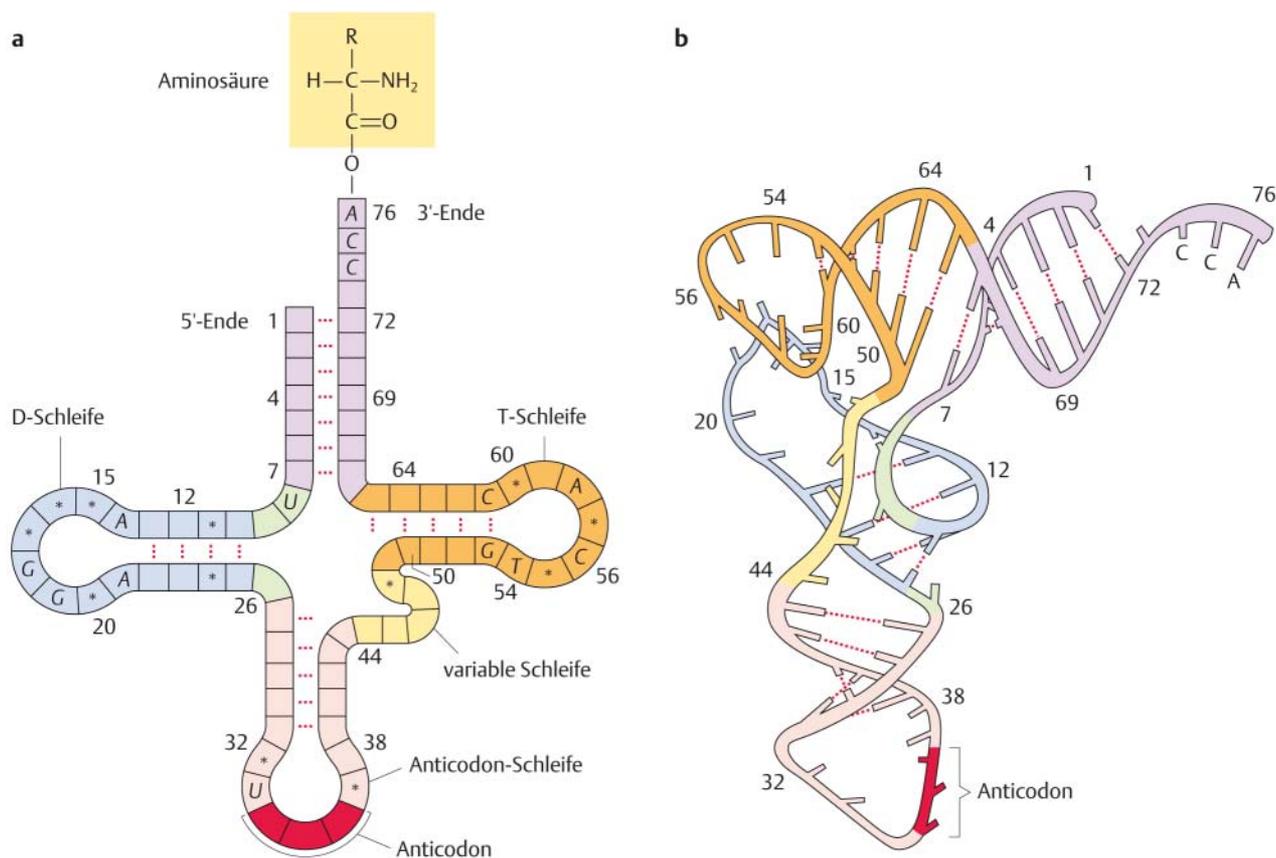


Abb. 1.25 Grundstruktur einer tRNA. **a** „Kleeblattmodell“ des in die Ebene projizierten Moleküls mit in Esterbindung vorliegendem Aminoacyl-Rest. In allen tRNAs konservierte Nucleotide sind angegeben, Positionen, an denen stets „seltene“ Basen auftreten, sind durch Sterne gekennzeichnet. **b** Raumdiagramm der tRNA. In **a** und **b** sind gleiche Teile des Moleküls in gleicher Farbe dargestellt, Wasserstoffbrückenbindungen rot gepunktet. Zum besseren Vergleich mit dem „Kleeblattmodell“ sind die Nummern einiger Nucleotide angegeben (verändert nach Rich und Kim 1987).

schen 6S und 25S. Ihr Anteil an der gesamten RNA einer Zelle beträgt bei *Escherichia coli* etwa 2%, bei Höheren Organismen bis zu maximal 10%.

- **Ribosomale RNA (rRNA):** Die rRNA ist entscheidend am Aufbau der Ribosomen beteiligt (Kap. 15.6). Die Polynucleotidstränge der rRNA-Moleküle liegen zu 60–70% intramolekular basengepaart vor. Bei Prokaryoten wurden drei, im Cytoplasma der Eukaryoten vier rRNA-Typen gefunden, deren Molekülmassen zwischen 35 000 und über 2 Millionen Da liegen, was Sedimentationskoeffizienten zwischen 5S und 28S entspricht. Die rRNA macht bei *Escherichia coli* etwa 82% der Gesamt-RNA der Zelle und etwa 65% des Gesamtgewichts der Ribosomen aus.
- **Mikro-RNA (miRNA):** Erst kürzlich wurden in Pflanzen Mikro-RNA-Moleküle entdeckt. Sie sind aus lediglich 21 oder 22 Nucleotiden aufgebaut und induzieren durch Bindung an exakt basenkomplementäre Bereiche von bestimmten mRNAs deren Spaltung durch doppelstrangspezifische RNA-abbauende Enzyme (dsRNasen). Die miRNAs ihrerseits werden durch Spaltung aus miRNA-Vorstufen erzeugt, die einerseits die miRNA-Sequenz und andererseits zur miRNA-Sequenz komplementäre Basenabfolgen enthalten. Dadurch kommt es bei diesen RNAs intramolekular zur Bildung von Doppelstrangbereichen, die von dsRNasen erkannt und aus der RNA-Vorstufe abgespalten werden (Plus **18.3** S. 722).

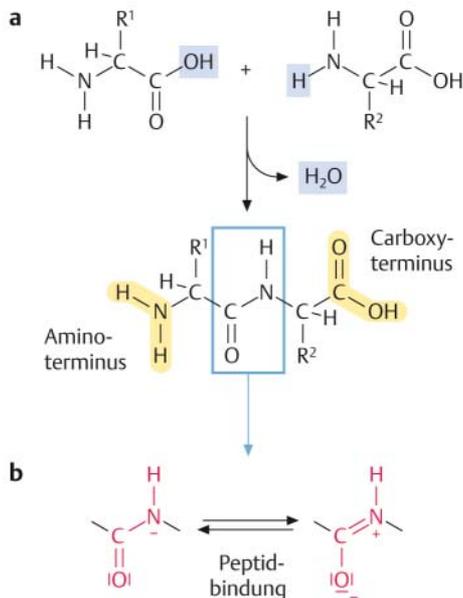


Abb. 1.26 Peptidbindung. **a** Bildung eines Dipeptids (formal!). **b** Konformationen der Peptidbindung. Da die C–N-Bindung partiell den Charakter einer Doppelbindung aufweist, sind das C- und das N-Atom nicht frei um die C–N-Achse drehbar. Die Peptidbindung ist daher planar gebaut und starr.

Proteine

Proteine (Eiweiße) sind aus Aminosäuremolekülen aufgebaute Makromoleküle. Die Aminosäuren sind durch Peptidbindungen miteinander verknüpft. Diese kann man sich durch Reaktion der Aminogruppe eines Aminosäuremoleküls mit der Carboxylgruppe eines anderen unter Wasserabspaltung entstanden denken. Das Reaktionsprodukt weist wiederum ein Aminoende mit einer NH_2 -Gruppe und ein Carboxylende mit einer freien COOH -Gruppe auf, hat also die gleiche Polarität wie die einzelnen Aminosäuren (Abb. 1.26).

Das Gleichgewicht dieser Reaktion liegt auf der Seite der Aminosäuren. Deshalb ist die Verknüpfung der Aminosäuren zu Peptiden und Proteinen nur unter Energieaufwand und Mitwirkung von Enzymen möglich (Kap. 15.7). Über **Peptidbindungen** sind die Aminosäuren zu Ketten verbunden, an denen, wie der Ausschnitt aus einem Polypeptidmolekül zeigt (Abb. 1.27), als Seitenketten die Reste R der Aminosäuren stehen. Entsprechend der Zahl der Aminosäureglieder spricht man von Dipeptiden (2), Tripeptiden (3) usw., von Oligopeptiden (bis zu etwa 30) und darüber hinaus von Polypeptiden (Proteinen), doch ist die Grenze nicht scharf zu ziehen. Die Molekülmassen der Proteine liegen zwischen 10 000 und einigen Millionen Da.

Die meisten Proteine sind aus den 20 proteinogenen Aminosäuren aufgebaut, in wenigen Organismen tritt als 21. Aminosäure Selenocystein hinzu (Plus 15.11 S. 544). Manche Aminosäuren werden nach der Bildung der Polypeptidkette eines Proteins noch sekundär chemisch modifiziert (Tab. 15.6 S. 543). Aber auch ohne diese zusätzlichen Modifikationen ist die mögliche Anzahl an Proteinen unvorstellbar groß. Das läßt sich einfach berechnen: An jeder Position einer Aminosäurekette kann theoretisch jede der 20 proteinogenen Aminosäuren auftreten. Es gibt also $20 \cdot 20 = 400$ mögliche verschiedene Dipeptide, $20 \cdot 20 \cdot 20 = 8\,000$ verschiedene Tripeptide usw.; allgemein ergeben sich also für eine Aminosäurekette mit n Monomeren 20^n Varianten. Für ein kleines, aus 100 Aminosäuren bestehendes Protein könnte man also $20^{100} (= 1,26 \cdot 10^{130})$ Sequenzen aufschreiben. Zum Vergleich: In den Weltmeeren kommen insgesamt nur etwa 10^{46} Wassermoleküle vor! Da aber Eiweißmoleküle aus mehreren hundert oder gar tausend Aminosäuremolekülen bestehen können, ergibt sich eine praktisch unbegrenzte Anzahl von Kombinationsmöglichkeiten und damit Spezifitäten aus lediglich 20 Bausteinen. Im Hinblick darauf ist es nicht überraschend, daß jede Tier- und Pflanzenart ihre spezifischen

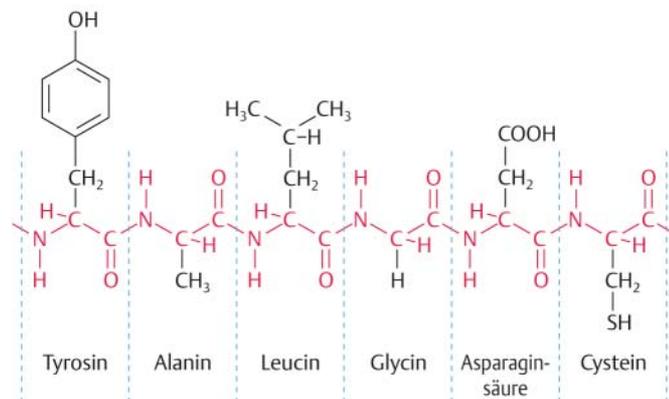


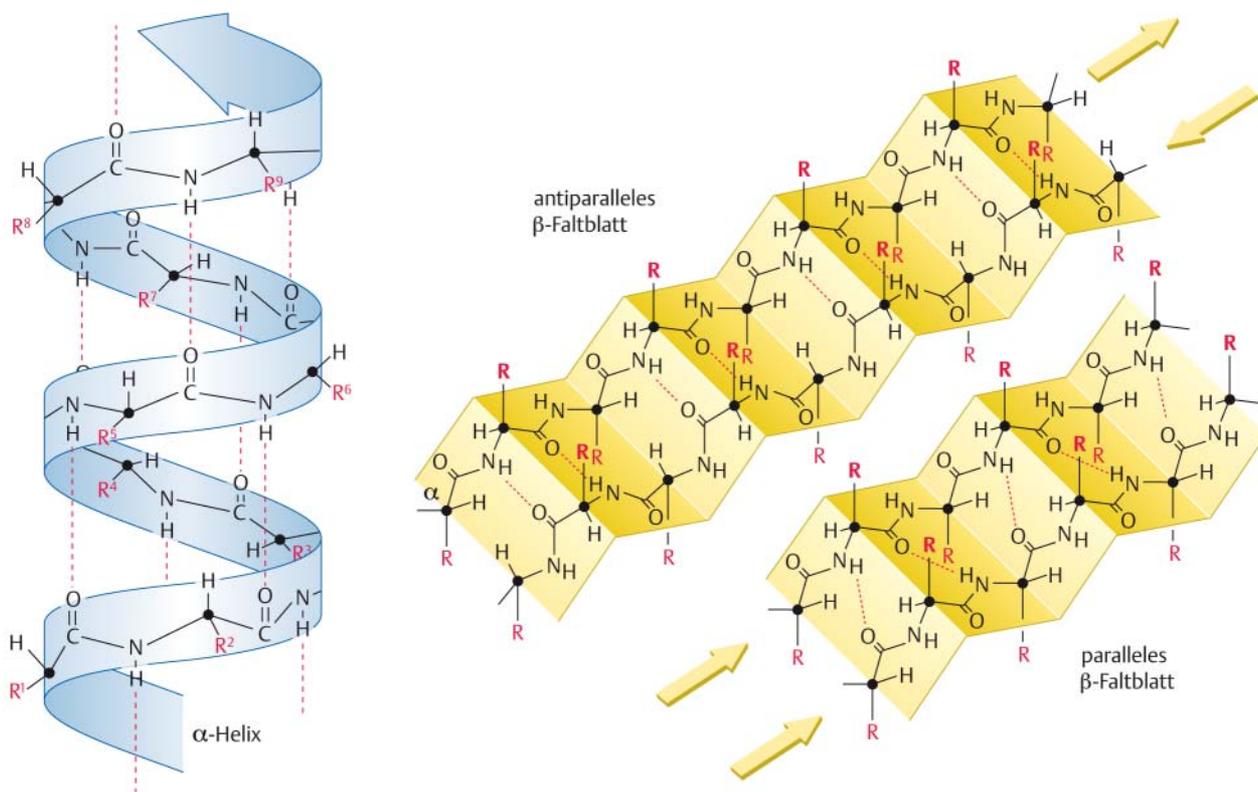
Abb. 1.27 Ausschnitt aus einem Proteinmolekül. Die Abfolge der Aminosäuren (Aminosäuresequenz) wird Primärstruktur des Proteins genannt.

Proteine besitzt. In einer Pflanze kommen etwa 25 000–75 000 verschiedene Proteine vor, in der gesamten Natur aber wohl nicht mehr als 10^{20} . Es ist nur ein Bruchteil der möglichen Sequenzen realisiert, d. h. nur ein Bruchteil hat sich im Verlaufe der Evolution als biologisch zweckmäßig erwiesen.

Primärstruktur: Die Sequenz der Aminosäuren im Proteinmolekül bezeichnet man als dessen Primärstruktur (Abb. 1.27). Aminosäuresequenzen lassen sich unter Anwendung komplizierter massenspektrometrischer Verfahren experimentell ermitteln. Allerdings lassen sich aus bekannten Gensequenzen die Aminosäuresequenzen der von ihnen codierten Proteine auch theoretisch ableiten. Infolgedessen ist die Primärstruktur einer großen Anzahl von Proteinen bereits bekannt. Sie wird in aller Regel im Einbuchstaben-Code der Aminosäuren notiert (Abb. 1.21 S. 25), wobei man mit der Aminosäure beginnt, die eine freie NH_2 -Gruppe trägt (**N-Terminus** des Proteins). Die letzte Aminosäure einer Sequenz besitzt demnach eine freie Carboxylgruppe, stellt also den **C-Terminus** des Proteins dar.

Sekundärstruktur: Im natürlichen Zustand liegen die Proteine allerdings weder als gestreckte noch als regellos angeordnete Moleküle vor. In bestimmten Bereichen nehmen Proteinmoleküle unter Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen zwischen $\text{C}=\text{O}$ - und NH -Gruppen der Peptidbindungen die Gestalt einer Schraube (**α -Helix**) oder die eines **β -Faltblattes** an. Man bezeichnet dies als die Sekundärstruktur der Proteine (Abb. 1.28). Ob und welche Sekundärstruktur in einem bestimmten Molekülabschnitt ausgebildet wird, hängt von der Aminosäuresequenz ab. Somit ist also durch die Primärstruktur auch die Sekundärstruktur bereits

Abb. 1.28 Häufige Sekundärstrukturen von Proteinen. Schwarze Punkte C_α -Atome, Wasserstoffbrückenbindungen rot gestrichelt. Pfeile deuten vom N- zum C-Terminus.



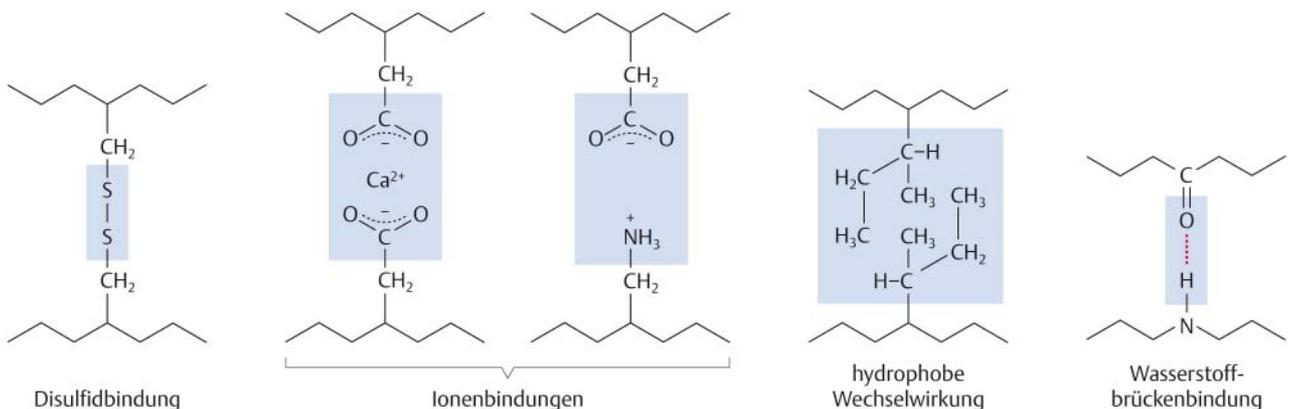
festgelegt. Neben Abschnitten mit Sekundärstrukturen weisen Proteine allerdings meist auch weniger geordnete Bereiche auf, deren Flexibilität es erlaubt, die Sekundärstrukturen in die richtige räumliche Anordnung zueinander zu bringen (Abb. 1.30).

Bei einer α -Helix bilden sich zwischen der C=O-Gruppe einer jeden Aminosäure und der benachbarten NH-Gruppe der jeweils viertnächsten Aminosäure Wasserstoffbrückenbindungen aus, die das Molekül stabilisieren. Die Aminosäurereste weisen nach außen. Die Gesamthöhe einer Windung beträgt 0,54 nm. Auf eine Windung der α -Helix entfallen 3,6 Aminosäuren, wobei jeder folgende Aminosäurerest gegenüber dem vorhergehenden um einen Winkel von 100° und in Richtung der Längsachse der Schraube um 0,15 nm verschoben ist. Die β -Faltblattstruktur entsteht durch Ausbildung von Wasserstoffbrückenbindungen zwischen C=O- und NH-Gruppen verschiedener Abschnitte der Polypeptidkette, die man als β -Stränge bezeichnet. Die Stränge eines β -Faltblatts können parallel oder antiparallel verlaufen.

Tertiärstruktur: Die asymmetrische dreidimensionale Anordnung der Peptidketten im Proteinmolekül, die Tertiärstruktur, wird durch Bindungen zwischen den Aminosäureseitenketten bestimmt. Daran können sowohl Haupt- als auch Nebervalenzen beteiligt sein (Abb. 1.29 und Box 1.3 S. 7). Je nachdem, ob es sich um polare, hydrophile (Carboxyl-, Hydroxyl-, Oxo-, Aminogruppe) oder um apolare, hydrophobe Gruppen (Methyl-, Ethyl-, Isopropyl-, Phenylrest) handelt, können folgende Bindungstypen an der Ausbildung der Tertiärstruktur beteiligt sein:

- **Kovalente Bindungen:** Die für die Tertiärstruktur vieler Proteine wichtigste, jedoch nicht in allen Proteinen gefundene Hauptvalenz ist die Disulfidbrücke $-S-S-$, die durch Dehydrierung, d. h. Abspaltung von Wasserstoff zwischen den SH-Gruppen zweier – räumlich, aber nicht unbedingt in der Sequenz! – benachbarter Cysteinreste zustandekommt. Als kovalente Bindung ist sie sehr fest und kann unter physiologischen Bedingungen nur unter Mitwirkung von Enzymen gebildet oder gelöst werden.
- **Ionische Bindungen:** Eine typische Ionenbindung ist die Brückenbindung zwischen zwei negativ geladenen Carboxylgruppen durch zweiwertige Kationen, etwa Calcium- oder Magnesium-Ionen. Obwohl derartige Bindungen relativ fest sind, können sie wegen ihrer pH-Abhängigkeit unter physiologischen Bedingungen leicht gelöst werden. Eine weitere, für die Proteinstruktur bedeutsame Bindung ist die zwischen der NH_3^+ - und der COO^- -Gruppe. Obwohl sie ebenfalls ionischen Charakters ist, ist sie weniger stabil als die Calciumbrücke.

Abb. 1.29 In Polypeptiden vorkommende Bindungstypen. Die Abstände der Polypeptidketten geben grob die „Reichweite“ der Bindungen an: Elektrostatische Bindungskräfte wirken über längere Distanzen als die übrigen Bindungen.



rakter hat, ist sie doch schwächer und entspricht eher einer Nebenvalenz.

- **Wasserstoffbrückenbindungen und Dipole:** Als Wasserstoffbrückenbindung bezeichnet man die elektrostatische Wechselwirkung zwischen einem Wasserstoffatom einerseits und einem freien Elektronenpaar eines O- oder N-Atoms, wenn sich die Gruppen bis auf eine Entfernung von 0,28 nm ($1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$) nähern. Dabei pendelt gewissermaßen die kovalente Bindung eines H-Atoms zwischen zwei elektronegativen Atomen, im vorliegenden Falle O und N. Die Wasserstoffbrückenbindungen zählen zu den Nebenvalenzen. Ihre Stärke beträgt nur etwa $\frac{1}{10}$ der einer Hauptvalenz, in gewissen Fällen sogar noch weniger. Da Wasserstoffbrücken jedoch in Proteinmolekülen gehäuft auftreten, leisten sie einen erheblichen Beitrag zur Aufrechterhaltung der Molekülstruktur. Auch durch Wechselwirkungen von Dipolen mit Dipolen, induzierten Dipolen sowie ionischen Ladungen entstehen Bindungskräfte. So können z. B. auch Hydrathüllen, die sich in den elektrischen Feldern geladener Gruppen ausbilden, zu einer Bindung beitragen.
- **Hydrophobe Bindungen:** Sie entstehen, wenn apolare Aminosäureseitenketten miteinander in Kontakt treten und sich auf diese Weise der wäßrigen Phase gewissermaßen entziehen. Sie haben ihre Ursache in **Van-der-Waals-Kräften** zwischen den apolaren Gruppen und werden stark durch das umgebende Medium beeinflusst. Da es sich nicht um Bindungen im eigentlichen Sinne handelt, spricht man heute meist von hydrophoben Wechselwirkungen. Sie sind bedeutsam zur Stabilisierung der Strukturen im Inneren globulärer Proteine, in Bereichen also, die sich durch Wasserarmut oder -freiheit auszeichnen, während die polaren Aminosäurereste bevorzugt an der Proteinoberfläche liegen und hydratisiert sind, was die gute Wasserlöslichkeit dieser Proteinklasse bedingt.

Da die Möglichkeit zur Bildung derartiger Bindungen bzw. Wechselwirkungen von der Lage der beteiligten Aminosäuren zueinander abhängt, ist auch die Tertiärstruktur bis zu einem gewissen Grade bereits durch die Aminosäuresequenz determiniert. Dennoch erfolgt die Ausbildung der Tertiärstruktur eines Proteins (man spricht etwas salopp von „Faltung“ des Proteins) und somit die Ausbildung der räumlichen Gestalt bei den meisten Proteinen spontan sehr langsam. Daher wird sie unter Mitwirkung von „Helferproteinen“, den **Chaperonen** und **Chaperoninen** (Kap. 15.9), katalytisch beschleunigt, um Mißgeschicke (Fehlfaltung, Abbau) zu verhindern.

Quartärstruktur: Die räumliche Anordnung mehrerer Peptidketten zueinander bezeichnet man als Quartärstruktur. Sie ist homogen, wenn die einzelnen Peptidketten, die Monomeren, gleichartig, bzw. heterogen, wenn sie verschieden sind. Auch am Zustandekommen der Quartärstruktur sind oft Helferproteine beteiligt. Ein Beispiel für eine Quartärstruktur stellt die Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase (RubisCO, Abb. 8.26 S. 280 und Abb. 15.44 S. 580) dar.

Nach Ausbildung der Tertiär- und ggf. Quartärstruktur kommt jedem Protein somit eine charakteristische Gestalt zu, die als **Konformation** bezeichnet wird. Grob kann man **fibrilläre** und **globuläre Proteine** unterscheiden. Fibrilläre Proteine sind unlöslich, von langgestreckter Gestalt und finden meist als Gerüstsubstanzen Verwendung, weshalb sie auch den Namen **Skleroproteine** führen. Die globulären **Sphäroproteine** sind aufgeknäult und haben eine mehr oder weniger kugelige Gestalt (Abb. 1.30). Sie sind in Wasser oder Salzlösungen löslich. In ihrem Inne-

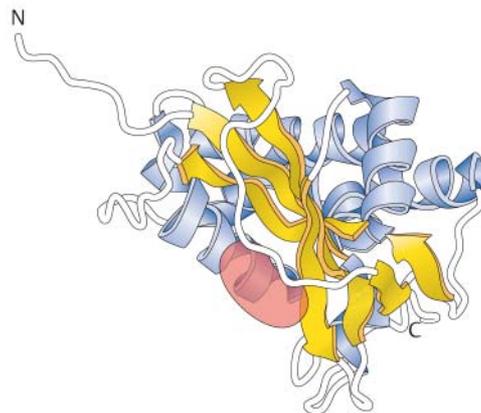


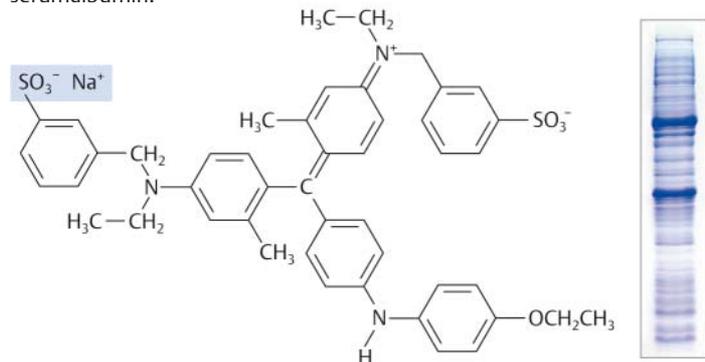
Abb. 1.30 Tertiärstruktur der Ribonuclease NW aus *Nicotiana glutinosa*. Dargestellt ist lediglich die Konformation der $-\text{NH}-\text{C}_\alpha\text{H}-\text{CO}$ -Kette des Proteins, Seitenketten der Aminosäuren sind weggelassen. α -helikale Bereiche blau, β -Stränge gelb. Die β -Stränge verlaufen antiparallel, Pfeilspitzen zeigen in C-terminale Richtung. Weniger geordnete Bereiche des Polypeptids weiß, Lage des katalytischen Zentrums rot, N Aminoterminus, C Carboxyterminus (verändert nach Kawanoi et al. 2002).

ren bildet sich ein hydrophober, wenig hydratisierter Bereich aus, die geladenen Gruppen finden sich meist an der Oberfläche. Sphäroproteine umgeben sich in wässriger Lösung mit einer erheblichen Hydrathülle, sodaß sie experimentell – z.B. bei Anwendung von Gelsiebverfahren – etwas größer erscheinen.

Viele Proteine, besonders – aber nicht nur – solche mit katalytischen Funktionen, tragen nichtpeptidische Gruppen, die sog. **prothetischen Gruppen** (griech. prosthetos, hinzugefügt). So liegen z.B. viele pflanzliche Pigmente als Chromoproteine vor, d.h. die den Farbstoffcharakter bedingende Gruppe, der Chromophor, ist als prosthetische Gruppe an ein Protein gebunden. Entsprechendes gilt für die Verbindungen von Proteinen mit Lipiden (Lipoproteine), Zuckern (Glykoproteine), Flavinresten (Flavoproteine) u.a. Generell wird in solchen Fällen das mit der prosthetischen Gruppe versehene Protein als **Holoprotein**, sein Proteinanteil ohne prosthetische Gruppe als **Apoprotein** bezeichnet.

Box 1.13 Nachweis von Proteinen

Aus der großen Zahl von Nachweismethoden für Proteine sei ein sehr empfindliches und gebräuchliches Verfahren erwähnt, welches sich sowohl zum qualitativen Nachweis von Proteinen, z.B. elektrophoretisch aufgetrennter Proteine in den Trenngelen, als auch zur quantitativen Analyse löslicher Proteine eignet. Das Verfahren beruht auf der Adsorption des in Lösung negativ geladenen aromatischen Farbstoffs **Coomassie-Brilliantblau** (s. Formel) an positiv geladene und unpolare (lipophile) Bereiche eines Proteins. In wässriger Lösung dissoziiert die Natriumsulfonatgruppe, sodaß der Farbstoff netto eine negative Ladung trägt. Coomassie-Brilliantblau bindet hauptsächlich an Arginin- und Lysinreste, daneben an die aromatischen Aminosäuren. Elektrophoresegele werden in Farbstofflösung getränkt und der nicht gebundene Farbstoff anschließend im Säuren mit Alkoholen ausgewaschen. Es erscheinen gut sichtbare, blau angefärbte Proteinbanden im Gel (Abb.). Auf der Verschiebung des Absorptionsmaximums des proteingebundenen Farbstoffs gegenüber dem gelösten Farbstoff im Säuren (von 465 nm zu 595 nm) beruht die quantitative – photometrische – Variante dieses Proteinnachweises (Methode nach Bradford). Nachteil der Adsorptionsmethode ist die von Protein zu Protein stark unterschiedliche Menge adsorbierten Farbstoffs. Manche Proteine binden Coomassie-Brilliantblau fast gar nicht, beispielsweise die Proteine D1 und D2 des Photosystems II. Das Verfahren ist also ein lediglich relatives, und man muß sich bei der quantitativen Proteinbestimmung stets auf ein Standardprotein beziehen, in der Regel Rinderserumalbumin.



Da die Proteine aus Aminosäuren aufgebaut sind, haben sie manche Eigenschaften mit diesen gemeinsam. So gibt es auch für die Proteine einen **isoelektrischen Punkt**, einen bestimmten pH-Wert, an dem sie die gleiche Anzahl positiver und negativer Ladungen tragen. An diesem Punkt sind Proteine verhältnismäßig instabil, gering hydratisiert und daher schwer löslich, und sie neigen dazu, aus der Lösung auszuflocken. In ihrer normalen zellulären Umgebung finden die Proteine jedoch in der Regel pH-Werte vor (Plus 1.7 S. 44), die von ihren jeweiligen isoelektrischen Punkten verschieden sind. Die Proteine tragen also positive oder negative Nettoladungen und besitzen demzufolge starke Hydrathüllen und eine gute Wasserlöslichkeit. Beispiel: Bei einem typischen cytoplasmatischen pH-Wert in der Nähe des Neutralpunktes (pH 7) sind Proteine mit isoelektrischen Punkten unter 7 netto negativ, solche mit isoelektrischen Punkten oberhalb von 7 netto positiv geladen. Aufgrund ihrer unterschiedlichen Nettoladungen bei vorgegebenem pH (durch eine Puffersubstanz) kann man Proteingemische in einem elektrischen Feld voneinander trennen (Elektrophorese). Auf der Bindung von Adsorptionsfarbstoffen an geladene Gruppen beruhen sehr empfindliche Nachweisverfahren für Proteine (Box 1.13).

In stark saurer Lösung werden beim Erhitzen Peptide und Proteine unter Aufnahme ebensovieler Wassermoleküle, wie bei der Peptidbildung frei wurden, gespalten (**Hydrolyse**). Das macht man sich bei der Ermittlung der Aminosäurezusammensetzung von Proteinen zunutze. Der enzymatische Proteinabbau erfolgt durch hydrolytische Enzyme, **Proteasen** und **Peptidasen**, von denen jeder Organismus viele verschiedene besitzt (Plus 1.6). Es versteht sich, daß Kontrollmechanismen dafür sorgen müssen, daß Proteine nur zum geeigneten Zeitpunkt hydrolytisch gespalten werden. So sorgen bestimmte Proteasen für den raschen Abbau falsch gefalteter Proteine am Ort ihrer Bildung. Korrekt gefaltete Proteine werden erst wenn erforderlich in einem komplizierten Prozeß hydrolysiert. Dazu werden die zum Abbau durch das **26S-Proteasom** bestimmten Proteine unter Beteiligung regulatorischer Proteine mit einer Oligo-Ubiquitin-Sequenz versehen (Abb. 15.40 S. 571).

Polysaccharide

Polysaccharide sind aus Monosaccharidbausteinen aufgebaut, die glykosidisch miteinander verbunden sind. Ihre Bezeichnungen werden mit der Endung „-an“ gebildet. Glucane sind demnach aus Glucose aufgebaut, Galactane aus Galactose; allgemein spricht man auch von Glykanen. **Homoglykane** bestehen nur aus einer, **Heteroglykane** aus mehreren Sorten von Monosacchariden. Ein Galactomannan z. B. ist ein Heteroglykan, welches aus Galactose und Mannose aufgebaut ist.

Häufig liegen [1→4]-glykosidische Bindungen vor, doch sind andere Bindungstypen, wie etwa die [1→3]-Bindungen, keineswegs selten. In beiden Fällen zeigen die Polysaccharidmoleküle die bereits erwähnte Polarität zwischen einem reduzierenden und einem nichtreduzierenden Ende. Auch Verzweigungen, meist vom [1→6]-Typus, kommen vor. Möglichkeiten einer Variabilität liegen somit in der Verwendung verschiedener Zuckermoleküle als Bausteine, in der Art der Verknüpfung der Glieder und in der Kettenlänge. Die potentielle Vielfalt der Polysaccharide ist also ebenfalls groß. Allerdings bestehen die Moleküle der Heteroglykane aus verhältnismäßig kleinen, sich periodisch wiederholenden Einheiten, und von den theoretisch möglichen Bindungstypen kommt nur eine be-

Plus 1.6 Inteine

Eine überraschende Eigenschaft einiger weniger Proteine kennt man erst seit kurzem: Das „reife“ Protein wird durch enzymatische Entfernung eines **internen Proteinabschnitts (Intein)**, gefolgt von erneuter Zusammenfügen der nach Entfernung des Inteins verbleibenden **externen Proteinabschnitte (Exteine)**, gebildet. Das Intein kann seinerseits eine enzymatische Aktivität aufweisen. So wird z. B. die 69-kDa-Untereinheit der vakuolären H⁺-ATPase der Bäckerhefe (*Saccharomyces cerevisiae*) durch Herausspleißen eines 50-kDa-Inteins aus einer 119-kDa-Vorstufe gebildet. Das Intein besitzt enzymatische Aktivität als sequenzspezifische DNA-Endonuclease, ist also in der Lage, im Inneren von DNA-Molekülen an ganz bestimmten DNA-Sequenzen den DNA-Doppelstrang hydrolytisch zu spalten.

grenzte Anzahl tatsächlich vor. Ihre Vielfalt ist also, gemessen an jener der Proteine und Nucleinsäuren, ungleich geringer. Die Polysaccharide werden von den Pflanzen überwiegend als Gerüst- und Speichersubstanzen benutzt.

Strukturpolysaccharide: Die **Cellulose** ist ein $[\beta 1 \rightarrow 4]$ -Glucan, d. h. ihre Makromoleküle sind aus β -D-Glucopyranosemolekülen aufgebaut, die in $[\beta 1 \rightarrow 4]$ -glykosidischer Bindung verknüpft sind (Abb. 1.31). Formal betrachtet ist der Grundbaustein das Disaccharid Cellobiose. Da in der $[\beta 1 \rightarrow 4]$ -glykosidischen Bindung benachbarte Monomere jeweils um 180° um die Längsachse gedreht vorliegen, entstehen langgestreckte, unverzweigte Fadenmoleküle. Diese können mehrere tausend Glucosemoleküle umfassen. Die höchsten bisher gefundenen Werte liegen bei 15 000, was einer Molekülmasse von etwa 2,5 Millionen Da entspricht. Da ein Glucosemolekül in der Kette einen Raum von etwa 0,5 nm beansprucht, ergibt dies eine Moleküllänge von etwa 7,5 μm .

Cellulose kommt in Zellwänden vor und ist das mengenmäßig bedeutsamste pflanzliche Strukturpolysaccharid. Auch einige Pilze, z. B. die Oomyceten, besitzen cellulosehaltige Zellwände, ansonsten bilden Pilze als charakteristisches Strukturpolysaccharid der Zellwände **Chitin**, welches aus $[\beta 1 \rightarrow 4]$ -glykosidisch verbundenen N-Acetylglucosamin-Monomeren besteht, also einen formal der Cellulose verwandten Aufbau besitzt (Abb. 1.32). Bei einigen Pilzen findet sich $[\beta 1 \rightarrow 3]$ -Glucan als Wandsubstanz. Bei Algen wurden als Strukturpolysaccharide u. a. $[\beta 1 \rightarrow 4]$ -Mannane und $[\beta 1 \rightarrow 3]$ -Xylane mit Mannose bzw. Xylose als Baustein gefunden. Wegen der fädigen Gestalt ihrer Moleküle sind alle diese Polysaccharide als Gerüstsubstanz hervorragend geeignet. Näheres zum Aufbau pflanzlicher Zellwände findet sich in Kap. 2.7.2.

In der **Kallose** liegen β -D-Glucosemoleküle in $[\beta 1 \rightarrow 3]$ -Bindungen vor. Die offenbar unregelmäßige Konformation der Glucosekette hat zur Folge, daß die Kallose keine kristalline Struktur zeigt und amorph erscheint (Abb. 2.23 S. 78). Kalloseablagerungen dienen dem schnellen Verschluß von Poren, z. B. von Plasmodesmen nach mechanischen Verletzungen oder von Siebporen im Phloem (Abb. 3.15 S. 114). Bei der Resistenz von Pflanzen gegen pathogene Pilze spielen Kalloseablagerungen an der Infektionsstelle ebenfalls eine wichtige Rolle.

Auch saure Polysaccharide, deren Monosaccharidbausteine die **Uronsäuren** (S. 21) sind, kommen im Pflanzenreich häufig vor. Die Galacturonsäure ist der Hauptbestandteil der in Mittellamellen und primären Zell-

Abb. 1.31 Ausschnitt aus dem Cellulosemolekül.

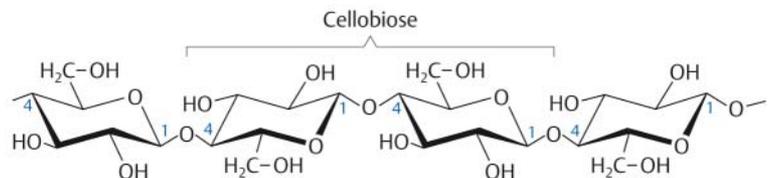
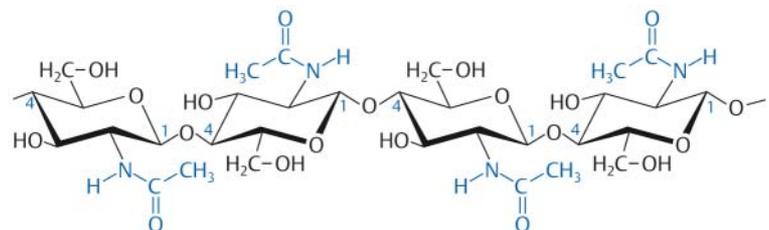


Abb. 1.32 Ausschnitt aus dem Chitinmolekül. Die Unterschiede zur Cellulose sind blau markiert.



wänden (S. 89) zu findenden Pektine, während die Alginsäure der Braunalgen, die bis zu 40% der Trockensubstanz von deren Zellwänden ausmachen kann, aus Mannuronsäure und Guluronsäure besteht. Einige Zellwandpolysaccharide der Algen tragen auch Sulfatgruppen, z. B. Agar, ein aus Agarose und Agaropektin bestehendes Heteropolysaccharid in der Zellwand von Rotalgen, welches zudem Zucker der L-Reihe, z. B. L-Galactose, enthält. Letztere trägt auch die Sulfatgruppen.

Speicherpolysaccharide: Das wichtigste Speicherpolysaccharid der Pflanzen – die **Stärke** – ist ebenfalls aus D-Glucopyranose aufgebaut, jedoch findet sich hier das α -Anomer (Abb. 1.33). Stärke besteht aus den zwei Komponenten Amylose und Amylopektin, die in wechselnden Anteilen vorliegen können. **Amylose** ist linear gebaut, alle Monomere liegen in $[\alpha 1 \rightarrow 4]$ -glykosidischer Bindung vor, etwa 200–1 000 pro Molekül. Die sterischen Verhältnisse an der glykosidischen Bindung bewirken, daß Amylosemoleküle nicht langgestreckt sind wie die Cellulosemoleküle, sondern gleichmäßig schraubig gewunden, wobei jede Windung etwa sechs Glucosemoleküle umfaßt. Amylase ist in heißem Wasser löslich (Wäschestärke!) und ist die Komponente, auf die der Jod-Stärketest anspricht (Box 1.14).

Die zweite Komponente der Stärke ist das verzweigt gebaute **Amylopektin**, in dem die D-Glucose-Monomere sowohl $[\alpha 1 \rightarrow 4]$ - als auch $[\alpha 1 \rightarrow 6]$ -glykosidisch verknüpft sind. Die $[\alpha 1 \rightarrow 6]$ -glykosidischen Bindungen sind die Verzweigungsstellen des Moleküls, auf etwa 25 $[\alpha 1 \rightarrow 4]$ -

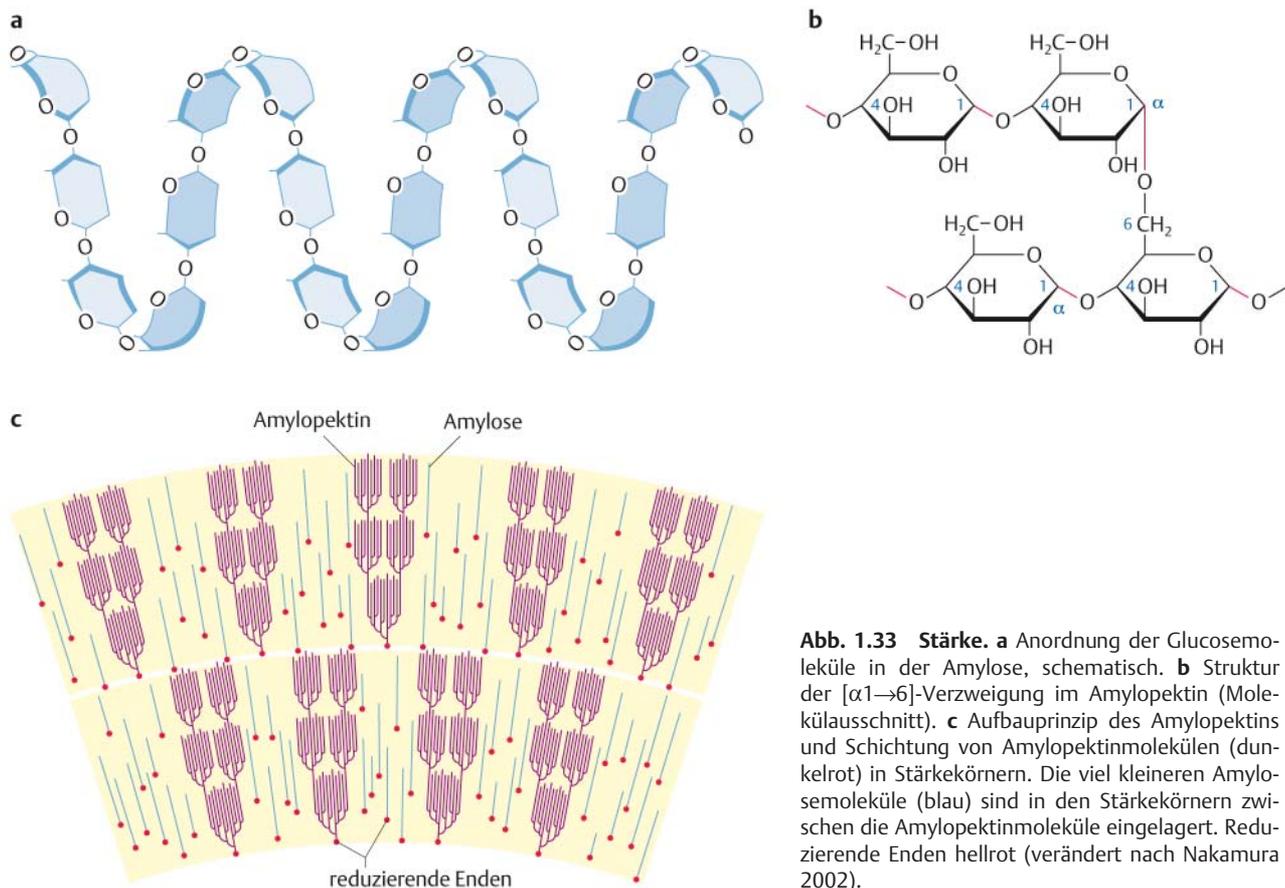


Abb. 1.33 Stärke. **a** Anordnung der Glucosemoleküle in der Amylose, schematisch. **b** Struktur der $[\alpha 1 \rightarrow 6]$ -Verzweigung im Amylopektin (Molekülausschnitt). **c** Aufbauprinzip des Amylopektins und Schichtung von Amylopektinmolekülen (dunkelrot) in Stärkekörnern. Die viel kleineren Amylosemoleküle (blau) sind in den Stärkekörnern zwischen die Amylopektinmoleküle eingelagert. Reduzierende Enden hellrot (verändert nach Nakamura 2002).

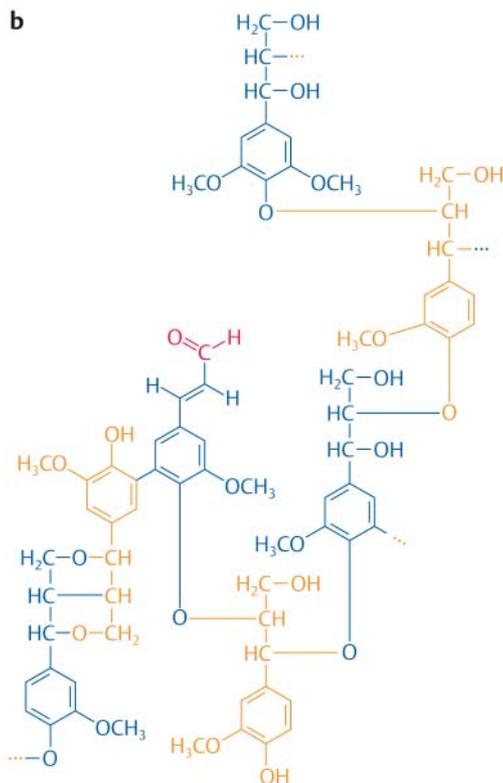
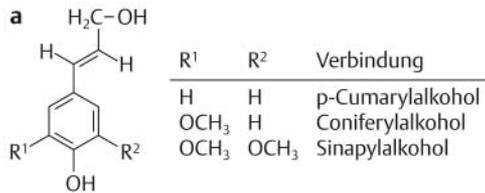
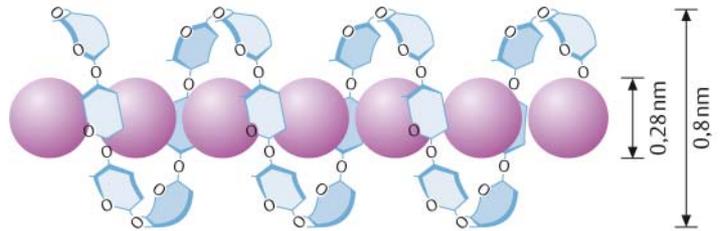


Abb. 1.34 Lignin. **a** Zimtalkohol-Bausteine des Lignins. **b** Konstitutionsschema des Lignins in ebener Projektion. Die einzelnen Zimtalkohol-Monomere sind abwechselnd gelb und blau dargestellt; nur ein Teil möglicher Bindungstypen ist eingezeichnet. Phloroglucin (Box 1.15) reagiert mit Carbonylgruppen (rot) des Lignins.

Box 1.14 Stärkenachweis

Stärke lässt sich sehr spezifisch mit Jod-Kaliumjodid-Lösung (Lugolsche Lösung) nachweisen. Man spricht auch vom **Jod-Stärketest**. Der Test weist Amylose nach und beruht auf der Lichtabsorption der Jod-Amylose-Komplexe, die sich durch Einlagerung von Ketten von Jodatomen in die helikal gebauten Amylosemoleküle ergeben (Abb.). Stärke färbt sich dadurch tiefblau. Der Test ist besonders zum Nachweis der Stärke in Geweben geeignet. Da die Jod-Kaliumjodid-Lösung schlecht durch Membranen dringt, ist es zweckmäßig, Gewebeschritte kurzzeitig in heißes Wasser zu tauchen oder sie kurz mit heißem Alkohol zu übergießen, bevor die Lugolsche Lösung aufgeträufelt wird. Intakte Blätter kocht man in siedendem Alkohol, bis sie chlorophyllfrei sind, und taucht sie dann in die Jod-Kaliumjodid-Lösung ein (Abb. 8.23 S. 277).



kommt eine $[\alpha 1 \rightarrow 6]$ -Bindung. Amylopektinmoleküle sind aus 2000–10000 Monomeren aufgebaut und besitzen eine baumförmige Struktur. Ausgeprägte helikale Bereiche sind nicht vorhanden, weshalb der Jod-Stärketest negativ ausfällt. Amylopektin ist unlöslich in heißem Wasser und verkleistert in der Hitze, eine beim Backen erwünschte Eigenschaft. Die Verzweigungsstruktur des Amylopektins wird im Verlaufe der Biosynthese schichtweise aufgebaut, daher die Schichtung der Stärkekörner (Abb. 2.32 S. 88). Die Bildung der Stärke erfolgt in den Chloroplasten bei intensiver Photosynthese (S. 46) und in Leukoplasten von Speichergeweben. Stärkebildende Leukoplasten werden auch als Amyloplasten bezeichnet (S. 46).

Die Stärke ist als Gerüstsubstanz ungeeignet, da sich ihre Moleküle, im Unterschied zur Cellulose, nicht untereinander durch Wasserstoffbrücken stabilisieren (Abb. 2.39f S. 95). Sie gibt jedoch der Pflanze die Möglichkeit, die als Energiovorrat wertvolle Glucose ohne größere Veränderungen am Molekül in eine unlösliche und damit osmotisch unwirksame Form zu überführen, aus der sie sich jederzeit wieder mobilisieren lässt (Kap. 8.1.2).

Neben der Stärke finden im Pflanzenreich noch weitere Polysaccharide als Reservestoffe Verwendung. Das **Glykogen**, das bei Bakterien, Cyanobakterien und Pilzen vorkommt, ist ebenfalls ein $[\alpha 1 \rightarrow 4, \alpha 1 \rightarrow 6]$ -Glucan, doch sind seine Moleküle noch stärker verzweigt als die des Amylopektins, sie besitzen eine stark hydratisierte, globuläre Gestalt. Glykogen ist daher wasserlöslich. Bei den in Algen vorkommenden Kohlenhydraten Laminarin, Leukosen (= Chrysolaminarin) und Paramylon sind die Glucosmoleküle durch $[\beta 1 \rightarrow 3]$ -Bindungen verknüpft. Zusätzlich kommen bei den beiden erstgenannten vereinzelt auch $[1 \rightarrow 6]$ -Bindungen vor. Sie sind also schwach verzweigt. Die Moleküle des für einige Höhere Pflanzen charakteristischen **Inulins** entstehen aus Saccharose durch Anfügen von ca. 30–40 weiteren Fructoseeinheiten.

Lignin

Cellulose und Lignin bilden zusammen das **Holz**. Lignineinlagerung in pflanzliche Zellwände findet sich außer im Holz jedoch auch in anderen Geweben, die der Festigung dienen (Kap. 3.3.1).

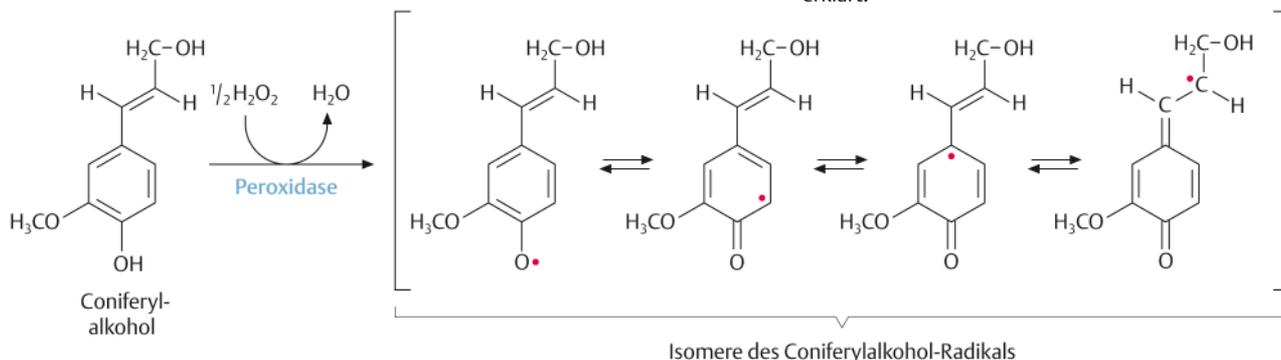
Im Unterschied zu allen anderen bisher besprochenen Polymeren, die einen sehr regelmäßigen Aufbau aufweisen, besitzt Lignin keine definierte Struktur, es lässt sich bestenfalls ein Konstitutionsschema angeben (Abb. 1.34). Der Grund ist darin zu sehen, daß die monomeren Bausteine, die **Zimtalkohole**, bei der Bildung des Lignins enzymatisch in Radikale überführt werden (Abb. 1.35), die dann untereinander, aber auch mit den übrigen Zellwandkomponenten, unter Ausbildung kovalenter Bindungen verschiedenster Typen reagieren. So entsteht ein amorphes Polymer von riesigen Ausmaßen, welches seinerseits mit den Makromolekülen in seiner Umgebung verbunden ist. Jedes Ligninmolekül ist einmalig auf der Welt. Es wächst u. U. (z. B. bei den Mammutbäumen) über Hunderte von Jahren. Ligninmoleküle sind die größten Moleküle der Erde. Holz hat man sich wie Stahlbeton vorzustellen: Die Cellulosestränge sind in eine Matrix aus Lignin eingebettet. Holz ist daher sowohl sehr druckstabil (bedingt durch das Lignin) als auch biege- und zugstabil (bedingt durch die Cellulosestränge) und somit elastisch verformbar. Die gewaltigen Dimensionen einiger Pflanzen, man denke an die über hundert Meter hohen Mammutbäume Kaliforniens, sind ohne diese Eigenschaften des Holzes undenkbar. Lignifizierte (verholzte) Zellwände lassen sich mit Phloroglucin-HCl nachweisen (Box 1.15).

Neben dem p-Cumarylalkohol dienen zwei mit diesem verwandte Zimtalkohole zum Ligninaufbau: Coniferylalkohol und Sinapylalkohol (Abb. 1.34). Ersterer besitzt eine, letzterer zwei Methoxygruppen ($\text{CH}_3\text{O}-$) in Nachbarstellung zu der aromatischen OH-Gruppe. Alle Zimtalkohole leiten sich vom Phenylalanin ab (Kap. 12.2.1). Sie liegen im Lignin verschiedener Pflanzengruppen in unterschiedlichen Mengenverhältnissen vor. So kommt im Lignin von Gymnospermen Coniferylalkohol, von dikotylen Angiospermen Sinapylalkohol und im Lignin der Poaceen p-Cumarylalkohol in besonders hohen Anteilen vor.

Die radikalischen Ligninvorstufen sind chemisch sehr aggressiv, das sich bildende Polymer ist wasserunlöslich. Deshalb wird Lignin in situ, d. h. am Ort seiner Verwendung, aufgebaut, also extrazellulär in den zu verholzenden Zellwänden. Die Zimtalkoholvorstufen werden dazu als wasserlösliche Glykoside aus den Zellen in den Zellwandbereich abgegeben (Abb. 1.13c S. 20). Lignin ist enzymatisch nur schwer abbaubar und dient somit nicht nur der Festigung, sondern ist zudem ein idealer Schutzstoff beispielsweise gegen eindringende Mikroorganismen.

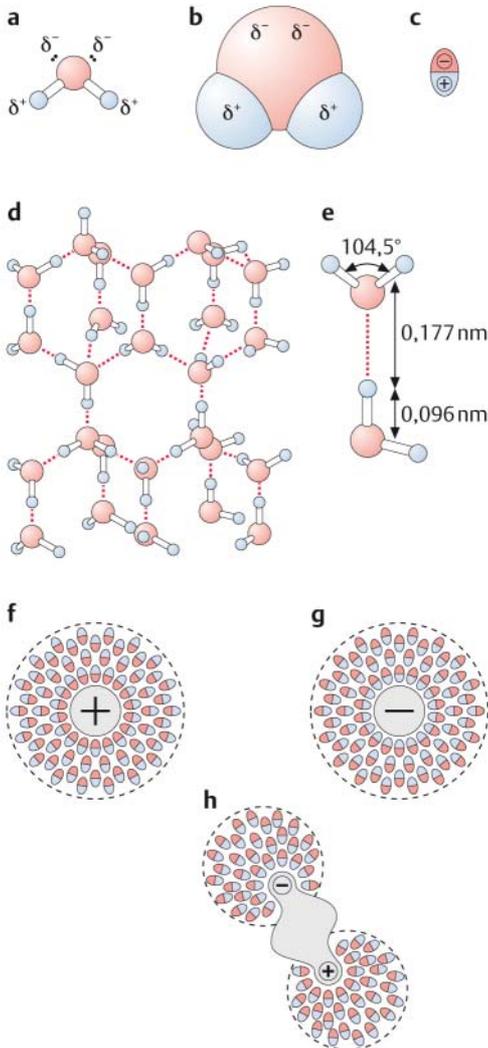
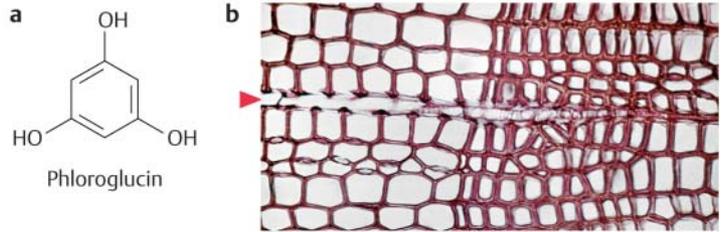
Abb. 1.35 Bildung der Zimtalkohol-Radikale.

Die Radikalbildung wird durch zellwandgebundene Peroxidasen katalysiert. Für die Darstellung wurde als Beispiel der Coniferylalkohol gewählt. Ein ungepaartes Elektron (roter Punkt) kann an verschiedenen Stellen des Moleküls auftreten, was die Vielfalt der im Lignin anzutreffenden Bindungstypen erklärt.



Box 1.15 Ligninnachweis

Lignifizierte Zellwände färben sich in stark saurer Lösung in Gegenwart von Phloroglucin (Abb. a) rot, gezeigt am Beispiel des Holzes von *Pinus silvestris* nach Behandlung mit Phloroglucin-HCl (Abb. b). Man beachte die nicht verholzten Wände der Markstrahlzellen mit Fenstertüpfeln (Pfeil). Die Reaktion beruht auf der Bildung von Acetalen bzw. Ketalen der Carbonylgruppen des Lignins (Abb. 1.34b) mit den phenolischen OH-Gruppen des Phloroglucins.



1.4 Wasser

Wasser (H_2O) mit seinen besonderen Eigenschaften ermöglicht erst die den Lebensprozessen zugrundeliegenden chemischen Reaktionen. Aufgrund seines hohen Dipolmomentes ist das Wassermolekül ausgesprochen polar. Wassermoleküle ordnen sich daher um Ionen und polare Gruppen und bilden so Hydrathüllen um diese aus, wodurch Ionen und polare Moleküle in Lösung gehalten werden. Weiterhin bilden Wassermoleküle untereinander und zu anderen polaren Gruppen Wasserstoffbrückenbindungen aus. Die dadurch bedingten hohen Kohäsions- und Adhäsionskräfte der Wassermoleküle sind entscheidend für den Wassertransport in der Pflanze.

In den meisten Geweben ist Wasser die dominierende Substanz. Sein Anteil an der Masse kann über 90% betragen und ist nur in sehr stark austrocknenden Strukturen deutlich niedriger, in reifen Samen z. B. vielfach unter 10%.

Wasser, das Dihydrid des Sauerstoffs (Abb. 1.36), weist eine Reihe von besonderen Eigenschaften auf, die es als Medium der Evolution des Lebens und als universelles Lösungsmittel der Organismen besonders geeignet machen. Wegen der starken Elektronegativität des Sauerstoffs im Vergleich zum Wasserstoff ist die Sauerstoff-Wasserstoffbindung stark polarisiert, die Bindungselektronen halten sich bevorzugt näher beim Atomkern des Sauerstoffs als bei dem des Wasserstoffs auf. Im Wassermolekül trägt daher der Sauerstoff eine negative Partialladung, die beiden Wasser-

Abb. 1.36 Wasserstruktur und Hydratation. a) Kugel-Stab-Modell und b) Kalottenmodell des Wassermoleküls (δ^-/δ^+ -Partialladungen). c) Darstellung des Wassermoleküls als elektrischer Dipol. d) Anordnung von Wassermolekülen im kristallinen Eis. e) Bindungslängen der kovalenten O-H-Bindung und der Wasserstoffbrückenbindung (rot gepunktet) zwischen Wassermolekülen. f) Kation mit Hydrathülle. g) Anion mit Hydrathülle. h) Hydratisiertes, elektroneutrales Teilchen mit Dipolcharakter.

stoffatome je eine positive Partialladung. Das Wassermolekül ist demnach ein starker Dipol. Die Dipole des Wassers ordnen sich um positive oder negative Ionen unter Ausbildung von **Hydrathüllen** an. Dadurch schirmen sie die Ladungen der Ionen ab, sodaß diese untereinander keine Ionenbindungen eingehen, also in Lösung bleiben. Der Vorgang heißt **Hydratation**. Hydrathüllen, allerdings schwächere, bilden sich auch um andere Moleküldipole, also um polare funktionelle Gruppen, z.B. Hydroxylgruppen.

Das Sauerstoffatom im Wassermolekül besitzt zwei freie Elektronenpaare. Diese können mit den partiell positiv geladenen Wasserstoffatomen anderer Wassermoleküle in Wechselwirkung treten, es bilden sich **Wasserstoffbrücken** aus (Abb. 1.36d, e). Im festen Zustand (Eis) ist jedes Sauerstoffatom von 4 Wasserstoffatomen umgeben, Eis besitzt eine geordnete Kristallstruktur (Abb. 1.36d). Beim Schmelzen wird nur ein geringer Teil der Wasserstoffbrücken gelöst: Im flüssigen Wasser ist im Mittel jedes Sauerstoffatom immer noch von 3,4 Wasserstoffatomen umgeben. Dies ist der Grund für die starke Kohäsion der Wassermoleküle untereinander und, dadurch bedingt, die sehr hohe molare Verdampfungsenthalpie (Kap. 6.1.3), aber auch die hohe Oberflächenspannung des Wassers. Eis bildet sich bei 0 °C und besitzt eine geringere Dichte als Wasser bei +4 °C, der Temperatur, bei der Wasser sein Dichtemaximum aufweist. Daher frieren Gewässer von oben, und nicht vom Grunde her zu, eine wesentliche Lebensbedingung. Auch die hohe Verdampfungstemperatur des Wassers hat ihren Grund in der Adhäsion der Wassermoleküle untereinander.

Die Eigenschaft des Wassers, viele ionische und polare Substanzen lösen zu können, also gleichzeitig ein breites Spektrum verschiedenster Moleküle gelöst zu enthalten und bei recht hohen Temperaturen noch flüssig zu sein, hat sicher erheblich zur Entstehung organischer Verbindungen in den heißen Urmeeren beigetragen. Zum Vergleich: Hätte die Erde einen Urozean aus dem Dihydrid des dem Sauerstoff ähnlichsten Elements Schwefel, also einen Schwefelwasserstoffozean (H_2S) ausgebildet, so wäre dieser nur bei einer Temperatur unterhalb des Siedepunkts von etwa -85 °C flüssig geblieben, einer Temperatur, die kaum genug Anregungsenergie für chemische Prozesse geliefert hätte und bei der Leben, wie wir es auf der Erde kennen, nicht stattfinden könnte. Derart tiefe Temperaturen wurden in der Erdgeschichte vermutlich auch nie erreicht.

Da trotz der starken Wechselwirkungen der Wassermoleküle untereinander die Viskosität des Wassers gering ist, muß man annehmen, daß die Wasserstoffbrücken sehr rasch immer wieder gelöst und neu gebildet werden.

Wassermoleküle bilden Wasserstoffbrücken allerdings auch mit funktionellen Gruppen nucleophilen Charakters anderer Moleküle aus, insbesondere mit Stickstoff- und Sauerstoffatomen (Abb. 1.37). Darauf beruht die starke Adhäsion der Wassermoleküle an polare Strukturen z.B. von Zellwänden (wichtig u. a. für den Wassertransport in Xylemgefäßen, Kap. 7.4).

Wasser ist schwach dissoziiert (Box 1.16 und Plus 1.7). Da „nackte“ Protonen ein sehr großes elektrisches Feld haben und in wäßrigen Systemen mit einem Molekül H_2O zu H_3O^+ (Hydronium-Ion) reagieren, dissoziiert das Wasser nicht nach der Gleichung $H_2O \rightarrow H^+ + OH^-$, sondern nach der Gleichung $2 H_2O \rightarrow H_3O^+ + OH^-$, also in Hydronium- und Hydroxyl-Ionen. Allerdings spricht man oft vereinfachend von Wasserstoff-Ionen. Die Hydroxyl-Ionen liegen ebenfalls in hydratisierter Form vor. Tatsächlich existiert ein einzelnes H_3O^+ -Ion in wäßriger Lösung nur sehr kurze Zeit (etwa 2,2 ps, 1 ps = 10^{-12} s), da das Proton sehr leicht von einem

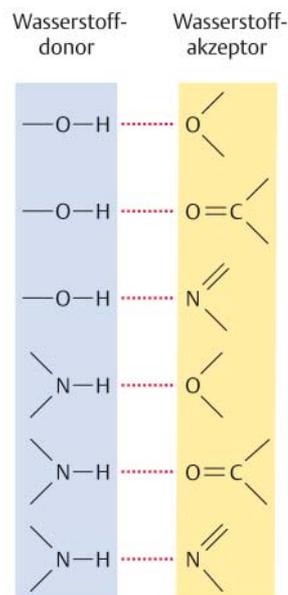


Abb. 1.37 Wasserstoffbrückenbindungen.

Dargestellt sind in organischen Verbindungen häufig anzutreffende Strukturelemente und die H-Brücken, die sich bei genügend kleinem Abstand der Gruppen zwischen ihnen ausbilden (vgl. auch Abb. 1.24c S. 28).

Plus 1.7 pH-Werte in Zellen

Verschiedene Zellkompartimente weisen jeweils charakteristische pH-Werte und somit unterschiedliche Wasserstoff-Ionenkonzentrationen auf.

Kompartiment	typischer pH-Bereich
Cytoplasma	7,0–7,5
Vakuoleninhalt	2,5–5,0
Zellwandbereich	4,5–6,0
Chloroplasten, belichtet	
Stroma	8,0–9,0
Thylakoidmembran	4,0–5,0

Box 1.16 pH-Wert

Wasser dissoziiert nach der Gleichung $2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_3\text{O}^+ + \text{OH}^-$. Im Gleichgewicht dieser Reaktion gilt das Massenwirkungsgesetz:

$$K_1 = \frac{[\text{H}_3\text{O}^+] \cdot [\text{OH}^-]}{[\text{H}_2\text{O}] \cdot [\text{H}_2\text{O}]} \quad (\text{Gl. 1})$$

Nun kann man in Gl. 1 formal durch $[\text{H}_2\text{O}]$ dividieren und erhält so die einfachste Form des Ausdrucks (Gl. 2):

$$K_2 = \frac{[\text{H}^+] \cdot [\text{OH}^-]}{[\text{H}_2\text{O}]} \text{ mol l}^{-1} \quad (\text{Gl. 2})$$

In Worten: Das Produkt der Konzentrationen der Wasserstoff-Ionen $[\text{H}^+]$ und der Hydroxyl-Ionen $[\text{OH}^-]$, dividiert durch die Wasserkonzentration $[\text{H}_2\text{O}]$, ist konstant. Allerdings liegt nur ein sehr kleiner Teil der Wassermoleküle dissoziiert vor, d. h. die Konzentration des Wassers (55,5 mol l^{-1} bei 20 °C) bleibt bei der Dissoziation praktisch unverändert, man kann sie daher in die Konstante aus Gl. 2 einrechnen und erhält so das **Ionenprodukt des Wassers**:

$$K_3 = [\text{H}^+] \cdot [\text{OH}^-] = 10^{-14} \text{ (mol l}^{-1})^2 \quad (\text{Gl. 3})$$

In reinem Wasser ist also die Konzentration an Wasserstoff-Ionen (eigentlich Hydronium-Ionen, s. o.) gleich der Konzentration an Hydroxyl-Ionen, beide Konzentrationen betragen $10^{-7} \text{ mol l}^{-1}$.

Man definiert nun den **pH-Wert** als den negativen dekadischen Logarithmus der Wasserstoff-Ionenkonzentration ($\text{pH} = \text{pondus Hydrogenii}$), den **pOH-Wert** entsprechend als den negativen dekadischen Logarithmus der Hydroxyl-Ionenkonzentration. Für reines Wasser gilt also:

$$\text{pH} = \text{pOH} = 7 \text{ und entsprechend } \text{pH} + \text{pOH} = 14.$$

Durch Zugabe von Säuren oder Basen verändert sich der pH-Wert. Im Alkalischen steigt der pH-Wert über den Wert 7, im Säuren fällt er unter den Wert 7. Immer gilt jedoch $\text{pH} + \text{pOH} = 14$.

Beispiel: Durch Zugabe von Essigsäure sinke der pH-Wert einer wäßrigen Lösung auf den Wert 3 ab. Damit nimmt pOH den Wert 11 an. Das bedeutet, die Konzentration der Wasserstoff-Ionen in der verdünnten Essigsäurelösung beträgt bei pH 3: $10^{-3} \text{ mol l}^{-1} = 1 \text{ mmol l}^{-1}$, die der Hydroxyl-Ionen beträgt bei pOH 11: $10^{-11} \text{ mol l}^{-1} = 10 \text{ pmol l}^{-1}$.

auf ein anderes H_2O -Molekül übertragen wird. Hierbei wird jedoch nicht eigentlich ein Proton bewegt, sondern es springt lediglich die Bindung um. Wiederholt sich dieser Vorgang über eine Kette von Wassermolekülen, so resultiert ein scheinbarer Protonentransport der jedoch in Wirklichkeit nur eine Verschiebung von Ladungen ist. Dies erklärt die hohe Geschwindigkeit, mit der Protonen „transportiert“ werden können, was für die Lebensvorgänge von großer Bedeutung ist.

2 Zellstruktur

Die kleinste selbständig lebensfähige morphologische Einheit ist der Protoplast, d. h. der mit einer selektiv permeablen Zellmembran versehene und durch sie gegen die Umgebung abgegrenzte und mit ihr im stofflichen Austausch stehende plasmatische Inhalt einer Zelle. Zwar können bestimmte Zellkomponenten auch außerhalb des Organismus noch gewisse biochemische Leistungen vollbringen, doch ist die Fähigkeit zur Steuerung und Koordinierung dieser Vorgänge an die Organisation der Zelle gebunden. Wird sie zerstört oder werden Grundorganellen aus ihr entfernt, verliert sie die Fähigkeit zu leben.

Über die Evolution der ersten zellulär organisierten Lebewesen (Eobionten, Protobionten) gibt es nur Hypothesen. Sie fand in einem Zeitraum von nahezu 500 Millionen Jahren – vom Auftreten erster Makromoleküle vor etwa 4 Milliarden Jahren bis zu den ersten fossil nachweisbaren Zellen vor ca. 3,5 Milliarden Jahren – statt. Diese ersten fossil nachweisbaren Zellen besaßen allerdings noch keine Zellkerne (Prokaryoten). Einzelzellige Organismen mit Zellkernen (einzellige Eukaryoten) sind erst vor etwa 1,5 Milliarden Jahren entstanden, eukaryotische Vielzeller vor etwa 1 Milliarde Jahren. Die Eucyte ist im Gegensatz zu der intern wenig gegliederten Procyte durch viele spezialisierte Organellen in unterschiedliche Reaktionsräume (Kompartimente) mit jeweils charakteristischen Aufgaben unterteilt.

In diesem und dem folgenden Kapitel steht zunächst die pflanzliche Eucyte im Mittelpunkt: in diesem Kapitel ihre Grundstruktur, in Kapitel 3 ihre mannigfaltigen Spezialisierungen. Die Darstellung der Organisationsformen der Pflanzen in Kapitel 4 wird dann Gelegenheit geben, einen Blick auf die Evolution der Zelle (und damit des Lebens) und die Entstehung hochentwickelter prokaryotischer und eukaryotischer Zellen zu werfen.

Zellstruktur

- 2.1 Übersicht über die Zellbestandteile ... 47**
- 2.2 Struktur des Cytoplasmas ... 48**
- 2.3 Cytoplasmatische Einschlüsse ... 51**
 - 2.3.1 Cytoskelett ... 51
 - Mikrotubuli ... 53
 - Mikrofilamente ... 55
 - 2.3.2 Ribosomen ... 57
- 2.4 Biomembranen ... 59**
 - 2.4.1 Chemische Zusammensetzung ... 59
 - 2.4.2 Membranmodelle ... 61
 - 2.4.3 Funktionen von Biomembranen ... 65
- 2.5 Das System der Grundmembranen ... 66**
 - 2.5.1 Endoplasmatisches Reticulum ... 67
 - 2.5.2 Golgi-Apparat ... 68
 - 2.5.3 Plasmalemma und Tonoplast ... 69
 - 2.5.4 Zellkern ... 70
 - 2.5.5 Microbodies ... 73
 - 2.5.6 Vesikelfluß im System der Grundmembranen ... 74
 - 2.5.7 Plasmodesmen ... 77
- 2.6 Semiautonome Zellorganellen ... 79**
 - 2.6.1 Mitochondrien ... 79
 - 2.6.2 Plastiden ... 81
 - Chloroplasten ... 83
 - Chromoplasten ... 86
 - Leukoplasten ... 87
- 2.7 Zellwand ... 88**
 - 2.7.1 Chemie der Zellwand ... 88
 - 2.7.2 Aufbau der Zellwand ... 94

2.1 Übersicht über die Zellbestandteile

In diesem Kapitel wird als Grundtypus einer Pflanzenzelle die **meristematische Zelle** (Abb. 2.1) mit ihren Organellen behandelt, den Zellspezialisierungen ist Kapitel 3 gewidmet. Die Pflanzenzelle ist von einer **Zellwand** umgeben, die bei allen Höheren Pflanzen Cellulose enthält. Bei Niederen Pflanzen kommen bisweilen cellulosefreie Zellwände vor, bei den Prokaryoten ist dies stets der Fall, bei den Pilzen meist, aber daneben finden sich auch Pilzgruppen mit cellulosehaltigen Zellwänden, z. B. die Oomyzeten (Plus 20.8 S. 827).

An die Zellwand grenzt die Zellmembran, das **Plasmalemma**. Die Hauptmasse des Protoplasten macht das Grundplasma (Protoplasma, **Cytoplasma**) aus, das zahlreiche Einschlüsse verschiedener Natur und eine Vielzahl von Zellorganellen enthält, die in zwei Gruppen eingeteilt werden können:

Organellen mit einfacher Biomembran: das endoplasmatische Reticulum und sämtliche davon abgeleitete Organellen, nämlich Vakuole, Dictyosomen, die Kernhülle mit dem von ihr umschlossenen Bezirk, beide zusammen als Zellkern bezeichnet, Peroxisomen und Glyoxysomen sowie verschiedene Populationen kleiner Membranvesikel. Auch das Plasmalemma stammt vom endoplasmatischen Reticulum ab und ist somit diesem System von Grundmembranen zuzuordnen, ebenso wie die Oleo-

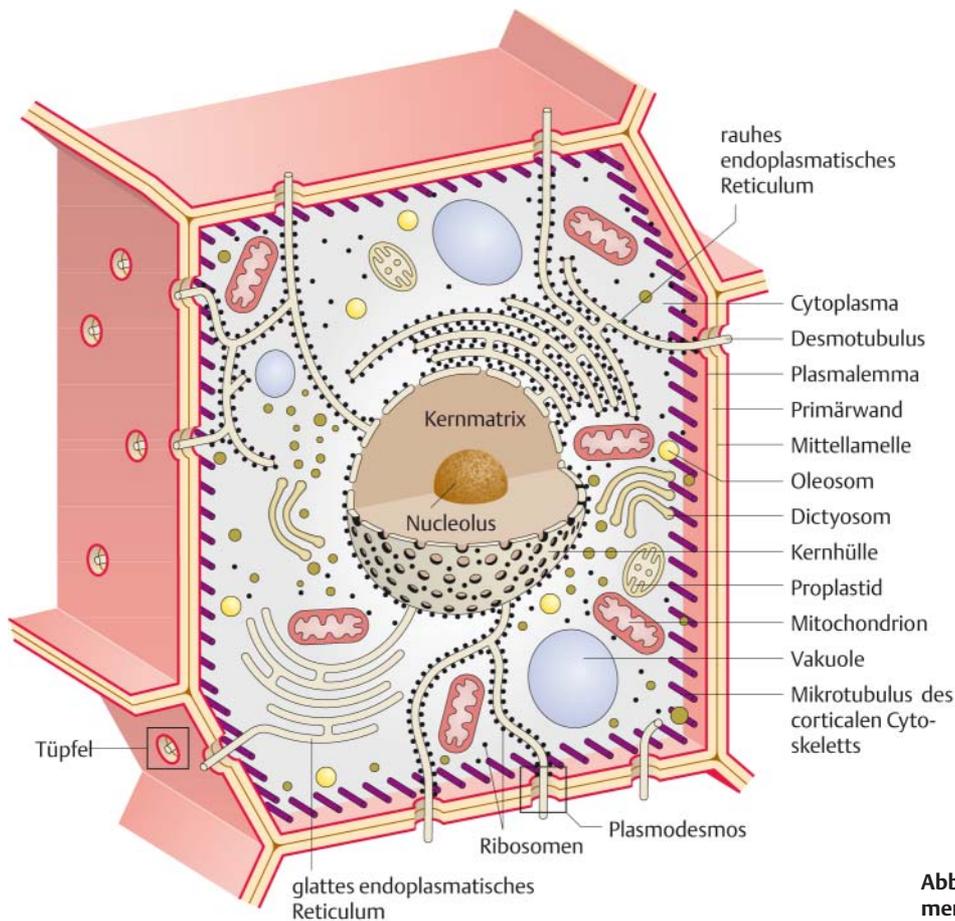


Abb. 2.1 Raumdiagramm einer meristematischen Pflanzenzelle.

somen, die als Ausnahme nicht von einer aus einer Lipiddoppelschicht aufgebauten Biomembran, sondern lediglich von einer einfachen Lipidschicht umgeben sind.

Organellen mit doppelter Biomembran: die Plastiden und die Mitochondrien. Sie enthalten sowohl DNA als auch RNA und einen Proteinsyntheseapparat und vermehren sich durch Teilung. Man bezeichnet sie daher auch als semiautonome Zellorganellen. Plastiden und Mitochondrien sind in der Evolution der eukaryotischen Zelle (Eucyte) aus prokaryotischen Endosymbionten hervorgegangen (Endosymbiontentheorie; Plus 4.1 S. 130).

Die Mitochondrien erzeugen als „Kraftwerke“ der Zelle aus dem Abbau organischer Substanz Energie in Form von ATP.

Die Plastiden üben besonders vielfältige Funktionen aus:

- Chloroplasten synthetisieren aus Kohlendioxid (CO₂) mit der Energie des Sonnenlichts Kohlenhydrate und führen neben dieser Photosynthese zahlreiche weitere essentielle Stoffwechselreaktionen aus (z. B. Biosynthese der meisten Aminosäuren),
- Leukoplasten besitzen Speicherfunktion und
- Chromoplasten tragen zur Färbung von Pflanzenteilen, z. B. Blüten und Früchten, bei.

Proplastiden stellen die Vorläufer dieser Plastidenformen dar. Sie finden sich besonders in meristematischen Zellen, Wurzeln und embryonalen Geweben.

Einschlüsse des Cytoplasmas: Die wichtigsten Einschlüsse, also nicht von einer Biomembran umgrenzte Strukturen, des Cytoplasmas sind die Ribosomen und die Elemente des Cytoskeletts. An den Ribosomen läuft die cytoplasmatische Proteinsynthese ab, zu den Elementen des Cytoskeletts zählen vor allem die aus Tubulin aufgebauten Mikrotubuli und die aus G-Actin aufgebauten Mikrofilamente.

Mit geeigneten Methoden können Zellorganellen, nach schonendem Aufschluß des Gewebes, voneinander getrennt werden (Box 2.1).

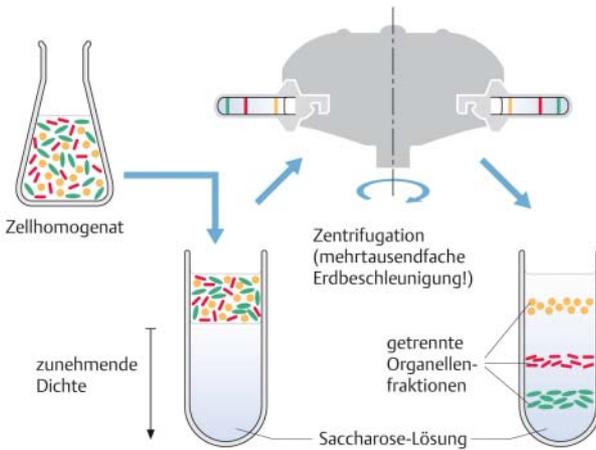
2.2 Struktur des Cytoplasmas

Die Grundsubstanz der Zelle, in die partikuläre Einschlüsse und Organellen eingebettet sind, wird Grundplasma (syn. Cytoplasma, Protoplasma) genannt. Cytoplasma besteht aus bis zu 70% Wasser. Die nach Entfernen des Wassers zurückbleibende Masse enthält zu 50% Protein, der Rest entfällt auf Kohlenhydrate, Lipide, Nucleinsäuren, anorganische Salze und eine Vielzahl niedermolekularer organischer Verbindungen. Den löslichen, nach Abzentrifugieren sedimentierbarer Einschlüsse, Organellen und Membranfraktionen verbleibenden Anteil des Cytoplasmas bezeichnet man als Cytosol.

Vereinfacht handelt es sich bei der Grundkomponente des Cytoplasmas um eine konzentrierte, etwa 10–30%ige Lösung meist globulärer Proteine. Die an ihrer Oberfläche in der Regel elektrisch geladenen Proteine bilden umfangreiche Hydrathüllen aus. Gleiches gilt für die im Grundplasma gelösten Ionen und polaren Verbindungen. Ein erheblicher Anteil der Wassermoleküle ist demnach in Hydrathüllen gebunden. Wäßrige Lösungen globulärer Proteine weisen dennoch eine geringe Viskosität auf, wie sie auch für den Sol-Zustand des Grundplasmas charakteristisch ist, der bei intensiver Plasmaströmung vorliegt. Innerhalb kurzer Zeit kann jedoch das Grundplasma vom Sol- in den gallertartigen Gel-Zustand übergehen.

Box 2.1 Zellfraktionierung

Jedes Zellorganell besitzt eine charakteristische Dichte (Masse · Volumen⁻¹). Daher lassen sich Organellen anhand ihrer Dichte voneinander trennen. Dies geschieht häufig durch Gleichgewichtszentrifugation in einem Saccharose-Dichtegradienten. Nach möglichst schonendem Gewebeaufschluß werden in einem ersten Schritt aus dem Zellhomogenat grobe Zelltrümmer abzentrifugiert. In ein weiteres Zentrifugationsgefäß wird eine Saccharoselösung derart eingebracht, daß ihre Konzentration (und damit ihre Dichte) vom Boden bis zur Oberfläche kontinuierlich abnimmt. Darüber wird vorsichtig der Zellaufschluß geschichtet (Abb.).



Typische Dichten einiger Zellorganellen.

Organell	Dichte (g cm ⁻³)*
Kernhülle	1,30–1,32
Chloroplasten	1,25
Mitochondrien	1,25
Microbodies	1,21–1,25
Golgi-Vesikel	1,12–1,15
rauhes ER	1,13–1,18
glattes ER	1,08–1,12
Plasmalemma	1,13–1,18

* Daten nach Robinson und Hinz 2001.

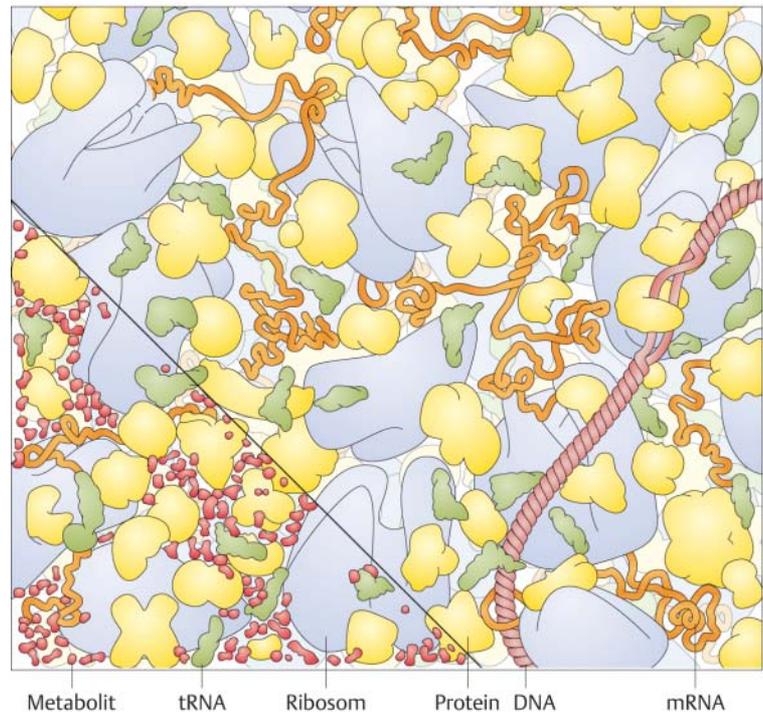
Während der nachfolgenden Zentrifugation wandern die Organellen in Richtung des Gefäßbodens, bis sie in der Dichtezone ankommen, die ihrer eigenen Dichte entspricht. Am Ende des Prozesses erkennt man verschiedene Zonen („Banden“), die gemäß ihrer Dichte getrennten Organellen entsprechen. Um die Zusammensetzung bzw. Reinheit der erhaltenen Fraktionen zu beurteilen, sind neben der Dichte (Tab.) weitere Informationen erforderlich. Wichtig für die Zuordnung der verschiedenen Fraktionen ist die Ermittlung von Leitenzymaktivitäten (Box 2.3 S. 73) oder das Vorkommen charakteristischer Verbindungen, z. B. der Chlorophylle in den Chloroplasten.

Der Sol-Gel-Übergang wird durch Proteine des Cytoskeletts bewirkt, deren globuläre Monomere (z. B. Tubulin, G-Actin) unter geeigneten Bedingungen zu Proteinfilamenten aggregieren. Fibrilläre Proteine bilden hochvisköse Lösungen aus ineinander verschlungenen Makromolekülen und bei genügend hoher Konzentration Gele. Da dieser Aggregationsprozeß umkehrbar (reversibel) ist, kann in einer Zelle die Viskosität des Cytoplasmas und damit die Cytoplasmaströmung raschen Veränderungen unterliegen.

Im Cytoplasma ist ein äußerer, plasmalemmaanaher Bereich, das **Ektoplasma**, von dem inneren Bereich, dem **Endoplasma**, zu unterscheiden. Letzteres liegt in der Regel im Sol-Zustand vor und zeigt Plasmaströmung, während das Ektoplasma – bedingt durch die dort vorkommenden Filamente des corticalen Cytoskeletts – ein Gel bildet.

Nimmt man die in das Grundplasma eingelagerten Einschlüsse hinzu, insbesondere die in hoher Zahl vorkommenden Ribosomen (Kap. 2.3.2), so ergibt sich das in Abb. 2.2 für eine prokaryotische Zelle am Beispiel des Bakteriums *Escherichia coli* gezeigte Bild. In der eukaryotischen Zelle kommt frei im Cytoplasma liegende DNA allerdings nicht vor. Keineswegs darf man sich also das Cytoplasma als eine verdünnte Lösung vorstellen, in der alle Komponenten mehr oder weniger unabhängig voneinander in einem „Ozean“ aus Wasser schwimmen. Vielmehr handelt es sich um ein System recht dicht gepackter – aber keineswegs unbeweglicher – Makromoleküle mit darin eingelagerten Organellen und Einschlüssen mit

Abb. 2.2 Ausschnitt aus dem Cytoplasma von *Escherichia coli*. Der gezeigte Ausschnitt umfaßt einen Bezirk von $100 \cdot 100$ nm. Im Abschnitt links unten sind zusätzlich zu den Makromolekülen auch die niedermolekularen Verbindungen gezeigt. Lediglich die Wassermoleküle wurden weggelassen (verändert nach Goodsell 1993).



ihren jeweiligen Hydrathüllen. In dem dazwischenliegenden Raum können Wassermoleküle und im Wasser gelöste Ionen und niedermolekulare Verbindungen diffundieren. Durch die Cytoplasmastromung wird eine ständige Durchmischung aller Komponenten sichergestellt. Dennoch muß man von einer Feinstruktur des Cytoplasmas ausgehen, die beispielsweise eine räumlich benachbarte Anordnung von Enzymen eines gemeinsamen Stoffwechselwegs, von Komponenten eines Signalwegs oder von miteinander kooperierenden Organellen ermöglicht. Solche Strukturierungsaufgaben erfüllen einerseits die Komponenten des Cytoskeletts, daneben aber auch Ankerproteine, die andere Proteine, z. B. Proteinkinasen eines bestimmten Signalwegs und zugleich deren Proteinsubstrate binden, die Reaktionspartner demnach in räumlicher Nachbarschaft halten und auf diese Weise ihre Wechselwirkung erleichtern (Plus **16.8** S. 634). Über Feinstrukturen des Cytoplasmas ist allerdings noch sehr wenig bekannt.

Im Grundplasma dürften sämtliche Ionen, die in die Pflanze aufgenommen werden, vorkommen, allerdings in deutlich unterschiedlichen Konzentrationen (Kap. 1.1). Besonders hoch ist die Konzentration an Kalium-Ionen, sie liegt oberhalb von $0,1 \text{ mol l}^{-1}$. Sehr gering dagegen ist mit $10^{-7} \text{ mol l}^{-1}$ die cytoplasmatische Calcium-Ionenkonzentration. Ca^{2+} ist ein wichtiger Regulator des Zellstoffwechsels, die Konzentration dieses Ions wird daher sehr genau reguliert. Ein selbst kurzzeitiger Anstieg der Ca^{2+} -Konzentration im Cytoplasma (auf etwa $10^{-6} \text{ mol l}^{-1}$) bewirkt bereits eine Vielzahl von Veränderungen im Zellgeschehen.

In meristematischen Zellen füllt das Cytoplasma mit seinen Einschlüssen und Organellen die Zelle ganz aus (Abb. **2.1**).

2.3 Cytoplasmatische Einschlüsse

In das Grundplasma sind neben den membranumschlossenen Organellen partikuläre Einschlüsse eingebettet. Dazu zählen die in großer Zahl vorliegenden Ribosomen – die Orte der cytoplasmatischen Proteinsynthese – sowie die Komponenten des Cytoskeletts. Ribosomen kommen daneben auch in den semiautonomen Zellorganellen, den Mitochondrien und den Plastiden, vor.

Ribosomen sind aus rRNA und Proteinen bestehende, etwa 20 nm große Partikel, an denen die Proteinsynthese erfolgt. Die ribosomalen Proteine nehmen nur Strukturfunktionen wahr, das katalytische Zentrum des Ribosoms besteht aus rRNA. Das Ribosom ist also ein Ribozym (Kap. 15.7.2). Ihren Sedimentationskoeffizienten entsprechend unterscheidet man zwei Größenklassen: die 80S- und die 70S-Ribosomen. 80S-Ribosomen finden sich nur im Cytoplasma der Eukaryoten (Cytoribosomen), während 70S-Ribosomen sowohl in den Mitochondrien (Mitoribosomen) und in den Plastiden der Eukaryoten (Plastoribosomen) als auch bei den Prokaryoten (Archaeen und Bakterien) vorkommen.

Alle eukaryotischen Zellen besitzen ein als **Cytoskelett** bezeichnetes System von röhrenförmigen bzw. fibrillären Proteinkomplexen, die aus globulären Monomeren aufgebaut werden, wieder in diese zerfallen können und intrazelluläre Bewegungs- und Transportvorgänge ermöglichen. In Pflanzenzellen handelt es sich um die aus α - und β -Tubulin bestehenden, röhrenförmigen **Mikrotubuli** und um die aus G-Actin aufgebauten **Mikrofilamente** (F-Actin). Die den tierischen Zellen eigenen intermediären Filamente (wegen ihrer zwischen der von Mikrofilamenten und Mikrotubuli liegenden Dicke so genannt) kommen in Pflanzen nicht vor.

2.3.1 Cytoskelett

Der Ausdruck Cytoskelett suggeriert, daß es sich dabei um ein mehr oder weniger statisches Stützgerüst der Zellen handelt, welches ihnen Festigkeit verleiht. Dies ist jedoch meist nicht der Fall. Die Festigkeit pflanzlicher Zellen bzw. Gewebe resultiert zum einen aus dem – osmotisch verursachten – Binnendruck des Protoplasten (Turgor), der die umgebende Zellwand elastisch spannt. Geht der Turgor verloren, z. B. infolge starken Wasserverlustes der Zellen, so kommt es zum Erschlaffen solcher Gewebe (Welke!). Zum anderen bilden alle Pflanzen zusätzliche Festigungselemente, die, wie die Holzkörper der Bäume, erhebliche Ausmaße annehmen können (Kap. 3.3.1 und Kap. 5.1.4). Beim Cytoskelett handelt es sich also nicht um eine Stützstruktur, sondern um ein das Cytoplasma durchziehendes, in ständigem Auf-, Ab- und Umbau begriffenes System fibrillärer bzw. tubulärer Proteinkomplexe, die intrazelluläre Bewegungen bzw. Transportvorgänge bewerkstelligen (Tab. 2.1).

Cytoskelette sind typisch für alle Zellen, sie existieren nicht nur in den Zellen der Eukaryoten, sondern kommen auch bei Prokaryoten vor. Bei Pflanzenzellen handelt es sich um zwei hinsichtlich Aufbau und Funktion unterschiedliche Komponenten: um die **Mikrotubuli** und um die **Mikrofilamente**.

Tab. 2.1 Die wichtigsten Eigenschaften der beiden Komponenten des pflanzlichen Cytoskeletts.

Eigenschaft	Mikrotubuli	Mikrofilamente
Durchmesser (nm)	27	7–9
Länge	variabel	variabel
Polarität	ja: (+)- und (-)-Ende	ja: (+)- und (-)-Ende
Struktur	Röhre aus meist 13 Protofilamenten	Filament aus zwei umeinander gewundenen Ketten von Monomeren
Bausteine	α -/ β -Tubulin	G-Actin
am Auf-/Abbau beteiligtes Nucleotid	GTP/GDP	ATP/ADP
Verlängerung bzw. Verkürzung	am (+)-Ende	am (+)-Ende
Hemmstoffe	<ul style="list-style-type: none"> ■ Colchicin (bewirkt Destabilisierung) ■ Taxol (verhindert Abbau bzw. Verkürzung) 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Cytochalasin B (bewirkt Abbau) ■ Phalloidin (bewirkt vollständige Aggregation des G-Actins zu Filamenten)
assoziierte Motorproteine	Dynein, Kinesin	Myosin
Transportgeschwindigkeit (Größenordnung)	0,1–0,2 $\mu\text{m s}^{-1}$	5–10 $\mu\text{m s}^{-1}$
wichtigste Aufgaben	<ul style="list-style-type: none"> ■ Aufbau der Zellteilungsspindel, Chromosomenbewegung während Mitose und Meiose ■ Gewährleistung der Geißelbewegung und -struktur ■ Organellen- und Membranvesikeltransport ■ Orientierung der Cellulose-Ablagerung in der Zellwand (corticale Mikrotubuli) 	<ul style="list-style-type: none"> ■ Aufrechterhaltung der Cytoplasmaströmung ■ Beteiligung an der Errichtung der Zellpolarität (z. B. beim Spitzenwachstum) ■ Organellen- und Membranvesikeltransport ■ Regulation der Durchlässigkeit von Plasmodesmata

Direkt unterhalb der äußeren Zellmembran (Plasmalemma) – im Ektoplasma – liegt bei den meisten Zelltypen das im wesentlichen aus Mikrotubuli bestehende corticale Cytoskelett. Im Endoplasma sowie an der Grenze zwischen Ekto- und Endoplasma dominiert das System der Mikrofilamente, wengleich auch hier Mikrotubuli vorkommen. Aus Mikrotubuli besteht die während der Zellteilung errichtete Teilungsspindel (Abb. 13.14 S. 401).

Bei zellwandlosen Organismen ist das Cytoskelett allerdings auch zur Aufrechterhaltung der Zellform und für bestimmte Arten lokomotorischer Bewegungen verantwortlich (z. B. Actinfilamente für die amöboide Bewegung). Manche einzelligen Eukaryoten, Zellkolonien sowie Zellstadien vielzelliger Eukaryoten (z. B. Gameten) bewegen sich mit Geißeln fort. Struktur und Bewegungsvermögen der Eukaryotengeißeln hängen von Cytoskelettkomponenten ab. Im Falle der Geißel ist dies der Axonemkomplex, an dessen Aufbau und Funktion Mikrotubuli entscheidend beteiligt sind (Abb. 4.13 S. 150).

Mikrotubuli und Mikrofilamente sind lediglich die Strukturkomponenten des pflanzlichen Cytoskeletts. Zur Gewährleistung ihrer jeweils spezifischen Aufgaben treten sie in Wechselwirkung mit einer großen Zahl weiterer Proteine bzw. Proteinkomplexe, von denen hier nur die wichtigsten behandelt werden sollen.

Mikrotubuli

Mikrotubuli sind, wie der Name erkennen läßt, röhrenförmige Strukturen mit einem äußeren Durchmesser von etwa 27 nm. Die Vermessung von Querschnitten (Abb. 2.3a) hat ergeben, daß der helle Innenraum einen Durchmesser von etwa 19 nm hat und von einer ringförmigen, etwa 4 nm breiten, dunklen Wand umgeben ist. Folglich erscheint im Längsschnitt (Abb. 2.3b) der helle Innenraum von zwei dunklen Linien begrenzt. Bei Pflanzenzellen wurden Mikrotubulus-Längen zwischen 2,5 und 30 μm gemessen.

Die Wand der Mikrotubuli besteht aus Untereinheiten von 100 kDa Molekülmasse, die Heterodimere aus zwei einander ähnlichen globulären Proteinen von je etwa 50 kDa Molekülmasse darstellen. Sie werden als α - und β -Tubulin bezeichnet.

Die Aminosäuresequenzen der Tubuline sind bei allen daraufhin untersuchten Klassen von eukaryotischen Organismen ähnlich. Dies läßt darauf schließen, daß diese Proteine schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt der Evolution der Eucyte entstanden und seither weitgehend unverändert erhalten geblieben sind. Allerdings gibt es sowohl vom α - als auch vom β -Tubulin mehrere Isotypen, die sich in der Primärstruktur des carboxy-terminalen Endes unterscheiden. Verschiedene Isotypen finden sich nicht nur bei verschiedenen Organismen, sondern auch in verschiedenen Geweben derselben Pflanze. Möglicherweise unterscheiden sich manche Isotypen auch funktionell.

Die Tubulindimere sind in meist 13 parallel zur Längsachse verlaufenden Reihen (Protofilamenten) angeordnet und so gegeneinander verschoben, daß eine flache Schraube mit einer Steigung von etwa 10 Grad entsteht (Abb. 2.4). Infolge ihrer Röhrenform sind die Mikrotubuli verhältnismäßig starre Gebilde. Sie sind polar gebaut, jeder Mikrotubulus besitzt ein Plus(+) und ein Minus(-) Ende. Am (+)-Ende liegen die β -Tubulin- und am (-) Ende die α -Tubulin-Untereinheiten der Heterodimere frei.

Die Mikrotubuli sind – in der Regel mit ihren (-) Enden – in besonderen Strukturen, den **Mikrotubulus organisierenden Zentren (MTOCs)**, engl.: microtubule organizing centers), verankert (Abb. 2.5). Diese sind auch die Bildungsstellen neuer Mikrotubuli. Sie bestehen aus einigen spezifischen Proteinen, von denen eines ein weiterer Tubulin-Typ, das γ -Tubulin ist. Dies ist wahrscheinlich die Verankerungsstelle der Mikrotubuli. MTOCs sind z. B. die Centrosomen und die Basalkörper der Geißeln. Es gibt aber auch weniger deutlich strukturierte MTOCs, wie das Beispiel der Polkappen (Abb. 13.14 S. 401) zeigt. Daneben existieren in den Zellen Höherer Pflanzen diffuse MTOCs, insbesondere in dem an die Kernhülle grenzenden Cytoplasma sowie in den corticalen Bereichen des Cytoplasmas, also am Plasmalemma.

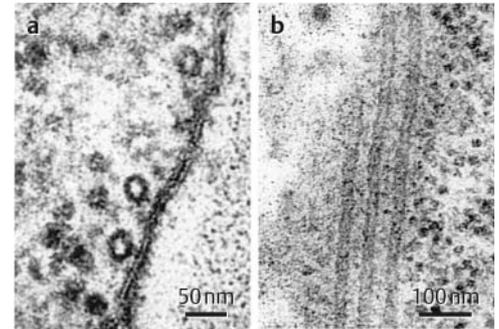
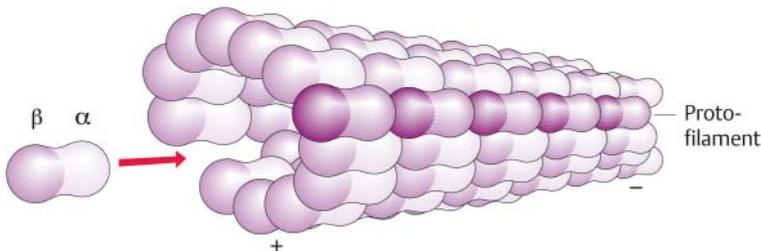
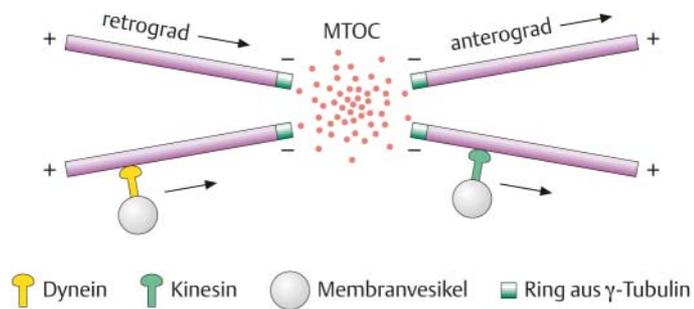


Abb. 2.3 Mikrotubuli. Mikrotubuli aus einer Blattparenchymzelle von *Beta vulgaris* (Rübe), in der Nähe des Plasmalemmas verlaufend, in **a** quer getroffen, in **b** längs geschnitten. Die Mikrotubuli treten bei diesem Objekt meist in Gruppen auf und sind parallel zur Zellwand orientiert. Im Cytoplasma zahlreiche Ribosomen. Fixierung: Glutaraldehyd/ OsO_4 (Originalaufnahmen K. Kowallik).

Abb. 2.4 Rekonstruktionszeichnung eines Mikrotubulus. Die Tubulindimere sind in 13 Protofilamenten angeordnet, die parallel zur Längsachse des Mikrotubulus laufen. Am (+)-Ende werden Tubulin-Dimere angelagert.

Abb. 2.5 Mikrotubuli. Orientierung von Mikrotubuli um ein diffuses Mikrotubulus organisierendes Zentrum (MTOC) und Transportprozesse an Mikrotubuli.



Die Mikrotubuli zeigen eine **dynamische Instabilität**, d. h. sie können durch Assoziation von Tubulin-Heterodimeren an das (+)-Ende wachsen oder sich durch Dissoziation an diesem Ende verkürzen. Bei der Steuerung dieser Prozesse spielt **GTP** eine entscheidende Rolle.

Jedes Tubulin-Heterodimer bindet zwei Moleküle GTP, je eines pro Monomer, das beim α -Tubulin nicht austauschbar ist, wohl aber beim β -Tubulin. GTP an der β -Tubulin-Untereinheit des Heterodimers ist für die Assoziation der Dimere und somit für das Wachstum der Mikrotubuli erforderlich und wird nach der Addition des Dimers an das (+)-Ende eines Mikrotubulus langsam zu GDP hydrolysiert. Erfolgt die Addition neuer Heterodimere rascher als die Hydrolyse des endständigen GTP zu GDP, so bildet sich eine Kappe aus GTP-Heterodimeren, was zur Stabilisierung des Mikrotubulus beiträgt. Erfolgt hingegen die GTP-Hydrolyse rascher als die Bindung neuer Heterodimere, so wird das (+)-Ende instabil und die GDP-Heterodimere werden rasch unter Verkürzung des Mikrotubulus freigesetzt. Zahlreiche weitere Proteine wirken regulierend auf diesen Prozeß ein, sodaß Wachstum bzw. Verkürzung der Mikrotubuli nicht allein von der Verfügbarkeit überschüssiger GTP-Heterodimere abhängen. Calcium-Ionen in Konzentrationen $> 10^{-7} \text{ mol l}^{-1}$ fördern die Depolymerisation von Mikrotubuli, wobei offenbar **Calmodulin**, ein Ca^{2+} -bindendes Protein, eine Kontrollfunktion ausübt (Abb. 16.48 S. 656).

Colchicin (S. 407), das Hauptalkaloid von *Colchicum autumnale* (Herbstzeitlose), bindet an β -Tubulin, wodurch die Aggregation von Dimeren und damit die Bildung der Mikrotubuli verhindert wird, während **Taxol**, ein tetracyclisches Diterpen aus *Taxus brevifolia* (Westpazifische Eibe), bereits bestehende Mikrotubuli stabilisiert, sodaß sie nicht mehr abgebaut werden können. Darüberhinaus bewirkt Taxol die Anlagerung weiterer Dimere an bestehende Mikrotubuli. Da es während einer Zellteilung zu einem dynamischen Umbau des Mikrotubulsystems der Zelle kommt, sind Colchicin und Taxol starke Zellteilungsgifte. Taxol und Taxolderivate werden als Cytostatika in der Therapie bestimmter Krebsarten eingesetzt (Plus 12.3 S. 361).

Die Verkürzung oder Verlängerung der Mikrotubuli vermag wohl keine Bewegungen oder Gestaltveränderungen zu verursachen, da sie keine Kraftübertragung mit sich bringt. Im typischen Fall kommen mikrotubuli-abhängige Bewegungen durch Aneinandervorbeigleiten von Mikrotubuli zustande. Dabei hat ein Teil der Mikrotubuli die Funktion eines Widerlagers, an dem **Motorproteine**, die an gegenüberliegenden Mikrotubuli gebunden sind, unter ATP-Hydrolyse und dadurch hervorgerufene Veränderung der Proteinkonformation der Motorproteine die Kraftübertragung vornehmen. Dies ist beim Auseinandergleiten der Spindelpole während der Anaphase der Zellteilung (Abb. 13.14 S. 401) nachgewiesen. Auch

die schlagenden Bewegungen der Eukaryotengeißeln werden dadurch hervorgerufen, daß die Mikrotubulidupletts des Axonems sich ATP-abhängig gegeneinander verschieben (S. 150). Ähnliche energieabhängige Gleitmechanismen dienen auch zum Transport von Membranvesikeln und selbst großer Organellen, wie der Plastiden, entlang von Mikrotubuli. Auf diese Weise werden mit Zellwandbausteinen beladene Golgi-Vesikel innerhalb der Zelle zu Orten intensiver Wandsynthese verfrachtet, etwa beim Spitzenwachstum oder im Anschluß an die Kernteilung bei der Ausbildung der Zellplatte und der Zellwand zwischen den Tochterzellen (S. 96).

Man unterscheidet zwei Familien mikrotubuliassoziierter Motorproteine, die **Kinesine** und die **Dyneine**, die als ATPasen wirksam sind und die bei der ATP-Hydrolyse verfügbar werdende chemische Energie unter Konformationsänderung in kinetische Energie, d. h. Bewegungen entlang der Mikrotubuli, umsetzen.

Die Mitglieder der **Kinesin**-Familie weisen erhebliche Unterschiede in ihrer Molekülgröße auf (ca. 700–1 700 Aminosäuren). Dementsprechend ist auch die Gestalt der Moleküle recht verschieden. Meist bestehen sie aus zwei leichten und zwei schweren Ketten mit 2 oder 4 globulären Köpfen. Allen Kinesinen gemeinsam ist das Vorhandensein eines Motor-domäne genannten Proteinteils, in dem sich die ATP bindenden und die Mikrotubuli bindenden Bereiche befinden. In der genauen Lage dieser Bindungsstellen unterscheiden sich verschiedene Gruppen von Kinesinen untereinander. Die Kinesin-Moleküle der meisten Gruppen bewegen sich zum (+)-Ende der Mikrotubuli, also anterograd. Auch die Geschwindigkeit der Bewegungen variiert von Fall zu Fall. Es wurden im typischen Fall 0,1–0,2 $\mu\text{m s}^{-1}$ gemessen. Kinesine bewegen vor allem Membranvesikel in anterograder Richtung entlang von Mikrotubuli (Abb. 2.5).

Die **Dyneine** sind ebenfalls mechanochemische Proteine mit ATPase-Aktivität. Sie sind durchweg Minus-Motoren, bewegen sich also retrograd, zum (–)-Ende der Mikrotubuli. Dyneine liegen in hochmolekularen Komplexen Mikrotubuli bindender Proteine vor. Am längsten bekannt ist das Dynein der Eukaryotengeißeln. Es bildet die „inneren“ und „äußeren“ Arme an den Mikrotubulidupletts der Axoneme (S. 150). Es gibt jedoch auch cytoplasmatische Dyneine, die nicht so komplex sind. Sie erfüllen offenbar eine ganze Reihe zellulärer Transportfunktionen, so bei der Bildung des Spindelapparates und bei der Chromosomentrennung, bei der Verlagerung des Zellkerns innerhalb der Zelle, bei der Positionierung der Dictyosomen und beim retrograden Vesikeltransport.

Mikrofilamente

Die Mikrofilamente bestehen aus aggregierten **G-Actin**-Monomeren und werden daher auch oft als **F-Actin** (filamentöses Actin) bezeichnet.

F-Actin besteht aus einem schraubig umeinander gewundenen Doppelstrang von G-Actin-Molekülen, der daher im Elektronenmikroskop alternierend dünnere (7 nm Durchmesser) und dickere (9 nm Durchmesser) Abschnitte zeigt (Abb. 2.6). G-Actin ist aus 376 Aminosäuren aufgebaut und besitzt eine Molekülmasse von 42 kDa. G-Actin-Moleküle erscheinen im Elektronenmikroskop globulär, die Ermittlung der exakten Struktur mittels Röntgendiffraktometrie von Actinkristallen zeigte jedoch, daß das Protein die Gestalt einer Platte von 5,5·5,5·3,5 nm besitzt, die durch eine tiefe Einkerbung in zwei Lappen geteilt wird (Abb. 2.7). In

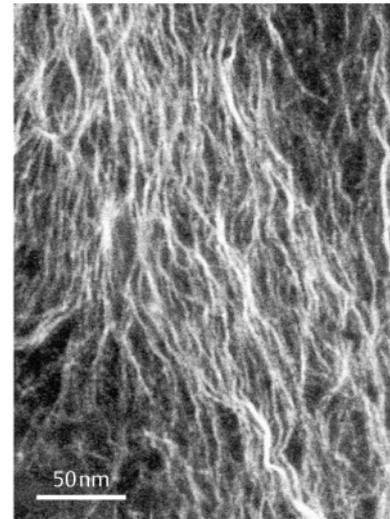


Abb. 2.6 Mikrofilamente. Immunfluoreszenzdarstellung von Actinfilamentbündeln im Cytoplasma der Grünalge *Acetabularia cliftoni* (Originalaufnahme D. Menzel).

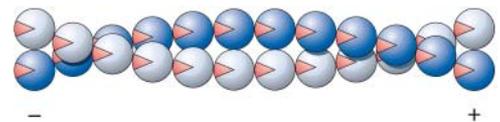


Abb. 2.7 F-Actin. Modell eines aus G-Actin-Monomeren bestehenden, schraubig gewundenen F-Actin-Doppelstranges. Die Nucleotidbindungsstellen sind als rote Dreiecke und die beiden Einzelstränge zur besseren Orientierung in unterschiedlichen Blautönen dargestellt.

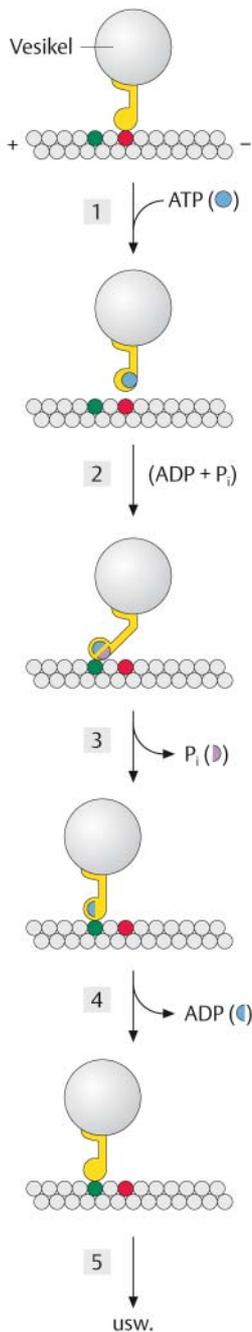


Abb. 2.8 Der Actomyosin-Schrittmotor. Myosin gelb, zwei G-Actin-Monomere des F-Actins rot und grün hervorgehoben. Ein Reaktionszyklus des Myosinmoleküls (1→2→3→4 usw.) transportiert die Ladung (im Beispiel ein Vesikel) 35 nm in Richtung des (+)-Endes des Actinfilaments.

der Einkerbung liegt eine Bindungsstelle für ein ATP-Molekül und für ein Mg²⁺-Ion. Unter Spaltung von ATP polymerisieren die Monomere zu fibrillärem F-Actin, wobei das ADP an die Monomere gebunden bleibt.

Ähnlich den Mikrotubuli weisen die **Actinfilamente** eine **strukturelle und funktionelle Polarität** auf. Am (-)-Ende zeigt die ATP-Bindestelle zum Medium, das entgegengesetzte Ende wird als (+)-Ende bezeichnet. Die Verlängerung durch Anhängen weiterer Monomere erfolgt überwiegend am (+)-Ende.

Mit diesem (+)-Ende sind die Mikrofilamente an ihre Bildungszentren an den Zellmembranen gebunden. Im Gegensatz zu den Mikrotubuli erfolgt das Wachstum also nicht durch Addition der Monomere an das freie, sondern an das fixierte Ende. Das Actin macht 5–10% der Proteine einer Pflanzenzelle aus. In den Zellen der Eukaryoten sind zahlreiche **actinassozierte Proteine** nachgewiesen worden, die verschiedene Funktionen haben. Hierzu zählen die Regulation der Verlängerung der Actinfilamente unter Hydrolyse von ATP, die Begrenzung der Filamente in ihrer Länge, ihre Stabilisierung, ihre Bündelung und ihre Verbindung zu einem dreidimensionalen Netz, was zu einer Viskositätserhöhung des Cytoplasmas führt, sowie schließlich ihre Destabilisierung, die zum Abbau der Actinfilamente führt.

Das Antibiotikum **Cytochalasin B** bewirkt spezifisch einen Zerfall der Mikrofilamente, während **Phalloidin**, das Gift des Grünen Knollenblätterpilzes (*Amanita phalloides*), eine Polymerisation des gesamten G-Actins der Zelle zu starren F-Actin-Molekülen bewirkt, die nicht mehr abgebaut werden können. Mit einem Fluoreszenzfarbstoff (in der Regel Rhodamin) markiertes Phalloidin eignet sich zur mikroskopischen Darstellung der Mikrofilamente. Durch die Verwendung dieser Zellgifte lassen sich actinabhängige intrazelluläre Transportvorgänge identifizieren. So hemmt Cytochalasin B die Cytoplasmaströmung und den Transport von Membranvesikeln. F-Actin erscheint in Zellen mit starkem Spitzenwachstum, z. B. Pollenschläuchen und Wurzelhaaren, in der Wachstumszone stark angereichert (Plus 18.9 S. 745). Mikrofilamente sollen auch an der Regulation der Durchlässigkeit von Plasmodesmen (S. 78) beteiligt sein.

Die Mikrofilamente sind ebenso wie die Mikrotubuli die Transportbahnen und Widerlager für krafterzeugende Motorproteine, und erst das Zusammenspiel beider Komponenten erzeugt die Bewegung. Das wichtigste actinassozierte Motorprotein ist das **Myosin**, eine durch Actin aktivierte ATPase, die mit diesem zusammen das Actomyosin-System bildet, mit dem sich Transportgeschwindigkeiten von mehreren $\mu\text{m s}^{-1}$ realisieren lassen.

Das Actomyosin-System spielt eine wichtige Rolle bei den Kontraktionszyklen der quergestreiften Muskulatur. Lange Zeit war das Vorkommen von Myosin in Pflanzen zweifelhaft. Inzwischen wurde Myosin jedoch auch in Pflanzenzellen eindeutig nachgewiesen. Es ist erwiesen, daß die durch Mikrofilamente verursachten Gestaltveränderungen sowie die lokomotorischen und intrazellulären Bewegungen auf einem ähnlichen Mechanismus beruhen wie bei den Muskelzellen: Myosinmoleküle – die z. B. an die Oberfläche von Membranvesikeln oder Organellen gebunden sind – gleiten unter ATP-Verbrauch und dadurch bewirkte Konformationsänderung an Actinfilamenten in Richtung (+)-Ende entlang (Abb. 2.8). Bei jeder Hydrolyse eines ATP-Moleküls rückt das Myosin auf dem Actinfila-

ment etwa 35 nm voran. Die Bewegung ist also nur makroskopisch ein Gleiten, tatsächlich ist der Actomyosin-Komplex – wie auch Kinesin bzw. Dynein in Verbindung mit den Mikrotubuli – ein Schrittmotor.

In den Riesenzellen der Armeleuchteralge (*Chara*) zeigt das Endoplasma im Gegensatz zum gelartigen Ektoplasma eine intensive Cytoplasmaströmung, die dadurch in Gang gehalten wird, daß die im Endoplasma lokalisierten Organellen mit den auf ihrer Membranoberfläche gebundenen Myosinmolekülen an Mikrofilamenten entlanggleiten, die sich in großer Zahl an der Grenze zwischen Ekto- und Endoplasma befinden. Dabei wird das Grundplasma von den sich aktiv bewegenden Organellen „mitgerissen“. Bei *Chara* erreicht die Cytoplasmaströmung Werte von $100 \mu\text{m s}^{-1}$, bei Höheren Pflanzen etwa ein Zehntel dieses Werts.

In ihrer chemischen Zusammensetzung gleichen sich Actin und Myosin aus Muskelzellen und anderen Zellen weitgehend. Offenbar sind diese beiden Proteine, gleich dem Tubulin der Mikrotubuli, phylogenetisch sehr alte Moleküle, was darauf schließen läßt, daß sich die Muskelbewegungen aus primitiven Formen der Zellbewegung entwickelt haben. Die Untersuchung der Nucleotid- bzw. Aminosäuresequenzen hat ergeben, daß eine größere Anzahl verschiedener Actinmoleküle in einer Pflanze existiert, als ursprünglich angenommen wurde. So finden sich bei *Arabidopsis thaliana* mindestens zehn Actingene im Genom, deren Expression eine entsprechende Anzahl von – in ihrer Aminosäuresequenz geringfügig unterschiedlichen – Isotypen ergibt. Bei der Sojabohne enthalten die Grundorgane Sproßachse, Blatt und Wurzel verschiedene Isotypen des Actins.

2.3.2 Ribosomen

Die Anzahl der Ribosomen pro Zelle ist, je nach Art, außerordentlich verschieden. Sie wird bei *Escherichia coli* auf 20 000–30 000 geschätzt, was bei einer wachsenden Zelle etwa 40% der gesamten Trockenmasse entspricht. Bei den am höchsten entwickelten Eukaryoten kann ihre Anzahl mehrere Millionen pro Zelle betragen (Box 15.9 S. 531). Ribosomen finden sich aber nicht nur im Cytoplasma (Cytosolribosomen), sondern auch in den semiautonomen Zellorganellen: den Plastiden (Plastidribosomen) und den Mitochondrien (Mitoribosomen).

Alle Ribosomen bestehen aus zwei morphologisch und funktionell verschiedenen Untereinheiten: die **70S-Ribosomen** (Molekülmasse $2,4 \cdot 10^6$ Da) aus einer 50S- und einer 30S-, die **80S-Ribosomen** (Molekülmasse $4 \cdot 10^6$ Da) aus einer 60S- und einer 40S-Untereinheit (Tab. 2.2). Am besten untersucht sind die 70S-Ribosomen der Prokaryoten (Abb. 2.9). Ihre 50S-Untereinheit besteht aus über 30 Proteinmolekülen (sog. L-Proteinen, von engl.: large = groß) sowie zwei RNA-Molekülen, der 23S-RNA und der 5S-RNA. Die kleinere Untereinheit enthält eine 16S-RNA und 21 verschiedene Proteine (S-Proteine, von engl.: small = klein). Ribosomale Proteine besitzen globuläre Gestalt und kommen nur einmal pro Ribosom vor mit Ausnahme eines Proteins der großen Untereinheit, das in vierfacher Kopie vorliegt. Es ist gelungen, die 70S-Ribosomen nach Dissoziation in ihre Komponenten unter bestimmten Bedingungen *in vitro* völlig zu rekonstituieren. Offenbar enthalten die Komponenten selbst die für ihre Faltung und den Aufbau des Ribosoms notwendige Information.

Das katalytische Zentrum des Ribosoms führt die Übertragung der in Synthese befindlichen Polypeptidkette auf den Aminosäurerest einer an das Ribosom gebundenen Aminoacyl-tRNA unter Knüpfung einer Peptidbindung durch (Kap. 15.7). Diese Peptidyltransferase-Aktivität ist in der

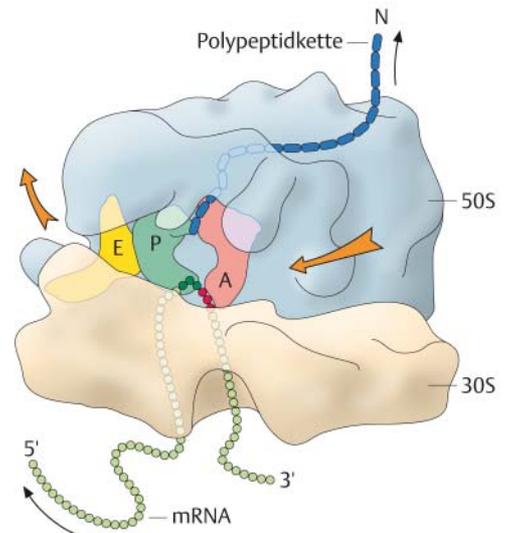


Abb. 2.9 Struktur- und Funktionsmodell des 70S-Ribosoms von *Escherichia coli*. Die 30S-Untereinheit fädelt die mRNA mit dem 5'-Ende voran ein, die 50S-Untereinheit bindet die tRNAs und fädelt die gebildete Proteinkette, mit dem Aminoterminus (N) voran, aus. Gezeigt sind drei tRNAs (rot, grün, gelb), von denen die Aminoacyl-tRNA (rot) gerade an ihr Codon (dunkelrot) gebunden hat und die nächste Aminosäure für die Verlängerung der Polypeptidkette heranbringt, während die zweite (grün) die entstehende Polypeptidkette (blau) trägt und die dritte (gelb) im Begriff steht, das Ribosom zu verlassen. A, P, E Akzeptor-, Peptidyl- und Exit-Stellen am Ribosom. Jede tRNA bindet nacheinander an die A-, P-, und E-Stelle, wobei eine neue Peptidbindung geknüpft und die mRNA um ein Basentriplett weitertransportiert wird (Abb. 15.26 S. 539) (verändert nach Lodish et al. 1999, Frank et al. 1995, Gabashvili et al. 2000).

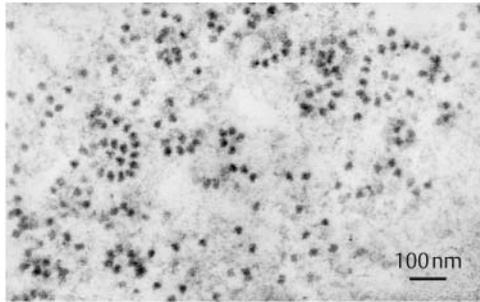


Abb. 2.10 Ribosomen aus einer Zelle des Vegetationskegels der Sonnenblume (*Helianthus annuus*) (transmissionselektronenmikroskopische Originalaufnahme G. Wanner).

großen Untereinheit des Ribosoms lokalisiert und wird von der 23S-rRNA ausgeführt, die demnach ein **Ribozym** (Plus 1.4 S. 30 und Kap. 15.7.2) darstellt.

Ribosomen im Funktionszustand sind mit mRNA-Molekülen, jeweils wechselnden tRNA-Molekülen und der in Synthese befindlichen Polypeptidkette assoziiert. Die mit der Übersetzung des Nucleinsäure-Triplettcodes der mRNA in eine colineare Aminosäuresequenz verbundene ribosomale Proteinsynthese (Kap. 15.7) wird auch als **Translation** bezeichnet.

Während der laufenden Proteinsynthese können die translationsaktiven Komplexe mit Zellmembranen assoziiert vorliegen. Dies ist dann zu beobachten, wenn bereits während der Proteinsynthese – cotranslational – das gebildete Protein in eine Membran integriert oder über eine Membran transportiert werden muß, wie es bei zahlreichen Proteinen des endoplasmatischen Reticulums und der von ihm abgeleiteten Organellen, darunter auch allen sekretierten Proteinen, der Fall ist. Cytoribosomen binden dazu an Bereiche des endoplasmatischen Reticulums (ER), das wegen des Ribosomenbesatzes im Elektronenmikroskop „rau“ erscheint und daher als rauhes ER (rER) bezeichnet wird (S. 67). Membranassoziierte Proteinsynthese kommt aber auch bei Plastiden und Mitochondrien sowie bei den Prokaryoten vor. Die einzelnen Ribosomen sitzen mit ihrer größeren Untereinheit der Oberfläche der Membran auf und binden dort an spezifische Proteinkomplexe, die auch den Proteintransport über die jeweilige Membran bewerkstelligen (Translocons, Abb. 15.35 S. 557).

Im anderen Fall finden sich mehrere (in der Regel 4–6) Ribosomen perlschnurartig auf mRNA-Molekülen zu Polyribosomen oder **Polysomen** aufgereiht im Cytoplasma liegend. Die Polysomen zeigen im Elektronenmikroskop eine spiralförmige oder schraubige Anordnung (Abb. 2.10). An solchen freien Polysomen werden die cytoplasmatischen Proteine synthetisiert, weiterhin solche, die erst nach abgeschlossener Bildung der Polypeptidkette – posttranslational – in andere Zellkompartimente verfrachtet werden. In prokaryotischen Zellen beginnt in der Regel die Translation bereits während der laufenden Synthese der mRNA (**Transkription**). Man findet daher zahlreiche perlschnurartig aufgereichte Ribosomen an der Grenze zwischen Nucleoidbereich und Cytoplasma (Abb. 4.2 S. 137 und Abb. 15.3 S. 494). Ähnliche Verhältnisse finden sich auch in Plastiden und Mitochondrien.

Nach Beendigung der Synthesetätigkeit dissoziieren die Ribosomen in ihre Untereinheiten, worauf sie erneut assemblieren können, sofern mRNA-Moleküle vorhanden sind.

Tab. 2.2 Größe, Aufbau und Zusammensetzung der Ribosomen.

Organismus/ Organell	Ribosom insgesamt	Unter- einheiten	rRNAs	Proteine
Prokaryoten	70S	50S 30S	23S, 5S 16S	> 30 21
Mitoribosomen	70S	50S 30S	26S, 5S 18S	> 30 > 25
Plastoribosomen	70S	50S 30S	23S, 5S, 4,5S 16S	> 30 > 20
Cytoribosomen	80S	60S 40S	28S, 5,8S, 5S 18S	ca. 50 ca. 35

2.4 Biomembranen

Ein entscheidender Schritt der Entstehung des Lebens war die Evolution biologischer Membranen. Diese aus Lipiddoppelschichten aufgebauten Strukturen grenzen im einfachsten Fall das Cytoplasma gegen seine Umgebung ab. Zellmembran und Cytoplasma bilden den Protoplasten, die Grundstruktur der lebenden Zelle.

Lipiddoppelschichten sind durchlässig (permeabel) für Wassermoleküle und in Wasser gelöste kleine und unpolare, nicht geladene Moleküle, wie z. B. Sauerstoff O_2 oder Kohlendioxid CO_2 . Sie sind impermeabel für elektrisch geladene Atome oder Moleküle (Ionen) und für größere polare organische Verbindungen (wie z. B. Zucker) sowie für alle Makromoleküle. Dadurch können im Zellinneren hohe Konzentrationen solcher Substanzen aufrechterhalten werden, eine entscheidende Bedingung für einen intensiven Stoffwechsel. Selektiver Stoffaustausch mit der Umgebung erfolgt über Transportproteine, die die Membran durchspannen. Andere Membranproteine, die Rezeptoren, nehmen physikalische oder chemische Signale aus der Umgebung auf und setzen Reaktionsketten in Gang, die zur Anpassung des Zellverhaltens an wechselnde Umgebungsbedingungen führen.

Im Laufe der Zellevolution ist ein komplexes System intrazellulärer Membranen mit vielfältiger Spezialisierung entstanden. Dieser Prozeß setzt bereits bei den Prokaryoten ein, bei denen Einstülpungen der Zellmembran besondere Funktionen ausüben können (S. 139). Allerdings finden sich erst bei den Eukaryoten viele unterschiedliche membranumschlossene Organellen, die die Zelle in verschiedene Reaktionsräume (**Kompartimente**) mit jeweils speziellen Aufgaben unterteilen.

2.4.1 Chemische Zusammensetzung

Von seltenen Ausnahmen abgesehen (Plus 2.1) bestehen Biomembranen aus **Lipiden** und **Proteinen**. In einigen Fällen treten Kohlenhydrate als Bestandteile von Glykolipiden und Glykoproteinen hinzu.

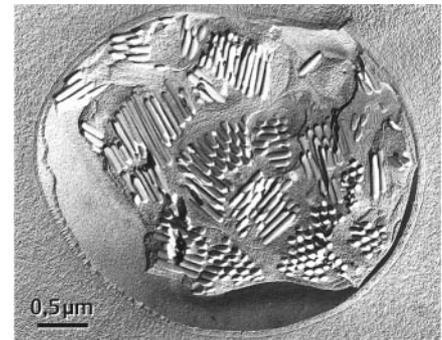
Den zahlreichen unterschiedlichen Aufgaben entsprechend, können die Mengenverhältnisse der einzelnen Komponenten außerordentlich unterschiedlich sein. Bei vielen Membrantypen liegt der Lipidanteil bei etwa 40% und der Proteinanteil bei etwa 60% (bezogen auf die Massen), doch sind auch Membranen mit wesentlich geringeren (25%) oder deutlich höheren (80%) Anteilen an Protein isoliert worden. Hinsichtlich der Zusammensetzung der einzelnen Fraktionen bestehen ebenfalls erhebliche Unterschiede. So ist die Proteinzusammensetzung einer Membran abhängig vom Membrantyp und seinen Funktionen, aber sie kann auch je nach dem Differenzierungszustand der Zelle, dem Alter des Gewebes und der physiologischen Situation bei ein und demselben Membrantyp variieren. Ähnliches gilt für die Lipidzusammensetzung. In den meisten Membranen finden sich als Hauptkomponenten verschiedene Arten von Glycerolipiden, und zwar Phospholipide und Glykolipide, daneben in geringen Mengen Steroide. Das in tierischen Membranen reichlich vorhandene Steroid Cholesterin kommt bei Pflanzen nur in Spuren vor. Die wichtigsten pflanzlichen Membransteroide sind Sitosterin und Stigmasterin, in Pilzmembranen tritt vornehmlich Ergosterin auf. Steroide liegen in pflanzlichen Membranen als Glykoside vor, der Zuckeranteil fungiert als polare

Plus 2.1 Gasvesikel

Membranen gänzlich anderer Struktur finden sich bei einigen süßwasserlebenden Cyanobakterien (z. B. Arten von *Anabaena* und *Microcystis*), aber auch bei vielen anderen Bakterien und manchen Archaeen. Diese Organismen können mittels gasgefüllter Vesikel (bis zu 5000 pro Zelle) ihren Auftrieb verändern, um so bei Bedarf in sauerstoff- und nährstoffreiche Wasserschichten zu gelangen. Cyanobakterien steigen zur Gewährleistung einer optimalen Photosynthese in ausreichend belichtete Wasserschichten, wo es zu einer massenhaften Vermehrung („Algenblüte“) kommen kann.

Gasvesikel sind prismatische, zylinderförmige Gebilde von etwa 70 nm Durchmesser und variabler Länge bis zum über Zehnfachen des Durchmessers. Sie liegen in der Zelle meist in dichten Stapeln vor, die Licht stark brechen und daher im Lichtmikroskop sichtbar sind. Sie wurden deshalb ursprünglich „Gasvakuolen“ genannt, unterscheiden sich jedoch von typischen (globulären) Vakuolen deutlich (Abb.). Die etwa 3 nm dicke Wand der Gasvesikel enthält keinerlei Lipide und wird von einer einzigen Sorte eines hydrophoben Proteins gebildet, dessen Monomere dicht gepackt vorliegen.

Die Befüllung mit Gas erfolgt während der Bildung des Gasvesikels durch Diffusion, die Vesikel sind also nicht „aufgepumpt“. Vermutlich enthalten sie verschiedene Gase, die Vesikelwand ist etwa gleich permeabel für O_2 , CO , CO_2 , N_2 und sogar Methan (CH_4). Wassermoleküle können aufgrund der hohen Oberflächenspannung des Wassers nicht zwischen den hydrophoben Proteinmolekülen hindurch in die Gasvesikel diffundieren.

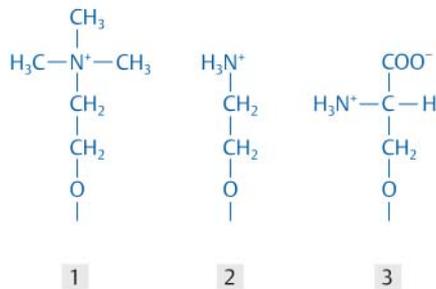


Gefrierätzpräparat einer Zelle von *Microcystis aeruginosa* (Originalaufnahme H. Lehmann, mit freundlicher Genehmigung).

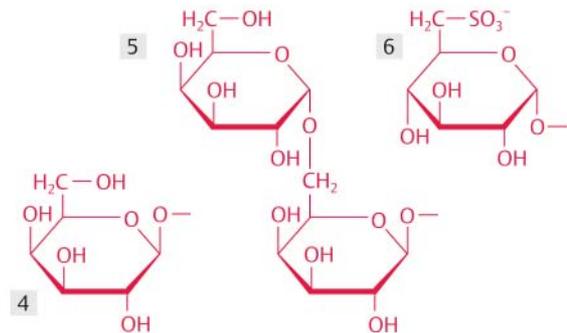
Tab. 2.3 Prozentanteile verschiedener Glycerolipidklassen am Aufbau pflanzlicher Membranen.

Lipidklasse	Kopfgruppe	Plasma- lemma	Peroxisomen- membran	Mitochondrion innere Membran	Chloroplast	
					Hüll- membran	Thylakoid- membran
Phospholipide						
Phosphatidylcholin	1	32	52	27	20	3
Phosphatidylethanolamin	2	46	48	29	1	0
Phosphatidylserin	3	0	0	25	0	0
Glykolipide						
Monogalactosyldiglycerid	4	0	0	0	35	51
Digalactosyldiglycerid	5	0	0	0	30	26
Sulfochinovosyldiglycerid	6	0	0	0	6	7
Andere		22	0	19	8	13

Kopfgruppen Phospholipide (R in Abb. 1.18)



Kopfgruppen Glykolipide (X in Abb. 1.18)



Allgemeine Glycerolipidstruktur, Abb. 1.18 S. 23

Kopfgruppe. Steroide fehlen den Chloroplasten- und wahrscheinlich generell den Plastidenmembranen.

Je nach Membrantyp weist auch die Glycerolipidfraktion erhebliche Unterschiede in ihrer Zusammensetzung auf (Tab. 2.3 und Abb. 1.18c S. 23). Ausschließlich Phospholipide enthält z. B. die Membran der Peroxisomen, hauptsächlich Glykolipide enthalten die Chloroplastenmembranen. In der Plasmamembran von *Escherichia coli* findet man als einziges Glycerolipid Phosphatidylcholin.

Die am Aufbau der Membranglycerolipide beteiligten Fettsäuren besitzen ganz überwiegend entweder 16 oder 18 Kohlenstoffatome. Neben den gesättigten Fettsäuren kommen einfach, zweifach und dreifach ungesättigte vor. Auch die Fettsäurezusammensetzung kann an wechselnde Erfordernisse angepasst werden. Beispielsweise steigt mit fallender Temperatur der Anteil an mehrfach ungesättigten Fettsäuren in der Membranlipidfraktion an, wohl, um eine ausreichend große Membranfluidität zu gewährleisten und so ein „Erstarren“ der Membranen bei tiefen Temperaturen zu verhindern (Abb. 19.8 S. 782).

Abweichend von den Biomembranen der Bakterien und der Eukaryoten, deren Glycerolipide als lipophile Reste zwei veresterte Fettsäuren tragen, besitzen die Glycerolipide der Archaeenmembranen zwei langkettige Isoprenoidreste (20 oder 40 Kohlenstoffatome) in Etherbindung (Abb. 4.6 S. 146).

2.4.2 Membranmodelle

Biomembranen treten bei Betrachtung von üblich präparierten Ultradünnschnitten durch Zellen (Glutaraldehyd/OsO₄-fixiertes Gewebe, Schnitte mit Uranylacetat/Bleicitrat kontrastiert) im Transmissionselektronenmikroskop als dunkle Doppellinien hervor, die einen hellen Zwischenraum einschließen. Ihre Dicke schwankt, je nach Objekt, Membrantyp und Darstellungsverfahren, zwischen 6 und 11 nm (Abb. 2.11). Mitochondrien und Plastiden, also die semiautonomen Organellen, sind von zwei Biomembranen umgeben, die übrigen Zellorganellen – die sich alle letztlich vom endoplasmatischen Reticulum ableiten lassen – jeweils von einer einzigen (Ausnahme: Oleosomen, Box 2.4 S. 77). Biomembranen haben grundsätzlich keine Ränder, sie sind stets in sich geschlossen, umschließen und begrenzen also ein bestimmtes Volumenelement der Zelle (**Kompartiment**).

Löst man Phospholipide in Anwesenheit von Detergentien (Box 2.2) in Wasser und entfernt dann langsam das Detergens (z. B. durch Dialyse), so bilden sich in der Lösung spontan stabile Membranvesikel (**Liposomen**) aus, die aus einer doppelten Phospholipidschicht bestehen, deren Fettsäurereste im Inneren der Membran einander zugekehrt angeordnet sind und deren hydratisierte Kopfgruppen zur wässrigen Phase im Inneren des Liposoms bzw. zum Außenmedium orientiert sind (Abb. 2.12a). Dieses Konstruktionsprinzip der **Glycerolipid-Doppelschicht** liegt auch den Biomembranen zugrunde (Abb. 2.12b).

In die Lipiddoppelschicht der Biomembranen sind Proteine eingelagert, die entweder die gesamte Membran durchspannen (**integrale Membranproteine**), in die Membran oberflächlich eintauchen oder ihr aufgelagert sind (**periphere Membranproteine**) (Abb. 2.13).

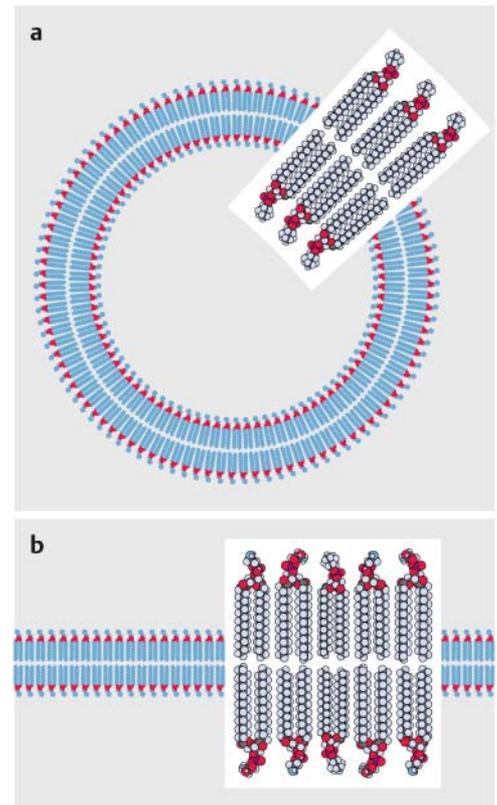
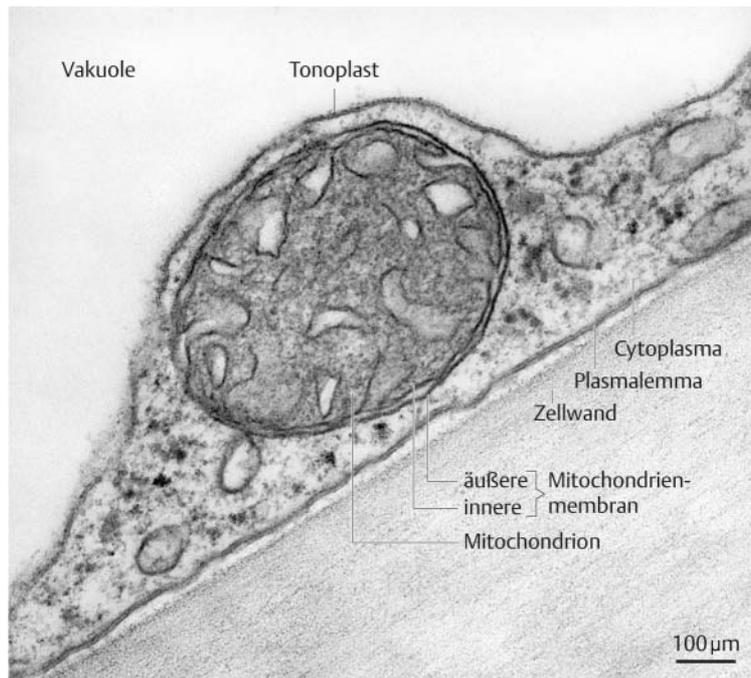
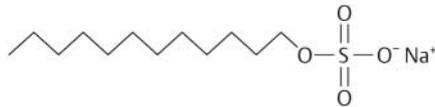


Abb. 2.12 Phospholipid-Doppelschichten. **a** Vesikel (Liposom) aus Phosphatidylcholinmolekülen, **b** Ausschnitt aus einem bimolekularen Lipidfilm aus Phosphatidylcholin. Ausschnitte der Membranen sind jeweils vergrößert dargestellt.

Abb. 2.11 Zellmembranen. Schnitt durch eine Epidermiszelle der Beerenfrucht von *Culcasia liberica* (Araceae). Die Lipiddoppelschichten des Plasmalemmas und des Tonoplasten sind als doppelte schwarze Linien erkennbar. Gut zu erkennen sind auch die äußere und (eingefaltete) innere Mitochondrienhüllmembran (Kap. 2.6.1), beides ebenfalls Lipiddoppelschichten, die in dem Präparat aber nicht aufgelöst erscheinen (transmissionselektronenmikroskopische Originalaufnahme G. Wanner).

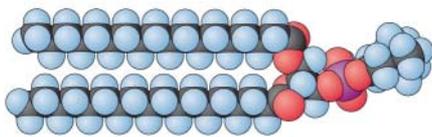
Box 2.2 Detergentien



Natriumdodecylsulfat (SDS)



Dodecylsulfat-Anion



Phosphatidylcholin

Die Oberflächenspannung des Wassers herabsetzende, amphipolare Verbindungen werden Detergentien genannt (lat. *detergere*, reinigen). Man unterscheidet elektrisch nicht geladene, zwitterionische und elektrisch geladene Detergentien. Bestimmte Detergentien werden in der biochemischen und zellbiologischen Forschung insbesondere dazu verwendet, unter Auflösung der Lipiddoppelschichten integrale Membranproteine aus Biomembranen herauszulösen. Die Detergensmoleküle dringen mit ihren langen hydrophoben Resten ins Innere der Lipiddoppelschichten ein und stören einerseits den Zusammenhalt der Glycerolipidmoleküle untereinander, andererseits aber auch deren Wechselwirkung mit den Membranproteinen, ohne die Proteinstruktur selbst zu schädigen. Es bilden sich wasserlösliche Micellen aus Detergensmolekülen und darin eingebetteten, meist noch funktionsfähigen Membranproteinen. Unter geeigneten Bedingungen sind diese Micellen klein genug, um einzelne Membranproteine oder Proteinkomplexe zu enthalten, die sich somit von anderen trennen lassen.

Ein starkes Detergens ist Natriumdodecylsulfat (engl.: Sodium dodecylsulfate, daher die gebräuchliche Abkürzung SDS, Abb., zum Größenvergleich ist Phosphatidylcholin maßstäblich dargestellt), welches in Lösung negativ geladen vorliegt. SDS bindet sehr fest an praktisch alle Proteine (etwa 1,4 g pro Gramm Protein) und denaturiert sie (= zerstört ihre Tertiärstruktur). Zudem zerstört SDS die Wechselwirkungen von Proteinen untereinander, sodaß Proteinkomplexe zerfallen. Diese Eigenschaften macht man sich zur gelelektrophoretischen Auftrennung von Proteinen zunutze: Die Protein-SDS-Micellen sind wegen der vielen gebundenen SDS-Moleküle sämtlich negativ geladen, sie wandern in einem elektrischen Feld zum Pluspol (Anode), und ihre Wanderungsgeschwindigkeit hängt im wesentlichen nur noch von der Größe der Micellen (näherungsweise der Größe der Proteine) ab.

Daher unterscheiden sich die Membranproteine in ihrem Extraktionsverhalten. Während die peripheren Proteine relativ leicht abgelöst werden können, z. B. durch Erhöhung der Ionenkonzentration, ist die Isolierung integraler Proteine nur durch die Denaturierung der Membranen, etwa durch Detergentien, möglich. Integrale Proteine machen bis zu 70% der gesamten Membranproteine aus. Ihre die Lipiddoppelschicht durchmessenden Abschnitte weisen meist α -helikale Sekundärstruktur auf und bestehen aus 20–22 Aminosäuren mit einem hohen Anteil an unpolaren Aminosäureresten, wie z. B. Valin, Alanin, Leucin, Isoleucin und Phenylalanin. Viele integrale Proteine besitzen mehrere solcher Transmembransegmente, bis zu 24 bei bestimmten Ionenkanälen (Abb. 6.7 S. 219). Aber auch β -Faltblätter können gelegentlich eine Membran durchspannen. So weisen die Porine in der bakteriellen Zellmembran (Abb. 4.2 S. 137) als Transmembransegmente ausschließlich β -Faltblätter auf, die eine faßartige Struktur mit einer inneren, die Membran ganz durchquerenden Pore bilden, deren hydrophobe Aminosäurereste nach außen, zur Membran, weisen, während hydrophile Reste die Pore innen auskleiden.

Betrachtet man eine Biomembran unter dem Elektronenmikroskop von der Fläche her, so sind bei sehr starker Vergrößerung die globulären Proteine deutlich zu erkennen. An manchen Stellen erscheint ihre Anordnung regellos, während sie in anderen Bereichen ein bestimmtes Muster aufweisen können (Abb. 2.35 S. 91).

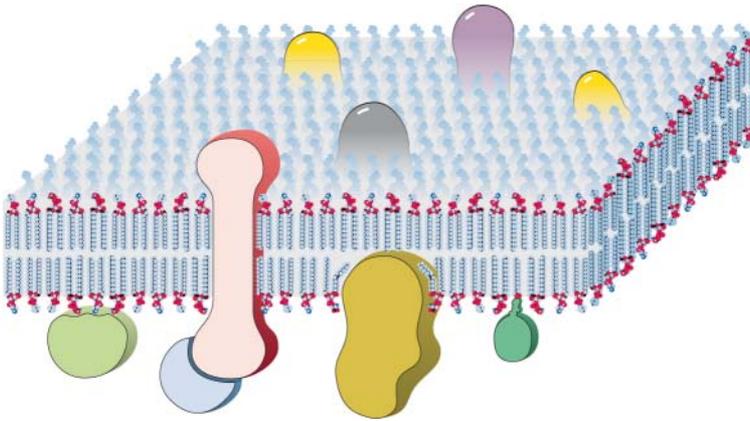


Abb. 2.13 Fluid-mosaic-Modell der Biomembran. In die Lipiddoppelschicht sind sowohl integrale als auch periphere Membranproteine integriert, andere periphere Proteine sind an die Membran angelagert, wieder andere, wie das unten rechts gezeigte Protein, mit „Lipidankern“ in der Membran befestigt. Die gezeigte Membran ist aus unterschiedlichen Phospholipiden, die gesättigte und ungesättigte Fettsäuren tragen, aufgebaut.

Biomembranen sind in der Regel asymmetrisch gebaut, d. h. die dem Cytoplasma zugewandte Seite unterscheidet sich von der extracytoplasmatischen, dem Cytoplasma abgewandten Seite. Dies gilt nicht nur für den Besatz mit Proteinen, sondern auch für die Lipidzusammensetzung der beiden Halbmembranen. So dominiert in der cytoplasmatischen Hälfte der Zellmembran das elektrisch negativ geladene Phosphatidylserin, während die netto elektrisch nicht geladenen Lipide Phosphatidylcholin und Phosphatidylethanolamin bevorzugt in der extracytoplasmatischen Hälfte vorkommen. Die cytoplasmatische Seite des Plasmalemmas ist also gegenüber der extracytoplasmatischen Seite negativ geladen.

Die Lipidmoleküle weisen in der halbflüssigen Lipidschicht eine hohe laterale Beweglichkeit auf und können auch um ihre Längsachse rotieren (daher die englische Bezeichnung „fluid mosaic“ für dieses Membranmodell). Jedoch können sie nur sehr schwer auf die gegenüberliegende Membranseite wechseln („flip-flop“). Dies ist der Grund dafür, daß ein asymmetrischer Bau der Biomembranen aufrechterhalten werden kann.

Der spezifische Austausch von Lipidmolekülen zwischen den beiden Halbmembranen wird durch eine Gruppe von Enzymen, die Flippasen, katalysiert. Auch die Membranproteine diffundieren in der Lipidschicht lateral, sofern sie nicht am corticalen Cytoskelett verankert sind. Eine Biomembran ist also eine hochdynamische Struktur. Allerdings kommt es trotz der hohen lateralen Beweglichkeit der Membranlipide und -proteine wohl nicht zu einer regellosen Durchmischung aller Komponenten. Vielmehr sollen sich in einer Membran Domänen mit einer charakteristischen Lipid- und Proteinzusammensetzung bilden, die wie Flöße in der flüssigen Lipidschicht treiben (engl.: „lipid rafts“). Ursprünglich in tierischen Zellen entdeckt, gibt es inzwischen auch für Pflanzenmembranen Hinweise auf ihre Existenz. Es wird angenommen, daß diese Strukturen Ausdruck eines besonders engen Zusammenwirkens bestimmter Membranproteine sind, die auf einem „Floß“ in optimaler Zusammensetzung funktional gekoppelt sind.

Die halbflüssige Konsistenz der Biomembranen ist auch für den „Membranfluß“ im System der Grundmembranen bedeutsam. Unter Membranfluß versteht man die Abschnürung von Membranvesikeln von der Membran eines Ursprungskompartiments und die anschließende Verschmelzung dieser Vesikel mit der Membran des Zielkompartiments (Kap. 2.5.6).

Der Membranfluß gewährleistet auch das Flächenwachstum von Membranen durch die Einlagerung bzw. eine Flächenreduktion durch die Entnahme von Lipidmolekülen. An diesen Prozessen, wie auch am Transport einzelner Membranbausteine vom Ort ihrer Synthese (meist das glatte endoplasmatische Reticulum) zum Verwendungsort sind **Lipid-Transferproteine** beteiligt, die den spezifischen Lipidaustausch zwischen Membranen unterschiedlicher Kompartimente katalysieren.

Für den Zusammenhalt der Membranen sind neben elektrostatischen vor allen Dingen hydrophobe und Dipol-Wechselwirkungen verantwortlich, die einerseits zwischen den hydrophoben Bereichen der Lipidmoleküle wirksam sind, andererseits zwischen diesen und den hydrophoben Gruppen der integralen Proteine. Die Lipide der Chloroplastenmembranen (vorwiegend Glykolipide) bilden spontan überhaupt keine Doppelschichten aus, sondern tun dies erst in Anwesenheit ihrer spezifischen Membranproteine.

Bricht man tiefgefrorene Zellen durch Eintreiben eines spitzen Keils rasch auf, lösen sich an der Bruchfläche nicht selten die beiden Schichten einer Lipiddoppelschicht voneinander, sodaß im Rasterelektronenmikroskop plastische Aufsichten auf Membranen und Membraninnenräume, die sie durchsetzenden Proteine und Membranspezialisierungen wie z. B. die Kernporen erhalten werden (Gefrierbruchtechnik, Abb. 2.14).

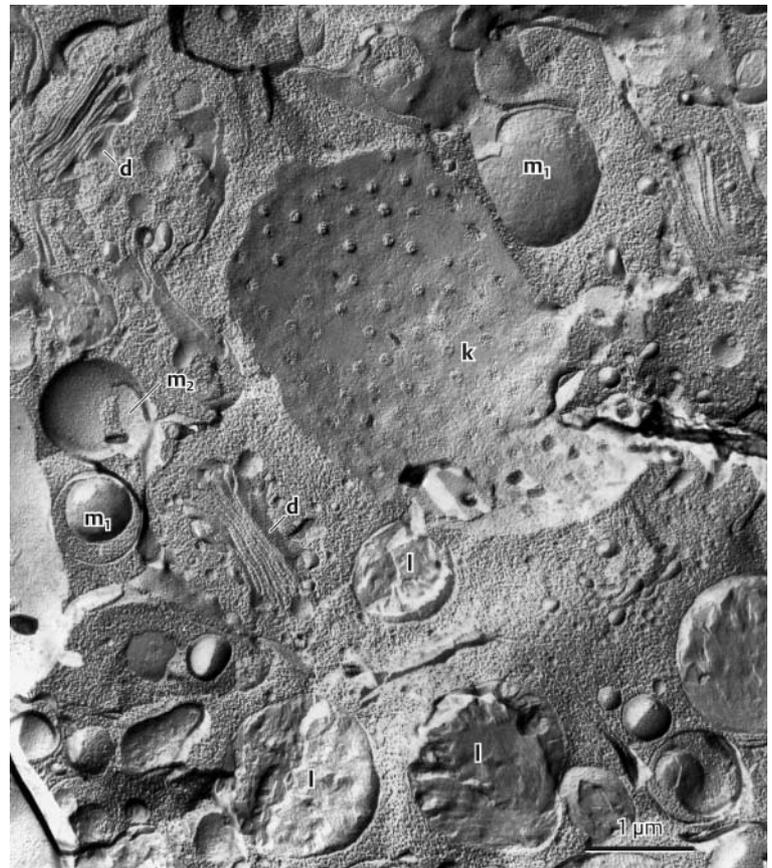


Abb. 2.14 Organellen der Eucyte. Ausschnitt aus einem Gefrierbruchpräparat einer Zelle der einzelligen Grünalge *Oocystis solitaria* (Chlorococcales). d Dictyosom, k Zellkern mit Poren und Porenapparaten, l Lipidtröpfchen, m₁ Microbody, m₂ Abdruck eines herausgebrochenen Microbodies (rasterelektronenmikroskopische Originalaufnahme D. G. Robinson).

2.4.3 Funktionen von Biomembranen

Die Lipiddoppelschichten der Biomembranen sind zunächst **Barrieren** (Abb. 2.15), die elektrisch geladene Teilchen, polare organische Moleküle und Makromoleküle nicht passieren lassen und lediglich für sehr kleine, ungeladene Moleküle wie Wasser (H_2O), Sauerstoff (O_2), Kohlendioxid (CO_2) oder Stickstoff (N_2) permeabel sind, aber auch von kleinen unpolaren organischen Molekülen (z.B. Ethylen, Ethanol) überwunden werden können. Bereits Glycerin diffundiert etwa tausendmal langsamer durch eine Lipiddoppelschicht wie durch eine gleichdicke Wasserschicht (Kap. 6.2.1).

Die Barrierefunktion von Lipiddoppelschichten in Verbindung mit der Geschlossenheit von Biomembranen erlaubt es, **Reaktionsräume** (Kompartimente) mit gegenüber der Umgebung der Zelle sehr viel höheren Konzentrationen vieler verschiedener Molekülarten – und dadurch einen intensiven Stoffwechsel – aufrechtzuerhalten und unerwünschte, z. B. toxische, Moleküle aus der Zelle fernzuhalten. Allerdings ist die stoffliche Zusammensetzung im Zellinneren auch qualitativ anders als die der Umgebung und auch in den verschiedenen Kompartimenten wiederum unterschiedlich. Es muß also in den Biomembranen spezifische Aufnahme- und Austauschmechanismen für eine Vielzahl von Molekülarten geben. Diese selektiven **Transporteigenschaften** werden von einer großen Zahl verschiedener und meist hochselektiver integraler Transportproteine sichergestellt, von denen vier Typen unterschieden werden können: porenbildende Proteine, Kanalproteine, Translokatoren (Carrier) und

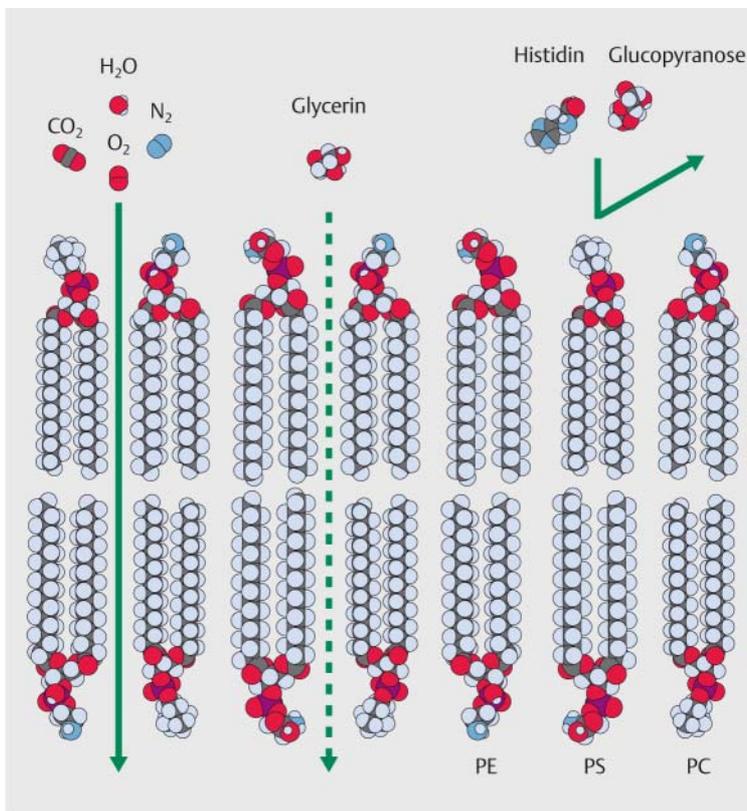


Abb. 2.15 Permeabilität von Lipiddoppelschichten. Alle Moleküle sind zueinander maßstäblich gezeichnet. Die Membran enthält die drei wichtigsten Phospholipide: Phosphatidylcholin PC, Phosphatidylserin PS und Phosphatidylethanolamin PE.

Pumpen. Da zum Verständnis ihrer Wirkweisen nicht allein die jeweilige Struktur, sondern vor allem die Betrachtung der Bioenergetik erforderlich ist, werden sie erst im Abschnitt Stoffwechsel näher besprochen (Kap. 6.2.2).

Intrazellulärer Materialtransport verläuft in der Regel in vesikulärer Verpackung, z.B. wird Material für den Zellwandbau über Golgi-Vesikel, die mit dem Plasmalemma verschmelzen, aus der Zelle ausgeschleust. Der Vesikeltransport verläuft gerichtet entlang von Cytoskelettelementen und wird über ATP-abhängige Motorproteine angetrieben (Kap. 2.3.1).

Schließlich stellt die Zellmembran ein empfindliches **Signalaufnahmesystem** dar. Dazu finden sich in sie eingebettet in großer Vielfalt Sensorproteine. Bei ihnen handelt es sich um integrale Proteine, von denen die meisten hochspezifisch bestimmte chemische Signale aus der Zellumgebung aufnehmen und nach Bindung des jeweiligen Signalstoffs eine zelluläre Antwort auslösen. Hierzu zählen die Rezeptoren für bestimmte Phytohormone (Kap. 16) oder für mikrobielle Elicitoren (Plus **20.6 S. 824**).

2.5 Das System der Grundmembranen

Eingebettet in das Cytoplasma finden sich in Eucyten, so auch den Pflanzenzellen, zahlreiche Organellen, die von einfachen Biomembranen gegen das Cytoplasma abgegrenzt sind und im Innern eine charakteristische und vom Cytoplasma völlig abweichende stoffliche Zusammensetzung und jeweils spezifische biochemische Funktionen aufweisen. Auch morphologisch lassen sich diese Organellen – bei Betrachtung mit einem Elektronenmikroskop – voneinander unterscheiden. Ihre Membranen stehen jedoch entweder direkt oder über Vesikeltransport mit dem endoplasmatischen Reticulum (ER) bzw. untereinander in Verbindung, und ihre Proteinausstattung wird ganz überwiegend am rauhen ER (rER) synthetisiert, die Membranlipide am glatten, also nicht mit Ribosomen besetzten Teil des ER (gER). Dieses reich gegliederte, die verschiedensten Organellen bildende Membransystem wird auch als **System der Grundmembranen** bezeichnet.

Zum System der Grundmembranen gehören die folgenden Membranen bzw. Organellen:

- Das endoplasmatische Reticulum, das man als Bildungsorganell für die folgenden Membranen anzusehen hat,
- die Dictyosomen, die zusammen den Golgi-Apparat bilden,
- die den Protoplasten der Zelle nach außen abschließende Zellmembran, das Plasmalemma,
- die verschiedenen Formen von Vakuolen mit ihrer äußeren, den Vakuoleninhalt gegen das Cytoplasma abgrenzenden Membran, dem Tonoplasten,
- der Zellkern mit der Kernhülle,
- Peroxisomen und Glyoxysomen (zusammen Microbodies, Mikrokörper genannt),
- die Pflanzenzellen untereinander verbindenden Plasmodesmen,
- verschiedene Populationen von Membranvesikeln, die sich aus einem der genannten Organellen bilden bzw. mit einem von ihnen verschmelzen können.

2.5.1 Endoplasmatisches Reticulum

Als endoplasmatisches Reticulum (ER) bezeichnet man ein das Cytoplasma durchziehendes, von 5–6 nm dicken Biomembranen begrenztes, unregelmäßiges, vielfach kommunizierendes System von flachen Hohlräumen und Kanälen, die sich zu Zisternen erweitern können (Abb. 2.1 S. 47 und Abb. 2.16). Es ist ständig in lebhafter Bewegung und Veränderung begriffen. Seine Ausdehnung hängt vom physiologischen Zustand der Zelle ab. Der von der Membran umschlossene Innenraum erscheint hell und ist von einer Flüssigkeit erfüllt, die sich in ihrer Zusammensetzung sehr wesentlich vom Cytosol unterscheidet.

Ist die Außenseite des ER von Ribosomen bedeckt, spricht man von einem **rauen ER** (rER) und unterscheidet es von dem ribosomenfreien **glatten ER**-Typ (gER). Beide Typen können gleichzeitig in einer Zelle vorkommen. Die membrangebundenen Ribosomen sind Orte der Proteinsynthese. Neben den integralen Membranproteinen für das Grundmembranensystem und den meisten Proteinen, die sich im Inneren der diesem Membransystem zuzurechnenden Organellen befinden, werden am rER die sekretorischen Polypeptide synthetisiert. Im Gegensatz zu den an den freien Polysomen gebildeten cytoplasmatischen Proteinen gelangen diese in den Innenraum des ER. Von dort werden sie, in kleine Vesikel verpackt, zu anderen Kompartimenten transportiert, z. B. den Dictyosomen, wo sie, ihrer Funktion entsprechend, modifiziert werden. Charakteristisch für die Proteinsynthese am rER ist der bereits während der laufenden Synthese stattfindende Eintritt oder Übertritt der Polypeptidkette in bzw. über die Membran. Man spricht von cotranslationalem Proteintransport (Kap. 15.10.1).

Das glatte ER ist zu zahlreichen chemischen Umsetzungen befähigt, z. B. zur Synthese der Membranlipide und anderer Substanzen. In großer Zahl finden sich in den Membranen des gER Enzyme aus der Gruppe der Cytochrom-P450-abhängigen Monooxygenasen (Plus 16.1 S. 596). Diese Enzyme führen die verschiedensten Oxidationsreaktionen im Zellstoffwechsel durch, sie sind weiterhin für die Unschädlichmachung sog. Xenobiotika, also von außen in die Zelle eindringender lipophiler organischer Schadstoffe, wichtig.

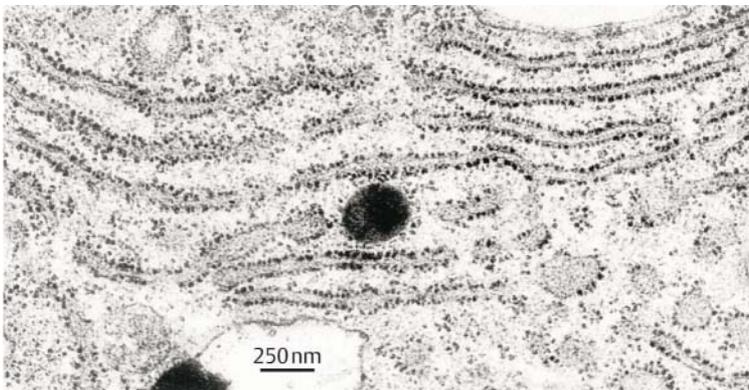


Abb. 2.16 Endoplasmatisches Reticulum (ER). Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme des rauhen ER einer Haarzelle von *Beta vulgaris*. Rechts unten sind mehrere tubuläre Ausläufer des ER quer getroffen. Sie sind an ihrem Ribosomenbesatz deutlich zu erkennen (Originalaufnahme K. Kowallik).

2.5.2 Golgi-Apparat

Abweichend von den von Golgi (1898) erstmals beschriebenen netzartigen Strukturen tierischer Nervenzellen verwendet man diesen Ausdruck heute für die Gesamtheit der **Dictyosomen**, das sind Stapel abgeflachter, durch Membranen begrenzter Hohlräume, die als Zisternen bezeichnet werden (Abb. 2.17, Abb. 2.1 S. 47 und Abb. 2.14). Ihre Anzahl pro Dictyosom kann stark variieren, von 5–7 in Zellen der Wurzelhaube bis zu 30 bei der einzelligen Alge *Euglena*. Die Durchmesser der Dictyosomen betragen 1–3 μm , die Abstände zwischen den Zisternen 20–30 nm. In manchen Fällen beobachtet man zwischen den Zisternen Golgi-Filamente unbekannter Natur. Auch die Anzahl der Dictyosomen pro Zelle unterliegt starken Schwankungen, von einem Dictyosom in der einzelligen Grünalge *Chlamydomonas* (Abb. 4.12b S. 149) zu einigen hundert in den Wurzelhauben zellen vom Mais bis zu einigen tausend in wachsenden Baumwollhaaren. Im übrigen kann sich ihre Anzahl während der Entwicklung sowie in Abhängigkeit von der physiologischen Aktivität ändern. Während sich bei Säugetierzellen die Golgi-Apparate in der Nähe des Zellkerns befinden, sind sie bei Pflanzenzellen über das ganze Cytoplasma verteilt. Ihre räumliche Anordnung wird hier offenbar durch Actinfilamente und actinbindende Proteine koordiniert. Eine Verlagerung von Dictyosomen kann auch durch die Cytoplasmastromung (S. 49) erfolgen.

Der Golgi-Apparat ist Syntheseort von Oligo- und Polysacchariden für den Bau von Mittellamellen und Zellwänden, mit Ausnahme der Cellulose. Er führt darüberhinaus bestimmte Reaktionen der Modifikation von Proteinen mit Zuckern aus, ist also an der Bildung von Glykoproteinen beteiligt. Die Zuckerbausteine werden in den Dictyosomen in Protopektin- und andere Glykan-Vorstufen umgewandelt und in den abgeschnürten, von einer Membran umgebenen Golgi-Vesikeln durch das Cytoplasma zur Peripherie transportiert, wo die Membranen der Vesikel mit dem Plasmalemma fusionieren, der Inhalt der Vesikel nach außen abgegeben (**Exocytose**) und in die Zellwand inkorporiert wird. Dies trifft auch für die Zellwandproteine zu, die am ER synthetisiert und in den sog. Primärvesikeln zu den Dictyosomen transportiert werden. An der Regenerationsseite fusionieren die Primärvesikel zu einer Zisterne. Hier erfolgt der Umbau zu Glykoproteinen durch Anhängen von Zuckern bzw. Modifikation von bereits im ER angehängten Zuckerketten (Kap. 15.10.4).

Bei den schleimproduzierenden Drüsenzellen erfolgt im Golgi-Apparat die Bildung und Sekretion des aus sauren Polysacchariden bestehenden Schleimes.

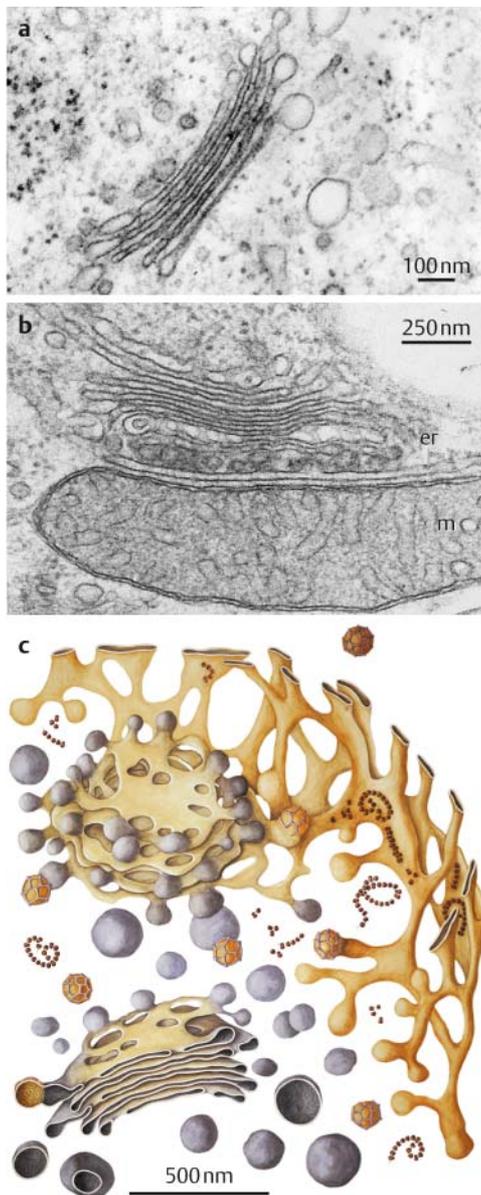


Abb. 2.17 Dictyosomen. **a** Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme eines Dictyosoms von *Helleborus niger* im Querschnitt, umgeben von Golgi-Vesikeln, die an den Rändern abgeschnürt werden (Originalaufnahme G. Wanner). **b** Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme eines Querschnittes durch ein Dictyosom von *Vaucheria sessilis*, das sich in enger Nachbarschaft zu einer ER-Zisterne (er) und einem Mitochondrion (m) befindet. Die Abgliederung von Primärvesikeln der ER-Zisterne, die zur Bildung der Zisternen des Dictyosoms auf der Regenerationsseite (cis-Seite) beitragen, ist deutlich zu erkennen. Auf der gegenüberliegenden Sekretionsseite (trans-Seite) sieht man den Zerfall einer Zisterne in Golgi-Vesikel (Originalaufnahmen K. Kowallik). **c** Räumliche Rekonstruktionszeichnung nach transmissionselektronenmikroskopischen Serienschichtaufnahmen durch eine Zelle der Kresse. Dictyosomen gelb, Golgi-Vesikel blau-violett, ER gelb-braun, Polysomen rotbraun, ferner zu sehen sind clathrinbedeckte Vesikel mit charakteristischen Oberflächenstrukturen (Originalaufnahme I. Böhm und G. Wanner).

Bei den Algen und bei tierischen Zellen findet man die Dictyosomen häufig in unmittelbarer Nachbarschaft von ER-Zisternen. Sie lassen dann meist eine deutliche Polarität zwischen der dem ER benachbarten cis- und der gegenüberliegenden trans-Seite erkennen. Wie Abb. 2.17b und Abb. 2.18 zeigen, werden vom ER sog. Primärvesikel abgeschnürt, die zur cis-Seite wandern und hier mit einer Zisterne fusionieren. Die cis-Seite wird deshalb auch als Bildungsseite bezeichnet. Auf der trans-Seite kann man dagegen einen Zerfall der Dictyosomenzisternen in Golgi-Vesikel bzw. die Abschnürung von Vesikeln von einer Zisterne beobachten (Sekretionsseite). Man nimmt an, daß sich die aufeinanderfolgenden Zisternen eines Dictyosoms in ihren biochemischen Leistungen unterscheiden, und zwar so, daß die jeweils zur trans-Seite hin anschließenden ein oder zwei Zisternen die zum nächsten Reaktionsschritt erforderliche Enzymausstattung enthalten. Nach dieser Vorstellung, für die viele experimentelle Befunde sprechen, werden die Zisternen als stationäre, in ihren biochemischen Leistungen spezialisierte Kompartimente angesehen, weshalb der Transport der jeweiligen Reaktionsprodukte von einem Zisternentyp zum nächsten durch Vesikel erfolgen müßte, wie in Abb. 2.18 dargestellt (**Vesikeltransport-Modell**). Hierfür spricht auch die Beobachtung, daß an den Rändern der Dictyosomen meist eine größere Anzahl von Vesikeln zu beobachten ist und die Zisternenstapel eines Dictyosoms auch nach dessen Isolierung aus dem Cytoplasma erhalten bleiben, also offensichtlich untereinander verbunden sind. Möglicherweise spielen dabei die oben erwähnten Golgi-Filamente eine Rolle.

Bei Höheren Pflanzen lassen Dictyosomen zwar ebenfalls Polaritätsmerkmale erkennen, z.B. Unterschiede in der Zisternenbreite, weisen aber häufig keine eindeutige Lagebeziehung zum ER auf (Abb. 2.17a). Auch eine Anhäufung vom ER abgeschnürter Vesikel ist nur selten zu beobachten. Statt dessen sind die Ränder meist fensterartig durchbrochen. Sie laufen in Tubuli aus, die unter Ausbildung von Anastomosen die Dictyosomen mit einem Netzwerk umgeben, und stehen mit Vesikeln verschiedener Größe und Gestalt in Verbindung (Abb. 2.17c).

Hinsichtlich der Entstehung und Vermehrung der Dictyosomen gehen die Ansichten noch auseinander. In elektronenmikroskopischen Aufnahmen erkennt man bisweilen eine Querteilung mittels einfacher Durchschnürung der Zisternen.

2.5.3 Plasmalemma und Tonoplast

Auch die äußere Zellmembran, das Plasmalemma, und die Vakuolenmembran, der Tonoplast, sind Abkömmlinge des endoplasmatischen Reticulums (Abb. 2.11 S. 61). Lipidmaterial und Membranproteine für beide Membranen werden in Vesikelform über den Golgi-Apparat angeliefert. Die korrekte Verteilung der Proteine wird dadurch sichergestellt, daß für den Tonoplasten bzw. die Vakuole bestimmte Proteine eine Signatur tragen – ein spezifisches Sekundärstrukturelement – das von Sortierungssystemen im ER bzw. im Golgi-Apparat erkannt wird, während die für das Plasmalemma bestimmten Proteine keine besondere Signalstruktur besitzen. Am Ende dieses Sortierungsprozesses werden für den Tonoplasten bzw. die Vakuole einerseits und für das Plasmalemma bzw. zur Exocytose andererseits bestimmte Proteine in unterschiedliche Transportvesikel verpackt und zu ihrem jeweiligen Zielort gebracht (Kap. 15.10.3).

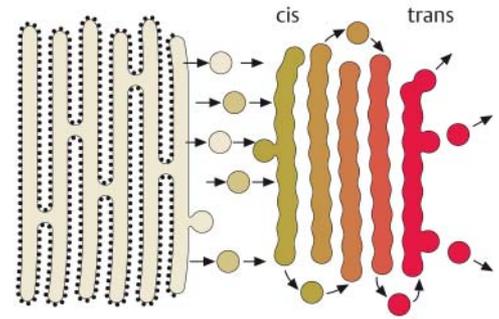


Abb. 2.18 Transport durch den Zisternenstapel eines Dictyosoms. Die vom ER gebildeten Primärvesikel fusionieren mit der dem ER zugewandten Zisterne. Nachdem die in die Zisterne inkorporierten Substanzen eine erste Umwandlung erfahren haben, werden sie durch Vesikel in die nächste Zisternengruppe transportiert (Pfeile) und schließlich in die übernächste. Die verschiedene biochemische Ausstattung der Zisternen ist durch verschiedene Farbtöne angedeutet (siehe auch Abb. 15.37 S. 564).

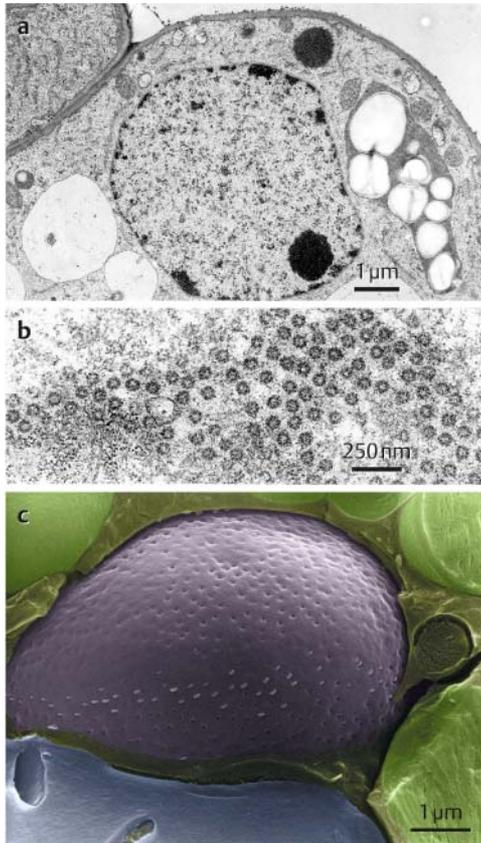


Abb. 2.19 Zellkern. **a** Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme einer nichtinfizierten Zelle eines Wurzelknöllchens von *Glycine max* (Sojabohne, Abb. 20.10b S. 821). In der Mitte der große Zellkern mit doppelt konturierter Kernhülle und einem fast schwarz erscheinenden Nucleolus. Rechts neben dem Zellkern ein Amyloplast mit Stärkeeinschlüssen, weiterhin zu sehen sind Mitochondrien, Microbodies, Vakuolen und ER (Originalaufnahme E. Mörschel). **b** Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme eines Flächenschnitts durch die Kernhülle der Kieselalge *Stephanopyxis palmeriana* mit Kernporenkomplexen in Aufsicht (Originalaufnahme K. Kowallik). **c** Aufsicht auf einen Zellkern aus dem Rindenparenchym von *Tilia platyphyllos* (Linde). Kolorierte rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines Gefrierbruchpräparats (Originalaufnahme G. Wanner).

In meristematischen Zellen (Abb. 2.1 S. 47) finden sich stets mehrere kleine Vakuolen, aber keine Zentralvakuole. Diese entsteht erst im Verlaufe der Differenzierung. In ausdifferenzierten Parenchymzellen kann das Volumen der Zentralvakuole über 90% des Volumens des gesamten Protoplasten ausmachen. Vakuolen dienen der Speicherung verschiedenster Substanzen. Gespeichert werden z.B. Ionen, organische Säuren, Zucker, Abwehrstoffe, die z.B. bei Verletzung freigesetzt werden, wasserlösliche Farbstoffe, die Lockfunktionen besitzen – z.B. in den Kronblättern von Blüten, in Früchten –, Giftstoffe, die aus dem Cytoplasma entfernt werden müssen, Stoffwechselschlacken (Exkrete), die keiner weiteren Verwendung im Stoffwechselgeschehen mehr zugeführt werden können. Der hohe Turgordruck pflanzlicher Zellen geht auf die in den Vakuolen gespeicherten löslichen und daher osmotisch aktiven Teilchen zurück. Hauptosmotikum der Pflanzenzelle ist das Kalium-Ion (Kap. 7.3.3 und S. 105). In Speichergeweben der Samen kommen Proteinspeichervakuolen vor, die kompakte, meist globuläre Gebilde sind und hochkonzentrierte, unlösliche Aggregate spezieller Speicherproteine enthalten, aber im reifen Samen nur noch wenig Wasser.

2.5.4 Zellkern

Der Zellkern (**Nucleus**) ist das genetische Steuerzentrum der Zelle (Abb. 2.19). Er enthält die Chromosomen, auf denen die weitaus überwiegende Anzahl der Gene (Erbanlagen) lokalisiert ist. Deren Gesamtheit wird als Genom bzw. als Kerngenom (Nucleom) bezeichnet, um es von dem Plastidengenom (Plastom) und dem Mitochondriengenom (Chondriom) abzugrenzen (Kap. 13.4). Der Zellkern hat häufig die Form einer Kugel, erscheint bisweilen aber auch linsenförmig, ellipsoid, gelappt oder anders gestaltet. Seine Größe steht in einer gewissen, wenn auch nicht strengen Beziehung zu der Menge des ihn umgebenden Cytoplasmas (**Kern-Plasma-Relation**). Häufig liegen die Durchmesser pflanzlicher Zellkerne in der Größenordnung von 5–25 µm, doch kommen auch Durchmesser von einigen hundert µm vor. Gegen das Cytoplasma ist der Zellkern durch die von Kernporen durchsetzte **Kernhülle** abgegrenzt. Diese ist als eine spezialisierte, in sich geschlossene, das Karyoplasma umgebende Zisterne des endoplasmatischen Reticulums aufzufassen und steht mit ihm in direkter Verbindung (Abb. 2.1 S. 47)

Im Lichtmikroskop erscheint der Zellkern homogen und stärker lichtbrechend als das Cytoplasma. Im Phasenkontrast und nach Anfärbung mit basischen Farbstoffen hebt sich jedoch das **Chromatin** (Kap. 13.3) deutlich vom **Karyoplasma** ab, das den übrigen Kernraum ausfüllt. Das Karyoplasma enthält zahlreiche Enzyme, Struktur- und Transportproteine. Außerdem besitzt jeder Zellkern mindestens einen **Nucleolus**, häufig indes mehrere Nucleoli (Kernkörperchen), die sich mit basischen Farbstoffen ebenfalls intensiv anfärben.

Kernhülle: Die Membran der Kernhülle ist etwa 7,5 nm dick, sie umschließt den perinucleären Raum von 10–15 nm Breite (Perinuclearzisterne), sodaß sie im Schnittpräparat wie eine Doppelmembran erscheint. Da der perinucleäre Raum mit dem Innenraum des endoplasmatischen Reticulums in Verbindung steht und die cytoplasmatische Seite der Kernmembran Polysomen tragen kann, ist die Kernhülle als Teil des ER anzusehen. In Aufsicht zeigt sie, und das unterscheidet sie vom ER, zahlreiche **Kernporen** von runder bis oktogonaler Gestalt (Abb. 2.19b, c und Abb. 2.14 S. 64). Wie in Abb. 2.20 dargestellt, ist ein Kernporenkomplex aus mehreren miteinander verbundenen „Proteinringen“ zusammengesetzt,

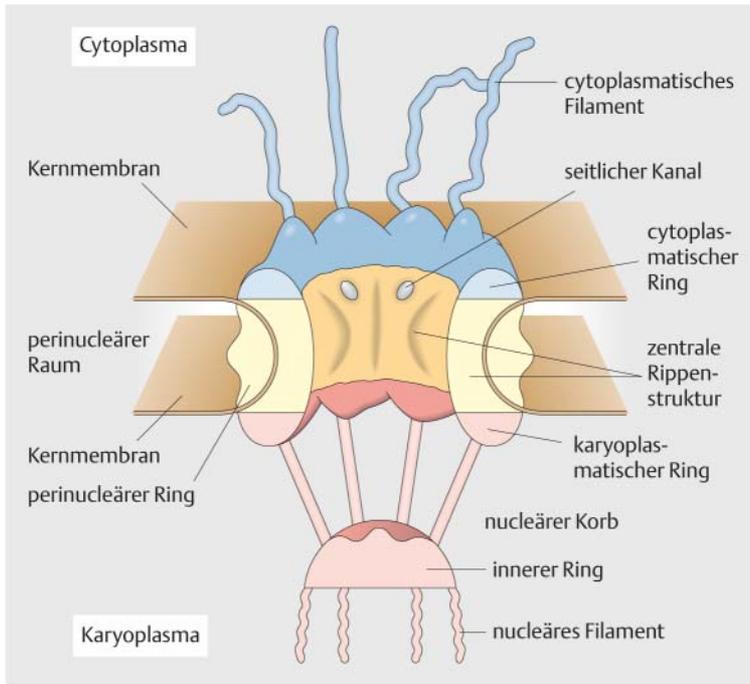


Abb. 2.20 Modell des Kernporenkomplexes. Das Modell wurde durch rechnerische Mittelung einer großen Anzahl von hochaufgelösten elektronenmikroskopischen Bildern verschiedener Ansichten des Kernporenkomplexes gewonnen (verändert nach Beck et al. 2004; Fahrenkrog et al. 2004).

die aus etwa 30 verschiedenen Proteinen, den **Nucleoporinen**, gebildet werden und eine 8fach rotationssymmetrische Struktur bilden: Der cytoplasmatische Ring trägt 8 Proteinfilamente, die in das Cytoplasma ragen. Darunter liegt ein Ring im perinucleären Raum, und ein weiterer im Karyoplasma. Von diesen Ringen ausgehend führen „Rippen“ (auch Speichen genannt) in das Innere der Kernpore, die sich dadurch von etwa 70 nm Durchmesser an den Eintrittsöffnungen bis auf etwa 45 nm verengt. Dies ist auch annähernd die maximale Größe von Partikeln (40 nm), die noch durch die Kernporen transportiert werden können. Zwischen den Rippen führen seitliche Kanäle aus der Kernpore in das Cytoplasma. Ihre Bedeutung ist noch unklar. Vom karyoplasmatischen Ring erstreckt sich ein „Korb“ von Proteinfilamenten zu einem inneren „Ring“, der jedoch eher die Form eines Pfropfens hat und von dem seinerseits Filamente in das Karyoplasma ragen. Bei der in älteren Rekonstruktionszeichnungen in der Kernpore dargestellten (und in hochauflösenden elektronenmikroskopischen Bildern zu sehenden) Struktur eines „Zentralpfropfens“ handelt es sich um Proteinkomplexe, die gerade durch die Kernpore transportiert werden, also nicht um eine Strukturkomponente der Pore selbst (Kap. 15.5.3).

Importiert werden alle im Cytoplasma synthetisierten Proteine, die über mindestens eine Kernlokalisationssequenz verfügen. Dabei handelt es sich um einen Aminosäureabschnitt, dessen Struktur von Kernimportrezeptoren im Cytoplasma erkannt und gebunden wird, wonach der gebildete Komplex durch eine Kernpore in das Karyoplasma verfrachtet wird (Abb. 15.18 S. 527). Aus dem Zellkern exportiert werden die mRNAs und tRNAs, meist als Komplexe mit spezifischen Proteinen, und die Ribosomen-Vorstufen. Der Transport über Kernporen ist außerordentlich effektiv. Eine einzelne Kernpore bewerkstelligt etwa 1 000 Transportvorgänge pro Sekunde, was einem Massenfluß von bis zu 80 Millionen Da pro Sekunde entspricht.

Karyoplasma: Bei elektronenmikroskopischer Betrachtung erscheint das Karyoplasma feingranulär. Entfernt man bei isolierten Zellkernen die Kernhülle, so bleibt nach Extraktion der löslichen Nucleoproteine ein Körper etwa gleicher Größe und Gestalt zurück, die **Nuclearmatrix (Kernskelett)**. Sie besteht im wesentlichen aus einem Gerüst feiner Proteinfibrillen, den sog. Nucleonemen, die Träger der Komponenten des Replikations- und Transkriptionsapparates sind. Die chromosomale DNA ist in Schleifen oder Domänen angeordnet, deren Enden sowohl während der Replikation als auch während der Transkription fest an das Kernskelett gebunden bleiben. Eine solche Anordnung garantiert einen korrekten Ablauf dieser Prozesse. Außerdem spielt das Kernskelett bei der RNA-Prozessierung (Kap. 15.4) sowie beim gerichteten intranucleären Transport eine Rolle. Das die Chromosomen aufbauende Chromatin erscheint im Vergleich zum Karyoplasma elektronenoptisch dichter. Nicht selten findet man schraubig gewundene Fibrillen von etwa 10 und 30 nm Durchmesser (Abb. 13.3 S. 380). Unmittelbar innen an die Kernhülle grenzt eine Faserschicht, die **Nuclearlamina**, die aus spezifischen Proteinen, den Laminen, besteht. Sie hat Skelettfunktion und bestimmt die Form des Zellkerns. Allerdings ist sie bei pflanzlichen Zellkernen nicht so ausgeprägt wie bei tierischen.

Nucleolus: Die in Ein- oder Mehrzahl vorhandenen Nucleoli erscheinen im Lichtmikroskop scharf konturiert, sind jedoch von keiner besonderen Hülle umgeben. Man unterscheidet die meist periphere „pars granulosa“, die aus 15–20 nm messenden Granula besteht, und die überwiegend zentrale „pars fibrosa“, die aus dichtgepackten, 5–8 nm dicken fibrillären Elementen zusammengesetzt ist. Die Nucleoli entstehen an den **Nucleolus organisierenden Regionen (NOR)** der Chromosomen (Abb. 13.4 S. 384), deren Chromatin sie durchzieht. Diese DNA enthält repetitive Gene, welche die ribosomale RNA codieren (Abb. 15.22 S. 532), mit Ausnahme der 5S-RNA, deren Gene auf anderen Chromosomen liegen. In den Nucleoli wird die 45S-Vorstufe der ribosomalen RNA synthetisiert und mit den ribosomalen Proteinen verbunden, die an den Polyribosomen des Cytoplasmas synthetisiert und in den Zellkern importiert werden. Nach Hinzufügen der 5S-RNA liegen die fertigen, auch als **Präribosomen** bezeichneten Vorstufen der cytoplasmatischen Ribosomen vor. Diese werden in einem als Prozessierung bezeichneten Vorgang zu den Vorstufen der kleinen und großen Ribosomenuntereinheiten weiterverarbeitet und diese schließlich durch die Porenkomplexe in das Cytoplasma transportiert. Der Nucleolus ist also Synthese- und Reifungsort der Ribosomen-Vorstufen (Abb. 15.23 S. 533).

Ein Zellkern mit den oben beschriebenen Merkmalen findet sich in den Zellen aller Organisationsstufen mit Ausnahme der Bakterien und Archaeen. Diese besitzen zwar DNA-haltige, kernäquivalente Bereiche (Nucleoide), doch fehlen diesen die typischen Organisationsmerkmale eines Zellkerns (Tab. 4.1 S. 129). Man grenzt Bakterien und Archaeen daher als **Prokaryoten** von den **Eukaryoten**, die einen Zellkern besitzen, ab.

Nicht selten finden sich im Pflanzenreich vielkernige Zellen. Es konnte jedoch nachgewiesen werden, daß auch in diesen jeder Kern eine plasmatische Wirkungssphäre besitzt, die man zusammen mit dem Kern als Energidie bezeichnet. Da eine polyenergidie Plasmamasse, auch wenn sie von einer gemeinsamen Zellwand umgeben ist, nicht einer einzelnen Zelle äquivalent ist, bezeichnet man sie als **Coenoblast** (Coenocyte). Morpholo-

gisch und größenordnungsmäßig kann ein Coenoblast allerdings durchaus einer normalen Pflanzenzelle entsprechen, wie bei der Grünalge *Cladophora* (S. 157). Die Coenoblasten können aber auch schlauchartig auswachsen und erhebliche Dimensionen erreichen, wie im Falle der Niederen Pilze und Schlauchalgen (Siphonales, S. 155).

2.5.5 Microbodies

Unter dieser Bezeichnung faßt man runde bis ovale Organellen von 0,3–1,5 µm Durchmesser zusammen (Abb. 2.14 S. 64 und Abb. 2.21), die im Elektronenmikroskop eine amorphe Grundstruktur zeigen, die dunkler erscheint als Cytoplasma. In diese amorphe Matrix finden sich oft kristalline Einschlüsse eingebettet, die im wesentlichen aus dem Enzym Katalase bestehen. Die Microbodies zeigen im Elektronenmikroskop keine charakteristischen morphologischen Unterschiede. Allerdings ist ihre Klassifizierung anhand biochemischer Kriterien möglich. So stellt die Katalase das **Leitenzym** (Box 2.3) der Microbodies dar. Eine genauere biochemische Analyse läßt zwei Arten von Microbodies unterscheiden, die Peroxisomen und die Glyoxysomen.

Die **Peroxisomen** (Abb. 2.21a) sind durch den Besitz von Oxidasen charakterisiert, die Wasserstoff von ihrem jeweils spezifischen Substrat abspalten und auf elementaren Sauerstoff übertragen. Das hierdurch entstehende Wasserstoffperoxid (H_2O_2) wird durch das Enzym Katalase in O_2 und H_2O zerlegt ($2 \text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2 \text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$). Die Art der Oxidasen ist je nach Zelltyp und Funktion verschieden. Die Peroxisomen der grünen Pflanzen (Blatt-Peroxisomen) sind die Organellen der Photorespiration (Kap. 8.1.3). Im Verlauf dieses Prozesses wird durch das Enzym Glykolat-Oxidase Glykolsäure oxidiert, wobei zwei Elektronen und zwei H^+ -Ionen auf Sauerstoff übertragen werden, sodaß H_2O_2 entsteht. Glykolat-Oxidase ist das Leitenzym der Blatt-Peroxisomen. Weiterhin läuft in den Peroxisomen die β -Oxidation der Fettsäuren ab.

Die **Glyoxysomen** (Abb. 2.21b) finden sich in den Speichergeweben fettreicher Samen und sind dort an der Umwandlung von Speicherlipiden in Kohlenhydrate während der Samenkeimung beteiligt. Glyoxysomen enthalten außer den Enzymen zur β -Oxidation der Fettsäuren auch den enzymatischen Apparat des Glyoxylsäure-Zyklus (Kap. 10.2.2). Ein Enzym dieses Zyklus, die Isocitrat-Lyase, ist das Leitenzym der Glyoxysomen.

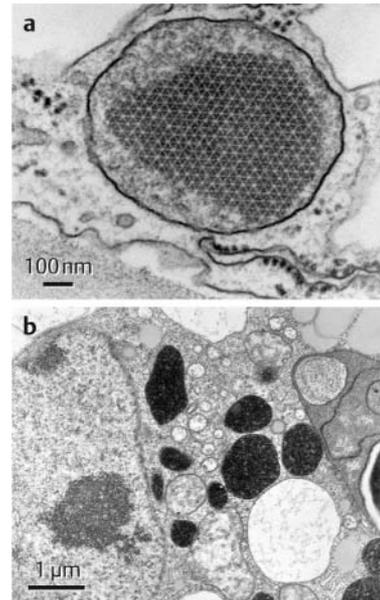


Abb. 2.21 Microbodies. **a** Peroxisom mit Proteinkristalloid aus dem Blütenblatt des Löwenzahns (*Taraxacum officinale*). **b** Glyoxysomen aus 4 Tage verdunkelten Kotleedonen des Raps (*Brassica napus*), dunkel gefärbt durch histochemischen Nachweis auf Katalase. (In Gegenwart von Katalase und H_2O_2 wird das Substrat Diaminobenzidin zu einem braunen Farbstoff oxidiert, der sich niederschlägt und nach der OsO_4 -Kontrastierung des elektronenmikroskopischen Präparats schwarz erscheint; transmissionselektronenmikroskopische Originalaufnahmen G. Wanner.)

Box 2.3 Leitenzyme

Leitenzyme/diagnostische Merkmale einiger Zellorganellen.

Organelltyp	Leitenzym/Merkmal
Chloroplasten	Chlorophyll
Mitochondrien	Cytochrom-c-Oxidase
Microbodies	Katalase
Glyoxysomen	Isocitrat-Lyase
Peroxisomen	Glykolat-Oxidase
intakte Vakuolen	saure Phosphatase
Golgi-Vesikel	Glucan-Synthase I
Membranen des ER + Kernhülle	Cytochrom-c-Reductase

Leitenzyme sind Enzyme, die ausschließlich in einem bestimmten Organell oder in einer bestimmten Gruppe von Organellen vorkommen (Tab.). Die Ermittlung der Aktivitäten von Leitenzymen ermöglicht es, das Vorkommen eines Organells in einer zu charakterisierenden Fraktion nachzuweisen sowie Verunreinigungen durch andere Organellen in dieser Fraktion abzuschätzen. Wie die Dichtetabelle (Box 2.1 S. 49) zeigt, gibt es Überschneidungen der Dichten verschiedener Organellen. Manche Organellen können daher in einem einzigen Schritt nicht vollständig voneinander getrennt werden.

Die Entstehung der Microbodies (Box 10.3 S. 329) ist zwar noch nicht in allen Details bekannt, doch konnten in den letzten Jahren die wesentlichen Prozesse an Hefeperoxisomen aufgeklärt werden. Diese entstehen als Präperoxisomen durch Abschnürung vom ER. Die präperoxisomalen Vesikel sind so klein, daß sie bislang nicht direkt im Elektronenmikroskop beobachtet werden konnten. Durch Lipid-Transferproteine werden den Präperoxisomen weitere Lipidbausteine zugeführt. Zugleich werden die Proteine der Peroxisomenmatrix aus dem Cytoplasma, wo sie an Polyomen entstehen, über einen Porenmechanismus in die Organellen importiert. Die für die Peroxisomen bestimmten Proteine tragen charakteristische Signalpeptide, die vom Importapparat der Peroxisomenmembran erkannt werden. Das Präperoxisom nimmt so an Größe zu, und das „reife“ Peroxisom teilt sich schließlich durch einfache Abschnürung, wobei die Tochterperoxisomen weitere Proteine aufnehmen, bis sie sich wiederum teilen. Auf diese Weise nimmt die Zahl der Peroxisomen in der Zelle zu.

Nach neueren Befunden wandeln sich die Glyoxysomen in den Keimblättern mancher Samen mit Einsetzen der Ergrünung in Peroxisomen um.

2.5.6 Vesikelfluß im System der Grundmembranen

Das ER, die vom ER abgeschnürten Vesikel, die Kernhülle, die Dictyosomen und die Golgi-Vesikel sind Teile eines komplexen cytoplasmatischen Endomembransystems, in dem ein ständiger Membranfluß zwischen dem ER, den Dictyosomen und dem Plasmalemma bzw. Tonoplasten stattfindet (Abb. 2.22). Auch die Membran der Microbodies (Peroxisomen und Glyoxysomen) leitet sich vom ER ab.

Membranen müssen jeweils an Ort und Stelle, ihren Aufgaben entsprechend, modifiziert werden. Der in wachsenden Zellen wegen des hohen Bedarfs an Zellwandbausteinen über Golgi-Vesikel erfolgende Membranzufluß zum Plasmalemma ist zwei- bis dreimal so groß wie der durch die Flächenvergrößerung der wachsenden Zelle bedingte Bedarf an Membranbausteinen. Daher muß ein ständiger Rückfluß von Membranmaterial in das Zellinnere erfolgen. Berechnungen haben ergeben, daß der auf diese Weise erfolgende komplette Austausch der Membranbausteine, je nach Zelltyp, innerhalb einiger Minuten bis einiger Stunden stattfindet. Bei tierischen Zellen erfolgt diese Rückführung durch Endocytose unter gleichzeitiger Aufnahme von festem oder gelöstem Material in die Zelle durch Umhüllung mit Membranmaterial. Daß ein solcher Weg bei Pflanzenzellen grundsätzlich auch möglich ist, zeigen Versuche mit Protoplasten. Da jedoch die pflanzliche Zellwand für größere Moleküle oder gar Partikel undurchlässig ist, dürften endocytotische Vesikel eher der Rückführung des Plasmamembranmaterials in das Zellinnere dienen als dem Transport aufgenommener Stoffe. Derartige Vesikel wurden bisher allerdings relativ selten beobachtet. Es ist daher anzunehmen, daß das Membranmaterial großteils enzymatisch abgebaut und somit auf mikroskopisch nicht verfolgbarem Weg zurückgeführt wird. Zielorte dieses Rücktransportes könnten das ER und die Dictyosomen, aber auch die Vakuolen sein (Abb. 15.37 S. 564).

Wachsende Pflanzenzellen sekretieren auf exocytotischem Weg ständig Zellwandbausteine und Enzyme, die zur Zellwandsynthese benötigt werden. Ein auf die Proteinsekretion spezialisiertes Gewebe ist die Aleuronschicht der Graskaryopsen (Plus 2.2).

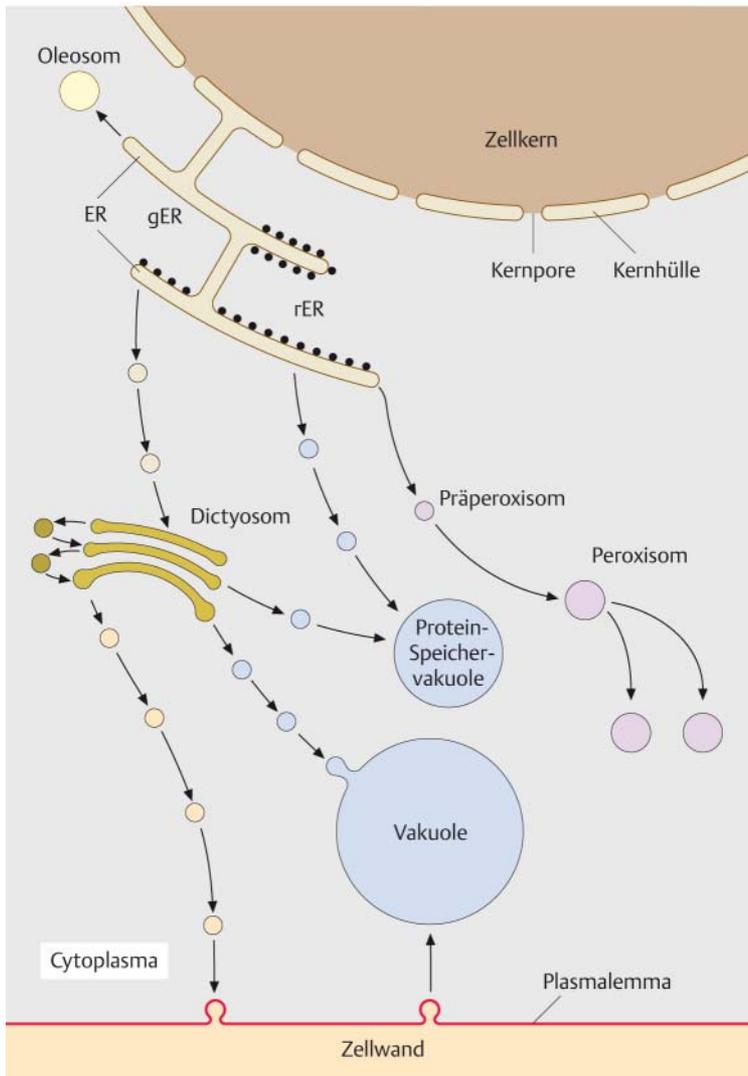


Abb. 2.22 Vesikulärer Membranfluß im System der Grundmembranen.

Eine Besonderheit hinsichtlich ihres Membranaufbaus stellen die am glatten endoplasmatischen Reticulum gebildeten **Oleosomen**, Triglyceride speichernde Organellen, dar, die in geringer Zahl in fast allen Zellen, in Geweben lipidspeichernder Samen jedoch in großer Zahl und in enger räumlicher Nähe zu Glyoxysomen auftreten (Box 2.4).

Als beschichtete Vesikel (engl.: **coated vesicles**, CV) bezeichnet man sehr kleine Vesikel (Durchmesser ca. $0,1 \mu\text{m}$), deren Membran außen von einer zusätzlichen Proteinhülle umgeben ist (Abb. 2.17c S. 68). Man unterscheidet zwei Arten von CV:

- Die **Clathrin-Vesikel** (engl.: **clathrin-coated vesicles**, CCV), deren Hüllen aus dem Protein Clathrin bestehen. Dieses besitzt eine gitterartige Struktur, sodaß seine Moleküle gewissermaßen einen Käfig bilden. Die Bindung des Clathrins auf der Membranoberfläche bewirkt wahrscheinlich die Vesikelabschnürung von der Ursprungsmembran. Die CCV sind an dem Vesikeltransport von den Dictyosomen zu anderen Kompartimenten beteiligt.