

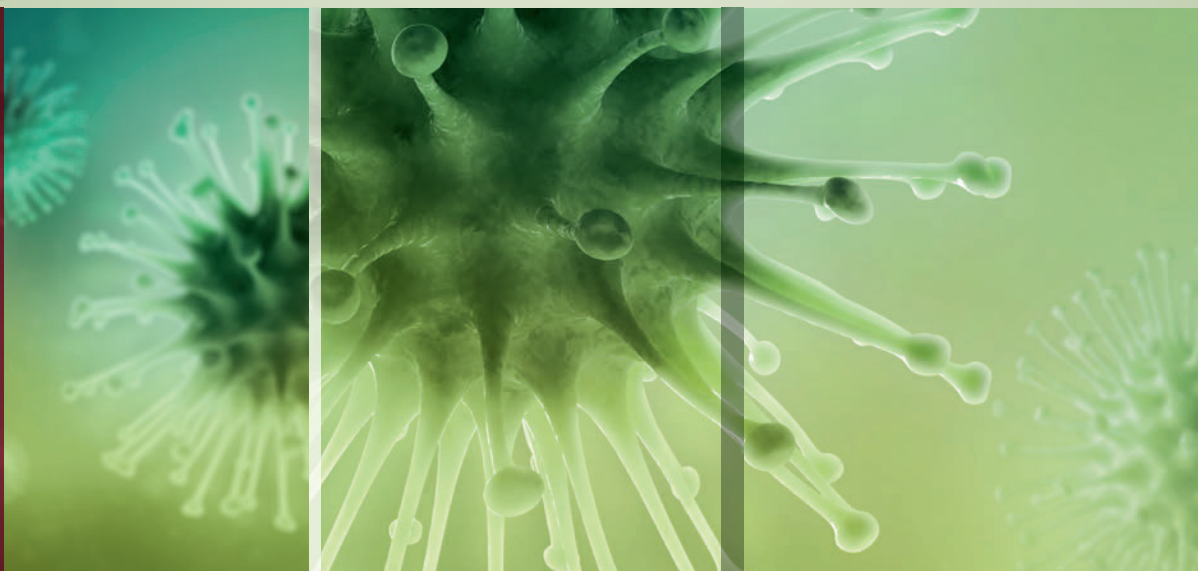
Leistner · Breckle

Pharmazeutische Biologie kompakt

Grundlagen / Systematik / Humanbiologie

bearbeitet von Gisela Drews, Michael Keusgen,
Christel Drewke und Peter Krippeit-Drews

8. Auflage



Leistner · Breckle

Pharmazeutische Biologie

kompakt

Leistner · Breckle

Pharmazeutische Biologie kompakt

Grundlagen / Systematik / Humanbiologie

Begründet von

Eckhard Leistner, Bonn

Sigmar-W. Breckle, Bielefeld

Bearbeitet von

Gisela Drews, Tübingen

Michael Keusgen, Marburg

Christel Drewke, Bonn

Peter Krippeit-Drews, Tübingen

8., überarbeitete und erweiterte Auflage

38 Tabellen und 445 Abbildungen

WVG

Wissenschaftliche
Verlagsgesellschaft
Stuttgart

Anschriften der Bearbeiter

Prof. Dr. Gisela Drews

Pharmazeutisches Institut
Eberhard-Karls-Universität
Auf der Morgenstelle 8
72076 Tübingen

Prof. Dr. Michael Keusgen

Institut für Pharmazeutische Chemie
Philipps-Universität
Marbacher Weg 6
35037 Marburg

Dr. Christel Drewke

Institut für Pharmazeutische Biologie
Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität
Nussallee 6
53115 Bonn

Prof. Dr. Peter Krippeit-Drews

Pharmazeutisches Institut
Eberhard-Karls-Universität
Auf der Morgenstelle 8
72076 Tübingen

Wichtige Hinweise

Die in diesem Buch aufgeführten Angaben wurden sorgfältig geprüft. Dennoch können die Autoren und der Verlag keine Gewähr für deren Richtigkeit übernehmen.

Ein Warenzeichen kann warenrechtlich geschützt sein, auch wenn ein Hinweis auf etwa bestehende Schutzrechte fehlt.

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

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

ISBN 978-3-8047-3031-1

8., überarbeitete und erweiterte Auflage 2014

Jede Verwertung des Werkes außerhalb der Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Übersetzungen, Nachdrucke, Mikroverfilmungen oder vergleichbare Verfahren sowie für die Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen

© 2014 Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH Stuttgart

Birkenwaldstr. 44, 70191 Stuttgart

www.wissenschaftliche-verlagsgesellschaft.de

Printed in Germany

Innentypografie: deblik, Berlin

Satz: primustype Hurler GmbH, Notzingen

Druck und Bindung: Kösel, Krugzell

Umschlaggestaltung: deblik, Berlin

Umschlagabbildung: mopic/shutterstock.com

Vorwort

Die Biologie ist eine vielfältige und spannende Disziplin, die sich in einem ständigen Wandel befindet. Deshalb ist es erforderlich, die biologischen Lehrinhalte von Zeit zu Zeit zu überprüfen und zu erweitern, was mit der 8. Auflage des Lehrbuches „Pharmazeutische Biologie kompakt – Grundlagen, Systematik, Humanbiologie“ nun geschehen ist. Dabei ist im Titel der Begriff „kompakt“ so zu verstehen, dass alle wichtigen Teilgebiete der pharmazeutischen Biologie, wie sie in der aktuellen „Approbationsordnung für Apotheker“ und darauf basierend im „Gegenstandskatalog für den Ersten Abschnitt der Pharmazeutischen Prüfung“ des Instituts für Medizinische und Pharmazeutische Prüfungsfragen in Mainz aufgeführt sind, in möglichst knapper aber gut verständlicher Form vermittelt werden. Überleitende Abschnitte und Beispiele aus der pharmazeutischen Praxis dienen der Veranschaulichung der Lehrinhalte und zeigen, warum biologisches Grundlagenwissen für den Apothekerberuf unerlässlich ist.

Um die Vorbereitung auf den „Ersten Abschnitt der Pharmazeutischen Prüfung“ möglichst effizient zu gestalten, wurde das Layout des Buches weiter verfeinert; auf zusätzliche didaktische Elemente und Lernhilfen wurde von den Autoren großer Wert gelegt. Neu hinzugekommen sind Wiederholungsfragen am Ende eines jeden Kapitels, mit denen der Lernerfolg auf einfache Weise überprüft werden kann. Neben der Humanbiologie sind nun auch die anderen Teile des Lehrbuches mehrfarbig gestaltet worden. Im Teil Humanbiologie wurden die meisten Abbildungen überarbeitet, um sie noch anschaulicher zu gestalten. Die Systematik wurde zudem durch zahlreiche speziell für dieses Buch angefertigte Pflanzenphotos bereichert. Dabei orientiert sich die Auswahl der Bilder an den Fragen des Ersten Prüfungsabschnitts. Da sich die Taxonomie derzeit in einer Umbruchphase befindet, werden in den entsprechenden Buchkapiteln die aktuellen Entwicklungen vergleichend kommentiert. Neu ist auch die Kolorierung mikroskopischer Aufnahmen, mit dem Ziel, die wesentlichen Elemente anschaulicher zu gestalten.

Das Autorenteam hofft, dass dieses Lehrbuch in seiner neuen Auflage weiterhin einen wichtigen Beitrag zum zielgerichteten Lernen innerhalb des Studiums leisten kann und in seiner kompakten Form die Prüfungsvorbereitung erleichtert. Die Autoren bedanken sich bei der Wissenschaftlichen Verlagsgesellschaft Stuttgart, besonders aber bei Herrn Dr. Eberhard Scholz, bei Herrn Dr. Tim Kersebohm sowie bei Frau Sandra Schroeder für die gute Zusammenarbeit und wünschen diesem Lehrbuch den gleichen Erfolg, den es in den bisherigen sieben Auflagen genießen durfte.

Bonn, Marburg und Tübingen, im Herbst 2013

Die Bearbeiter

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	V
1 Die Organismenreiche. Die Zelle als Baustein des Lebens	1
1.1 Kriterien des Lebens	1
1.2 Die prokaryotische Zelle	3
1.3 Die eukaryotische Zelle	5
1.4 Besonderheiten der Zellen der Säugetiere und der Samenpflanzen	8
2 Die Feinstruktur der Zelle	12
2.1 Biomembranen	12
2.2 Zellstrukturen und ihre Funktion	18
3 Zellwände und Glykokalyx	35
3.1 Aufbau und Chemie der pflanzlichen Zellwand	35
3.2 Inkrustierung und Akkrustierung	39
3.3 Glykokalyx	42
3.4 Die bakterielle Zellwand	44
4 Genetik	49
4.1 Grundlagen	49
4.2 Mitose und Zytokinese	50
4.3 Meiose oder Reduktionsteilung	53
4.4 Genetische Rekombination bei Prokaryoten	57
5 Nukleinsäuren und Proteinsynthese	65
5.1 Nukleinsäuren	65
5.2 Proteinsynthese	70
5.3 Nichtribosomale Peptidsynthese	85
5.4 Grundlagen der Molekularbiologie	86
5.5 Mutationen	94
6 Entwicklungsphysiologie	104
6.1 Totipotenz	104
6.2 Polarität	106
6.3 Ökologische Regulationsfaktoren	107
6.4 Zellproliferation, -differenzierung und -untergang	110
7 Prinzipien biochemischer Reaktionen	120
7.1 Biochemische Katalyse	120
8 Grundzüge des Kohlenhydratstoffwechsels	143
8.1 Struktur von Kohlenhydraten	143
8.2 Reaktionen von Monosacchariden	145
8.3 Bildung von Stärke und Saccharose	146
8.4 Abbau von Reservekohlenhydraten	147

9	Grundzüge des Energiestoffwechsels	150
9.1	Glykolyse	151
9.2	Pyruvatdecarboxylierung	154
9.3	Zitronensäurezyklus	154
9.4	Fettsäuren und Fette	159
9.5	Abbau der Fette und Fettsäuren	162
9.6	Atmung und Gärung	164
10	Die Autotrophie der Pflanze	171
10.1	Photosynthese	171
10.2	Reduktive Kohlenstofffixierung – Calvin-Zyklus oder Dunkelreaktion	177
10.3	Chemosynthese	180
10.4	Stickstoffstoffwechsel	181
10.5	Schwefelkreislauf	186
10.6	Die Besonderheiten des pflanzlichen Stoffwechsels	188
11	Heterotrophe Ernährungsweisen	191
11.1	Saprophyten	191
11.2	Parasiten	192
11.3	Symbiosen	193
12	Organisationsstufen pflanzlicher Organismen	197
12.1	Protophyten	197
12.2	Thallophyten	198
12.3	Kormophyten	204
13	Die Gewebe der Höheren Pflanzen	206
13.1	Bildungsgewebe	208
13.2	Grundgewebe	210
13.3	Abschlussgewebe	210
13.4	Absorptionsgewebe	214
13.5	Eliminationsgewebe	215
13.6	Festigungsgewebe	216
13.7	Leitgewebe	219
14	Die Wurzel der Kormophyten	225
14.1	Morphologie der Wurzel	225
14.2	Anatomie der Wurzel	227
14.3	Sekundäres Dickenwachstum der Wurzel	232
15	Die Sprossachse der Kormophyten	235
15.1	Keimung und Keimpflanze	235
15.2	Morphologie der Sprossachse – Verzweigungen	237
15.3	Sprossmetamorphosen	239
15.4	Anatomie der Sprossachse im primären Zustand	240
15.5	Sekundäres Dickenwachstum – Holz, Bast und Borke	242

16	Das Blatt der Kormophyten	251
16.1	Morphologie des Blattes, Blattfolge am Spross	251
16.2	Anatomie des Blattes	256
16.3	Ökologische Anpassungen	263
16.4	Blattmetamorphosen	264
16.5	Analoge und homologe Organe	266
17	Bau und Differenzierung der Fortpflanzungsorgane bei Angiospermen	269
17.1	Blütenstände	270
17.2	Morphologie der Blüte und ihrer Teile	272
17.3	Anatomie der Blütenteile	278
17.4	Bestäubung und Befruchtung	283
17.5	Bau der Samen	285
17.6	Bau der Früchte	288
18	Grundzüge der botanischen Systematik	296
18.1	Ziele und Methoden	296
18.2	Evolutionforschung und Systematik	297
18.3	Systematische Einheiten und Nomenklatur	302
18.4	Hauptgruppen des Pflanzenreichs	304
19	Viren	308
19.1	Form und Aufbau von Viruspartikeln	308
19.2	Pathogene Viren	313
19.3	Bakterielle Viren	320
19.4	Viroide und Prionen	324
20	Bakterien	327
20.1	Taxonomie	328
20.2	Pathogene Bakterien	335
20.3	Pharmazeutisch wichtige Bakterien	339
20.4	Kultivierung und Wachstum von Bakterien	345
21	Pilze – Mycophyta	348
21.1	Bau und Fortpflanzung	348
21.2	Zygomycetes – Jochpilze	349
21.3	Ascomycetes – Schlauchpilze	350
21.4	Basidiomycetes – Ständerpilze	355
22	Algen – Phycophyta	358
22.1	Die wichtigsten Algengruppen	358
22.2	Bacillariophyceae (Diatomeen – Kieselalgen)	361
22.3	Braunalgen – Phaeophyceae	362
22.4	Rotalgen – Rhodophyceae	364

23	Flechten, Moose, Farnartige	367
23.1	Flechten – Lichenophyta	367
23.2	Moose – Bryophyta	368
23.3	Pteridophyta – Farnartige	369
24	Gymnospermen – Nacktsamer	374
24.1	Allgemeines, Generationswechsel der Kormophyten	374
24.2	Ginkgoopsida	374
24.3	Pinopsida – Coniferae, Nadelhölzer	375
24.4	Gnetopsida	377
25	Dikotyledoneae – Magnoliatae	379
25.1	Vergleich mit den Monokotyledoneae (Liliopsida)	379
25.2	Magnoliopsida	381
25.3	Ranunculales	385
25.4	Caryophyllales	390
25.5	Rosopsida – Rosiden	395
25.6	Rosopsida – Asteriden	421
26	Monokotyledoneae – Liliopsida	457
26.1	Allgemeine Übersicht	457
26.2	Lilianae	459
26.3	Commelinianae	468
27	Gewebe und Haut	480
27.1	Gewebe	480
27.2	Haut	486
28	Nervensystem	491
28.1	Membranpotential	491
28.2	Struktur und Funktion von Zellen des Nervensystems	498
28.3	Struktur und Funktion einzelner Bereiche des Nervensystems	506
28.4	Sinnesorgane	524
29	Muskulatur	534
29.1	Skelettmuskulatur	534
29.2	Glatte Muskulatur	542
30	Herz und Kreislauf	548
30.1	Aufbau des Kreislaufsystems	548
30.2	Regulation der Herzfähigkeit	557
30.3	Kreislaufregulation	572
31	Blut	578
31.1	Zusammensetzung des Blutes	578
31.2	Funktionen des Blutes	586

32	Atmung	597
32.1	Aufbau der Atmungsorgane.....	597
32.2	Atemmechanik.....	602
32.3	Gasaustausch	605
32.4	Atemregulation	609
33	Niere und Harnwege	613
33.1	Aufbau der Niere und Harnwege.....	613
33.2	Primärharnbildung	618
33.3	Vom Primärharn zum Endharn.....	621
33.4	Blutdruckregulation und endokrine Funktion der Niere.....	631
34	Verdauung	636
34.1	Gastrointestinaltrakt	636
34.2	Leber	654
35	Hormone	662
35.1	Struktur und Wirkungsmechanismen	662
35.2	Hypothalamus und Hypophyse	668
35.3	Schilddrüsenhormone.....	674
35.4	Hormone des Pankreas	678
35.5	Hormone der Nebenniere	684
35.6	Hormone zur Regulation des Ca ²⁺ -Haushalts	686
35.7	Fettzellen als Hormonproduzenten	690
36	Fortpflanzung	692
36.1	Fortpflanzungsorgane	692
36.2	Keimzellen und Sexualhormone	698
36.3	Schwangerschaft.....	704
	Sachregister	711
	Begründer und Bearbeiter	739

Die Organismenreiche.

Die Zelle als Baustein des Lebens

Die gesamte belebte Natur ist aus zellulären Systemen aufgebaut. Als Zelle bezeichnet man die kleinste, noch lebensfähige Einheit. In der Natur gibt es ganz unterschiedliche Zelltypen, die sich zunächst in prokaryotische Zellen (ohne echten Zellkern) und eukaryotische Zelle (mit echtem Zellkern) einteilen lassen. Diese Zellen sind zur Umwelt durch eine Membran und zusätzlich optional durch eine Zellwand abgegrenzt. Die sogenannte Zytoplasmamembran ermöglicht einen kontrollierten Stofftransport in die Zelle hinein und aus der Zelle heraus. Zellen reagieren auf Reize und können sich vermehren. Durch viele Zellen werden komplexe Gewebe und Organismen aufgebaut, wie dieses im Pflanzen- und Tierreich der Fall ist. Dabei gibt eine starre Zellwand den Pflanzen hauptsächlich Festigkeit, wohingegen die tierischen Zellen über ein komplexes, stabilisierendes Zytoskelett verfügen, was wiederum bei den pflanzlichen Zellen schwächer ausgebildet ist. Zellen sind zur Biosynthese befähigt. In der Pharmazie sind insbesondere biogene Wirkstoffe (Arzneistoffe) von besonderem Interesse. Biogene Arzneistoffe werden in Pflanzen, Tieren und Mikroorganismen synthetisiert und können aus diesen gewonnen werden.

Inhaltsvorschau

Kriterien des Lebens

1.1

Definition

Die Zelle ist die morphologisch kleinste, noch lebensfähige Einheit, die mit allen Fähigkeiten des Lebens, wie eigenem Stoffwechsel, selbstständiger Vermehrung und Reaktion auf äußere Reize, ausgestattet ist.

Lebende Organismen sind durch ein hoch organisiertes Ordnungsgefüge charakterisiert, das regulierten Veränderungen unterliegt. Die Veränderungen resultieren in Entwicklungsabläufen, in die beispielsweise die Bildung biogener Arzneimittel als Bestandteil dieses Ordnungsgefüges eingebettet ist.

Dieses für lebende Organismen typische Ordnungsgefüge kann durch morphologisch-anatomische, aber auch durch dynamische Kriterien charakterisiert werden. Ein morphologisch-anatomisches Kriterium ist, dass sich lebende Organismen deutlich von ihrer Umwelt abgrenzen. Sie haben eine genau definierte Form. Form und Funktion sind dabei eng aneinander gebunden. Wenn die für lebende Organismen charakteristische Form verloren geht, ändert sich auch die Funktion. Form- und Funktionsverlust können für einen Organismus tödlich sein. Die charakteristischen Formen lebender Materie werden auf makroskopischer, aber auch auf mikroskopischer und sogar molekularbiologischer Ebene deutlich: Die subzellulären Strukturen zeigen mikromorphologische Charakteristika, die sogar in verwandtschaftlich weit entfernten Individuen nahezu identisch sind. Auch biologische Moleküle haben eine festgelegte Form: Nur eine ganz bestimmte Raumstruktur garantiert die Funktionsfähigkeit eines Proteins. Verändert sich die Form des Proteins, so verändert sich auch dessen Funktion, siehe allosterische Hemmung (Kap. 7.1.3).

Lebende Systeme sind auch über dynamische Kriterien charakterisierbar: Organismen zeichnen sich durch **Produktivität**, d. h. **Wachstum** und **Vermehrung**, aus.

Organismen und Zellen

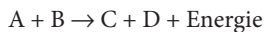
Kriterien des Lebens

Sie sind also in der Lage, sich in einer Umgebung (Medium) geringerer Komplexität zu erhalten und zu reproduzieren.

Reizbarkeit ist ein weiteres Kriterium lebender Organismen, denn ihre Entwicklung ist abhängig von äußeren Gegebenheiten wie Licht, Schwerkraft oder Wärme. Lebende Organismen zeichnen sich ferner durch eine Individualentwicklung (**Ontogenie**) sowie eine Stammesentwicklung (**Phylogenie**) aus.

Stoffwechsel und
Fließgleichgewicht

Eines der hervorragenden Kriterien lebender Organismen (Zellen) ist jedoch der **Stoffwechsel**. Viren bestehen zwar auch aus biologischen Molekülen, nämlich Proteinen, Nukleinsäuren und Lipiden. Da sie aber keinen eigenen Stoffwechsel haben, werden sie als »nicht lebend« eingestuft (Kap. 19). Der Stoffwechsel lebender Organismen kann folgendermaßen charakterisiert werden: Lebende Organismen sind offen, d. h. sie nehmen ständig Material aus ihrer Umgebung auf und geben aufgrund abbauender (kataboler) Prozesse auch ständig Material in die Umgebung ab. An den Grenzen lebender Systeme finden also **Transportvorgänge** (Kap. 27.1.2) statt. Diese werden durch die Zellmembran und die darin eingebetteten Strukturen kontrolliert, die daher eine fundamentale Rolle spielt. Trotz des ständigen In- und Effluxes an Material bleiben die Einzelkomponenten (z. B. Organe oder Zellen) lebender Systeme in einem Gleichgewicht. Dieser Zustand wird auch als **Fließgleichgewicht** bezeichnet. Das Fließgleichgewicht kann anhand folgender Gleichung definiert werden:



Steuerung der Zelle
durch Gene mit speziellen
Sequenzen

Aus den Komponenten A und B (Substrat, Nahrung) werden ständig C und D (Stoffwechselprodukte) unter Energiegewinn gebildet. Charakteristisch für das Stoffwechselgeschehen ist dabei, dass ständig A und B nachgeliefert werden, wodurch C und D und damit Energie ununterbrochen gebildet werden. Die chemische Gleichgewichtslage wird dabei nie erreicht, sondern immer nur angestrebt: Die Komponenten des Stoffwechsels befinden sich also in einem Fließgleichgewicht. Würde das chemische Gleichgewicht erreicht, käme die Energiebildung zum Erliegen und der Organismus würde sterben. Hieraus wird auch ein weiteres Charakteristikum lebender Systeme und ihres Stoffwechsels deutlich: Energie wird ständig benötigt, auch zur Aufrechterhaltung des vorhandenen Ordnungsgefüges. Dies sei an folgendem Beispiel erläutert: Träger der Erbinformation sind die **Gene**. Sie werden aus insgesamt nur vier verschiedenen Grundbausteinen, den **Nukleotiden**, aufgebaut (Kap. 4.1). Diese liegen in einer exakt definierten, hoch geordneten Sequenz vor. Ein Gen mittlerer Größe umfasst ca. 1000 Nukleotide. Nehmen wir in einem Gedankenexperiment an, es werde eines der Nukleotide durch ein anderes ersetzt, derart, dass dabei Gene gleicher Länge und gleicher Nukleotidzusammensetzung, jedoch alternativer Anordnung der Nukleotide entstehen würden, dann wäre die Bildung von 4^{1000} (das sind ca. 10^{600}) verschiedenen neuen Genen möglich. Wie unvorstellbar groß diese Zahl (10^{600}) für uns ist, wird deutlich, wenn wir uns veranschaulichen, dass das Universum nicht ausreichen würde, alle 10^{600} Gene zu beherbergen, wenn auch nur eine einzige jeder möglichen **Nukleotidsequenz** (Gen) existieren würde. Die Kräfte der Thermodynamik wirken aber auf eine Ausbildung all dieser möglichen Nukleotidsequenzen (Gene) hin. Ihre Ausbildung erfolgt zwangsläufig und ständig im Rahmen einer thermodynamischen Gleichgewichtseinstellung. Lebende Systeme grenzen aber die Ausbildung dieser Varianten ein und versuchen den Status quo zu erhalten. Dafür benötigen sie Energie; diese stammt aus dem Stoffwechsel.

Der ununterbrochene Energiebedarf lebender Organismen erinnert an das Fahren in einem leckgeschlagenen Boot, das ständig leer geschöpft werden muss.

Merke

Zellen zeichnen sich durch einen Stoffwechsel, eine Vermehrung und die Reaktion auf Umweltreize aus. Träger der Erbinformation sind die Gene.



Die prokaryotische Zelle

1.2

Eine der bahnbrechenden Entdeckungen der Biologie war die Erkenntnis, dass die Organismen aus Zellen aufgebaut sind. Zellen sind folglich die Elementareinheiten aller Tiere und Pflanzen. Ein großer Baum oder der Mensch bestehen aus ca. 6×10^{13} Zellen. Die Zellen können ganz unterschiedlich aufgebaut sein. Zunächst werden relativ einfach aufgebaute Zellen besprochen, die typisch für Bakterien sind.

Definition

Die prokaryotische Zelle ist von einer Zytoplasmamembran sowie speziesabhängig von einer komplexen Zellwand umgeben. Das Zellinnere ist nur schwach kompartimentiert. Insbesondere fehlt ein Zellkern.



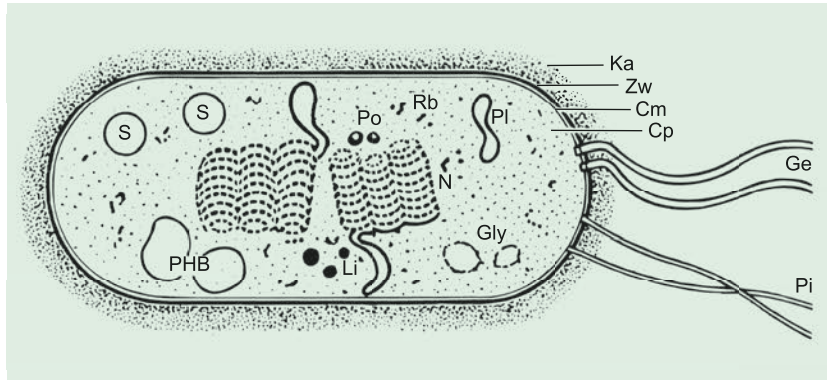
Unterstrukturen der Zelle sind für sich selbst nicht mehr lebensfähig. Die Lebensfähigkeit einzelner Zellen wird deutlich an der Existenz **einzelliger Organismen** (z. B. Bakterien, einzellige Algen und Protozoen), einzelliger Fortpflanzungseinheiten (Sporen, Gameten) und an der Tatsache, dass einzelne tierische und pflanzliche Zellen unabhängig von ihrem Gewebeverband oder Organ, in dem sie natürlicherweise vorkommen, experimentell kultiviert werden können, vorausgesetzt, sie werden mit den richtigen Nährstoffen und eventuell mit Hormonen versorgt.

Aufbau der prokaryotischen Zelle

Nehmen wir die Feinstruktur der Zellen verschiedener Organismen als Einteilungsprinzip, so besteht ein tiefgreifender Unterschied zwischen den Bakterien (Kap. 20) und Blaualgen einerseits, die als **Prokaryoten** (Prokaryota, Prokaryoten; **ohne Zellkern**) bezeichnet werden, und den Algen, Pilzen, Protozoen, Höheren Pflanzen und Tieren andererseits, die als **Eukaryoten** (Eukaryota, Eukaryoten; **mit Zellkern**) zusammengefasst werden. Die Zellen der Prokaryoten werden auch als **Protozyte**, die Zellen der Eukaryoten auch als **Euzyte** bezeichnet.

Die Feinstruktur einer prokaryotischen Zelle (Protozyte) ist schematisch in **Abb. 1.1** wiedergegeben. Das **Zytoplasma** (Grundplasma) wird nach außen hin durch eine Membran, die **Zytoplasmamembran**, abgegrenzt. Durch diese findet ein kontrollierter Ein- und Ausstrom von Stoffen statt, die für die Zelle wichtig sind oder andererseits nicht mehr benötigt werden. Außerhalb der Zytoplasmamembran befindet sich die Zellwand, deren Aufgabe es ist, der Zelle mechanische Stabilität zu verleihen und sie insbesondere vor dem Platzen zu schützen. Je nach Aufbau kann eine Bakterienzellwand einem Druck von bis zu 21 bar (21 000 hPa) standhalten. Risse in der Zellwand führen unweigerlich zum Platzen des Bakteriums. Am Aufbau der Zellwand greifen auch viele Antibiotika an, z. B. **Penicilline**. Eine wichtige Komponente der bakteriellen Zellwand ist das **Heteropolymer Murein**. Daneben kommen noch Proteine und Lipide vor. Die Zellwände grampositiver und gramnegati-

Zytoplasma und Zytoplasmamembran



● **Abb. 1.1** Schematischer Längsschnitt einer prokaryotischen Zelle (Bakterienzelle). Cm = Zytoplasmamembran, Cp = Zytoplasma, Ge = Geißel (dienen der Fortbewegung), Gly = Glykogengranula, Ka = Kapsel, Li = Lipidtröpfchen, N = Nukleoid (Kernäquivalent), PHB = Poly- β -hydroxybuttersäure, Pi = Pili (parasexuelle Kontaktaufnahme zu anderen Bakterien), Pl = Plasmid, Po = Polyphosphatgranula, Rb = Ribosomen und Polysomen, S = Schwefeleinschlüsse, Zw = Zellwand

Die bakterielle Zellwand enthält Murein

ver Bakterien werden im Detail später besprochen (Kap. 3.4). Insbesondere sind die Zellwände von gramnegativen Bakterien mehrschichtig und komplex aufgebaut. Aus der Zelle heraus können unterschiedliche Zellfortsätze ragen, die im Falle der **Geißeln** der Fortbewegung dienen (Kap. 20.1, ● Abb. 20.3).

Photosynthese in Bakterien

Es sei besonders auf die Membranstrukturen in der prokaryotischen Zelle hingewiesen, die mit der Zytoplasmamembran in Verbindung stehen (nicht dargestellt in ● Abb. 1.1): Bei den photosynthetisch aktiven Prokaryoten ersetzen einfache lamellare und tubuläre **Thylakoide** (stark aufgefaltete Membranteile), siehe Kap. 2.2, die Plastiden (speziell die Chloroplasten) der Pflanzenzelle. Die Funktionen der Mitochondrien, wie sie für pflanzliche und tierische Zellen typisch sind (Kap. 1.3), werden bei den Prokaryoten von der Zytoplasmamembran übernommen.

Ribosomen

Insgesamt ist das Zytoplasma einer prokaryotischen Zelle nur wenig strukturiert und weist nur eine geringfügige Tendenz zur Kompartimentierung auf. Insbesondere fehlt ein membranumgrenzter Zellkern. Stattdessen befindet sich das genetische Material in einem sogenannten Kernäquivalent (**Nukleoid**), das sich jedoch vom umgebenden Zytoplasma absetzt. Daneben kann sich genetisches Material in den ringförmigen **Plasmiden** befinden. Fernerhin befinden sich in der Zelle **Ribosomen**, die an der Protein-Biosynthese beteiligt sind (Kap. 5.2) und sich auch zu sogenannten **Polysomen** zusammenlagern können. Enzyme (Kap. 7.1), die sich ebenfalls im Zytoplasma oder an den Zellmembranen befinden, sind mikroskopisch kaum erkennbar. Jedoch werden Stoffwechselprodukte enzymatischer Aktivität häufig in Tröpfchen, Granula oder Einschlüsse deponiert (z. B. Lipide, Glykogen, Schwefel). Vielfach dienen diese Stoffe als Reservestoffe.

Auch wenn Prokaryoten nach dem bisher Beschriebenen in ihrem zellulären Aufbau einheitlich erscheinen, sind sie es dennoch nicht. Sie werden weiter eingeteilt in sogenannte **Eubakterien** (echte Bakterien) und **Archaeobakterien** (Urbakterien) (Kap. 20.1). Die letztgenannten besiedeln extreme Standorte (heiße Quellen, Kläranlagen, schwelende Kohlehalden, Salzlaken) und werden heute als die ursprünglichsten rezenten Organismen eingestuft.

Merke

Prokaryotische Zellen haben keinen membranumgrenzten Zellkern. Das typischerweise ringförmig angeordnete genetische Material befindet sich in Nukleoiden und Plasmiden (Kap. 4.4). Die Zellwand verleiht den Bakterien Festigkeit. Der Stofftransport wird gegenüber der Umwelt durch die Zytoplasmamembran kontrolliert.

**Die eukaryotische Zelle**

1.3

Komplexe Organismen können aus pflanzlichen oder tierischen Zellen aufgebaut sein, die sich deutlich unterscheiden. Die Besonderheiten dieser Zellen sowie deren charakteristischen Unterschiede im Vergleich zur prokaryotischen Zelle werden nachfolgend erläutert.

Definition

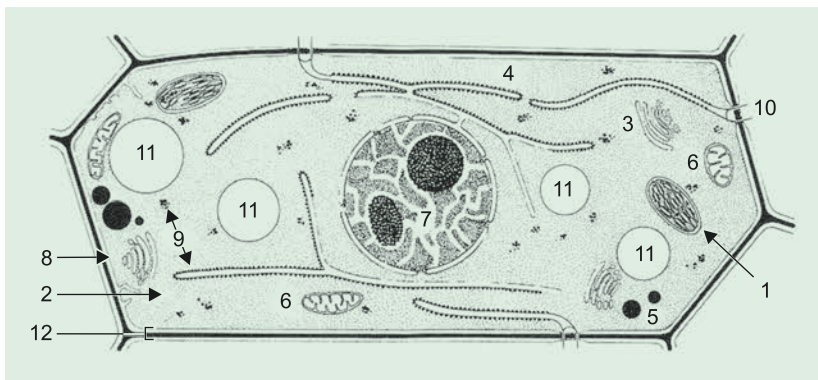
Eukaryotische Zellen sind in ihrem Inneren deutlich durch Membransysteme kompartimentiert und weisen typischerweise unterschiedliche Zellorganellen auf. Im Unterschied zur prokaryotischen Zelle sind ein Zellkern sowie das Auftreten von nicht ringförmigen Chromosomen charakteristisch.

**Die pflanzliche Zelle**

1.3.1

Betrachten wir zunächst den schematischen Aufbau einer eukaryotischen Zelle (Euzyte) einer Höheren Pflanze (Abb. 1.2). Der von der Zellwand eingeschlossene Teil der Zelle wird als **Protoplast** bezeichnet. In ihm lassen sich unterschiedliche Grundstrukturen feststellen. Sie sind essentiell für die Durchführung besonderer Stoffwechselleistungen. Um ein geregeltes Nebeneinander unterschiedlicher Stoffwechselabläufe zu gewährleisten, sind diese Grundstrukturen sehr häufig membranum-

Die pflanzliche Euzyte



● **Abb. 1.2** Schema einer eukaryotischen Zelle (meristematische Pflanzenzelle).

1 = Chloroplast, 2 = Grundplasma, 3 = Dictyosom, 4 = Endoplasmatisches Retikulum, 5 = Lipidtropfen, 6 = Mitochondrien, 7 = Nucleus (Kern) mit Kernkörperchen (Nucleoli), 8 = Zytoplasmamembran, 9 = Ribosomen, 10 = Tüpfel mit Plasmodesmen, 11 = Vakuolen, 12 = Zellwand

grenzt. Unabhängig davon, ob wir bei den Grundstrukturen eine Membrangrenzung beobachten oder nicht, können diese Strukturen auch als **Kompartimente** bezeichnet werden. Wir können demnach unterscheiden zwischen solchen Kompartimenten, die von einer **Doppelmembran** umgeben sind und solchen, die nur eine einfache Membran haben. Außerdem gibt es Kompartimente, die nicht membranumgrenzt sind, an die aber bestimmte Stoffwechselabläufe gebunden sind. Alle spezifischen Strukturen sind Bestandteil des **Zytoplasmas**. Dessen Grundsubstanz wird auch als Grundplasma bezeichnet (Kap. 2.2, weitere Definitionen). In ihm ist als größtes Zellorganell der Zellkern eingelagert. Im Zellkern sind die Chromosomen lokalisiert, die bei der Kernteilung lichtmikroskopisch sichtbar werden.

Zellorganelle

Das **Zytoplasma** (Grundplasma) wird nach außen hin wie bei den Prokaryoten durch eine Membran, der **Zytoplasmamembran** (Plasmamembran, Plasmalemma, Zellmembran), abgegrenzt. Ein weiteres Membransystem ist das **Endoplasmatische Retikulum**. Es durchzieht die Zelle, unterliegt einer ständigen dynamischen Veränderung und unterteilt den Zellinhalt in Reaktionsräume. Es steht in direktem Zusammenhang mit der äußeren Kernmembran. In das Zytoplasma sind auch **Mitochondrien** und **Plastiden** als größere **Zellorganelle** eingeschlossen. Dabei wird die Photosynthese einer Zelle in den **Chloroplasten** durchgeführt. Die Mitochondrien sind für die Energieversorgung der Zelle wichtig (Kap. 2.2). Weiterhin erkennt man **Ribosomen** und **Dictyosomen**. Eine ausdifferenzierte pflanzliche Zelle hat eine **Vakuole** (Aufrechterhaltung des osmotischen Drucks), die nach außen hin durch eine Membran, nämlich den **Tonoplasten**, vom Zytoplasma abgetrennt ist. Die Protoplasten benachbarter Zellen stehen miteinander durch sogenannte **Plasmodesmen** in Verbindung.



Merke

Charakteristisch für die pflanzliche Euzyte sind eine deutlich entwickelte Zellwand, Vakuolen und Plastiden, wobei die Photosynthese in den Chloroplasten durchgeführt wird (Kap. 10.1).

1.3.2 Die Zelle der Säugetiere und des Menschen

Menschliche Euzyte

Wie bei den bereits oben beschriebenen Zellen ist das Zytoplasma bei der tierischen und menschlichen Euzyte von einer Zytoplasmamembran umgeben (● Abb. 1.3). Diese liegt jedoch nicht einer starren Zellwand an, wodurch die Zelle eine große Plastizität erhält. Damit die menschliche und tierische Euzyte formstabil bleibt, wird sie in ihrem Inneren durch ein sogenanntes **Zytoskelett** stabilisiert. Dieses durchzieht die ganze Zelle in alle Richtungen und ist mit der Zytoplasmamembran verbunden (nicht eingezeichnet in ● Abb. 1.3). Damit wird die tierische Zelle nicht von außen mechanisch stabilisiert, sondern von innen. Ein schwächer ausgeprägtes Zytoskelett gibt es allerdings auch bei pflanzlichen Zellen.

Zytoplasmamembran und ihre Besonderheiten

Die Zytoplasmamembran ist nach außen hin nicht strukturlos, sondern weist viele kohlenhydrathaltige (zuckerhaltige) Strukturelemente auf, die als **Glykokalyx** bezeichnet werden (Kap. 3.3). Die Glykokalyx gibt jeder Zelle eine nach außen hin erkennbare Identität, die für den Aufbau und die Funktion von Geweben absolut essentiell ist.



● **Abb. 1.3** Schema einer eukaryotischen Zelle (tierische Zelle). 1 = Nucleus (Kern) mit 2 = Nucleoli, 3 = Zytoplasma, 4 = Dictyosom, 5 = raues Endoplasmatisches Retikulum, 6 = glattes Endoplasmatisches Retikulum, 7 = Lysosom, 8 = Centrosom, 9 = Mitochondrium, 10 = Kernmembran mit Kernporen, 11 = Zytoplasmamembran

Wie in der oberen Hälfte von ● Abb. 1.3 dargestellt, können sich wegen der großen Flexibilität der Zytoplasmamembran Bereiche abschnüren und als Bläschen (**Vesikel**) in das Zellinnere wandern. Der umgekehrte Weg ist ebenfalls möglich. Durch diese Vorgänge, die auch als **Endozytose** (Transport in die Zelle) und **Exozytose** (Transport aus der Zelle) bezeichnet werden, können größere Stoffmengen aufgenommen oder entsorgt werden, ohne dass die Stoffe durch die Zytoplasmamembran mittels Transportproteine hindurch verlagert werden müssen. Über diesen Weg können auch Mikroorganismen aufgenommen werden, die dann z. B. innerhalb der Vesikel verdaut werden. In diesem Falle spricht man von **Phagozytose**. Menschliche Zellen weisen keine der pflanzlichen Vakuole vergleichbare Struktur auf.

Die Euzyte des Menschen und der Säugetiere ist typischerweise von einem ausgeprägten **Endoplasmatisches Retikulum** durchzogen. Dieses kann entweder frei von Ribosomen sein (**glattes Endoplasmatisches Retikulum**) oder mit diesen besetzt sein (**raues Endoplasmatisches Retikulum**). Ein weiteres komplexes Memb-

Dictyosomen produzieren und transportieren Stoffe.

ransystem sind die **Dictyosomen**, durch die Stoffe innerhalb der Zelle prozessiert und transportiert werden können. Neben dem ausgeprägten Endoplasmatischen Retikulum fallen in der tierischen Zelle große Mengen an Mitochondrien auf, die für die Energieversorgung der Zelle wichtig sind. Wie bei allen Euzyten befindet sich das genetische Material im Zellkern, wobei die Kernmembran im Elektronenmikroskop gut erkennbare **Kernporen** aufweist (● Abb. 2.17).

Das in ● Abb. 1.3 wiedergegebene Bild ist eine starke Vereinfachung der Realität. Insbesondere Zellen der Säugetiere und des Menschen sind neben den pflanzlichen Zellen dazu befähigt, sich zu **differenzieren** und eine Vielzahl von ganz unterschiedlichen Organen und Organismen aufzubauen (Kap. 6). Dadurch weist die Zelle ganz unterschiedliche Erscheinungsformen auf. An Stellen hohen Energieverbrauchs (wie z. B. im Muskelgewebe) weist das Zytoplasma viele, teilweise dicht gepackte Mitochondrien auf. Da, wo eine hohe Syntheseleistung von Proteinen erforderlich ist (z. B. in der Bauchspeicheldrüse), hat die Zelle ein ausgeprägtes Endoplasmatisches Retikulum. Sekretproduzierende Zellen wiederum zeichnen sich durch viele Dictyosomen aus.

Menschliche und tierische Zellen haben keine Zellwand.

Eine besondere Eigenschaft des tierischen Organismus ist jedoch, dass er sich frei bewegen kann. Dieses ist nur bei einer hohen mechanischen Flexibilität der Zellen möglich; d. h. eine starre Zellwand darf nicht vorhanden sein. Auch setzen Bewegungsabläufe eine exakte Regulation der betroffenen Organe voraus, was durch Nervenbahnen und ein Nervensystem erzielt wird. Vergleichbare Organe sind im Pflanzenreich nicht anzutreffen.

Merke

Während die Euzyte einen fest umgrenzten Zellkern hat, finden wir bei der Protozote lediglich eine angedeutete Kernregion. Während die Euzyte sehr stark kompartimentiert ist, entfällt bei der Protozote weitgehend eine Kompartimentierung durch Membranstrukturen. Die menschliche Zelle hat im Vergleich zur pflanzlichen weder Chloroplasten, Vakuolen mit vergleichbarer Funktion noch eine Zellwand. Die Stabilität der Zelle wird durch das Zytoskelett gewährleistet. Membranumgrenzte Strukturen sind bei der Protozote selten. Wie wir später sehen werden, gibt es zwei Typen von Ribosomen, nämlich die sogenannten 70S-Ribosomen und die 80S-Ribosomen. Bei der prokaryontischen Zelle kommen nur 70S-Ribosomen vor, während wir bei der Euzyte sowohl 70S- als auch 80S-Ribosomen vorfinden. Bei den Euzyten muss man zwischen Pflanzen und Tieren unterscheiden. Die pflanzliche Euzyte hat Plastiden (Ausnahme: Pilze) und eine Zellwand. Der Euzyte des Menschen und der Säugetiere fehlt beides.

1.4 Besonderheiten der Zellen der Säugetiere und der Samenpflanzen

Die meisten Pflanzen betreiben Photosynthese.

Das charakteristischste Merkmal der pflanzlichen Zelle ist die Fähigkeit zur **Photosynthese** (Kap. 10.1), auch wenn es natürlich bei jeder Pflanze Gewebe gibt, die nicht zur Photosynthese befähigt sind. Dem gegenüber besitzen tierische Zellen keinerlei Fähigkeit zur Photosynthese, da ihnen die Chloroplasten fehlen. Die tierische Zelle ist deshalb nie autotroph und immer auf die Zufuhr bestimmter organischer Nah-

rungsbestandteile angewiesen, die letztendlich von **phototropen Pflanzen** produziert worden sind.

Pflanzliche und tierische Zellen können beide Mitochondrien besitzen. Da tierische Organismen jedoch einen relativ hohen Energiebedarf haben, haben viele tierische Euzyten auch eine hohe Dichte an Mitochondrien. Dieses bedingt auch eine regelmäßige Zufuhr von Substanzen, aus denen in den Mitochondrien Energie gewonnen werden kann (Kap. 9). Kommt es zur Unterbrechung der Zufuhr von diesen Substanzen, so sterben tierische Zellen in der Regel sehr schnell ab.

Praxisbeispiel: Pflanzliche und tierische Zellkulturen

Pflanzliche und tierische Zellkulturen werden angelegt, um arzneilich verwendbare Stoffe zu gewinnen. Dabei ist jedoch die tierische Zellkultur wesentlich anspruchsvoller, da das Nährstoffangebot und die Temperatur sehr genau eingehalten werden müssen. Tierische Zellkulturen werden zur Produktion von peptidischen Arzneistoffen verwendet, z. B. Antikörper und Interleukine.

Eine pflanzliche Zelle weist eine hoch entwickelte und **starre Zellwand** auf. Diese gibt der Zelle eine große mechanische Stabilität und verhindert, dass die Zelle platzt. Der Innendruck der pflanzlichen Zelle kann über die Vakuole reguliert werden. Die Zellwand ist auch für die hohe Festigkeit von Holz verantwortlich.

Eine festigende Zellwand fehlt in der Euzyte der Säugetiere und des Menschen. Eine starre Zellwand würde die Beweglichkeit von tierischen Organismen nahezu unmöglich machen. Eine Vakuole macht nur Sinn, wenn der durch sie aufgebaute Druck auch von einer Zellwand abgefangen werden kann.

Im Unterschied zur pflanzlichen Zelle weist die tierische Zelle eine **sehr komplexe Glykokalyx** auf. Glykosylierte Strukturen sind auch auf der Außenseite der pflanzlichen Plasmamembran vorhanden, jedoch nicht so ausgeprägt. Die Glykokalyx ist für die tierische Zelle ausgesprochen wichtig, da über sie Anlagerungsprozesse einzelner Zellen zu größeren Aggregaten und letztendlich Organen verlaufen. Die Glykokalyx ist wie ein individueller Fingerabdruck einer jeden Zelle (Kap. 3.3).

Tierische Zellen haben eine Glykokalyx.

Aus tierischen und pflanzlichen Zellen können hoch organisierte Organismen ausgebildet sein. Bei den Landpflanzen sind die Bäume eindrucksvolle Beispiele dieser Tendenz. Auch gibt es bei den Tieren sehr große Organismen, wie zum Beispiel Wale und Elefanten. Bei den Bäumen ist die Stabilität ein großes Problem, welches durch Spezialisierung von bestimmten Zellen gelöst werden musste (Kap. 13). Durch den Holzkörper eines Baumes wird auch der Wassertransport gewährleistet.

Beim Organismus der Säugetieren und des Menschen ist die Situation viel komplizierter. Die Stabilität von größeren Tieren wird zunächst durch Knochengewebe erzielt (Kap. 27.1.3). Daneben ist aber auch ein sehr komplexes System zur Versorgung mit Nährstoffen und zur Entsorgung von Abfallstoffen erforderlich, was ortsungebunden ist. Pflanzen sind typischerweise ortsgebunden. Das Verdauungssystem ist für Säugetiere und Menschen von großer Wichtigkeit, da sie nicht autotroph sind und viele lebenswichtige Stoffe im Gegensatz zur pflanzlichen Zelle nicht selbst synthetisieren können. All dieses muss über ein Nervensystem kontrollierbar sein, dessen Kernelement das zentrale Nervensystem ist (Kap. 28.3).

Aus diesen Überlegungen wird ersichtlich, dass die Zelle der Säugetiere und des Menschen sich in viel höherem Maße zu spezialisierten Zellen und Organen differenzieren können muss, als dieses für eine pflanzliche Zelle der Fall ist. Erst durch eine Differenzierung können von den Zellen spezielle Aufgaben wahrgenommen werden, die für den Gesamtorganismus von Bedeutung sind.

Die Besonderheit der Pflanzenzelle aber liegt in ihrer enormen biochemischen Potenz, die in der Photosynthese, der Nitrat- und Sulfatreduktion, der Synthese aromatischer Ringe und einer Vielfalt von Naturstoffen ihren Ausdruck findet. Die Erforschung dieser Naturstoffe ist ein Schwerpunkt der Pharmazeutischen Biologie (s. auch Kap. 10.6).

Merke

Der pflanzlichen, tierischen und menschlichen Euzyte gemeinsam sind die Zytoplasmamembran, das Zytoplasma, das Endoplasmatische Retikulum, Ribosomen, Dictyosomen, Mitochondrien und der Zellkern. Signifikante Unterschiede gibt es bei der Zellwand, der Glykokalyx, den Chloroplasten und der Vakuole. Diese Unterschiede ergeben sich alleine aus dem unterschiedlichen Erscheinungsbild von Pflanze und Tier. Beide Zelltypen können zu ganz unterschiedlichen, spezialisierten Zellen differenzieren. Nur tierische Organismen bilden ein Nervensystem aus.

Synopse

Zusammenfassung

- Die kleinste funktionsfähige Einheit des Lebens ist die Zelle, welche einen eigenen Stoffwechsel haben muss, sich selbstständig vermehren kann und auf Umweltreize reagiert.
- Es gibt Zellen, die einen von einer Membran umgrenzten Zellkern enthalten (Euzyte) und Zellen, die keinen echten Zellkern haben (Prozyte).
- Die zwei wichtigsten Grundtypen der Euzyte sind die pflanzliche und die tierische Euzyte.
- Pflanzliche Zellen haben eine Zellwand, die aus Cellulose und Lignin besteht, die aber bei den tierischen Zellen fehlt.
- Pflanzlichen Zellen haben im Unterschied zu tierischen Zellen Chloroplasten und Vakuolen, die der Speicherung von Stoffen und dem Aufrechterhalten des osmotischen Drucks dienen.
- Charakteristisch für tierische Zellen ist eine Glykokalyx.
- Eukaryotische Zellen zeigen eine große Tendenz zur Differenzierung. Nur tierische Organismen bilden ein Nervensystem aus.
- Die Pharmazeutische Biologie befasst sich mit der Erforschung und Lehre von biogenen Arzneistoffen in bakteriellen, pilzlichen, pflanzlichen und tierischen Zellen sowie in Algen.

Wiederholungsfragen

1. Was sind die Charakteristika eines lebenden Organismus?
2. Was unterscheidet eine prokaryotische von einer eukaryotischen Zelle?
3. Welche besonderen Charakteristika haben pflanzliche Zellen?

Literatur

- Alberts B, Bray D, Hopkin K, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P. Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie. 4. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim 2012
- Bresinsky A, Körner C, Kadereit JW, Neuhaus G, Sonnewald U. Strasburger - Lehrbuch der Botanik. 36. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2008
- Bretscher MS. Scientific American. 253: 86, 1985
- Cypionka H. Grundlagen der Mikrobiologie. 3. Aufl., Springer, Berlin 2006
- Czihak G, Langer H, Ziegler H. Biologie. 6. Aufl., Springer, Berlin 1996
- Fuchs G. Allgemeine Mikrobiologie. 8. Aufl., Thieme, Stuttgart 2006
- Kleinig H, Sitte P. Zellbiologie. 3. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart 1992
- Kleinsmith LJ, Kish VM. Principles of cell and molecular biology. 2. Aufl., Harper Collins College Publ., New York 1995
- Löffler G, Petrides PE, Heinrich PC. Physiologische Chemie. 8. Aufl., Springer, Berlin 2007
- Weiler E, und Nover L. Allgemeine und molekulare Botanik. 1. Aufl., Thieme, Stuttgart 2008

2 Die Feinstruktur der Zelle

Inhaltsvorschau

Der in Kap. 1 besprochene allgemeine Aufbau der Zellen erklärt noch nicht den geordneten Ablauf der biochemischen Prozesse im Zytoplasma. Lichtmikroskopische und elektronenoptische Untersuchungen zeigen, dass jede Zelle vielfach strukturiert ist. Es ist ein wesentliches Merkmal von Zellen, dass Lebensvorgänge an Zellstrukturen gebunden sind. Dem Feinbau der Zelle kommt deshalb für das Verständnis der Stoffwechselfvorgänge eine entscheidende Bedeutung zu. Nachfolgend werden die wichtigsten Zellorganellen beschrieben.

2.1 Biomembranen

2.1.1 Kompartimentierung einer Pflanzenzelle



Definition

Membranen bestehen aus folgenden Stoffgruppen: den Lipiden, Proteinen und Glykoproteinen.

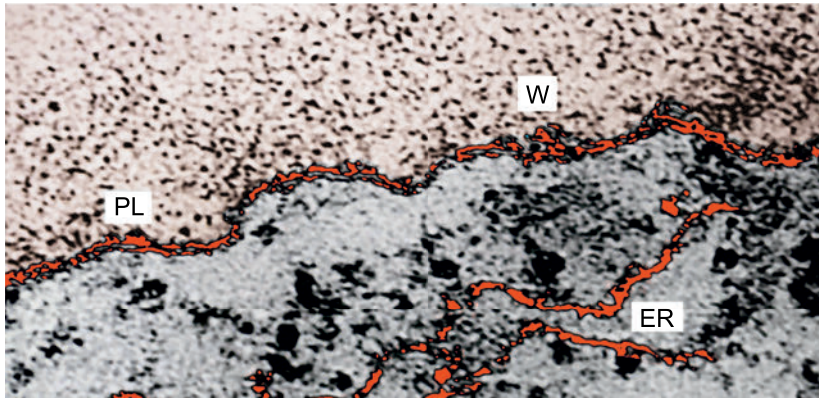
Vorkommen von Biomembranen

In der schematischen Zeichnung der Pflanzenzelle (● Abb. 1.2) sind verschiedene Membranen dargestellt: Die **Zytoplasmamembran** (Plasmalemma) grenzt den Protoplasten nach außen hin ab, der **Tonoplast** als innere Grenzschicht begrenzt das **Zytoplasma** zur **Vakuole** hin; weitere Membranstrukturen sind das **Endoplasmatische Retikulum**, das den Protoplasten in eine große Zahl von Reaktionsräumen unterteilt, sowie die **Kernmembran**, die **Dictyosomen** und die Hüllmembranen der **Mitochondrien** und **Plastiden**.

Es gibt heute eine Reihe guter Hinweise darauf, dass membranöse Kompartimente, wie z. B. Mitochondrien und Plastiden, in der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches durch Aufnahme von Prokaryoten in die spätere Eukaryotenzelle entstanden sind. Derartige Zellorganelle haben typischerweise eine doppelte Biomembran, wobei die innere Membran der prokaryotischen Zelle zuzuordnen ist. Die Prokaryoten innerhalb der Eukaryotenzelle unterlagen dann wahrscheinlich einem Funktionswandel, wodurch beispielsweise eine ursprünglich blualgenartige Protozote zum Chloroplasten wurde. Diese Vorstellung wird als **Endosymbiontentheorie** bezeichnet und kann zum Verständnis der Entstehung von Kompartimenten und Membranen in der Euzyte dienen.

Lipid-Bilayer

Membranen haben innerhalb einer Zelle unterschiedliche Funktionen und dementsprechend unterschiedliche Stärken, die zwischen 7 und 10 nm schwanken. Biomembranen sind wesentliche Strukturelemente des Protoplasten. **Im elektronenoptischen Bild erscheinen Membranen doppelschichtig (Bilayer)**. Sie schließen eine etwa 3,5 nm breite Zwischenschicht ein (● Abb. 2.1).



● **Abb. 2.1** Doppellinienstruktur (bilayer) von Biomembranen, veranschaulicht am Beispiel der Zytoplasmamembran (Plasmalemma; PL) einer Mikrosporenmutterzelle von *Selaginella* *usta*. ER = Endoplasmatisches Retikulum, W = Zellwand (oben). 120 000: 1, nachkoloriert

Merke

Die Kompartimente einer Zelle sind zumeist von einer Membran umgeben, die typischerweise aus einer Doppelschicht von Lipiden besteht (Lipid-Bilayer). In diese sind Proteine eingebettet. Es gibt aber auch Kompartimente wie z. B. Mitochondrien oder Chloroplasten, die von einer doppelten Membran, also zwei Lipid-Bilayer, umgeben sind.

Chemie und Struktur

2.1.2

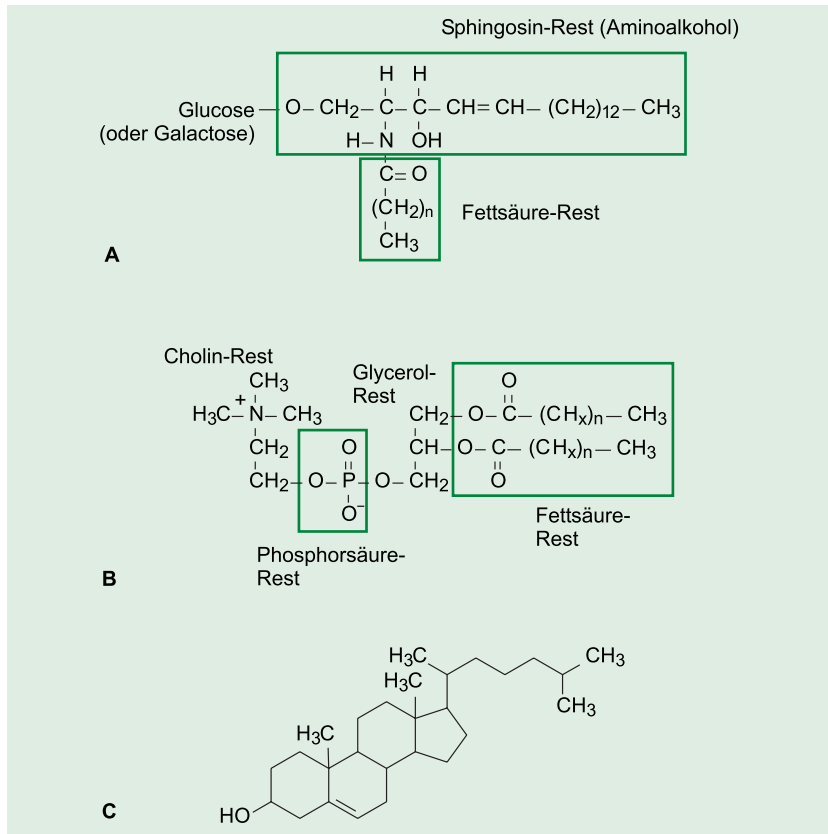
Das Verhältnis von Proteinen zu Lipiden schwankt stark und hängt von der Funktion der jeweiligen Membran ab. Die Mitochondrien-Innenmembran hat ein Protein-Lipid-Verhältnis von 3,2:1, die Myelinmembran der Nerven von nur 0,23:1. Membranen können außerdem bis zu 10 % Kohlenhydrate enthalten. Kohlenhydrate sind am Aufbau der **Glykokalyx** (Kap. 3.3) beteiligt.

Die Lipide der Membranen gehören vier Klassen an, den **Glykolipiden**, **Phospholipiden**, **Sulfolipiden** und den **Polyisoprenoiden**. Membranen enthalten zusätzlich **Cholesterol**. Ein Vertreter der Glykolipide ist das **Cerebrosid**; ein Vertreter der Phospholipide ist **Lecithin** (● Abb. 2.2). Beide Moleküle haben einen polaren (hydrophilen) und einen apolaren (hydrophoben) Rest. Der hydrophile Rest der Lipide ist hydratisiert.

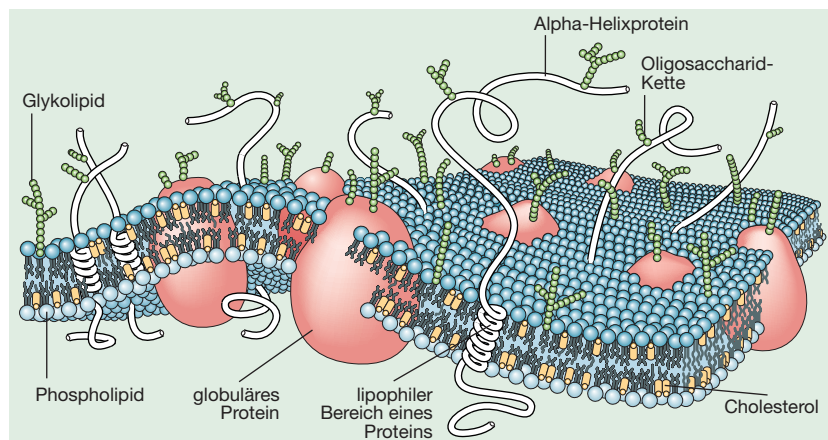
Stoffklasse der Lipide

Da die Lipide in der Membranebene sehr leicht beweglich sind, vergleicht man Membranen auch mit einem fließenden (beweglichen) Mosaik und spricht deshalb von einem **Fluid-Mosaic-Modell** (● Abb. 2.3). Der mosaikartige Charakter kommt durch die Einlagerung von Proteinen zustande. Proteine, die Bestandteil der Membran sind, können je nach der Tiefe mit der sie in die Membran eingesenkt sind, in **periphere**, **integrierte** oder **transmembranäre Proteine** (Tunnelproteine) unterteilt werden. Letztere ragen durch die gesamte Lipidschicht hindurch und haben häufig Transportfunktionen.

Fluid-Mosaic-Modell



● **Abb. 2.2** Lipide der Biomembran, Cerebrosid (**A**) und Lecithin (**B**) als Beispiel für ein Glykolipid (**A**) und ein Phospholipid (**B**) sowie Cholesterol (**C**). Die polaren Gruppierungen der Lipide sind nach links, die unpolaren nach rechts geschrieben.



● **Abb. 2.3** Aufbau einer Membran mit Lipiden, Cholesterol und verschiedenen Arten von Proteinen

Merke

Biologische Membranen sind nicht starr, sondern beweglich. Sie enthalten periphere, integrierte und transmembranäre Proteine.



Funktionen der Biomembranen

2.1.3

Der Sinn der durch die Membranen bewirkten Kompartimentierung liegt zunächst darin, dass inkompatible Stoffwechselabläufe räumlich voneinander getrennt werden. Die dadurch mögliche Kontrolle und Feinregulierung der Stoffwechselwege ist eine Voraussetzung für Differenzierungsprozesse. Membranen schränken den freien Stofftransport ein. Sie stellen **Diffusionsbarrieren** dar, die bestimmte Moleküle selektiv aufnehmen oder auch ausschließen können. Sie sind also verantwortlich für das Phänomen der selektiven Permeabilität (Semipermeabilität).

Diffusion und
Materialtransport

Die Stoffaufnahme kann durch **Transportproteine** reguliert werden. Sie kann gegen einen Konzentrationsgradienten erfolgen und bedarf dann der Energiezufuhr. Wir sprechen in diesem Fall von aktivem Transport (Kap. 27.1.2). Die Energie hierzu kann direkt aus dem Adenosintriphosphat (ATP) oder aus einem Energie liefernden Redoxprozess stammen. Dem aktiven Transport steht der passive Transport gegenüber (Kap. 27.1.2). Man nimmt an, dass einige Moleküle von niedriger Molekülmasse, insbesondere lipophile Substanzen, durch die Membran diffundieren können. Der passive Transport ist aber ein weitgehend durch die Membraneigenschaften eingeschränkter Prozess. Wassermoleküle können durch spezielle porenbildende Proteine, den **Aquaporinen**, in die Zelle aufgenommen oder aus ihr abgegeben werden (Kap. 33.3.3).

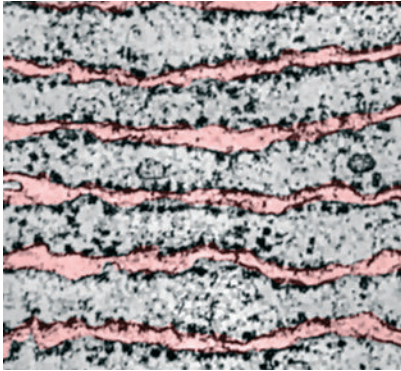
Während die Lipide vornehmlich ein Strukturelement der Biomembranen darstellen, sind die mit ihren lipophilen Domänen in die Membran eingesetzten Proteine für die spezifischen Funktionen einer Membran verantwortlich. Proteine in Membranen können auch an Energieumwandlungsprozessen beteiligt sein. Das ist der Fall in **Thylakoiden** der **Chloroplasten**, die Lichtenergie in energiereiche Verbindungen wie **Adenosintriphosphat (ATP)** und reduziertes **Nicotinamidadenin-dinukleotidphosphat (NADPH)** umsetzen (Kap. 10.1) oder an der Innenmembran von Mitochondrien, an der ebenfalls ATP gebildet wird (Kap. 9.6).

Energieerzeugung an
Membranen

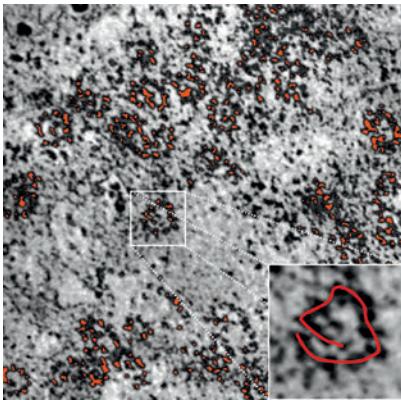
Veränderungen der Membranpermeabilität spielen eine Rolle bei der **Erregungsbildung, -leitung und -übertragung** in Zellen und Geweben von Säugetieren und des Menschen. Die Erregbarkeit der Membranen von Nervenzellen und Muskelfasern durch elektrische oder chemische Reize beruht auf dem Vorhandensein einer **Potentialdifferenz** zwischen der Innen- und Außenseite der Membran. Solche Reize bewirken eine plötzliche Permeabilitätsänderung, die über die Veränderung des elektrischen Potentials zu einer **Impulsfortpflanzung** und damit zu einer Erregungsleitung führt (Kap. 28.1).

Membran und
Nervengewebe

Das **Endoplasmatische Retikulum (ER)** ist ein Membransystem eukaryotischer Zellen. Die Ultrastruktur zeigt, dass das ER von je einer Membran umgrenzte Hohlräume oder Zisternen bildet (● Abb. 2.4). Diese durchziehen nicht nur das Zytoplasma als ein verzweigtes kommunizierendes System, sondern umhüllen auch den Kern, haben Verbindung mit der Zytoplasmamembran und verbinden über die **Plasmodesmen** der Zellwände benachbarte Pflanzenzellen miteinander (● Abb. 1.2).



● **Abb. 2.4** Querschnitt durch parallel verlaufende Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums mit Ribosomenbesatz aus dem Rhizoid von *Chara fragilis*. 60 000 : 1, nachkoloriert

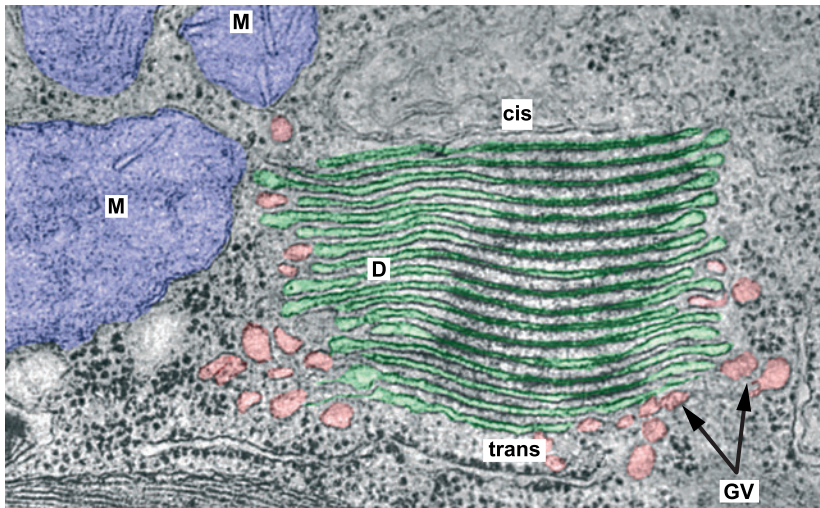


● **Abb. 2.5** Polyribosomen (Polysomen; einzelne Ribosomen rot markiert) auf einem flächigen Anschnitt von Zisternen des Endoplasmatischen Retikulums in einer Wurzelhaubenzelle von *Lepidium sativum*. Der Ausschnitt zeigt ein Polysom, in das schematisch eine mRNA eingezeichnet ist. 65 000 : 1, nachkoloriert

Biosynthese am Endoplasmatischen Retikulum

Das von den ER-Membranen umschlossene Innere ist im elektronenoptischen Bild deutlich durch einen hellen Grundton (flüssige, intrazisternale Phase, rot hinterlegt) gegenüber dem dichteren, granulierten extrazisternalen Zytoplasma abgesetzt. Die Außenseiten der Membranen des ER sind in Zellen, die Proteinsynthese betreiben, dicht mit **Ribosomen** (schwarze Punkte; ● Abb. 1.2, ● Abb. 2.4, ● Abb. 2.5) besetzt. Man spricht dann von einem **rauen ER**. Daneben gibt es Partien, die keinen Ribosomenbesatz haben (**glattes ER**).

Das Endoplasmatische Retikulum stellt ein labiles, veränderliches Membransystem dar, das sich unterschiedlichen physiologischen Zuständen einer Zelle anpasst. Die Rolle des Endoplasmatischen Retikulums liegt darin, eine Membranoberfläche für den geordneten Ablauf von Enzymreaktionen bereitzustellen und einen umschlossenen Raum mit Speicher- und Transportfunktionen zu bilden. Eine wichtige Funktion des rauen Endoplasmatischen Retikulums ist darin zu sehen, mit Hilfe des Ribosomenbesatzes **Proteinsynthese** durchzuführen. Wenn es sich hierbei z. B. um **Reserveproteine** handelt, werden diese durch die Membran des Endoplasmatischen Retikulums in das Innere der Zisternen geschleust, um dort Proteinkristalle zu bilden. Da das Endoplasmatische Retikulum in einem engen Zusammenhang mit den Vakuolen steht, können Speicherproteine in pflanzlichen Zellen auch in Form von **Aleuronkörnern** in den Vakuolen gebildet werden. Das raue Endoplasmatische Retikulum ist besonders in solchen Zellen stark ausgeprägt, die Proteine exportieren. Dazu gehören Zellen der Bauchspeicheldrüse oder Plasmazellen, die Antikörper bilden (Kap. 35.4 und Kap. 31.2.2).



● **Abb. 2.6** Dictyosom in *Euglena gracilis*, cis = cis-Seite, trans = trans-Seite des Dictyosoms (D, grün). GV = Golgi-Vesikel (rot), M = Mitochondrien (blau). 52 000 : 1, nachkoloriert

Das glatte Endoplasmatische Retikulum ist besonders beteiligt an der Synthese von **Lipiden und Steroiden**.

Darüber hinaus ist das Endoplasmatische Retikulum Sitz der sogenannten **Cytochrom-P-450-Enzyme**. Diese Enzyme zeigen unter bestimmten Bedingungen eine Lichtabsorption bei 450 nm (Name!), sind in der Natur weit verbreitet und kommen besonders in der Leber vor. Die Enzyme sind induzierbar, d. h. sie werden erst unter kontrollierten Bedingungen gebildet und sind in der Lage, Arzneimittel und andere von außen zugeführte Verbindungen, aber auch körpereigene Substanzen durch Biotransformation zu metabolisieren (Kap. 34.2.2).

Cytochrom-P-450-Enzyme

Praxisbeispiel: Metabolisierung von Arzneistoffen durch Cytochrome

Arzneistoffe werden häufig durch Cytochrom-P-450-Enzyme oxidiert. Dadurch werden sie wasserlöslicher und meistens ändert sich auch ihre Reaktivität (z. B. Abnahme der biologischen Wirksamkeit). Dabei können verschiedene Arzneistoffe durch das gleiche Enzym abgebaut werden. Die Cytochrom-Enzymaktivität kann durch die kontinuierliche Gabe eines oder mehrerer Arzneistoffe induziert werden, was zu einem beschleunigten Abbau dieser Stoffe führt (Enzyminduktion). So führen beispielsweise Alkohol, aber auch Barbiturate zu einer starken Enzyminduktion.

Dictyosomen (Golgi-Apparat) sind abgeflachte, membranbegrenzte Hohlräume (Zisternen), die tellerartig übereinander gestapelt sind (● Abb. 2.6). Das Organell besteht aus scheibenförmig abgeflachten, runden Zisternen. Die Gesamtheit der Dictyosomen wird als Golgi-Apparat bezeichnet. Dictyosomen können aus bereits bestehenden Dictyosomen entstehen oder aber Abgliederungen des Endoplasmatischen Retikulums sein. Das Dictyosom hat eine asymmetrische, polar gebaute Struktur. Der polare Bau zeigt sich im ultrastrukturellen Erscheinungsbild der Zis-

Dictyosomen entstehen aus dem Endoplasmatischen Retikulum.

ternenmembranen. Man unterscheidet eine Bildungsseite (cis-Seite), deren Struktur noch der Membran des rauen ER ähnelt (Durchmesser ca. 5 nm), von einer Sekretionsseite (trans-Seite), die bereits viel Ähnlichkeit mit der Plasmamembran zeigt (Durchmesser 9 nm). So weist die trans-Seite bereits einen hohen Kohlenhydratanteil auf. Dictyosomen spielen eine Rolle bei Sekretionsprozessen, bei der Strukturierung (Prozessierung) von Proteinen und bei der Synthese von Polysacchariden oder ätherischen Ölen. Dictyosomen bilden z. B. das **Pektin** der Mittellamelle (Kap. 3.1) und transportieren es an den Ort der Zellplattenbildung.



Merke

Erst die Kompartimentierung einer Zelle durch biologische Membranen erlaubt anspruchsvolle Biosyntheseleistungen. Viele Prozesse können nebeneinander ablaufen, ohne sich gegenseitig zu beeinflussen. Von besonderer Bedeutung sind in diesem Zusammenhang das Endoplasmatische Retikulum und die Dictyosomen. Biomembranen erlauben einen kontrollierten Materialtransport.

2.2 Zellstrukturen und ihre Funktion

Nachfolgend werden die einzelnen Zellstrukturen, die im vorausgegangenen Kapitel begrifflich schon eingeführt worden sind, näher erläutert. Unter dem Licht- und Elektronenmikroskop erkennbare Zellstrukturen können von einer Membran umgeben sein, müssen es aber nicht.

2.2.1 Zytoskelett



Definition

Das Zytoskelett besteht aus Mikrotubuli, Mikrotubuli assoziierten Proteinen (MAP), Mikrofilamenten, Intermediärfilamenten und weiteren filamentösen Strukturen.

Ein Zytoskelett kommt nur bei Eukaryoten vor.

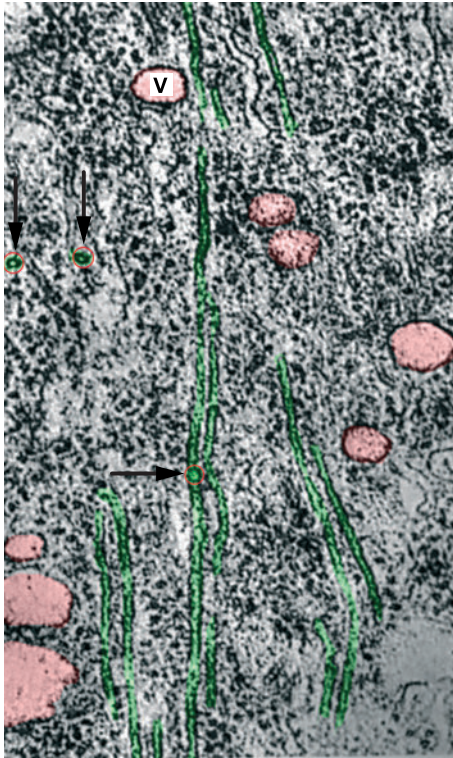
Das Zytoplasma enthält die Komponenten des **Zytoskeletts**. Letzteres kommt nur bei Eukaryoten vor. Das Zytoskelett verleiht der Zelle Stabilität.

Das Zytoskelett vermittelt einer Zelle eine charakteristische Form. Darüber hinaus ist es verantwortlich für die Bewegung von ganzen Zellen wie auch für innerzelluläre Bewegungen der Organellen und deren funktionelle Interaktionen. Das Zytoskelett bedingt eine hohe Viskosität des Zytoplasmas und eine Einschränkung der Diffusion von Makromolekülen. Die Proteinkonzentration des Zytoskeletts ist außerordentlich hoch. Das Zytoskelett ist dynamisch und kann rasch umgebaut werden, d. h. Polymerisation und Depolymerisation des Zytoskeletts spielen sich in Sekundenschnelle ab.

Mikrotubuli, Mikrotubuli assoziierte Proteine, **Mikrofilamente** und **Intermediärfilamente** sind gegenüber dem Grundplasma nicht durch eine Membran abgegrenzt. Mikrotubuli und Mikrofilamente sind röhrenförmige, lang gestreckte Zylinder (◉ Abb. 2.7).

Mikrotubuli haben einen Durchmesser von 25 nm, eine sehr variable Länge und sind aus zwei verschiedenen, alternierend und helikal angeordneten Tubulin-Unter-

Mikrotubuli und
Mikrofilamente



● **Abb. 2.7** Mikrotubuli (grün markiert, längs und quer, hier mit Pfeilen mit roten Kreisen) im Phragmoplasten aus dem sporogonen Gewebe von *Selaginella martensii*. V = Golgi-Vesikel (rot). 60000:1, nachkoloriert

einheiten zusammengesetzt, dem α - und dem β -Tubulin. Tubulin ist ein saures Protein. Je eine α - und eine β -Untereinheit bilden ein α -, β -Dimer. Die Zylinderstruktur der Mikrotubuli kommt durch die helikale und alternierende Anordnung von α - und β -Untereinheiten zustande (● Abb. 2.8).

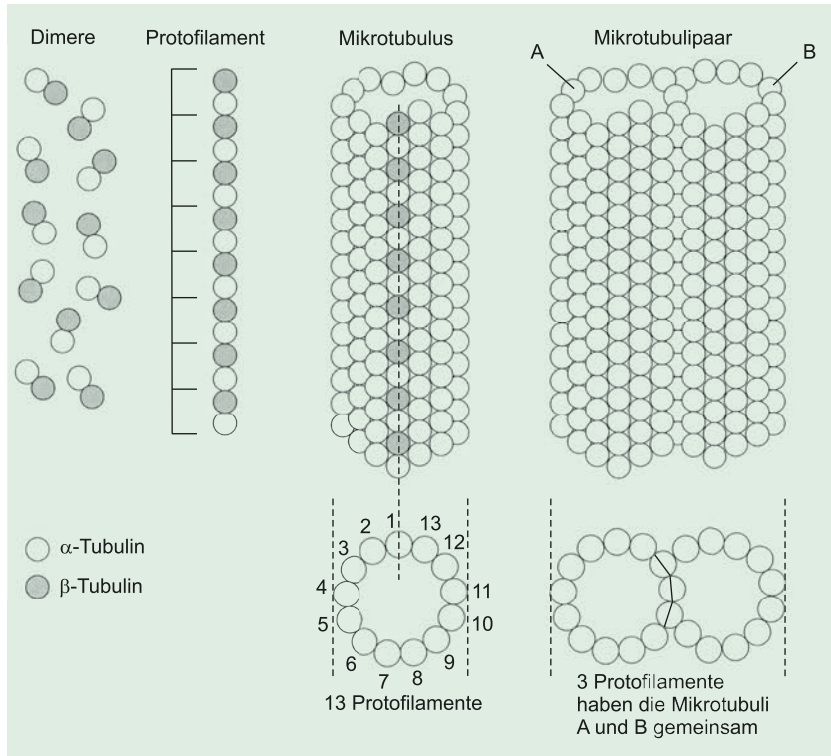
Das Gleichgewicht zwischen Auf- und Abbau der Mikrotubuli wird gestört, wenn eine Zelle mit **Colchicin** (● Abb. 2.9 A), **Vinblastin** oder **Vincristin** behandelt wird. Alle drei Verbindungen sind stickstoffhaltige, in verschiedenen Pflanzen vorkommende Naturstoffe. Sie werden an spezifische, aber unterschiedliche Stellen des α -, β -Dimers gebunden und verhindern dadurch eine Aggregation des Tubulins zum Mikrotubulus. Da Mikrotubuli an der Bewegung der Chromosomen bei Zellteilungen beteiligt sind, wird die Zellteilung in Gegenwart von Colchicin, Vinblastin und Vincristin arretiert, d. h. diese Verbindungen wirken als sogenannte Zytostatika. Hingegen baut **Cytochalasin**, ein Pilzmetabolit, **Mikrofilamente** ab und unterbindet dadurch Sekretionsvorgänge und intrazelluläre Bewegungen.

Hemmung der Mikrotubuli-Funktion

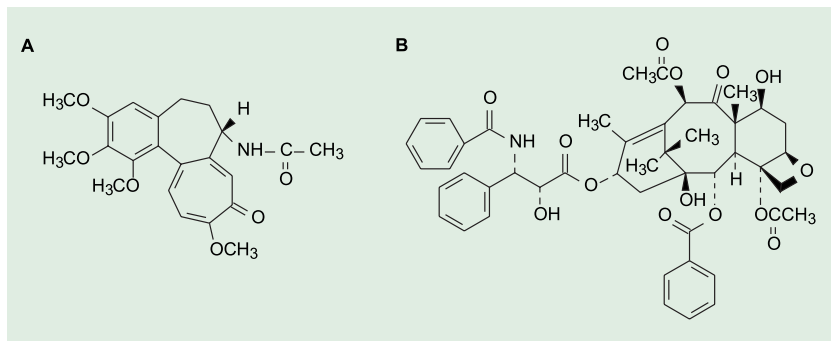
Praxisbeispiel: Zytostatika

Zytostatika wie Vinblastin und Vincristin werden bei Krebserkrankungen eingesetzt. Ein weiterer Naturstoff, der die Zellteilung arretiert und zytostatisch wirkt, ist das Paclitaxel (Taxol, ● Abb. 2.9 B). Im Gegensatz zu den Vinca-Alkaloiden stabilisiert es die Mikrotubuli und verhindert somit ihren Abbau.





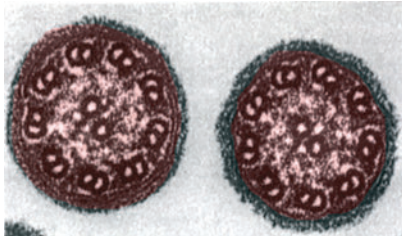
● **Abb. 2.8** Aufbau eines Mikrotubulus aus α - und β -Dimeren und Protofilamenten. Je zwei Mikrotubuli (Doppeltubuli) können ein Mikrotubuli-Paar mit drei gemeinsamen Protofilamenten bilden.



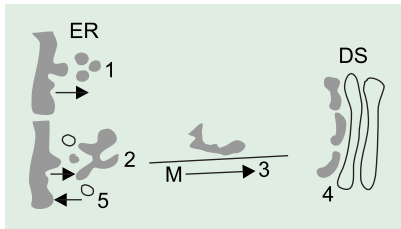
● **Abb. 2.9** Zwei tubulininteraktive zytostatisch wirkende Verbindungen, die in Pflanzen vorkommen. **A** Colchicin destabilisiert Mikrotubuli. Es kommt in *Colchicum autumnale* vor. **B** Paclitaxel stabilisiert Mikrotubuli. Es kommt in *Taxus brevifolia* vor.

Funktion der Mikrotubuli

Die Funktionen der Mikrotubuli in der Zelle sind vielfältig. Sie spielen u. a. eine Rolle bei der Orientierung (wenn auch nicht bei der Synthese) der Cellulose-Mikrofibrillen beim Zellwandwachstum in Pflanzen. Mikrotubuli sind darüber hinaus die Hauptstrukturelemente der Cilien und Flagellen (● Abb. 2.10), in denen neun peri-



● **Abb. 2.10** Querschnitt durch zwei Cilien (geißelartige, der Fortbewegung dienende Organellen) eines Protozoons (Einzeller). Es sind neun periphere Mikrotubulipaare (Doppeltubuli, Dubletten) und zwei zentrale einzelne Mikrotubuli zu erkennen. 130 000 : 1, nachkoloriert



● **Abb. 2.11** Intrazellulärer Transport zwischen Endoplasmatischem Retikulum (ER) und einem Dictyosom (DS). Nach der Knospung (1) des Endoplasmatischen Retikulums fusionieren Vesikel zu einem größeren Vesikel (2), welcher entlang von Mikrotubuli (M) (3) zu einem Dictyosom transportiert wird und mit diesem fusioniert (4). Rücktransport von Vesikeln zum Endoplasmatischen Retikulum findet ebenfalls statt (5).

phere doppelte Mikrotubuli (Dubletten) und zwei zentrale Mikrotubuli pro Organell angeordnet sind. Die Bewegung der Flagellen und Cilien erfolgt mit Hilfe der Mikrotubuli. Bei der Bewegung wird die energiereiche Verbindung Adenosintri-phosphat (ATP) verbraucht.

Mikrotubuli sind für innerzelluläre Transportvorgänge von großer Bedeutung. Wenn beispielsweise die intrazelluläre räumliche Distanz zwischen Endoplasmatischem Retikulum und Dictyosomen relativ groß ist (● Abb. 2.11, Kap. 2.1.3), werden vom Endoplasmatischen Retikulum abgeschnürte Vesikel zunächst fusioniert und das größere neu entstandene Vesikel wird nunmehr an Mikrotubuli entlang zum Dictyosom geführt. Der Vesikeltransport erfolgt aber nicht nur in eine Richtung, sondern auch zum Endoplasmatischen Retikulum zurück. Die beteiligten Membranen unterliegen dabei Bewegungen und Umstrukturierungen, die als **Membranfluss** bezeichnet werden.

Mikrofilamente sind dünner als Mikrotubuli und haben einen Durchmesser von nur 5–6 nm. Mikrofilamente sind über spezielle Verankerungsproteine an Membranen befestigt, wie z. B. an der Zytoplasmamembran. Mikrofilamente bewirken intrazelluläre Bewegungen wie Plasmaströmung oder die Bewegung von Golgi-Vesikeln, die an Sekretionsprozessen beteiligt sind. Während Mikrotubuli aus Tubulin bestehen, sind Mikrofilamente aus **Aktin** zusammengesetzt.

Eine dritte Gruppe filamentöser Strukturen, die **Intermediärfilamente**, sind aus verschiedenen Proteinen zusammengesetzt. Diese Filamente kommen u. a. im Zellkern vor. **Mikrotubuli assoziierte Proteine** (MAP) beeinflussen die Funktion der Mikrotubuli in verschiedenen Geweben, Organen und Entwicklungsstadien. Sie sind wesentlicher Bestandteil der **mitotischen Spindel**.

Struktur und Funktion der Mikrofilamente

Merke

Mikrotubuli erfüllen in der Zelle vielfältige Aufgaben. Neben Funktionen wie Zellstabilität und dem Aufbau von Cilien und Flagellen sind Mikrotubuli maßgeblich an innerzellulären Transportvorgängen beteiligt.

2.2.2 Ribosomen

Definition

Ribosomen bestehen aus RNA und zu 30–50 % aus Proteinen. Sie sind maßgeblich an der Proteinbiosynthese beteiligt.

Ribosomen gehören zu den Mikrosomen.

Ribosomen sind kleine und rundliche Partikel mit 17–23 nm Durchmesser und werden zu den **Mikrosomen** gezählt (● Abb. 2.4). Wie die Mikrotubuli und die Mikrofilamente haben Ribosomen keine Außenmembran. In der Ultrazentrifuge sedimentieren Ribosomen mit einer Sedimentationskonstante von **80 Svedberg-Einheiten** (Die Einheit »Svedberg« gibt die Sedimentationsgeschwindigkeit bei der Ultrazentrifugation an; große Moleküle sedimentieren schneller als kleine). Diese 80S-Partikel dissoziieren in magnesiumfreien Lösungen in **40S-** und **60S-**Untereinheiten. Charakteristisch für Bakterien und Mitochondrien sind hingegen die **70S-Ribosomen**, die in **30S-** und **50S-**Untereinheiten dissoziieren.

Polysomen bestehen aus Ribosomen und mRNA.

Ribosomen werden zumindest teilweise im Zellkern gebildet. Sie bestehen zu 30–50 % aus Protein. Der Rest ist **ribosomale Ribonukleinsäure (rRNA)**. Wenn die Proteinsynthese an den Ribosomen abläuft, sind diese zu **Polysomen** perlchnurartig aufgereiht (● Abb. 2.5, bis zu 20 Ribosomen pro Polysom). Das die Ribosomen verbindende Makromolekül ist die **Messenger-Ribonukleinsäure (mRNA)**, siehe Kap. 5.2. Sie zieht durch einen zwischen den Untereinheiten der Ribosomen gebildeten tunnelartigen Zwischenraum hindurch. Polysomen sind während der Proteinsynthese mit dem Endoplasmatischen Retikulum assoziiert. Ribosomen unterliegen einem schnellen Auf- und Abbau. Zellen, die keinen Zellkern haben und damit auch keine Proteinsynthese betreiben können, wie z. B. Siebröhren, sind frei von Ribosomen. Eine Bakterienzelle enthält ca. 20 000 Ribosomen. Sie machen ca. ein Drittel der gesamten Zellmasse aus.

Merke

70S-Ribosomen, die in magnesiumfreien Lösungen in 30S- und 50S-Untereinheiten dissoziieren, kommen nur bei Bakterien sowie in Mitochondrien von Eukaryoten und in pflanzlichen Plastiden vor. Eukaryoten (ohne Berücksichtigung von Organellen) sind durch 80S-Ribosomen (40S- und 60S-Untereinheiten) charakterisiert, die entweder frei im Grundplasma oder mit dem Endoplasmatischen Retikulum assoziiert vorkommen.

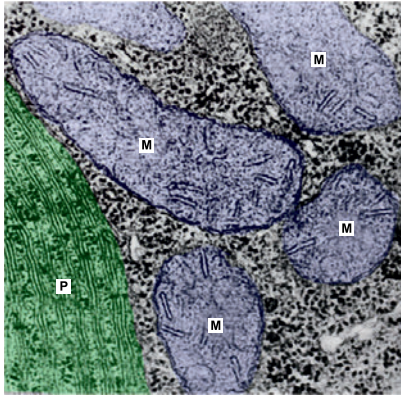
2.2.3 Mitochondrien

Definition

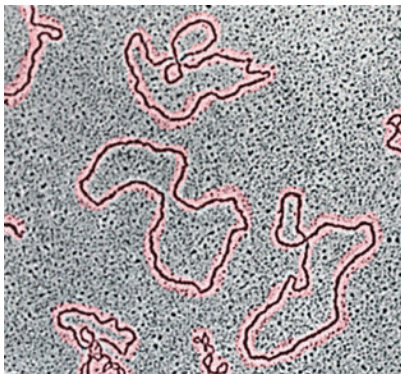
Ein Mitochondrium ist ein Zellorganell mit einer Länge von 1–10 µm und ist von einer Doppelmembran umgeben. Im Mitochondrium finden zahlreiche Stoffwechselreaktionen statt. So wird im Rahmen der Zellatmung ATP gebildet, was für die Energieversorgung der Zelle von zentraler Bedeutung ist.

Mitochondrien haben eine Doppelmembran.

Nach Anfärben mit dem Farbstoff Janusgrün B sind im Grundplasma lichtmikroskopisch Zellorganellen von ovaler bis fadenförmiger Gestalt zu erkennen, die wenige µm lang und 0,5–0,8 µm dick sind (● Abb. 2.12). Diese als **Mitochondrien** be-



● **Abb. 2.12** Vier Mitochondrien (M) vom Tubuli-Typ (blau) in Nachbarschaft zu einem Chloroplasten (P, grün). Präparation von *Euglena gracilis*, einer einzelligen Grünalge. 52 000 : 1, nachkoloriert



● **Abb. 2.13** Isolierte mitochondriale Desoxyribonukleinsäure (DNA) aus *Tetrahymena pyriformis*. Die DNA ist wie beim Bakterienchromosom zirkulär. 78 000 : 1, nachkoloriert

zeichneten Partikel fehlen in kaum einer Zelle. Ausnahme: Prokaryoten sowie einige Protozoen und einige Pilze. Die Zahl der Mitochondrien schwankt von etwa 20 in Spermatozoen, 800–2000 in der Leberzelle und von mehreren 100 bis einigen 1000 bei Höheren Pflanzen. Mitochondrien vermehren sich durch Querteilung.

Die Mitochondrien sind gegenüber dem Grundplasma durch eine **Doppelmembran** abgegrenzt (● Abb. 2.12). Die äußere Membran ist eine einfache Hüllmembran; die Innenmembran hingegen, die der äußeren eng anliegt, ist in dem Binnenraum des Mitochondriums hinein jeweils in Form von Falten (**Cristae**), Röhrcchen (**Tubuli**) oder Säckchen (**Sacculi**) eingestülpt. Die Innenmembran enthält einen hohen Anteil an **Cardiolipin**, einem Phospholipid, das auch bei Prokaryoten (und in Chloroplasten) vorkommt. Der Raum zwischen den beiden Elementarmembranen ist wahrscheinlich von einer Flüssigkeit ausgefüllt. Der Binnenraum des Mitochondriums ist ausgefüllt von einer proteinreichen Matrix, die im elektronenoptischen Bild granuliert erscheint. Das ist hauptsächlich auf die Anwesenheit von **70S-Ribosomen** zurückzuführen, die auch bei Prokaryoten vorkommen (Kap. 2.2.2). Wie Prokaryoten enthalten Mitochondrien **histonfreie Desoxyribonukleinsäure** (DNA), die Bestandteil eines kompletten Proteinsyntheseapparates ist. Die mitochondriale DNA ist meistens zirkulär (● Abb. 2.13). Die Anzahl der kodierenden Gene auf der mitochondrialen DNA (mtDNA) reicht aber bei weitem nicht aus, um alle für die Funktion eines Mitochondriums notwendigen Proteine zu synthetisieren, d. h. der größte Teil der mitochondrialen Proteine ist im Kern kodiert. Nach der

Mitochondrien haben eigene DNA und Ribosomen.

Synthese im Zytoplasma werden die Proteine in die Mitochondrien importiert; dabei ist ein endständiger Peptidrest (ein sogenanntes **Transitpeptid**) Signalgeber für den Import eines Proteins in das Mitochondrium. Der Peptidrest wird nach dem Import abgespalten. **Mitochondrien sind für die Energieversorgung der Zelle von großer Bedeutung** und werden deshalb auch als »Kraftwerk« der Zelle bezeichnet (Kap. 9.6).

Sämtliche Proteine (Enzyme) des **Zitronensäurezyklus** sind kerncodiert und werden nach der Synthese im Zytoplasma der Zelle in die Mitochondrien eingeschleust. Mitochondrien sind in Bezug auf ihre Fähigkeit Proteine zu synthetisieren semiautonom.

Die äußere Membran der Mitochondrien ist relativ arm an Enzymen. Die Innenmembran ist Träger der Enzyme des Elektronentransportes der **Atmungskette** und der **oxidativen Phosphorylierung** (Kap. 9.6). Die Enzyme des **Zitronensäurezyklus** (Kap. 9.3) und des **Fettsäureabbaus** (Kap. 9.5) sind in der Matrix des Mitochondriums lokalisiert. Die Hauptfunktion dieser Stoffwechselprozesse liegt darin, im Zuge der Energieumwandlung das energiereiche **Adenosintriphosphat (ATP)** zu synthetisieren und für den Zellstoffwechsel bereit zu stellen.



Merke

Man geht heute davon aus, dass es sich bei Mitochondrien um Prokaryoten handelt, die im Zuge der Evolution von der Euzyte durch Endozytose aufgenommen wurden (Endosymbiontentheorie). Hierfür sprechen viele Merkmale (eigene DNA, Ribosomen, Doppelmembran). Jedoch haben diese anschließend ihre autonomen Eigenschaften teilweise verloren. Mitochondrien können als »Kraftwerke« der Zelle betrachtet werden, insbesondere im tierischen Organismus.

2.2.4 Plastiden



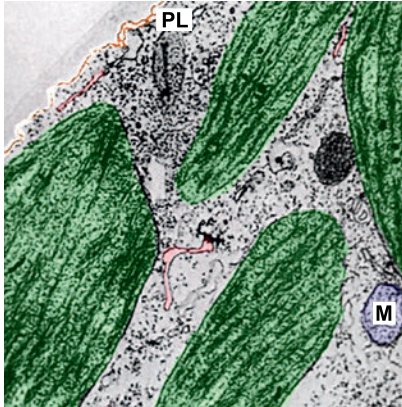
Definition

Plastiden sind typische Organellen pflanzlicher Zellen und haben eine Doppelmembran. Die wichtigsten Plastiden sind die Chloroplasten, welche für die Photosynthese verantwortlich sind.

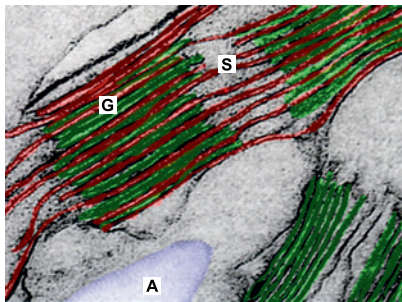
Es gibt Chloroplasten, Chromoplasten und Leukoplasten.

Plastiden (● Abb. 2.6, ● Abb. 2.10, ● Abb. 2.12, ● Abb. 2.14) sind Organellen pflanzlicher Zellen. Plastiden fehlen bei Tieren, Bakterien und Cyanophyceen sowie den heterotrophen Pilzen. Sie sind ebenso wie die Mitochondrien durch eine **lipidreiche Doppelmembran** gegenüber dem Zytoplasma abgegrenzt. Ihre Größe liegt zwischen der der Mitochondrien und der des Kernes. Bei den ausdifferenzierten Plastiden unterscheiden wir die **grünen Chloroplasten**, **rote** und **gelbe Chromoplasten** und **farblose Leukoplasten**. Stärke speichernde Leukoplasten werden als **Amyloplasten** bezeichnet. Chloroplasten und Chromoplasten werden unter dem Begriff **Chromatophore** zusammengefasst.

Obwohl die Plastiden unterschiedlich strukturiert sind und verschiedene Stoffwechselfunktionen haben, gehen sie aus gemeinsamen Vorstufen, den **Proplastiden**, hervor und sind teilweise ineinander umwandelbar. Die Proplastiden (sie sind größer als Mitochondrien) sind von einer Doppelmembran begrenzt und von einer



● **Abb. 2.14** Chloroplasten (grün) aus *Funaria hygrometrica*. ER = Endoplasmatisches Retikulum (rot), M = Mitochondrium (blau), PL = Plasmalemma (orange). 28 000: 1. Elektronenoptische Aufnahme Volkmann, nachkoloriert



● **Abb. 2.15** Stroma mit Stromathylakoiden (S, rot), Grana mit Granathylakoiden (G, grün). A = Stärkekorn (blau). Chloroplasten-Ausschnitt aus Blättern von *Phaseolus vulgaris*. 84 000: 1, nachkoloriert

dichten Grundsubstanz erfüllt. Die zunächst noch undifferenzierten meristematischen Proplastiden wachsen auf ein Mehrfaches ihrer Ausgangsgröße heran. Die Ausbildung zu Chloroplasten erfolgt durch Einfaltung der inneren Membran zu den charakteristischen **Thylakoiden** (● Abb. 2.14, ● Abb. 2.15). Die Proplastiden vermehren sich durch Teilung und werden mit den Geschlechtszellen (meist den Eizellen) bei der Zygotenbildung weitergereicht (**Plastidenvererbung**). Ausdifferenzierte Chloroplasten können sich auch wie die Mitochondrien mittels einfacher Durchschnürung vermehren.

Eine in einem Blatt befindliche photosynthetisierende Palisadenzelle enthält ca. 40 Chloroplasten. Sie sind in der Mehrzahl linsenförmig gestaltet und 4–8 µm lang (● Abb. 2.14). Elektronenoptisch ist eine äußere Doppelmembran (Durchmesser je Membran etwa 5 nm) mit einem Zwischenraum von 2–3 nm zu erkennen, die die Chloroplasten gegenüber dem Zytoplasma abgrenzt. Das Innere der Chloroplasten ist von Membranen (Thylakoiden) erfüllt. Ihre Bildung ist abhängig vom Licht. Man unterscheidet **Stromathylakoide** und **Granathylakoide** (● Abb. 2.15). Die Stromathylakoide durchziehen häufig den ganzen Chloroplasten, die Granathylakoide hingegen sind kürzer und dicht übereinander gestapelt (bis zu 100). Die Stapel werden als **Grana** bezeichnet. Sie sind in das **Stroma** (Grundsubstanz, Matrix) eingebettet.

Die Grana sind die Orte der Sauerstoffentwicklung, der Photosynthese und der Photophosphorylierung. Das Stroma ist der Ort der CO₂-Fixierung und der der Photosynthese nachgeschalteten Kohlenhydratsynthese (Kap. 10.2).

Thylakoide (Stroma, Grana) sind typisch für Chloroplasten.

Die Chloroplasten der **Algen** (Kap. 22.1) unterscheiden sich von den linsenförmig ausgebildeten der Höheren Pflanzen durch eine große Formenmannigfaltigkeit. Eine Zelle enthält häufig nur ein oder zwei solcher Chloroplasten, die plattenförmig, netzförmig, sternförmig, bandförmig oder anders gestaltet die Zelle durchziehen. Durch Pigmente (Kap. 10.1) erhalten sie oft verschiedene Färbungen.

Auch bei denen zur Photosynthese befähigten Bakterien, den **Cyanobakterien** (Kap. 20.1.1), sind Thylakoide ausgebildet; jedoch entstehen diese im Gegensatz zu denen der Höheren Pflanze durch Ausstülpungen der Zytoplasmamembran in das Zellinnere. Diese Thylakoide finden sich dann vorwiegend in einem peripheren Bereich in der Nähe der Zellwände.

Thylakoide enthalten photosynthetisch aktive Pigmente.

Photosynthetisch aktive Pigmente sind in den Thylakoiden lokalisiert. Es gibt drei große Gruppen von photosynthetisch wirksamen Pigmenten, die Licht absorbieren, nämlich **Chlorophylle**, **Carotinoide** und **Phycobiline**. Struktur und Funktion der photosynthetisch aktiven Pigmente werden in Kap. 10.1 näher erläutert.

Neben den Enzymen und Elektronenüberträgern für die Lichtreaktion und die Kohlenhydratsynthese finden sich im Stroma der Chloroplasten auch 70-S-Ribosomen und zirkuläre DNA. Damit ist eine gewisse Unabhängigkeit von der DNA des Zellkernes und der durch sie kodierten Proteinsynthese gegeben (Chloroplasten sind wie Mitochondrien semiautonom).

Plastom, Chromoplasten und Leukoplasten

Man spricht vom **Plastom** als der Summe der in Chloroplasten enthaltenen genetischen Informationen. Sie wird bei Teilungen weitergegeben. Genauso wie die Mitochondrien sind Chloroplasten vom Zellkern der Wirtszelle abhängig.

Chromoplasten finden sich vornehmlich in Zellen der Blüten und Früchte. Ihr **Carotinoidgehalt** verleiht diesen Organen die oft intensive Färbung. Insgesamt kennt man rund 80 verschiedene Carotinoide, deren Synthese in den Plastiden erfolgt. **Leukoplasten** sind farblose Zellorganelle und haben enge Beziehungen zu den Chloroplasten. Sie finden sich bei den grünen Pflanzen vorwiegend in den farblosen Speicherorganen (Wurzelstöcke, Knollen, Mark) und synthetisieren weder Chlorophyll noch Carotinoide. In den genannten Organen sind sie die Speicherorte für Reservestoffe der Pflanze. Werden Stärkekörner in ihnen synthetisiert, werden sie **Amyloplasten** genannt; als **Proteinoplasten** speichern sie Eiweißkörper.



Merke

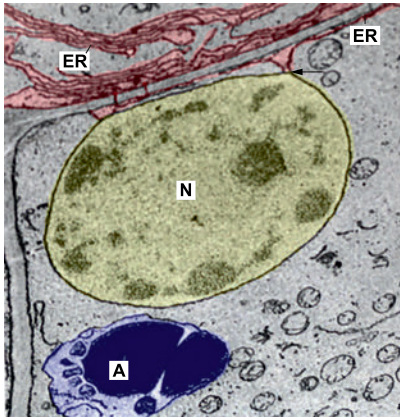
Plastiden entstehen aus den wesentlich kleineren Proplastiden. Wichtige Plastide sind die Chloroplasten, Chromoplasten und Leukoplasten. Die Plastiden sind zumindest teilweise ineinander umwandelbar.

2.2.5 Zellkern

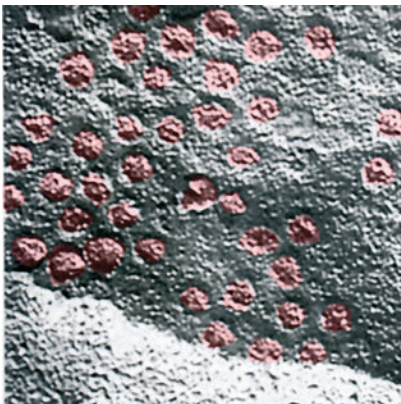


Definition

Der Zellkern ist von einer doppelten Membran, der sogenannten Kernmembran, umgeben, und enthält den größten Teil des genetischen Materials der Euzyte. Das genetische Material liegt in Form von Chromosomen vor. Der Kern ist notwendig für die langfristige Änderung von Struktur und Funktion der Zellen sowie für die Steuerung von Differenzierungsabläufen.



● **Abb. 2.16** Zellkern in einer Wurzelhaubezelle von *Lepidium sativum*, Verbindung zwischen Endoplasmatischem Retikulum (ER, rot) und Kernhülle (Pfeil). A = Amyloplast (blau), N = Zellkern (gelb). 12 000 : 1, nachkoloriert



● **Abb. 2.17** Oberfläche der Kernmembran von *Euglena gracilis*; Kernporen mit Porenkomplexen (rot) nach Gefrierätzung. 37 500 : 1, nachkoloriert

Der Zellkern (Kern, Karyon, Nukleus) enthält die Hauptmenge des genetischen Materials einer Euzyte. Er ist lichtmikroskopisch in der Regel gut erkennbar. Der Zellkern ist von einer **Kernmembran** (**Nuklearmembran**, **Karyoderm**) umgeben. Die Membran ist stets doppelt ausgebildet. Sie umschließt den **perinukleären Raum**. Dieser steht mit dem Endoplasmatischen Retikulum in direktem räumlichem Zusammenhang (● Abb. 2.16). Wie das ER kann die äußere Membran des Kernes mit Ribosomen besetzt sein. Die Nuklearmembran ist von **Kernporen** durchbrochen (● Abb. 2.17).

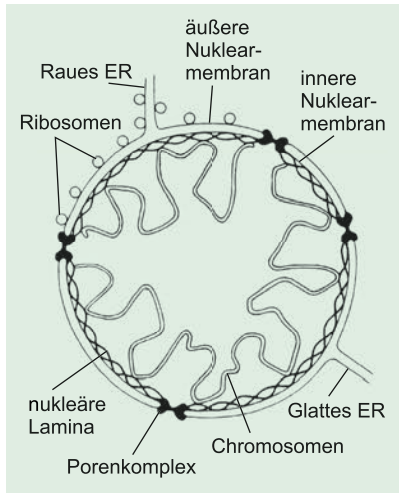
Die Zahl der Poren eines Kernes steigt mit seiner stoffwechselphysiologischen Aktivität. Sie vermitteln den Stoffaustausch zwischen Kerninnerem und dem Zytoplasma. Die Pore ist jedoch keine schlichte Öffnung, denn Moleküle können die Pore nicht frei passieren. Kerne, die ihre stoffwechselphysiologische Aktivität einschränken, schließen die Poren mit einem **Diaphragma**. Der den Stoffaustausch kontrollierende Porenkomplex kann aus einem inneren und einem äußeren Randwulst bestehen, der ein Zentralgranulum umschließt. Die Pore ist also streng strukturiert, unterliegt aber dynamischen Änderungen.

Der Zellkern enthält die **Chromosomen**. Im stoffwechselphysiologisch aktiven Interphasekern sind Chromosomen entspiralisiert und bilden in ihrer Gesamtheit das feinfädige **Chromatin**. Dieses ist mit der nukleären Lamina (● Abb. 2.18) assoziiert, die aus Intermediärfilamenten zusammengesetzt ist. Die Interaktion zwischen

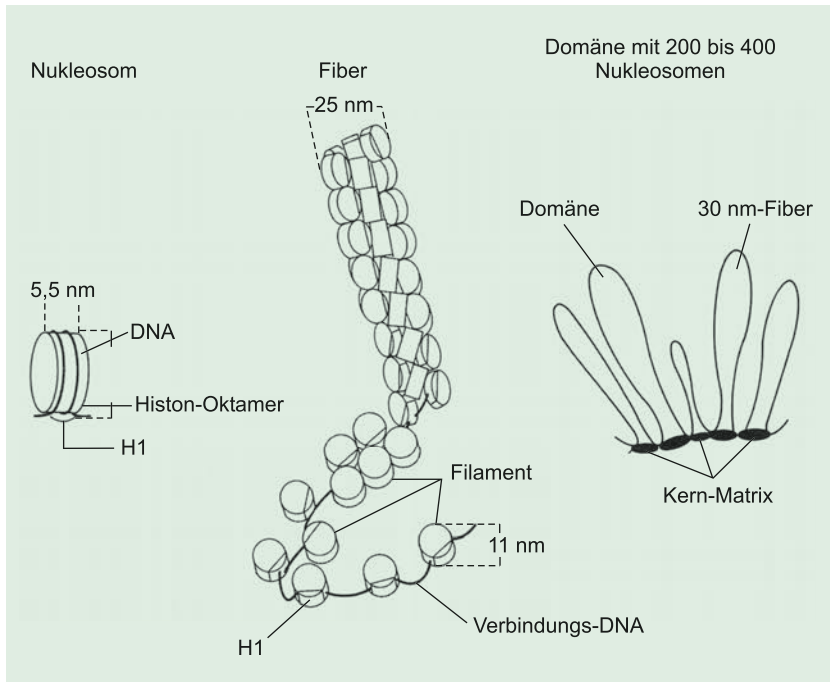
Aufbau des Zellkerns

Kernporen kontrollieren den Stofftransport an der Kernmembran.

Molekulare Struktur der Chromosomen



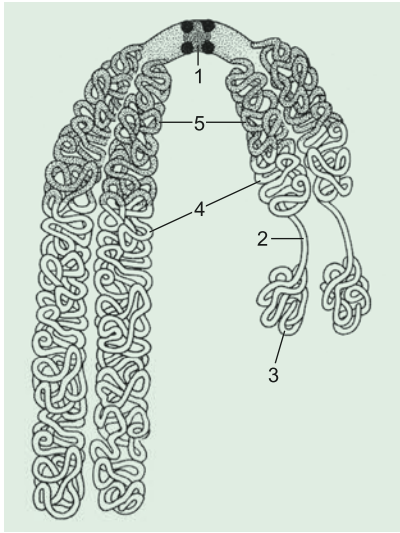
● **Abb. 2.18** Strukturbestandteile der Kernmembran. Die nukleäre Lamina besteht aus Intermediärfilamenten, die die innere Nuklearmembran auskleiden und der Verankerung der Interphasechromosomen dienen.



● **Abb. 2.19** Struktur entspiralisierter Chromosomen im Interphasekern

Lamina und Interphasechromosomen hat wahrscheinlich die Funktion, die Chromosomenarchitektur zu stabilisieren.

Chromosomen bestehen im Wesentlichen aus vier chemisch definierbaren Komponenten: **Desoxyribonukleinsäuren (DNS, DNA)**, **basischem Protein (Histon)**, **Ribonukleinsäuren (RNS, RNA)** und sauren Proteinen. DNA und Histon kommen in einem annähernden 1:1 Verhältnis vor. Sie sind auf charakteristische Art in sogenannten **Nukleosomen** (● Abb. 2.19) organisiert. Diese bestehen aus Verbindungs-DNA, einem Molekül **Histon 1 (H1)** sowie aus einem Nukleosomenkern. Dieser



● **Abb. 2.20** Aufbau eines Metaphasechromosoms (schematisch). 1 = Kinetochor, 2 = sekundäre Einschnürung mit Satellit, 3, 4 = Euchromatin mit den aufgewundenen Chromosomenspalthälften (Chromatiden), 5 = Heterochromatin (im Gegensatz zu 4 in der Interphase nicht oder nur vorübergehend entspiralisiert)

wiederum besteht aus acht Histonmolekülen, die aus vier unterschiedlichen Histonen gebildet werden. Das so entstandene Octamer wird vom DNA-Molekül derart umwunden, dass 145 Nukleotide pro Octamer an Histon gebunden sind. Dabei bildet die DNA jeweils zwei Windungen um jedes Histon-Octamer. Nukleosomen sind zu Filamenten aufgereiht und diese zu Fibern aufspiralisiert. Fibern sind zu Domänen aufgewunden, sodass die gesamte in einem Gedankenexperiment linear aneinander gereihete DNA einer menschlichen Zelle zwar zwei Meter lang wäre, durch die Aufwindungen aber doch in einem Kern von nur 5 µm Durchmesser Platz hat.

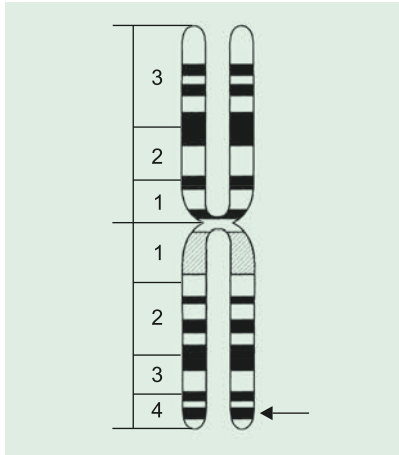
Histone kommen in den Kernäquivalenten der Bakterien nicht vor. Diese enthalten jedoch Amine wie Cadaverin, Spermin und Spermidin, die die sauren Phosphatgruppen der DNA neutralisieren.

Einzelne Chromosomen werden erst im Verlaufe der Kernteilung lichtmikroskopisch sichtbar (● Abb. 2.20). Sie sind dann längs gespalten und bestehen aus zwei Chromatiden. Neben dem Chromatin befinden sich im Kern als auffällige Gebilde noch ein oder mehrere **Nucleoli**. Das sind kompakte Körperchen, in denen die Vorstufen der Ribosomen gebildet werden. Sie nehmen 1–6 % des Kernvolumens ein. Die Zahl der Nucleoli ist artspezifisch. Sie kann eins bis vier, aber auch wesentlich mehr betragen.

Die längeren Chromosomen sind meist durch eine achromatische (nicht anfärbare) Einschnürung, das **Centromer**, in zwei ungleich lange Schenkel unterteilt (● Abb. 2.20). Im Centromer werden in der Mitose die **Kinetochoren** ausgebildet. An diesen setzen in der Mitose die Mikrotubuli der Spindelfasern an (● Abb. 4.1). Einige Chromosomen gliedern durch sekundäre Einschnürungen kleine Abschnitte der Chromosomen als sogenannte **Satelliten (Trabanten)** ab. Derartige Chromosomen werden **SAT-Chromosomen** genannt. In den sekundären Einschnürungen sind häufig die Gensequenzen für die Kodierung der ribosomalen RNA (Kap. 5.2) lokalisiert. Diese rRNA wird zusammen mit Proteinen im Nucleolus eingelagert. Deshalb werden diese Chromosomenabschnitte auch als Nucleolusorganisator bezeichnet. Die Anzahl der Nucleoli in einem Zellkern entspricht dann häufig der Anzahl der SAT-Chromosomen.

Funktion der Kernkörperchen

Aufbau der Chromosomen



● **Abb. 2.21** Bandenmuster des Chromosoms 1 des menschlichen Chromosomensatzes. Der Pfeil bezeichnet beispielhaft die Region 1q43, siehe Text.

Bereiche des Chromosoms, die in der Interphase entspiralisiert sind, werden als **Euchromatin** bezeichnet. Bereiche, die in der Interphase nicht oder nur vorübergehend entspiralisiert sind, werden obligates bzw. fakultatives **Heterochromatin** genannt.

Chromosomen werden häufig wie in ● Abb. 2.21 gezeigt dargestellt. Diese Darstellung nimmt Bezug auf den Umstand, dass Chromosomen mit spezifischen Reagenzien anfärbbar sind und dass die Färbung ein für ein bestimmtes Chromosom gut reproduzierbares, typisches **Bandenmuster** ergibt. Es dient dazu, Chromosomen zu identifizieren und zu unterscheiden. Die Regionen der Chromosomen können durch eine Kurzformel bezeichnet werden. In dieser wird zunächst das Chromosom, dann der kurze (p) oder lange (q) Arm, anschließend das Band und innerhalb des Bandes die Region bezeichnet. 1q43 zum Beispiel ist die Region 3 im Band 4 auf dem langen Arm (q) von Chromosom 1 des menschlichen Chromosomensatzes (● Abb. 2.21). Das Bandenmuster wird bestimmt durch den Proteingehalt der Chromosomen.

Haploider und diploider Chromosomensatz

Die Zahl der Chromosomen ist für jede Art konstant. Die Geschlechtszellen (Gameten) haben einen einfachen (**haploiden**) Chromosomensatz ($1n = \text{haploid}$). Er stellt bereits eine vollständige Garnitur der Gene in den Zellen eines Organismus dar. Durch Befruchtung, d. h. Verschmelzung zweier Geschlechtszellen, wird der Zygotenkern gebildet, der jetzt zwei Chromosomensätze ($2n = \text{diploid}$) enthält (Kap. 4). Die beiden verschiedenen elterlichen in einem diploiden Chromosomensatz jeweils entsprechenden Chromosomen werden als homolog bezeichnet. Die Zahl der Chromosomen in einem haploiden Satz schwankt zwischen zwei (z. B. *Haplopappus gracilis*), 21 beim Menschen (*Homo sapiens*) und mehreren hundert (*Ophioglossum reticulatum*, $n = \text{ca. } 630$).

Der Zellkern zeichnet sich durch besondere Stoffwechselleistungen aus. Die Proteinsynthese nimmt hier mit der Transkription (Kap. 5.2, RNA-Synthese) ihren Ausgang. Während die eigentliche Proteinsynthese am ER abläuft, ist der Kern selbst in begrenztem Maße zur Proteinsynthese befähigt. Obwohl der Zitronensäurezyklus und die Glykolyse im Wesentlichen mitochondriale (Zitronensäurezyklus) bzw. (Glykolyse) Stoffwechselwege sind (Kap. 9), kommen diese Stoffwechselabläufe erstaunlicherweise auch im Kern vor.

Merke

Der Zellkern ist ein für die Euzyte typisches Zellorganell und enthält den größten Teil des genetischen Materials dieser Zellen. Zellen ohne Zellkern kommen jedoch auch bei Eukaryoten vor (z. B. Erythrozyten, Siebröhren). Solche Zellen sind sekundär kernlos geworden. Entweder haben sie eine nur begrenzte Lebensdauer (Erythrozyten), oder die Steuerung der Stoffwechselprozesse (in den Siebröhren) wird von Nachbarzellen, den Geleitzellen (● Abb. 13.17), übernommen. Es gibt auch Zellen mit vielen Zellkernen. Solche Zellen werden dann als polyenergид bezeichnet. Leberzellen (Kap. 34.2) und pflanzliche Milchröhren können polyenergид sein.

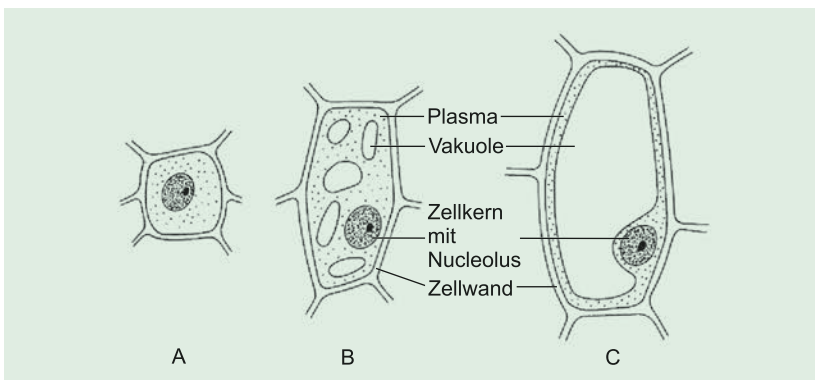
**Vakuole****2.2.6****Definition**

Die Vakuole ist ein typisches Organell von pflanzlichen Zellen und ist von einer Membran, dem Tonoplasten, umgeben. Die Vakuole spielt eine Rolle in der Regulation der Zellgröße, des Innendrucks der Zelle und kann Stoffe akkumulieren.



Vakuolen sind typische Kompartimente der Zellen Höherer Pflanzen. Bei der Entwicklung der Zellen des Grundgewebes (Parenchym) aus meristematischen Zellen der Sprossspitze fließen kleine Vakuolen zu einer großen Vakuole zusammen, die schließlich 90 % des gesamten Inhaltes einer parenchymatischen Zelle einnehmen kann (● Abb. 2.22). Die Bildung dieser Vakuole oder Zellsaftvakuole geht mit einem erheblichen Wachstum der Zelle einher. Das Protoplasma der ausgewachsenen Zelle stellt dann nur noch einen wandständigen Belag dar, der von der Vakuole gegen die Innenseite der Zellwand gedrückt wird. Die Vakuole ist vom Zytoplasma durch den **Tonoplasten**, eine Biomembran, getrennt. In der Gesamtheit werden Vakuolen als **Vakuom** bezeichnet.

Aufbau der Vakuole



● **Abb. 2.22** Bildung der Zellsaftvakuolen (schematisch). **A** Zelle vor Beginn des Streckungswachstums. **B** Zelle im Streckungswachstum; das Plasma entmischt sich und führt zur Bildung von Vakuolen. **C** Zelle nach Abschluss des Streckungswachstums; das Plasma ist durch die große Vakuole auf einen schmalen Bereich entlang der Zellwand zurückgedrängt (Plasmaschlauch).

Die durch die Vakuolenbildung bedingte Vergrößerung der pflanzlichen Zellen bewirkt in der Summe eine Vergrößerung des gesamten Pflanzenkörpers und hilft der Pflanze, sich gegenüber anderen Pflanzen in der Konkurrenz um das Sonnenlicht durchzusetzen.

Funktion der Vakuole

Die Vakuole enthält hydrolytisch wirkende Enzyme (**Hydrolasen**), die vermutlich eine Rolle bei innerzellulären Abbaureaktionen spielen. Die Vakuole wird daher auch als **lytisches Kompartiment** bezeichnet. Es entspricht damit den **Lysosomen**, die in tierischen (menschlichen) Zellen vorkommen, Hydrolasen enthalten und Abbaureaktionen durchführen (z. B. Speicherung des Enzyms Alliinase, ● Abb. 26.4). Die in der Vakuole vorkommenden Proteine können auch eine Speicherfunktion übernehmen. Darüber hinaus können in der Vakuole weitere, häufig niedermolekulare Verbindungen akkumulieren, die für den zellulären osmotischen Druck und dessen Regulation (**Osmoregulation**) mitverantwortlich sind. Der osmotische Druck führt zu einem Wanddruck (**Turgordruck** oder **Turgor**) und dieser zu einer Gewebespannung, die ein wesentliches Festigungselement im pflanzlichen Gewebe darstellt.

Tiere haben die Möglichkeit, Stoffwechselprodukte durch spezielle Organe (Nieren, Haut) auszuschleiden. Pflanzen produzieren ebenfalls Produkte, die für den Stoffwechsel toxisch sein können und die sie aus dem Zytoplasma durch einen Transportvorgang entfernen. In diesem Zusammenhang ist die Vakuole ein besonders wichtiges Kompartiment für die Ablagerung niedermolekularer Verbindungen.

Niedermolekulare Verbindungen der Vakuole können Mineralsalze, Zucker (z. B. Saccharose), organische Säuren, Amide, Aminosäuren, Gerbstoffe (Tannine), Pigmente und sogar Lipide sein. Einige dieser Verbindungen werden nachfolgend genannt.

Sekundäre Pflanzeninhaltsstoffe

Eine umfangreiche Gruppe weit verbreiteter pflanzlicher Sekundärstoffe (s. auch Kap. 10.6), die in der Vakuole abgelagert werden, ist die der **Anthocyane**. Sie können in verschieden substituierter und glykosidierter Form vorkommen und tragen zur Blütenfärbung bei. Ein Beispiel ist das Cyanin, welches in der Kornblume (*Centauria cyanus*, ● Abb. 26.56 H) vorkommt und für die Blütenfarbe verantwortlich ist. Gelbe Blüten- und Blattfärbungen werden häufig durch unterschiedliche **Flavonoide** verursacht. Vakuolen können auch **Gerbstoffe** enthalten. Gerbstoffe sind Verbindungen, die Proteine präzipitieren und tierische Haut in Leder überführen. Vakuolen können aber auch für den Menschen giftige Stoffe enthalten, wie z. B. **cyanogene Glykoside** bei Fabaceen oder **Senfölglykoside** bei Brassicaceen. Derartige Stoffe werden teils im Zytosol, teils in der Vakuole gebildet. Dabei wird der Transport durch den Tonoplasten streng kontrolliert. Fernerhin können in der Vakuole **Reservestoffe**, wie das **Inulin** bei Asteraceen, deponiert werden.

●● Praxisbeispiel: Polyphenole

Polyphenole, wie z. B. Flavonoide und Anthocyane, sind wichtige Bestandteile vieler Phytopharmaka und pflanzlicher Nahrungsmittel. Neben zahlreichen recht spezifischen Wirkungen dieser Substanzklasse wird vermutet, dass ihre tägliche Aufnahme dazu beiträgt, Darmkrebs und Gefäßerkrankungen vorzubeugen.

Merke

Die Vakuole spielt eine Rolle im Zellenwachstum, der Osmoregulation und der Speicherung von Stoffen. Niedermolekulare organische Verbindungen, die hauptsächlich von Pflanzen oder Mikroorganismen (manchmal auch von Tieren) gebildet werden, werden auch als Sekundärstoffe bezeichnet, wenn sie eine nur begrenzte Verbreitung in der Natur haben und wenn sie im Primärstoffwechsel einer Pflanze keine erkennbare stoffwechselphysiologische Funktion erfüllen, was eine ökologische Funktion jedoch nicht ausschließt (z. B. Fraßschutz). Viele pflanzliche Sekundärstoffe werden in der Vakuole gespeichert und können eine physiologische Wirkung auf den Säugetierorganismus ausüben. Solche pflanzlichen Sekundärstoffe werden häufig als biogene Arzneistoffe verwendet.

Zusammenfassung

- Zellen sind von einer Biomembran umgeben, welche diese nach außen hin abgrenzt. Dabei übernimmt die Biomembran vielfältige Aufgaben.
- Biomembranen ermöglichen einen kontrollierten Stofftransport.
- Biomembranen bestehen aus Lipiden, die einen »Lipid-Bilayer« ausbilden, und in die unterschiedliche Proteine integriert sind.
- Das Innere von Zellen, insbesondere von eukaryotischen Zellen, ist durch Biomembranen kompartimentiert und in unterschiedliche Reaktionsräume eingeteilt.
- Das Zytoskelett gibt der Zelle innere Stabilität, wobei Mikrotubuli und Mikrofilamente auch bestimmte Transport- und Bewegungsfunktionen übernehmen können.
- Das Endoplasmatische Retikulum führt wichtige Syntheseaufgaben durch und ist oftmals mit Ribosomen besetzt. Die Dictyosomen entstehen aus dem Endoplasmatischen Retikulum.
- Proteine werden typischerweise an Ribosomen synthetisiert.
- Die Mitochondrien sind die »Kraftwerke« der Zelle, insbesondere beim tierischen Organismus.
- Photosynthese findet in den Chloroplasten statt.
- Der Zellkern enthält die Chromosomen.
- Eine Vakuole gibt es typischerweise bei pflanzlichen Zellen. In ihr werden oftmals niedermolekulare Stoffe von pharmazeutischer Bedeutung gespeichert.

Synopse

Wiederholungsfragen

1. Was besagt die Endosymbiontentheorie?
2. Wo findet in der Zelle die Synthese der Proteine statt und welche Strukturen sind für die Energieversorgung der Zelle von großer Bedeutung?
3. Welche pharmazeutisch relevanten Stoffe können in der Vakuole gespeichert werden?

Fragen

Literatur

- Alberts B, Bray D, Hopkin K, Johnson A, Lewis J, Raff M, Roberts K, Walter P. Lehrbuch der Molekularen Zellbiologie. 4. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim 2012
- Berkaloff A, Bourguet J, Farvard P, Farvard N, Lacroix JC. Die Zelle. Biologie und Physiologie. Vieweg, Braunschweig 1990
- Bretscher MS. Scientific American, 253: 86, 1985
- Gerace L. Nuclear lamina and organization of nuclear architecture. TIBS, 11: 443–446, 1986
- Igo-Kemenes T. Nachr Chem Tech Laborat, 31: 7, 1983
- Kleinsmith LJ, Kish VM. Principles of cell and molecular biology. 2. Aufl., Harper Collins College Publ, New York 1995
- Mörike KD, Betz E, Mergenthaler W. Biologie des Menschen. 15. Aufl., Quelle & Meyer, Wiesbaden 2001
- Pelham HRB. Green light for golgi traffic. Nature, 389: 17–19, 1997
- Bresinsky A, Körner C, Kadereit JW, Neuhaus G, Sonnewald U. Strasburger – Lehrbuch der Botanik. 36. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2008

Zellwände und Glykokalyx

Pflanzliche, pilzliche und bakterielle Zellen sind von einer Zellwand umgeben, die den Organismen eine große mechanische Stabilität verleiht. Insbesondere bei den Pflanzen sind diese Zellwände sehr stark ausgeprägt und durch zusätzliche Auf- und Einlagerungen verstärkt. Hingegen haben bakterielle Zellen eine deutlich anders aufgebaute Zellwand, für die das Glykopeptid Murein charakteristisch ist. Die bakterielle Zellwand stellt einen wichtigen Angriffspunkt für Antibiotika dar (■ Tab. 20.3). Dagegen hat die tierische Zelle keine Zellwand. Außerhalb der Zytoplasmamembran befindet sich die Glykokalyx, die eine Reihe wichtiger physiologischer Funktionen übernimmt.

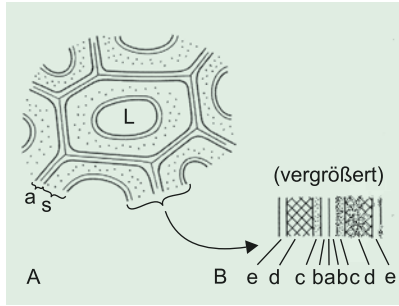
Aufbau und Chemie der pflanzlichen Zellwand

Schon bei einfachen lichtmikroskopischen Untersuchungen fällt die komplexe Struktur der pflanzlichen Zellwand auf. Diese wird nachfolgend auf molekularer und struktureller Ebene besprochen.

Definition

Die Wand der ausdifferenzierten Zelle setzt sich zusammen aus der Grundsubstanz (Pektine, Proteine, Glykoproteine und Hemicellulose), der Gerüstsubstanz (Cellulose, bei Pilzen auch Chitin), den Inkrusten (Einlagerungsmaterial: z. B. Lignin) und den Akkrusten (auf der Zellwand aufgelagertes Material: Suberin, Cutin, Wachs u. a.). Die genannten Substanzen sind am Aufbau der Schichten in unterschiedlichem Ausmaß beteiligt.

Die außerhalb der Zytoplasmamembran liegende **Zellwand** der Pflanzen ist ein Produkt des lebenden Protoplasten. Jede Zellwand erfährt im Zuge der Ausdifferenzierung der pflanzlichen Zelle eine vom Protoplasten bewirkte Ausgestaltung. Eine Funktion der Zellwand ist es, der Zelle Festigkeit zu verleihen. Die lebende, ausdifferenzierte Pflanzenzelle besitzt eine oder mehrere Zellsaftvakuolen (Kap. 2.2.6), die von dem sie umgebenden Plasmaschlauch durch den Tonoplasten getrennt sind. Da die Stoffkonzentration der Zelle wesentlich höher sein kann als die des Mediums, das die Zelle umgibt, entsteht durch Wasseraufnahme ein osmotisch bedingter **Turgor** oder **Turgordruck**. Dieser würde die Zelle zum Platzen bringen, wenn nicht die feste Zellwand dem Druck standhielte. Für einige Zellen genügt die **Primärwand**, um die Stabilität zu ermöglichen. Viele Zellen haben aber im Gesamtorganismus spezielle Funktionen, die eine größere Stabilität erfordern (Beispiele: Fasern, Gefäße, u. a.). Diese wird durch Ausbildung einer **Sekundärwand** ermöglicht. Insofern kommt es entsprechend den vielfältigen Aufgaben der spezialisierten Zellen zu beträchtlichen Unterschieden im chemischen und strukturellen Aufbau der Zellwände. Der Schichtenbau ist am Beispiel des Tracheidenquerschnitts einer Konifere erläutert (● Abb. 3.1).



● **Abb. 3.1** Aufbau der Tracheidenwand einer Konifere (schematischer Querschnitt).

A Übersicht, a = Mittellamelle und Primärwände, s = Sekundärwandschichten, L = Lumen; **B** Wandaufbau bei stärkerer Vergrößerung. a = Mittellamelle, b = Primärwände, c, d, e = Schichten der Sekundärwand (c = Übergangslamelle, d = Zentralschicht, e = Abschlusslamelle)

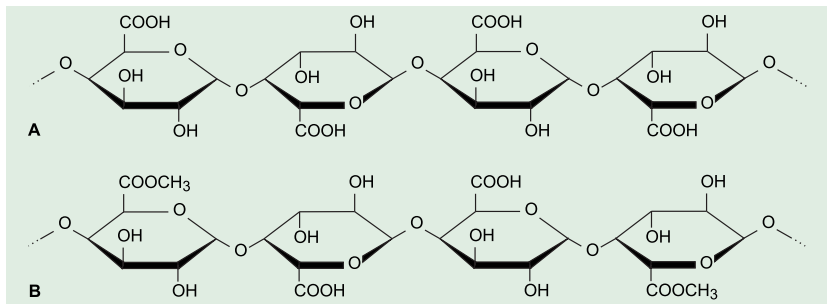
3.1.1 Molekularer Aufbau der Zellwand

Aufbau der Primordialwand

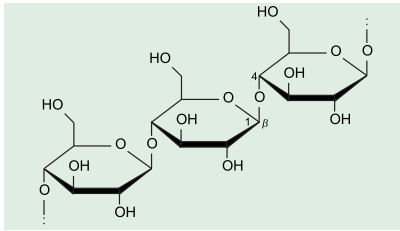
Die Bildung der Zellwand (● Abb. 3.1 A und B) beginnt mit der Zellteilung. Golgi-Vesikel werden in die Äquatorregion transportiert, wo sie fusionieren und die **Zellplatte (Primordialwand)** bilden. Diese erste gemeinsame Trennwand zweier benachbarter Zellen besteht hauptsächlich aus **Pektinen**. Pektine sind saure Polysaccharide aus den Bausteinen D-Galacturonsäure und D-Galacturonsäuremethylester. Bei der **Pektinsäure** sind die Carboxygruppen frei; beim Pektin liegen sie zumindest teilweise als Methylester vor (● Abb. 3.2). Die freien Carboxygruppen des Pektins können durch Salzbildung mit Calcium- und Magnesium-Ionen verschiedene Pektinmoleküle miteinander vernetzen.

Aufbau der Primärwand

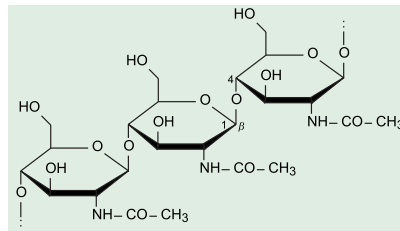
Durch Auflagerung von **Primärwandlamellen** auf die Primordialwand entstehen **Mittellamelle** und **Primärwand**. Die Grundsubstanz der Primärwandlamellen ist chemisch anders aufgebaut als die der Primordialwand. Neben Pektinstoffen finden sich **Hemicellulosen** als Wandmaterial. Unter dieser Bezeichnung wird eine Reihe von Polysacchariden zusammengefasst, die bei Hydrolyse D-Xylose, D-Galactose, D-Mannose, D-Glucose, L-Arabinose, Glucuronsäure, Galacturonsäure und Mannuronsäure liefern. Die Benennung der Makromoleküle erfolgt nach den mengenmäßig überwiegenden Zuckern: Xylane (Pentosane), Galactane, Mannane (Hexosane); die durch Carboxygruppen gekennzeichneten **Polysaccharide** werden auch **Polyuronide** genannt. Die Hemicellulosen sind amorph oder parakristallin. In die Grundsubstanz der Primärwand ist auch schon ein geringer Teil (etwa 5%) **Cellulose** eingebaut.



● **Abb. 3.2** Pektinsäure (**A**) besteht aus Galacturonsäure-Monomeren, die α -1,4-glykosidisch verbunden sind. Pektin (**B**) ist der partielle Methylester der Pektinsäure.



● **Abb. 3.3** Cellulose-Teilformel
(β -glykosidische 1,4-Bindung von
D-Glucose)



● **Abb. 3.4** Chitin-Teilformel
(β -glykosidische 1,4-Verknüpfung von
N-Acetylglucosamin)

Die **Sekundärwand** (● Abb. 3.1 B, c bis e) besteht in der Regel aus mehreren Wand-schichten, die auf die Primärwand nach dem Zellinneren hin aufgelagert werden und sich in Übergangslamelle, Zentralschicht und Abschlusslamelle unterteilen. Die Sekundärwand besteht teilweise zwar auch aus Hemicellulosen, jedoch treten diese mengenmäßig gegenüber der Gerüstsubstanz **Cellulose** zurück. Sie hat gänzlich andere Eigenschaften. Cellulose ist ein Polysaccharid, bestehend aus $2-14 \times 10^3$ D-Glucopyranose-Resten, wobei die Glucose-Reste β -1,4-glykosidisch verknüpft sind (● Abb. 3.3). Kürzere Cellulosemoleküle (ca. 2500 Monomere) befinden sich in der Primärwand, längere (bis ca. 14 000 Monomere) in der Sekundärwand. Cellulose ist ein unverzweigtes Molekül. Durch Zusammenlagern von 50 bis 100 Celluloseketten entsteht eine **Elementarfibrille** (Kap. 3.1.2), die flexibel und sehr reißfest ist.

Chitin bildet das Außenskelett der Arthropoden (Gliederfüßer) und die Zellwände bestimmter großer Pilzsippen (Basidiomyceten Kap. 21.4, Ascomyceten). Das Makromolekül ist aus Acetylglucosamin-Einheiten aufgebaut, die gleich den Glucose-Einheiten der Cellulose β -glykosidisch in 1,4-Stellung verknüpft sind (● Abb. 3.4). Die Chitinmoleküle lagern sich in gleicher Weise wie die Cellulosemoleküle zu Mikrofibrillen zusammen.

Aufbau der Sekundärwand

Die pilzliche Zellwand enthält Chitin.

Merke

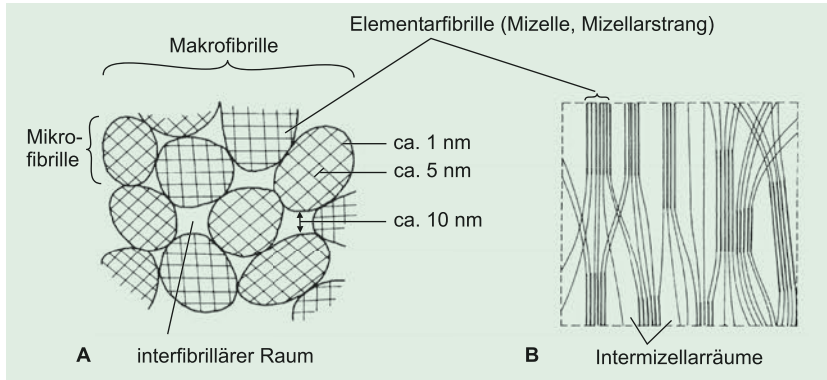
Die pflanzliche Zellwand ist aus unterschiedlichen Polysacchariden aufgebaut, deren wichtigste Pektin und Cellulose sind. Man unterscheidet in Primordialwand, Primärwand und Sekundärwand. Chitin kommt bei Pilzen vor.

Feinstruktur der pflanzlichen Zellwand

Das Strukturelement der Cellulose enthaltenden Wandschicht ist die **Makrofibrille** (Cellulosefaser), die bereits im Lichtmikroskop bei starker Auflösung als fibrilläres Element zu erkennen ist (Durchmesser etwa $0,5 \mu\text{m}$). Das Elektronenmikroskop zeigt, dass eine solche Makrofibrille aus mehreren **Mikrofibrillen**, jede mit einem Durchmesser von 20–30 nm, zusammengesetzt ist (● Abb. 3.5). Diese Mikrofibrille besteht wiederum aus 15 bis 20 **Elementarfibrillen** (Mizellarsträngen) mit einem Durchmesser von 3,5–5 nm. Die Elementarfibrillen setzen sich aus 50–100 Cellulosemolekülen zusammen. Innerhalb der Elementarfibrillen bilden die parallel gelagerten Cellulosemoleküle **Kristallgitter**, die mit **parakristallinen Bereichen** wech-

3.1.2

Aufbau von Makrofibrillen und Mikrofibrillen



● **Abb. 3.5** **A** Querschnitt durch die aus Cellulose aufgebauten Strukturen der Zellwand; ca. 20 Mizellarstränge (je ca. 5 nm Durchmesser) bauen eine Mikro-fibrille auf. Zwischen den Mizellen sind Intermizellarräume (0,5–1 nm Durchmesser) und interfibrilläre Räume mit einem Durchmesser von ca. 10 nm. **B** Längsschnitt durch eine Mikro-fibrille (schematisch). Mizellen unregelmäßig angeordnet, durch amorphe Bereiche getrennt. **A** 200 000 : 1. **B** 100 000 : 1

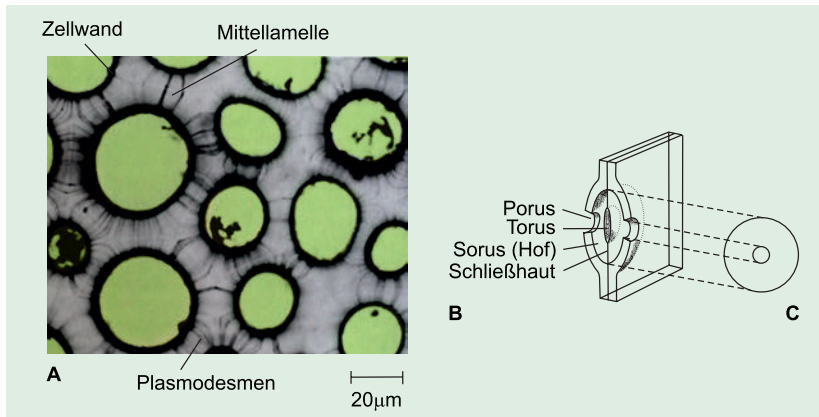
seln, in denen die Molekülfäden nicht mehr streng parallel geordnet sind (● Abb. 3.5). In letzterem Fall ziehen einzelne Cellulosemoleküle zu benachbarten Elementarfibrillen hinüber und verketten die Elementarfibrillen (Mizellarstränge) miteinander.

Zwischen den parallel gelagerten Elementarfibrillen befinden sich die mit einem Durchmesser von 1 nm ausgesparten **intermizellären Räume** (● Abb. 3.5), zwischen den Makrofibrillen die **interfibrillären Räume**, die etwa 10 nm im Durchmesser betragen. Beide Spaltensysteme nehmen Wasser auf, sodass die Wände der lebenden Zelle immer gequollen sind. Die interfibrillären Räume können auch mit **Lignin** inkrustiert sein (Kap. 3.2).

Struktur von Tüpfel und Plasmodesmen

Bei der **Auflagerung** der Sekundärwände bleiben häufig bestimmte Stellen ausgespart. Die unverdickten Stellen werden **Tüpfel** genannt. Bei starken Zellwänden können sie als Kanäle erscheinen. Es werden die Tüpfel benachbarter Zellen an sich gegenüberliegenden Stellen angelegt, sodass nur die Schließhaut benachbarte Zellen trennt. Sie besteht aus der Mittellamelle und den beiden Primärwänden. Die Schließhaut wird von mehreren Plasmaverbindungen, den **Plasmodesmen**, durchbrochen. Durch die Plasmodesmen zieht das Endoplasmatische Retikulum hindurch, wodurch benachbarte Protoplasten miteinander verbunden sind. Dadurch wird ein Stofftransport von Zelle zu Zelle ermöglicht und die plasmatische Einheit eines Zellverbandes gewährleistet.

Für die Wasserleitungsbahnen der Koniferen sind **Hoftüpfel** (● Abb. 3.6) charakteristisch. Bei ihnen ist die Mitte der Schließhaut verstärkt. Die Verstärkung heißt **Torus**. Das Wasser kann normalerweise durch den engen **Porus** des Hoftüpfels in den Hof und zwischen den Aufhängefäden des Torus hindurchströmen. Bei einseitigem Druck wird der Torus gegen den Porus gepresst und verschließt so den Tüpfel. Dieser Verschlussmechanismus tritt in Kraft, wenn der Spross einer Pflanze verletzt wird. Der Mechanismus verhindert das Eindringen der Luft in die Wasserleitungsbahnen, in denen aufgrund des Transpirationsstromes ein Unterdruck herrschen kann, sodass die Wassersäule beim Eindringen von Luft abreißen würde. Der Hoftüpfel ist in seiner Funktion also mit einem Ventil vergleichbar.



● **Abb. 3.6** **A** Plasmodesmen aus den dicken Primärwänden des Endosperms der Kakipflaume (*Diospyros*): Das Endosperm ist das Nährgewebe des Samens. Die Plasmodesmen sind die feinen Linien (Zytoplasmastränge), die sich durch die Zellwände hindurch von Zelle zu Zelle erstrecken. Das Zelllumen ist olivgrün markiert. **B** Hoftüpfel der Koniferen (schematisch, Längsschnitt), **C** Aufsicht

Merke

Makrofibrillen und Mikro fibrillen sind für die Zugfestigkeit der Zellwand verantwortlich. Tüpfel erlauben den Stofftransport zwischen benachbarten Zellen.

Inkrustierung und Akkrustierung

3.2

Den Zellwänden von Gefäßpflanzen und einigen Moosen sind in wechselnder Menge und Zusammensetzung Verbindungen eingelagert (Inkrusten) oder aufgelagert (Akkrusten). Inkrusten und Akkrusten verleihen pflanzlichen Zellen spezifische Eigenschaften und befähigen sie zu besonderen Leistungen.

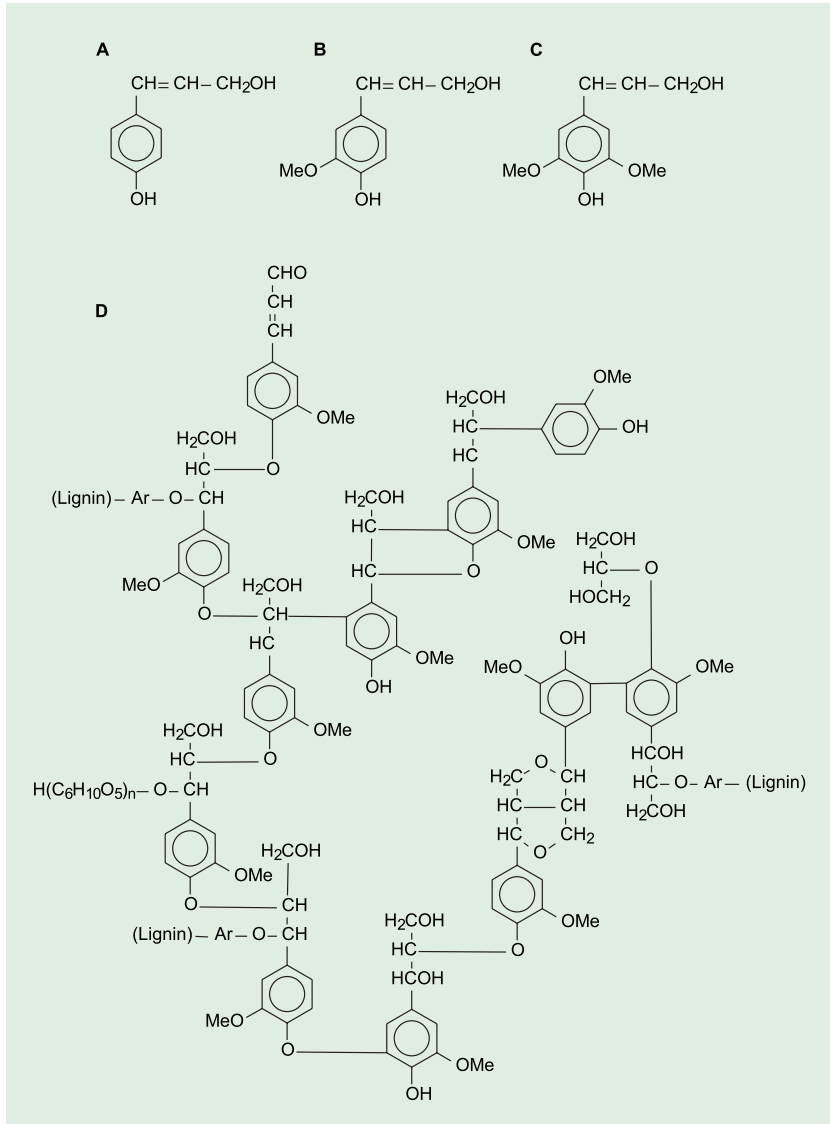
Definition

Inkrusten sind Einlagerungen (z. B. Lignin) in die Wand einer ausdifferenzierten Zelle. Akkrusten sind Auflagerungen (Suberin, Cutin, Wachs u. a.) auf die Zellwand. Die genannten Substanzen sind am Aufbau der Schichten in unterschiedlichem Ausmaß beteiligt.

Eine der wichtigsten **Inkrusten** ist **Lignin**, ein amorphes Polymerisat aus **Phenylpropaneinheiten**, nämlich *p*-Cumarylalkohol, Coniferylalkohol und Sinapylalkohol (● Abb. 3.7), die bei verschiedenen Pflanzenarten in unterschiedlichen Anteilen im Lignin vorkommen.

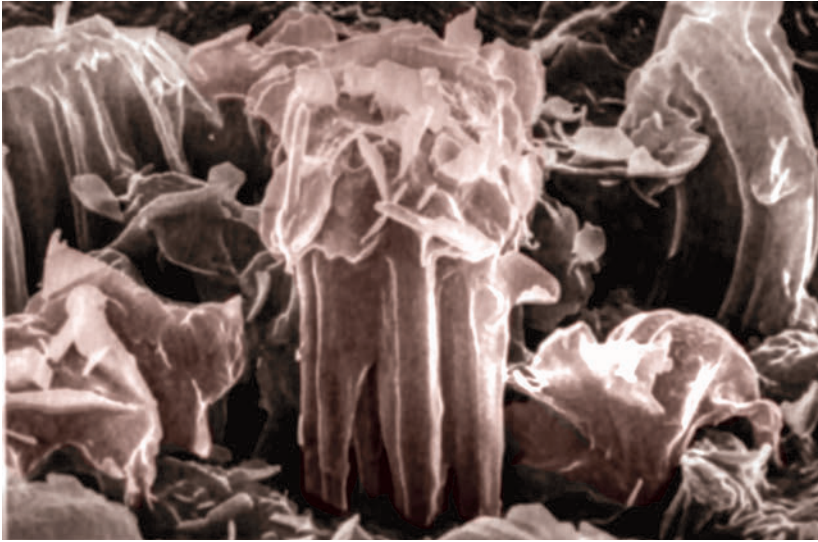
Lignin verleiht der Zellwand Druckfestigkeit.

Die monomeren Phenylpropane werden in glykosidierter Form vom Protoplasten synthetisiert, in die Zellwände transportiert und dort nach hydrolytischer Abspaltung des Zuckerrestes vermutlich unter dem Einfluss einer Peroxydase zu Radikalen oxidiert. Diese polymerisieren zum Lignin (● Abb. 3.7). Das Lignin ist in der Zellwand mit Hemicellulosen kovalent verknüpft. Lignin kommt auch in der Mittel-



● **Abb. 3.7** Monomere des Lignins, nämlich *p*-Cumarylalcohol (A), Coniferylalcohol (B) und Sinapylalcohol (C). Die Monomeren werden insgesamt auch als Phenylpropane bezeichnet. Struktur D gibt einen Ausschnitt aus Fichtenlignin wieder. Man beachte die kovalente Bindung an einen Zucker (Hemicellulose, Cellulose). Me = Methylgruppe

lamelle vor. Der Ligningehalt von verholztem (ligninhaltigem) Gewebe schwankt zwischen 15 bis 36 Gewichtsprozenten. Während Cellulose einer Zellwand Zugfestigkeit verleiht, bewirkt Lignin Druckfestigkeit. Da es lipophil ist, schränkt es den Wassertransport durch die Zellwand ein, eine Eigenschaft, die besonders für Wasserleitungsbahnen wichtig ist. Lignin wird histochemisch in Pflanzenpräparaten mit Hilfe von Phloroglucin und Salzsäure nachgewiesen.



● **Abb. 3.8** Wachskristalloide auf der Oberfläche einer *Benincasa-hispida*-Frucht (Wachs-gurke). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. 1 : 10 000, nachkoloriert

Eine weitere polymere Verbindung ist das **Cutin**, eine **Akkruste**. Es ist ein unlöslicher Polyester aus Hydroxy- und Hydroxy-Epoxyfettsäuren, die eine Länge von 16 bis 18 C-Atomen haben. Das Cutin bildet die **Cuticula**, eine Schicht, die der Epidermis aufliegt. Cutin kann auch den tiefer gelagerten Zellschichten eingelagert sein. Das Cutin erschwert das Eindringen von pathogenen Mikroorganismen in die Pflanze und schränkt den Wasserverlust ein. Eine Transpiration durch die Cuticula hindurch (cuticuläre Transpiration) ist daher nur in sehr eingeschränktem Maße möglich.

Cutin ist eine Akkruste.

Am Aufbau von verkorktem Abschlussgewebe (**Periderm**, Borke) ist auch **Suberin** beteiligt, ein Polymer aus aliphatischen und aromatischen Monomeren. Suberin ist in Wänden korkhaltiger Zellen abwechselnd mit Wachsen und Cutin schichtenförmig aufgelagert. **Korkzellen** bilden ein isolierendes Abschlussgewebe, das die Pflanzen ebenfalls in die Lage versetzt, Pathogene abzuwehren und vor Austrocknung schützt. Suberinbildungen finden auch als Reaktion auf Verletzungen von Pflanzen statt. Suberin verhindert die freie Diffusion von Lösungen, besonders in der Wurzel (siehe Caspary-Streifen der Endodermis, ● Abb. 14.4, ● Abb. 14.5). Suberin ist der Zellwand von Idioblasten eingelagert oder schirmt Harze in Trichomen (Pflanzenhaaren) ab. Der Cuticula aufgelagert sind häufig **kristalline Wachse** (z. B. bei Eukalyptusblättern). Die Kristallformen der Wachse sind für die jeweilige Pflanze und das jeweilige Organ charakteristisch (● Abb. 3.8).

Suberin kommt in Korkzellen vor.

Wachse sind komplexe Gemische aliphatischer Verbindungen. Hauptkomponenten sind Ester mit häufig ungerader Anzahl von C-Atomen. Wachse befinden sich auch im Periderm (Kap. 13.3, ● Abb. 13.8).

Wachse kommen auf der Cuticula vor.

Wachs, Cutin, Suberin und Lignin ist eines gemeinsam: **Sie schränken den Wasserverlust und den Gasaustausch der Pflanzen ein.** Der Gasaustausch erfolgt dann wie die Wassertranspiration durch Stomata oder Lentizellen. Bestandteil von Zellwänden können auch niedermolekulare Verbindungen sein, wie z. B. **Silikat** (bei *Equisetum*) oder **Gerbstoffe**.

Lipophile Polymere wie Cutin und Suberin sind mit dem Azofarbstoff Sudan III (gelöst in Isopropanol und Glycerol) histochemisch anfärbbar.



Merke

Inkrusten und Akkrusten verleihen der pflanzlichen Zellwand besondere Eigenschaften. Zumeist werden der Wasserverlust und der Gasaustausch eingeschränkt oder wie im Beispiel von Lignin auch die Festigkeit des Gewebes erhöht.

3.3 Glykokalyx

Die Glykokalyx bildet die äußere Schicht der Zellen von Säugetieren und Mensch und bestimmt maßgeblich deren Erscheinungsbild und Funktion.



Definition


Auf der Außenseite der Plasmamembran tierischer Zellen befindet sich ein Multikomponentensystem aus Bindungsproteinen, Glykolipiden, Glykoproteinen, Enzymen, Hormonrezeptorstellen und Antigenen. Dieses Multikomponentensystem wird als Glykokalyx bezeichnet.

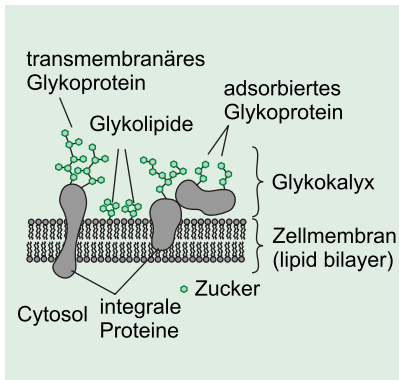
Funktion der Glykokalyx

Die Begrenzung der tierischen Zelle wird auch als **Zellcortex** bezeichnet. Von einer Zellwand spricht man hier nicht, weil wegen des Fehlens einer Mittellamelle (Kap. 3.1.1, pflanzliche Zellwand) eine Zuordnung von Begrenzungsschichten zu einer bestimmten Zelle im Gewebeverband nicht möglich ist.

Außerhalb der Plasmamembran (Zellmembran) tierischer Zellen befinden sich zahlreiche glykosylierte Protein- und Lipidbausteine, deren Gesamtheit als **Glykokalyx** bezeichnet wird. Der Name leitet sich von glykos (griech. = Zucker) und kalyx (griech. = Mantel) ab. Die Komponenten sind mitbestimmend für die Individualität und spezifische Leistung einer tierischen Zelle. Erst die Glykokalyx ermöglicht es, dass sich aus einzelnen Zellen Gewebe bilden können. In der Entwicklung eines Organismus erkennen sich differenzierte Zellen an ihrem gleichartigen Oberflächenzuckermuster und schließen sich so zu Verbänden, den Geweben, zusammen. Die wesentlichen Zucker der Glykokalyx sind Glucose, Galactose, Fucose, *N*-Acetylglucosamin, *N*-Acetylgalactosamin und *N*-Acetylneuraminsäure. Lichtmikroskopisch kann die Glykokalyx mit Hilfe der PAS-Färbung (Periodic acid, Schiff-Reaktion) sichtbar gemacht werden.

Molekularer Aufbau der Glykokalyx

In  Abb. 3.9 ist schematisch der Aufbau einer tierischen Zellmembran mit Glykokalyx dargestellt. Die Grundstruktur besteht aus einer Lipid-Doppelschicht (**Lipid bilayer**), in der sich unterschiedliche **integrale Glykoproteine** befinden. Diese Proteine können auch durch die Zellmembran bis ins Zellinnere hindurchreichen. In diesem Falle spricht man von **transmembranären Glykoproteinen**, die für die Kommunikation der Zelle mit ihrer Umwelt von ausgesprochen großer Bedeutung sind. Allgemein handelt es sich bei vielen membranständigen Rezeptoren und Ionenkanälen um transmembranäre Proteine. Zusätzlich zu den integralen Glykoproteinen können noch weiter Glykoproteine an die Zellmembran adsorbiert werden. Fernerhin sind Glykolipide in die Zellmembran inseriert.



● **Abb. 3.9** Schematischer Aufbau der Zellmembran mit aufgelagerter Glykokalyx

Der molekulare Aufbau der Glykokalyx ist zellspezifisch. Die Glykokalyx wird durch die Neubildung von Glykoproteinen und Glykolipiden regeneriert: Im Zellinneren werden im rauen Endoplasmatischen Retikulum die Proteinstrukturen der Glykoproteine gebildet und in den Golgi-Apparat transportiert. Hier werden diese glykosyliert und die so entstandenen Glykoproteine in die Membran des Golgi-Apparates eingebaut. Die Glykolipide der Glykokalyx werden im Golgi-Apparat synthetisiert und hier ebenfalls an die Proteine gekoppelt. Die so mit den Bestandteilen der Glykokalyx ausgestatteten Membranen werden vom Golgi-Apparat in Form von Golgi-Vesikeln abgeschnürt und zur Zellmembran transportiert, mit der sie dann verschmelzen.

Synthese der Glykokalyx

Allgemein kann gesagt werden, dass die Glykoproteine der Glykokalyx Träger der **zellulären Immunogenität** sind (Kap 31.2.2). Durch körperfremde Glykoproteine wird stets eine starke Immunreaktion ausgelöst. Die Substanzen, die eine Immunreaktion hervorrufen, werden allgemein als **Antigene** bezeichnet. Dieses ist bei Bluttransfusionen und Organtransplantationen von großer Bedeutung.

Die **Blutgruppenzugehörigkeit** wird durch Glykolipide in der Zellmembran der Erythrozyten bestimmt. Diese weisen als endständige Struktur ein Zucker-Tetramer (Blutgruppe O) oder ein Zucker-Pentamer (Blutgruppen A, B, AB) auf. Bei der Blutgruppe A ist das endständige Zucker-Monomer ein *N*-Acetylgalactosamin, bei der Blutgruppe B eine Galactose. Daraus ergeben sich unterschiedliche Antigeneigenschaften (Kap. 31.1.3).

Blutgruppen

An der Oberfläche der Mikrovilli des Darmepithels ist im Vergleich zu den übrigen Körperzellen eine relativ dicke Glykokalyx aus miteinander vernetzten Glykoproteinen zu erkennen. In dieses Netzwerk sind Verdauungsenzyme wie Lactase, Maltase, Sucrase und Isomaltase mit integriert (Kap. 34.1.5). Hier finden sich auch die **Exopeptidasen** Carboxypeptidase A und B. Exopeptidasen spalten die letzte Aminosäure kleinerer Peptide aus der Nahrung vom Ende her ab.

Glykokalyx des Darmepithels

Wie bereits weiter oben erwähnt, spielen die Zucker der Glykokalyx für den Aufbau von Zellverbänden und Geweben eine entscheidende Rolle. Im tierischen Organismus, aber auch weit verbreitet im Pilz- und Pflanzenreich, gibt es Proteine, die ganz spezifisch bestimmte Zucker oder Zuckersequenzen erkennen und an diese binden. Derartige Proteine werden als **Lektine** bezeichnet. So weist die Glykokalyx beispielsweise Lipide und Proteine mit einem sogenannten **Cell adhesion molecule** (CAM) auf, das aus vier Zuckermolekülen besteht. Diese Sequenz wiederum kann

Aufbau von Zellverbänden

von Lektin-Bindungsdomänen anderer Proteine einer benachbarten Zelle erkannt werden, was dann zur gezielten Anlagerung von Zellen über Zucker-Lektin-Bindungen führt.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Glykokalyx essentiell den Charakter und die Funktion einer tierischen Zelle bestimmt. Über sie wird sowohl der Aufbau von Geweben gesteuert als auch allgemein der Kontakt mit der Umwelt hergestellt. Die Glykokalyx hat ausgeprägte Antigeneigenschaften.

●● Praxisbeispiel: Bestimmung der Blutgruppen

Die Blutgruppen O, A und B werden durch die Glykokalyx der Erythrozyten bestimmt. Die spezifischen Zuckersequenzen können durch Lektine erkannt werden, was zu einer Aggregation der Erythrozyten führt. Dieser Effekt wird zur Blutgruppenbestimmung ausgenutzt.

●● Praxisbeispiel: Organtransplantation, Bluttransfusion

Die Antigeneigenschaften einer Zelle werden durch die Glykokalyx bestimmt. Stimmt diese bei einer Organtransplantation nicht mit der Glykokalyx des Empfängers überein, so wird eine Immunantwort ausgelöst, die zur Abstoßung des Organs führen kann. Bei der Bluttransfusion ist strikt darauf zu achten, dass die Blutgruppenmerkmale von Spender und Empfänger kompatibel sind, da es sonst zu einer lebensgefährlichen Immunreaktion kommen kann. Bei Organtransplantationen wird in der Regel das Immunsystem durch Immunsuppressiva (z. B. Cyclosporin) unterdrückt, was aber auch die Anfälligkeit des Organempfängers gegen mikrobielle Infektionen erhöht.

●● Merke

Die Glykokalyx befindet sich außerhalb der Zellmembran und besteht hauptsächlich aus Glykoproteinen und Glykolipiden.

3.4 Die bakterielle Zellwand

Die Zellwand der Bakterien unterscheidet sich in ihrem chemischen Aufbau und ihrer Struktur grundsätzlich von der der Höheren Pflanzen. Sie hat eine Dicke von 15–35 nm und verleiht der Bakterienzelle Form und Festigkeit.

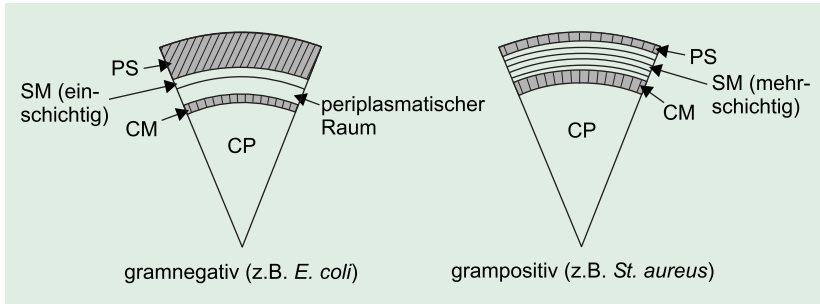
Die Stützmembran, die der Zytoplasmamembran (● Abb. 3.10) aufliegt, besteht aus einem Polysaccharid-Peptid-Makromolekül (einem Peptidoglykan, siehe auch Kap. 20), das **Murein** genannt wird.

●● Definition

Die bakterielle Zellwand hat eine Dicke von 15–35 nm und verleiht der Bakterienzelle Form und Festigkeit. Eine wichtige Komponente ist Murein.

Aufbau des Murein-Sacculus

Der sogenannte **Murein-Sacculus** besteht aus alternierenden ***N*-Acetylglucosamin** (GlcNAc) und ***N*-Acetylmuraminsäure** (MurNAc)-Monomeren. *N*-Acetylmuraminsäure ist ein Milchsäureether des *N*-Acetylglucosamins. Beide Monomere sind β -1,4-glykosidisch verknüpft (● Abb. 3.11). Diese Mucopolysaccharidketten sind un-



● **Abb. 3.10** Die Zellwände von *Escherichia coli* und *Staphylococcus aureus*.

PS = Plastische Schicht, CM = Zytoplasmamembran, SM = Stützmembran aus Murein, CP = Zytoplasma

verzweigt. An der Lactylgruppe des MurNac sind Tetrapeptid-Einheiten mit für die Bakterienzellwand charakteristischen Aminosäuren gebunden (L-Alanin, D-Glutaminsäure, *m*-Diaminopimelinsäure und D-Alanin im Fall von *Escherichia coli*). Die benachbarten Peptidoglykanketten werden über *m*-Diaminopimelinsäure und D-Alanin der Peptid-Seitenkette miteinander verbunden. Durch die Quervernetzung werden die heteropolymeren Ketten zu einem sackförmigen Riesennmolekül, dem Murein-Sacculus, verknüpft (● Abb. 3.11). Der Schichtenaufbau der bakteriellen Zellwand entscheidet über die Anfärbbarkeit der Bakterien nach Gram. Die Bakterien werden in diesem Verfahren mit dem basischen Farbstoff Kristallviolett angefärbt und anschließend mit einer Iod-Lösung behandelt. Werden danach die Zellen mit Alkohol behandelt, bleiben die **grampositiven Bakterien** (viel Murein) blau bzw. violett gefärbt, die **gramnegativen Bakterien** (wenig Murein) werden jedoch entfärbt. Dieses Färbverhalten hat taxonomischen, für die Medizin aber auch diagnostischen Wert. Je nachdem, ob es sich um grampositive (**gram+**) oder gramnegative (**gram-**) Bakterien handelt, bestehen die bakteriellen Zellwände aus unterschiedlichen Anteilen einer plastischen Schicht und des Mureins (● Abb. 3.10), das seiner Funktion nach auch als Stützmembran bezeichnet wird. Die plastische Schicht kann **Endotoxine** enthalten (Kap. 20.2), z. B. das Lipid A, das bei Lyse von Bakterien freigesetzt wird und Fieber oder in schweren Fällen einen anaphylaktischen Schock auslösen kann. Allgemein sind Lipoproteine, Lipopolysaccharide, Proteine, Lipide, Polysaccharide und Teichonsäuren charakteristisch für die plastische Schicht.

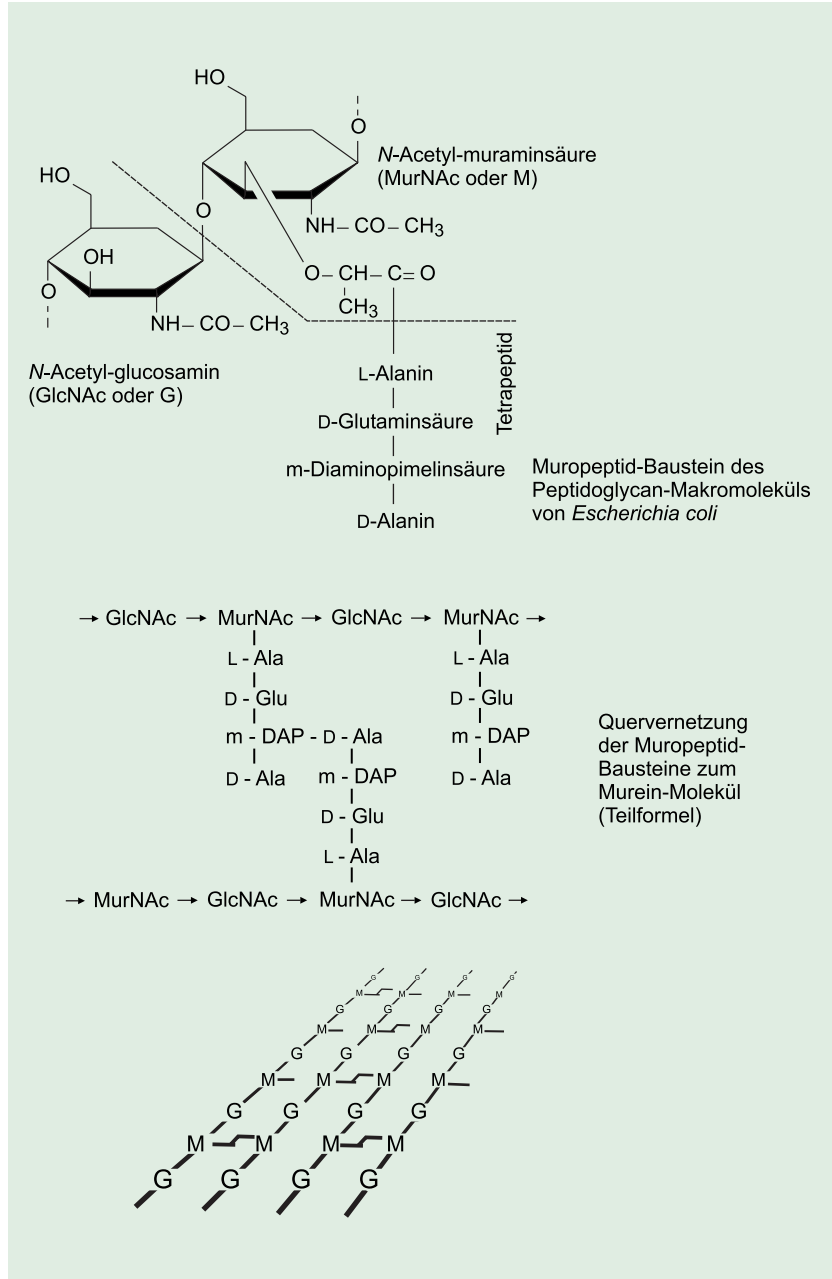
Grampositive und gramnegative Bakterien

Praxisbeispiel: β -Lactam-Antibiotika

Penicilline und Cephalosporine sind β -Lactam-Antibiotika, die dadurch wirken, dass sie einen Schritt in der Synthese des Mureins hemmen. Bei gramnegativen Bakterien gelangen diese Antibiotika jedoch kaum an die Stelle der Mureinsynthese und wirken deshalb hauptsächlich bei grampositiven Bakterien. Penicillin und Cephalosporin wirken auf den letzten Schritt der Mureinsynthese. In ihr wird ein D-Alanyl-D-alanin-Rest unter Spaltung der Peptidbindung mit *m*-Diaminopimelinsäure verknüpft. Die Verknüpfung wird von einem Enzym, einer Transpeptidase, katalysiert. Die Transpeptidase kann zwischen dem zu verknüpfenden D-Alanyl-D-alanin-Rest und Penicillin nicht unterscheiden, denn beide haben eine ähnliche Konformation. Das Enzym wird in seinem aktiven Zentrum durch das Penicillin alkyliert und damit inaktiviert. Damit kann die Synthese des Mureins nicht beendet werden, und das wachsende Bakterium zerplatzt aufgrund seines hohen Innendrucks (5–20 bar). Penicilline und Cephalosporine wirken nur auf wachsende Bakterienpopulationen.

Antibiotikaresistenz

Die Mureinbiosynthese wird durch Penicilline und Cephalosporine inhibiert (■ Tab. 20.3, siehe auch Praxisbeispiel). Einige Bakterien, die gegen Penicillin resistent sind, bilden ein Enzym, die Penicillinase (β -Lactamase). Dieses Enzym öffnet den β -Lactam-Ring der Penicilline. Die dabei gebildete Penicillo-Säure ist antibio-



○ **Abb. 3.11** Einsichtiger Murein-Sacculus von *Escherichia coli* (Ausschnitt). N-Acetylglucosamin (G oder GlcNAc) und N-Acetylmuraminsäure (M oder MurNAc) bilden »Holme«, die durch Peptidbrücken quervernetzt sind.

tisch inaktiv, sodass die Bakterien, die β -Lactamase bilden, gegen Penicillin resistent sind. Die β -Lactamase ist ein Enzym, dessen genetische Information außerhalb des Bakterienchromosoms auf einem extrachromosomalen DNA-Abschnitt, einem sogenannten **Plasmid**, lokalisiert sein kann. Plasmide sind von Bakterien zu Bakterien übertragbar und damit auch ihre **Resistenz** gegen Penicillin (Kap. 4.4). Gene, die ihrem Träger eine Resistenz gegen Antibiotika verleihen, können aber auch chromosomal kodiert sein.

Häufig sind die Zellwände der Bakterien von **Kapseln** oder **Schleimhüllen** umgeben. Sie bestehen aus **Polysacchariden** oder auch **Polypeptiden**. Die Kapsel- und Schleimbildung ist kein Artmerkmal, da von einer Spezies sowohl kapselbildende als auch kapselfreie Stämme existieren können. Allerdings können solche Hüllen bei manchen Bakterien die **Virulenz** erhöhen, da sie die Bakterien schwer angreifbar machen.

Bakterien lösen im Säugetierorganismus eine **Immunantwort** aus. Sie stimulieren die Bildung von Antikörpern. Die auslösenden Faktoren für die Immunantwort heißen Antigene. Sie können Bestandteil unterschiedlicher Oberflächenstrukturen sein (z. B. **Lipopolysaccharide**, abgekürzt **LPS**, der plastischen Schicht). Sogenannte **H-Antigene** befinden sich auf den Geißeln beweglicher Bakterien (Kap. 20.1). **O-Antigene** hingegen sind die Antigene der Zelloberfläche selbst. O-Antigene können Strukturelemente von Fimbrien oder Pili sein (● Abb. 1.1). Beides sind Proteinfilamente, die zur Anheftung von Bakterien auf Eukaryotenzellen dienen (Fimbrien) oder an parasexuellen Prozessen beteiligt sind (Pili; auch ● Abb. 4.4).

Bakterielle Antigene

Merke

Das Stützgerüst der Bakterienzellwand besteht aus Murein. Dieser Murein-Sacculus ist bei grampositiven Bakterien stark, bei gramnegativen Bakterien schwach ausgebildet. Daneben gibt es bei Bakterien eine plastische Schicht, die eine Reihe von Lipidstrukturen enthält. Bei diesen ist insbesondere das Lipopolysaccharid (LPS) ein starkes Antigen.

Zusammenfassung

- Die pflanzliche Zellwand besteht hauptsächlich aus Pektinen (Primärwand) und Cellulose (Sekundärwand).
- Die Zugfestigkeit pflanzlicher Zellwände beruht auf Fibrillen, die aus Cellulose bestehen; die Druckfestigkeit wird durch Lignin, einer Inkruste, hervorgerufen.
- Cutin, Suberin und kristalline Wachse sind Akkrusten, die insbesondere Diffusionsbarrieren für Gase und Flüssigkeiten darstellen.
- Die pilzliche Zellwand enthält Chitin.
- Die tierische Zelle hat keine Zellwand, dafür eine Glykokalyx, die von großer physiologischer Bedeutung ist.
- Die bakterielle Zellwand enthält Murein als Stützmembran sowie zusätzlich verschiedene lipidhaltige Substanzen, die teilweise starke Antigeneigenschaften haben.
- Die Gram-Färbung bei Bakterien wird durch den Murein-Anteil der Zellwand verursacht.

Synopse

Fragen

Wiederholungsfragen

1. Welche Makromoleküle sind für die pflanzliche Zellwand von herausragender Bedeutung? Beschreiben Sie deren Struktur!
2. Warum haben tierische Zellen keine Zellwand?
3. Welches Makromolekül der bakteriellen Zellwand ist maßgeblich an der Gramfärbung beteiligt?

Literatur

- Bresinsky A, Körner C, Kadereit JW, Neuhaus G, Sonnwald U. Strasburger – Lehrbuch der Botanik, 36. Aufl., Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2008
- Cypionka H. Grundlagen der Mikrobiologie. 3. Aufl., Springer, Berlin 2006
- Czihak G, Langer H, Ziegler H. Biologie. 6. Aufl., Springer, Berlin 1996
- Frey-Wyssling A. Die pflanzliche Zellwand. Springer, Berlin 1959
- Fuchs G. Allgemeine Mikrobiologie. 8. Aufl., Thieme, Stuttgart 2006
- Gräfe U. Biochemie der Antibiotika. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 1992
- Gross GG. 150 Jahre Ligninforschung – Zur Chemie, Biochemie und Biologie eines elementaren pflanzlichen Naturstoffs. GIT Fachz Lab, 32: 518–526, 1988
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. Biologie der Pflanzen. 4. Aufl., de Gruyter, Berlin 2006
- Ruthman A, Hauser M. Praktikum der Cytologie. Teubner, Stuttgart 1979
- Seagull RW. Plant Cytoskeleton. Encyclopedia of Agricultural Science, 3: 241–257, 1994
- Weiler E, und Nover L. Allgemeine und molekulare Botanik. Thieme, Stuttgart 2008

4

Genetik

Inhaltsvorschau

Im 19. Jahrhundert hat es im Wesentlichen zwei Forscher gegeben, die der Genetik und ihren angrenzenden Gebieten entscheidende Impulse verliehen haben, nämlich Charles Darwin und Gregor Mendel. Beiden ist gemeinsam, dass sie Theologie studiert haben und sich naturwissenschaftlich betätigten. Sie müssen also ursprünglich an einen einmaligen biblischen Schöpfungsakt geglaubt haben. Trotzdem legten sie die Grundlage für ein Verständnis der evolutionären Entwicklung der Natur. Darwins Ideen bewegten die Gemüter derart, dass Mendels Arbeiten unbeachtet blieben. Außerdem war die Biologie zur Zeit dieser beiden großen Forscher noch sehr deskriptiv. Streng kausalanalytisch durchgeführte Experimente wie sie Mendel praktizierte, erwartete man von der Biologie nicht, und man erkannte daher auch nicht ihren Wert. Erst nach Mendels Tod wurden die Mendelschen Regeln wieder entdeckt und durch zytologische und molekularbiologische Forschungen bestätigt.

Grundlagen

4.1

Definitionen

4.1.1

Lebende Organismen sind dadurch gekennzeichnet, dass sie zur Autoreproduktion (also Selbstvermehrung) befähigt sind.

Die Genetik versucht die Frage zu beantworten, warum die Nachkommen die Merkmale der Vorfahren tragen und welche Gesetzmäßigkeiten bei der Merkmalsweitergabe entscheidend sind.

Man muss grundsätzlich zwei verschiedene Möglichkeiten der Vermehrung unterscheiden:

- die **ungeschlechtliche Vermehrung**, die durch Teilung oder Knospung erfolgt und
- die **geschlechtliche Vermehrung**, bei der sich Geschlechtszellen (**Gameten**) vereinigen, die von zwei verschiedenen Elternorganismen stammen.

Die ungeschlechtliche Vermehrung ist bei einzelligen Organismen häufig, kann aber auch noch bei vielzelligen Organismen beobachtet werden. Während bei der **Teilung** nahezu gleich große Tochterzellen entstehen, ist bei der **Knospung** eine Tochterzelle deutlich kleiner. Sie wächst erst nach der Teilung zu voller Größe heran. Hefen vermehren sich unter anderem durch Knospung. Sexuelle Vermehrung kommt bei Hefen aber auch vor.

Definition: Genom

Die Merkmale eines Organismus werden als **Phäne** bezeichnet. Ihre Ausbildung wird durch **Gene** (Erbfaktoren) determiniert. Die Gesamtheit des Erbmaterials wird auch als Genom bezeichnet.

Merke

Der Begriff Genom wird nicht einheitlich verwendet. Er kann sich auf das Erbmaterial des Zellkerns beziehen oder die Gesamtheit des Erbmaterials in einer Zelle. Im letzteren Fall unterscheidet man das Kerngenom (Nucleom) vom Mitochondriengenom (Chondrom oder Chondriom) und vom Plastidengenom (Plastom).

Termini der Genetik

Das aus dem Erbgefüge resultierende äußere Erscheinungsbild eines Individuums wird als **Phänotyp** bezeichnet. Mehrere Phäne (Merkmale) können durch ein einzelnes Gen determiniert werden (in diesem Fall spricht man von **Polyphänie**) oder ein Phän kann durch mehrere Gene determiniert werden (dann spricht man von **Polygenie**). Bei der geschlechtlichen Vermehrung produziert der väterliche Organismus Spermatozoen (Mensch, Tier) oder Spermatozoide (Pflanze) oder einen generativen Kern (Höhere Pflanze) und der mütterliche eine Eizelle. Diese Fortpflanzungseinheiten werden als männliche (Spermatozoon, Spermatozoid, generativer Kern) oder weibliche (Eizelle) Gameten bezeichnet. Verschieden elterliche Gameten vereinigen sich bei der Fortpflanzung zur **Zygote**, die somit das Produkt der Vereinigung väterlichen und mütterlichen Erbgutes ist. Haben mütterlicher und väterlicher Gamet gleiche Erbfaktoren, dann ist das aus der Zygote hervorgehende Individuum **homozygot** und wird auch als **reinerbig** bezeichnet. Der Begriff homozygot kann sich auf einen einzelnen Erbfaktor oder auf mehrere Erbfaktoren (Gene) beziehen. Sind die Erbfaktoren der Gameten ungleich, dann ist der entstehende Organismus **heterozygot**, ungleich gepaart oder **mischerbig** und wird dann als **Mischling** oder **Bastard** bezeichnet. Unterscheiden sich die Eltern eines Bastards nur durch ein Merkmal, dann ist der Bastard **monohybrid**, bei zwei unterschiedlichen Merkmalen **dihybrid** und eventuell **polyhybrid** etc.

Der größte Teil aller Gene ist auf Chromosomen lokalisiert. Chromosomen kommen bei sogenannten **haploiden** Zellen oder haploiden Organismen in einem einfachen, bei **diploiden** Zellen oder diploiden Organismen aber in einem doppelten Satz vor. Entsprechendes gilt für **polyploide** Zellen oder Organismen. Organismen, deren Lebenszyklus aus mindestens einer haploiden und einer diploiden Phase (Generation) besteht, nennt man **Diplohaplonten**. Die Variationen bezüglich des **Kernphasenwechsels** in der Natur sind vielfältig. Der menschliche Lebenszyklus ist durch einen gametischen Kernphasenwechsel charakterisiert, d. h. bis auf die Gameten ist der Mensch während seines gesamten Lebens diploid. Bei anderen Organismen hingegen stellt die Zygote die einzige diploide Phase dar oder haploide und diploide Phasen wechseln sich ab.

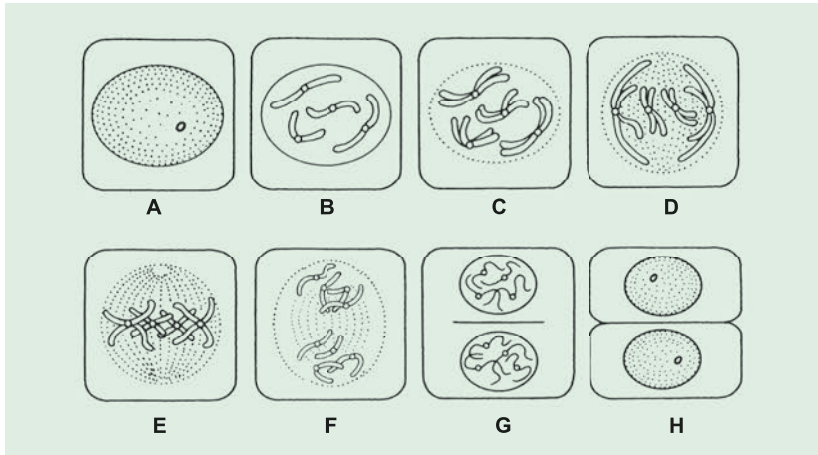
Die aus väterlichem und mütterlichem Elter stammenden und sich entsprechenden Chromosomen eines diploiden Chromosomensatzes werden als **homolog** bezeichnet. Alternative Formen eines Gens werden **Allele** genannt. Die alternativen Formen würden sich durch die Basensequenz unterscheiden (Kap. 5.1). Dabei würde jede geänderte Basensequenz einem Allel entsprechen. Viele der Mutationen wären allerdings kryptisch, sie würden im Phänotyp keine Veränderungen hervorrufen. Allele tragen die Information für Proteine gleicher Funktion, aber eventuell unterschiedlicher Wirksamkeit.

4.2 Mitose und Zytokinese

4.2.1 Zytologischer Verlauf

Phasen des Zellzyklus

Ein erwachsener Mensch besteht aus ca. 6×10^{13} Zellen, die alle aus einer Zygote hervorgehen. Dieser Umstand allein macht deutlich, wie wichtig der exakte Ablauf der Zellvermehrung und seine Regulation sind. Eine Zelle durchläuft bei der Zellvermehrung einen **Zellzyklus**, in dem sich verschiedene Abschnitte abwechseln:



● **Abb. 4.1** Kern- und Zellteilung (schematisch). **A** Zelle vor der Kernteilung. **B** und **C** Chromosomenstruktur (Chromatiden) wird sichtbar, Kernhülle und Nucleus verschwinden. **D** und **E** Chromosomen ordnen sich in der Äquatorialplatte an, Mikrotubuli werden durch Zentrosomen ausgebildet. **F** Spindelfasern setzen an den Kinetochoren (Zentromeren) an und ziehen die Schwesterchromatiden zu den (entgegen gesetzten) Zentrosomen. Ausbildung des Phragmoplasten (bei Pflanzenzellen). **G** Zellwandbildung und Durchschnürung des Protoplasten. **H** Bildung der Tochterkerne mit Kernhülle, Entspiralisierung der Chromosomen, Auftreten von Nucleoli.

Die **Kernteilung** oder **Mitose** geht in die **Zellteilung** oder **Zytokinese** über. Beide Phasen zusammen werden als **M-Phase** bezeichnet. Nach der Zellteilung durchläuft die Zelle eine Wachstumsphase, die als **Interphase** bezeichnet wird. Sie mündet wiederum in die Mitose ein.

Die Interphase ihrerseits besteht aus der **G1-Phase**, während der Ribonukleinsäure (RNA) und Proteine gebildet werden, der Synthesephase (**S-Phase**), in der Desoxyribonukleinsäure (DNA) entsteht und der **G2-Phase**, in der die Mitose vorbereitet wird. Daran schließt sich die Kernteilung (Mitose) an. Das Wechselspiel von Interphase, Mitose und Zytokinese ist streng reguliert. Dabei greifen regulatorische Proteine in den Zellzyklus ein. Eine Gruppe dieser Proteine stellen **Proteinkinasen** dar. Diese sind Enzyme, die Proteine phosphorylieren. Sie werden durch *cdc*-Gene (für cell-division-cycle) kodiert.

Wenn eine Zelle in die Mitose eintritt, hat sie ihr genetisches Material (DNA) in der S-Phase verdoppelt, sodass jedes Chromosom zu Beginn der Mitose aus zwei identischen **Chromatiden** besteht, die am **Kinetochor** verbunden sind (Kap 2.2.5). Die Chromatiden werden getrennt und als zwei neue Chromosomen auf die Tochterzellen verteilt. Vor der Mitose verdoppelt sich mit den Chromosomen auch das **Zentrosom** (● Abb. 4.1 D, E). Zunächst bleiben die beiden Schwesterzentrosomen beisammen, trennen sich aber später.

Der Mitoseverlauf ist bei Pflanzen und Tieren im Wesentlichen gleich. Der Ablauf der Mitose wird zur Verdeutlichung in vier Phasen unterteilt, die besonders bezeichnet werden. Diese Unterteilung sollte nicht den Blick dafür verstellen, dass die Mitose ein kontinuierlicher Prozess ist. ● Abb. 4.1 gibt den Mitosevorgang in einer diploiden Pflanzenzelle schematisch wieder, deren doppelter Chromosomensatz von einem mütterlichen und einem väterlichen Gameten stammt.

Proteinkinasen sind Enzyme. Sie regulieren den Zellzyklus.

Das genetische Material wird in strenger Gleichmäßigkeit auf Tochterzellen verteilt.

Prophase: Die Chromosomen werden sichtbar, die Kernmembran beginnt sich aufzulösen.

Die Chromosomen werden durch den Längsspalt in je zwei Chromatiden geteilt (● Abb. 4.1, A, B, C). Die beiden Schwesterzentrosomen beginnen sich zu trennen und Mikrotubuli zusammenzusetzen. Die Zentrosomen sind die Organisatoren der Teilungsspindel.

Metaphase: Die Umwandlung der Chromosomen in die Transportform ist vollendet (● Abb. 4.1, D, E). Die Chromosomen werden in der Mitte der Zelle in der Äquatorialplatte angeordnet. Der Nukleus ist aufgelöst; **Kernmembran** und **Nukleolus** sind in dieser Phase nicht mehr nachweisbar. Gleichzeitig gehen von den Zentrosomen Kinetochor-Mikrotubuli aus, die an den Kinetochoren der Chromosomen verankert werden und solche Mikrotubuli, die sich in den Bereich des gegenüberliegenden Zentrosoms erstrecken, ohne eine Anheftungsstelle zu haben. Im überlappenden Einflussbereich beider Zentrosomen verzahnen sich Mikrotubuli. Der Spindelapparat ist damit ausgebildet.

Die Phasen der Mitose

Anaphase: Die Spalthälften der Chromosomen (Chromatiden) werden durch die Spindelfasern zu den Centrosomen hin auseinander gezogen (● Abb. 4.1, F). Die Chromatiden heißen von diesem Stadium an **Tochterchromosomen**

Telophase: Die beiden Gruppen der Tochterchromosomen entspiralisieren sich und aus Teilen des **Endoplasmatischen Retikulums** (Kap. 2.1.3) bildet sich eine neue **Kernmembran** (● Abb. 4.1 G). Die Umwandlung der Chromosomen aus der Transportform in die Funktionsform ist damit erfolgt. Auch die Nukleolen erscheinen in der Regel in der Telophase wieder. Die beiden Tochterkerne enthalten die gleiche Chromosomenzahl wie die Mutterzelle.

Zellteilung folgt auf Kernteilung

Zellteilung: An die Teilung des Zellkernes schließt sich in der Regel die Teilung des Protoplasten an. Damit ist der Teilungsprozess mit der Entstehung von zwei Tochterzellen abgeschlossen (● Abb. 4.1 H).

Bei Höheren Pflanzen erfolgt die Ausbildung der neuen Trennwand auf folgende Weise: In der späten Anaphase, während sich die Tochterkerne bilden, hat sich zwischen den auseinander gewichenen Tochterchromosomen ein zylinderförmiger Körper, der **Phragmoplast**, gebildet. Er besteht aus fibrillären Elementen. In der Mitte des Phragmoplasten sammelt sich eine große Zahl von **Golgi-Vesikeln** (● Abb. 2.6), die saure Polysaccharide mit sich führen. Diese fließen zusammen und bilden die **Primordialwand** (die spätere **Mittellamelle** (● Abb. 3.1) als gemeinsame Trennwand zweier benachbarter Zellen), die vom Zentrum ausgehend sich zu den Seitenwänden hin ausdehnt und den Protoplasten und damit auch die Zelle teilt. Auf den beiden Seiten der Mittellamelle entstehen aus dem Zusammenfluss der Membranen der Golgi-Vesikel die neuen **Zytoplasmamembranen**.

Merke

Der Begriff Mitose wird auf zweierlei Art gebraucht: Er bezeichnet entweder nur die Kernteilung (die eigentliche Mitose) oder aber Kernteilung und Zellteilung (Zytokinese). In diesem Lehrbuch werden Mitose und Zytokinese unterschieden.

Veranschaulichung: Mitose

Bei der Mitose wird der vollständige Chromosomensatz auf zwei Kerne verteilt. Es liegt also eine Kernvermehrung vor, bei der die Zahl der Chromosomen pro Kern (Zelle) nicht geändert wird. Die Chromosomen behalten ihre Individualität und bleiben permanenter Bestandteil jedes einzelnen Kernes oder jeder einzelnen Zelle.

**Abwandlungen der typischen Kern- und Zellteilung**

Der Mitose gehen die Verdoppelung der DNA und die Ausbildung der Chromatiden voraus. Daran schließt sich die Trennung der beiden Chromatiden mit Hilfe des Spindelapparates und die Bildung der Kerne zweier Tochterzellen an. Läuft der zweite Prozess nur unvollständig ab, dann kann eine **Endomitose** vorliegen, die sich in einer **Endopolyploidie** manifestiert, d. h. es erfolgt die Verdoppelung der Chromosomen, ohne dass die Kernmembran aufgelöst und eine Spindel ausgebildet wird. Es entsteht so ein Kern, der die doppelte Anzahl von Chromosomen enthält.

Ein Sonderfall der Endopolyploidie ist die **Polytänie**. Sie liegt dann vor, wenn die Chromosomen zwar redupliziert werden, die Chromatiden sich aber nicht voneinander trennen. Polytänie kann in solchen Zellen vorkommen, die stoffwechselphysiologisch besonders aktiv sind (z. B. Speicheldrüsen der Insekten).

Freie Kernteilungen sind dadurch gekennzeichnet, dass sich keine Zellteilungen anschließen. Es bilden sich vielkernige (**polyenergide**) Zellen aus. Sie sind charakteristisch für vielkernige Algen und Pilze. Bei höheren Pflanzen kommen freie Kernteilungen in einigen spezialisierten Zelltypen vor, so z. B. in **Milchsaftschläuchen** und in **Embryosäcken** vieler Angiospermen (Bedecktsamige Pflanzen).

Die Entstehung vielzelliger Gewebe und Organe ist eng mit der Zellteilung und den Wachstumsprozessen verbunden. Es ist möglich, durch Colchicinbehandlung (● Abb. 2.9, **Colchicin**, Alkaloid der Herbstzeitlosen, *Colchicum autumnale* L.) oder durch das Antibiotikum Griseofulvin die Ausbildung des Spindelapparates, aber nicht die Chromosomenteilung zu verhindern. Colchicin und Griseofulvin werden daher auch als **Metaphase-** oder **Spindelgifte** bezeichnet.

Polytäne (Riesen-) Chromosomen können zur Untersuchung differenzieller Genaktivität eingesetzt werden (Kap. 6.4.2).

Colchicin interagiert mit Mikrotubuli. Es hemmt die Zellteilung.

Merke

Die Behandlung mit Spindelgiften führt zur Ausbildung von polyploiden Kernen. Die experimentelle Vergrößerung der Kernmasse hat eine Vergrößerung der Plasmamasse und damit auch der Zellgröße zur Folge. Die damit verbundene Größenzunahme des ganzen Organismus ist häufig das Ziel der Züchtung pflanzlicher Kulturrassen.

**Meiose oder Reduktionsteilung**

Meiosen oder Reduktionsteilungen sind ein essentieller Bestandteil der Entwicklung von Organismen, die sich sexuell fortpflanzen. Bei jedem Sexualprozess, d. h. bei jeder Gametenverschmelzung wird der Chromosomensatz pro Zelle verdoppelt. Die Zygote, die durch Verschmelzung zweier Gameten gebildet wird, hat dann den diploiden Chromosomensatz. Mit dem Auftreten der Sexualität ist daher auch ein

4.3

Diploide Organismen bilden haploide Gameten.

Zwei haploide Gameten bilden eine diploide Zygote.

Regulationsmechanismus notwendig, der es ermöglicht, die diploide Chromosomenzahl des Parentalorganismus (Elter) auf den haploiden Chromosomensatz seiner Gameten zu reduzieren, um eine ständige Verdoppelung des Chromosomensatzes von Generation zu Generation zu verhindern.

Die Zurückführung des diploiden Chromosomensatzes entsprechender Mutterzellen auf den haploiden Chromosomensatz der Gameten wird als Meiose oder Reduktionsteilung bezeichnet. Bei der Meiose ist eine einmalige Chromosomenteilung mit einem zweimaligen Auseinanderrücken der Chromosomen verbunden. Betrachtet man die zytologischen Vorgänge der Meiose, so stellt man fest, dass die Meiose aus zwei Teilungsvorgängen besteht. In der ersten meiotischen Teilung (1. Reifungsteilung) werden nicht – wie bei der Mitose identische Chromosomenspalthälften (Chromatiden) auf die Tochterzellen verteilt – sondern ganze, wenn auch bereits gespaltene Chromosomen. Dabei werden die bei der Befruchtung von Vater und Mutter übernommenen homologen Chromosomen wieder voneinander getrennt (Chromosomensegregation). Die Verteilung auf die Tochterzellen erfolgt unabhängig von ihrer ursprünglichen Zugehörigkeit zum väterlichen oder mütterlichen Organismus. Erst in der ohne Pause sich anschließenden 2. Reifungsteilung werden wie bei der normalen Mitose die vorbereiteten Chromosomenspalthälften getrennt. Das Ergebnis dieser beiden Reifungsteilungen sind dann vier haploide Kerne mit je einem einfachen, also haploiden Genom. Da es sich bei der Meiose um zwei sukzessive Teilungsschritte handelt, unterteilt man die erste Reifungsteilung in die Prophase I, Metaphase I, Anaphase I und Telophase I, während man die 2. Reifungsteilung in die Prophase II, Metaphase II, Anaphase II und Telophase II einteilt. Bei der Meiose werden die Telophase I und Prophase II nur sehr flüchtig durchlaufen.

Die Chromosomensegregation ist das entscheidende Ereignis für die Reduktion der Chromosomenzahl pro Zelle.

Merke

Es liegt im Wesen der Meiose, dass an ihrem Anfang je zwei **homologe Chromosomen**, die aus insgesamt vier Chromatiden bestehen, gepaart werden. Die vier Chromatiden verteilen sich auf insgesamt vier Zellen. Diese Zellen können entweder **Meiosporen** oder **Gameten** sein. Meiosporen sind dazu bestimmt, direkt zu einem neuen Organismus auszukeimen, während Gameten dazu bestimmt sind, eine Zygote zu bilden. Die Gameten oder die Meiosporen enthalten Chromosomen, die in dieser Kombination in den Elternorganismen nicht unbedingt nebeneinander vorlagen.

4.3.1 Merkmalsweitergabe und Gametenbildung

Um die Zusammensetzung des Genoms zu untersuchen, die Übertragungs- und Wirkungsweise der Erbfaktoren zu erkennen, gibt es konventionelle und molekularbiologische Methoden. Im Rahmen molekularbiologischer Methoden kann ein Gen isoliert und seine genetische Information *in vitro* umgesetzt und analysiert werden. Im Rahmen konventioneller Methoden ist die Kreuzung oder Bastardisierung erbverschiedener Individuen die Methode der Wahl, um das Genom zu untersuchen.

Symbole der Genetik

Um die übersichtliche Darstellung der Kreuzungsergebnisse zu gewährleisten, hat man allgemeine Termini eingeführt, nach denen die elterliche Generation auch als **Parentalgeneration** (Symbol: P) bezeichnet wird, der väterliche Organismus mit dem Symbol ♂ (Speer des Mars) und der mütterliche mit dem Symbol ♀ (Spiegel

der Venus) belegt wird. Die erste Generation, die auf die Parentalgeneration folgt, wird als erste **Filialgeneration** (Symbol: F1), die nächste als zweite Filialgeneration (Symbol: F2) usw. bezeichnet.

Wenn man die Gesetzmäßigkeiten der Vererbung darstellt, ist es notwendig, zwischen zwei Arten von Erbfaktoren (Genen) zu unterscheiden:

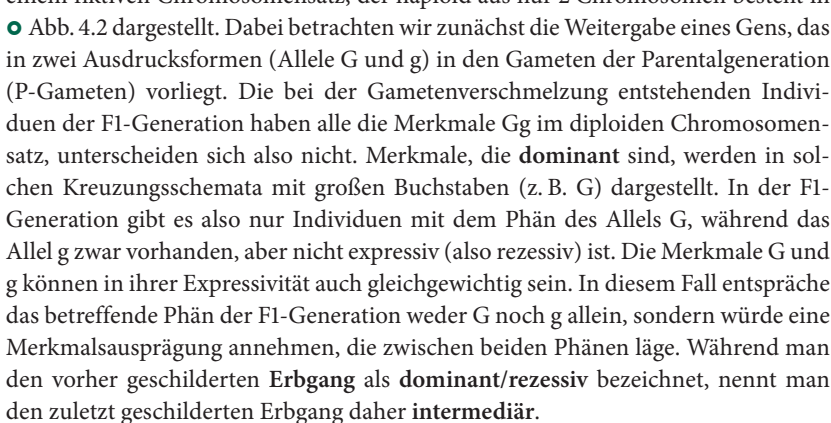
1. Gene, die auf den Chromosomen im Zellkern lokalisiert sind und
2. Gene, die in Mitochondrien (mitochondriale Vererbung), Chloroplasten (Plastidvererbung) oder im Zytoplasma (Plasmide oder Episomen) lokalisiert sind.

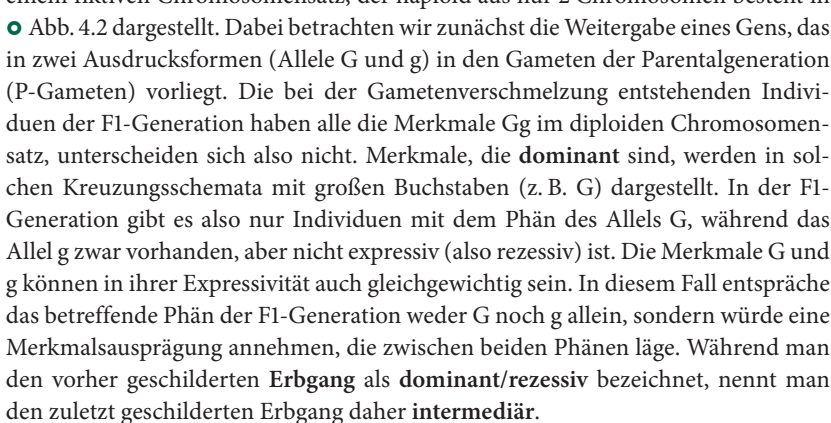
Die Weitergabe der Gene, die zur erstgenannten Gruppe gehören, erfolgt in einem streng regulierten zytologisch definierten Prozess (Mitose oder Meiose). Dabei können mehrere Gene an der Ausprägung eines Mendelschen Merkmales beteiligt sein (**Polygenie**). Die zweite Gruppe von Genen wird aber ausschließlich nach den Prinzipien des Zufalls auf die Nachkommen verteilt.

Merke

(Zyto)plasmatische Vererbung folgt nicht den Mendelschen Regeln, sondern anderen Verteilungsmechanismen.

Zahlreiche Erbkrankheiten entstehen durch Veränderungen von mitochondrialen Sequenzen. Hierbei ist zu beachten, dass das Mitochondriengenom **maternal** vererbt wird. Dies bedeutet, die Mitochondrien in der Zygote stammen ausschließlich von der Mutter (**Matroklinie**).

Die auf einer Meiose beruhende Gametenbildung und die Merkmalsweitergabe von den Gameten der Parentalgeneration auf die Gameten der F1-Generation ist mit einem fiktiven Chromosomensatz, der haploid aus nur 2 Chromosomen besteht in  Abb. 4.2 dargestellt. Dabei betrachten wir zunächst die Weitergabe eines Gens, das in zwei Ausdrucksformen (Allele G und g) in den Gameten der Parentalgeneration (P-Gameten) vorliegt. Die bei der Gametenverschmelzung entstehenden Individuen der F1-Generation haben alle die Merkmale Gg im diploiden Chromosomensatz, unterscheiden sich also nicht. Merkmale, die **dominant** sind, werden in solchen Kreuzungsschemata mit großen Buchstaben (z. B. G) dargestellt. In der F1-Generation gibt es also nur Individuen mit dem Phän des Allels G, während das Allel g zwar vorhanden, aber nicht expressiv (also rezessiv) ist. Die Merkmale G und g können in ihrer Expressivität auch gleichgewichtig sein. In diesem Fall entspräche das betreffende Phän der F1-Generation weder G noch g allein, sondern würde eine Merkmalsausprägung annehmen, die zwischen beiden Phänen läge. Während man den vorher geschilderten **Erbgang** als **dominant/rezessiv** bezeichnet, nennt man den zuletzt geschilderten Erbgang daher **intermediär**.

Für die Gametenbildung durch die Individuen der F1-Generation gibt es nun unterschiedliche Mechanismen der Trennung verschieden elterlicher Chromosomen ( Abb. 4.2). Als Ergebnis dieser Trennung tragen $2 \times 25\%$ aller Gameten das Merkmal g und $2 \times 25\%$ aller Gameten das Merkmal G.

Wenn diese Gameten nun Zygoten bilden, dann entstehen die Merkmalskombinationen gg, GG, Gg und Gg zu je 25% aller Individuen. Während also die Individuen der F1-Generation alle die Kombination Gg hatten, werden in den Individuen der F2-Generation nun auch die homozygoten Individuen gg und GG zu je 25% auftauchen. Eine weitere Erkenntnis wird evident, wenn wir gleichzeitig ein weite-

Regeln der Merkmalsweitergabe

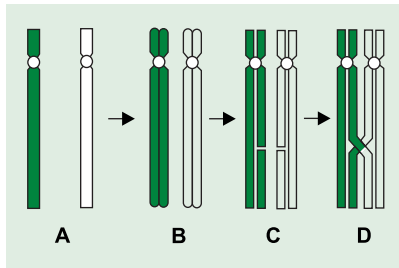


● **Abb. 4.2** Verteilung zweier fiktiver Merkmalspaare (A und a oder G und g) bei Zygoten- und Gametenbildung

res fiktives Gen in der Ausprägung (Allel) a und A betrachten: Während in den Gameten der Parentalgeneration nur die Merkmalskombinationen aG und Ag auftraten, tauchen bei den Gameten der F₁-Generation neue Kombinationen, nämlich AG und ag bei wiederum zu je 25% aller Individuen auf. Diese Gesetzmäßigkeiten wurden von Gregor Mendel mit Hilfe von Kreuzungsversuchen an Höheren Pflanzen erkannt. Wie wir sehen, kann man diese Erkenntnisse auch aus zytologischen Abläufen bei der Gametenbildung und -verschmelzung ableiten. Wären die Allele A und a einerseits sowie G und g andererseits jedoch auf den gleichen Chromosomen lokalisiert, könnten sie nicht in neuen Kombinationen auftreten.

Daher bezeichnet man Chromosomen auch als **Kopplungsgruppen**. Unterschiedliche Gene sind also nur solange frei kombinierbar, wie sie nicht auf dem gleichen Chromosom liegen. Von dieser Einschränkung aber gibt es wiederum eine Ausnahme, die dann vorliegt, wenn zwischen den auf einem Chromosom lokalisierten Genen ein **Kopplungsbruch** auftritt, der auch als **Crossing over** bezeichnet wird. Crossing over tritt in der Prophase der 1. Reifungsteilung auf. In diesem Stadium können zwei Chromatiden an genau gegenüberliegenden Stellen zerbrechen und kreuzweise wieder miteinander verknüpft werden (● Abb. 4.3). Es findet ein Segmentaustausch zwischen elterlichen Chromosomen durch Crossing over statt

Crossing over,
Segmentaustausch
zwischen homologen
Chromosomen



○ **Abb. 4.3** Chiasma-Entstehung und crossing over (schematisch).

A und **B** Paarung der homologen Chromosomen. **C** und **D** Zerschneiden und kreuzweise Neukombination zweier homologer Chromatidabschnitte

und damit eine neue Genkombination (**Rekombination**) zwischen zwei homologen Chromosomen. Die kreuzweise Überlappung der Chromatiden wird dabei als **Chiasma** bezeichnet. Der Prozentsatz der entkoppelten Gene einer Generation heißt auch **Austauschwert** oder **Austauschhäufigkeit**.

Aufgrund der Austauschwerte kann man die relative Lage der Gene auf einem Chromosom ermitteln.

Je größer der Abstand zweier Gene auf dem Chromosom, umso höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass zwischen diesen beiden Orten ein Austausch stattfindet. Die Austauschhäufigkeit steigt mit dem Abstand der Gene voneinander an. Die aus den Austauschhäufigkeiten ermittelten Genabstände sind relative Abstände. Sie müssen nicht streng mit den tatsächlichen Streckenabständen auf den Chromosomen übereinstimmen, da es Orte bevorzugten Bruches geben kann. Die Bestimmung der relativen Lage von Genen zueinander wird auch als **Genkartierung** bezeichnet. Sie ist auch mit Hilfe der **Konjugation** und der **Transduktion** durchführbar (Kap. 4.4).

Crossover, Konjugation und Transduktion dienen der Genkartierung.

Genetische Rekombination bei Prokaryoten

4.4

Parasexuelle oder parameiotische Prozesse

4.4.1

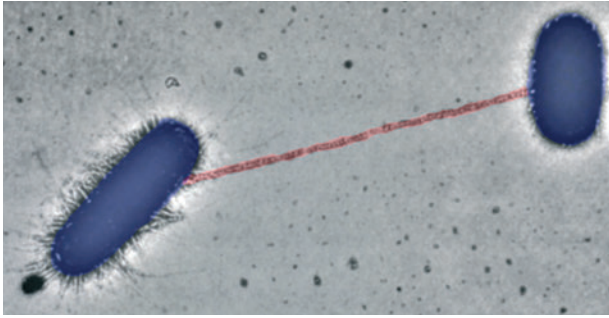
Sexualität ist ein Phänomen, das die genetische Unterschiedlichkeit von Individuen einer Population erhöht, dieser damit eine gesteigerte Anpassungsfähigkeit verleiht und Vorteile im Überleben verschafft. Charakteristika der Sexualität sind im Wesentlichen zwei Vorgänge: 1. Eine Reduktionsteilung (Meiose) und 2. die Bildung einer Zygote aus zwei Gameten.

Bakterien können ihre genetische Vielfalt ebenfalls durch Übertragung genetischen Materials zwischen Individuen erhöhen. Jedoch werden dabei in der Regel keine kompletten Chromosomen übertragen. Eine Meiose ist bei Bakterien nicht möglich. Prozesse der Genübertragung bei Bakterien werden daher als **parasexuell** oder **parameiotisch** bezeichnet. Die auch im Labor (in vitro) durchführbaren Prozesse der Genübertragung haben in der Molekularbiologie aber auch wissenschaftshistorisch enorme Bedeutung. Mit ihrer Hilfe wurde der Beweis geführt, dass die DNA Träger der genetischen Information ist.

Sexualität manifestiert sich in Meiose und Gametenverschmelzung.

Konjugation: Für die Übertragung von DNA-Elementen im Zuge der Konjugation ist ein direkter Kontakt zwischen zwei Bakterien unterschiedlichen Typs notwendig. Der eine ist der Spender (Donor), der andere der Empfänger (Rezipient). Die Do-

Bakterienchromosomen sind oft zyklisch, Plasmide ebenfalls.



● **Abb. 4.4** Direkter Kontakt zwischen zwei Bakterien (blau) über einen Pilus (rot). Die Zellen werden anschließend zusammengezogen und bilden bei der Konjugation eine Plasmabrücke aus, über die Plasmide oder chromosomale DNA in die Nachbarzelle wandern können.

norzelle besitzt ein sogenanntes **Plasmid**. Das Plasmid wird hier als **F-Faktor** (F = fertility) bezeichnet. Das Plasmid kann in das Hauptchromosom integriert werden. Es entstehen dann sogenannte Hfr-Zellen (**Hfr** = high frequency of recombination).

Die Konjugation der F^- - und der F^+ -Zellen bzw. Hfr-Zellen wird durch Gene des F-Faktors eingeleitet, die die Ausbildung von sogenannten **F-Pili** determinieren. F-Pili sind etwa $10\ \mu\text{m}$ lange, dünne Proteinhohlröhre an der Oberfläche der F^+ -Zellen (● Abb. 4.4). Pili sorgen dafür, dass die Zellen zusammengezogen werden, sodass schließlich eine Plasmabrücke zwischen beiden Zellen ausgebildet werden kann. Es können sogar mehrere Zellen miteinander ein Aggregat bilden. Bei der Paarung von F^- - und F^+ -Zellen wird nach Bruch eines Stranges der DNA des F-Faktors nur dieser Einzelstrang des F-Faktors übertragen. In der Spender- und der Empfängerzelle werden die komplementären DNA-Sequenzen synthetisiert, sodass wieder eine doppelsträngige F-Faktor-DNA in beiden Zellen vorliegt. Dieser gekoppelte Vorgang wird **Transfer/Replikation** genannt. Die F^- -Zellen werden damit zu F^+ , also Donorzellen.

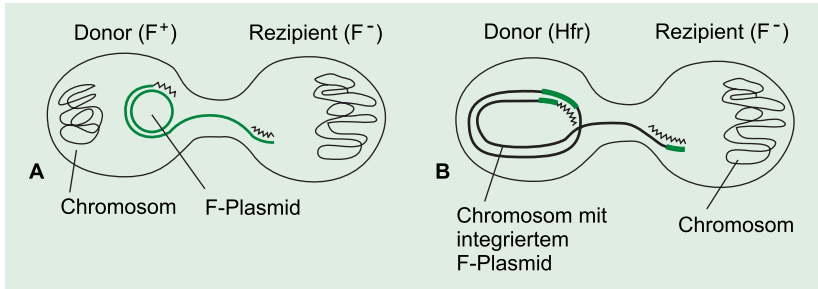
Die Konjugationsfrequenz wird durch den pH-Wert des Milieus, Temperatur und Nahrungskonzentration beeinflusst.

Ähnlich verläuft der Prozess bei den Hfr-Stämmen. Jedoch wird hier der Einzelstrang des Bakterienchromosoms selbst in die Nachbarzelle transferiert, nachdem das F-Plasmid in das Chromosom integriert worden war. Der Transfer des Einzelstrangs beginnt mit der DNA des integrierten Plasmids. Das integrierte Plasmid wird auch Hfr-Faktor genannt.

In einem Einzelstrang der DNA-Doppelspirale im Bereich des Hfr-Faktors wird ein Bruch bewirkt. Von diesem ausgehend wird die Doppelhelix entspiralisiert.

Der gebrochene Einzelstrang wird dann in die Empfängerzelle transferiert (● Abb. 4.5). Mit dem F-Faktor gelangt benachbartes Genmaterial vom Hauptchromosom in die F^- -Zelle. Je nachdem, wo der F-Faktor in dem Hauptchromosom eingebaut war, werden verschiedene Abschnitte des Hauptchromosoms übertragen, wobei prinzipiell das gesamte Genom von der F^- -Zelle aufgenommen werden kann. Das ist aber zumeist nicht der Fall, weil der Zellkontakt in der Regel vorher aufgehoben wird. Der Übergang des Gesamtchromosoms ist nur selten möglich. Es wird mit höchster Wahrscheinlichkeit immer der Teil des Genoms der Spenderzelle übertragen, der dem eingebauten F-Faktor am nächsten liegt.

Der F-Faktor ist ein Plasmid.



● **Abb. 4.5** **A** Konjugation bei Bakterien. Nach Ausbildung der Plasmabrücke schiebt der Donor (F^+), der das F-Plasmid trägt, einen DNA-Einzelstrang des Plasmids in den Rezipienten (F^-). Die dadurch im Donor und im Rezipient vorhandenen DNA-Einzelstränge werden in beiden Zellen komplementär vervollständigt, sodass beide Zellen schließlich ein komplettes Plasmid enthalten, das die Zellen zur Ausbildung eines Pilus und zur Konjugation befähigt. (Der F^- -Stamm wird F^+) **B** Ähnlich verläuft der Prozess bei Hfr-Stämmen. Jedoch wird hier der Einzelstrang des Bakterienchromosoms selbst in die Nachbarzelle transferiert, nachdem das F-Plasmid in das Chromosom integriert worden war. Der Transfer des Einzelstrangs beginnt mit der DNA des integrierten Plasmids. (Plasmid DNA grün gezeichnet. Neusynthetisierte DNA ist als Zick-Zack-Linie angegeben)

Dem Eindringen des DNA-Einzelstranges und seiner Verdoppelung zum DNA-Doppelstrang folgt die Rekombination. Dabei lagert sich die Donor-DNA an homologe Sequenzen der Rezeptor-DNA an und kann gegen das dortige homologe Stück ausgetauscht werden. So kommt es zu einer Neukombination von Genen. Alle nicht von der Empfängerzelle übernommenen Teile werden vermutlich abgebaut. Die durch Austausch von DNA entstandenen Zellen werden **Rekombinanten** genannt.

Merke

Da die Rekombinationsvorgänge ohne Meiose ablaufen, spricht man nicht mehr von Sexualität sondern von Parasexualität.

Der F-Faktor ist nur einer unter einer großen Zahl von autonomen, genetischen Elementen, die wie infektiöse Agenzien von Zelle zu Zelle übertragen werden können und in ihrer Gesamtheit als **Plasmide** oder **Episomen** bezeichnet werden.

Praxisbeispiel

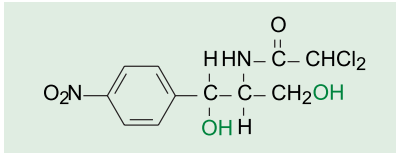
Wichtig unter den Plasmiden sind die sogenannten **Resistenzfaktoren (R-Faktoren oder R-Plasmide)**. Sie enthalten Gene, die das Wirtsbakterium beispielsweise gegen Sulfonamide, Streptomycin, Chloramphenicol und Tetracycline resistent machen. Infolge der hohen Übertragungswahrscheinlichkeit können sie sich z. B. in Populationen von Enterobacteriaceae verbreiten und Darmbakterien gegen klinisch angewandte Antibiotika und andere Therapeutika resistent machen (Kap. 20.2, Kap. 20.3.1). Einer dieser Resistenzmechanismen wurde bereits in Kap. 3.4 erläutert. β -Lactamase kann Penicillin in Penicillosäure umwandeln. Ein weiteres Beispiel ist die Acetylierung von Chloramphenicol (● Abb. 4.6).

Plasmide sind i. d. R. auch Träger der für Enzyme des Nitrogenasekomplexes (siehe Kap. 10.4.1) kodierenden Gene.

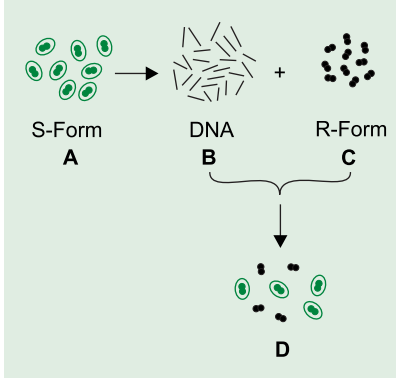


Antibiotikaresistenz kann durch Plasmide transportiert werden. Plasmide sind zwischen Bakterien übertragbar.





● **Abb. 4.6** Chloramphenicol, welches durch Acetylierung inaktiviert werden kann. Die Positionen der Acetylierung sind grün dargestellt.



● **Abb. 4.7** Transformation (schematisch). Eine Erbeigenschaft eines Bakteriums der Art *Streptococcus pneumoniae* wird durch DNA auf einen anderen Stamm übertragen. **A** Kapselbildende S-Form (smooth = glatt, durch Kapsel mit glatter Oberfläche), krankheitserregend. **B** Zellextrakt (DNA) der S-Form. **C** Kapsellose R-Form (rough = rau; durch Fehlen der Kapseln), nicht krankheitserregend. **D** Einige Bakterien der R-Form haben durch Aufnahme von DNA der S-Form deren Eigenschaft erhalten.

Konjugation bei gramnegativen Bakterien beinhaltet die Ausbildung von Pili. Bei grampositiven Bakterien sind jedoch keine Pili beteiligt. Eine Konjugation erfolgt hier nach Aggregation von Zellen, die durch Aggregationsfaktoren ausgelöst wird.

Im Allgemeinen erfolgt eine Konjugation nur zwischen Individuen einer Art. Es gibt jedoch auch Plasmide, die DNA zwischen Bakterien, Pilzen und sogar Pflanzen übertragen.

Die ersten Untersuchungen hierüber wurden an *Streptococcus pneumoniae* (Pneumokokken), Erregern der Lungenentzündung, durchgeführt. Die nachstehend kurz geschilderten Versuche lieferten gleichzeitig den Beweis dafür, dass die DNA Träger der Erbinformation ist. Die *S. pneumoniae* Bakterien bilden zwei Stämme: Virulente S-Formen, die Schleimkapseln bilden, und avirulente R-Formen, die keine Schleimkapseln haben und nicht krankheitserregend sind (● Abb. 4.7). Werden abgetötete virulente S-Formen zusammen mit lebenden nichtvirulenten R-Formen Mäusen injiziert, so lassen sich im Blut lebende Kapsel-Formen (S-Formen) nachweisen. Das genetische Material der abgetöteten Bakterien wurde demnach auf die harmlosen Formen übertragen.

●● **Veranschaulichung: Transformation**

Eine solche Übertragung genetischer Eigenschaften bezeichnet man als **Transformation**. Avery gelang es 1944 nachzuweisen, dass zu dieser Transformation DNA erforderlich ist. Überträgt man nämlich die DNA aus Kapsel bildenden virulenten Stämmen in Kulturen von avirulenten Stämmen, so werden einige von ihnen zu bekapselten, virulenten Formen transformiert (● Abb. 4.7). Die DNA enthält also die genetische Information für die Kapselbildung und für das Merkmal krankheitserregend.

Die DNA ist Träger der genetischen Information.

Transformationen hat man auch mit vielen anderen Bakterien durchgeführt. Experimentiert man mit einem gegen die Antibiotika Penicillin und Streptomycin resistenten Stamm, sodass dieser seine Resistenzeigenschaften auf einen zu transformierenden Stamm überträgt, kann man folgendes beobachten: Eine Penicillinresistenz

tritt in 3 % der Fälle, eine Streptomycinresistenz in 0,7 %, und beide Resistenzmerkmale treten in 0,01 % der Fälle bei dem zuvor sensitiven Stamm auf. Die einzelnen Resistenzmerkmale werden also getrennt übertragen.

Voraussetzung für die experimentell durchgeführte Transformation im Labormaßstab ist, dass Zellen »kompetent« sind, d. h. sie müssen z. B. mit Calciumionen und niedriger Temperatur für DNA aufnahmefähig gemacht werden.

Die Übertragung genetischen Materials kann mit Hilfe von **Plasmiden** erfolgen. Die eben angesprochene Antibiotikaresistenz (s. oben) kann in Form von Resistenzgenen auf Plasmiden lokalisiert sein.

Transformation,
Methode der
Gentechnologie

4

Definition

Plasmide sind extrachromosomale, selbstständige genetische Elemente, die meist aus zirkulärer doppelsträngiger DNA bestehen, sich im Zytoplasma befinden und unabhängig vom Genom des jeweiligen Organismus repliziert werden.

Der Erfolg der Transformation kann dann an der Antibiotikaresistenz erkannt werden: Nur solche Bakterien werden in Gegenwart eines Antibiotikums wachsen, die antibiotikaresistent sind. Denn sie enthalten das durch Transformation übertragene, Antibiotikaresistenz verleihende Plasmid mit den neuen, erwünschten Eigenschaften.

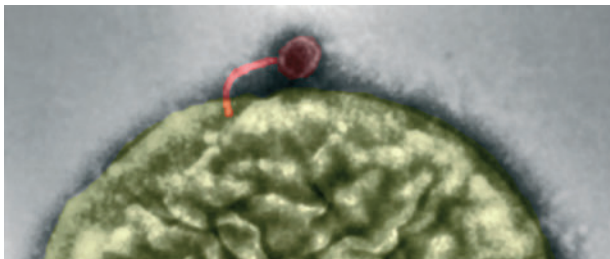
Freie, nicht plasmidgebundene DNA, die von Zellen aufgenommen wird, wird in der Regel abgebaut. Gene freier DNA bleiben selten intakt.

Transformationen sind mittlerweile auch bei Tieren, Pilzen und höheren Pflanzen möglich und dienen dazu, Organismen mit neuen Eigenschaften auszustatten. Hierzu gehören herbizidresistente Pflanzen.

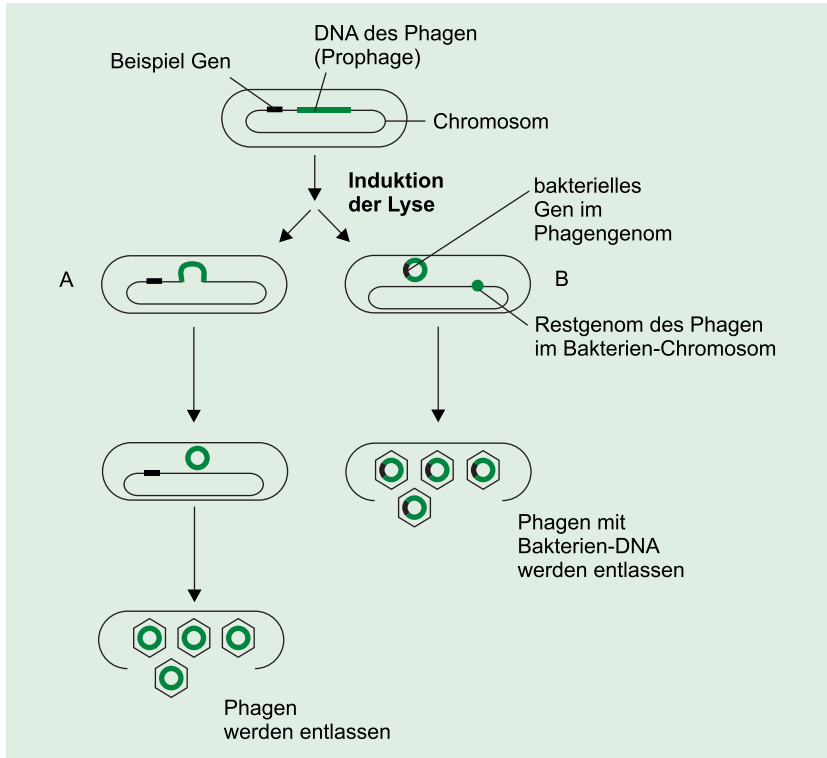
Merke

Mit Hilfe gentechnologischer Methoden können DNA-Abschnitte, die erwünschte genetische Eigenschaften tragen, in Plasmide inseriert und mit ihnen durch Transformation auf Bakterien übertragen werden.

Transduktion: Die Transduktion ist ein Prozess, bei dem mit Hilfe eines Bakterienvirus (**Bakteriophage** oder **Phage**) genetisches Material von einem Bakterium auf ein anderes Bakterium übertragen wird. Voraussetzung hierfür ist, dass ein Phage sich an die Bakterienoberfläche anheftet und sein genetisches Material in die Bakterienzelle injiziert (● Abb. 4.8). Das in die Bakterienzelle injizierte Phagen-genom kann direkt zur Phagenvermehrung und zur Lyse des Bakteriums führen (Kap. 19.3). Entsprechende Phagen werden als **virulent** bezeichnet.



● **Abb. 4.8** Elektronenmikroskopische Aufnahme des Bakteriophagen Lambda (rot), der an die Zellwand eines *E.-coli*-Bakteriums (olivgrün) adsorbiert ist.



● **Abb. 4.9** Phagenvermehrung (A) und spezifische Transduktion (B). Der Normalfall der Phagenvermehrung und Lyse eines Phagen ist links (A) beschrieben; die spezifische Transduktion rechts (B). Diese kommt dadurch zustande, dass ein bakterielles Gen in der Nachbarschaft des Prophagen gegen ein DNA-Stück des Prophagen ausgetauscht wird. Es werden Phagen mit einem DNA-Stück entlassen, das aus dem Bakteriengenom stammt und auf ein weiteres Bakterium übertragen wird.

Phagen sind Viren, die Bakterien infizieren.

Es ist jedoch auch möglich, dass der Phage nicht virulent sondern **temperant** ist, d. h. sein Genom würde in das bakterielle Genom integriert und in Form des **Prophagen** mit dem bakteriellen Genom vermehrt werden (● Abb. 4.9). Das Bakterium ist damit in den Zustand der **Lysogenie** übergegangen. Ausgelöst durch äußere Einflüsse (z. B. UV-Licht oder erhöhte Temperatur) kann der Prophage jedoch aus dem Chromosom herausgeschnitten werden, sich vermehren und zur Lyse des Bakteriums führen, wobei neue Phagen gebildet werden, die die absterbenden Bakterienzellen verlassen. Dieser Vorgang der Phagenvermehrung und -freisetzung kann eine seltene Variante erfahren:

Beliebige bakterielle DNA-Abschnitte werden zusätzlich zum Prophagen in einem Phagenkopf verpackt und der Phage aus der Zelle entlassen. Die neuen Phagen befallen wieder neue Bakterienzellen, wobei sie das genetische Material der ursprünglichen Bakterienzelle zum Teil mitbringen und so dem Empfänger neue Merkmale verleihen. Hierbei können Gene des Bakterienchromosoms mitgenommen werden. In diesem Fall spricht man von einer **unspezifischen Transduktion**.

Bei der **spezifischen Transduktion** (● Abb. 4.9 B) wird der Prophage mobilisiert (d. h. aus dem Bakteriumchromosom herausgeschnitten) und nimmt im Austausch

gegen ein eigenes Stück DNA bakterielles Genom mit. Phagengenom und bakterielle DNA werden in einem Phagen verpackt und bei der Lyse entlassen. Der genetisch veränderte (rekombinante) Phage infiziert nunmehr weitere Bakterien. Dabei überträgt er auch die bakterielle DNA auf ein neues Bakterium. Da die Integration des Phagen bei der Prophagenbildung immer an der gleichen Stelle im bakteriellen Genom erfolgt, werden immer nur die DNA-Abschnitte in unmittelbarer Nähe der Integrationsstelle transduziert.

Die Größe der transduzierten DNA-Stücke ist bei beiden Varianten limitiert, weil der Platz in einem Phagenkopf begrenzt ist. Ganze Chromosomen können nicht transduziert werden.

In natürlichen Biotopen kann die Anzahl Phagen 10^{11} pro Milliliter Wasser betragen. Wegen der großen Zahl der Phagen können die Transduktionen absolut gesehen in signifikanter Menge vorkommen; einschränkend muss aber darauf hingewiesen werden, dass Bakteriophagen meistens nur eine Bakterienart infizieren und auch nur solche, die in ihrem eigenen Biotop vorkommen. Zwischen Phagen und Bakterien besteht eine Spezifität, die durch die Rezeptorareale an der Bakterienoberfläche ausgeübt wird.

Die Transduktion wird im Zuge gentechnologischer Methoden verwendet, um definiertes genetisches Material in eine bestimmte Zelle hineinzutragen.

Ablauf der Transduktion

4

Zusammenfassung

- Das genetische Material innerhalb einer Zelle kann nach seiner subzellulären Lokalisation unterschieden werden (Nukleom, Plastom, Chondriom).
- Der Zellzyklus besteht aus den Abschnitten: Mitose, Zytokinese und Interphase.
- Der Zellzyklus unterliegt einer strikten Regulation, an der Proteinkinasen beteiligt sind.
- Die Abschnitte der Mitose sind Prophase, Metaphase, Anaphase und Telophase.
- Die Chromosomensegregation stellt die Trennung verschieden elterlicher Chromosomen in der Meiose dar. Die Chromosomensegregation ist der eigentliche Reduktionsvorgang.
- Meiose und Gametenverschmelzung sind die entscheidenden Merkmale der Sexualität.
- Die zytologischen Abläufe bei der Meiose und Zygotenbildung erklären die Gesetzmäßigkeiten der Merkmalsweitergabe von Generation zu Generation.
- Genetisches Material kann auch im Zuge von Konjugation, Transformation und Transduktion zwischen Bakterien ausgetauscht werden. Hierbei handelt es sich um parasexuelle Prozesse.

Synopse

Wiederholungsfragen

1. Wann spricht man von »maternaler Vererbung«, und wo findet man sie in der Natur?
2. Was sind R-Plasmide, und in welcher Hinsicht spielen sie im klinischen Bereich eine wichtige Rolle?

Fragen

Literatur

- Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raft M, Roberts K, Walter P. Alberts B, Johnson A, Lewis J, Raft M, Roberts K, Walter P. Molekularbiologie der Zelle. 5. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim 2011
- Brock TD, Madigan MT, Martinko JM, Parker J, Goebel W (Hrsg). Brock Mikrobiologie. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg 2001
- Czihak G. Das Centrosom. *Biologie Unserer Zeit*, 23: 29–35, 1993
- Grobstein C. Die Debatte um DNA-Rekombinationstechniken. Themenheft: Erbsubstanz DNA. *Spektrum der Wissenschaft*. 132–145, 1986
- Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl., Wilhelm Engelmann Verlag, Leipzig 1924
- Hille-Rehfeld A. *Naturwissenschaftliche Rundschau*, 54: 649, 2001
- Janning W, Knust E. Genetik. Thieme, Stuttgart 2004
- Knippers R. Molekulare Genetik. 9. Aufl., Thieme, Stuttgart 2006
- Kühn A. Grundriß der allgemeinen Zoologie. 14. Aufl., Thieme, Stuttgart 1961
- McIntosh JR, McDonald KL. Die Mitosespindel. *Spektrum der Wissenschaft*. 88–97, 1990
- Voet D, Voet JG, Pratt CW. Lehrbuch der Biochemie. 2. Aufl., Wiley-VCH, Weinheim 2010