

2 Die Zelle als morphologisches System

Die Biochemie und Struktur der Eucyte ist im Gesamtbereich der Eukaryoten einheitlicher als man nach 4 Milliarden Jahren Evolution annehmen möchte. Die auffällige Einheitlichkeit der Zellstruktur im Tier- und Pflanzenreich erlaubt den Schluss, dass schon bei präkambrischen Flagellaten, von denen wahrscheinlich die genetische Evolution des Tier- und Pflanzenreichs ihren Ausgang nahm, die Grundstruktur der Zelle so ausgebildet war, dass sie im Verlauf der Evolution nur noch wenig verbessert werden konnte. Die Evolution geschah deshalb nicht in erster Linie als eine Angelegenheit der Zelle; vielmehr kamen die Fortschritte der Evolution dadurch zustande, dass **vielzellige Systeme mit Differenzierung und Arbeitsteilung** entstanden. Die relative Einheitlichkeit der **Zellstruktur** repräsentiert eine relative Einheitlichkeit der grundlegenden **Zellfunktionen**: Viele Vorgänge des Grundstoffwechsels, der Energieverarbeitung und der Informationsübertragung laufen in allen Eukaryotenzellen recht ähnlich ab. Immerhin bestehen hinsichtlich der Zellstruktur zwischen höheren Tieren und Pflanzen einige Unterschiede, die nicht nur evolutiv, sondern auch funktional von großer Bedeutung sind. Beispielsweise ist der **Wachstumsmodus** bei der typischen Pflanzenzelle völlig verschieden von dem typischer tierischer Zellen. Die Durchschnittsgröße ausgewachsener Pflanzenzellen liegt weit über jener von tierischen Zellen. Wegen der großen Unterschiede im osmotischen Druck zwischen Zellinhalt und extraprotoplasmatischem Raum benötigt die pflanzliche Zelle eine reissfeste **Zellwand**, um nicht zu platzen. Die tierische Zelle ist hingegen weitgehend isoosmotisch mit ihrer Umgebung und bedarf daher keiner mechanischen Stabilisierung. Bei ihr hat sich auch kein **Zellsaftraum** als Abladeplatz für **Exkrete** herausgebildet. Im ganzen gesehen sind jedoch die Unterschiede zwischen Tier- und Pflanzenzellen gering, besonders im Vergleich zu den oft sehr ins Auge fallenden Unterschieden zwischen Zellen ein und desselben Organismus, die im Zuge der **Differenzierung** für spezielle Funktionen auftreten. Dieses Kapitel gibt einen kurzen Überblick über die wichtigen Strukturelemente und Eigenschaften pflanzlicher Zellen.

2.1 Die meristematische Pflanzenzelle

2.1.1 Strukturelle Gliederung

Wir wählen als einfachsten Fall einer Pflanzenzelle zunächst eine embryonale, d. h. noch teilungsfähige Zelle, wie sie in den Spross- oder Wurzelvegetationspunkten einer Blütenpflanze vorkommt (Abbildung 2.1). Wir können das Zellmodell zunächst gliedern in **Zellwand** und **Protoplast**. Der Protoplast umfasst das Protoplasma und die darin eingeschlossenen Vacuolen. Nach dem klassischen, in erster Linie von der Cyto-genetik geprägten Sprach-

gebrauch wird das Protoplasma gegliedert in **Zellkern (Nucleus)** und **Cytoplasma**. Heutzutage ist man dazu übergegangen, die Organellen **Plastide** und **Mitochondrion** aus dem Cytoplasma auszugliedern. Wir verwenden den Begriff Cytoplasma stets in diesem eingegengten Sinn. Das Cytoplasma kann man demnach aufteilen in **Partikel** (z. B. Ribosomen) und **Membransysteme** (z. B. das endoplasmatische Reticulum) einerseits und das **Grundplasma** andererseits. Als Grundplasma gilt heute jener Teil des Cytoplasmas, der auch im Elektronenmikroskop unstrukturiert erscheint. In der Biochemie verwendet man für die „Lösungsphase“ des Cytoplasmas häufig den Begriff **Cytosol**.

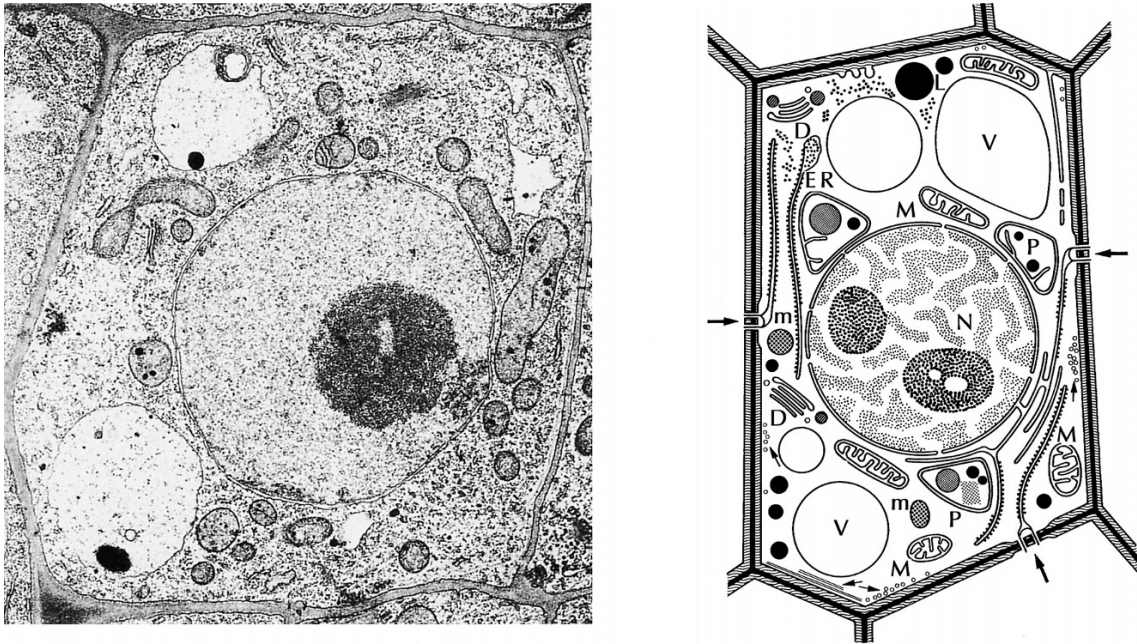


Abb. 2.1. Feinbau einer typischen meristematischen Pflanzenzelle. *Links:* elektronenmikroskopische Aufnahme (Wurzelspitze von *Arabidopsis thaliana*; Aufnahme von M. C. Ledbetter); *rechts:* Feinbauschema (nach Sitté 1965; verändert). *N*, Nucleus mit Chromatin und zwei Nucleolen, Kernhülle mit Kernporen; *ER*, endoplasmatisches Reticulum, stellenweise mit Ribosomenbesatz; *D*, Dictyosomen (Elemente des Golgi-Apparates); *V*, Vacuolen; *M*, Mitochondrien; *P*, Plastiden (hier als Proplastiden); *m*, Microbodies (Peroxisomen); *L*, Lipidkörper (Oleosomen). Der Protoplast ist von der Plasmamembran (Plasmalemma) begrenzt und von der primären Zellwand (schraffiert) umgeben. Die Mittellamelle (schwarz) verbindet die Zellwände benachbarter Zellen. Die kräftigen Pfeile deuten auf primäre Tüpfelfelder mit Plasmodesmen. Die dünneren Pfeile innerhalb der Zelle weisen auf Quer- und Längsschnitte von Mikrotubuli.

Darunter versteht man denjenigen Anteil der Zelle, der nach Homogenisation und Abzentrifugation aller Membranen und Partikel als Überstand erhalten wird. Grundplasma und Cytosol sind also auf verschiedene Weise **operational** definiert und daher grundsätzlich nicht bedeutungsgleich. Weder der eine noch der andere Begriff ist ideal, um die „Lösungsphase“ der lebenden Zelle zu beschreiben. Obwohl dies nicht unproblematisch ist, wird der Begriff Cytosol häufig auch auf die lebende Zelle angewendet.

Der Protoplast ist nach außen, zur Zellwand hin, von der **Plasmamembran** (Plasmalemma) umschlossen. Die **Tonoplastenmembran** bildet die Grenze zwischen Protoplasma und Vacuole. Das Cytoplasma wird von weiteren Membranen durchzogen, welche alle den grundsätzlichen Aufbau einer Biomembran (Elementarmembran, 4–10 nm Querschnitt) besitzen. Im Elektronenmikroskop erscheint eine quer geschnittene Elementarmembran nach der üblichen Kontrastierung mit Osmium als dunkle Linie, bei guter Auflösung als Doppellinie

(Abbildung 2.2). Diese Struktur wird als Lipiddoppelschicht interpretiert, in der polare Lipide (Phospholipide) mit ihren hydrophoben Acylketten zueinander orientiert vorliegen, während die hydrophilen Phosphoglycerolreste zur wässrigen Phase des Grundplasmas hingewandt sind (Abbildung 2.3). In diese Lipidmatrix sind globuläre Proteine als integrale Bestandteile eingefügt. Manche Proteine (z. B. „Tunnelproteine“ oder „Kanalproteine“) können die ganze Matrix durchdringen und somit einen „Proteinkontakt“ zwischen dem Innenraum und der Außenwelt des von der Membran umschlossenen Kompartiments herstellen.

Zellkompartimente sind membranumschlossene Reaktionsräume. Es ist ein Charakteristikum der Eucyte, dass sie in Kompartimente gegliedert ist. Dieser Gliederung, die in ihrem vollen Umfang erst durch die Elektronenmikroskopie aufgedeckt wurde, liegt eine entsprechende Vielfalt von Elementarmembranen zugrunde. In die verwirrende Fülle der Kompartimente lässt sich eine gewisse Ordnung bringen, wenn man ihren Inhalt vergleicht. Es gibt

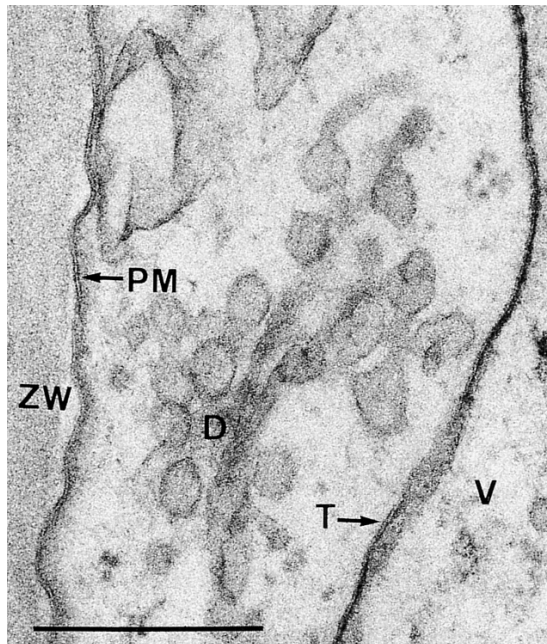


Abb. 2.2. Elektronenmikroskopische Aufnahmen eines Querschnitts durch den Protoplasten einer ausgewachsenen Epidermiszelle aus der Koleoptile von Mais (*Zea mays*). Das Bild zeigt einen Ausschnitt aus dem dünnen „Plasmaschlauch“ zwischen Zellwand (ZW) und Vacuole (V). Man sieht deutlich die als Doppellinie erkennbaren Plasmagrenzmembranen Plasmamembran (PM) und Tonoplast (T). Im Cytoplasma ist die periphere Zone eines Dictyosoms (D) angeschnitten (→ Abbildung 2.5). Strich: 0,5 µm. (Aufnahme von R. Bergfeld)

plasmatische Kompartimente mit einem hohen Gehalt an Proteinen (Enzymen) und proteinarme, **nichtplasmatische Kompartimente**. Beispiele für nichtplasmatische Kompartimente liefern die Vacuolen, die Binnenräume des endoplasmatischen Reticulums (ER) und der Golgi-Cisternen sowie die Räume zwischen Außen- und Innenmembranen der Mitochondrien und Plastiden. Dagegen ist das innere Kompartiment der Mitochondrien und Plastiden (die Matrix) plasmatisch, ebenso natürlich das Grundplasma und das Karyoplasma.

Manche Kompartimente können nur aus ihresgleichen hervorgehen und bei Verlust nicht *de novo* aus anderen Kompartimenten regeneriert werden. Daher verfügen alle Eucyten in wenigstens qualitativ gleichartiger Weise über diese Kompartimente. Dennoch ist Zelldifferenzierung und -spezialisierung vielfach mit einer drastischen Verschiebung des Anteiles einzelner Kompartimente am Hyperkompartiment Zelle verbunden.

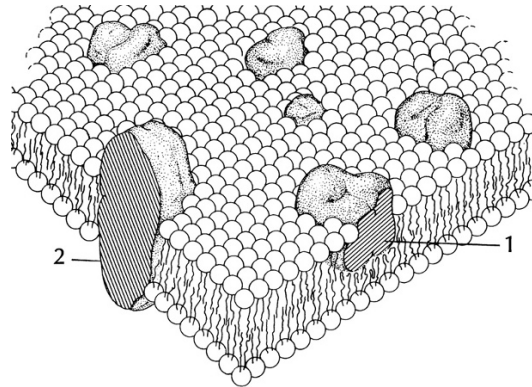


Abb. 2.3. Ein dreidimensionales Modell einer Biomembran, die aus einer Phospholipiddoppelschicht und darin eingebetteten Proteinen besteht. Die Proteine treten in zwei Typen auf: Einige liegen an oder nahe einer Membranoberfläche (1), andere durchdringen die Membran völlig (2). Die Lipiddoppelschicht muss als der strukturelle Rahmen der Membran angesehen werden, in der die Proteine (Glycoproteine) verankert sind. Funktionell können die Proteinmoleküle Strukturkomponenten, Enzyme, Rezeptoren oder Transportkatalysatoren sein. Die Verschiedenheit der Membranen beruht in erster Linie auf der Verschiedenheit der Membranproteine. (Nach Singer und Nicolson 1972). Dieses Modell wurde als *fluid-mosaic*-Modell bekannt. Das durch die Proteine bestimmte Mosaik wird weder als statisch noch als zufallsmäßig angesehen. Vielmehr wird die Membran mit einer zweidimensionalen viskosen „Lösung“ verglichen, in der sowohl die Lipide als auch die Proteine eine erhebliche Bewegungsfreiheit besitzen. Das *fluid-mosaic*-Modell ist nicht universell anwendbar, denn es muss Zellmembranen geben, die viel starrer sind („kristalline“ oder gelartige Lipidmatrix). Beispielsweise sind die Phänomene des Polarotropismus (→ S. 568) mit dem Konzept einer „flüssigen“ Membran nicht zu vereinbaren.

Die Kompartimentierung der Eucyte ist ein sichtbarer Ausdruck dafür, dass die Zelle kein homogenes System ist. In der Tat sind die einzelnen Molekültypen in der Zelle nicht gleichmäßig verteilt, obgleich die Dimension der Zelle (etwa 100 µm) eine Gleichverteilung durch Diffusion innerhalb weniger Sekunden ermöglichen würde. Einige Beispiele: Manche Moleküle kommen nur in den Plastiden vor, etwa das Chlorophyll, die Carotinoide oder die Enzyme des Calvin-Cyclus. Andere Molekültypen findet man nur in den Mitochondrien, z. B. die Cytochromoxidase. Anthocyanmoleküle werden zwar im Cytoplasma gebildet; akkumuliert werden sie jedoch ausschließlich in der Vacuole. Die meiste DNA der Zelle befindet sich im Kern, kleinere Anteile in den Plastiden und in den Mitochondrien.

Viele Moleküle sind und bleiben also auf bestimmte Kompartimente beschränkt. Dies wird auf zwei Wegen erreicht:

1. Die Membranen, von denen die Kompartimente umschlossen sind, erweisen sich für diese Moleküle als impermeabel. Beispielsweise kann Nicotinadeninucleotid (NAD^+/NADH) die Innenmembran der Chloroplasten nicht durchdringen.
2. Die Moleküle sind innerhalb der Kompartimente an Strukturen gebunden. Die freie Diffusion wird dadurch unterbunden. Zum Beispiel sind die Chlorophyllmoleküle an Membranproteine der Thylakoide gebunden (Chlorophyll-Protein-Komplexe). Die Kompartimentierung der Moleküle macht die Anwendung des Begriffs **Konzentration** häufig unmöglich. Dieser Begriff ist lediglich für die Beschreibung homogener Systeme geeignet. Man sagt besser **Gehalt = Menge pro Zelle** (z. B. $\text{nmol} \cdot \text{Zelle}^{-1}$) und macht zusätzliche Angaben über die Kompartimentierung.

2.1.2 Endoplasmatisches Reticulum

Das Cytoplasma meristematischer Zellen ist von einem dreidimensionalen System flächiger oder tubulärer Membranen durchzogen, das in seiner Gesamtheit als **endoplasmatisches Reticulum (ER)** bezeichnet wird. Die ER-Membranen umschließen einen gemeinsamen Hohlraum, der sich in viele unregelmäßig geformte, flächig ausgebreitete Cisternen gliedert. Dieses Membransystem bildet auch die von Poren durchbrochene **Kernhülle** (→ Abbildung 2.1). Röhrenförmige Fortsätze des ER ziehen durch die Plasmodesmen von Zelle zu Zelle (→ Abbildung 2.1). Die Annahme liegt nahe, dass der Innenraum der Röhren und Cisternen, ein nicht-plasmatisches Kompartiment, im Dienst der schnellen, interzellulären Stoffleitung steht. Das ER ist darüber hinaus der Bildungsort einiger anderer Zellmembranen, z. B. leiten sich von ihm die Membranen des Golgi-Apparats, die Plasmamembran und die Tonoplastenmembran ab. Diese werden mit dem ER häufig zum **Endomembransystem** zusammengefasst.

Die äußere (plasmaseitige) Oberfläche des ER ist häufig mit kugeligen Partikeln von etwa 30 nm Durchmesser besetzt, die sich als **Ribosomen** identifizieren lassen. Im Flachschnitt erkennt man, dass die Ribosomen in spiralförmigen, 8- bis 12gliedri-

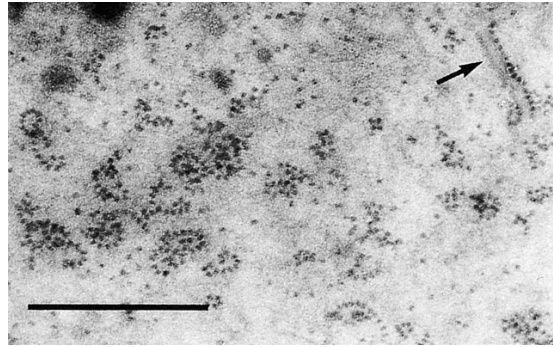


Abb. 2.4. Polysomenfeld auf der Oberfläche einer Cisterne des rauen endoplasmatischen Reticulums (rER). Objekt: Epidermiszelle einer Maiskeimling (Zea mays). Da die Schnittebene parallel zur Ebene der Membran verläuft, ist diese nicht deutlich zu erkennen. Rechts oben (Pfeil) ist ein rER-Abschnitt senkrecht zur Membranebene getroffen. Strich: 0,5 μm . (Aufnahme von R. Bergfeld)

gen Ketten an der Membranoberfläche fixiert sind (Abbildung 2.4). Diese Strukturen bezeichnet man als **Polysomen**; sie stellen mRNA-Ribosomenkomplexe bei der Proteinsynthese (Translation) dar (→ Abbildung 6.12). Die an ihnen gebildeten Polypeptide werden unmittelbar nach Knüpfung der Peptidbindung, **cotranslational**, durch die Membran in das ER-Lumen transportiert (→ Abbildung 7.3). Die Funktion der membrangebundenen Proteinsynthese ist auf bestimmte Bereiche des ER beschränkt (**rauhes ER**, im Gegensatz zum **glatten ER**, das nicht mit Polysomen besetzt ist). Daneben findet im Cytoplasma die Synthese von Proteinen an „freien“ Polysomen statt.

2.1.3 Zellkern (Nucleus)

Der von der Kernhülle umgebene Teil des Protoplasmas wird als **Nucleoplasma** bezeichnet; dieses steht über die Kernporen mit dem Cytoplasma in Verbindung (→ Abbildung 2.1). Genauere elektronenmikroskopische Untersuchungen ergaben, dass die Kernporen (Durchmesser 60–100 nm) eine komplizierte Superstruktur aus mehreren Proteinen, **Nucleoporinen**, aufweisen. Es handelt sich also nicht einfach um freie Öffnungen, sondern um Pforten in der Kernhülle, durch die ein kontrollierter Transport von Makromolekülen (RNA, Proteine) stattfindet. Das Nucleoplasma des Interphasekerns besteht vor allem aus **Chromatin**. Darunter versteht man die DNA-Protein-Komplexe der aufgelockerten („entspiralisierten“) Chromosomen,

die als solche in diesem Zustand nicht erkennbar sind. Lediglich diejenigen Bereiche, in denen die Synthese der ribosomalen RNA und die Biogenese der Ribosomen stattfindet, sind als **Nucleoli** strukturell hervorgehoben (→ Abbildung 2.1).

2.1.4 Golgi-Apparat

Unter dem **Golgi-Apparat** versteht man die Gesamtheit der **Dictyosomen** einer Zelle. Ein einzelnes Dictyosom besteht aus einem Stapel von 5–10 flachen, meist napfförmig eingewölbten Membransäckchen, **Golgi-Cisternen**, mit einem Durchmesser von etwa 1 µm (Abbildung 2.5). Diese komplizierten Membrankomplexe sind polar aufgebaut: Sie nehmen auf der Regenerationsseite von benachbarten ER-Cisternen produzierte Membranvesikel auf und geben auf der Sekretionsseite Vesikel ab, welche mit Sekreten gefüllt sind und die Fähigkeit besitzen, mit der Plasmamembran oder dem Tonoplast zu fusionieren und dabei ihren Inhalt in die von diesen Membranen abgegrenzten, nichtplasmatischen Kompartimente zu ergießen. Im Fall der Plasmamembran wird dieser Prozess als **Exocytose** bezeichnet. In der Pflanzenzelle steht der Golgi-Apparat im Dienst der Synthese und des Transports

von Zellwandpolysacchariden (Pektine, Hemicellulosen). Diese Polymere werden innerhalb der Golgi-Cisternen synthetisiert und, in Golgi-Vesikel verpackt, zur Plasmamembran verfrachtet. Daneben übernehmen die Dictyosomen die von den ER-gebundenen Ribosomen produzierten sekretorischen Proteine. Es handelt sich dabei wahrscheinlich stets um glycosylierte Proteine, **Glycoproteine**, deren Kohlenhydratseitenketten im Golgi-Apparat noch einmal modifiziert werden, bevor sie in die sekretorische Transportbahn eintreten. Der Materialtransport durch die Dictyosomen ist mit einem **Membranfluss** vom ER zur Plasmamembran bzw. zum Tonoplasten verbunden; diese Organellen sind also hochgradig dynamische, in ständigem Umbau befindliche Strukturen. In meristematischen Zellen tritt die Funktion des Golgi-Apparats vor allem bei der Bildung neuer Zellwände im Verlauf der Zellteilung hervor (→ S. 31).

2.1.5 Peroxisomen

Als **Peroxisomen** (Microbodies) bezeichnet man Organellen, welche auf elektronenmikroskopischen Aufnahmen als rundliche, von einer einfachen Membran umgebene Membranvesikel mit ei-

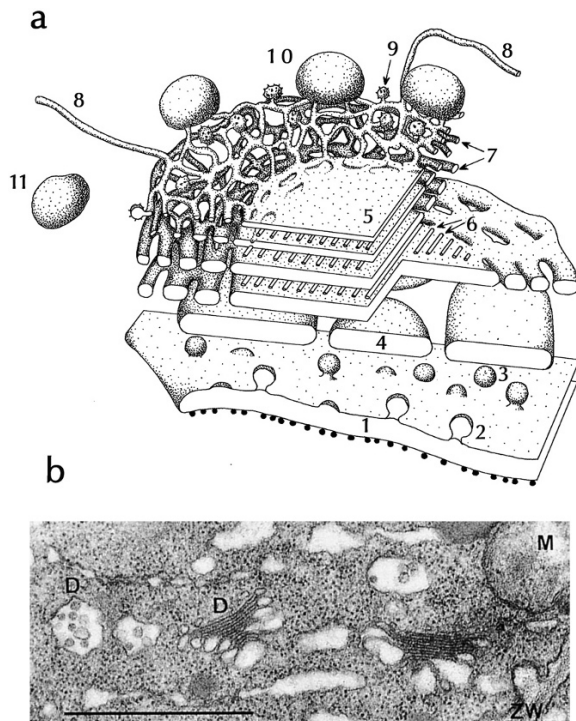


Abb. 2.5 a,b. a Räumliches Modell eines aktiven Dictyosoms mit 5 Golgi-Cisternen und einer Cisterne des endoplasmatischen Reticulums (ER). 1, ER-Cisterne mit Ribosomen an der vom Dictyosom abgewandten Membranoberfläche; 2, Bildung von ER-Vesikeln; 3, freies ER-Vesikel; 4, Kompartiment einer entstehenden Golgi-Cisterne an der Regenerationsseite des Dictyosoms; 5, Golgi-Cisterne an der Sekretionsseite mit tubulär-netzförmiger Randpartie; 6, intercisternale Fibrillen; 7, anastomosierende Tubuli; 8, weitreichende Tubuli; 9, Bildung von kleinen Golgi-Vesikeln; 10, Bildung von größeren Golgi-Vesikeln; 11, reifer Golgi-Vesikel. Die Cisternenhöhe nimmt in Richtung zur Sekretionsseite ab. (Nach Sievers 1973). b Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Schnitts durch eine meristematische Zelle aus der Wurzelspitze von *Sinapis alba*, in dem mehrere Dictyosomen parallel und quer zur Membranebene angeschnitten sind (D, Dictyosom, M, Mitochondrion; ZW, Zellwand). Strich: 1 µm. (Aufnahme von R. Bergfeld)

nem Durchmesser von etwa 1 μm erscheinen. Sie sind mit einer dichten, feingranulär erscheinenden Matrix gefüllt, welche im histochemischen Test eine starke biochemische Reaktion für Katalaseaktivität zeigt. Bei der biochemischen Analyse ergab sich, dass in diesen Vesikeln die Enzyme für bestimmte Reaktionswege des Grundstoffwechsels kompartimentiert sind, welche die Bildung von H_2O_2 einschließen. Peroxisomen liegen in Pflanzen in verschiedenen funktionellen Formen vor, welche mit der spezifischen Stoffwechselfunktion der jeweiligen Zellen in Zusammenhang stehen (→ Kapitel 7). Sie können allgemein als Entgiftungskompartimente für das cytotoxische H_2O_2 angesehen werden. Ihre Vermehrung in der Zelle erfolgt durch Knospung und Abschnürung von Tochtervesikeln. Man nimmt heute an, dass die Peroxisomenmembran nicht dem Endomembransystem der Zelle angehört, sondern eine Membran *sui generis* ist. Sie ist durch den Besitz von Porinen leicht durchlässig für Metaboliten. Als **Porine** bezeichnet man Proteinkomplexe, die in Membranen Poren mit einer Auskleidung durch hydrophile Aminosäurereste und einer Öffnungsweite von 1,5–3 nm bilden können. Wenn man bei isolierten Peroxisomen die Membran entfernt, bleibt der strukturelle Verbund zwischen den Matrixenzymen erhalten und die Umsetzung der Substrate läuft weiter ungestört ab. Die Kompartimentierung des Stoffwechselgeschehens erfolgt also hier nicht durch Membrangrenzen, sondern durch einen vorgegebenen Weg der Substrate entlang eines enzymatischen Fließbandes (Prinzip des **Multienzymkomplexes**).

2.1.6 Mitochondrien und Plastiden

Im Gegensatz zu den Microbodies besitzen die **Mitochondrien** und **Plastiden** zumindest bei den höheren Pflanzen eine doppelte Membranhülle, welche einen Intermembranraum als zusätzliches Kompartiment umschließt. Die äußere, an das Grundplasma grenzende Membran ist relativ einfach aufgebaut und durch den Besitz von **Porinen** leicht permeabel für Moleküle bis zu einer Partikelmasse von 6–10 kDa. Die selbst für kleine Ionen (z. B. H^+) weitgehend impermeable innere Mitochondrienmembran ist durch Einfaltung in ihrer Oberfläche stark vergrößert (Abbildung 2.6). Sie umschließt den Matrixraum, das plasmatische Kompartiment des Mitochondrions. Die Plastiden der meristematischen Zellen sind kleine, relativ

einfach aufgebaute Organellen ohne photosynthetische Aktivität. Die Matrix dieser **Proplastiden** wird nur von wenigen, unregelmäßigen Membranen durchzogen, welche als Einfaltung der inneren Hüllmembran aufgefasst werden können (→ Abbildung 7.13a). Diese Organellen sind Vorläufer der vielfältigen Plastidentypen ausdifferenzierter Zellen (z. B. **Chloroplasten**, **Leukoplasten**, **Chromoplasten**; → S. 161).

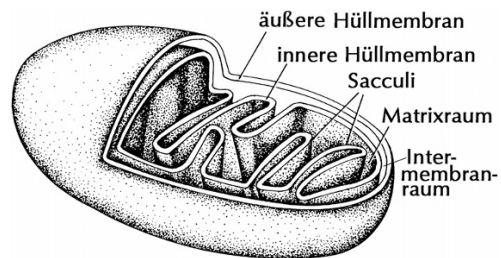


Abb. 2.6. Dreidimensionales Strukturmodell eines pflanzlichen Mitochondrions. Die Einstülpungen der inneren Membran, an der die respiratorische Energietransformation (Elektronentransport der Atmungskette, Phosphorylierung von ADP) stattfindet, haben die Gestalt von *Sacculi*. Man kennt auch Mitochondrien mit septumartigen, parallel angeordneten Falten (*Cristae*) oder röhrenförmiger Oberflächenvergrößerung (*Tubuli*).

Mitochondrien und Plastiden können nur durch Teilung bereits vorhandener Mitochondrien bzw. Plastiden vermehrt werden. Sie sind, neben dem Zellkern, die einzigen DNA-haltigen Organellen der Zelle. Sie verfügen darüber hinaus in ihrer Matrix über Ribosomen und alle anderen Komponenten der Genexpressionsmaschinerie und können einen beschränkten Anteil ihrer Proteine selbst synthetisieren (→ S. 138, 140). Die Genese und die metabolische Funktion dieser Organellen wird in späteren Kapiteln ausführlich behandelt.

2.1.7 Cytoskelett

Ähnlich wie die Zellen von eukaryotischen Einzellern und Tieren enthalten auch Pflanzenzellen in ihrem äußeren Cytoplasmabereich (Ectoplasma) ein Geflecht von **Mikrotubuli**. Darunter versteht man starre, hohle Stäbchen mit 25 nm Außendurchmesser, welche durch eine geordnete Aggregation (*self assembly*) des Proteins **Tubulin** im Cytoplasma entstehen (Abbildung 2.7). Mikrotubuli werden beständig auf- und abgebaut, wobei der Aufbau am einen Ende (Pluspol), der Abbau am

anderen Ende (Minuspol) stattfindet. In der Zelle liegt ein dynamisches Gleichgewicht zwischen freiem und aggregiertem Tubulin vor. Die Mikrotubuli können eng mit der Plasmamembran verbunden sein (→ Abbildung 5.6). Sie legen in vielen wachsenden Zellen die Orientierung der neu gebildeten Cellulosefibrillen in der Zellwand fest (→ S. 106). Darüber hinaus besitzen Mikrotubuli zentrale Funktionen bei der Kernteilung und der Zellteilung (→ S. 31). Die antimitotische Wirkung von Colchicin, einem in den Blättern der Herbstzeitlose gebildeten Alkaloid, beruht darauf, dass diese Substanz spezifisch an das freie Tubulin bindet und dadurch das Wachstum der Mikrotubuli verhindert.

Generell dürfte das Mikrotubuliskelett bei Pflanzenzellen (deren äußere Form ja durch die Zellwand festgelegt wird) der mechanischen Stabilisierung des Ectoplasmas dienen und darüber

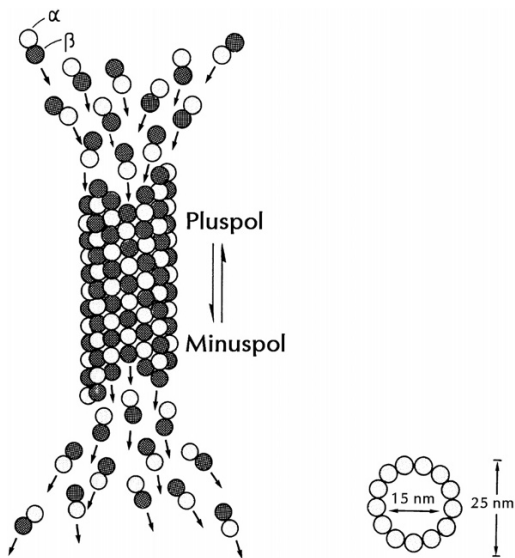


Abb. 2.7. Strukturmodell eines Mikrotubulus. Der Hohlzylinder besteht aus 13 Längsreihen (Protofilamenten) von Tubulinuntereinheiten. Da die Protofilamente leicht gegeneinander versetzt sind, ergibt sich eine helicale Superstruktur. Ein Heterodimer aus α - und β -Tubulin (jeweils 50 kDa) bildet den Grundbaustein der Protofilamente. Der Mikrotubulus kann am **Pluspol** durch Aggregation von Tubulindimeren verlängert, und am **Minuspol** durch Disaggregation verkürzt werden; er ist also eine dynamische, polare Struktur. Die Aggregation kann *in vitro* spontan ablaufen; *in vivo* erfolgt sie wahrscheinlich unter Hydrolyse von Guanidintriphosphat (GTP). Das Wachstum der Mikrotubuli wird durch das Verhältnis zwischen Aggregation (am Pluspol) und Disaggregation (am Minuspol) bestimmt. Die Oberfläche ist mit verschiedenen Proteinen besetzt (nicht eingezeichnet), welche vermutlich für den Kontakt mit anderen Cytoplasmabestandteilen wichtig sind. (Nach Sloboda 1980; verändert)

hinaus Orientierungs- und Gleitschienen für den Transport von Organellen liefern. Hierbei sind außerdem kontraktile Zugfasern, **Actinfilamente**, beteiligt, welche ganz ähnlich wie das Actomyosinsystem der Muskelzellen als molekulare Motoren funktionieren können und für viele intrazelluläre Bewegungsvorgänge verantwortlich sind (→ S. 576).

2.1.8 Zellwand

Die Zellwand ist ein Sekretionsprodukt des Protoplasten. Sie legt Größe, Form und mechanische Stabilität der Pflanzenzelle fest. Wenn man in einem Gewebe die Zellwände durch Enzyme auflöst, erhält man nackte, kugelige **Protoplasten**, welche in einem hypoosmotischen Medium platzen, aber im isoosmotischen Medium überleben können und in der Regel sehr schnell eine neue Zellwand regenerieren. Die Wand der jungen Pflanzenzelle stellt ein äußerst reißfestes, dabei jedoch potenziell plastisch dehnbares **Verbundmaterial** aus amorphen, gelbildenden **Matrixpolymeren** und darin eingebetteten **Gerüstelementen (Cellulosefibrillen)** dar (Abbildung 2.8). Wie viele technische Verbundmaterialien besitzt die Zellwand ausgeprägte viscoelastische Eigenschaften, die sich als Hysterese im Dehnungsverhalten bemerkbar macht (→ Exkurs 2.1). Die Wand muss einerseits Turgordrücken von 0,5 bis 1,5 MPa standhalten und andererseits zu einem raschen, metabolisch kontrollierten Flächenwachstum befähigt sein. Dieser Aspekt wird in Kapitel 5 weiter verfolgt.

Die chemische Analyse pflanzlicher Zellwände ergibt eine verwirrende Fülle komplizierter Polysaccharide, die im wesentlichen durch glycosidi-

- Die Zellwand ist ein **essenzieller** Bestandteil der pflanzlichen Zelle. Entfernt man die Wand, so erhält man einen **Protoplasten**, dem wesentliche Eigenschaften der Zelle fehlen, z. B. der Schutz gegen ungehinderte osmotische Wasseraufnahme.
- Tierische Zellen besitzen keine Zellwand, sondern sind in eine kollagenhaltige Füllmasse (Glycokalyx) eingebettet, die auch als **extrazelluläre Matrix** bezeichnet wird. Die Verwendung dieses Begriffs für den Zellwandraum pflanzlicher Gewebe (Apoplast) ist offensichtlich nicht angemessen.

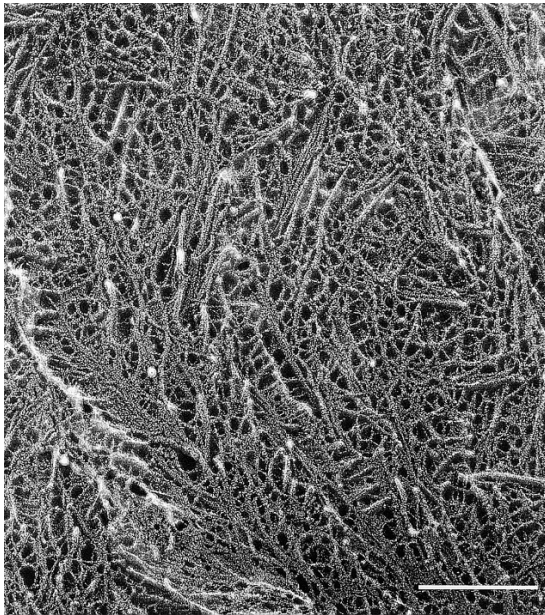


Abb. 2.8. Elektronenmikroskopische Aufnahme einer primären Zellwand (Abdruck nach Schockgefrieren und allseitiger Bedampfung mit Platin/Kohlenstoff). Objekt: Epidermiszelle aus der verdickten Blattbasis (Zwiebelschuppe) der Küchenzwiebel (*Allium cepa*). Strich: 0,2 μm . (Nach McCann und Roberts 1994)

sche Verknüpfung von nur 7 Hexose- und Pentosebausteinen zustande kommen: **D-Glucose, D-Galactose, D-Galacturonsäure, L-Rhamnose, L-Fucose, D-Xylose, L-Arabinose**. Außerdem treten in geringem Umfang (5–10 %) **Polypeptide** auf. Tabelle 2.1 zeigt eine Bestandsaufnahme der wichtigsten Zellwandpolymere. Aus der Aufstellung wird deutlich, dass die chemische Zusammensetzung der Zellwände im Pflanzenreich nicht einheitlich ist. So gibt es z. B. bei den Gräsern (Poales) massive Abweichungen von der typischen Dikotylenzellwand, die auch bei den meisten Monokotylen und den Gymnospermen vorkommt („Typ I-Zellwand“ im Gegensatz zur „Typ II-Zellwand“ der Gräser). Die Wände benachbarter Zellen werden durch die **Mittellamelle** verbunden, die im wesentlichen aus Pektin besteht. Unter **Pektin** versteht man operational alle diejenigen Polymere, die sich mit relativ milden Extraktionsmedien (z. B. heisses Wasser mit Komplexbildnern für divalente Kationen) oder nach Einwirkung bestimmter Enzyme (Pektinasen) aus der Zellwand herauslösen lassen. Chemisch handelt es sich um eine heterogene Gruppe meist saurer Polysaccharide, die aufgrund ihrer freien

Carboxylgruppen durch divalente Kationen (vor allem Ca^{2+}) zu einem Netzwerk verknüpft werden können (Abbildung 2.9). Nach der Extraktion kann man folgende Pektinfraktionen unterscheiden: **Homogalacturonane** (1,4- α -D-Galacturonane, Polygalacturonsäure), **Rhamnogalacturonane** (verzweigte Mischpolymere aus Galacturonsäure und Rhamnose mit verschiedenen zusätzlichen Zuckerresten), **Arabinane** (1,5- α -L-Arabinosylketten) und **Galactane** (1,4- β -D-Galactosylketten); → Tabelle 2.1). Da diese Komponenten oft erst nach Pektinasebehandlung aus der Zellwand freigesetzt werden, nimmt man an, dass sie dort zumindest teilweise covalent miteinander (oder mit anderen Polymeren) verknüpft sind und auf diese Weise ein umfangreiches, komplexes Netzwerk bilden. Pektine erzeugen in Gegenwart von Ca^{2+} durch ionische Quervernetzungen der Carboxylgruppen unlösliche Gele und dürften normalerweise in dieser Form in der Mittellamelle vorliegen (→ Abbildung 2.9).

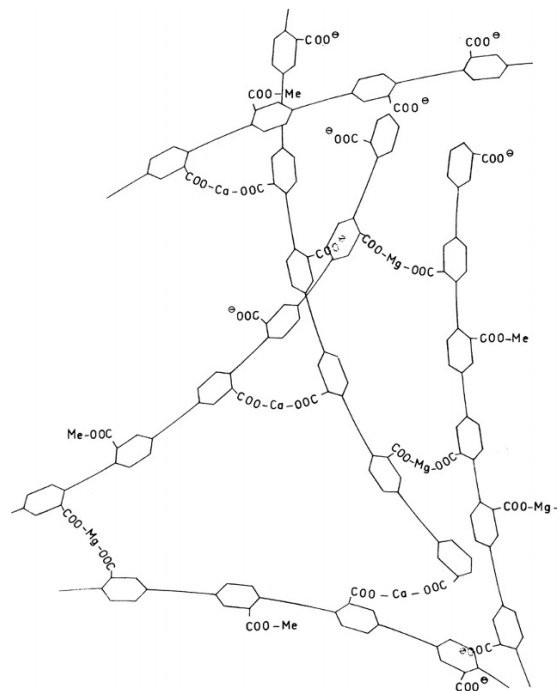
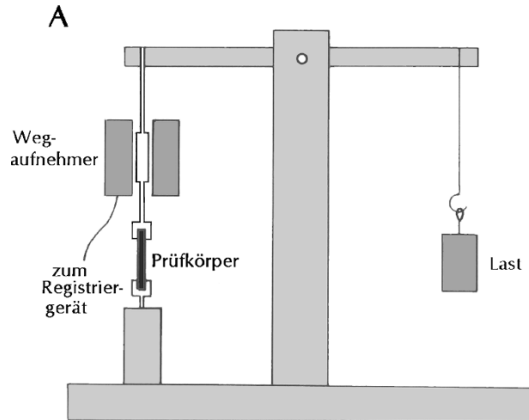


Abb. 2.9. Ein Modell für die Vernetzung von Polygalacturonsäuremolekülen. Ca^{2+} und Mg^{2+} halten die linearen Makromoleküle über Ionenbindungen zusammen. Ein variabler Anteil der Carboxylgruppen liegt methylverestert (Me) vor. Dies verhindert die Vernetzung und erhöht daher die Löslichkeit der Polymere. Im nativen Pektin liegen die Polygalacturonsäureketten nicht frei, sondern in covalenter Verknüpfung mit Rhamnogalacturonanketten vor.

EXKURS 2.1: Die rheologischen Eigenschaften pflanzlicher Zellwände

Die **Rheologie** beschreibt die mechanischen Eigenschaften von Materialien unter Einwirkung einer deformierenden Kraft, wie sie z. B. mit einem **Extensiomater** gemessen werden können. In diesem Gerät wird ein Prüfkörper mit einer definierten Kraft belastet und die erzeugte Dehnung mit Hilfe eines elektronischen Wegaufnehmers gemessen (Abbildung A). Bei technischen Werkstoffen unterscheidet man **elastische**, **plastische** und **viscose** Materialien (oder Mischformen dieser Kategorien). Elastische Stoffe gehen nach einer Dehnung rasch in ihren Ausgangszustand zurück (z. B. Federstahl, Gummi). Bei plastischen Stoffen erfolgt die Verformung ebenfalls schnell, bleibt aber dauerhaft erhalten (z. B. Knetmasse). Viscose Stoffe verhalten sich wie Flüssigkeiten, d. h. sie fließen unter Belastung (z. B. Asphalt). **Viscoelastizität** ist eine Eigenschaft von **Verbundmaterialien**, bei denen reißfeste, steife Fasern in ein druckfestes, amorphes Material eingebettet sind (z. B. Fiberglas). Verbundmaterialien zeichnen sich durch hohe Festigkeit in Richtung der Faserelemente bei geringem Gewicht aus. Unter Belastung dehnen sich die Faserelemente elastisch innerhalb des Füllstoffs und gehen bei Entlastung langsam und oft unvollständig in ihren Ausgangszustand zurück, da ein Teil der mechanischen Energie in Reibungsenergie umgesetzt wird. Dies äußert sich als **Hysteresis**, d. h. die Kraft-Dehnungs-Kurven für Belastung und Entlastung sind nicht gleich, sondern bilden eine „Hysteresisschleife“.



Verbundmaterialien sind bei biologischen Festigungselementen weit verbreitet, z. B. bei der pflanzlichen Zellwand. Abbildung B zeigt das typische Verhalten von Primärwänden bei ansteigender bzw. abfallender Belastung. Ein abgetötetes (turgorfreies) Segment aus der Koleoptile eines Roggenkeimlings (*Secale cereale*) wurde im Extensiomater stufenweise ansteigend mit 2 g-Lasten gedehnt, welche anschließend wieder stufenweise entfernt wurden (*links*). Die aus der gemessenen Dehnung bzw. Schrumpfung abgeleitete Last-Dehnungs-Kurve zeigt die typische Form einer Hysteresisschleife (*rechts*). (Nach Nolte und Schopfer 1997)

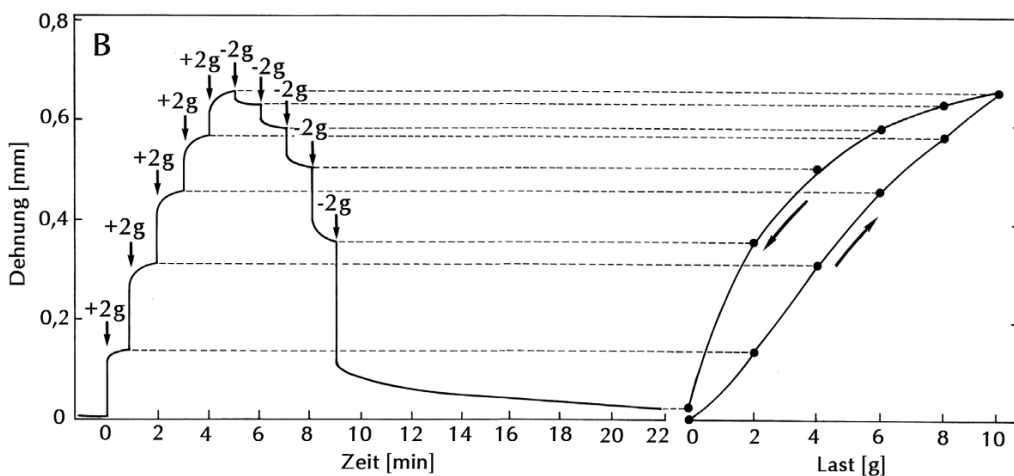


Tabelle 2.1. Zusammensetzung der primären Zellwand bei dikotylen Pflanzen und Gräsern (Poaceen). In der stark vereinfachten Aufstellung sind kleinere Bestandteile (z. B. Enzymproteine) nicht berücksichtigt. *Glc* = D-Glucose, *Gal* = D-Galactose, *GlcA* = D-Glucuronsäure, *GalA* = D-Galacturonsäure, *Rha* = L-Rhamnose, *Fuc* = L-Fucose, *Api* = D-Apiose, *Man* = D-Mannose, *Xyl* = D-Xylose, *Ara* = L-Arabinose, *AceA* = L-Acerinsäure, *KDO* = Ketodesoxyoctulosonsäure, *Gly* = L-Glycin, *Pro* = L-Prolin, *Hyp* = L-Hydroxyprolin, *Ser* = L-Serin, *Ala* = L-Alanin, *Lys* = L-Lysin, *Thr* = L-Threonin, *Tyr* = L-Tyrosin, *Val* = L-Valin, *His* = L-Histidin. *p* und *f* bezeichnen die Pyranose- bzw. Furanoseform der Zucker; α und β beziehen sich auf die sterische Orientierung der glycosidischen Bindung. (Nach Fry 1989; verändert)

Polymer	hauptsächliche Bausteine	ungefährer Anteil an der Trockenmasse der Zellwand [%]	
		Dikotylen	Gräser
Cellulose	β -Glc _p	20–30	20–30
Hemicellulosen			
<i>Xyloglucan</i>	β -Glc _p , α -Xyl _p , α -Araf, β -Gal _p , α -Fuc _p	25	2–5
<i>Heteroxylan</i>	β -Xyl _p , α -Araf, α -Glc _p A, (β -Gal _p)	2–5	20–30
<i>1,3,1,4-verknüpftes β-Glucan</i>	β -Glc _p	0	15–30
Pektine			
<i>Homogalacturonan</i>	α -Gal _p A	15	} 5
<i>Rhamnogalacturonan I</i>	α -Gal _p A, α -Rhap, β -Gal _p , α -Araf, (Fuc _p , Xyl _p)	15	
<i>Rhamnogalacturonan II</i>	α -Gal _p A, β -Rhap, α -Gal _p , α -Fuc _p , α -Araf, β -Gal _p A, α -Rhap, Apif, β -Glc _p A, KDO, AcefA, Xyl _p , Glc	5	
<i>Arabinane</i>	α -Araf	wenig	?
<i>Galactane</i>	β -Gal _p	wenig	?
Proteine			
<i>Arabinogalactanprotein (AGP)</i>	β -Gal _p , α -Araf, α -Araf, Glc _p A, Gal _p A, (Rha, Man, Fuc); Hyp, Ser, Ala, Thr	} nur in bestimmten Zelltypen	
<i>Hyp-reiches Glycoprotein (HRGP)</i>	β -Araf, α -Araf, α -Gal _p ; Hyp, Lys, Ser, Tyr, Val, Lys, His		
<i>Pro-reiches Protein (PRP)</i>	mit repetitiven Pro-Sequenzen		
<i>Gly-reiches Protein (GRP)</i>	ca. 40 % Glycin im Proteinanteil		
Lignin	Coniferyl-, Sinapyl-, 4-Cumarylalkohol	< 1	< 1

Der Mittellamelle wird von den angrenzenden Protoplasten beiderseits eine **Primärwand** von 0,1–1,0 μ m Dicke aufgelagert. Dies ist das eigentliche, für die mechanischen Eigenschaften verantwortliche **Saccoderm** der Zelle. Die amorphe, stark hydratisierbare Grundsubstanz (Matrix) der Primärwand (etwa 70 % der Zellwandtrockenmasse) besteht hauptsächlich aus Hemicellulosen und Pektinen (\rightarrow Tabelle 2.1). Als **Hemicellulose** bezeichnet man operational diejenige Polymerfraktion, die sich mit Alkali aus der Zellwand herauslösen lässt. Es handelt sich wie beim Pektin um ein heterogenes Gemisch von Polysacchariden, dessen Zusammensetzung bei verschiedenen Pflanzen stark variieren

kann. Bei der typischen Dikotylenwand besteht die Hemicellulosefraktion hauptsächlich aus **Xyloglucan** (1,4- β -verknüpfte Glucosylketten mit seitlichen 1,6- β -verknüpften Xylosylresten, welche weitere Substituenten tragen können). In den Zellwänden der Gräser kommen Xyloglucane nur in Spuren vor; sie sind dort durch **Heteroxylane** (1,4- β -verknüpfte Xylosylketten mit verschiedenen Seitenketten) und verzweigte **β -Glucane** (1,3- und 1,4- β -verknüpfte Glucosylketten) ersetzt (\rightarrow Tabelle 2.1). Als **Glycoproteine** kommen bei manchen Zelltypen saure **Arabino-Galactan-Proteine** (AGPs) und basische **Hydroxyprolin-reiche Glyco-Proteine** (HRGPs) vor. AGPs bestehen aus kur-

zen Polypeptidketten mit umfangreichen, büschelig verzweigten Polysaccharidseitenketten in O-glycosidischer Bindung an verschiedene Aminosäurereste. Der Kohlenhydratanteil dieser heterogenen **Proteoglycane** liegt bei 90–98 % (Galactose und Arabinose als Hauptkomponenten, außerdem Uronsäuren und einige andere Zucker). AGPs sind leicht wasserlösliche, stark quellbare Substanzen, die z. B. auch in pflanzlichen Schleimen enthalten sind. Die HRGPs (gelegentlich auch als „Extensine“ bezeichnet) bestehen aus einem helicalen, stabförmigen Polypeptid von 80 nm Länge mit einer häufig wiederholten Pentapeptidsequenz (Ser-Hyp-Hyp-Hyp-Hyp). Ein Teil der Hydroxyprolin(Hyp)-Reste trägt O-glycosidisch gebundene Seitenketten aus 1–4 Arabinosylresten. Außerdem enthält das Molekül einzelne, an Serin (Ser) gebundene Galactosylreste. Insgesamt macht der Kohlenhydratanteil etwa 50 % aus. Diese Moleküle sind zumindest teilweise in der Zellwand durch Isodityrosinbrücken covalent zu einem Netzwerk verknüpft. Außerdem enthält die Primärwand oft kleine Mengen an **Lignin**, einem covalent verknüpften Netzwerk aus Phenylpropaneinheiten, das erst bei der Differenzierung sekundärer Zellwände in größerem Umfang in Erscheinung tritt (→ S. 38). Dies gilt auch für die **Prolin-reichen Proteine (PRPs)** und die **Glycin-reichen Proteine (GRPs)**, die vor allem in Phloem- und Xylemzellwänden auftreten.

Der nach vollständiger Extraktion des Wandmaterials mit Alkali übrig bleibende Anteil besteht hauptsächlich aus **Cellulose** (1,4- β -D-Glucan). Die Cellulosemoleküle liegen gebündelt als kompakte Mikrofibrillen vor, welche durch viele inter- und intramolekulare Wasserstoffbrückenbindungen fest zusammengehalten werden und einen hohen Gehalt an kristallinen Regionen besitzen (Abbildung 2.10). Diese **Parakristallinität** bedingt eine extrem hohe Reißfestigkeit, die derjenigen von Stahl nicht erheblich nachsteht. Die bandförmigen Primärwandmikrofibrillen (Breite 3–20 nm; → Abbildung 2.11) bestehen aus 30–100 Einzelmolekülen mit einer Kettenlänge von 2000–6000 Glucosylresten (1–3 μ m). Sie füllen etwa 15 % des Volumens der Primärwand aus. Im Gegensatz zum umgebenden Matrixmaterial sind sie aufgrund ihrer parakristallinen Struktur kaum hydratisiert.

Der molekulare Aufbau der Primärwand und ihre Biogenese während des Zellwachstums ist trotz vieler Bemühungen bis heute nur sehr unvollkommen bekannt. Die Synthese der Cellulose aus Uri-

dindiphosphat-Glucose findet an einem Enzymkomplex, **Cellulosesynthase**, in der Plasmamembran statt. Dieser Komplex produziert gleichzeitig viele Glucanketten, die direkt in den Zellwandraum abgegeben werden und dort spontan zu Mikrofibrillen zusammentreten. Alle anderen Wandpoly-

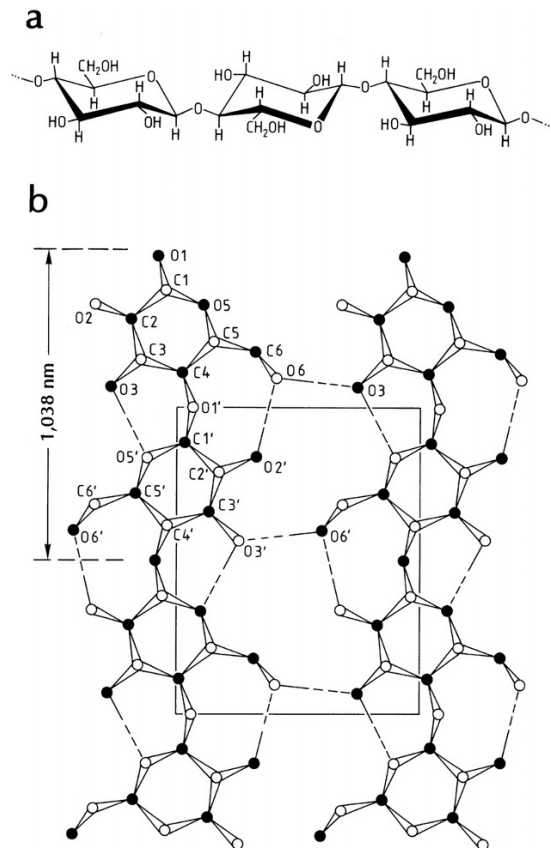


Abb. 2.10 a, b. Modelle zur Molekülstruktur der Cellulose und ihrer Verknüpfung durch Wasserstoffbrücken in den Mikrofibrillen der Zellwand. **a** Räumliche Darstellung der 1,4- β -D-Glucankette; die Glucosemoleküle sind in der energetisch begünstigten Sesselform gezeichnet. Da die Glucosereste jeweils um 180° gegeneinander gedreht sind, ist die Grundeinheit der Kette nicht die Glucose, sondern das Dimer, die **Cellobiose**. Die polar aufgebaute Kette besitzt ein nichtreduzierendes Ende (*links*) und ein reduzierendes Ende (*rechts*). **b** Verknüpfung von zwei Cellulosemolekülen durch **Wasserstoffbrücken**. Außerdem sind die möglichen intramolekularen Wasserstoffbrücken eingezeichnet. Der *Rahmen* umfasst die Einheitszelle des Kristallits. Die Glucanketten sind parallel angeordnet (reduzierendes Ende nach oben). Dies ist die native Celluloseform in den Mikrofibrillen der Zellwand (Cellulose I). Wenn man (z. B. bei der Herstellung von Kunstseide) Cellulosefasern durch spontane Zusammenlagerung zuvor gelöster Moleküle erzeugt, entsteht die noch stabilere Cellulose II mit antiparalleler Ausrichtung der Ketten. (Nach Zugenmeyer 1981; verändert)

mere werden im endoplasmatischen Reticulum (Polypeptidanteile der Glycoproteine) oder im Golgi-Apparat (Polysaccharidketten) synthetisiert und mit Hilfe sekretorischer Vesikel in die Zellwand exportiert (→ Abbildung 7.1). Die Xyloglucane können über Wasserstoffbrücken fest an Cellulose binden. Man nimmt an, dass diese Moleküle einen geschlossenen Mantel um die Mikrofibrillen bilden und daher auch den Kontakt zwischen den Mikrofibrillen und den anderen Matrixbestandteilen herstellen. Da die einzelnen Matrixfraktionen meist nur unter destruktiven Bedingungen aus der Zellwand isolierbar sind, kann man über den Grad der covalenten Quervernetzung zwischen verschiedenen Polymeren noch keine definitiven Aussagen machen. Lediglich bei HRGP und Lignin ist klar, dass es nach Ausschleusung der Monomere durch die Plasmamembran *in muro* enzymatisch zur Bildung von umfassenden, covalent verknüpften Netzwerken kommt, die zusammen mit dem Cellulosegerüst zur mechanischen Stabilität der Wand beitragen.

Die Anordnung der Cellulosefibrillen in der Primärwand unterliegt starken Veränderungen während der Entwicklung der Zelle. In der noch weitgehend isodiametrischen meristematischen Zelle sind die Fibrillen meist zufallsmäßig in der Ebene der Wand orientiert, **Streutextur**. Beim Übergang zum Streckungswachstum beobachtet man eine zunehmend parallele Ausrichtung der neu aufgelagerten Fibrillen, **Paralleltextr** (Abbildung 2.11). Zellen, die bevorzugt in einer Richtung wachsen, besitzen in aller Regel parallele Fibrillen mit einer Orientierung senkrecht zur Wachstumsrichtung (→ S. 106). Spezielle Zellen mit dicken Primärwänden haben oft einen vielschichtigen Aufbau, **polylamellate Wand** (→ Exkurs 2.2).

Mittellamelle und Primärwände sind von **Plasmodesmen** durchzogen, die häufig in Gruppen vorkommen (primäre Tüpfelfelder; → Abbildung 2.11). Ein Plasmodesmos ist eine röhrenförmige Aussparung in der Zellwand von etwa 50 nm Durchmesser, die von Plasmamembran ausgekleidet ist (Abbildung 2.12). Auf der Innenseite der Wände setzt sich diese Auskleidung in den Plasmamembranen der aneinander grenzenden Zellen fort. Entlang des Plasmodesmenkanals ist in die Zellwand **Callose** (1,3- β -D-Glucan) eingelagert, ein Polymer, das z. B. auch bei Verwundung oder Infektion von der Zelle gebildet wird (→ S. 629). Plasmodesmen sind häufig von einem strangarti-

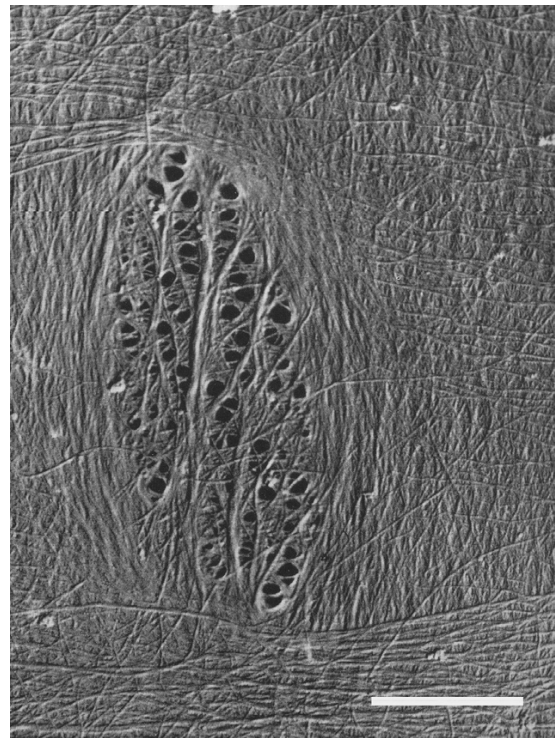


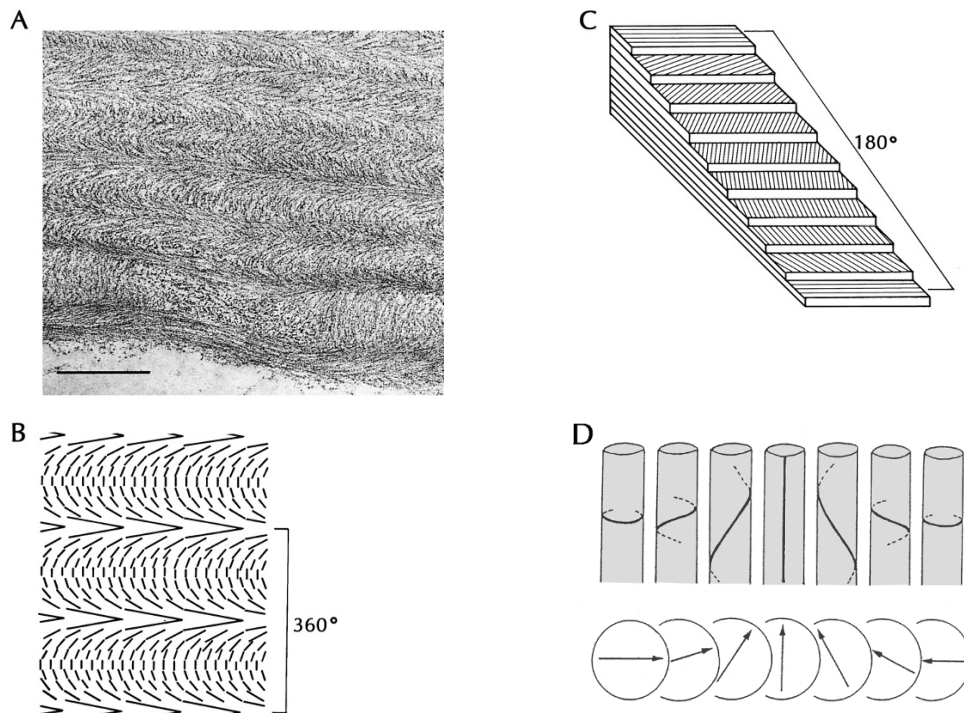
Abb. 2.11. Aufsicht auf die innere Oberfläche einer primären Zellwand. Objekt: Parenchymzelle aus der Koleoptile eines Haferkeimlings (*Avena sativa*). Man erkennt die Aussparungen für Plasmodesmen in einem ovalen Tüpfelfeld. Unten ist die jüngste Mikrofibrillenschicht mit ausgeprägter Paralleltextr sichtbar. Strich: 1 μ m. (Nach Böhrer 1958)

gen Gebilde längs durchzogen. Nach der vorherrschenden Auffassung steht der zentrale Plasmastrang (Desmotubulus), der einen Plasmodesmos durchquert, in offener Verbindung mit dem endoplasmatischen Reticulum der angrenzenden Zellen und ist frei passierbar für Moleküle kleiner als 1 kDa. Durch spezifische Signale können Plasmodesmen auch für Makromoleküle und Viren passierbar gemacht werden (→ S. 634). Diese symplastischen Verbindungselemente entstehen entweder als ausgesparte Plasmabrücken in der neugebildeten Zellwand bei der Zellteilung, **primäre Plasmodesmen**, oder werden nachträglich in den sich dehrenden Zellen unter Durchbrechung der Zellwände neu angelegt, **sekundäre Plasmodesmen**. Hierbei bilden die Nachbarzellen jeweils eine Hälfte, die beim Aufeinandertreffen fusionieren. Im Zuge der Zelldifferenzierung können Plasmodesmen auch wieder durch Ablagerung von Zellwandmaterial (Callose) unterbrochen werden, z. B. bei der Aus-

EXKURS 2.2: Rhythmisch gesteuerte Mikrofibrillenorientierung: Die helicoidale Zellwand

Die Architektur der Zellwand ist viel dynamischer, als dies auf den ersten Blick erscheinen mag. Bei jungen Zellen erfolgt die Ablagerung der Mikrofibrillen in der Ebene der Zellwand zunächst ohne Vorzugsrichtung. Später aufgelagerte Schichten besitzen hingegen meist parallel angeordnete Mikrofibrillen in einer festgelegten Richtung, z. B. senkrecht zur Hauptwachstumsrichtung der Zelle. Die Orientierung der Mikrofibrillen kann also präzise gesteuert werden. Dies wird besonders deutlich bei den Zellwänden bestimmter zuglasttragender Gewebe, z. B. bei Collenchym- oder Epidermiszellen. In Querschnitten zeigen diese Wände ein hochgeordnetes, periodisches Muster halbkreisförmiger Bögen, das zunächst schwer in ein räumliches Modell umsetzbar erscheint. Abbildung A zeigt dieses Muster an einem elektronenmikroskopischen Schnitt durch die epidermale Außenwand in der Wachstumszone eines Hypokotyls der Mungbohne (*Phaseolus radiata*; Strich: 0,5 μm). Genauere Untersuchungen ergaben, dass solche Bilder bei schräger

Schnittführung durch eine Abfolge von Wand-schichten mit regelmäßig geänderter Mikrofibrillenorientierung zustande kommen (Abbildung B, C). Gesteuert durch eine innere Uhr ändert die Zelle die Richtung der neu aufgelagerten Mikrofibrillen kontinuierlich mit einer konstanten Winkelgeschwindigkeit (Abbildung D). Bei den Epidermiszellen des Mungbohnenhypokotyls dauert ein Umlauf dieser Uhr (360°) weniger als 4 h. Durch dieses **helicoidale** Bauprinzip erhält die Zellwand ähnlich wie Sperrholz eine in allen Richtungen der Fläche gleich hohe Stabilität. Durch wachstumsstörende Eingriffe, z. B. osmotischen Schock oder Ethylenbehandlung, kann die Uhr angehalten oder verzögert werden, was sich in einem geänderten Mikrofibrillenmuster nieder schlägt. Ähnlich wie Jahresringe bei einem Baum kann also die helicoidale Zellwand chronologische Information speichern. (A nach Reis et al. 1985; B, C nach Neville und Levy 1985; D nach Roland et al. 1987)



differenzierung der Schließzellen (\rightarrow S. 275). Plasmodesmenmodelle sind für die Theorie des symplastischen Stoff- und Signaltransports zwischen Pflanzenzellen ebenso wichtig wie für die systemi-

sche Ausbreitung von Viren (\rightarrow S. 634). Es gibt Hinweise, dass die Durchlässigkeit von Plasmodesmen durch bestimmte Außenfaktoren (z. B. Druck, Licht) reguliert werden kann.

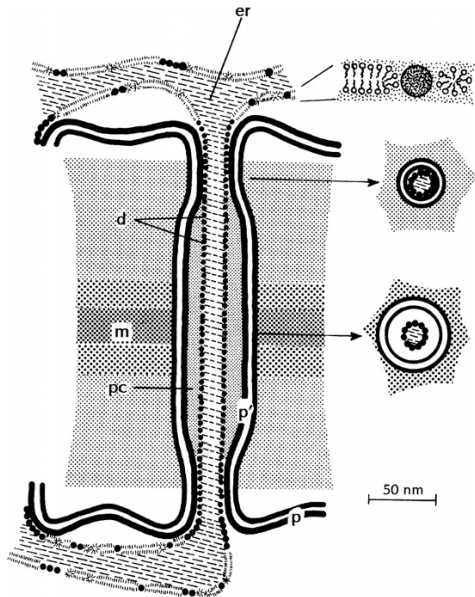


Abb. 2.12. Eine Interpretation der Ultrastruktur eines Plasmodesmos. Das Modell impliziert eine Kontinuität zwischen dem beiderseitigen endoplasmatischen Reticulum (ER) und dem Desmotubulus (zentraler Strang). Während das normale ER dem normalen Doppelschichtmodell einer Biomembran entspricht (→ Abbildung 2.3), soll die Membran des Desmotubulus ausschließlich aus globulären Proteinuntereinheiten bestehen. *d*, Desmotubulus; *er*, endoplasmatisches Reticulum; *p*, Plasmamembran; *p'*, Plasmamembran im Plasmodesmos; *pc*, Plasmodesmoshöhle; *m*, Mittellamelle zwischen den Zellwänden. (Nach Robards 1971)

2.2 Zellteilung

2.2.1 Cytokinese und Karyokinese

Die Vermehrung der Zellzahl im Organismus, **Zellproliferation**, durch mitotische Zellteilung, **Cytokinese**, ist besonders ausgeprägt während der Embryonalentwicklung, bleibt aber in speziellen Teilungsgeweben, den **Meristemen**, während der gesamten Lebensspanne einer Pflanze erhalten. Eine Zelle entsteht stets aus der Teilung einer Mutterzelle, wobei sich zunächst alle wesentlichen Zellbestandteile verdoppeln und das ganze System sich anschließend in zwei Hälften teilt, **Zellreplikation**. Mit dem Begriff **autosynthetischer Zellzyklus** bezeichnet man die Vorgänge zwischen einer Zellreplikation und der nächsten. Hierbei stehen in der Regel die Verdoppelung der DNA, der Chromosomen und des Zellkerns im Vordergrund. Diese Vorgänge bestimmen auch die Einteilung des Zellzy-

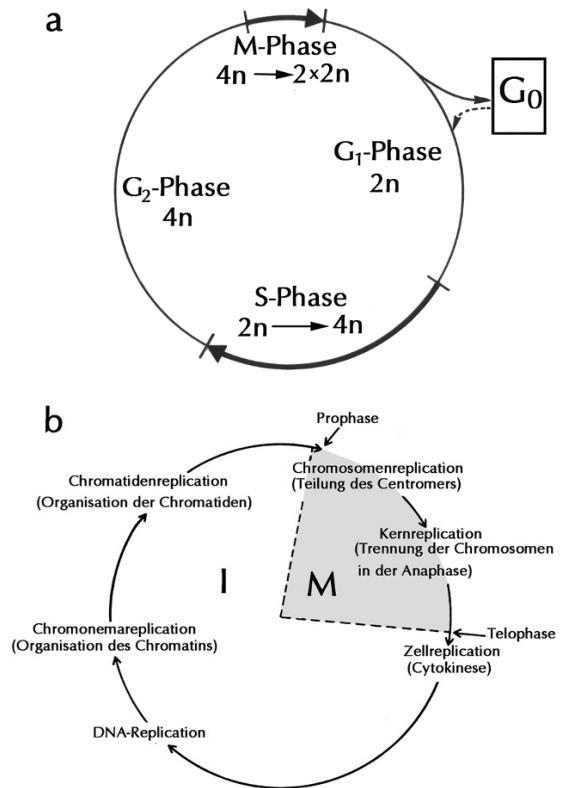


Abb. 2.13 a, b. Der mitotische Zellzyklus. **a** Einfaches Schema. Die **S-Phase** (DNA-Synthese) und die **M-Phase** (Mitose) sind durch eine präsynthetische **G₁-Phase** und eine postsynthetische **G₂-Phase** getrennt (G = gap). In der **G₀-Phase** befinden sich Zellen, die (zumindest vorübergehend) den Cyclus abgebrochen haben. Sie können unter dem Einfluss bestimmter Signale (z. B. Wundsignale) wieder in den Cyclus zurückkehren. Die Übergänge in die einzelnen Phasen verlaufen stets in der angegebenen Richtung und werden von Signalen (mitogene Faktoren, z. B. Auxin) gesteuert, wobei die Verweilzeit in den einzelnen Phasen stark variieren kann. In pflanzlichen Meristemen dauert ein Umlauf etwa 20–30 h, wovon die Mitose 1,5–3 h in Anspruch nimmt. Der Cyclus kann sowohl in der G₁- als auch in der G₂-Phase zeitweilig angehalten werden. **b** Die wesentlichen Ereignisse beim Zellzyklus. Die eigentliche Mitose (**M**) umfasst Veränderungen von Chromosomen, Nucleoli, Kernhülle und Teilungsspindel. Die Replikation der DNA und der Chromosomenproteine und die Vereinigung der Komponenten zum funktionellen Chromatin erfolgen in den Phasen G₁ + S + G₂, die auch als **Interphase (I)** zusammengefasst werden. Bei der Chromatidenreplikation entstehen zwei diskrete, in jeder Hinsicht gleiche Untereinheiten, die sich dann zu Beginn der Prophase zu den Tochterchromosomen kondensieren. Normalerweise folgt auf die Chromatidenreplikation eine Kondensierung („Aufspiralisierung“); die Bildung von Riesenchromosomen zeigt aber, dass die Chromatidenreplikation auch dann wiederholt erfolgen kann, wenn die Kondensierung der Chromatiden unterbleibt. Bei den Angiospermen desintegriert die Kernhülle in der späten Prophase; zur gleichen Zeit lösen sich die Nucleoli auf. (Nach Dyer 1976)

clus in verschiedene Phasen (Abbildung 2.13a). Wegen der großen Bedeutung des Kerngenoms erscheint diese Betonung gerechtfertigt. Man muss sich jedoch stets darüber im Klaren sein, dass der Zellcyclus neben dem besonders auffälligen Chromosomencyclus eine Reihe weiterer Prozesse einschließt (z. B. Kernhüllencyclus, Nucleolencyclus, Spindelyclus, Zellwandsynthesecyclus). Der Mechanismus der Integration der verschiedenen Cycles ist nicht klar; die vielen Beispiele für eine Entkoppelung der Teilprozesse (z. B. Endopolyploidie bei Hemmung des Spindelyclus mit Colchicin) deuten darauf hin, dass die Verknüpfung relativ locker ist.

Als **Mitose** bezeichnet man den lichtmikroskopisch beobachtbaren Vorgang der äqualen Kernteilung, **Karyokinese**, der zu zwei gleichwertigen Tochterkernen führt. Hierbei treten die kompakten Transportformen der Chromosomen in Erscheinung. Die Strukturänderungen („Spiralisierung“, „Entspiralisierung“) und Bewegungen der Chromosomen sowie die Ausbildung der Teilungsspindel bestimmen die Einteilung des Mitoseablaufs in **Prophase**, **Metaphase**, **Anaphase**, **Telophase** (Abbildung 2.13b). Die Prophase wird durch die Zusammenlagerung der corticalen Mikrotubuli zum **Präprophaseband** eingeleitet, das die Teilungsebene festlegt (Abbildung 2.14). Die Verdoppelung der chromosomalen DNA (identische Chromatidenreplikation) erfolgt **semikonservativ** während der **Interphase**. Die basischen Kernproteine, **Histone**, werden gleichzeitig mit der DNA synthetisiert, während die Vermehrung der übrigen Kernprote-

ine bevorzugt beim Übergang von der Interphase in die Prophase stattfindet. Die „Verpackung“ der DNA in Proteine (Bildung von Nucleosomen; → Abbildung 6.3) erfolgt so rasch, dass keine freie DNA zu beobachten ist.

In der Regel folgt auf die Kernteilung die Teilung des Cytoplasmas zwischen den Tochterkernen durch Einziehung einer neuen **Mittellamelle**. Die meisten Zellen einer Pflanze sind einkernig. **Polytänie** (Vervielfachung der DNA im Chromosom), **Polyplodie** (Vervielfachung der Chromosomen im Kern) und die Entstehung **mehrkerniger Zellen** (z. B. im Tapetum der Antheren) sind Abweichungen von dieser Regel, die zeigen, dass DNA-Replikation, Mitose und Cytokinese nicht notwendigerweise miteinander gekoppelt sind. Die Trennung der zukünftigen Tochterzellen beginnt mit der Ausbildung des **Phragmoplasten** und der Zusammenlagerung von pektinhaltigen Golgivesikeln in der Äquatorialebene zur **Zellplatte** (Abbildung 2.15). Durch laterale Fusion der Golgivesikel entstehen kontinuierliche Plasmamembranen der Tochterzellen und dazwischen die Mittellamelle, auf die später cellulosehaltige Zellwandschichten aufgelagert werden. Der Transport der Vesikel entlang von Mikrotubuli des Phragmoplasten ist ein aktiver Prozess, der unter ATP-Verbrauch von Motorproteinen getrieben wird. Einige dieser Proteine wurden als GTP-bindende Proteine (→ S. 97) mit Ähnlichkeit zu entsprechenden tierischen Proteinen identifiziert. Der genaue Ablauf der Teilprozesse bei der Bildung der neuen Zellwände ist noch wenig erforscht. Durch das Studium von bestimmten Mu-

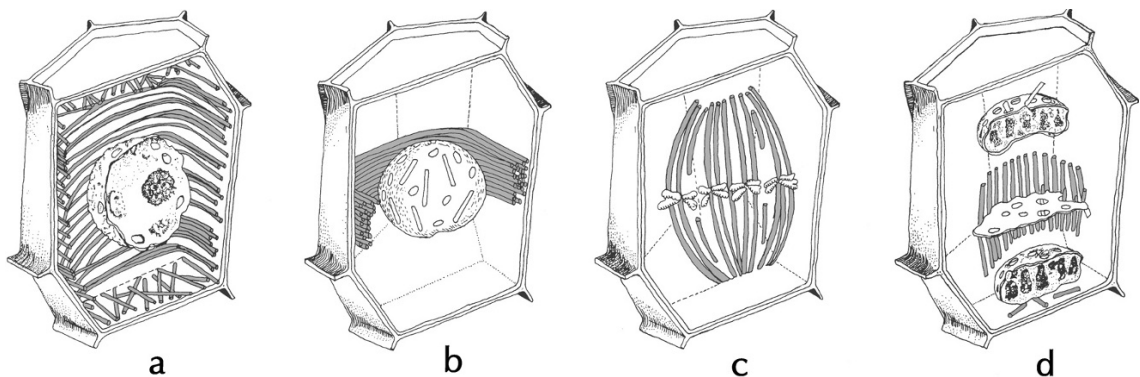


Abb. 2.14 a–d. Erscheinungsformen des Mikrotubulicytoskeletts in der Pflanzenzelle. **a** In der Interphasezelle dominieren die meist parallel orientierten **corticalen Mikrotubuli**, welche an der Innenseite der Plasmamembran ein korbartiges Geflecht bilden. **b** Bei der Einleitung der Mitose bildet sich ein **Präprophaseband** aus parallelen Mikrotubuli aus. **c** In der Metaphase der Mitose bilden die Mikrotubuli den **Spindelapparat**. **d** In der Telophase der Mitose ordnen sich Mikrotubuli zum **Phragmoplasten** an, in dem die Zellplatte gebildet wird. (Nach Goddard et al. 1994)

tanten weiss man, dass hierbei eine Reihe von regulatorischen Proteinen beteiligt ist. Mutationen in den Genen für diese Proteine bewirken Störungen der Cytokinese, z. B. verhindert bei *Arabidopsis* eine Mutation im Gen *KNOLLE* die ersten periklinen Zellteilungen im Proembryo und führt dadurch zu Missbildungen.

Die zwischen den Tochterzellen neu gebildeten Zellwände finden Anschluss an die Zellwand der Mutterzelle und werden dort fest verankert. Die später einheitlich erscheinende Primärwand der Zelle lässt nicht mehr erkennen, dass sie aus einem Mosaik einzelner, unabhängig voneinander entstandener Abschnitte besteht, die zu verschiedenen Zeiten im Verlauf von Zellteilungen angelegt wurden.

2.2.2 Regulation des Zellcyclus

In physiologischen Experimenten wurden Substanzen identifiziert, welche die Mitoseaktivität auslösen bzw. erhöhen. Mit Hilfe bestimmter Testsysteme, z. B. Gewebekulturen, lassen sich solche Substanzen nachweisen. Man entnimmt ein steriles Gewebestück aus dem Mark der Sprossachse einer

Pflanze (z. B. Tabak) und bringt es auf Nähragar (Agar mit Nährsalzen, Vitaminen und geeigneten Zuckern als C-Quelle). Es erfolgt kein Wachstum. Fügt man dann bestimmte Substanzen hinzu, z. B. die Hormone Auxin und Kinetin (→ Abbildung 18.6, 18.19), so stellt sich üppiges Wachstum ein. Die Richtung der Teilungsebenen ist aber nicht reguliert; es entsteht somit ein amorphes Gewebe, ein **Kallus**. Wenn die Zellen mechanisch getrennt werden, entsteht eine **Zellsuspensionskultur**, in der die Zellteilung in Gegenwart von Auxin und Cytokinin unvermindert weiter ablaufen kann. Es ist sehr wahrscheinlich, dass das **Auxin**, das im Testsystem bereits in sehr geringen Konzentrationen teilungsauslösend wirkt, auch in der Pflanze als Mitosehormon fungiert (→ S. 414). Neben Auxin ist ein **Cytokinin** (z. B. Kinetin) als weiteres Phytohormon für die Zellteilung notwendig. Diese hormonellen Substanzen steuern in noch nicht genau bekannter Art und Weise einzelne Abschnitte des Zellcyclus, wobei regulatorische Proteine, **Cycline**, beteiligt sind. Cycline aktivieren **Cyclin-abhängige Proteinkinasen (CDKs)** durch Bildung von Cyclin-CDK-Komplexen, die an bestimmten

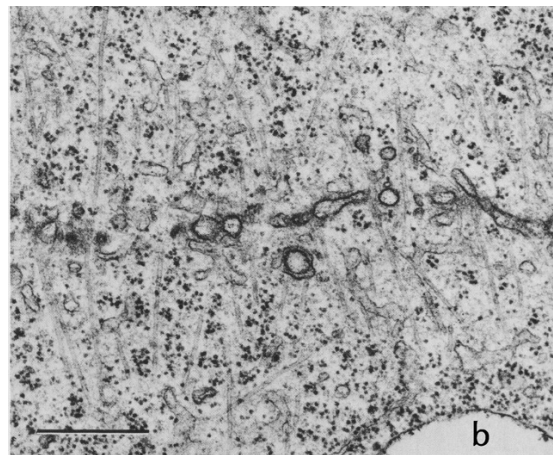
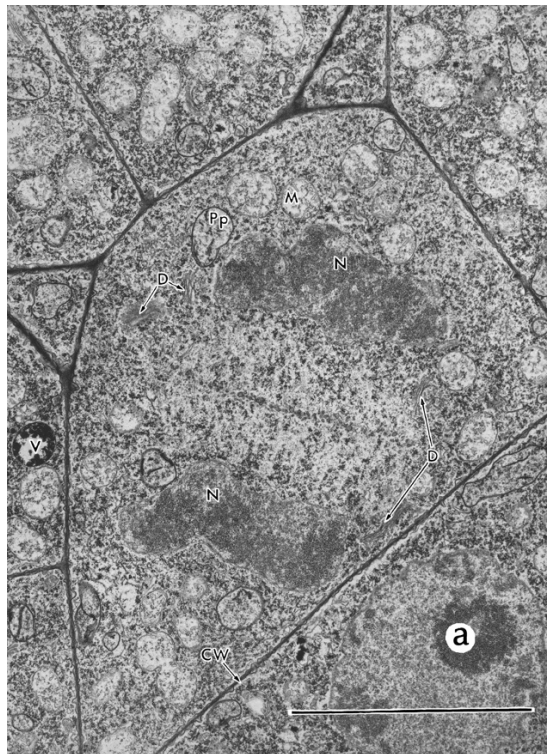


Abb. 2.15 a, b. Elektronenmikroskopische Schnitte durch eine sich teilende Zelle in der Telophase (**a**) und ein vergrößerter Ausschnitt, der die aus fusionierenden Golgive-sikeln entstehende Zellplatte zeigt (**b**). Der helle Bereich zwischen den Tochterkernen in **a** repräsentiert den Phragmoplasten, dessen senkrecht zur Teilungsebene verlaufende Mikrotubuli in **b** erkennbar sind. *N*, Nucleus; *M*, Mitochondrion; *D*, Dictyosom; *V*, Vacuole; *CW*, Zellwand; *Pp*, Proplastid. Objekte: **a** Sporogenes Gewebe von *Saintpaulia ionantha*. (Nach Ledbetter und Porter 1970; Strich: 5 μ m). **b** Wurzelspitze von *Phaseolus vulgaris*. (Nach Newcomb 1980; Strich: 0,5 μ m)

Kontrollpunkten des Cyclus fördernd eingreifen, vor allem bei den Übergängen $G_1 \rightarrow S$ und $G_2 \rightarrow M$ (\rightarrow Abbildung 2.13a). Daneben hat man inhibitorische Proteine (**CKIs**) identifiziert, welche die CDKs inaktivieren. Durch ein Wechselspiel solcher regulatorischer Proteine wird die Expression von Zellcyclusgenen gesteuert und damit u. a. entschieden, ob eine Zelle eine weitere Teilungsrunde durchläuft oder den Cyclus verlässt und in der G_0 -Phase zur Zelldifferenzierung übergeht. Unter dem Einfluss von Auxin und Cytokinin können Zellen wieder vom G_0 - in den G_1 -Zustand zurückkehren (\rightarrow Abbildung 18.20). In ruhenden Samen sind die meristematischen Zellen des Embryos in der G_1 -Phase (oder in G_1 und G_2) arretiert, von wo sie nach der Keimung den Zellcyclus weiter durchlaufen. Die Dauer der G_1 -Phase ist für die Teilungsaktivität im Meristem maßgebend; sie hängt entscheidend von der Expression bestimmter Cycline ab. Eine Überexpression dieser Cycline führt zu einer Verkürzung der G_1 -Phase und damit zu einer gesteigerten Zellteilungsrate (\rightarrow Exkurs 2.3). Auxin und Cytokinin bewirken in Zellkulturen eine erhöhte Produktion von CDKs; die Angriffsorte dieser mitogenen Hormone sind jedoch noch nicht bekannt.

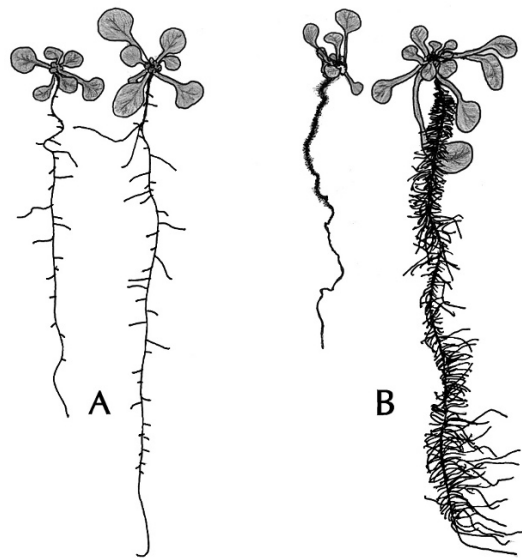
2.2.3 Determination der Teilungsebene

Die Lage der Teilungsebene ist bestimmt durch die Lage der Spindelpole: Die Zellplatte bildet sich in der durch die Lage des Präprophasebandes vorgegebenen Äquatorialebene senkrecht zur Spindelachse (\rightarrow Abbildung 2.14). Bei axial geformten Zellen erfolgt die Teilung meist senkrecht (seltener parallel) zur langen Zellachse. In den Fällen, in denen eine Zellpolarität nachweisbar ist (häufig erkennbar an einer sichtbaren Strukturasymmetrie der Mutterzelle; \rightarrow Abbildung 2.21a), fallen Polaritätsachse und Spindelachse zusammen. Die Lage der Teilungsebene ist also durch die Axialität bzw. Polarität der Mutterzelle determiniert, und zwar bevor sich die Mitosespindel ausbildet. In günstigen Fällen lässt sich zeigen, dass die Polaritätsachse bei Einzelzellen durch Außenfaktoren (z. B. Licht) festgelegt wird (\rightarrow Abbildung 2.21b). Bei kompakten Meristemen ist die Frage nach der Festlegung der Teilungsebene kaum analysiert, zumal die sich teilenden meristematischen Zellen oft keine ausgeprägte Axialität aufweisen.

Auch in den ausgewachsenen Zellen pflanzlicher Organe ist die Orientierung der Zellachsen und da-

EXKURS 2.3: Überexpression eines Zellcyclus-regulierenden Cyclins führt zu gesteigertem Wurzelwachstum

In Wurzeln von *Arabidopsis thaliana* (\rightarrow S. 142) konnte eine Cyclin-abhängige Proteinkinase (CDC 2) identifiziert werden, die durch das Cyclin CYC1 aktiviert wird. Zur Überprüfung der Rolle dieses Cyclins wurden transgene *Arabidopsis*-Pflanzen erzeugt, welche das CYC1-Gen, gekoppelt an einen wurzelspezifischen Promotor, im Wurzelmeristem stark überexprimieren. Dies führt zu einem erhöhten Spiegel an CYC1-Protein und zu einer Steigerung der Zellteilungsrate im Meristem. Als Folge dieses genetischen Eingriffs beobachtet man ein verstärktes Längenwachstum der Wurzel. Abbildung A zeigt eine transformierte Pflanze (rechts) neben einer nicht-transformierten Kontrollpflanze (links). Die Wirkung des erhöhten CYC1-Spiegels in der transformierten Pflanze tritt noch deutlicher hervor, wenn zusätzlich durch Auxin die Bildung von Seitenwurzeln stimuliert wird (Abbildung B). Diese Resultate zeigen, dass das CYC1-Protein ein begrenzender, und damit regulierender Faktor der Zellteilung im Wurzelmeristem ist. Ein Überangebot dieses Proteins beschleunigt den Zellcyclus und liefert damit mehr Zellen für das Wurzel-



wachstum, das aber weiterhin in geordneten Bahnen abläuft. (Nach Doerner et al. 1996)

mit die Lage der Teilungsebene nicht starr fixiert. Dies wird am Beispiel der induzierten Zellteilung bei der Wundheilung deutlich. Nach Verletzung einer Wurzel ändern sich die Achsenverhältnisse in den Wundrandzellen in der Weise, dass die corticalen Mikrotubuli nicht mehr senkrecht zur Längsachse, sondern parallel zur Wundoberfläche orientiert sind. Dies hat zur Folge, dass bei der einsetzenden Zellteilung die neuen Zellwände ebenfalls parallel zur Wundoberfläche, d. h. optimal für den Wundverschluss durch Zellproliferation eingezo-gen werden.

In diesem Zusammenhang sind experimentelle Befunde an Protoplasten bedeutsam, die sich nach Entfernung der Zellwand abkugeln und ihre Axialität verlieren (→ Abbildung 24.7). Wenn man solche Protoplasten in ein Agarmedium einbettet, bilden sie eine neue Zellwand und teilen sich unter Ausbildung zufallsmäßig ausgerichteter Trennwände. Lässt man eine gerichtete mechanische Kraft auf die Protoplasten einwirken, so wird dadurch die Orientierung der Teilungsebene mit einer Vorzugsrichtung parallel zum dehnenden Kraftvektor ausgerichtet. Ähnlich verhält sich auch eine axial komprimierte Kalluskultur. Diese Resultate zeigen, dass mechanische Kräfte eine wichtige Rolle bei der Orientierung der Zellteilungsebene besitzen, und zwar auch dann, wenn die mütterliche Zellwand nicht mehr vorhanden ist.

2.3 Zelldifferenzierung

Aus den Zellen, die aus dem Zellcyclus ausscheiden (Übergang $G_1 \rightarrow G_0$; → Abbildung 2.13a), entwickeln sich die verschiedenen Typen von Körperzellen, die wir in vielfach modifizierter Form in der vielzelligen Pflanze vorfinden (Abbildung 2.16). Das Verschiedenwerden von Zellen während der Entwicklung nennt man der Tradition folgend **Zelldifferenzierung**. Das Resultat der Zelldifferenzierung ist eine Vielzahl diskreter Zellphänotypen, die in hochgeordneter Form die verschiedenen Gewebe und Organe der Pflanze aufbauen. Allgemein verwendet man den Begriff der Differenzierung für die Überführung eines Zellphänotyps in einen anderen. Daher ist z. B. auch die embryonale Zelle als differenziert aufzufassen. Sie repräsentiert den spezifischen Differenzierungszustand eines funktionell für die Zellteilung spezialisierten Zellphänotyps. Für die Änderung des Differenzierungszu-

stands bei adulten Zellen verwendet man auch den Begriff **Umdifferenzierung**. Die gelegentlich vorkommende Umdifferenzierung einer adulten Zelle in eine embryonale Zelle nennt man auch **Reembryonalisierung**. Die zur Beschreibung des Differenzierungsgeschehens gebräuchliche Terminologie ist in Abbildung 2.17 zusammengestellt.

Grundsätzlich stellt sich die folgende Frage: Wie kann aus einer Keimzelle (Zygote, Spore) auf der Basis der gleichen genetischen Information die Mannigfaltigkeit an Zelltypen entstehen, die in der vielzelligen Pflanze zu einer funktionellen Einheit zusammengefasst sind? Auf diese zentrale Frage der Entwicklungsphysiologie gibt es bis heute noch keine umfassende Antwort. Wir können zwar die Differenzierung von Zellen sehr detailliert auf der feinstrukturellen und biochemischen Ebene beschreiben; die auslösenden Signale, ihre Entstehung und ihr Zusammenwirken sind jedoch noch weitgehend unbekannt. Der unscharfe Begriff „Milieu“ (→ Abbildung 2.16) ist eine Metapher, die diesen Sachverhalt treffend zum Ausdruck bringt. Bei der Beantwortung dieser Frage müssen wir davon ausgehen, dass die Vermehrung der Zellen über mitotische Teilungen erfolgt. Dies bedeutet, dass zumindest die im Zellkern deponierte genetische Information der Mutterzelle streng **äqual** auf die Tochterzellen verteilt wird. Die durch Mitosen erzeugten Nachkommen einer Zelle bilden eine Abstammungsreihe oder **Zelllinie**. Da bei Pflanzen, im Gegensatz zu Tieren, die Zellen im Organismus nicht wandern

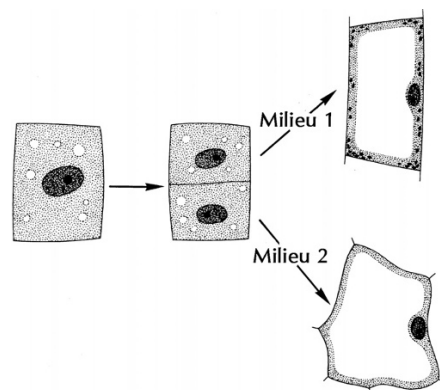


Abb. 2.16. Morphologisch äquale Teilung einer embryonalen Zelle aus einem Blattprimordium gefolgt von **Zelldifferenzierung**. Die verschiedenartigen Phänotypen der Tochterzellen (Assimilationsparenchymzelle bzw. Epidermiszelle) sind darauf zurückzuführen, dass verschiedenartige Faktoren auf die Tochterzellen einwirken (*Milieu 1* bzw. *Milieu 2*).

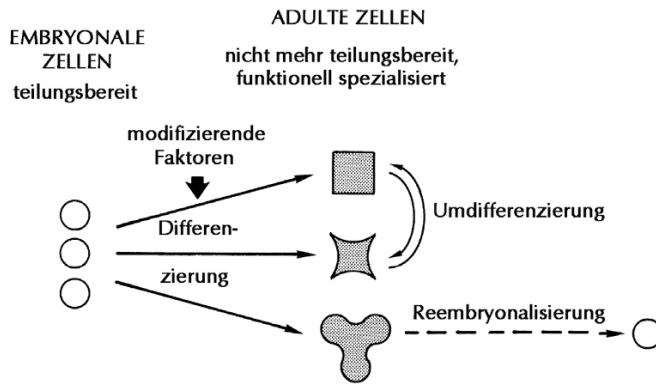


Abb. 2.17. Schema zum Begriff Differenzierung (Zelldifferenzierung). Embryonale, teilungsbereite Zellen gehen durch den Prozess der *Differenzierung* (unter dem Einfluss *modifizierender Faktoren*) in adulte, nicht mehr teilungsbereite Zellen mit distinkt verschiedenen morphologischen und funktionellen Eigenschaften über (diskrete Zellphänotypen). Auch adulte, differenzierte Zellen können unter bestimmten Bedingungen ihre phänotypische Ausprägung ändern (*Umdifferenzierung*) oder zum embryonalen Zustand zurückkehren (*Reembryonalisierung*). Auch dieser Schritt ist als Differenzierungsprozess aufzufassen. Das Gegenteil von „differenziert“ ist „gleichartig“, nicht „embryonal“.

können, kann man die Zelllinien im Prinzip durch die räumliche Anordnung der Zellen erschließen. Diese **klonale Analyse** der Zellabstammung wird erheblich erleichtert, wenn die Ausgangszelle durch eine spontane oder experimentell erzeugte Mutation in einem für die Entwicklung unwichtigen Gen markiert ist und daher die Nachkommen von ihren Nachbarn phänotypisch unterscheidbar sind (z. B. durch das Fehlen oder die Bildung eines Farbstoffs). Auf diese Weise lässt sich die genealogische Abfolge der Nachkommen einer Zelle und ihr Entwicklungsschicksal vor dem Hintergrund des restlichen Gewebes eindeutig verfolgen.

Embryonale Zellen sind *per definitionem* **omnipotent** (= totipotent), d. h. sie besitzen noch die Fähigkeit, alle anderen Zelltypen aus sich hervorgehen zu lassen. Sie werden daher auch als **Stammzellen** bezeichnet. Die Meristeme am Spross- und Wurzelapex der Pflanze enthalten solche Stammzellen (→ S. 389). Im Verlauf der weiteren Entwicklung werden die Abkömmlinge dieser Zellen in verschiedene Differenzierungsbahnen gelenkt, wobei unter dem Einfluss „modifizierender Faktoren“ unterschiedliche (oft überlappende) Bereiche der genetischen Information abgelesen und in entsprechende Merkmale umgesetzt werden. Hierbei interessiert die Frage, zu welchem Zeitpunkt das Entwicklungsschicksal einer Zelle festgelegt wird und wie stabil diese Festlegung ist. Mit anderen Worten: Wann und wie dauerhaft wird die Omnipotenz der Zellen bei ihrer Differenzierung eingeschränkt? Wir wissen aus vielen experimentellen Untersuchungen, z. B. mit Hilfe der klonalen Analyse von Zelllinien, dass pflanzliche Zellen in vielen Fällen eine erstaunlich hohe **Entwicklungsplastizität** besitzen. Darunter versteht man die Tatsache, dass der Differenzierungszustand zu keinem Zeit-

Wie kommt es zur Differenzierung verschiedener Zellphänotypen bei gleicher genetischer Information?

Das folgende, im Detail hypothetische Konzept stützt sich vor allem auf die Analyse von Entwicklungsmutanten, bei denen der Ausfall bestimmter Regulatorgene zu distinkten Änderungen der Zelldifferenzierung führt.

- Die genetische Information der Zelle gliedert sich in die für Stoffwechselproteine codierenden **Arbeitsgene** und die übergeordneten **Regulatorgene**, welche den Aktivitätszustand der Arbeitsgene steuern.
- Auf der Ebene der Regulatorgene sind auch die spezifischen **Muster** für die in den verschiedenen Zellphänotypen einer Pflanze aktiven Arbeitsgene einprogrammiert.
- Die Realisierung der verschiedenen Programme erfolgt durch „modifizierende Faktoren“ (z. B. Hormone, Licht, Einflüsse von Nachbarzellen), welche von der Zelle über Rezeptoren perzipiert und in molekulare Steuersignale umgesetzt werden. Diese Signale rufen bestimmte Genaktivitätsprogramme aus dem Programmspeicher ab, die sich in entsprechenden Proteinmustern niederschlagen.
- Unterschiedliche Proteinmuster – und damit unterschiedliche Zellphänotypen – ergeben sich, wenn
 1. „modifizierende Faktoren“ auf gleichartige Zellen in unterschiedlicher Weise einwirken, oder
 2. es zu Wechselwirkungen zwischen Genprogrammen kommt mit der Folge, dass ein bestimmter „modifizierender Faktor“ in verschiedenen Zellen unterschiedlich wirksam wird.

punkt irreversibel festgelegt wird, sondern unter dem Einfluss veränderter „modifizierender Faktoren“ in einen anderen Differenzierungszustand überführt werden kann (**Umdifferenzierung**; → Abbildung 2.17). Dieser Sachverhalt wird bei der Embryonalentwicklung der Blütenpflanzen genauer beleuchtet (→ S. 384). Im Folgenden sollen exemplarisch zwei adulte Zellphänotypen näher untersucht, und dabei einige wichtige Eigenschaften adulter Zellen behandelt werden.

Die Assimilationsparenchymzelle (→ Abbildung 1.8). Die Differenzierung einer embryonalen Zelle in eine photosynthetisch aktive Zelle des Assimilationsgewebes im Blatt ist mit einer starken Volumenzunahme durch Zellwandwachstum verbunden. **Zellwachstum** durch plastische Dehnung der Zellwand ist fast stets eine Begleiterscheinung der Zelldifferenzierung (→ S. 101). Hierbei wird, anders als bei tierischen Zellen, der plasmatische Anteil des Zellvolumens nicht erheblich vergrößert. Der neu hinzukommende Raum wird vielmehr durch eine Ausdehnung der **Zentralvacuole** ausgefüllt, welche durch Verschmelzen der bereits in der embryonalen Zelle vorliegenden, kleinen Vacuolen entsteht (→ Abbildung 5.1). Das Protoplasma bildet in diesem Stadium nur noch einen dünnen, von Plasmamembran und Tonoplast begrenzten Wandbelag (→ Abbildung 2.2).

Der in der Vacuole vorliegende **Zellsaft** ist eine konzentrierte Lösung von Ionen und organischen Molekülen, deren hohe osmotische Konzentration zusammen mit der reissfesten, elastisch dehnbaren Zellwand für die Ausbildung des Turgordrucks verantwortlich ist (→ S. 55). Außerdem übernimmt die Vacuole in der ausgewachsenen Zelle die Aufgaben eines **lytischen Kompartiments**, d. h. diejenigen Funktionen, die in der tierischen Zelle von den Lysosomen wahrgenommen werden. Der saure Zellsaft (pH 4–5) enthält lytische Enzyme (z. B. Proteinasen, Glycosidasen, Phosphatasen, Nucleasen), deren pH-Optima in der Regel im sauren Bereich liegen. Mit Hilfe dieser Enzyme können viele Moleküle nach ihrer Einschleusung in die Vacuole abgebaut werden. Darüber hinaus dient dieses Kompartiment zur Ablagerung von löslichen Speicherstoffen (z. B. Saccharose und Aminosäuren), Farbstoffen (z. B. Anthocyan) und von toxischen Stoffwechselprodukten, welche die Pflanze wegen des Fehlens einer aktiven Exkretion durch „Inkretion“ aus dem Protoplasma entfernen muss. Die Konzentration des Zellsafts an gelösten Teilchen

liegt bei $0,2\text{--}0,6\text{ mol} \cdot \text{l}^{-1}$. Dies entspricht einem osmotischen Druck von $0,5\text{--}1,5\text{ MPa}$.

Im Protoplasma der ausgewachsenen Assimilationsparenchymzelle findet man im Prinzip alle jene Organellen und Partikel, die wir bereits bei der meristematischen Zelle kennengelernt haben. Im Zuge der Zelldifferenzierung finden jedoch erhebliche strukturelle und funktionelle Veränderungen statt. Die Entwicklung der Zellorganellen wird daher in einem eigenen Kapitel behandelt (→ S. 158). An dieser Stelle sollen lediglich einige weitere, wesentliche Unterschiede zwischen der embryonalen und der ausgewachsenen Zelle kurz zusammengefasst werden. Im Cytoplasma der ausgewachsenen Zelle ist die Ribosomendichte und damit auch die Proteinsynthese deutlich verringert. Der nun nicht mehr kugelige, sondern linsenförmige Zellkern ist kleiner und weniger aktiv. Auch die Nucleoli, die Bildungsorte der ribosomalen RNAs, sind entsprechend geschrumpft. Die auffälligsten Veränderungen zeigen die Plastiden. Aus den kleinen Proplastiden ($<1\text{ }\mu\text{m}$) sind große **Chloroplasten** (etwa $5\text{ }\mu\text{m}$) entstanden, welche den Photosyntheseapparat der Zelle beherbergen (Abbildung 2.18). Zusammen mit den Chloroplasten tritt in der Assimilationsparenchymzelle eine spezielle Modifikation der Peroxisomen auf, das **Blattperoxisom** (→ S. 164). Demgegenüber zeigen die Mitochondrien beim Übergang zur ausdifferenzierten Zelle meist keine massiven

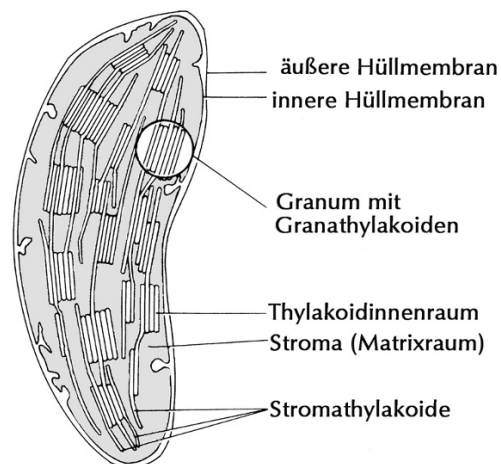


Abb. 2.18. Strukturmodell eines Chloroplasten aus dem Assimilationsgewebe einer höheren Pflanze. Das Modell beruht auf elektronenmikroskopischen Studien (→ Abbildung 8.6) an Längsschnitten durch Chloroplasten. Das Modell betont den Gesichtspunkt, dass der Innenraum der Thylakoide vom Matrixraum völlig getrennt ist. (Nach Trebst und Hauska 1974)

Veränderungen. Dies ist verständlich, da der in ihnen kompartimentierte Atmungsstoffwechsel ein essenzielles Element aller Zellen darstellt und daher keine tiefgreifenden Umgestaltungen im Zusammenhang mit der Zelldifferenzierung erfährt.

Die aus Cellulose und Matrixpolysacchariden aufgebaute Zellwand der adulten Zelle muß trotz ihrer hohen mechanischen Belastbarkeit als relativ lockeres Maschenwerk aufgefasst werden, das große Mengen von teils gebundenem, teils frei beweglichem Wasser enthält. Der für Wasser zugängliche Anteil des Zellwandvolumens liegt bei etwa 35 %. Permeabilitätsmessungen an Primärwänden haben ergeben, dass globuläre Partikel bis zu 7 nm Durchmesser in den Hohlräumen dieses Maschenwerks frei beweglich sind; dies entspricht bei globulären Proteinen einer Teilchenmasse von etwa 60 kDa. Die Poren der Zellwand sind also sehr viel größer als der Durchmesser von Teilchen wie z. B. H_2O (0,2 nm), hydratisiertem K^+ (0,35 nm) oder Saccharose (1,5 nm). Der Protoplast ist somit von einer geschlossenen Wassermasse umgeben, mit der sich an der Plasmamembran ein Diffusionsgleichgewicht bezüglich Wasser ausbildet. Aufgrund ihres hohen Gehalts an beweglichem Wasser ist die Zellwand ein Transportraum für niedermolekulare, wasserlösliche Substanzen. Man spricht in diesem Zusammenhang vom **freien Diffusionsraum** der Zellwand und meint damit denjenigen Volumenanteil, der von Wasser und kleinen ungeladenen Molekülen (z. B. Zuckermolekülen) frei erreichbar ist. Für geladene Moleküle und anorganische Ionen gilt dies nicht, da die Zellwandmatrix selbst geladene Gruppen („Ankerionen“) an Proteinen und glucuronsäurehaltigen Polymeren trägt, welche mit gelösten Ionen in Wechselwirkung treten. Insgesamt besitzt die Zellwand aufgrund ihres Gehalts an polyanionischen Pektinen eine negative Nettoladung und kann daher erhebliche Mengen an Kationen unter Ausbildung eines Donnanpotentials (\rightarrow S. 63) reversibel binden („Austauschadsorption“). Dies ist die Ursache dafür, dass die Konzentration an Kationen in der wässrigen Phase der Zellwand scheinbar höher sein kann, als die Konzentration an elektrisch neutralen Molekülen. Man spricht daher auch von einem **apparent freien Diffusionsraum** für Ionen und schließt darin die Wechselwirkungen mit Ankerionen der Zellwand mit ein. In der englischsprachigen Literatur werden oft folgende Begriffe verwendet: *water free space* (WFS) + *Donnan free space* (DFS) = *apparent free space*

- In der ausgewachsenen Zelle ist die Zellwand noch **elastisch**, aber nicht mehr **plastisch** dehnbar.
- **Zellgröße** und **Zellform** werden durch die Zellwand festgelegt.
- In einem pflanzlichen Gewebe kann man grundsätzlich zwei Räume unterscheiden: 1. die Gesamtheit der Protoplasten einschließlich der sie verbindenden Plasmodesmen = **Symplast** und 2. die Gesamtheit der extraprotoplasmatischen Räume = **Apoplast**.
- Der Apoplast enthält die Zellwände, welche den Symplast als „Außenwelt“ umgeben. Der Apoplast ist ein **Diffusionsraum** für Wasser und kleine bis mittelgroße Moleküle. Dieser kann durch lokale Einlagerung von Lignin und/oder Suberin in die Zellwände begrenzt werden.

(AFS). Für Anionen ist der apparente freie Diffusionsraum wegen der Abstoßungskräfte zwischen negativen Ladungen kleiner als für Anelektrolyte. Der kontrollierte Austausch von Molekülen (z. B. Photosyntheseprodukten) zwischen Protoplasma und Zellwandraum ist bei Assimilationszellen von zentraler Bedeutung.

Die verholzte Pflanzenzelle. In den meisten parenchymatischen Zellen behält die Zellwand auch im adulten Zustand den Charakter einer elastisch dehnbaren Primärwand mit den im vorigen Abschnitt geschilderten Eigenschaften als freier Diffusionsraum. In jenen Zellen, welche im Zuge der Differenzierung Festigungsgewebe bilden, wird nach Beendigung des Wachstums auf die primäre Zellwand eine oft mehrschichtige **Sekundärwand** aufgelagert. Diese enthält gegenüber der Primärwand einen erhöhten Anteil an Cellulose (50–90 %) und zusätzliche Matrixkomponenten, welchen der Wand eine hohe Stabilität bei verminderter Elastizität verleihen. In Speichergeweben von Samen, z. B. im Endosperm oder in Speicherkotyledonen, treten oft sekundär verdickte Zellwände auf, welche hauptsächlich aus **Galactomannanen** (1,4- β -verknüpfte Mannosylketten mit 1,6- α -gebundenen Galactosylresten) oder **Glucomannanen** bestehen. Diese Hemicellulosepolymere werden während der Samenreife abgelagert und nach der Keimung durch extraprotoplasmatische Enzyme wieder abgebaut; sie sind also als Kohlenhydratspeichermoleküle anzusprechen (\rightarrow S. 237).

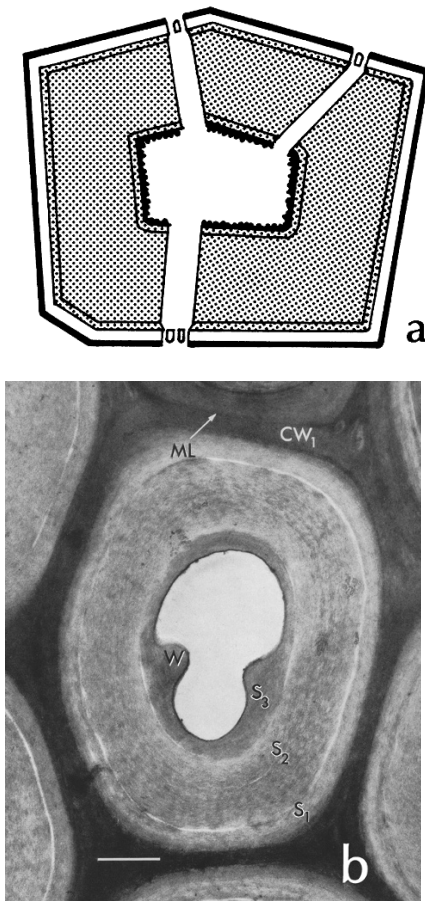


Abb. 2.19 a,b. Querschnitt durch die Wand einer Holzfasierzelle. **a** Die Schichtenfolge in der Zellwand von außen nach innen: Mittellamelle (schwarz), Primärwand (weiß), Sekundärwand (punktirt). In der Wand sind drei Tüpfelkanäle zu erkennen. Die gesamte Wand ist bei diesem Zelltyp mit Lignin inkrustiert. (Nach Kleinig und Sitte 1999). **b** Elektronenmikroskopischer Querschnitt durch eine Holzfasierzelle aus dem Stamm der Eibe (*Taxus canadensis*). CW₁, Primärwand; ML, Mittellamelle. In der Sekundärwand lassen sich folgende Schichten unterscheiden: Außen eine dünne Übergangsschicht (S₁), meist mit flacher Schraubentextur; die massive Hauptschicht mit mehr oder weniger steiler Schraubentextur (S₂); innen die dünne, aber besonders resistente Tertiärlamelle (S₃) mit wieder flacher Schraubentextur. Der S₃-Lamelle ist innen eine Warzenschicht (W) aufgelagert. Der Protoplast ist in dieser (abgestorbenen) Zelle nicht mehr vorhanden. Strich: 1 µm. (Nach Ledbetter und Porter 1970)

Die entscheidenden Voraussetzungen für die Evolution der Landpflanzen waren zwei physiologische Erfindungen. Die **Synthese des Lignins** und die **Inkrustation von Zellwänden mit Lignin**, die sogenannte **Verholzung**. Die dem Wasserfernttransport und der Festigung des Vegetationskörpers dienenden Zellen (Tracheenelemente, Tracheiden,

Holzfasern) bilden nach Abschluß des Zellwachstums eine Sekundärwand aus, die neben Cellulose, Pektinen und Hemicellulosen einen erheblichen Ligninanteil enthält (20–35 %). Auch Mittellamelle und Primärwand lagern Lignin ein. Die auf diese Weise „verholzten“ Wände statten die Zellen mit einer extrem hohen Zug- und Bruchfestigkeit aus, wobei die Elastizität zum Teil erhalten bleibt. Die hohe Stabilität der lignifizierten Zellwand macht den Turgordruck als stabilisierendes Element der Zelle entbehrlich. Die Unbenetzbarkeit durch Wasser ist ein weiteres Charakteristikum ligninhaltiger Wände. Sie verlieren daher die Eigenschaft als freier Diffusionsraum. Derartige Zellen eignen sich besonders gut als Festigungselemente und als Leitelemente für den Wasserfernttransport der Landpflanzen. Als Prototyp einer lignifizierten Zelle ist in Abbildung 2.19 eine Holzfasierzelle dargestellt.

Lignin ist ein amorphes, isotropes Mischpolymerisat, das im wesentlichen aus drei monomeren Bausteinen, den sekundären Phenylpropanen (Monolignolen) **Cumaryl-**, **Coniferyl-** und **Sinapylalkohol** aufgebaut ist (Abbildung 2.20). In geringen Mengen kommen aber auch die entsprechenden Zimtsäuren und Zimtaldehyde vor. Die bekannte Rotfärbung des Holzes mit Phoroglucin/HCl geht beispielsweise auf Zimtaldehyde zurück. Die Zusammensetzung des Lignins variiert bei den verschiedenen Pflanzengruppen erheblich. Zwar findet man stets alle drei Bausteintypen, aber in unterschiedlicher Relation: Laubholzlignin weist einen hohen Sinapylanteil auf, während das Lignin der Nadelhölzer überwiegend aus Coniferylbausteinen besteht. Die Biosynthese des Lignins aus den Monolignolen in der Zellwand wird in Kapitel 16 ausführlich behandelt.

Neben der Einlagerung von Lignin besitzt die höhere Pflanze weitere Möglichkeiten zur Herabsetzung der Permeabilität der Zellwand für Wasser und andere Moleküle (z. B. CO₂). Die **Cuticula**, welche die Epidermis aller Sprossorgane überzieht, kommt durch Imprägnierung der äußeren Wandschichten mit **Cutin** zustande, einem makromolekularen Material, das aus einer Mischung von Hydroxyfettsäuren, Fettsäureestern und Phenolen besteht. Diese Moleküle bilden durch esterartige Verknüpfung eine hydrophobe Matrix, die zudem noch außen mit einer wasserabweisenden Wachsschicht bedeckt ist. Im Caspary-Streifen der Wurzelendodermis (→ Abbildung 1.10) und in verkorkten Zellen wird ein ähnlicher Isolationseffekt durch die Einlagerung

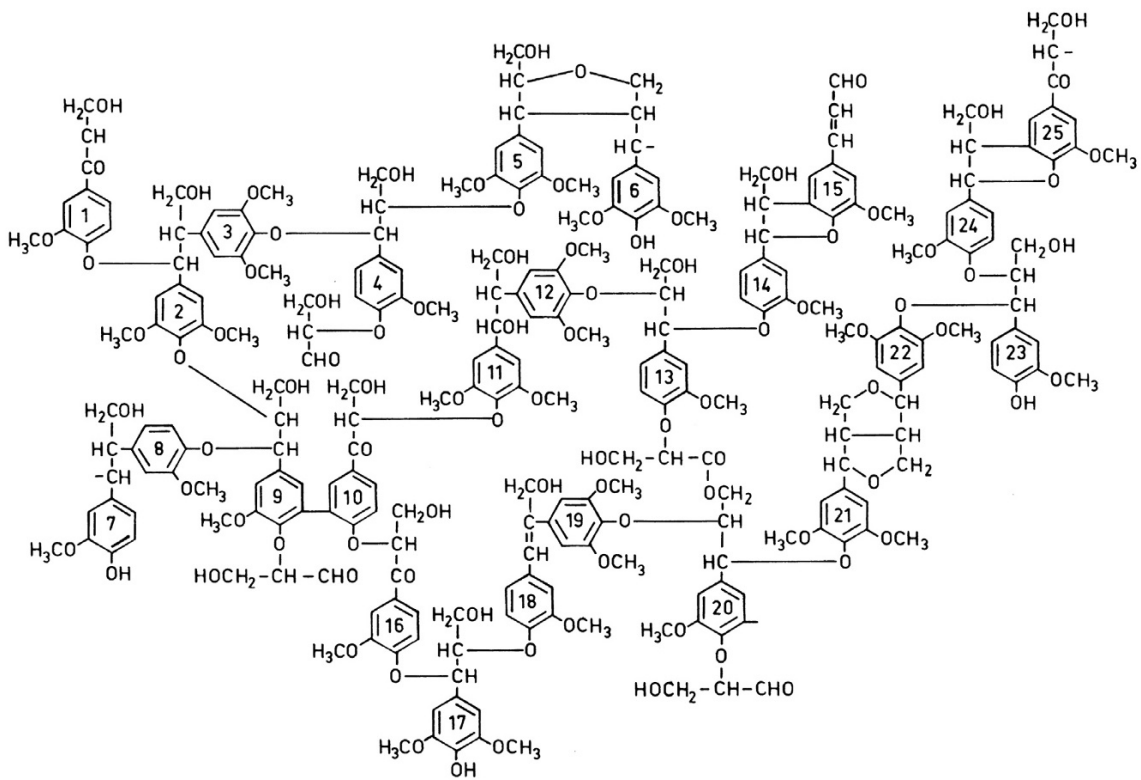


Abb. 2.20. Ein Konstitutionsschema für Buchenholzlignin. Das Schema zeigt einen repräsentativen Ausschnitt mit 25 C₉-Einheiten (Monolignole) aus einem etwa 10- bis 20mal größeren „Molekül“, in dem die 10 Verknüpfungsarten der Monomere zufallsmäßig verteilt sind. Die Konstitution lässt sich durch die oxidative Kupplung eines Gemisches aus 14 Molekülen Coniferylalkohol, 10 Molekülen Sinapylalkohol und 1 Molekül 4-Cumarylalkohol erklären, wobei 59 Wasserstoffatome entfernt und 11 Moleküle Wasser addiert wurden. Eine Verknüpfung mit Zellwandpolysacchariden wäre z. B. an den C₉-Einheiten Nr. 6, 7 oder 25 möglich. (Nach Weissenböck 1976)

von **Suberin** und **Lignin** in die Zellwand erzielt. Suberin unterscheidet sich vom Cutin vor allem durch einen höheren Gehalt an langkettigen Dicarboxylsäuren und ligninähnlich verknüpften Phenolen. In verkorkten Zellwänden treten dicke Schichten alternierender Suberin- und Wachslamellen auf. In diesem Zusammenhang muss schließlich auch noch das **Sporopollenin** erwähnt werden, ein strukturell noch nicht genau aufgeklärtes, phenolhaltiges Polymer, das der Exine der Pollenkornwand (Sporoderm) ihre außergewöhnlich hohe chemische Widerstandsfähigkeit verleiht.

2.4 Zell- und Organpolarität

Die meisten ausdifferenzierten Zellen einer Pflanze sind im Gegensatz zu den isodiametrischen Meristemzellen axial gestaltet, d. h. sie zeigen mehr oder

minder ausgeprägte Längenunterschiede in den drei Richtungen des Raumes. Der einfachste Fall axialer Zellen sind die säulenförmigen Parenchymzellen im Cortexgewebe der Wurzel, bei denen die Längsachse um ein Vielfaches länger ist als die Querachsen (→ Abbildung 17.17). Dieses Beispiel zeigt, dass ein direkter Zusammenhang besteht zwischen Gestalt und räumlicher Orientierung einer Zelle im Organ. Die hier sichtbare **Axialität** darf nicht verwechselt werden mit einem anderen Phänomen, das bei axial geformten Zellen und Organen oft auftritt, der **Polarität**. Darunter versteht man den Sachverhalt, dass die Hauptachse eines Systems zwei ungleiche Enden (Pole) besitzt; sie wird dadurch zur **Polaritätsachse**. Bei allen Organismen gibt es ein Oben und Unten, oft auch ein Vorne und Hinten. Bei Pflanzen ist besonders die Orientierung in Oben (Spross) und Unten (Wurzel) augenfällig. Diese Polarität lässt sich in der Em-

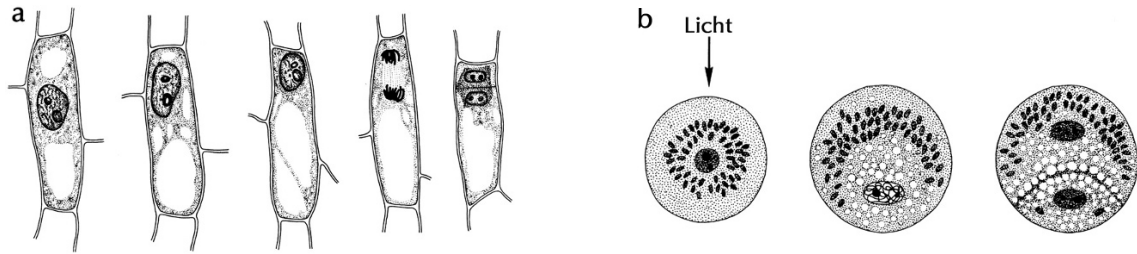


Abb. 2.21 a, b. Die Zellpolarität als Grundlage für die inäquale Zellteilung. **a** Inäquale Teilung bei der Bildung einer Spaltöffnungsmutterzelle aus einer Epidermiszelle im jungen Blatt der Küchenzwiebel (*Allium cepa*). Die polare Organisation des Protoplasmas lässt sich bereits vor der Teilung erkennen (*links*) (Nach Büning 1958). **b** Die für die inäquale, erste Teilung der Schachtelhalm(*Equisetum*)-Spore maßgebliche Polaritätsachse wird durch einseitige Belichtung festgelegt. Die kleinere, das Rhizoid bildende Zelle entsteht an der Stelle der Mutterzelle, wo am wenigsten Licht absorbiert wird.

bryonalentwicklung bis zur Zygote zurückverfolgen, deren erste, **inäquale**, Teilung die Polaritätsachse der Pflanze festlegt (→ Abbildung 17.13). Solche inäqualen Teilungen sind auch im weiteren Verlauf der Entwicklung für die Bildung somatisch ungleicher Tochterzellen verantwortlich, z. B. bei der Bildung von Siebröhren/Geleitzellenkomplexen oder Spaltöffnungsmutterzellen (Abbildung 2.21a).

Bei der höheren Pflanze bestimmt die Lage der Eizelle im Embryosack die Polarität; diese wird also der Zelle von ihrer Umgebung aufgeprägt. Bei frei beweglichen Zellen determinieren meist gerichtete Umweltfaktoren die Polaritätsachse, z. B. orientiert sich die inäquale Teilung der Sporen des Schachtelhalmes (*Equisetum*) an der Lichtrichtung. Bei der Keimung der ursprünglich kugelsymmetrischen Spore beobachtet man zunächst eine polare Verlagerung von Kern, Plastiden und Mitochondrien, gefolgt von einer inäqualen Zellteilung (Abbildung 2.21b). Die auf der lichtabgewandten Seite entstehende, kleinere Tochterzelle liefert später das Rhizoid des Sporenkeimlings. Bei keimenden Zygoten des Sägerangs (*Fucus*) konnte man zeigen, dass die Ausrichtung der Polaritätsachse bei der Rhizoidbildung von der Polarisierung des Lichts abhängt (→ Exkurs 2.4).

Die polaren Eigenschaften von Organen und Organismen sind das Resultat der Polarität von Zellen. Die Organpolarität (und damit auch die Zellpolarität) ist in der Regel sehr stabil. Ein klassisches Beispiel für stabile Organpolarität, das bereits Vöchting 1878 beschrieben hat, zeigt Abbildung 2.22. Ein Stück eines entblätterten, diesjährigen Weidenzweigs regeneriert unter günstigen Bedingungen Sprosse am morphologisch apikalen Ende und

Wurzeln am morphologisch basalen Ende, unabhängig von der Orientierung zur Schwerkraft. Wird das Stück Weidenzweig in mehrere Teile zerschnitten oder in der Mitte geringelt, so wird jeder der

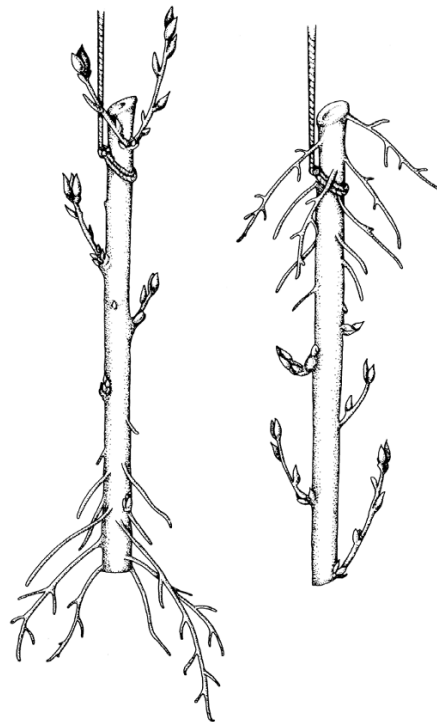


Abb. 2.22. Organpolarität bei den Regenerationsleistungen eines Weidenzweiges (*Salix spec.*) im Dunkeln. *Links*: Ein Stück Weidenzweig bei normaler Orientierung, aufgehängt in feuchter Luft. *Rechts*: Ein entsprechendes Stück in inverser Lage zur Schwerkraft. Das morphologisch basale Ende (Wurzelpol) bildet Wurzelregenerate, das morphologisch apikale Ende (Sprosspol) bildet Sprosse. Die gravitropische Orientierung der Regenerate richtet sich jeweils nach der Schwerkraft. (Nach Pfeffer 1904)

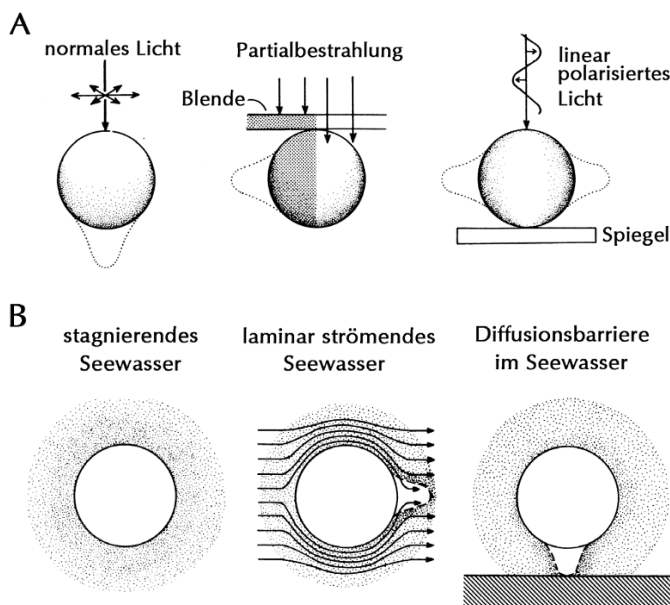
EXKURS 2.4: Polaritätsinduktion durch polarisiertes Licht bei der Zygotenkeimung des Sätangs (*Fucus serratus*).

Die marinen Braunalgen der Gattung *Fucus* entlassen Eizellen und Spermatozoen. Die Befruchtung erfolgt im Wasser. Die Zygoten und die Keimlinge lassen sich verhältnismäßig leicht experimentell handhaben. Die Zygote ist zunächst kugelsymmetrisch. Die Ausbildung der Zellpolarität kann ähnlich beschrieben werden wie bei der *Equisetum*-Spore (→ Abbildung 2.21b). Auch bei der *Fucus*-Zygote entsteht der Rhizoidpol an der dunkelsten Stelle der Zelle. Eine Vorwölbung am Rhizoidpol ist das erste sichtbare Zeichen für die Zygotenkeimung. Die erste Zellteilung ist inäqual; es entstehen eine prospektive Rhizoidzelle und eine primäre Thalluszelle (Apikalzelle). Unpolarisiertes, normales Licht induziert die Rhizoidbildung am dunklen Zellpol, unabhängig davon, ob der Lichtgradient in Lichtrichtung oder senkrecht dazu erzeugt wird (Abbildung A links, Mitte). Bei Einstrahlung von linear polarisiertem Licht (Schwingung des elektrischen Vektors parallel zur Zeichenebene) erfolgt die Rhizoidbildung seitlich in der Ebene der Schwingung (Abbildung A, rechts). Dieses Resultat lässt sich folgendermaßen deuten: Die Rhizoidbildung erfolgt auch hier an den Zellflanken geringster Lichtabsorption. Diese kommt zustande, weil stabförmige Photorezeptormoleküle, welche maximal absorbieren, wenn sie parallel zur Schwingungsebene des Lichts orientiert sind, in der Zellperipherie **oberflächenparallel** (aber zufallsmäßig in der Ebene) angeordnet sind. In diesem Fall ist die Lichtabsorption in der Zelle oben

und unten (und hinten und vorne) stärker als an den Seiten.

Die Reaktion einer Pflanze auf polarisiertes Licht nennt man **Dichroismus**. Dieser wird generell auf eine geordnete, **dichroitische** Anordnung der verantwortlichen Photorezeptormoleküle zurückgeführt (→ S. 568).

Im Experiment kann die Polarität der *Fucus*-Zygote auch durch ein elektrisches Feld induziert werden, das eine Differenz des Membranpotenzials zwischen gegenüberliegenden Zellflanken erzeugt. Im Dunkeln und bei Abwesenheit künstlicher Signale von außen orientiert die Zygote ihre Polarität am Substrat, sofern dieses eine Diffusionsbarriere darstellt. Diese Orientierung (Rhizoidpol am Substrat) ist für die Festsetzung der *Fucus*-Keimlinge am natürlichen Standort (Felsen in der Brandung) entscheidend. In diesem Fall orientiert sich die Zygote mit Hilfe einer **Signalsubstanz**, die sie allseitig ins Wasser abscheidet (Abbildung B). Im stagnierenden Seewasser ist die Signalsubstanz symmetrisch um die Zygote verteilt. Im laminar strömenden Wasser ergibt sich ein gerichtetes Konzentrationsgefälle, da sich die Signalsubstanz im Strömungsschatten besser halten kann als an der übrigen Oberfläche. Auch eine Diffusionsbarriere führt zu einem Konzentrationsgefälle, da die Diffusion der Signalsubstanz in Richtung Barriere aufgehalten wird. Die Zygote legt den Rhizoidpol immer dort an, wo die relativ höchste Konzentration der Signalsubstanz herrscht. (Nach Bentrup 1971)



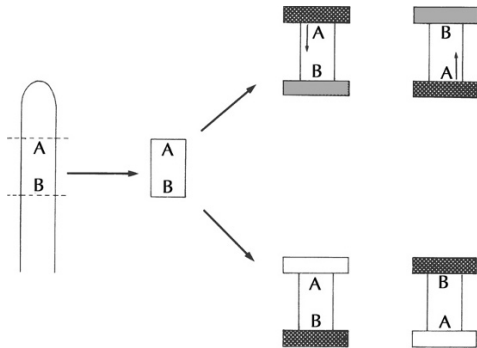


Abb. 2.23. Experiment zum Nachweis des polaren (basipetalen) Transports des „Wuchsstoffes“ Auxin durch die Haferkoleoptile (*Avena sativa*) mit der Agarabfangmethode. (Entsprechende Versuche mit Sprossachsen führen zu ähnlichen Resultaten.) Ein subapikales Segment aus einer Koleoptile wird an der einen Schnittfläche mit einem auxinhaltigen Donorblock (*dunkel*) und an der anderen Schnittfläche mit einem auxinfreien Akzeptorblock in Kontakt gebracht. *Rechts oben:* Auxin wandert in den Akzeptorblock (*hellgrau*), wenn das Hormon an der apikalen Schnittfläche (A) angeboten wird (unabhängig von der Orientierung des Segments bezüglich der Schwerkraft!). *Rechts unten:* Bietet man Auxin jedoch an der basalen Schnittfläche (B) an, so kann anschließend im Akzeptorblock (*hell*) kein Hormon nachgewiesen werden. (Nach Galston 1961)

Teile die polaren Regenerationsleistungen zeigen (Sprossregeneration am jeweils apikalen, Wurzelregeneration am jeweils basalen Ende). Vöchting konnte ausschließen, dass irgendwelche „äußeren Kräfte“ für die qualitativ unterschiedlichen Regenerationsleistungen der Zweigenden verantwortlich sind. Er musste eine „innere Ursache“ postulieren, die er „Polarität“ nannte. Die Organpolarität ist nicht auf Sprossachsen beschränkt. Auch Wurzeln zeigen entsprechende, polare Regenerationsleistungen.

Auf der physiologischen Ebene ist die generell nachweisbare Polarität des **Auxintransports** ein charakteristisches Phänomen. Das in Abbildung 2.23 dargestellte klassische Experiment hat entscheidend zur Charakterisierung des Phytohormons Auxin als polar transportabler Botenstoff beigetragen (→ S. 412).

2.5 Die Evolution der Pflanzenzelle

Die Zelle, in der Form, in der sie uns heute als kleinste voll lebensfähige Einheit der vielzelligen Pflanze entgegentritt, ist im Verlauf der Evolution innerhalb von etwa 4 Milliarden Jahren entstanden.

Die universelle Gültigkeit des genetischen Codes und Sequenzvergleiche an geeigneten, konservativ weitergegebenen Genen (z. B. den Genen für ribosomale RNAs) lassen den Schluss zu, dass die Zellen aller Organismen auf einen gemeinsamen Vorfahr, eine „Urzelle“, zurückgehen. Die einfachste Form der Zelle finden wir heute in Form der **Prokaryote** bei Bakterien vor. Diese prokaryotischen Organismen verfügen bereits über einen umfangreichen Grundstoffwechsel (z. B. über den Mechanismus zur ATP-Synthese mit Hilfe eines Protonengradienten) und die Fähigkeit zur Weitergabe von Erbsubstanz (DNA). Obwohl auch hier bereits eine Kompartimentierung durch Endomembranen auftritt, fehlen der Bakterienzelle definierte Organellen; z. B. liegt die DNA in Form einfacher Ringmoleküle im Cytoplasma vor. Die bei den Bakterien in der Regel vorhandene Zellwand besitzt keine Ähnlichkeit mit der pflanzlichen Zellwand und muss als funktionell analoge Struktur aufgefasst werden, die hier, wie bei allen in einer hypoosmotischen Umgebung lebenden Zellen, zwingend notwendig ist, um das Platzen des Protoplasten durch osmotische Wasseraufnahme zu verhindern.

Das typische Merkmal der **Eucyte** ist die Kompartimentierung der DNA in den Chromosomen des Nucleoplasmas, das von einer zweifachen Membranhülle umgeben ist und den **Zellkern (Nucleus)** bildet. Weitere Neuerwerbungen der Eucyte sind spezifische, von Endomembranen umschlossene Kompartimente (z. B. das **endoplasmatische Reticulum**), ein **Cytoskelett** und die wie der Kern von zwei Membranen umgebenen **Mitochondrien** und **Plastiden**. Nach der **Endosymbiontentheorie** sind diese beiden Organellen durch Symbiogenese entstanden: Die Mitochondrien evolvierten wahrscheinlich gemeinsam mit der Eucyte nach der Verschmelzung zweier in Symbiose lebender Zellen, einer prokaryotischen, aus der die Mitochondrien hervorgingen, und einer den Archaea verwandten Zelle, die die Ausstattung für Replication und Transkription der DNA im späteren Zellkern sowie für die Translation im Cytoplasma lieferte. Die Vorläufer der Plastiden wurden später als prokaryotische Endocytobionten in die eukaryotische Mutterzelle aufgenommen und im Laufe der Evolution genetisch und metabolisch in die Eucyte integriert (Abbildung 2.24). In der Tat weisen Mitochondrien und Plastiden eine große Zahl von Gemeinsamkeiten mit Prokaryoten auf, die eine starke Stütze für die Endosymbiontentheorie liefern

(Tabelle 2.2). So ist z. B. der Kernbereich des Photosyntheseapparats der Cyanobakterien nahezu unverändert in den Chloroplasten der Pflanzenzelle wiederzufinden.

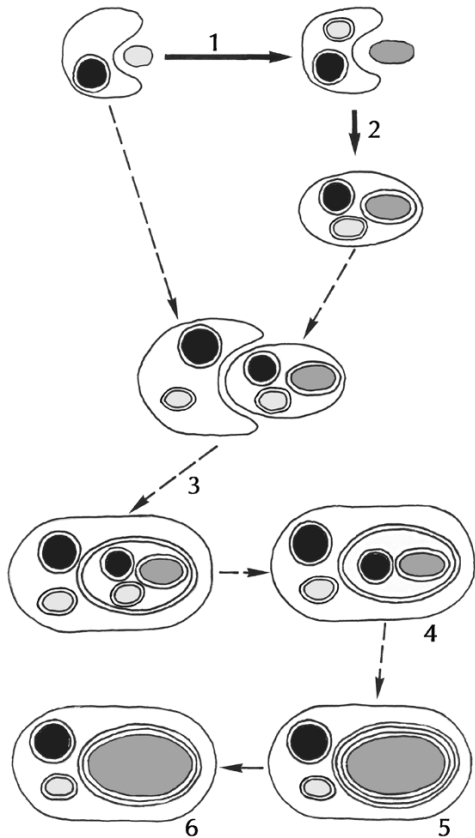


Abb. 2.24. Evolution eukaryotischer Pflanzenzellen nach der Endosymbiontentheorie. Prokaryotische Vorläuferzellen (atmende Bakterien (1) bzw. Cyanobakterien (2)) werden in die kernhaltige Urkaryotenzelle durch Endocytose aufgenommen und entwickeln sich durch Coevolution zu Mitochondrien und Plastiden (primäre Endocytobiose). Dabei wird die Plasmamembran des Prokaryoten zur inneren und die internalisierte Plasmamembran des Wirts zur äußeren Hüllmembran der Organellen. Dieses Stadium ist bei den Grünalgen und allen davon abgeleiteten Pflanzen zu finden. Sekundäre Endocytobiose eines photoautotrophen Symbionten mit einer heterotrophen Wirtszelle (verschiedene heterotrophe Flagellaten) führt zu komplexeren Systemen (3), aus denen sich die Algen (4-6) ableiten lassen. Die Stadien 4-6 zeigen hypothetische Zwischenstufen, die in verschiedenen recenten Algengruppen erhalten sind, z.B. bei den Cryptophyta (4), Heterokontophyta (z.B. Braunalgen, 5) und Euglenophyta (6). Bei der zu den Cryptophyta gehörende Art *Rhodomonas salina* findet man zwischen den beiden äußeren und den beiden inneren der vier Plastidenhüllmembranen einen Cytoplasmasaum mit eukaryotischen Ribosomen (80S) und einen rudimentären Zellkern mit drei kleinen Chromosomen. (Nach Kleinig und Sitte 1999; verändert)

Tabelle 2.2. Einige prokaryotische Eigenschaften von Plastiden und Mitochondrien höherer Pflanzen. (Nach Maier et al. 1996)

Genom: meist circuläre DNA, an Membran angeheftet, ohne Histone und Nucleosomen, mehrere Kopien in Nucleoiden zusammengefasst, Gene teilweise mit Operonstruktur, repetitive Sequenzen selten (→ S. 126, 129)

Ribosomen: 70S-Typ, Chloramphenicol-sensitiv

Transkription: keine Cap-Struktur am 5'-Ende der mRNA, prokaryotisches Komplement von Initiationsfaktoren, prokaryotische RNA-Polymerase

Cytoskelett: in den Organellen nicht vorhanden

Fettsäuresynthese: mit Hilfe von prokaryotischen Acyl-Carrier-Proteinen (→ S. 357)

Membranlipide: Vorkommen von Cardiolipin in der inneren Hüllmembran der Mitochondrien

Die inneren Membranen von Plastiden und Mitochondrien sind zur ATP-Synthese mit Hilfe eines Protonengradienten befähigt; der hierfür verantwortliche ATP-Synthase-Komplex ist eng verwandt mit demjenigen der Prokaryoten. Es ist heute klar, dass die Plastiden von Vorläufern der Cyanobakterien und die Mitochondrien von Vorläufern atmender Purpurbakterien abstammen. Die Endosymbionten haben allerdings im Verlauf der Coevolution mit ihren Wirtszellen einen großen Teil ihrer genetischen Information, und damit ihre Selbständigkeit, eingebüßt. Die meisten ihrer Gene, wie z. B. die Gene für die Ausbildung einer Zellwand, waren überflüssig und gingen verloren. Ein anderer Teil der Gene wurde in den Zellkern verlagert und in die Chromosomen integriert. Die-

- Pflanzenzellen sind im Verlauf der Evolution aus **Endosymbiose-Systemen** entstanden, die sich zu einer neuen biologischen Einheit entwickelt haben.
- Pflanzenzellen sind daher **genetische Chimeren**. Von den Genomen der Ausgangszellen sind in der Regel drei in veränderter Form erhalten geblieben (Kerngenom, Mitochondriengenom, Plastidengenom).
- Pflanzenzellen sind durch Endosymbiose-Ereignisse mehrfach unabhängig während der Evolution entstanden, wie sich an den verschiedenen recenten Algengruppen mit komplexen Plastiden ablesen lässt.

ser **intrazelluläre Gentransfer** bringt es mit sich, dass die meisten der in den Plastiden und Mitochondrien vorkommenden Proteine an cytoplasmatischen Ribosomen synthetisiert werden und mit Hilfe spezieller Transportmechanismen in die Organellen verfrachtet werden müssen (→ S. 152). Aber auch viele Gene für Proteine, die nicht in den Mitochondrien oder Plastiden lokalisiert sind, stammen aus den beiden Symbionten: Das Genom im Zellkern ist deshalb ein Mosaik aus Genen unterschiedlicher Herkunft.

2.6 Vom einzelligen zum vielzelligen Organismus

Bei Prokaryoten und einfachen Eukaryoten besteht der Organismus in der Regel aus einer einzigen Zelle, in der alle Lebensfunktionen vereinigt sind, **omnifunktionelle Zelle**. Im Verlauf der Evolution haben sich daneben vielzellige Organismen entwickelt, bei denen nur noch die Geschlechtszellen die einzellige Organisationsstufe repräsentieren. Aus der befruchteten Eizelle entwickelt sich ein vielzelliger Körper, **Kormus**, dessen einzelne Zellen zwar noch die volle genetische Information der Zygote besitzen, **genetische Omnipotenz**, davon jedoch

nur einen bestimmten Teil zum Aufbau spezifischer Strukturen und Funktionen benützen, **selektiv funktionelle Zellen** (z. B. Epidermiszellen, Schließzellen, Siebröhrenglieder). Im vielzelligen Organismus werden die verschiedenen Lebensfunktionen (z. B. Photosynthese, Ionenaufnahme, Reproduktion) auf verschiedene Zelltypen verteilt, welche zu übergeordneten Einheiten (Gewebe, Organe) zusammengefasst sind.

Wie kann man sich den Übergang vom einzelligen zum vielzelligen Organismus verständlich machen? Zwei gegensätzliche Vorstellungen versuchen, hierauf eine Antwort zu geben (Abbildung 2.25):

► Die **Zelltheorie** geht davon aus, dass der vielzellige Organismus ursprünglich durch Aggregation von Einzelzellen entstand, wie sie z. B. bei manchen kolonienbildenden Algen (Volvocales) zu beobachten ist. Nach dieser Vorstellung ist der vielzellige Organismus eine Verbindung individueller Einzelzellen in einem „Superorganismus“ oder „Zellstaat“, in dem die einzelnen Teilorganismen arbeitsteilig spezielle Aufgaben übernommen haben, ohne ihre Selbständigkeit im Prinzip aufgeben. Der tierische Organismus mit seinen oft mobilen, autonomen Einzelzellen lässt sich mit dieser Vorstellung leicht in Übereinstimmung bringen.

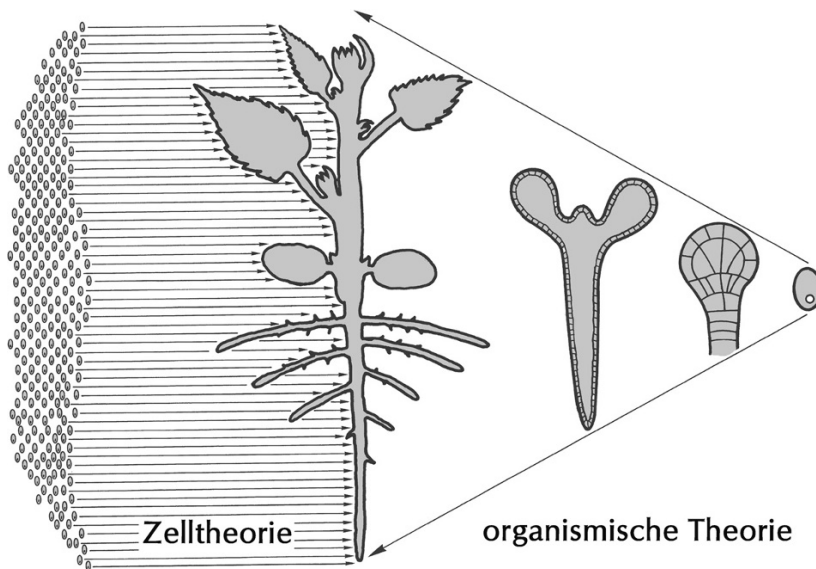


Abb. 2.25. Die Beziehung zwischen einzelligem und vielzelligem Organismus nach der *Zelltheorie* und der *organismischen Theorie* der Vielzelligkeit. Nach der Zelltheorie sind die Zellen der vielzelligen Pflanze homolog zu Einzelzellen, d. h. der Organismus wird als Aggregat aus individuellen Zellen betrachtet. Nach der organismischen Theorie ist die vielzellige Pflanze homolog zur Einzelzelle, aus der sie durch Untergliederung (Einzug von Zellwänden) hervorgeht. Dieser Ablauf wird bei der Embryonalentwicklung im Prinzip nachvollzogen. (Nach Kaplan 1992; verändert)

- Im Gegensatz hierzu postuliert die **organismische Theorie** die Homologie zwischen dem einzelligen und dem vielzelligen Organismus. Nach dieser Vorstellung entstand die Vielzelligkeit durch vielfache Kammerung der Einzelzelle in funktionell differenzierte Untereinheiten, die sekundär ein gewisses Maß an Selbständigkeit erlangten, z. B. einen eigenen Zellkern.

Nach der Zelltheorie ist die einzelne Zelle die wesentliche organisatorische Einheit des vielzelligen Organismus, nach der organismischen Theorie ist es der gesamte Organismus. In der pflanzlichen Entwicklung lassen sich für beide Vorstellungen Begründungen finden. Es ist jedoch unübersehbar, dass viele Eigenschaften der höheren Pflanze besonders gut mit der organismischen Theorie der Vielzelligkeit gedeutet werden können. Es ist daher durchaus möglich, dass die Vielzelligkeit bei Tieren und Pflanzen auf unterschiedliche Weise während der Evolution entstanden ist. Für eine organismische Vielzelligkeit bei Pflanzen spricht vor allem der andersartige Ablauf der Zellteilung und der Erhalt einer **symplastischen Einheit** zwischen den Zellprotoplasten. Auch die Wand der Mutterzelle bleibt als gemeinsame Hülle in der Wand der Tochterzellen erhalten. Daher geht z. B. die äußere Wand der Epidermis einer Pflanze zum größten Teil direkt auf die Wand der Eizelle zurück (→ Abbildung 2.25); lediglich bei der Wurzel ist diese Kontinuität unterbrochen, da beim Abtrennen des Suspensors eine Lücke entsteht, die durch Abkömmlinge der Hypophyse gefüllt wird (→ Abbildung 17.14). Viele Befunde deuten darauf hin, dass sich die Epidermiswand in ihrem Aufbau von den inneren Wänden stark unterscheidet. Sie spielt eine zellübergreifende Rolle bei der Morphogenese der Pflanze und ist daher eigentlich nicht als Zellwand, sondern als **Organwand** anzusprechen (→ S. 112).

Die Anwendung der organismischen Theorie fördert eine integrierte, holistische Betrachtung der höheren Pflanze. Sie erleichtert das Verständnis für viele Wachstums- und Differenzierungsprozesse, die nicht von den einzelnen Zellen ausgehen, sondern offenkundig Systemeigenschaften des vielzelligen Organismus sind. Diese Einsicht wurde bereits 1879 von dem Botaniker Anton de Bary prägnant zum Ausdruck gebracht: *Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zellen bilden Pflanzen.*

Der wichtigste Unterschied zwischen pflanzlichen und tierischen Zellen geht auf die Tatsache zurück, dass Pflanzenzellen eine **Zellwand** besitzen und durch osmotische Wasseraufnahme einen hydrostatischen Binnendruck, **Turgor**, entwickeln können. Daraus ergeben sich in Zusammenhang mit dem Übergang zur Vielzelligkeit weit reichende Konsequenzen:

- Die Zellteilung erfolgt durch Aufgliederung des Protoplasmas durch eine **intrazellulär neu gebildete Trennwand**. Dabei können Plasmabrücken, **Plasmodesmen**, erhalten bleiben. (Bei tierischen Zellen entstehen solche plasmatische Verbindungen, z. B. *gap junctions*, erst nachträglich zwischen getrennten Zellen.)
- Der plasmatische Anteil eines Gewebes steht als **Symplast** einem gekammerten **Apoplasten** gegenüber.
- Der Kormus kann (außer bei Holzgewächsen) ohne tragende Skelettelemente auskommen.
- Die Zellen sind im Kormus zeitlebens am Ort ihrer Entstehung **fixiert** und differenzieren sich **ortsabhängig**.
- Der Kormus ist „umweltoffen“ konstruiert, mit einer großen Oberfläche, welche einen intensiven Kontakt mit der physikalischen Umgebung ermöglicht (z. B. bei der Absorption von Licht im Blatt oder der Aufnahme von Nährelementen in der Wurzel).

Weiterführende Literatur

- Baker A, Graham IA (eds) (2002) Plant peroxisomes. Kluwer, Dordrecht
- Batley NH, Blackbourn HD (1993) The control of exocytosis in plant cells. *New Phytol* 125: 307–338
- Brett C, Waldron K (1996) Physiology and biochemistry of plant cell walls, 2. edn, Unwin Hyman, London
- Carpita NC, Campbell M, Tierney M (eds) (2001) Plant cell walls. *Plant Mol Biol* (special issue) 47: 1–340
- Erhardt DW, Shaw SL (2006) Microtubule dynamics and organization in the plant cortical array. *Annu Rev Plant Biol* 57: 859–875
- Fowler JE, Quatrano RS (1997) Plant cell morphogenesis: Plasma membrane interactions with the cytoskeleton and cell wall. *Annu Rev Cell Dev Biol* 13: 697–743
- Francis D (2007) The plant cell cycle – 15 years on. *New Phytol* 174: 261–278
- Gould SB, Waller RF, McFadden GI (2008) Plastid evolution. *Annu Rev Plant Biol* 59: 491–517
- Grebe M, Xu J, Scheres B (2001) Cell axuality and polarity in plants – adding pieces to the puzzle. *Curr Opin Plant Biol* 4: 520–526
- Gunning BES, Steer MW (1996) Bildatlas zur Biologie der Pflanzenzelle. Struktur und Funktion. 4. Aufl. Fischer, Stuttgart

- Haupt W (1962) Die Entstehung der Polarität in pflanzlichen Keimzellen, insbesondere die Induktion durch Licht. *Erg Biol* 25: 1–32
- Inzé D (ed) (2007) Cell cycle control and plant development. *Annu Plant Rev*, Vol 32, Wiley-Blackwell, Oxford
- Jürgens G (2005) Cytokinesis in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 56: 281–299
- Kleinig H, Sitte P (1999) Zellbiologie. 4. Aufl. Urban & Fischer, Stuttgart
- Larkin JC, Brown ML, Schiefelbein J (2003) How do plant cells know what they want to be when they grow up? Lessons from epidermal patterning in *Arabidopsis*. *Annu Rev Plant Biol* 54: 403–430
- Larsson C, Möller IM (eds) (1990) The plant plasma membrane. Structure, function and molecular biology. Springer, Berlin
- Ledbetter MC, Porter KR (1970) Introduction to the fine structure of plant cells. Springer, Berlin
- Leigh RA, Sanders D (eds) (1997) The plant vacuole. *Adv Bot Res* Vol 25, Academic Press, San Diego
- Lewis NG, Yamamoto E (1990) Lignin: Occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 41: 455–496
- Lindsey K (ed) (2004) Polarity in plants. *Annu Plant Rev* Vol 12, Blackwell, Oxford
- Lucas WL, Lee J-Y (2004) Plasmodesmata as a supracellular control network in plants. *Nature Rev Mol Cell Biol* 5: 712–726
- Lynch TM, Lintilhac PM (1997) Mechanical signals in plant development: A new method for single cell studies. *Dev Biol* 181: 246–256
- Maier U-G, Hofmann, CJB, Sitte P (1996) Die Evolution von Zellen. *Naturwiss* 83: 103–112
- Margulis L (1981) Symbiosis in cell evolution. Freeman, San Francisco
- Nick P (ed) (2008) Plant microtubules. Development and flexibility. *Plant Cell Monographs* Vol 11, Springer, Berlin
- Quatrano RS, Shaw SL (1997) Role of the cell wall in the determination of cell polarity and the plane of cell division in *Fucus* embryos. *Trends Plant Sci* 2: 15–21
- Race HL, Herrmann RG, Martin W (1999) Why have organelles retained genomes? *Trends in Genetics* 15: 364–370
- Roberts AG, Oparka KJ (2003) Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant Cell Envir* 26: 103–124
- Robinson DG, Herranz M-C, Bubeck J, Pepperkok R, Ritzenthaler C (2007) Membrane dynamics in the early secretory pathway. *Crit Rev Pl Sci* 26: 199–225
- Rose JKC (ed) (2003) The plant cell wall. *Annu Plant Rev* Vol 8, Blackwell, Oxford
- Scheres B, Benfey PN (1999) Asymmetric cell division in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 505–537
- Sommerville C (2006) Cellulose synthesis in higher plant. *Annu Rev Cell Devel* 22: 53–78
- Sommerville C et al. (2004) Toward a systems approach to understanding plant cell walls. *Science* 306: 2206–2211
- Staehelein LA, Hepler PK (1996) Cytokinesis in higher plants. *Cell* 84: 821–824
- Staehelein LA, Moore I (1995) The plant Golgi apparatus: Structure, functional organization and trafficking mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 46: 261–288
- Stiller JW (2007) Plastid endosymbiosis, genome evolution and the origin of green plants. *Trends Plant Sci* 12: 391–396
- Verma DP (2001) Cytokinesis and building of the cell plate in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 52: 751–784
- Vöchting H (1878) Über Organbildung im Pflanzenreich. Cohen, Bonn
- Wojtaszek P (2000) Genes and plant cell walls: A difficult relationship. *Biol Rev* 75: 437–475
- Wojtaszek P (2001) Organismal view of a plant and a plant cell. *Acta Biochim Polon* 48: 443–451

In Abbildungen und Tabellen zitierte Literatur

- Bentrop FW (1971) *Umschau* 71: 335–339
- Böhmer H (1958) *Planta* 50: 461–497
- Bünning E (1958) *Protoplasmatologia* Vol VIII/9a. Springer, Wien
- Doerner P, Jørgensen J-E, You R, Steppuhn J, Lamb C (1996) *Nature* 380: 520–523
- Dyer AF (1976) In: Yeoman MM (ed) Cell division in higher plants. Academic Press, London pp. 49–110
- Fry SC (1989) In: Linskens HE, Jackson JF (eds) Modern methods of plant analysis NS, Vol 10. Springer, Berlin, pp 12–36
- Galston AW (1961) The life of the green plant. Prentice-Hall, Englewood Cliffs
- Goddard RH, Wick SM, Silflow CD, Snustad DP (1994) *Plant Physiol* 104: 1–6
- Kaplan DR (1992) *Int J Plant Sci* 153: S28–S37
- Kleinig H, Sitte P (1999) Zellbiologie. 4. Aufl. Urban & Fischer, Stuttgart
- Ledbetter MC, Porter KR (1970) Introduction to the fine structure of plant cells. Springer, Berlin
- Maier U-G, Hofmann CJB, Sitte P (1996) *Naturwiss* 83: 103–112
- McCann MC, Roberts K (1994) *J Exp Bot* 45: 1683–1691
- Neville AC, Levy S (1985) In: Brett CT, Hillman JR (eds) Biochemistry of plant cell walls. Cambridge Univ Press, Cambridge, pp 99–124
- Newcomb EH (1980) In: Tolbert NE (ed) The biochemistry of plants. Vol 1. Academic Press, New York, pp 1–54
- Nolte T, Schopfer P (1997) *J Exp Bot* 48: 2103–2107
- Pfeffer W (1904) Pflanzenphysiologie. Engelmann, Leipzig
- Reis D, Roland JC, Vian B (1985) *Protoplasma* 126: 36–46
- Robards AW (1971) *Protoplasma* 72: 315–351
- Roland JC, Reis D, Vian B, Satiat-Jeunemaitre B, Mosiniak M (1987) *Protoplasma* 140: 75–91
- Sievers A (1973) In: Hirsch GC, Ruska H, Sitte P (eds) Grundlagen der Cytologie. Fischer, Jena, pp 281–296
- Singer SJ, Nicolson GL (1972) *Science* 175: 720–731
- Sitte P (1965) Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Fischer, Jena
- Sloboda RD (1980) *Amer Sci* 68: 290–298
- Trebst A, Hauska G (1974) *Naturwiss* 61: 308–316
- Weissenböck G (1976) Biologie in unserer Zeit 6: 140–147
- Zugenmeyer P (1981) In: Robinson DG, Quader H (eds) Cell wall '81. Wissenschaftsverlag Stuttgart, pp 57–65

Pflanzenphysiologie

Schopfer, P.; Brennicke, A.

2010, XVIII, 702 S. 551 Abb., Softcover

ISBN: 978-3-662-49879-8