

ALLGEMEINE BOTANIK

Hanno Richter

Vorlesung (dreistündig) an der Universität für Bodenkultur Wien
im Wintersemester 2006/2007.

Das Skriptum dient ausschließlich als Unterlage für die Studierenden der Bakkalareate Forstwirtschaft, Holz- und Naturfasertechnologie und Kulturtechnik und kann von diesen gratis ausgedruckt werden. Jede Veränderung und jede kommerzielle Vervielfältigung sind untersagt!

EINLEITUNG

Wir wollen uns zuerst über den Begriff der **Botanik** unterhalten und uns dann ansehen, was man unter **Allgemeiner Botanik** versteht. Wie sehr viele weitere Fachbegriffe der Wissenschaft stammt auch das Wort „Botanik“ aus dem *Griechischen* (und nicht aus dem *Lateinischen*, wie es der Laie meist von allen wissenschaftlichen Fachbegriffen, auch den medizinischen, annimmt; daher sollte auch niemand, der in der Schule kein Latein gehabt hat, Angst vor diesen Begriffen haben - Latein braucht man dazu wirklich nicht!). Das Wort „Botanik“ bleibt selbst denen meist unbekannt, die in der Schule ausnahmsweise Griechisch lernen: „**Botáne**“ ist ein eher seltenes Wort, das **Futter** oder **Kraut** heißt, und erst in zweiter Linie **Pflanze**. (Viel häufiger werden Sie das griechische Wort **Phyton** antreffen, das auch Pflanze heißt, und dessen Zusammensetzungen, wie z.B. „Phytotherapie“ für die Verwendung pflanzlicher Heilmittel, manchmal auch in der Medizin auftauchen).

Die Botanik ist die Lehre von den Pflanzen. Sie ist ein Teil der *Biologie*, der Lehre vom Leben und den Lebewesen. Zu dieser gehören auch die *Zoologie* (die Lehre von den Tieren), die *Anthropologie* (die Naturgeschichte des Menschen) und die *Bakteriologie* (die Lehre von den kernlosen Organismen). Die *Mykologie* (die Lehre von den Pilzen) hat sich vor wenigen Jahren endgültig von der Botanik abgespalten, als man mit molekularbiologischen Methoden erkannt hat, dass die Pilze den Tieren viel näher verwandt sind als den Pflanzen. Die *Bakteriologie* ist uns schon zu Anfang des 20. Jahrhunderts verloren gegangen.

Die Botanik beschäftigt sich also mit Pflanzen. Was aber ist eine **Pflanze**? Es ist allgemein bekannt, dass die Grenzen zwischen den Teilgebieten der Biologie manchmal fließend sind; so gibt es zum Beispiel unter den Einzellern zahlreiche Arten, um die sich Botaniker und Zoologen freundschaftlich streiten, da sie je nach Umweltbedingungen grün oder farblos sein können. Dann wieder gibt es eine ganz eigenständige Gruppe von Organismen, die sogenannten Blaualgen oder Cyanophyceen, die auch heute noch oft von Botanikern betreut werden, obwohl sie nach dem Bau ihrer Zellen zu den Bakterien gehören. Wenn man alle diese Abgrenzungsfragen in der einen oder anderen Weise gelöst hat, bleibt man immer noch mit einer sehr heterogenen Gruppe von Organismen befasst, die vom mikroskopisch sichtbaren Einzeller bis zum hundert Meter hohen Baum viele Größenordnungen

überspannen. Und damit man diese Organismen im Detail verstehen lernt, muss man sie unter sehr verschiedenen Gesichtswinkeln und mit sehr verschiedenen Grundkenntnissen betrachten und studieren.

Die Botanik steht daher auch im Kontakt mit jenen Wissenschaften, die ihr Grundlagen liefern. Dieser Kontakt ist in vielen Teilgebieten der Botanik weit ausgeprägter als der zu den biologischen Nachbarn. Nehmen wir als Nachbarn zum Beispiel die Zoologie her: Wenn ich mich mit der Bestäubung der Blüten beschäftige, muss ich natürlich Kenntnisse über die beteiligten Tiere und ihr Verhalten erwerben. Das Verstehen des Baus und der Funktion der Pflanze kommen aber weitgehend ohne Detailkenntnisse der Zoologie aus. Umgekehrt kann man das nicht ganz so leicht sagen: Der Zoologe benötigt immer wieder oft sehr detaillierte botanische Kenntnisse. Die weit überwiegende Zahl der tierischen Arten sind Pflanzenfresser, oft sehr spezialisierte und in mannigfacher Weise an ihre Futterpflanzen angepasste. Zum Verständnis der Verbreitung wie der Funktion des tierischen Organismus ist in solchen Fällen die genaue Kenntnis der pflanzlichen Nahrungsquellen unerlässlich. Die Abhängigkeit der Zoologie ist also bedingt von der Ernährung ihrer Objekte, der Tiere.

Und wie steht es mit der Ernährung der Pflanze? Die ist nicht von anderen Lebewesen abhängig; ein Kennzeichen der grünen Pflanze ist ja, dass sie **autotroph** ist, was wörtlich „selbst ernährend“ heißt. Sie besitzt die Fähigkeit, aus dem Kohlendioxid (CO_2) der Luft, dem Wasser (H_2O) und der Energie des sichtbaren Sonnenlichtes organische Substanzen aufzubauen. Das verleiht diesen grünen Pflanzen im Lebensgetriebe unserer Erde eine zentrale Stellung: Sie sind nicht auf andere Lebewesen für ihre Nahrung angewiesen.

Die **heterotrophen** Organismen, Menschen, Tiere, Pilze und die meisten Bakterien, aber auch einige wenige Parasiten unter den höheren Pflanzen, sind mehr oder minder direkt von diesen Produkten der grünen Pflanze abhängig: Sie verzehren entweder selbst Pflanzenmaterial, oder sie sind Glied einer Nahrungskette, die die von den Pflanzen erzeugte organische Substanz weitergibt. Jeder der Konsumenten baut dabei einen Teil der organischen Substanzen ab und nutzt die freigesetzte Energie.

Wir sehen also, dass die Botanik selbst eine Art Grundwissenschaft der Biologie ist. Sie selbst schwebt natürlich auch nicht im luftleeren Raum, sondern sie

benötigt die Erkenntnisse einer Reihe weiterer Wissenschaften, um darauf aufzubauen. Wir können uns ein grobes Schema etwa in folgender Weise zurechtbasteln:

Teilgebiete	Grundlagen	Nachbarn
Floristik	Klimatologie	Bakteriologie
Geobotanik	Geographie	Mykologie
Taxonomie	Geologie	Zoologie
Ökologie der Pflanzen	Bodenkunde	Anthropologie
Ökophysiologie der Pflanzen	Molekularbiologie	
Physiologie der Pflanzen	Biochemie	
Morphologie und Anatomie	Chemie	
Genetik	Biophysik	
	Physik	

Wir sehen hier, dass ein Teil der botanischen Disziplinen von den mathematisierten Grundlagenwissenschaften, der Physik und der Chemie, sehr stark beeinflusst wird. Andere Teilgebiete wieder, besonders die Geobotanik, haben ihre Grundlagen in der Klimatologie, der Bodenkunde, der Geographie. Wir können uns eine Grenzlinie einzeichnen, die das zentrale Gebiet der Allgemeinen Botanik von dem der Speziellen Botanik abtrennt. Diese Gruppe von Disziplinen umfasst die Genetik, die Morphologie im weiteren Sinne, die Physiologie und einen Teil der Ökologie, nämlich die der Physiologie nahestehende Ökophysiologie. Biochemie, Biophysik und Molekularbiologie sind hier streng genommen nur Grundlagen und sollten daher vorausgesetzt werden können. Das ist natürlich eine Wunschvorstellung, die in einer Anfängervorlesung nicht zu erfüllen ist, und daher muss man, wo es nötig ist, auch auf diese Disziplinen eingehen.

Was sonst noch von der Botanik übrigbleibt, ist Aufgabengebiet der Speziellen Botanik, die Sie ab dem Sommer hören. Ganz grob ergibt sich aus unserem Schema das Schlagwort, dass sich die Allgemeine Botanik mit den einheitlichen, allen Pflanzen oder doch wenigstens vielen von ihnen gemeinsamen Zügen des Baus und der Funktion beschäftigt, während die Spezielle Botanik, ausgehend von der gründlichen Kenntnis der Formen und ihrer systematischen Anordnung (der Ta-

xonomie), das diesen jeweils Eigentümliche, also das zur Art (Spezies) gehörige, in den Vordergrund rückt.

Alles, was ich bisher gesagt habe, hätte ich auch Studierenden sagen müssen, die das Studium der Biologie zu ihrer zentralen Beschäftigung machen. Dann würde ich sagen: „Also, fangen Sie schön an, lernen Sie das alles, Sie haben jetzt 10 Semester Zeit. Zur ersten Einführung gebe ich einmal einen Überblick über die Allgemeine Botanik, wo von jedem Teilgebiet ein wenig gebracht wird, und das wird dann in aller Ruhe in Übungen, Spezialvorlesungen und Seminaren vertieft.“ Nun, Sie studieren Forstwirtschaft, Holztechnologie oder Kulturtechnik. Sie bringen aus der Höheren Schule unterschiedliche Informationen mit, aber Sie brauchen ganz bestimmte. Gewisse Inhalte der Botanik sind nämlich für die Ausübung Ihres zukünftigen Berufes wichtig: Die Botanik kann Hilfsmittel sein, um Probleme zu lösen. Sie ist andererseits Voraussetzung zum Verständnis von Problemen. Ich will das an einigen Beispielen aus der Allgemeinen Botanik erläutern:

- Der Forstwirt produziert Bäume, der Holzwirt verwertet das Ernteprodukt Holz. Der Forstwirt muss wissen, wie die Umweltfaktoren im Freiland auf seine Bäume wirken, der Holzwirt braucht Kenntnisse über den Bau des Holzes verschiedener Laub- und Nadelhölzer. Um einem in diesen Kreisen weit verbreiteten Missverständnis vorzubeugen: Es gibt auch andere wichtige Baumarten als die Fichte, und alle unterscheiden sich voneinander beträchtlich, sowohl im Bau wie auch in den Standortsansprüchen!
- Pflanzen haben die Fähigkeit, lockeres Erdreich zu stabilisieren, da sie es durchwurzeln und festigen. Begrünung und Lebendverbauung gehören zu den Aufgaben des Kulturtechnikers. Diese Spezialkenntnisse sollten ihn vom reinen „Beton-techniker“ unterscheiden. Dazu ist aber das Wissen um zweierlei nötig: Man muss verstehen, welche Eigenschaften das Wurzelsystem der Pflanzen hat, um die Einsatzmöglichkeiten abwägen zu können. Und man muss genügende floristische Kenntnisse besitzen, um geeignete von ungeeigneten Pflanzen zu unterscheiden. Zum Erwerb dieses Wissens sollen die Botanikvorlesungen verhelfen. Die zweckmäßige technische Vorgangsweise bei der Begrünung und der Lebendverbauung oder die standortgerechte Auswahl der Pflanzen kann in diesem Grundlagenfach nicht vermittelt werden, das ist Aufgabe der weiterführenden Ausbildung in späteren Semestern.

Über diese anwendungsbezogenen Kenntnisse hinaus wird von einem Absolventen der Universität für Bodenkultur freilich auch erwartet, dass er über technisch-biologische Fragen mit einem gewissen Sachverstand mitreden kann und dümmlichen Ansichten entgegentritt, auch wenn sie weit verbreitet sind. Nehmen wir also an, dass jemand kommt und Ihnen erzählt, ohne Baumbepflanzung von Straßen und Hinterhöfen in der Stadt müssten die armen Städter an Sauerstoffmangel zugrundegehen: Dann sollten Sie lachen. Wenn Ihnen der gleiche Diskussionspartner erzählt, dass man Grünflächen schaffen und Bäume pflanzen soll, weil man damit die hohe Umgebungstemperatur in der Stadt um einiges absenken und die viel zu trockene Luft anfeuchten kann, was dem körperlichen und geistigen Wohlbefinden des Menschen dient, dann dürfen Sie nicht lachen. Warum Sie aber einmal lachen dürfen und einmal nicht, das ergibt sich aus dem Verständnis gewisser Grundprozesse des Pflanzenlebens, und dazu soll Ihnen die Vorlesung über Allgemeine Botanik verhelfen.

Es ist nun selbstverständlich, dass den Forstwirt, den Holzwirt und den Kulturtechniker einige Gebiete der Allgemeinen Botanik sehr stark betreffen, andere hingegen gar nicht. Das zeigt sich zunächst bereits an den pflanzlichen Objekten. Mit weiten Bereichen der Niederen Pflanzen, etwa mit den Meeresalgen, werden diese Studienrichtungen beruflich wenig zu tun haben. Im Unterschied zu den Hauptfachbotanikern werden wir uns daher in *unsererer* Allgemeinen Botanik ganz überwiegend mit den vielzelligen, grünen, höheren Pflanzen beschäftigen und die anderen Pflanzengruppen nur gelegentlich in die Diskussion einbeziehen. Auch von den höheren Pflanzen können wir aber leider nicht alles kennenlernen, was es so an Problemen und Erkenntnissen der Allgemeinen Botanik gibt; dazu reicht die Zeit nicht. Selbst einige der Hauptgebiete, die in unserer Aufzählung enthalten waren, müssen diesem Sichtungsprozess zum Opfer fallen. Nehmen wir etwa die Genetik. Dies ist ein Gebiet, auf dem momentan sehr viele wissenschaftlich tätige Biologen arbeiten und auf dem geradezu revolutionäre Entdeckungen gemacht werden. Diese Fragen sind wichtig, brennheiß und aufregend, und dennoch werden Sie davon in unserer Vorlesung sehr wenig hören: Genetik und Molekularbiologie gehören nicht zum Aufgabengebiet des Kulturtechnikers oder des Holzwirts, die weder die zum wissenschaftlichen Verständnis dieser Fragen nötigen Biochemiekenntnisse erwerben, noch jemals in einem biotechnologischen Laboratorium arbeiten wollen. Das heißt nicht, dass Sie dort, wo dergleichen diskutiert oder erklärt wird, krampf-

haft weghören sollen; ein Akademiker muss sich auch für Dinge interessieren können, über die er keine Prüfung ablegt! Für die Forstwirte sieht die Sache etwas anders aus: Genetik der Waldbäume ist ein wichtiges Gebiet, aber die einschlägigen Vorlesungen hören Sie in späteren Semestern an den Instituten für Angewandte Genetik und für Waldbau.

Es bleiben Morphologie und Anatomie, Physiologie und Ökologie, also drei sehr große Gebiete. Auch hier müssen wir aber zwischen dem wesentlichen Rüstzeug für den freilandorientierten Ingenieur und den für ihn weniger wichtigen Ergebnissen unterscheiden. Um uns zurechtzufinden, müssen wir die drei Gebiete noch etwas näher beschreiben:

1) Morphologie und Anatomie: Aufgabe dieser Disziplin ist die Erforschung und Darstellung der allgemeinen Gesetzmäßigkeiten, die der Gestalt der Pflanzen zugrundeliegen. Der kleinste lebende Baustein eines Pflanzenkörpers ist die Zelle, die ihrerseits bereits ein sehr komplexes und variables Gebilde mit einer Fülle struktureller und funktioneller Details ist. Alles Leben spielt sich in Zellen ab. Die **Zellenlehre** oder **Cytologie** bildet daher die Grundlage für das Verständnis der vielzelligen Pflanzen, und wir werden ihr einigen Raum widmen müssen. Die Grenzen zwischen der rein beschreibenden Anatomie und der auf Funktionen ausgerichteten Physiologie werden in der Cytologie nie streng eingehalten, und auch wir wollen diese Disziplin ganzheitlich auffassen. In die sehr gut erforschten Details der biochemischen Zellphysiologie (also etwa die Reaktionsketten) wird diese Vorlesung schon aus Zeitmangel nicht eindringen, ganz abgesehen davon, dass wohl niemand von Ihnen damit bei seiner Arbeit wirklich in Berührung kommen wird.

Die **Gewebelehre** oder **Histologie** beschreibt, wie in der vielzelligen höheren Pflanze Gruppen von Zellen für besondere Aufgaben auch besondere Eigenschaften entwickeln und zu funktionellen Einheiten werden, die man als Gewebe bezeichnet. Ihre Leistungen können von Pflanze zu Pflanze verschieden sein, und wir müssen uns damit vertraut machen.

Aus Geweben bauen sich schließlich die **Organe** der Pflanze auf; es gibt nur drei Grundorgane, nämlich Wurzel, Stamm und Blatt, die uns aber in ungeheurer Formenfülle entgegentreten. Die **Morphologie** im engeren Sinne beschäftigt sich mit der Ordnung und Gliederung dieser Formen, die **Organographie** beleuchtet den Aufbau aus den verschiedenen Gewebesystemen und die Funktion der Organe.

Vermehrung und Fortpflanzung werden ebenfalls zur Morphologie im weiteren Sinne gerechnet, da sie ja die Weitergabe der pflanzlichen Organisationsmerkmale an künftige Generationen zum Thema haben. Hier interessieren nur einige wichtige Aspekte (wie die Samenkeimung), die daher in ihren Grundlagen erläutert werden sollen. Theoretisch bedeutsame Probleme, wie die Details der Befruchtung oder der Generationswechsel der niederen und der höheren Pflanzen, können dagegen unberücksichtigt bleiben. Hier müssen wir es bei den Kenntnissen der AHS, also des gebildeten Laien, belassen.

2) Bei der Besprechung der **Physiologie** müssen wir ebenfalls eine Auswahl treffen. Die rein biochemischen Grundlagen müssen kurz gefasst werden, wichtig ist das, was für das Verhalten der Pflanze im Freiland von unmittelbarer Bedeutung ist. Es ist auffällig, dass dies oft weniger die biochemischen als die biophysikalischen Vorgänge sind. Wir werden uns also besonders mit jenem Teil der Physiologie beschäftigen, der unter dem Name **Ökophysiologie** eine große Selbständigkeit erlangt hat. Wir können auch hier nur die ersten Grundlagen schaffen, die Sie später bei Bedarf und Neigung durch den Besuch von Freivorlesungen vertiefen können. Welche Aspekte der Ökophysiologie werden uns besonders interessieren? Das Verhältnis der Pflanze zu Strahlung und Temperatur; der Kohlenstoffhaushalt und die Photosynthese; der Stickstoff- und Mineralstoffhaushalt; und schließlich eine der wichtigsten Grundlagen des Landlebens der Pflanzen und ihrer Verteilung, der Wasserhaushalt. Vernachlässigt werden große Teile der Stoffwechselphysiologie, die Entwicklungsphysiologie und die Reizphysiologie.

3) Wir sehen als letzten Teilbereich der Allgemeinen Botanik in unserer Übersicht die **Ökologie**. Ökologie kann man auf verschiedenen Ebenen betreiben, und auf der höchsten Ebene ist sie keine Angelegenheit der Botanik mehr. Sie soll vielmehr die zahlreichen Wechselbeziehungen der Organismen und der anorganischen Faktoren am Standort aufzeigen, analysieren und darstellen. Eine solche Ökologie erfordert also die Kenntnis zahlreicher weiterer Wissenschaften, von der Geologie und Meteorologie bis hin zur Mikrobiologie und der Zoologie. Was eine Hauptvorlesung über Allgemeine Botanik (noch dazu im ersten Semester) zum Verständnis der Ökologie beitragen kann, ist nur die Erweiterung des Verständnisses für die Situation der Pflanze am natürlichen Standort, und dazu gehört nicht so sehr ein eigener Abschnitt der Vorlesung, der sich Ökologie nennt, sondern vielmehr eine ge-

wisse Betrachtungsweise, die man auf die Morphologie genauso anwenden muss wie auf die Physiologie. Wir werden sehen, ob das gelingt.

Wir wollen uns zunächst die Grundzüge des Baus der Pflanze ansehen und erst dann den Feinbau der Zellen, Gewebe und Organe besprechen. Wie bereits erwähnt, werden wir uns in dieser Vorlesung ganz überwiegend mit der systematischen *Abteilung der **Samenpflanzen*** befassen, die in der Gegenwart die Hauptmasse der Landpflanzen darstellen; das war nicht immer so, und Sie wissen wohl, dass frühere erdgeschichtliche Perioden die Dominanz primitiverer Gruppen, wie etwa der Baumfarne, gesehen haben.

Der Vegetationskörper der Samenpflanzen kann überaus verschieden gebaut sein. Es genügt, dass man sich nacheinander einen Mammutbaum und eine Wasserlinse vorstellt, eine Weide und eine Trollblume, einen Kaktus und ein Riedgras. Dennoch lässt sich aus allen diesen Sonderfällen ein Urbild abstrahieren, ein Typus. Diese Versuche gehen übrigens bis auf Johann Wolfgang **von GOETHE** zurück, der die richtige Erkenntnis hatte, dass allen Samenpflanzen ein allgemeines Bauschema zugrunde liegt. Er nannte das **Urpflanze**. Der Begriff war nicht evolutionär gemeint: Die ersten Samenpflanzen haben im Detail ganz anders ausgesehen! Kennzeichnend für dieses Bauschema der Samenpflanzen ist die Ausbildung von drei *Grundorganen*, die mannigfache Abwandlungen zeigen können. Eine Achse, die als **Stamm** bezeichnet wird, trägt **Blätter**. Stamm und Blätter bilden zusammen eine engere Einheit, die man **Spross** nennt. Der Spross entwickelt sich bei den Landpflanzen ganz oder überwiegend am Licht; er kann daher Photosynthese betreiben und die organische Ernährung aller Pflanzenteile sicherstellen. Der Spross verzweigt sich meist in **Seitensprosse**. Die Anlagen zu solchen Seitensprossen (beblätterten Ästen, Zweigen, Seitentrieben) finden sich nur an bestimmten Stellen der Hauptachse, nämlich dort, wo Blätter an den Stämmen sitzen. In den Achseln dieser Blätter, also in den Winkeln zwischen Stamm und Blattoberseite, finden sich die Anlagen der Seitenzweige, die austreiben können, dies aber keineswegs immer tun. Diese **Knospen** treiben also teilweise zu Seitensprossen aus, die sich selbst wieder verzweigen können, sodass der Haupttrieb sich in ein reich verzweigtes **Sprossystem** verwandelt.

Der **Hauptspross** oder **Primärspross** geht an seiner Basis, dem *Wurzelhals*, in die **Hauptwurzel** oder **Primärwurzel** über. Auch diese kann oft durch Verzweigung ein weit ausgedehntes **Wurzelsystem** bilden. **Seitenwurzeln** entstehen

auf eine Weise, die von der der Seitensprossbildung ziemlich verschieden ist. Sie werden nämlich tief im Inneren der Mutterwurzel angelegt und durchbrechen zahlreiche Zellschichten, wenn sie austreiben. Wurzeln tragen im allgemeinen keine Knospen und nie Blätter.

Wir erkennen also den *polaren* und *modularen* Aufbau des Pflanzenkörpers. Die polare Grundorganisation des Körpers der Samenpflanzen ist schon im Samen angelegt. In diesen ist der Keimling eingeschlossen; die *Abteilung der Samenpflanzen* lässt sich nach der Ausbildung dieser embryonalen Pflanze im Samen näher gliedern. Während die beiden nacktsamigen *Unterabteilungen* (die man als **Gymnospermen** zusammenfasst), nämlich die Nadelhölzer oder **Coniferophytina** und die tropischen **Cycadophytina**, eine variable Zahl von Keimblättern besitzen, sind bei der höchstentwickelten und artenreichsten dritten *Unterabteilung*, den **Angiospermen** oder Bedecktsamern, die Zahlenverhältnisse fixiert. Und zwar sind in zwei der drei *Klassen*, den zweikeimbättrigen (dikotylen) *Magnoliopsida* und *Rosopsida*, bereits am Embryo zwei Blätter entwickelt, während es bei den einkeimblättrigen (monokotylen) *Liliopsida* nur ein embryonales Blatt gibt, das seitlich neben dem Sprosspol steht. Eine Vielzahl makroskopischer und mikroskopischer Merkmale geht mit diesem grundlegenden Unterschied parallel. - Wie die Samen keimen und austreiben und durch Wachstum und Differenzierung aus ihnen der Körper der erwachsenen Pflanze gebildet wird, werden wir später erfahren.

Ich möchte, da wir damit bereits ein wenig begonnen haben, jetzt noch die größten Züge der systematisch-botanischen Hierarchie von Begriffen darlegen. Wir haben innerhalb der Samenpflanzen, wie bereits angedeutet, eine weitere Gliederung, die durch abstrakte Bewertung von Baueigentümlichkeiten je nach größerer oder geringerer Ähnlichkeit zustandekommt. Es hat sich gezeigt, dass diese Ähnlichkeiten im Bau auf engere oder weitere Abstammungsverwandtschaft zurückzuführen sind. Es ist daher heute Ziel der **Taxonomie**, die natürliche Verwandtschaft der Organismen herauszuarbeiten und im System zu fixieren. Die Methoden reichen von der Morphologie bis hin zur Molekularbiologie. Wir wollen uns hier nur die wichtigsten hierarchischen Begriffe im Bereich der Samenpflanzen an einem Beispiel klar machen. Ausgangspunkt ist dabei der Begriff der **Art**, den man durch Vergleich zahlreicher eng verwandter Individuen ganz unmittelbar erleben kann. Alles weitere ist immer weiter getriebene Abstraktion.

Einheit	Name	parallele Einheiten
<i>Art (Species)</i>	Betula pendula L.	B. pubescens, B. humilis, B. nana (Betula sp.)
<i>Gattung</i>	Betula	Alnus, Corylus, Carpinus, Ostrya
<i>Familie</i>	Betulaceae	Fagaceae
<i>Ordnung</i>	Fagales	zB. Salicales, Urticales
<i>Unterklasse</i>	Rosidae	zB. Caryophyllidae, Asteridae
<i>Klasse</i>	Rosopsida	Magnoliopsida, Liliopsida
<i>Unterabteilung</i>	Angiospermae	Coniferophytina, Cycadophytina
<i>Abteilung</i>	Spermatophyta	Pteridophyta, Bryophyta, (Algen)

CYTOLOGIE

Wir wenden uns jetzt von den makroskopischen Dimensionen ab und beginnen mit der Besprechung der Grundeinheit des vielzelligen Pflanzenkörpers der Samenpflanze, der **Zelle**.

Die wissenschaftlichen Erkenntnisse auf diesem Gebiet sind eng mit der Entwicklungsgeschichte des Mikroskops verbunden. Man wird hier mit Längeneinheiten konfrontiert, die im Alltagsleben keine Rolle spielen. Wir wollen daher rekapitulieren:

$$1 \text{ mm} = 10^{-3} \text{ m}$$

$$1 \text{ }\mu\text{m} = 10^{-3} \text{ mm} = 10^{-6} \text{ m}$$

$$1 \text{ nm} = 10^{-3} \text{ }\mu\text{m} = 10^{-6} \text{ mm} = 10^{-9} \text{ m}$$

$$1 \text{ \AA} = 10^{-1} \text{ nm} = 10^{-4} \text{ }\mu\text{m} = 10^{-7} \text{ mm} = 10^{-10} \text{ m}$$

Das Mikroskop als System aus zwei Linsen wurde praktisch gleichzeitig mit dem Fernrohr Anfang des 17. Jahrhunderts in Holland erfunden (Lupen gab es schon länger). Während aber das Fernrohr sofort eminente theoretische (Astronomie!) und praktische Bedeutung (Seefahrt!) bekam, war das Mikroskop zunächst eine Kuriosität für wissenschaftliche Amateure, also Liebhaber. Man darf freilich nicht vergessen, dass sich zu dieser Zeit fast nur Amateure mit Wissenschaft beschäftigten.

1665 sah Robert **HOOKE** im Flaschenkork, einem toten Gewebe, wabenartige Strukturen, die er mit Bienenwaben (cellae) verglich und, da sie viel kleiner sind, mit der Verkleinerungsform „cellulae“ belegte. Marcello **MALPIGHI** und Nehemia **GREW** schufen wenig später die Grundlagen der Pflanzenanatomie, wobei sie die Fachausdrücke meist in Analogie zur tierischen Anatomie wählten. Im 18. Jahrhundert trat eine Pause in der Entwicklung der mikroskopischen Forschung ein, die erst etwa ab 1810 durch die Entwicklung verbesserter Mikroskope beendet wurde. Das große Zeitalter der lichtmikroskopischen Zellenlehre war zweifellos das 19. Jahrhundert. 1831 entdeckte Robert **BROWN** den Zellkern, 1838/39 bewiesen der Botaniker Mathias **SCHLEIDEN** und der Zoologe Theodor **SCHWANN**, dass pflanzliche und tierische Gewebe durchgehend aus *kernhaltigen* Zellen aufgebaut sind.

Und 1855 stellte der Mediziner Rudolf **VIRCHOW** den noch heutigen gültigen Satz auf, der gelegentlich als *Hauptsatz der Biologie* bezeichnet wird:

omnis cellula e cellula

Jede Zelle (entsteht) aus einer Zelle (nämlich durch Teilung)

Die Zelle ist also die kleinste Einheit, in der die Gesamtheit koordinierter Lebensvorgänge einschließlich der Fortpflanzung abläuft, der Elementarorganismus, der seine Eigenschaften auch weitergeben kann; es gibt keine "Urzeugung" aus anorganischem Material.

Hand in Hand mit diesen Erkenntnissen gingen immer weitere Untersuchungen von Strukturdetails mit dem Lichtmikroskop. Die Erfindung des Elektronenmikroskops im Jahre 1932 (Ernst **RUSKA**: Nobelpreis 1937) öffnete den Weg von der unteren Grenze der lichtmikroskopischen Auflösung bei etwa 400 nm bis in den Bereich der Makromoleküle bei etwa 0,2 nm = 2 Å. Gleichzeitig ergab eine immer raffiniertere biochemische Isolierung und Untersuchung der Zellbestandteile Informationen über die Funktion der im Laufe der Zeit entdeckten Strukturen. Natürlich weiß man auch heute noch keineswegs alles, doch sicher weit mehr, als in einer Anfängervorlesung Platz hat.

Nehmen wir also an, dass uns jemand einen Schnitt durch ein lebendes Gewebe im Lichtmikroskop zeigt. Wir sehen irgendwelche Linien und Farben. Zuerst werden wir uns, wenn wir einmal erkannt haben, dass es sich um Gewebe handelt, die Frage nach der Herkunft stellen. Wie können wir also überhaupt erkennen, ob der betreffende vielzellige Organismus dem Pflanzenreich oder dem Tierreich angehört?

Nun, als auffälliges Merkmal hat die Pflanzenzelle eine feste **Zellwand**. Diese bleibt als widerstandsfähiges Gebilde auch nach dem Tode der Zelle erhalten (etwa im Kork oder im Holz). Der Besitz dieser Zellwand ist für die Pflanzenzelle überaus charakteristisch und ermöglicht ihr, auch nach dem Absterben noch wichtige Funktionen zu erfüllen. In der Tat bestehen umfangreiche, funktionell wichtige Gewebe des Pflanzenkörpers, so das Holz der Bäume, in der Hauptsache (beim Holz zu über 90%!) aus toten Zellen, von denen nur mehr die Zellwand existiert. Es gibt Pflanzengruppen und Entwicklungsstadien ohne Zellwände, doch stellt dies im Pflanzenreich eine Ausnahme dar. Die tierischen Zellen sind dagegen gewöhnlich

wandlos; der grundsätzlich ebenfalls zelluläre Bau des tierischen Körpers wurde daher erst entdeckt, nachdem man den Bau der Pflanzenzelle bereits durchschaut hatte.

Man kann die Zellwand mit einem schützenden Gewand oder einer Rüstung vergleichen, die den zarten Leib der Zelle umschließt, stützt und schützt. Diesen Teil innerhalb der Zellwände nennt man **Protoplast**, und er ist der eigentliche Träger der Lebenstätigkeit. Die Zellwand ist ein „lebloses“ Produkt des Protoplasten, das heißt, dass nach ihrer Anlage und fertigen Ausbildung hier keine (oder doch nur sehr eingeschränkte) Stoffwechselforgänge ablaufen. Mit geeigneten, schonenden Verfahren kann man die Zellwand sogar auflösen und den Protoplasten isolieren; er kann in einer geeigneten Nährlösung weiterleben und schließlich sogar eine neue Zellwand regenerieren. Studien an isolierten Protoplasten sind derzeit jede Woche in den einschlägigen Zeitschriften zu finden, da man sie leichter manipulieren, also etwa fremdes genetisches Material einführen kann.

Die Zellwand verleiht der Pflanzenzelle eine definierte und wenig veränderliche Gestalt und gibt eine bestimmte Größe vor. Beide können stark schwanken. Selbst in ein- und derselben höheren Pflanze findet sich eine große Mannigfaltigkeit. Die einfachste Form, die Kugel, gibt es nur bei Einzellern. Im Körper der höheren Pflanze sind die Zellen meist durch ebene Wände begrenzt, die jeweils zwei Zellen gemeinsam sind; das schließt natürlich eine echte Kugelform aus, doch finden sich sehr häufig Zellen, die in allen Richtungen ungefähr gleichen Durchmesser besitzen. Sie werden als **isodiametrische Zellen** bezeichnet; geometrisch stellen sie einen Vielflächler oder Polyeder dar, doch sieht man im Mikroskop (und damit auch in den Abbildungen der Bücher) immer nur einen optischen Querschnitt. Zur Ergänzung des räumlichen Bildes müssen die Mikroskopiker also immer ihre Phantasie spielen lassen. Daneben finden sich sehr oft spezialisiertere Zellen, die in der Längsrichtung eines Organes gestreckt sind. Wenn ihre Länge ihre Breite um ein Mehrfaches übertrifft, werden sie als **prosenchymatische Zellen** bezeichnet. Hier finden sich die Rekordhalter unter den Pflanzenzellen, was die Größe betrifft. So können die Faserzellen von *Boehmeria nivea*, einem Brennesselgewächs (Fam. Urticaceae) die sogenannten **Ramiefasern**, eine Länge von über einem halben Meter (500 mm) erreichen; ihre heimische Verwandte, die Große Brennessel, hat Fasern von 50 - 75 mm Länge. Typische isodiametrische Gewebezellen haben Durchmesser zwischen einigen Hundertstel und einigen Zehntel Millimetern. Die

Größe dieser spezialisierten Zellen hat übrigens mit der Größe der Gesamtpflanze nichts zu tun, hier ist die Gesamtzellzahl entscheidend. Für eine ausgewachsene Linde schätzt man eine Zellzahl von 2000 Billionen!

Der **Protoplast** wird von einer **Außenmembran** gegen die Zellwand abgegrenzt. Er findet sich nur in lebenden Zellen, und er hat einen überaus komplizierten Bau. In ausgewachsenen Pflanzenzellen wird dennoch der Großteil des Protoplastenvolumens von einem Raum eingenommen, der ebenso wie die Zellwand nur sehr beschränkt am Stoffwechsel der lebenden Materie und deren höchst diffizilen chemischen Umsetzungen teilnimmt, nämlich der sogenannten **Vakuole**. Rein sprachlich steckt darin der Begriff der Leere, so wie in "Vakuum", da man ursprünglich gemeint hatte, dieser Raum enthielte nur reines Wasser. In Wirklichkeit ist die Vakuole erfüllt von einer ziemlich konzentrierten wässrigen Lösung von organischen und anorganischen Ionen, von Zuckern, Alkaloiden und gelegentlich auch von Farbstoffen. Auch sie ist von einer eigenen Membran abgegrenzt und spielt eine wichtige Rolle bei der pflanzlichen Stoffspeicherung und Stoffausscheidung und im Wasserhaushalt. Wir werden uns in diesen Zusammenhängen später noch mit ihr beschäftigen.

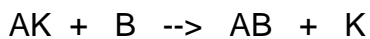
Für den Begriff des Protoplasten ohne Vakuole, also für den zentralen Bereich der Lebensvorgänge, gibt es wieder einen eigenen Ausdruck. Wir sprechen hier vom **Protoplasma**. Der griechische Ausdruck bedeutet „Erstgebilde“, und als er (durch **PURKINJE** und **von MOHL**) um 1830 geschaffen wurde, wussten die Autoren sicher noch nicht, wie recht sie hatten. Auch in einem entwicklungsgeschichtlichen Sinn war nämlich die Entstehung des Protoplasmas in der Erd-Urzeit gleichbedeutend mit der Entstehung des Lebens auf Erden, und wir haben hier tatsächlich das Erstgebilde der Biologie vor uns.

Schon eine oberflächliche lichtmikroskopische Betrachtung lässt erkennen, dass das Protoplasma keine einheitliche Struktur besitzt. Das Elektronenmikroskop zeigt uns freilich weit mehr: In eine elektronenmikroskopisch mehr oder weniger homogene, also optisch "leere" Grundmasse (**Grundplasma**) eingebettet finden sich wohldefinierte Bezirke von verschiedener Größe und Form. Sie erfüllen bestimmte Lebensfunktionen, sind also sozusagen „kleine Organe“ der Zelle; sie werden daher als **Zellorganellen** bezeichnet. Grundplasma und Organellen teilen sich die Abwicklung aller Lebensvorgänge. Dabei handelt es sich um unerhört vielfältige chemische Aufbau- und Abbaureaktionen, die in einer Zelle gleichzeitig vor sich

gehen und so gesteuert werden müssen, dass sie sich nicht gegenseitig stören. Vielmehr müssen sie zusammenwirken und die Bedürfnisse der Zelle und des ganzen Pflanzenkörpers erfüllen. Es erhebt sich die Frage, wie dieser Stoffumsatz reguliert werden kann. Wir können hier nur zwei wichtige Prinzipien herausgreifen:

1) Die enzymatische Regulation

Biochemische Reaktionen laufen mit messbarer Geschwindigkeit meist erst dann ab, wenn biologische **Katalysatoren**, die man **Enzyme** nennt, anwesend sind. Katalysatoren sind bekanntlich Stoffe, die chemische Reaktionen beschleunigen. Sie bilden mit den Reaktionspartnern Zwischenverbindungen, die leicht zu den Endprodukten weiter reagieren, werden aber bei der Gesamtreaktion nicht verbraucht. Wenn wir also die beiden Substanzen A und B in der gleichen Lösung vorliegen haben, kommt es erst zur Reaktion, wenn der Katalysator K zugefügt wird:





Die Beschleunigung kann so stark sein, dass ohne den Katalysator das Endprodukt AB auch nach sehr langer Zeit noch nicht in messbarer Menge vorhanden wäre. Wodurch beschleunigt dieser eigentlich die Reaktionen? Die Elektronenwolke um die Moleküle wird an gewissen Stellen abgezogen oder verstärkt, was die Bindung des Partners erleichtert.

Enzyme bestehen aus Eiweißkörpern (Proteinen, also Polymeren aus Aminosäuren), die in manchen Fällen noch zusätzliche "prothetische" Gruppen enthalten, welche chemisch anders aufgebaut sind. Die Enzyme sind, verglichen mit anorganischen Katalysatoren, besonders *leistungsfähig* und sehr *spezifisch*. Die Anwesenheit eines Enzyms beschleunigt immer nur eine oder ganz wenige der vielen möglichen Reaktionen, in die ein Molekül in dem komplizierten Stoffgemisch der Zelle eingehen könnte. Es ist daher entscheidend wichtig, welche Enzyme von der Zelle gebildet werden. Wir werden noch sehen, dass die Bildung aller Enzyme vom genetischen Apparat der Zelle unmittelbar gesteuert wird. Mit anderen Worten: Zunächst einmal sind die Erbeigenschaften des Organismus dafür verantwortlich, ob für eine Reaktion in der Zelle die nötigen Enzyme gebildet *werden können* oder nicht. Ob ein Enzym dann auch tatsächlich gebildet *wird*, ist von der Aktivierung

oder Hemmung dieser genetischen Möglichkeiten abhängig. Es gibt hier große Unterschiede bei der Entwicklung und Spezialisierung der Zellen eines Organismus.

2) Die Kompartimentierung

Ein zweites wesentliches Mittel der Regulation ist die Aufteilung dieser Enzyme und ihrer Substrate auf verschiedene **Reaktionsräume**, also auf Grundplasma und Organellen. Zwischen den Organellen und dem Grundplasma, in das sie einzeln eingebettet sind, bestehen Schranken für den Stoffaustausch in Form äußerst dünner Membranen. Gegen die inaktiven Zellteile, verkörpert durch Zellwand und Vakuole, ist das gesamte Protoplasma ebenfalls durch Membranen abgeschlossen. Man nennt die äußere dieser sogenannten **Plasmagrenzschichten** das **Plasmalemma**, die innere den **Tonoplasten**. Sie regeln das Eindringen gelöster Stoffe von außen und die Ausscheidung in den Zellsaft.

Der Feinbau aller Membranen im Bereich der Zelle zeigt viel Gemeinsames, und wir wollen uns zunächst in Kürze darüber informieren. Obwohl wir im Lichtmikroskop die Lage der Plasmamembranen oft sehr genau angeben können, da wir sie als scharfe Grenzen zwischen zwei Bereichen (**Kompartimenten**) erkennen, so sind sie selbst nur im Elektronenmikroskop sichtbar. Ihr Durchmesser beträgt nämlich nur 7 - 10 nm, das sind 7 - 10 Millionstel Millimeter. Bei bestimmten elektronenmikroskopischen Präparationsverfahren, bei denen die Zellen mit Chemikalien behandelt werden, um sie zu stabilisieren, erscheinen diese Membranen dreischichtig; zwei dunkle Außenlagen schließen eine helle Mittelschicht ein. Diesem einheitlichen Bild entspricht die grobe chemische Zusammensetzung aller Biomembranen. Sie enthalten stets Stoffe aus zwei großen Stoffklassen, nämlich **Proteine** und **Lipide**. Lipide sind fettartige Stoffe; die Membranlipide gehören zur Unterklasse **Lipoide**, welche kleinere und polar gebaute Lipide umfasst. Diese besitzen an einem Ende **hydrophile** Gruppen (-OH, -COOH, -PO₄²⁻), die Wassermoleküle oder wasserlösliche Substanzen anziehen und locker binden können. Der Rest des Moleküls ist hingegen wasserabstoßend (**hydrophob**), da er nur die Atome C und H enthält. Die Lipoide sind befähigt, einschichtige, monomolekulare Filme oder Lamellen zu bilden, in denen jedes einzelne Lipidmolekül mit seinem hydrophilen „Kopf“ in die wässrige Phase eintaucht, während der apolare hydrophobe „Schwanz“ entweder in die Luft hineinragt oder aber den Kontakt mit einem anderen hydrophoben Molekül sucht. Die zwischenmolekularen Kräfte zwischen den hydrophoben Molekül-

teilen stabilisieren die Anordnung: An einer Grenzschicht zwischen Wasser und Luft bildet sich eine einmolekulare Schicht des polaren Lipids, die hydrophilen Enden tauchen dabei ins Wasser, die hydrophoben Enden sind der Luft zugekehrt. Bringt man diese Schicht gewaltsam unter Wasser (etwa durch heftiges Rühren), dann klappt sie um, sodass die hydrophoben Enden einander zugekehrt sind und die polaren, hydrophilen Enden allseits ins Wasser tauchen. Das ergibt die stabilste Anordnung.

Die Biomembranen bestehen nun aus einer inneren Doppelschicht von Lipoiden („Schwanz an Schwanz“), denen außen Eiweißmoleküle aufgelagert sind, die von den hydrophilen Gruppen festgehalten werden. Es scheint sich dabei vor allem um kugelförmige (globuläre) Eiweißkörper zu handeln. Einzelne dieser Proteine sind jedoch so lang, dass sie die Lipoidschicht durchdringen (manchmal sogar mehrfach in Schleifen) und beiderseits ins Wasser ragen. Man bezeichnet sie als **Tunnelproteine**.

Biomembranen haben große Bedeutung für den Stoffaustausch. Kleine hydrophile Moleküle, vor allem das Wasser selbst, können im Bereich der Tunnelproteine noch relativ leicht und rasch durch die Membran dringen. Größeren wasserlöslichen Molekülen gelingt das nicht so leicht. In erster Näherung pflegte man daher zu sagen, dass die Membranen **semipermeabel** sind, das heißt „halbdurchlässig“, nämlich durchlässig für Wasser und undurchlässig für darin gelöste Stoffe. Sieht man etwas genauer hin, dann ist die Sache natürlich viel komplizierter. Ohne Stoffaustausch mit der Umgebung wäre das Protoplasma der Zellen auf Dauer nicht lebensfähig, und auch die einzelnen Organellen des Protoplasmas, die durch Membranen vom Grundplasma getrennt sind, müssen Produkte ihrer chemischen Aktivität abgeben und andere Stoffe aufnehmen. Viele gelöste Stoffe müssen daher durchtreten können, aber sie sind dabei viel langsamer als Wasser („**selektive Permeabilität**“). Es gibt nun grundsätzlich zwei verschiedene Mechanismen, nach denen Stoffe die Plasmagrenzschichten oder die inneren Membranen des Protoplasmas durchdringen können:

A) Durch „**aktiven Transport**“: Hier verbinden sich die Stoffe (geladene Ionen oder elektrisch neutrale Moleküle) mit beweglichen Strukturen in der Membran („Träger“ oder englisch „**Carrier-Moleküle**“). Diese Träger, die jeweils auf bestimmte Stoffe spezialisiert sind, treten dann in beladenem Zustand durch die Membran und geben die transportierten Stoffe auf der anderen Seite wieder ab. Besonders wichtig ist

dieses Prinzip für die Aufnahme von Nährsalzen aus dem Boden und für ihre Weitergabe von Zelle zu Zelle. Aktiver Transport kann dazu führen, dass die elektrisch geladenen Bestandteile der Nährsalze, die **Ionen**, aus verdünnten Lösungen aufgenommen und im Inneren der Zelle zu vielfach höheren Konzentrationen angereichert werden. Während zum Beispiel im Meerwasser die Konzentration des Natriumchlorids (des Kochsalzes) weit größer als diejenige der Kaliumsalze ist, können gewisse Meeresalgen große Mengen an Kaliumionen speichern, wogegen das Natrium nicht aufgenommen wird. Für die Herstellung einer konzentrierten Lösung aus einer verdünnten ist unter allen Umständen Energie erforderlich; auch in der Technik gibt es kein Verfahren, das hier auf Energieaufwand verzichten könnte. Die Energie der Zelle für den aktiven Transport stammt aus ihrem Stoffwechsel, vor allem aus dem Abbau energiereicher Verbindungen bei der Atmung.

B) Durch „**Permeation**“: Stoffe, die in der Außenlösung in höherer Konzentration als im Inneren vorhanden sind, treten mit unterschiedlicher Geschwindigkeit durch das Plasmalemma in das Protoplasma; dabei muss keine Energie aufgewendet werden, da es sich um einen **Diffusionsprozess** handelt. Was heißt das? Moleküle von Gasen, von Flüssigkeiten und von festen Stoffen sind in stetiger Bewegung, die durch die thermische Energie, also die Wärmeenergie bewirkt wird. Diese Bewegung wird mit abnehmender Temperatur geringer und erstickt am absoluten Nullpunkt, also bei $-273,16\text{ °C}$ oder 0 Kelvin . In einem Festkörper führt diese Bewegung zu Schwingungen der Moleküle um die Ruhelage, in Gasen und Flüssigkeiten können die Teilchen ihren Ort verändern.

Die Ausbreitung im Gaszustand ist rasch, weil die Moleküle große Weglängen zurücklegen können, bevor sie mit einem anderen Gasmolekül zusammenstoßen. Die Ausbreitung von Molekülen in den viel dichteren Flüssigkeiten ist weit langsamer. Hier stoßen die Moleküle viel häufiger gegen andere Moleküle, die sie bremsen und von ihrem geraden Weg abbringen.

Ein Beispiel: Wir nehmen einen 40 cm langen Zylinder mit zwei getrennten Abteilungen und füllen die eine Hälfte mit Sauerstoff, die andere mit einem Gemisch von Sauerstoff und Wasserstoff, alles bei normalem Luftdruck. Dann entfernen wir die Trennwand. In 44 Sekunden ist bereits ein Drittel des Wasserstoffs in den reinen Sauerstoff der anderen Rohrhälfte diffundiert. Jetzt füllen wir den gleichen Zylinder zur Hälfte mit reinem Wasser, zur anderen mit einer Lösung von Harnstoff in Wasser. Um jetzt wieder ein Drittel der Harnstoffmoleküle in der anderen Rohrhälfte

zu finden, müssen wir nicht 44 Sekunden warten, sondern 3 1/2 Tage. Dabei ist eines wichtig: Die Bewegung jedes einzelnen Teilchens ist völlig unbestimmbar. Das Molekül bewegt sich in eine beliebige Richtung, prallt mit einem anderen Teilchen zusammen, wird in einem unvorhersehbaren Winkel abgelenkt und bewegt sich in die neue Richtung, bis es wieder mit einem Fremdmolekül zusammenprallt. Beobachtet man jedoch sehr viele Teilchen gleichzeitig, dann ergibt sich insgesamt eine Diffusion von der Stelle höherer Konzentration zu derjenigen niedrigerer. Wieso? In unserem obigen Beispiel können natürlich zu Beginn des Versuches überhaupt keine Harnstoffmoleküle aus der Rohrhälfte mit dem reinen Wasser in die andere mit der Lösung diffundieren, weil eben im reinen Wasser keine Harnstoffmoleküle sind. Aber auch nachdem einige wenige Moleküle die Grenze zwischen den Rohrhälften überschritten haben, werden in der Zeiteinheit viel weniger von ihnen wieder zurückdiffundieren, als aus der immer noch konzentrierteren Lösung nachfolgen. Erst wenn die Konzentrationen völlig ausgeglichen sind, ist die statistische Wahrscheinlichkeit gegeben, dass in der Zeiteinheit gleich viele Moleküle in beiden Richtungen die Mittellinie passieren.

Diffusionsvorgänge verlaufen also immer von der Stelle der höheren Konzentration zu der der geringeren, und es werden umso mehr Moleküle verlagert werden, je größer der Konzentrationsunterschied zwischen diesen Stellen ist. Das lässt sich in einer Gleichung zusammenfassen. (Ich habe Ihnen zu Beginn angedeutet, dass ich Sie mit chemischen Formeln nicht überlasten werde; dafür werden Sie aber gelegentlich einmal eine kleine physikalische Überlegung anstellen müssen.) Die Gleichung, die für die Diffusionsprozesse in Flüssigkeiten und Gasen maßgeblich ist, ist das **Fick'sche Diffusionsgesetz**. Es beschreibt die *Abnahme* der Konzentration der gelösten Stoffe an einer Stelle durch Diffusion und lautet:

$$\frac{dm}{dt} = - D.A \frac{dC}{dx}$$

Die Diffusionsrate (die Mengenverschiebung dm im Zeitintervall dt) ist umso größer, je steiler das Konzentrationsgefälle dC/dx in der Richtung x ist, je größer die Austauschfläche A ist und je größer der Diffusionskoeffizient D ist. Dieser Diffusionskoeffizient D ist substanzspezifisch, außerdem ändert er sich mit dem Medium, in dem sich das Molekül bewegt: In Luft können CO_2 und O_2 etwa 10 000 mal so

rasch diffundieren wie in Wasser. - Eine weitere starke Herabsetzung der Diffusionskonstante bedeuten nun die biologischen Membranen, die manche Stoffe weit stärker bremsen als andere.

Wir haben gesehen, dass die Lipide eine zentrale Schicht, sozusagen eine Sperrschicht, in der Membran bilden. Es ist daher nicht verwunderlich, dass viele Stoffe umso rascher durch die Membran treten, je besser sie in Fetten löslich sind. Man nimmt an, dass sie sich in den fettartigen Stoffen der Membran lösen und auf der anderen Seite wieder austreten („passive“ Permeation). Für eine kleinere, aber physiologisch wichtige Gruppe von Stoffen stimmt diese Annahme jedoch nicht; sie treten besonders rasch durch die Membranen, obwohl sie nur schwer in Lipiden löslich sind. Es sind durchwegs sehr kleine Moleküle; das wichtigste ist Wasser selbst. Man vermutet hier die Beteiligung von besonderen Membranstrukturen, die den Durchtritt erleichtern („katalysierte“ Permeation). Einerseits könnten das die **Aquaporine** sein, Strukturen aus Tunnelproteinen, für deren Aufklärung 2003 der Nobelpreis an Peter AGRE und Roderick McKINNON erteilt wurde, die in ihrem Inneren wassergefüllte Hohlräume, also Platz für die Diffusion von Wasser- Molekülen bieten; eventuell gibt es ähnliche Strukturen für weitere, wasserlösliche Moleküle. Wir haben das schon erwähnt. Andererseits denkt man an Träger nach Art der **Carriermoleküle**, die sich mit bestimmten Stoffen verbinden und diese ohne Energieaufwand auf die andere Seite der Sperrschicht schleusen sollen. Die Vorstellungen sind teilweise noch recht hypothetisch, die Sache ist aber für das Verständnis des Stofftransports in der Zelle von großer Wichtigkeit und wird daher intensiv untersucht.

Einige sehr wichtige Eigenschaften der Zelle leiten sich davon ab, dass das Protoplasma für verschiedene Substanzen nicht gleich durchlässig ist. Wir wollen hier nur kurz das Verhalten des Wassers und der darin gelösten Stoffe betrachten, da dieses Problem immer wieder auftauchen wird. Erst bei der Besprechung des Wasserhaushaltes gegen Ende der Vorlesung werden wir aber zu einem halbwegs vollständigen Verständnis dieser komplexen Vorgänge gelangen.

Plasmalemma, Tonoplast und die übrigen Membranen im Inneren der Zelle sind für Wasser ausnehmend leicht zu durchdringen. In der Vakuole werden dagegen stets größere Mengen an Substanzen gespeichert, die nur sehr langsam permeieren können, wie etwa Zucker, Farbstoffe und Mineralsalze. Wird nun eine Zelle von reinem Wasser umspült, so sind in dieser Außenlösung in der Volumseinheit

mehr Wassermoleküle vorhanden als im Zellsaft; in diesem wird ja das Wasser durch die gelösten Moleküle „verdünnt“. Wie schon erwähnt, dringen Stoffe, die außen in höherer Konzentration als innen vorliegen, durch Permeation in die Zelle ein, wenn ihnen dies möglich ist. Daher wird das Wasser, das ja leicht permeiert, in die Vakuole strömen. Dies erzeugt im Inneren einen höheren Druck, der das Plasma an die Wand presst und die Zelle gespannt hält. Diesen Druck bezeichnen wir als **Turgor** (was im Lateinischen "Aufblähung" bedeutet). Die Zellwand dehnt sich elastisch, bis ihr Gegendruck weitere Ausdehnung verhindert. Die Druckerhöhung im Inneren steigert nämlich die **Diffusionsgeschwindigkeit**, es treten also mehr Moleküle in der Zeiteinheit aus dem Protoplasten. Das Wasser wird durch den Druck der Zellwand gleichsam gegen das Konzentrationsgefälle ausgepresst. Im Gleichgewichtszustand, der auf diese Weise trotz des Konzentrationsunterschiedes erreicht wird, tritt gleich viel Wasser in beiden Richtungen durch die Membranen. Der vom Zellsaft ausgehende Turgordruck hält bei guter Wasserversorgung die Zellwände und damit die Gewebe gespannt; sie sind **turgeszent**. Dieses Prinzip verleiht selbst zartwandigen Geweben hohe Festigkeit.

Es ist auffällig, dass in Zellen mit aktiven Lebensvorgängen ein sehr hoher Prozentsatz der Protoplasmanasse aus Wasser besteht, nämlich 60 bis 90%, bei Süßwasserpflanzen sogar bis 98%. Hingegen kann der Wassergehalt in ruhenden, also nicht stoffwechselaktiven Pflanzenzellen bis unter 10% sinken. Wichtigstes Beispiel sind die Zellen im Samen vor der Keimung. Entfernt man das Wasser durch Trocknen bei 105 °C bis zur Gewichtskonstanz, so erhält man die **Trockensubstanz** des Protoplasmas. Sie besteht zu etwa 50% aus Eiweißkörpern, zu 2 bis 3% aus Membranlipoiden. Der Rest sind Kohlenhydrate, Fette, Nukleinsäuren (das genetische Material), anorganische Salze und zahlreiche niedermolekulare organische Verbindungen, deren Anteil von Fall zu Fall sehr verschieden sein kann. Natürlich kann man die Analyse noch feiner vornehmen, indem man etwa das Grundplasma von den Organellen trennt und extra untersucht, oder indem man einzelne Organellen isoliert und chemisch aufarbeitet. Die Proportionen werden sich dabei stark verschieben. Das hängt mit dem Bau und den Funktionen dieser Kompartimente zusammen, und das wollen wir uns jetzt ganz kurz ansehen.

Die Kompartimente des Protoplasmas

Das **Grundplasma**: Es erscheint auch im Elektronenmikroskop strukturlos und ist reich an Enzymproteinen, die viele wichtige Stoffwechselprozesse katalysieren. Durch aktive Transportvorgänge wird im Grundplasma eine bestimmte Ionenkonzentration eingestellt (viel K^+ , wenig Na^+ und Ca^{++} , pH knapp über 7). Eingebettet liegen feine Strukturen aus kugeligen und fädigen Proteinen, die man als Mikrotubuli („kleine Röhren“) und Mikrofilamente („kleine Fäden“) bezeichnet und die zusammen das sogenannte **Cytoskelett** aufbauen. Dieses hat große Bedeutung für Bewegungsvorgänge im Protoplasma, etwa für die Verlagerung von Organellen oder von Chromosomen bei der Kernteilung, aber auch für Strömungsvorgänge, die man im Lichtmikroskop beobachten kann. Die Strömung erfolgt oft in recht komplizierten Bahnen, und dabei werden die Organellen mitgeschleppt. Die Bewegung ist freilich nicht überall und zu allen Zeiten wahrnehmbar. Der Mechanismus der Protoplasmaströmung ist weitgehend geklärt. Es handelt sich um einen aktiven Vorgang, der von den kontraktiven Mikrofilamenten bewirkt wird, ähnlich wie die Bewegung der tierischen Muskeln; der Vorgang verbraucht Energie, die aus dem Stoffwechsel stammt, und ist daher ein gutes „Lebensreagens“: Wo man Plasmaströmung im Lichtmikroskop beobachten kann, ist die Zelle sicher noch nicht tot. Die physiologische Bedeutung des Vorganges ist nicht so klar; vielleicht handelt es sich um einen Prozess, der die Stoffverteilung und Durchmischung verbessert.

Das Grundplasma wird durchzogen von einem meist sehr beweglichen System von Membranen, dem **endoplasmatischen Retikulum (= „Netzchen im Inneren des Plasmas“)** oder kurz **ER**. Diese Membranen, die vielfach verzweigt und untereinander verbunden sind, umschließen schlauchförmige Hohlräume, die sogenannten „**Zisternen**“. Die wahrscheinlichen Funktionen des endoplasmatischen Retikulums sind die "**Kompartimentierung**" des Protoplasmas, also eine Aufteilung in getrennte Reaktionsräume innen und außen, und die **Vergrößerung der Membranoberflächen** im Inneren des Protoplasmas, was Raum schafft für bestimmte Reaktionen, deren Enzyme an Membranen gebunden sind. Dazu kommt **Transport** wasserlöslicher Stoffe innerhalb der Zelle sowie auf dem Wege über **Plasmodesmen** in die Nachbarzellen. Das sind Plasmaverbindungen zwischen Zellen durch die Zellwand, die vom ER durchzogen werden.

Das ER trägt daher zur Integration der einzelnen Protoplasten zu einem koordiniert reagierenden **Symplasten** bei. Der Körper der höheren Pflanze besteht also nicht aus lauter kleinen Protoplastenklümpchen in „Schächtelchen“ (aus Zellwänden), sondern er ist bis zu einem gewissen Grade zu einem komplexen Gebilde zusammengefasst. Freilich ist der Grad der Integration und der Koordination bei weitem nicht so groß wie im Körper der höheren Tiere mit ihrem Zentralnervensystem und den peripheren Nerven, die das Zentrum mit Informationen über alle Teile des Körpers versorgen.

Das ER bietet auch Anheftungsstellen für **Ribosomen**, und hat damit eine wichtige unterstützende Rolle bei der Biosynthese von Proteinen. Ribosomen sind Gebilde aus Eiweiß und Nukleinsäuren ohne Membranen. Über ihre Rolle werden wir später noch kurz hören.

Weitere auffällige Organellen, die sich in großer Menge in jugendlichen, stoffwechselaktiven und wachsenden Zellen finden, sind die **Dictyosomen** (griechisch "Netzkörper"). Ihre Gesamtheit wird als **Golgi-Apparat** der Zelle bezeichnet, nach einem italienischen Physiologen, der sie an tierischen Zellen im Lichtmikroskop entdeckte. Ihre Feinstruktur und ihre allgemeine Verbreitung konnte man allerdings erst mit dem Elektronenmikroskop nachweisen. Auch die Dictyosomen sind Membransysteme, Pakete abgeflachter Hohlräume, die übereinander geschichtet sind. Stellen Sie sich einen Fußball vor, aus dem man die Luft auslässt und den man plattdrückt: Dann haben Sie ein Element eines solchen Dictyosoms vor sich. Von diesen flachen **Zisternen** liegen 3 bis 15 Stück eng übereinander. In der Aufsicht haben die rundlichen Gebilde einen Durchmesser von 0.5 bis 2 μm , sind also mit besonderen Techniken im Lichtmikroskop sichtbar. Eine besondere Hüllmembran um diesen Stapel herum fehlt. Aktive Dictyosomen schnüren vom Rand der Zisternen an einem Ende des Stapels kleine Bläschen ab, die mit Sekreten gefüllt sind. Diese Bläschen werden als **Golgi-Vesikel** bezeichnet. Solange die Zellen noch wachsen, synthetisieren die Dictyosomen Wandsubstanzen: saure Polysaccharide, Pektine und Hemizellulosen (nicht Zellulose, die am Plasmalemma gebildet wird!). Dazu kommen später in spezialisierten Zellen Schleime, ätherische Öle und Glykoproteine. Die Dictyosomen können vom ER her mit Material versorgt werden, wobei kleine Bläschen zu neuen Zisternen verschmelzen.

Wir beschäftigen uns jetzt ein wenig mit der größten Organelle der Pflanzenzelle, dem **Zellkern**. Der Besitz eines Kernes trennt die höheren Organismen, die **Eukaryonten**, von den niederen Organismen (**Prokaryonten**), den Bakterien (einschließlich Blaualgen). Alle Eukaryonten, von den primitiven einzelligen Rotalgen oder Grünalgen bis zum Wal oder zum Gänseblümchen, sind untereinander näher verwandt als mit den kernlosen Organismen. Der Kern ist eine überaus wichtige Organelle: In ihm ist der größte Teil des genetischen Materials der Zelle enthalten (ein kleiner Teil sitzt in den Mitochondrien und, bei Pflanzen, auch in den Plastiden). Er enthält also die wesentlichen **Erbeigenschaften** der Zelle, und er verfügt über die Mechanismen zu ihrer Weitergabe, wenn sich die Zelle teilt.

Wie sieht so ein Zellkern eigentlich aus? Form und Größe der Kerne können schwanken; meist aber sind sie kugelig oder walzenförmig und haben einen Durchmesser zwischen 5 und 25 μm , also zwischen 5 und 25 Tausendstel Millimeter. Der Kern ist von einer doppelten Membran umgeben, die von Poren durchsetzt ist. Über diese Poren steht das Kerninnere mit dem Grundplasma im Stoffaustausch. Ansonsten sieht man im Elektronenmikroskop keine Details im Inneren; das Lichtmikroskop bringt hier mehr! Mit bestimmten Farbstoffen lässt sich lichtmikroskopisch eine Substanz im Kern färben, die man wegen dieser Eigenschaft als **Chromatin** (Chroma = Farbe) bezeichnet. Über lange Zeiträume ist das Chromatin diffus in der Grundsubstanz des Kerns verteilt. Während der **Kernteilung** zieht es sich aber bekanntlich zu mehr oder minder zahlreichen stäbchenförmigen Gebilden zusammen, den **Chromosomen**. Auf ihnen sind die Träger der Erbinformation, die **Gene**, lokalisiert.

Was ist nun diese genetische Information? Die Antwort ist ganz einfach: Anweisungen zum Bau von Eiweißmolekülen oder Proteinen. Und warum sind diese Informationen so wichtig? Weil die Enzyme, die den Stoffwechsel steuern, Eiweißkörper sind. Die Summe der Enzyme und das Ineinandergreifen ihrer Tätigkeiten im Laufe der Entwicklung bestimmen den Bau und die Funktionen der Lebewesen. Nur wenn man das weiß, versteht man den großen Aufwand, der von allen Organismen (auch den kernlosen) für die Weitergabe dieser Information getrieben wird. Die Mechanismen sind sehr kompliziert, und wir können nicht in die Details eingehen. Nur ein paar Hinweise:

Der Träger der genetischen Information ist ein kompliziert gebautes Riesemolekül, die **Desoxyribonukleinsäure (DNA)**. Sie besteht, ebenso wie die nahe verwandte **Ribonukleinsäure (RNA)**, aus Untereinheiten, die man **Nukleotide** nennt. Jedes dieser Nukleotide, von denen in einem Molekül viele Tausende enthalten sind, hat drei Bestandteile: einen Zucker mit 5 C-Atomen, die **Desoxyribose** (bei der Ribonukleinsäure die Ribose); einen **Phosphorsäurerest**, der die Verbindung zum nächsten Zucker herstellt und damit die einzelnen Nukleotide zu einem Riesemolekül verbindet; und schließlich eine von vier verschiedenen **organischen Basen** (Adenin, Thymin, Cytosin, Guanin) von denen je zwei bestimmte miteinander eine Bindung eingehen können. Eine besonders stabile Anordnung des Moleküls ergibt sich dann, wenn jede der vier Basen ihren Partner hat, mit anderen Worten, wenn das Molekül als **Doppelstrang** auftritt, der über die Basen zusammenhängt. Und tatsächlich ist das die Form, in der die DNA normalerweise im Kern vorliegt. Die **Basensequenz** der einen Hälfte des Doppelstranges ist also von der Sequenz der anderen Hälfte abhängig: wenn wir das Basenmolekül am ersten Strang kennen, dann wissen wir auch, welches Basenmolekül am zweiten Strang stehen muss. Das gibt zunächst die Möglichkeit, das DNA-Material zwischen den Kernteilungen zu verdoppeln und damit die genetische Information von einer Zelle an die andere weiterzugeben. Dazu wird der Doppelstrang aufgespalten, neue Nukleotide lagern sich an und werden durch die Paarung der korrespondierenden Basen festgehalten. So werden aus einem Doppelstrang zwei, die schließlich auseinanderweichen. Zur Aufspaltung des Stranges und zur Verknüpfung der Nukleotide sind wieder spezifische Enzyme notwendig.

Jede Kernteilung ist üblicherweise mit einer Zellteilung verbunden. Wenn die neu entstehenden Zellen dem gleichen Organismus verbleiben, dann wird durch die identische Verdopplung der DNA gesichert, dass alle Körperzellen die gleiche Ausstattung an Genen erhalten. Nicht alle diese Gene müssen dann freilich auch in jeder Zelle ihre Tätigkeit aufnehmen; darauf werden wir noch zu sprechen kommen. Es gibt jedoch auch den Fall, dass die Kernteilung und die darauffolgende Zellteilung Geschlechtszellen liefert. Dann ist das an diese Zellen weitergegebene genetische Material, also die DNA, Grundlage für die Lebenstätigkeit eines neu entstehenden Individuums geworden. Wir haben also in der **identischen Reduplikation der DNA** auch die Grundlage für die Weitergabe des Erbgutes von einer Generation an die nächste zu erkennen.

Was aber bewirkt dieses Erbgut im Zellstoffwechsel? Nach der **Kernteilung** breitet sich das kontrahierte Material der Chromosomen wieder aus, die Gene werden im Kernraum verteilt und beginnen mit ihrer wichtigen Tätigkeit, nämlich der **Steuerung des Zellstoffwechsels**. Wie geschieht das? Das Material der Gene, also die DNA, kann den Kern nicht verlassen. In ihr ist jedoch *Information* gespeichert, und diese kann übertragen und in chemischen Reaktionen eingesetzt werden, ohne dass die DNA dabei selbst anwesend ist. Das klingt natürlich sehr geheimnisvoll; sehen wir uns an, was sich hier in groben Zügen abspielt.

Es wird durch Basenpaarung an einem der beiden DNA-Stränge ein kürzeres Nukleinsäure-Molekül erzeugt, ein sogenanntes „Boten-Ribonukleinsäure-“ oder „messenger-RNA“ – Molekül. Dieses hat eine Basenfolge, die von einem *Abschnitt* am „Muttermolekül“, dem DNA-Molekül, festgelegt ist: Jede Base der Boten-RNA entspricht einer Base der DNA. Dieses Molekül wandert ins Grundplasma und legt sich an die Ribosomen am ER an. Und jetzt kommt eine dritte Nukleinsäure, wieder eine RNA, und lagert sich mittels Basenpaarung an die Boten-RNA an. Es ist dies die Transfer-RNA, bei der sich ein bestimmtes Basen-Triplett (also drei hintereinanderfolgende Basen) mit einer Dreiergruppe von Basen der Boten-RNA verbinden. Dieses Triplett in der Boten-RNA ist selbst wieder das Gegenstück eines Triplettts in der Kern-DNA, die damit sozusagen ein „Codewort“ für die entsprechende Aminosäure enthält. Und das Codewort der Kern-DNA scheint wieder in dem speziellen Triplett der t-RNA auf, mit dem sie an die Boten-RNA gebunden wird. Es gibt etwa 20 verschiedene t-RNAs, und an ihre Enden sind die rund 20 verschiedenen Aminosäuren gebunden, aus denen die Eiweißkörper bestehen. Jede Aminosäure wird im Plasma synthetisiert und dann an ihre t-RNA gebunden.

Die DNA enthält also die Information für die Bildung der Eiweißkörper und damit auch der Enzyme. Nach einer Vorstellung, die man als „*Ein-Gen-ein Enzym*“-Hypothese bezeichnet, ist jedes Gen für die Synthese eines Enzymproteins verantwortlich, über das es seine Wirkung in der Zelle entfaltet. Ein Gen ist somit ein Abschnitt des DNA-Moleküls, der die nötige Information zur Bildung eines Enzymproteins enthält. Das Enzymprotein wieder ermöglicht die chemischen Vorgänge, die zur Merkmalausbildung nötig sind.

Es gibt nun Mechanismen, welche die Neubildung von Boten-RNA ankurbeln, wenn Enzyme benötigt werden (**Induktion**), oder sie unterdrücken, wenn die Enzyme nicht benötigt werden (**Repression**). Oft sind es die **Substrate** (die Stoffe,

die vom Enzym umgesetzt werden) oder die **Produkte** des Enzyms selbst, die diese Induktionen und Repressionen bewirken. Die Moleküle der Boten-RNA sind sehr kurzlebig, sie werden nach einigen wenigen Minuten und der Bildung von wenigen Protein-Molekülen wieder abgebaut, so dass nur dann Enzyme neu erzeugt werden, wenn tatsächlich Bedarf herrscht.

Die Biochemiker sind natürlich noch nicht so weit, alle diese Vorgänge genau zu durchschauen. Dennoch ergibt sich bei näherem Studium ein faszinierendes Bild, das den zunächst so geheimnisvollen Begriff „Leben“ wenigstens stellenweise aufhellt.

Wir wenden uns jetzt einer Gruppe von Organellen zu, die für die Pflanze typisch sind, den **Plastiden**;. Diese wichtigen Gebilde fehlen den Bakterien, den Tieren und den Pilzen. Sie gehen wie der Kern durch Zweiteilung aus ihresgleichen hervor. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden sie in den Geschlechtszellen von Generation zu Generation weitergegeben.

Die Plastiden treten in mehreren Formen mit unterschiedlicher Funktion auf. Alle diese Formen sind jedoch untereinander eng verwandt und können ineinander umgewandelt werden.

Woran kann man Plastiden erkennen, wenn man sie im Elektronenmikroskop sieht? Alle sind durch mehrere Eigenheiten charakterisiert: Sie sind von einer **Doppelmembran** umgeben, zwei Biomembranen von je 5 nm Durchmesser getrennt durch einen Zwischenraum von 2 bis 3 nm Breite. Die Grundsubstanz in ihrem Inneren, das **Stroma**, wird von Membranen in wechselnder Dichte durchzogen, den **Thylakoiden**. Plastiden enthalten ferner **DNA** und **Ribosomen**. Dazu kommen Enzyme für die Bildung eines wichtigen Reservestoffes der Pflanzen, der **Stärke**, und daher oft charakteristische **Stärkekörnchen**.

Die **Proplastiden** stellen eine gemeinsame Vorstufe der Plastiden dar, die sich in Geschlechtszellen und jugendlichen Zellen vor dem Streckungswachstum findet. Ihre dichte, eiweißreiche Grundsubstanz (das Stroma) zeigt auch im Elektronenmikroskop wenig Struktur. Die meisten Teilungen finden auf dieser Entwicklungsstufe statt, doch können sich auch weiter differenzierte Plastiden noch gelegentlich durchschnüren und so vermehren. Bei der Zellteilung werden die Proplastiden rein passiv auf die Tochterzellen aufgeteilt.

Die **Leukoplasten** sind farblose Plastiden, die zunächst überall dort vorkommen, wo Teile der Pflanze regelmäßig vom Licht abgeschirmt sind. Zur Ausbildung des Farbstoffes Chlorophyll in den Chloroplasten ist nämlich Licht erforderlich. Wir finden also Leukoplasten in unterirdischen Teilen, etwa Wurzeln, aber auch im Inneren massiver Baumstämme. Es kommt nun gelegentlich vor, dass Pflanzen unter Bedingungen keimen oder neu austreiben, unter denen die normalerweise grünen Sprosssteile kein Licht empfangen. Solche Triebe zeigen charakteristische Kombinationen von Veränderungen, die man als **Etiollement** (frz: „Verkümmerung“) bezeichnet: Die Triebe werden lang und schlaff, die Blätter bleiben klein und unentwickelt und es kann **kein Chlorophyll** gebildet werden. **Etiolierte Pflanzen** ergrünen nachträglich, wenn man sie ans Licht bringt. Ihre farblosen **Etioplasten** (die also zu den Leukoplasten gehören) wandeln sich in normale Chloroplasten um. Andererseits gibt es Leukoplasten auch bei Belichtung und ohne Etiollement in den völlig chlorophyllfreien Blütenpflanzen, die als Parasiten leben, und in gewissen stets farblosen oberirdischen Zellen, etwa im Hautgewebe. Auffällig sind die grün-weiß gefleckten (**panaschierten**) Blätter mancher Zierpflanzen, die meist durch Mutation entstanden sind. In den weißen Teilen dieser Blätter finden sich an Stelle der grünen Chloroplasten die Leukoplasten. Solche Mutationen bringen im Freiland Konkurrenz Nachteile, da photosynthetisch aktive Blattflächen ausfallen. Eine erkennbare Funktion im Zellstoffwechsel haben nicht alle Leukoplasten. Manche speichern Fette (**Elaioplasten**) oder Proteine (**Proteinoplasten**). Eine besondere wichtige Untergruppe wird als **Amyloplasten** bezeichnet. In Speicherorganen übernehmen sie den Zucker, der aus den Blättern angeliefert wird, und bauen daraus den Reservestoff Stärke auf. Oft ergrünen auch sie im Licht, sind also „verhinderte Chloroplasten“: Kartoffeln werden am Licht grün (und bitter, da ein Alkaloid gebildet wird).

Die weitaus bedeutendste Rolle unter den Plastiden spielen die grünen **Chloroplasten**. Chloroplasten finden sich bei allen autotrophen Eukaryonten (also den echten Pflanzen, soweit sie zur Photosynthese, zur Erzeugung von organischen Substanzen mit Hilfe des Sonnenlichtes, befähigt sind). Da der quantitative Beitrag der autotrophen Prokaryonten (grüne Bakterien, Blaualgen) verschwindend gering ist, wäre auch höheres tierisches und menschliches Leben auf Erden ohne die Tätigkeit der Chloroplasten nicht möglich. Wir wollen uns den Bau und die Funktion der Chloroplasten daher etwas näher ansehen.

Zum Unterschied von den sehr verschieden gestalteten Chloroplasten der Algen sind die Chloroplasten der höheren Pflanzen meist linsenförmig und haben einen Durchmesser von 4 bis 8 μm bei einer Dicke von 2 bis 3 μm . Sie sind grün gefärbt (chlorós = grün), wofür ihr hoher Gehalt an dem Farbstoff Chlorophyll (genauer: den beiden **Chlorophyllen a und b**) verantwortlich ist. Allerdings sind die Chlorophylle nicht die einzigen Pigmente in den Chloroplasten; es kommen daneben noch die **Carotinoide** vor, gelb, orange oder rot gefärbte Farbstoffe. Alle Plastidenfarbstoffe haben die Eigenschaft, in Fetten weit besser als im Wasser löslich zu sein. Die Färbung beruht auf dem Besitz von konjugierten Doppelbindungen im Molekül.

Es ist natürlich ganz logisch, dass die Organellen der Photosynthese, die Chloroplasten, gefärbt sind. Photosynthese kann nur unter Mitwirkung der Lichtenergie stattfinden, und damit diese Energie zur Verfügung steht, muss sie erst einmal eingefangen werden. Farblose Strukturen sind dazu nicht in der Lage, das Licht passiert sie ungehindert. Erscheint uns ein Stoff im Licht gefärbt, dann ist dies der Ausdruck dafür, dass ein Teil der Wellenlängen des sichtbaren Lichtes bevorzugt absorbiert wurde. Wir können **Lichtabsorption** und **Photosynthese** der Chloroplasten bei verschiedenen Wellenlängen messen; es zeigt sich dabei, dass die Photosynthese bei einer bestimmten Wellenlänge umso stärker ist, je mehr Licht bei dieser Wellenlänge absorbiert wird. Der Bereich der photosynthetisch wirksamen Strahlung deckt sich ziemlich genau mit dem Bereich, der für das menschliche Auge sichtbar ist, das ist die Region von 400 bis etwas über 800 nm. Die Photosynthese reicht noch etwas in das langwellige Ultraviolett hinein (bis etwa 380 nm) und hört andererseits schon knapp über 700 nm auf. Warum finden diese so wichtigen, aber grundlegend verschiedenen Prozesse, der Energiegewinn der Pflanzen durch Photosynthese und der Informationsgewinn der Tiere durch das Sehen, im gleichen Wellenlängenbereich statt? Sehr einfach: Weil unsere Strahlungsquelle, die Sonne, in dieser Region des Spektrums mit maximaler Intensität strahlt. Die Evolution hatte unendlich lange Zeit, sich darauf einzustellen.

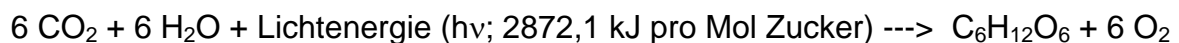
Die Bereiche maximaler Photosynthese am blauen und am roten Ende des sichtbaren Spektrums fallen mit der maximalen Absorption der wichtigsten photosynthetisch wirksamen Pigmente, der Chlorophylle a und b, zusammen (die *beide* zwei Absorptionsmaxima zeigen!). Die Carotinoide füllen die Absorptionslücke, die

durch die schwache Strahlungsaufnahme der Chlorophylle im Bereich zwischen den beiden Maxima bewirkt wird, wenigstens im kurzwelligen Grünbereich teilweise aus. Auch die Photosynthese ist in diesem Bereich stärker, als es die Absorption der Chlorophylle allein erwarten lassen würde (wenn auch weniger stark, als man nach der Gesamtabsorption erwarten würde). Soll das nun heißen, dass die Carotinoide und die Chlorophylle beim Prozess der Photosynthese ganz gleichartig wirken? Nein, wie wir gleich sehen werden.

Die Wirkungsweise der Pigmente bei der Photosynthese hängt eng mit dem Feinbau der Chloroplasten zusammen. Im elektronenmikroskopischen Bild sind die Chloroplasten, wie alle Plastiden, von einer Doppelmembran umgeben. Das **Stroma** enthält eine eigene DNA, die einen Teil der Chloroplastenproteine codiert hat, und Ribosomen zur Ablesung der dort gebildeten Boten-RNA; der Chloroplast hat also eine gewisse genetische Unabhängigkeit. Im Stroma finden wir meist zahlreiche **Stärkeköerner**. Das Stroma ist von zahlreichen **Thylakoiden** durchzogen. Diese Membranen hängen untereinander zusammen und sind bei den höheren Pflanzen in kurze **Granathylakoide** und lange **Stromathylakoide** differenziert. Die Granathylakoide sind gruppenweise zu Stapeln von 10 bis 100, den **Grana**, übereinandergeschichtet, während die Stromathylakoide die Grundsubstanz meist in größeren Abständen durchziehen. Im Lichtmikroskop lassen sich bei geeigneten Objekten die Grana als grüne Bereiche in der Grundsubstanz erkennen; diese selbst ist mehr oder minder farblos, da hier weit weniger Thylakoide liegen. Die Thylakoide darf man sich keineswegs starr vorstellen. Sie ändern vielmehr in Abhängigkeit von äußeren Bedingungen, besonders der Belichtung, ihre Form. Diese vielschichtige Lamellarstruktur bewirkt eine gewaltige Vergrößerung der inneren Oberfläche im Chloroplasten.

Auf diesen Lamellen sind alle Pigmente und die zur Photosynthese nötigen Enzyme angeordnet, und zwar offensichtlich nach einem sehr komplizierten Schema. Es gibt heute schon sehr genaue Vorstellungen über den Bau und die Lage der beteiligten Komplexe aus Enzymen und Pigmenten in der Membran. Zwar kann jedes Pigmentmolekül, ob Chlorophyll a, Chlorophyll b oder eines der Carotinoide, das Licht absorbieren. Nicht jedes davon ist aber in der Lage, die einmal absorbierte Lichtenergie für die weiteren Vorgänge der Photosynthese einzusetzen. Das geschieht in Reaktionszentren, in denen Chlorophyll a und Enzyme in einer bestimmten günstigen räumlichen Anordnung gruppiert sind. Von ungefähr 400 Chlorophyll-

a-Molekülen ist jeweils nur eines photochemisch aktiv und dient als Reaktionszentrum. Die übrigen Chlorophyllmoleküle und die Carotinoide haben sozusagen Antennenfunktion und übertragen die absorbierte Strahlungsenergie auf die Reaktionszentren. Das geschieht durch Resonanzschwingungen, also direkte Übertragung der Energie zwischen den Molekülen, die in enger Nachbarschaft liegen. Die Carotine sind dabei weniger tüchtig und übertragen nur etwa 30% der von ihnen absorbierten Energie. Es ist bei so komplizierten Verhältnissen nicht verwunderlich, dass eine Lösung der Chloroplastenfarbstoffe in irgendwelchen Lösungsmitteln nicht in der Lage ist, auch nur die ersten Schritte der Photosynthese nachzuahmen, geschweige denn die gesamte Reaktionskette der Erzeugung von Zuckern aus anorganischen Ausgangsprodukten, für die ja außer den Pigmenten auch noch funktionsstüchtige Enzyme in großer Zahl und der richtigen Reihenfolge benötigt werden. Die biochemischen Vorgänge, die sich an die Lichtabsorption anschließen, sind äußerst komplex. Wir können hier nur die einfachsten Grundzüge erwähnen. Bekannt ist Ihnen vielleicht schon die **Summenformel der Photosynthese**:



In Wirklichkeit ist es natürlich nicht so, dass gleichzeitig 6 CO₂ und 12 H₂O in eine Reaktion einbezogen werden, an deren Ende ein fertiges Zuckermolekül steht. Der Prozess läuft vielmehr in vielen Schleifen ab. Wenn man diese Formel ansieht, wird aber eines klar: Irgendwie muss an die C-Atome, die ja maximal mit Sauerstoff beladen (also **oxidiert**) sind, Wasserstoff angehängt werden. Sie müssen also **reduziert** werden. Bei diesem Vorgang wird Wasser verbraucht und Sauerstoff frei. Es zeigte sich nun durch radioaktive Markierung der beteiligten Moleküle, dass der freiwerdende Sauerstoff aus dem Wasser (und *nicht* aus dem CO₂!) stammt. Der zentrale Schritt ist eine Spaltung der Wassermoleküle, wofür die vom Chlorophyll absorbierte Lichtenergie verwendet wird. Der Wasserstoff wird in einer sehr komplizierten Reaktionskette auf das CO₂ übertragen, das an eine organischen Verbindung (RuBP) gebunden ist. Der Sauerstoff entweicht als Gas. Schließlich entsteht durch komplizierte Umlagerungen das stabile Endprodukt, der Traubenzucker (die **Glukose**).

Im Chloroplasten wird also zunächst Zucker synthetisiert; je nach der weiteren Verwendung dieses Zuckers lassen sich **Zucker- und Stärkeblätter** unterscheiden. Bei den selteneren Zuckerblättern, etwa dem Laubblatt der Küchenzwiebel, lässt sich das Polysaccharid Stärke nicht nachweisen. Der bei der Photosynthese gebildete Zucker Glukose wird hier sofort in **Saccharose** umgewandelt (ein Disaccharid aus einem Rest **Glukose** und einem Rest **Fructose**) und zu den Orten des Verbrauches abtransportiert. Im Falle der **Stärkeblätter** hingegen wird schon in den Chloroplasten Stärke abgelagert, sogenannte **primäre Stärke** oder **Assimilationsstärke**, die man in Form kleiner Körnchen im Mikroskop sieht. Sie lässt sich mit Jod/Kaliumjodid-Lösung nachweisen. Erst in der Nacht wird die Stärke wieder in Rohrzucker umgewandelt und abtransportiert.

Die letzte Gruppe der Plastiden, die gelb-, orange- oder rotgefärbten **Chromoplasten**, finden sich in Blüten (z.B. Crocus, Dotterblume), in Früchten (Paradeiser, Paprika, Hagebutte) und manchmal auch in vegetativen Pflanzenteilen, etwa der Karottenwurzel. Allerdings muss man hier gleich betonen, dass keineswegs alle Gelb-, Rot- und Orangetöne, die man an Pflanzenorganen sieht, durch Chromoplasten bewirkt werden. Oft sind auch **Zellsaftfarbstoffe** mitbeteiligt, wie etwa bei der Hagebutte, oder auch allein verantwortlich, wie bei roten Zwiebeln und roten Rüben und vielen Blüten. - Die Chromoplasten können keine Photosynthese durchführen. Sie enthalten nur die Hilfspigmente der Photosynthese, die Carotinoide, die in den Chloroplasten eine untergeordnete Rolle spielen und farblich hinter den Chlorophyllen zurücktreten müssen. Hier werden die Carotinoide quantitativ vermehrt. Chromoplasten finden sich besonders in alternden und spezialisierten Zellen. Ihre Feinstruktur lässt einen Zusammenbruch des komplizierten Biomembransystems der Thylakoide erkennen, das für die Chloroplasten so charakteristisch ist. Die fettlöslichen Carotinoide finden sich vielmehr meist als kleine Tröpfchen oder Kriställchen im Plastidenstroma.

Welche Rolle spielen die Chromoplasten im Zellstoffwechsel? - Eine äußerst bescheidene; das geht so weit, dass sich in einigen modernen Lehrbüchern der pflanzlichen Stoffwechselphysiologie das Stichwort „Chromoplast“ überhaupt nicht im Register findet. Das heißt aber nun nicht, dass die Chromoplasten für das Leben der Pflanze bedeutungslos sind; ihre Bedeutung kommt daher, dass sie Pflanzenorgane färben. Wir werden die ökologische Bedeutung der Farben in einem eigenen

Kapitel besprechen, sobald wir auch die im Zellsaft gelösten Farbstoffe kennengelernt haben werden.

Wir kommen nun zu weiteren Zellorganellen, den **Mitochondrien**. Diese Strukturen fehlen im Gegensatz zu den Plastiden in keiner tierischen, pilzlichen oder pflanzlichen Zelle; nur die Prokaryonten (Bakterien und Blaualgen) haben keine Mitochondrien. Mitochondrien sind oft von langgestreckter, fädiger Gestalt (wie schon der Name „Fadenkörperchen“ sagt), können jedoch auch fast kugelförmig sein. Ihre Länge beträgt 1 bis mehrere Mikrometer, ihr Durchmesser etwa 0,5 - 1 μm . Sie können vom strömenden Grundplasma recht leicht verformt werden, wie man im Phasenkontrastmikroskop sieht. Tierische und pflanzliche Mitochondrien sind recht ähnlich gebaut. Auch das Mitochondrion ist (wie Kern und Plastiden) von einer Doppelmembran umhüllt. Die innere der beiden Membranen stülpt sich ein und teilt den Innenraum in zahlreiche Kammern auf. Die Grundsubstanz wird hier als **Matrix** bezeichnet. Sie enthält so wie bei den Plastiden etwas DNA und eigene Ribosomen, sodass die Mitochondrien eine gewisse genetische Eigenständigkeit besitzen. Damit stimmt gut überein, dass sie nicht vom Protoplasma neu gebildet werden können, sondern stets nur durch Teilung oder Knospung aus ihresgleichen hervorgehen. Chemisch sind die Mitochondrien durch ihren hohen Gehalt an Lipiden ausgezeichnet.

Die Mitochondrien spielen eine zentrale Rolle in einem sehr komplexen biochemischen Vorgang, den man als **Atmung** oder **Respiration** bezeichnet. Teile davon laufen im Grundplasma ab, und zwar der erste von vier Teilschritten, während die besonders ergiebigen Endschritte im Mitochondrion stattfinden. „Ergiebig“ soll hier heißen, dass diese Schritte besonders viel Energie liefern. Das *Wesen der Atmung* ist nämlich die Gewinnung von Energie aus dem Abbau organischer Stoffe. Als Summengleichung stellt dieser Vorgang die Umkehrung der Photosynthese dar:



Rein formelmäßig entspricht dieser Prozess einer Verbrennung von Zucker in reinem Sauerstoff unter Abgabe von CO_2 , H_2O und Energie in Form von Wärme. Der Energieunterschied zwischen dem Zuckermolekül und seinen Abbauprodukten ist

vorgegeben, und zwar unabhängig vom Weg. Nun ist aber Wärme unter allen Energieformen insofern die „schlechteste“, als sie aus physikalisch-chemischen Gründen nur zu einem kleinen Teil in andere Energieformen umgewandelt werden kann. Die Pflanze macht das besser, da von der gesamten freigesetzten Energiemenge von 2872 kJ fast 50%, nämlich 1433 kJ, als *chemische Energie* gespeichert werden. Es werden nämlich 38 Mol ATP gebildet (pro Molekül Glukose 38 Moleküle ATP), und diese Verbindung, das **Adenosintriphosphat**, ist der universelle Energiespender der Zelle. Was hier bei der Atmung in großem Maße bereitgestellt wird, kann die Zelle sozusagen als Kleingeld wieder ausgeben, um Reaktionen, die einen Aufwand an Energie erfordern, durchzuführen.

Woher kommt die Energie zum Aufbau des Adenosintriphosphats? Die biochemischen Abläufe bei der biologischen Oxidation oder Atmung können in vier Teilschritte zerlegt werden, wovon 1 bis 3 hintereinander geschaltet sind, Nummer 4 dagegen parallel abläuft. Bei den ersten drei Schritten wird Wasserstoff aus dem Zuckergerüst abgespalten und auf das Coenzym NAD^+ übertragen, ein organisches Molekül, das bei Enzymreaktionen Wasserstoff aufnimmt und abgibt. Es entsteht NADH_2 , das wasserstoffbeladene Coenzym. In diesen drei Schritten wird auch allmählich der Kohlenstoff als CO_2 abgespalten und als Gas entfernt.

Entscheidend für den Energiegewinn ist der **vierte** Schritt, die **Endoxidation** in der Atmungskette. Das wasserstoffbeladene Coenzym, egal aus welchem der drei anderen Schritte, also das NADH_2 , überträgt den Wasserstoff auf ein Akzeptormolekül, worauf er von Verbindung zu Verbindung weitergereicht und schließlich mit Sauerstoff zum Wasser verbunden wird. Sie wissen wahrscheinlich, was passiert, wenn die Elemente Sauerstoff und Wasserstoff in Gasform miteinander reagieren. Es kommt zu einer Explosion, die dem Vorgang den Namen „Knallgasreaktion“ eingetragen hat. In den Mitochondrien spielt sich dergleichen natürlich nicht ab, sonst würden wir alle inmitten eines beträchtlichen, selbsterzeugten Getöses leben. Hier wird der Wasserstoff vielmehr langsam von Molekül zu Molekül weitergegeben. Dreimal wird bei diesem Übergang soviel Energie frei, dass damit eine weitere, energieverbrauchende Reaktion gespeist werden kann. Diese Reaktion ist der Aufbau von **Adenosintriphosphat** aus **Adenosindiphosphat**. Damit wird in den Mitochondrien eine Verbindung erzeugt, die im Zellstoffwechsel universell für weitere Reaktionen eingesetzt werden kann.

Da jetzt die Glukose völlig abgebaut ist, lässt sich eine Gesamtbilanz über den Vorgang ziehen. Was in der Glukose an Atomen vorhanden war, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff, ist zu Abfall geworden. CO_2 wird gasförmig ausgeschieden, die Wassermoleküle tauchen in der Masse des Zellwassers unter. Die chemische Energie steckt jetzt im ATP. Und zwar ergibt der erste Teilschritt direkt, also ohne den vierten Teilschritt, nur zwei Mol ATP. 36 Mol stammen aus dem vierten Schritt, der Atmungskette, und entstehen dort bei der Verbindung von Wasserstoff und Sauerstoff.

Für ATP-Produktion in großem Maßstab ist also die Anwesenheit von Sauerstoff unbedingt nötig. Wenn eine Zelle ohne Sauerstoff leben muss, kann sie den an das Coenzym NAD gebundenen Wasserstoff nicht oxidieren, und ein großer Teil ihrer ATP-Produktion fällt aus. Solches Leben ohne Sauerstoff bezeichnet man als **anaerob**. Bei Mikroorganismen ist ein solcher Stoffwechsellyp weitverbreitet. Es gibt Bakterien, die „**obligat anaerob**“ sind und durch Sauerstoff abgetötet werden. Andere Mikroorganismen, wie etwa viele Hefepilze, können ihren Stoffwechsel je nach Außenbedingungen umschalten; sie sind „**fakultativ anaerob**“. Ohne Sauerstoff entstehen, wie gesagt, nur zwei Mol ATP pro Mol Glukose direkt, ohne Einschaltung der Atmungskette. Die wasserstoffbeladenen Moleküle des NADH_2 können nicht auf dem üblichen Weg über die Atmungskette ihren Wasserstoff an den Sauerstoff abgeben. Sie müssen ihn aber unbedingt loswerden, da sonst die Abbaureaktionen aus Mangel an freiem Coenzym überhaupt nicht mehr weiterlaufen könnten und nicht einmal die kläglichen zwei ATP pro Mol Glukose mehr gewonnen werden könnten. Was geschieht? Das ist nun von Organismus zu Organismus verschieden. Der Wasserstoff, hier ein reines Abfallprodukt, wird auf irgendein geeignetes Molekül übertragen und dieses aus der Zelle ausgeschieden. Diese Prozesse bezeichnet man in ihrer Gesamtheit als **Gärungen**. Bei der alkoholischen Gärung entsteht so das **Ethanol**, bei der Milchsäuregärung die **Milchsäure**, bei anderen Typen **Glyzerin** oder **Buttersäure**. Diese Synthesefähigkeiten von Mikroorganismen werden auch industriell genutzt.

Für Gewebe höherer Pflanzen sind ebenfalls Gärungsvorgänge nachgewiesen worden, wenn sie unter Sauerstoffabschluss kommen. Das kann in der Natur eine beträchtliche Rolle spielen, vor allem für die Gewebe der Wurzel, wenn die Pflanze am Standort von Wasser überflutet wird. Die Bodenluft wird verdrängt, das schlecht wasserlösliche O_2 diffundiert im Wasser nur langsam. Die Toleranz gegen-

über Sauerstoffmangel ist in solchen Fällen sehr unterschiedlich, je nachdem, mit welchen biochemischen oder physiologischen Mitteln die Pflanzen den O₂-Mangel vermeiden oder sich der entstehenden Verbindungen erwehren können. Wenn es zur Gärung kommt, entsteht oft **Ethylalkohol** (Ethanol), ein Zellgift. Es gibt daher überflutungsempfindliche und überflutungsresistente Arten, wovon wir später noch sprechen werden.

Wir haben den Gesamtvorgang der Atmung an dieser Stelle besprochen, weil die Mitochondrien dabei eine besonders bedeutende Rolle erfüllen. Die Atmung ist aber nicht der einzige Prozess, bei dem sie wichtig sind. Sie enthalten nämlich neben den Enzymen für wichtige Teilschritte der Atmung auch diejenigen für die Synthese und den Abbau von **Fetten**.

Die Vakuole und die Speicherstoffe der Pflanze

Wenn wir den Anteil des Protoplasmas am Gesamtvolumen der Zelle feststellen wollen, dann werden wir sehr verschiedene Aussagen erhalten, je nach dem Zelltyp und je nach dem Entwicklungszustand der Zelle. Der Gesamttraum innerhalb der Zellwände, das Lumen, ist vom Protoplasten erfüllt, der aus Protoplasma und Vakuolen besteht. In der jugendlichen, meristematischen Zelle, die sich in lebhafter Teilungstätigkeit befindet, gibt es nur submikroskopisch kleine Zellsafträume, meist in größerer Zahl, die jeweils von einem eigenen Tonoplasten umschlossen sind. Während des Streckungswachstums vergrößern sich diese Bereiche und fließen ineinander. Meist schreitet dieser Vereinigungsprozess so weit fort, dass schließlich die gesamte Wassermasse zu einer zentralen Zellsaftvakuole vereinigt ist. Das Protoplasma wird dabei auf einen dünnen Wandbelag zusammengedrückt, der nur einen Bruchteil des Zellvolumens einnimmt. Manchmal wird diese Vakuole allerdings von dünnen Plasmafäden durchzogen, und oft ist der Zellkern in einer Plasmata-sche im Zentrum der Vakuole an Plasmafäden aufgehängt, die ihn mit dem Wandbelag verbinden. Nie liegt freilich der Kern frei in der Vakuole, immer muss er von Protoplasma und einer Tonoplastenmembran gegen die wässrige Phase abgegrenzt sein.

Die Funktion der Vakuole ist recht vielseitig. Zunächst stellt sie ein Wasserreservoir dar, das zu Zeiten ungünstiger Umwelteinflüsse, etwa bei Bodentrockenheit oder starker Transpiration infolge trockener Luft, teilweise entleert wird. Die

Rolle der Vakuole im Wasserhaushalt der Pflanze, die auch durch das Verhalten der darin gelösten Stoffe bedingt ist, werden wir noch im Zusammenhang besprechen. Sodann ist die Vakuole ein Ort für die Speicherung von anorganischen Ionen und von Stoffwechselprodukten. Von Speicherung sprechen wir immer dann, wenn Stoffe in größerer Menge in der Zelle festgelegt werden, ohne sofort weiterverarbeitet zu werden. Speicherung gibt es nicht nur in der Vakuole, sondern auch im Plasma, und es ist vorzuziehen, alle ihre Formen gemeinsam zu besprechen. Wir wollen also jetzt ein Kapitel über Speicherstoffe einschieben.

Die Speicherstoffe

Allgemein kann man die **Speicherstoffe** der Pflanze in zwei große Gruppen einteilen, in die **Reservestoffe** und die **Ausscheidungsstoffe**.

Reservestoffe können bei Bedarf wieder in den Stoffwechsel der Zelle einbezogen werden. Sie dienen sozusagen als Notvorrat, der die Ernährung der Pflanzen während der Perioden erhöhten Bedarfes oder geringer eigener Produktion sichert. Sie können zunächst den Bedarf der erwachsenen Pflanze nach Ruhezuständen sicherstellen, etwa nach der winterlichen Wachstumspause. Oft wird dann die Speicherung in die Zellen speziell ausgebildeter Organe verlegt, wie wir noch sehen werden. Andererseits gibt die Mutterpflanze der nächsten Generation stets einen Stoffvorrat im Samen mit. Mit diesem deckt der Keimling seinen Bedarf an Substanz und Energie, bevor er zur eigenen Photosynthese fähig ist. In beiden Fällen können neben den meist vorherrschenden organischen Reservestoffen auch Vorräte an anorganischen Salzen angehäuft werden.

Ausscheidungsstoffe hingegen werden auf Dauer aus dem Stoffwechsel des lebenden Protoplasmas entfernt. Sowohl unter den Reservestoffen als auch unter den Ausscheidungsstoffen finden sich Verbindungen, die vom Menschen intensiv genutzt werden. Wir müssen daher etwas näher darauf eingehen.

Die Reservestoffe

Wir teilen sie ein in **Kohlenhydrate**, **Fette** und **fette Öle**, **Proteine** und **anorganische Salze**.

Der Name der **Kohlenhydrate** erklärt sich historisch. Die kleinmolekularen Kohlenhydrate, etwa die uns schon bekannte Glukose $C_6H_{12}O_6$, enthalten den

Kohlenstoff und die Elemente des Wassers meist im Verhältnis 1:1. Man dachte daher zur Zeit der Anfänge der Biochemie an eine direkte Anlagerung von Wassermolekülen an das Kohlenstoffatom; so etwas nennt man "Hydrat". Aus "Kohlenstoffhydrat" wurde schließlich "Kohlenhydrat", das manchmal auch inkorrekt "Kohlenhydrat" geschrieben wird.

Die Bedeutung der Kohlenhydrate liegt natürlich nicht nur in ihrer Rolle als Reservestoffe. Einige von ihnen spielen eine große Rolle als Zwischenprodukte bei unzähligen Auf- und Abbaureaktionen im Betriebsstoffwechsel, andere wieder sind die wichtigsten Bestandteile der Zellwände. Man teilt die Kohlenhydrate nach ihrer Molekülgröße ein. Es ist für sie charakteristisch, dass sich einfache Bausteine, bei Reservestoffen meist mit 6 Kohlenstoffatomen, durch Wasseraustritt zu kürzeren oder längeren Ketten verbinden können. Man unterscheidet dementsprechend:

1) **Monosaccharide** (Einfachzucker): Von diesen sind *Glukose* (Traubenzucker) und *Fructose* (Fruchtzucker) gelegentlich im Zellsaft anzutreffen. So speichert etwa die Küchenzwiebel Glucose; normalerweise merkt man das beim Essen nicht, weil die scharfen Geschmacksstoffe der Zwiebel die süße Empfindung überdecken. An gebratenen Zwiebeln, aus denen die ätherischen Öle entwichen sind, kann man aber den süßen Geschmack leicht feststellen.

2) **Disaccharide**: Sie entstehen durch Zusammenfügung zweier Monosaccharid-Bausteine unter Wasseraustritt. *Maltose* (Malzzucker) und *Cellobiose* bestehen aus zwei (unterschiedlich gebundenen) Glucose-Bausteinen, *Saccharose* (Rohrzucker) besteht aus einem Fructose- und einem Glucose-Baustein. Saccharose ist sehr wichtig, da sie als Baustoff und Energieträger innerhalb der Pflanze über weite Strecken transportiert wird. Gespeichert wird sie unter anderem im Zellsaft der Zuckerrüben und des Zuckerrohrs, woraus sie mit technischen Verfahren gewonnen, kristallisiert und vermarktet wird. Der Rohrzucker ist übrigens das einzige Nahrungsmittel, das in Kristallform aufgenommen wird (NaCl ist ja kein Nahrungsmittel!).

Mono- und Disaccharide haben ein niedriges Molekulargewicht. Die Energie pro Molekül steigt aber ungefähr parallel zur Zahl der C-Atome im Molekül, die gespeicherte Energie pro Teilchen ist also in größeren Molekülen höher. Die Zellsaftkonzentration, also die Zahl der gelösten Teilchen, darf nicht zu groß werden, da sonst der Turgordruck zu hoch würde. Daher sind Reserve-Kohlenhydrate meist höhermolekular, da auf diese Weise mehr Energie gespeichert werden kann.

3) Die **Oligosaccharide** bestehen aus drei bis zehn Monosaccharid-Bausteinen. Da oft mehrere verschiedene Einfachzucker in einem dieser Moleküle enthalten sind und die Bindung zwischen unterschiedlichen C-Atomen erfolgen kann, gibt es unerschöpfliche Möglichkeiten zur Variation. Die Oligosaccharide finden sich stets in der Vakuole und sind oft nach ganz bestimmten Pflanzengattungen benannt, in denen sie zuerst entdeckt wurden (*Stachyose*, *Verbascose*, *Gentianose*).

4) Die **Polysaccharide** enthalten mehr als zehn Monosaccharid-Einheiten. Nach oben zu ist der Bereich nicht streng abgegrenzt, die höchstmolekularen dieser Verbindungen können mehrere tausend Reste enthalten. Die hochmolekularen Polysaccharide wie Stärke oder Glykogen sind in kaltem und lauwarmem Wasser unlöslich. Das hat den großen Vorteil, dass sie in den Wasserhaushalt der Zelle nicht eingreifen und daher in sehr großer Menge gespeichert werden können. Die wichtigsten Polysaccharide zeigen einen sehr monotonen Bau, da sie nur aus jeweils einem Zuckerrest bestehen. Beim Inulin, dem Reservestoff der Korbblütler, ist dies die Fructose, von der weniger als 100 Reste miteinander verbunden sind. Inulin ist also noch recht niedermolekular und dementsprechend im Zellsaft löslich. In der heimischen Küche spielen inulinhaltige Speisen keine Rolle. Vielleicht haben Sie aber bereits den Namen der Topinambur-Knollen gehört. Topinambur ist die Knolle der südamerikanischen Sonnenblumenart *Helianthus tuberosus*. Da ihr Inulin aus Fructose- und nicht aus Glucose-Resten besteht, ist es für Zuckerkrankte besser geeignet als die stärkehaltige Kartoffelknolle; allerdings führt es in großen Mengen zu Verdauungsproblemen.

Stärke ist ein hochmolekulares Polysaccharid, das aus Glukose-Einheiten aufgebaut ist. Stärke besteht aus zwei Fraktionen, die sich im Molekülbau etwas unterscheiden; beide stellen schraubig gerollte Ketten von Glukose-Molekülen dar. Amylose ist unverzweigt, Amylopektin verzweigt. Die Zahl der Glukose-Bausteine ist sehr hoch, etwa 300 bis 6000. Die Schraube aus aneinandergehängten Glukose-Molekülen lässt in ihrem Inneren einen engen Kanal frei, in den sich Jodmoleküle einlagern können. Dabei schlägt die Farbe vom Braungelb der Jodlösung in ein intensives Blauschwarz um. Diese Reaktion dient zum Nachweis von Stärke, auch unter dem Mikroskop.

Stärke findet sich bekanntlich sowohl in vegetativen Organen als auch in Samen als Reservestoff, und zwar ausschließlich in Plastiden. In den Chloroplasten der Blätter treten sehr kleine, linsenförmige Körnchen von sogenannter "primärer

Stärke" oder Assimilationsstärke auf, die in der Nacht regelmäßig wieder abgebaut und in Form von Saccharose abgeleitet werden. Die Reservestärke in Speicherorganen und Samen ist hingegen sehr grobkörnig. Auch hier ist zur Anlage des Stärkekornes der Enzymapparat im Stroma von Plastiden nötig, und zwar speichern in den Reservestoffbehältern meist farblose Amyloplasten die Stärke. Die Form der Stärkekörner ist so artspezifisch, dass man sie zur mikroskopischen Unterscheidung von Pflanzenteilen verwenden kann, auch wenn diese selbst durch Zerreiben oder Schneiden völlig unkenntlich geworden sind; Anwendungen gibt es in der Prüfung von Lebensmitteln und pflanzlichen Drogen auf Verfälschungen, sowie in der Kriminalistik.

Die Menge der Stärke in den Reservestoffbehältern ist oft sehr groß: Kartoffelknollen enthalten 20 - 30% ihres Frischgewichtes, Weizenkörner, die ja ziemlich wasserfrei sind, bis zu 70% ihres Frischgewichtes an Stärke. Diese Reservestärke der Pflanzen stellt das wichtigste Grundnahrungsmittel des Menschen dar, je nach Kulturkreis als Brot oder Kartoffeln, Reis, Hirse, Süßkartoffeln (Bataten) oder Kochbananen.

Auch die höheren Säugetiere und damit der Mensch besitzen als Reservekohlenhydrat ein Polyglucan, also ein aus vielen Glukoseeinheiten zusammengesetztes Molekül. Es ist das Glykogen der Leber, das außer bei höheren Tieren auch bei Pilzen auftritt. Sein Bau ist dem des Amylopektins, also der verzweigten Komponente der Stärke, sehr ähnlich. Das Glykogen ist allerdings noch wesentlich stärker verzweigt. Trotz dieser Ähnlichkeit im Bau ist ein großer Unterschied in der Bildung zu verzeichnen, da das Glykogen niemals in Plastiden entsteht (die ja weder Pilze noch Tiere besitzen), sondern frei im Grundplasma liegt. Offenbar sind also hier die zur Verknüpfung der Glukosebausteine nötigen Enzyme nicht in eigenen Organellen kompartimentiert.

Wir wollen schon hier darauf hinweisen, dass auch die Cellulose ein Polysaccharid aus Glukose-Bausteinen ist. Die einzelnen Kettenglieder sind jedoch so miteinander verknüpft (in β -Bindung), dass keine Schraube, sondern ein lineares Makromolekül entsteht (vgl. *Maltose* und *Cellobiose*). Der Unterschied der Bindung, der zunächst nur klein erscheint, ergibt völlig verschiedene biochemische Eigenschaften des Makromoleküls. Cellulose fungiert bei Pflanzen nie als Reservekohlenhydrat, da die dicht gebündelten Makromoleküle nur schwer abgebaut werden

können. Dem Verdauungstrakt der höheren Tiere fehlen die Enzyme, die zur Spaltung der Bindung zwischen den Zuckern im Cellulosemolekül nötig wären. Eine reiche Quelle von Kohlenhydraten ist daher nicht nutzbar. Die industrielle Anwendung von zellulosespaltenden Pilzenzymen könnte die pflanzlichen Zellwände zur Nahrungsquelle, aber auch zum Lieferanten von Alkohol als Treibstoff machen.

Fette und **fette Öle** sind die energiereichsten Reservestoffe der Pflanze, ihre Speicherung ist besonders platzsparend. Der Unterschied zwischen den festen *Fetten* und den flüssigen *fetten Ölen* besteht nur im Aggregatzustand bei Zimmertemperatur. Beide sind Gemische von Glycerinverbindungen (Ethern) langkettiger Fettsäuren, hauptsächlich von Palmitin-, Stearin- und Ölsäure. Sie liegen entweder als kleine Tröpfchen oder als größere Fettmassen frei im Protoplasma, manchmal auch in Elaioplasten. Eine besonders große Rolle spielen Fette in den Speichergeweben von Samen, etwa beim Lein, bei der Baumwolle, bei Raps, Sonnenblume, Erdnuss und Kokosnuss. Zahlreiche heimische Bäume, die ihre Winterreserven im Holzkörper des Stammes einlagern, speichern Fett.

Eiweißstoffe sind ein funktioneller Hauptbestandteil des Protoplasmas, dessen Synthese bereits besprochen wurde. Proteine werden als *Reserve* besonders in Samen eingelagert. Diese Proteine haben keine enzymatische Wirksamkeit und sind sehr monoton gebaute Folgen von nur zwei oder drei Aminosäuren. Sie dienen als Speicher für Stickstoff. Reserveproteine kommen in Proteinoplasten oder in Vakuolen (meist kleinen "Plasmavakuolen") gelöst oder in fester Form vor. Bei der Samenreife trocknen diese eiweißhaltigen Vakuolen aus. Es entstehen rundliche **Aleuronkörner** aus amorphem Eiweiß. Bei der Samenkeimung werden die Reserveproteine in ihre Bausteine, die Aminosäuren, zerlegt und diese in Enzymproteine eingebaut, wobei die Aminogruppen auch auf andere Gerüstkörper übertragen werden.

Anorganische Salze werden ebenfalls in Vakuolen gespeichert. Der Embryo im Samen bekommt für die erste Zeit des Wachstums von der Mutterpflanze eine Grundausstattung an lebenswichtigen Mineralstoffen mit, vor allem an Phosphat für den Aufbau von Nukleinsäuren und ATP. Daneben lassen sich auch Magnesium, Calcium, Kalium und Eisen nachweisen.

Die Ausscheidungsstoffe

Die Speicherstoffe umfassen neben den Reservestoffen die **Ausscheidungsstoffe**, die auf Dauer aus dem Stoffwechsel des Protoplasmas entfernt werden. Die pflanzliche Stoffausscheidung unterscheidet sich von der tierischen grundlegend: Sowohl die Mechanismen als auch die ausgeschiedenen Stoffe haben wenig miteinander zu tun.

Den Pflanzen fehlen, zum Unterschied von den Tieren, eigene Ausscheidungsorgane, welche die Ausscheidungsstoffe aller anderen Teile des Körpers sammeln und aus dem Körper entfernen könnten. Bei den Pflanzen kann diese Aufgabe von jedem der drei Organe (Wurzel, Stamm und Blatt) nebenbei miterfüllt werden. Man kann drei Mechanismen der Entfernung von Stoffen aus dem Bereich des lebenden Protoplasmas beobachten:

1) **Abgabe über die Zellwand** an die Außenwelt (das ist nur im Hautgewebe möglich!)

2) **Abgabe in die Zellwand oder in Interzellularräume**

3) **Abgabe in die Vakuole**

2) und 3) bedeuten *Speicherung!* Viele Ausscheidungsstoffe werden also im Pflanzenkörper gespeichert. Das ist ein Unterschied gegen die tierischen Ausscheidungen, die kaum je im Körper verbleiben. Nach funktionellen Gesichtspunkten kann man die Stoffe, die von Pflanzenzellen ausgeschieden werden, in drei Gruppen teilen:

a) **Exkrete** sind Produkte des Stoffwechsels, die nach ihrer Ausscheidung der Pflanze weder physiologisch noch ökologisch dienlich sind;

b) **Sekrete** sind Produkte des Stoffwechsels, die nach ihrer Ausscheidung noch eine Funktion im Dienste der Pflanze erfüllen;

c) **Rekrete** sind Substanzen aus dem Boden, die zwischen Aufnahme und Ausscheidung durch die Pflanze nicht verändert werden.

Die Zuteilung eines bestimmten Stoffes zu einer dieser drei Gruppen ist stets fließend. Man muss dabei immer auch die Pflanzenart und den Ort der Speicherung bedenken. Ebenso schwierig ist die Abgrenzung gegen die Reservestoffe. Nehmen wir als Beispiel den Zucker in einer saftigen, süßen Birne. Er wird im Zellsaft gespeichert, ebenso wie der Reservezucker in den Zellen der Küchenzwiebel. Ist er also ein Reservestoff? Bei genauerer Überlegung müssen wir das verneinen. Der Zucker der Birne wird niemals in den Stoffwechsel der Birnenzelle einbezogen. Im

Gegenteil, wenn die Birne am zuckerreichsten ist, fällt sie ab, und wenn sie nicht bald darauf aufgehoben und gegessen wird, dann verfault sie, ihre Zellen gehen zugrunde. Der Zucker ist also wohl eher ein Ausscheidungsstoff, da er ja auf Dauer aus dem Stoffwechsel der Pflanze entfernt wird. In welche der drei Klassen gehört er? Als Stoffwechselprodukt muss er entweder ein Exkret oder ein Sekret sein, je nachdem, ob er für die Pflanze noch eine nicht-physiologische Funktion erfüllen kann. Bei einigem Nachdenken finden wir diese Funktion wirklich, und zwar ist es wieder eine *ökologische Funktion*, eine Funktion in den Beziehungen der Pflanze zur Umwelt. Der Zuckergehalt der Birne wie vieler anderer Früchte ist ein eminent wichtiges Lockmittel der Pflanze: Tiere, die den Zucker für ihre Ernährung nutzen, verbreiten die Samen. - Nicht nur der Zucker im Fruchtfleisch kann eine Rolle als Sekret spielen, auch das Fett im Fruchtfleisch der Olive oder der Avocado ist ein Sekret, ebenso wie der Zucker im Nektar der Blüten. Oft werden solche begehrten Stoffe durch Farbsignale oder Gerüche angezeigt.

Viele Exkrete und Sekrete der Pflanze sind aber chemisch nicht identisch mit Reservestoffen, sondern Produkte eigener Stoffwechselwege, die sich nicht bei allen Pflanzen finden, da sie für die grundlegenden (*primären*) Funktionen des Stoffwechsels, wie Atmung, Photosynthese oder Proteinsynthese, keine Bedeutung haben. Man bezeichnet diese Produkte des *Sekundärstoffwechsels* als **sekundäre Pflanzenstoffe**. Sie sind häufig für größere oder kleinere systematische Gruppen (Ordnungen, Familien, Gattungen, Arten) charakteristisch. Viele der sekundären Pflanzenstoffe sind technisch oder pharmazeutisch bedeutsam.

Exkrete und Sekrete der Pflanzen sind oft *frei von Stickstoff*, einem kostbaren und knappen Nährstoff der Pflanzen. Aus der Photosynthese steht hingegen ein Überschuss an Kohlenhydraten zur Verfügung. Teils werden diese direkt abgeschieden, etwa als Blütennektar oder in Früchten. Sie können aber auch vorher zu anderen N-freien Substanzen umgebaut werden. Die typischen, sehr N-reichen Ausscheidungsstoffe der Tiere, etwa Harnstoff und Harnsäure, werden von Pflanzen nicht ausgeschieden.

Ich will jetzt nur einige Gruppen von **sekundären Pflanzenstoffen** aufzählen, die Ihnen sicher teilweise dem Namen nach bekannt sind, um Ihnen die Vielfalt dieser Stoffe vor Augen zu führen.

Glykoside: Hier ist ein sekundärer Pflanzenstoff mit Zuckermolekülen verbunden. Oft handelt es sich um flüchtige oder leicht permeierende Verbindungen,

die durch die Bindung an den Zucker als Glykosid schwerflüchtig werden und nicht durch Membranen gehen. Beispiele kennen Sie alle.

Zunächst sind da die **Vakuolenfarbstoffe**. Alle blauen und violetten und viele rote Töne in Blüten und Früchten gehen auf die **Anthocyane** zurück; nahe verwandte gelbe Farbstoffe sind die **Anthoxanthine**. Der chemische Grundkörper dieser Verbindungen ist das **Flavon**, ein System aus drei aromatischen Ringen. (Aromatische Ringsysteme enthalten Doppelbindungen mit leicht verschiebbaren Elektronen, was eine Vorbedingung für die Lichtabsorption im sichtbaren Spektralbereich ist). Der Grundkörper ist an Zuckerreste gebunden, es bildet sich also ein **Flavonglykosid**. Zusätzlich kann das Flavon verschiedenartige Seitengruppen tragen. Das Molekül kann H⁺-Ionen abspalten oder anlagern, also Säure-Baseneigenschaften haben. Dadurch wird der Farbton eines Anthocyans zwischen rot und blau verschoben, und er ändert sich auch bei Anwesenheit von Metallionen (etwa Al⁺⁺⁺). Flavonverbindungen (auch farblose) absorbieren im UV-Bereich stark, und das ist auch für vegetative Pflanzenteile bedeutsam: Schutz gegen UV-Schaden im Hochgebirge ist nachgewiesen.

Im Kren findet sich ein **Senfölglykosid**, das zunächst völlig unauffällig im Zellsaft deponiert wird. Beim Reiben oder Kauen werden die Zellen zerstört und das Glykosid wird von einem Enzym gespalten, das in anderen Kompartimenten an Membranen gebunden war und jetzt mit dem Glykosid zusammenkommt. Der Effekt ist stechender Geruch und scharfer Geschmack des freigesetzten Senföls. **Blausäureglykoside** (etwa Amygdalin) finden sich in den Bittermandeln und im Bastgewebe der Traubenkirsche, eines Auwaldbaumes. **Bitterstoffglykoside** sind in Pflanzen enthalten, die in Heiltees oder Magenbitter Verwendung finden, etwa im Tausendguldenkraut und im Enzian. Der Duftstoff **Cumarin** findet sich glykosidisch gebunden im Waldmeister und im Ruchgras (*Anthoxanthum*). **Digitalisglykoside** sind herzwirksame Heilmittel, in Überdosis wirken sie natürlich giftig.

Handelt es sich hier um Exkrete oder Sekrete? Das muss für den Einzelfall beurteilt werden. Auf die ökologische Bedeutung (also die Sekretnatur) der Vakuolenfarbstoffe kommen wir bald zu sprechen. Sofern unangenehmer Geschmack oder gar Giftwirkung (Blausäure, Cumarin, Digitalis) auftritt, ist eine Abschreckung fresslustiger Tiere wahrscheinlich. Sie trifft aber meist nicht alle Fraßfeinde: Es gibt stets Spezialisten, deren Stoffwechsel gegen diese Gifte resistent ist.

Glykoside werden sogar im Konkurrenzkampf gegen andere Pflanzen eingesetzt. Das *Juglon*, ein Glykosid des Trihydroxynaphthalins, gelangt aus den Blättern der Walnuss in den Boden; es wird dort hydrolysiert, und das Aglykon hemmt die Keimung anderer Pflanzen. Wir sprechen hier von einer "allelopathischen" Wirkung.

Gerbstoffe finden sich besonders in Rinden, geben aber auch manchen Früchten, etwa den Preiselbeeren, ihren herben Geschmack. Gerbstoffreiche Blätter kommen beim Tee, gerbstoffreiche Samen beim Kaffee vor. Chemisch sind die Gerbstoffe ziemlich uneinheitlich. Ihre gemeinsame Eigenschaft ist die fällende (denaturierende) Wirkung auf Eiweißkörper, die zum Gerben tierischer Haut ausgenutzt wurde. Eine ökologische Bedeutung wird der starken Gerbstoffeinlagerung in *Baumborken* zugeschrieben, die vor dem Angriff von Mikroorganismen schützt. Diese Gewebe enthalten, wie wir später sehen werden, zahlreiche tote Zellen, die ohne besonderen Schutz als Nährstoffquelle attraktiv wären. In *unreifen Früchten* verhindern die Gerbstoffe den unerwünschten Verzehr vor der Samenreife, werden aber dann wieder abgebaut. In *Wildfrüchten* ist dieser Abbau meist nicht vollständig: Es kommt daher zu einer natürlichen "Appetitzügelung", die die Samenverbreiter in größerer Zahl zum Zug kommen lässt.

Alkaloide sind ebenfalls mehr biologisch als chemisch definierte Ausscheidungsstoffe der Pflanzenzelle. Es handelt sich in der Regel um Ringsysteme, die (zum Unterschied von den meisten anderen Ausscheidungsstoffen) auch Stickstoff enthalten. Die Substanzen reagieren daher alkalisch, also basisch (Name!). Hier finden sich Rauschgifte, Heilmittel und Genussmittel in großer Menge. Im Schlafmohn finden sich 25 Alkaloide; der eingetrocknete Milchsaft liefert das Rohopium, aus dem durch Reinigung und teilweise chemische Umwandlung *Morphin*, *Codein*, *Heroin* und *Narkotin* gewonnen werden. - Der peruanische Baum *Erythroxylon coca* enthält in den Blättern das *Cocain*, das seit der Vorzeit von den Hochlandindios als Stimulans und Betäubungsmittel verwendet wird. Die Inkas erklärten die Coca-Blätter zum Staatsmonopol. - *Strychnin* aus der Brechnuss, *Coniin* aus dem Schierling und *Aconitin* aus dem Eisenhut sind gefährliche Gifte. - Manche Familien, wie etwa die nützlichen Nachtschattengewächse, zu denen Erdäpfel und Paradeiser gehören, enthalten in irgendeinem Pflanzenteil fast jeder Art ein Alkaloid. Bei *Solanum* (Erdäpfel) oder *Atropa* (Tollkirsche) sind die Früchte giftig, bei *Lycopersicum* (Paradeiser) nicht. Die Tabakblätter von *Nicotiana*-Arten, gleichfalls Solanaceen, enthalten das mörderische Gift *Nicotin*. Bloß der Tatsache, dass Tabak nicht geschluckt

wird und beim Rauchen der größte Teil des Alkaloids verbrennt, verdanken die Raucher ihre (wenn auch verkürzte) Existenz. Tatsächlich kann das Gift aus einer Zigarre einen Menschen umbringen, wenn man es ihn schlucken lässt. - Das *Chinin* ist ein mikrobizides Heilmittel gegen Malaria aus der Rinde eines südamerikanischen Baumes (und der Bitterstoff im Tonic-Wasser!). - Die Genussmittel Kaffee, Tee und Kakao enthalten *Coffein*, das beim Tee durch *Theophyllin*, beim Kakao durch *Theobromin* ergänzt wird. Diese Alkaloide sind für den Menschen ziemlich harmlos und machen auch nicht im eigentlichen Sinn süchtig.

Die Frage nach dem ökologischen Sinn der Alkaloidspeicherung ist in vielen Fällen nicht ganz leicht zu beantworten. Was soll ein tödliches Gift, das Atropin, in der appetitlichen Tollkirschenfrucht? Nun, Gifte wirken fast nie auf alle Tiergruppen; *Atropa*-Samen werden von Vögeln verbreitet, die offensichtlich gegen das Alkaloid resistent sind. Wir müssen es, da die Vergiftung von Säugetieren und Menschen wohl kaum Selbstzweck sein wird, als Exkret ansehen, zumindest in den Früchten, in den Blättern kann es unerwünschten Fraß verhindern. Ökologische Beziehungen werden oft erst spät klar: Für Coffein und Verwandte wurde erst 1984 eine insektenvertilgende und insektenfraßhemmende Wirkung nachgewiesen!

Weitere wichtige sekundäre Pflanzenstoffe sind die **Terpen-Derivate**, die durch Verknüpfung von Isopren-Resten, Bausteinen der Summenformel C_5H_8 , entstehen. Hierher gehören die leicht flüchtigen **ätherischen Öle**, Duftstoffe vieler Blüten, Früchte und Blätter, die durch die Zellwand ins Freie abgegeben werden und dort verdampfen. Ferner entstehen **Harze**, die bei den Koniferen in eigenen Drüsenzellen gebildet und in Harzkanäle der Nadeln, des Bastes und des Holzes abgeschieden werden. Es handelt sich also um eine Speicherung außerhalb der Zellen, aber im Pflanzenkörper. Durch Destillation des Föhrenharzes kann man das flüssige Terpentinöl vom festen Kolophonium trennen. Harze haben fäulnishemmende Eigenschaften (Wundverschluss!). In den Milchsäften von Wolfsmilchgewächsen (etwa *Hevea brasiliensis*) und Feigenarten (etwa dem bekannten Gummibaum, *Ficus elastica*) sind Poly-Isoprene enthalten, die als **Kautschuk** industriell genutzt werden. Die Speicherung erfolgt im Zellsaft langgestreckter und gelegentlich miteinander verschmolzener Röhrenzellen ("Milchröhren"). Auch hier ist der Wundverschluss wohl die biologische Hauptaufgabe.

Zellsäfte enthalten zahlreiche **organische Säuren**; im Obst oder im Wein schmeckt man das. Ihre Kombination ist oft für Pflanzengruppen charakteristisch; besonders häufig beobachtet man die Abscheidung der **Oxalsäure**, die durch Fällung mit Calciumionen Kriställchen bildet. Da diese Kristalle spitz sind und in Schleimhäute eindringen können, sind sie wohl öfter ein Sekret, das gegen Tierfraß schützt. Daneben könnte die Fällung von Ca-Überschüssen vorteilhaft sein.

Allgemeines über den Schutz gegen Fraßfeinde

Wir haben jetzt einige große Klassen von sekundären Pflanzenstoffen erwähnt, die oft auch für den Menschen positive oder negative Bedeutung haben. Wir haben gesehen, dass viele davon giftig oder zumindest abschreckend auf Fraßfeinde wirken können. Die Pflanze braucht das dringend; sie wird ja von einer Vielzahl pflanzenfressender Tiere bedrängt. In fast jedem Pflanzenteil finden sich verlockende Nahrungsstoffe. Warum haben dann die Tiere spezielle Futterpflanzen? Nach welchen Kriterien wählen oder meiden sie die Nahrung? - Es stellt sich heraus, dass fast jede Pflanze über Abwehrstrategien verfügt, die nur von wenigen Tierarten überwunden werden können. Nicht immer kommen allerdings so große Mengen an Chemikalien zum Einsatz, dass wir das leicht bemerken.

Die chemischen Strategien reichen vom massiven Einsatz von Stoffwechselfgiften, wie etwa Senfölen oder Cyanglykosiden, bis zur subtilen Imitation von Hormonen. Je weniger Moleküle nämlich benötigt werden, um die gewünschte Wirkung zu erzeugen, desto billiger wird die Verteidigung für den Stoffwechsel der Pflanze. So gibt es Arten, die in den Entwicklungszyklus von Insekten eingreifen. Schon durch winzige Hormonmengen kann die normale Verpuppung der Larven unterbunden oder verfrühte Häutung ausgelöst werden. Es gibt Wildkartoffelarten, welche Alarmstoffe von Blattläusen imitieren, die diese absondern, wenn sie selbst angegriffen werden. Kaum beginnt die Laus zu saugen, glaubt sie, dass in der Umgebung an anderen Blattläusen ein Blutbad angerichtet wird; natürlich flieht sie!

Nun gibt es aber andererseits stets *Spezialisten* unter den Tieren, die alle noch so raffinierten Vorsichtsmaßnahmen der Pflanze überwinden können, indem sie etwa die Abwehrstoffe enzymatisch abbauen. Es ist daher kein Wunder, dass die vergleichsweise plumpen Pestizide, die der Mensch zum Einsatz bringt, auch schon wieder zur Selektion genetisch resistenter Insektenpopulationen geführt haben. *Generalisten* hingegen (zu denen der Mensch gehört, aber auch der Feldhase)

vermeiden die Giftwirkung durch die Aufnahme jeweils kleiner Mengen aus einem breiten Spektrum von Nahrungspflanzen. Das geht ja bei uns so weit, dass wir ausgesprochene Giftstoffe (etwa das *Amygdalin* der Bittermandeln oder das *Cumarin* des Waldmeisters in der Maibowle) als Gewürz verwenden. Diese wichtigen Beziehungen werden erst sehr allmählich aufgeklärt.

Farben im Pflanzenreich und ihre ökologische Bedeutung

Die ersten Pigmente, die wir kennengelernt haben, waren die *Chlorophylle* und die *Carotinoide* der Chloroplasten. Bei ihnen ist die Bedeutung klar, sie dienen dem **Energiegewinn** für die Photosynthese. Die Evolution der Pflanzen hat aber Pigmente auch für rein ökologische Zwecke eingesetzt, nämlich zur Anlockung von Tieren, die den *Angiospermen* bei zwei für das Überleben der Art wichtigen Teilprozessen der Vermehrung behilflich sein können. Diese Prozesse sind die **Bestäubung** und die **Samenverbreitung**. Bei den *Gymnospermen* gibt es diese Strategien nur in Ansätzen, im wesentlichen verlassen sie sich für diese Aufgaben auf den Wind. Warum sind gefärbte **Blüten** und **Diasporen** (Verbreitungseinheiten, also Samen, Früchte oder Fruchtstände) von Vorteil? Im grünen Meer der Laubblätter würde eine grüne Blüte oder eine grüne Frucht nie auffallen. Rote, gelbe oder blaue Farben dienen aber als Leuchtsignale, die die Tiere auf eine Nahrungsquelle aufmerksam machen. Die Farben können in zwei Kompartimenten lokalisiert sein, in den **Chromoplasten** und der **Vakuole**. Die verwendeten Farbstoffe sind in biochemisch-zellphysiologischer Sicht kaum mehr als Abfall. Wie bereits erwähnt, enthalten die Chromoplasten gelbe, orangefarbene und rote **Carotinoide**, die aber keine zellphysiologischen Funktionen mehr haben. Die Vakuole enthält die roten, violetten oder blauen **Anthocyane** und die gelben **Anthoxanthine**, die zu den Ausscheidungsstoffen gerechnet werden müssen. Da einige Tiere (etwa die Bienen) auch langwelliges UV sehen, ist die Absorption (für uns) farbloser Flavonverbindungen in diesem Bereich ebenfalls ökologisch wichtig. Dazu kommt noch der Schutz vor UV. - Wo die Farben innerhalb der Zelle lokalisiert sind, ist für Tiere natürlich gleichgültig. Die Pflanzen signalisieren, dass es etwas zu fressen gibt, und das genügt!

Die Signale richten sich an unterschiedliche tierische Empfänger. Farbstoffe in Blüten oder blütennahen Blättern (Hochblättern) haben in der heimischen Flora meist Insekten als Adresse. Diese werden angelockt, weil sie den im Überschuss produzierten Pollen oder den zuckerhaltigen Nektar für ihre Ernährung benötigen.

Der Bau der Blüten führt dazu, dass die Insekten bei ihrer Sammeltätigkeit zu Pollenüberträgern werden. Selbst die Farbunterschiede zwischen den einzelnen Arten haben ihre ökologische Bedeutung. Der Nobelpreisträger Karl von FRISCH konnte durch Versuche an Bienen zeigen, dass diese nicht wahllos sammeln, sondern zu einem gegebenen Zeitpunkt den Besuch gleichgefärbter Blüten, also einer Art, vorziehen. Das verbessert natürlich wieder die Aussichten auf eine erfolgreiche Bestäubung. - In den Tropen kommen auch Vogelblumen und Säugetierblumen vor. Farbstoffe in Früchten und anderen Diasporen richten ihre Botschaft bei uns vor allem an Vögel. Nur wenige Säuger haben nämlich ein Farbsehen, allerdings sind darunter gerade die Primaten, also auch der Mensch. Andere Säuger reagieren verstärkt auf Duftstoffe, also etwa Terpenderivate. Die Früchte vieler Pflanzen enthalten wertvolle Kohlenhydrate (Zucker, Stärke) oder Fette, die für die Pflanze selbst keine physiologische Bedeutung mehr haben. Ihre einzige Aufgabe ist es, Tiere zum Verzehr der Früchte anzuregen. Dabei werden die Samen verschluckt, aber nicht verdaut, da sie eine derbe und chemisch resistente Samenschale besitzen. Die Samen, die oft erst im Magen-Darm-Trakt der Tiere ihre Keimfähigkeit erlangen, werden von diesen verbreitet und zusammen mit einer „Düngerportion“ abgesetzt. Farbstoffe oder Gerüche zeigen den Tieren also, dass es etwas zu fressen gibt.

Es ist auffällig, dass Blüten und Früchte, die Tiere als Bestäuber oder Samenverbreiter nicht benötigen, meist auch keine Farbstoffe oder Duftstoffe enthalten. Windblütigkeit (Pappeln, Weiden...) und Windverbreitung der Diasporen (Löwenzahn...) ist weit verbreitet. Entwicklungsgeschichtlich ist die Windblütigkeit unter den Nadelhölzern primär, unter den Angiospermen hingegen sekundär. Diese gehen durchwegs auf insektenblütige Formen zurück. Zwischen den Angiospermen und den Insekten herrschten im Verlauf der Entwicklungsgeschichte so enge gegenseitige Abhängigkeiten, dass man die Ausbildung von Details des Blütenbaus der Pflanzen und des Körperbaus der Tiere auf diese „Coevolution“ zurückführen kann.

Um die Besprechung ökologisch bedeutsamer Farben abzurunden, sei noch auf die weiße Farbe in Blütenblättern verwiesen. Hier ist kein Farbstoff beteiligt. Die weiße Blütenfarbe entsteht ähnlich wie die weiße Farbe von Schnee, Federn oder Watte, nämlich durch Reflexion des eingestrahltten weißen Lichtes an den zahlreichen Grenzflächen zwischen Luft und Wasser im Inneren der Blütenblätter. In gefärbten

Blüten bewirkt diese Reflexion die Brillanz der Farbtöne. Bei Infiltration mit Wasser, also Verdrängung der Luft, wird die Reflexion stark vermindert, die Farben werden stumpf und die Blütenblätter sehen recht wenig attraktiv aus. Auch Quetschen zwischen den Fingern erzielt den gleiche Effekt.

Freilich haben keineswegs alle auffälligen Farben im Pflanzenreich eine ökologische Rolle. Die **Herbstverfärbung** vieler Laubblätter ist auf vermehrte Synthese von Anthocyanen oder Carotinoiden zurückzuführen. Hier scheint es Überschüsse an Assimilaten zu geben, die aus den alternden Organen nicht mehr abtransportiert werden können und dann in verschiedene Synthesewege eingeschleust werden. Eine ökologische Funktion ist nicht nachgewiesen. Dasselbe gilt für **Zuchtformen** mit roten Blättern oder für unterirdische Organe. Man denke etwa an die carotinhaltige Karotte und die anthocyangefärbte Rote Rübe: Zunächst ist die starke Anreicherung von Carotinoiden und Anthocyanen in diesen Organen züchterisch gefördert (die Wildformen sind weißlich). Diese Färbung kann aber natürlich höchstens auf die Hausfrau vor dem Marktstand, nie aber auf ein Tier anlockend wirken: Unter der Erde gibt es kein Licht und daher auch keine Farbe! Ebenso kann man die weiße Farbe der Birkenrinde (die auf ein eigenes Pigment zurückgeht) nicht ökologisch deuten. In diesen Fällen sind die *Pflanzenfarbstoffe* also *Exkrete* und nicht mehr Sekrete.

Die **Rekrete** als letzte Gruppe der Ausscheidungsstoffe umfassen jene anorganischen Substanzen, die den Pflanzenkörper vom Boden bis zur Ausscheidungsstelle passieren, ohne durch den Stoffwechsel verändert zu werden. Hierzu gehört als quantitativ wichtigste Verbindung das Wasser, von dem ja nur ein kleiner Teil bei der Photosynthese verbraucht wird oder bei der Atmung im Stoffwechsel neu entsteht. Kieselsäure (SiO_2) wird ökologisch genutzt, indem sie in den Blattzellen von Gräsern und Riedgräsern eingelagert wird; auch sie ist ein Schutzmittel gegen Tierfraß; Pferde reagieren besonders negativ. Calciumkarbonat (CaCO_3) findet sich vor allem bei Kalkfelpflanzen als Ausscheidungsstoff an Blatträndern.

Die Zellwand

Wie schon erwähnt, ist der Protoplast der Pflanzen von einer Hülle, der **Zellwand**, umgeben. Die Entwicklung von Zellwänden scheint mit der Ausbildung der

großen Zellsaftvakuolen zusammenzuhängen, die ja den Tieren ebenfalls fehlen. Der dünne Protoplasmaaball benötigt ein Widerlager, um bei Wasseraufnahme in den konzentrierten Zellsaft nicht zu platzen. Die Zellwand wird durch den Innendruck, den Turgor, gespannt und erzeugt einen immer stärkeren Gegendruck, der schließlich den Wassereinstrom beendet. Hieraus erklärt sich die bedeutende Rolle der Zellwand im Wasserhaushalt der Pflanze, auf die wir noch eingehen werden. Die Zellwände übernehmen auch wichtige Funktionen beim Stofftransport, sie können vor Umwelteinflüssen schützen und noch nach dem Tod der Zellen den Pflanzenkörper festigen.

Die Zellwand ist ein Produkt des Protoplasmas, das ihre Baustoffe nach außen abscheidet. Nur die zuletzt gebildete Wandschicht bleibt in Kontakt mit dem Plasmalemma. In vielen Fällen werden jedoch nachträglich Stoffe durch die Hautschicht in die Wand abgegeben, wodurch sie verändert und an Spezialaufgaben angepasst werden kann.

Wir wollen uns zunächst ansehen, aus welchen Substanzen die Zellwand der Pflanzen hauptsächlich besteht.

a) **Cellulose** ist, wie bereits besprochen, ein Polymeres der β -Glukose mit der Formel $(C_6H_{10}O_5)_n$. Das n , also die Zahl der Glucosereste, kann bis zu 8000 betragen. Die Synthese erfolgt am Plasmalemma. Das Molekül ist kettenförmig, gerade und unverzweigt. Cellulosemoleküle erreichen bis 7 μm Länge, wären also im Lichtmikroskop sichtbar, wenn sie nicht bei weitem zu dünn wären. Aus zahlreichen dieser Makromoleküle, die sich mit Hilfe schwacher chemischer Bindungskräfte zu kristallin geordneten Bereichen aneinander lagern, bauen sich die elektronenmikroskopisch genauer untersuchten Strukturen des Cellulosegerüsts der Zellwand auf, die **Fibrillen**: 50 - 100 Moleküle hängen über H-Brücken aneinander und ergeben einen **Micellarstrang** oder eine **Elementarfibrille** mit einem Durchmesser bis zu 5 nm. 5 - 20 Elementarfibrillen bilden eine **Mikrofibrille**, deren Durchmesser 10 - 30 nm beträgt. Diese Mikrofibrillen bauen eine **Makrofibrille** auf; bei einem Durchmesser bis zu 0.5 μm = 500 nm kann sie bereits lichtmikroskopisch sichtbar sein.

Die Fibrillen sind voneinander nicht isoliert, sondern durch sogenannte "parakristalline" Cellulosemoleküle und durch Hemizellulosen und Proteine vernetzt. Zwischen den Fibrillen liegen Spalten verschiedener Größe, die intermizellären und interfibrillären Hohlräume, die mit Wasser oder nicht kristallinen Zellwandstoffen

erfüllt sind. In diesen kapillaren Hohlräumen bewegt sich das Wasser und führt gelöste Stoffe mit sich, zu denen auch die Nährsalze gehören.

Cellulose kommt als Wandsubstanz in allen höheren Pflanzen und vielen Algen vor, nicht hingegen bei den Tieren, Pilzen und Bakterien. Sie ist mit mehr als 50% der gesamten Kohlenstoffverbindungen mengenmäßig die bedeutendste organische Substanz in der Biosphäre.

b) **Pektin** besteht aus Makromolekülen, deren Grundbaustein die **Galakturonsäure** ist. Uronsäuren sind mit den Zuckern nahe verwandt, die Galakturonsäure mit dem Zucker Galaktose, von dem sie sich nur durch den Besitz einer COOH-Gruppe anstelle einer CH₂OH-Gruppe unterscheidet. Die einzelnen Galakturonsäure-Moleküle sind zu geraden Ketten verknüpft. Durch Veresterung mit Methylalkohol (CH₃OH) bildet sich an Stelle der COOH-Gruppe eine COOCH₃-Gruppe, die Wasser binden kann und das Molekül leicht quellbar macht. Andererseits können die Säuregruppen auch zweiwertige Kationen binden, besonders Calcium und Magnesium. Jedes dieser Ionen kann mit zwei verschiedenen Ketten reagieren und diese miteinander verknüpfen. Durch zahlreiche dieser Ionenbrücken entsteht ein kreuz und quer vernetztes Riesenmolekül, das man als **Protopektin** bezeichnet. Das ist die Form, in der sich das Pektin in der Zellwand findet. Durch Einwirkung von Chemikalien oder Enzymen können die Protopektine leichter als andere Zellwandstoffe zerstört werden. Eine schonende Extraktion aus Quitten oder Äpfeln ergibt lösliches Pektin, das als Einsiedehilfe für pektinarme Früchte verwendet wird.

c) **Hemicellulosen** liegen wie die Pektine zwischen dem Netzwerk der Cellulosefibrillen, sind aber auch teilweise als Seitenketten angehängt. Sie haben wichtige Funktionen für die Architektur der Zellwand. Es handelt sich um Polysaccharide, deren Grundbausteine sich auf Zucker mit 5 oder 6 Kohlenstoffatomen zurückführen lassen und die mannigfach verzweigt sind. Sie können in manchen Fällen auch verquellen und verschleimen.

d) **Proteine** haben in der Zellwand wichtige strukturbildende und enzymatische Funktionen.

Diese Stoffgruppen bilden sozusagen die Erstausrüstung der Zellwände höherer Pflanzen. Die Wände nehmen jedoch im Laufe des Lebens einer Zelle oft neue chemische und physikalische Eigenschaften dadurch an, dass ihnen weitere, chemisch verschiedene Substanzen eingelagert oder angelagert werden. Die Zell-

wände werden dadurch in die Lage versetzt, neuen Anforderungen zu entsprechen. Die gequollenen **Zellinwände** (wie man die nicht veränderten Wände nennt) sind biegsam und elastisch stark dehnbar. Sie setzen der Diffusion von Wasser und gelösten Stoffen wenig Widerstand entgegen. Die wichtigsten der nachträglich eingelagerten Stoffe verändern diese Eigenschaften der Zellinwände. Diese Stoffe sind folgende:

e) **Lignine**: Erstmals sind dies nicht Kohlenhydrate im weiteren Sinn, sondern Derivate des Phenylpropan, eines aromatischen Körpers mit einem Benzolring. Die Grundbausteine haben mehrere Reaktionsmöglichkeiten. Es entstehen dreidimensional vernetzte Riesenmoleküle, die die intermizellaren Räume zwischen den Cellulosefibrillen ausfüllen. Durch sie erhält die verholzte Zellwand hohe Druckfestigkeit, verliert dabei aber beträchtlich an Elastizität.

f) **Cutin** und **Suberin** sind Ester höherer Fettsäuren mit höheren Alkoholen. Cutin ist rein aliphatisch, Suberin enthält aromatische Anteile. Auch sie sind vernetzt, also untereinander durch weitere Bindungen zu einem Riesenmolekül zusammengeschlossen. Diese Substanzen wirken wasserabstoßend und sind sehr abbauresistent. Cutin bildet die **Cuticula**, einen Überzug auf den Hautzellen der Sprossorgane. Suberin ist in Lamellenform in die Zellwand der **Korkzellen** eingelagert. Begleitet sind Cutin und Suberin stets von

g) **Wachsen**: Auch diese sind Ester von langkettigen Alkoholen und ebensolchen Fettsäuren, sie sind aber nicht vernetzt und lassen sich daher mit Benzin oder anderen Fettlösungsmitteln extrahieren.

Wie wird eigentlich die Zellwand gebildet? Die **Bildung einer neuen Zellwand** ist jener Vorgang, der die eigentliche Zellteilung bewirkt. Ihr geht stets eine Kernteilung voraus. Golgi-Vesikel versammeln sich in der Äquatorialebene und entleeren ihren Inhalt. Dieser Inhalt besteht aus den Bausteinen der Pektine und Hemicellulosen, die nach ihrer Entleerung weiter polymerisiert werden und die Makromoleküle Hemicellulose und Protopektin ergeben. Diese sogenannte **Zellplatte** breitet sich vom Zentrum der Zelle her nach beiden Seiten aus und teilt schließlich die Zelle. Die Membranen der Golgi-Vesikel verschmelzen und bilden auf beiden Seiten der Zellplatte das Plasmalemma der Tochterzellen. Die beiden Tochterzellen lagern nun weiter Pektin und Hemicellulosen an die Zellplatte an, wodurch sich die zellulosefreie **Mittellamelle** bildet. Daran anschließend entstehen die **Primärwände**. Das weitere Wachstum der Wand ist eng mit der **Zellstreckung** verbunden.

Solange die Wand noch durch Zellstreckung plastisch verformt wird, behält sie die Eigenschaften einer Primärwand. Erst nach dem Ende des Streckungswachstums wird die Sekundärwand an die Primärwand angelagert.

Die Zellstreckung wird von drei Faktoren gesteuert. Der erste ist der Innen-
druck der Zelle, der *Turgordruck*, der die Triebkraft für die Volumszunahme zur Ver-
fügung stellt. Zweitens muss die Zellwand *plastisch dehnbar* sein, was nur in be-
stimmten frühen Stadien der Zellentwicklung der Fall ist, und drittens müssen
Wandsubstanzen gebildet werden, wozu organisches Material aus der Photosyn-
these oder aus Reserven benötigt wird.

Eine nicht wachsende Wand ist **elastisch**, sie bildet daher ein Widerlager für den
Turgordruck; wenn dieser abnimmt, zieht sich die gedehnte Wand zusammen, die
Zelle verringert ihr Volumen. Weichen die Wandschichten hingegen unter der Wir-
kung des Turgordruckes *irreversibel* auseinander, verformen sie sich also **plas-
tisch**, dann kommt es zu einer Größenzunahme der Zelle. Der *Übergang* von der
elastischen zur plastischen Dehnbarkeit und umgekehrt wird von Hormonen ge-
steuert, unter deren Einfluss Bindungen innerhalb der Zellwandsubstanzen gelöst
werden. Das neugebildete Wandmaterial wird den vorhandenen Wandschichten
aufgelagert oder eingelagert.

Betrachten wir nun den **Feinbau der Zellwände** in ausgewachsenen Pflan-
zenzellen: Die Schichten der Zellwand sind im Elektronenmikroskop deutlich sicht-
bar, sie unterscheiden sich aber auch in ihrer Färbbarkeit und im Brechungsverhal-
ten gegenüber polarisiertem Licht; das ist die Folge von Unterschieden in den Men-
genverhältnissen der chemischen Substanzen und in der Textur, der Streichrich-
tung der Cellulosefibrillen.

a) Die **Mittellamelle** ist den beiden aneinanderstoßenden Zellen gemeinsam. Sie ist
elektronenmikroskopisch homogen, enthält also keine Cellulosefibrillen, und besteht
aus den mit Ca^{++} und Mg^{++} stark vernetzten Molekülen des Protopektins.

Pektin abbauende Enzyme oder Chemikalien können die Mittellamelle voll-
ständig auflösen. Dann zerfallen die Gewebe in ihre Einzelzellen. Solche Prozesse
spielen sowohl in der Natur als auch in der Technik eine bedeutende Rolle. Man
bezeichnet sie als natürliche oder künstliche **Mazeration**. Bei der **natürlichen Ma-
zeration** werden **Pektinasen** vom Protoplasma gebildet und durch das Plasma-
lemma hindurch in die Zellwand befördert. Der bekannteste dieser Vorgänge spielt

sich in fleischigen Früchten ab: Die im unreifen Zustand harten, festen Gewebe zerfallen bei der Reife in ihre Einzelzellen. Die Mazeration einer Trennschicht spielt eine Rolle beim herbstlichen Laubfall. Die Protoplasten werden durch die natürliche Mazeration nicht geschädigt; natürlich mazerierte Zellen können also wenigstens eine Zeit lang weiterleben. Die Vorgänge bei der natürlichen Mazeration können durch Enzymbehandlung imitiert werden, was ein Übergang zur **künstlichen Mazeration** ist. Diese verwendet aber meist brutalere Verfahren. Das bekannteste Beispiel ist wohl das "Weichkochen" von Gemüse oder Früchten. Robustere Gewebe, etwa Hölzer, verlangen schärfere Methoden. Sie werden in mazerationsfördernden Chemikalien, etwa Säuren oder Basen, erhitzt. Zur Gewinnung der Einzelfasern für die Papierproduktion wird auf chemischem Weg nicht nur das Pektin zerstört, sondern vor allem auch das dreidimensionale Riesenmolekül des Lignins zerlegt.

b) Die **Primärwand**, die Abschlusschicht der Zellwand in wachsenden Zellen, besitzt nur einen relativ kleinen Anteil an Cellulose (meist unter 10% des Frischgewichtes oder etwa 30% des Trockengewichtes). Die Cellulose-Mikrofibrillen werden vom Plasmalemma in parallelen Lagen abgeschieden. Die Textur der Primärwand ist dennoch unregelmäßig ("Streutextur"), da neu angelagerte Fibrillen durch die plastische Dehnung der Wand aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht werden. Die Dehnung ist nämlich nicht gleichmäßig. Sie erfolgt ruckweise bald hier, bald dort, und die Fibrillen werden dabei in verschiedene Richtungen umorientiert. Die Primärwand ist reich an Hemizellulosen und enthält auch relativ viel Pektin (10 - 20% des Trockengewichtes).

c) Die **Sekundärwand** wird an die Primärwand angelagert, sobald die Zelle ihr Streckungswachstum an einer Wandstelle eingestellt hat. Besonders in langen Faserzellen können einzelne Abschnitte bereits Sekundärwände bilden, während andere Wandstellen sich noch plastisch dehnen und primär bleiben. Die Sekundärwände enthalten *orientierte* Mikrofibrillen, die in mehreren Schichten angeordnet sind. Diese Schichten unterscheiden sich im Winkel, den die Mikrofibrillen zur Zellachse einnehmen. Die chemische Zusammensetzung der Sekundärwände schwankt. Meist sind sie reicher an Cellulose als die Primärwände: Bei manchen Fasern kann der Celluloseanteil bis zu 96% betragen.

Durch das Dickenwachstum der Zellwände würden die lebenden Protoplasten der Zellen vollständig voneinander isoliert, was den Stoffaustausch zwischen ihnen erschweren würde. Daher sind unverdickte Zellwandbereiche ausgespart, die

als **Tüpfel** bezeichnet werden. Nur ein dünnes Häutchen, die aus der Mittellamelle und dünnen Primärwandteilen bestehende **Schließhaut**, trennt die Zellen an diesen Stellen. Die Schließhaut wird von **Plasmodesmen** durchsetzt; das sind Plasmabrücken, in denen Schläuche des ER von einer Zelle in die andere übertreten und so eine enge Verbindung herstellen.

Die sekundären Veränderungen der Zellwand werden wir bei den Geweben besprechen, in denen solche Einlagerungen auftreten.